

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

CARACTERIZACION ARQUITECTURAL
DE CUATRO GRAMINEAS DE
UNA SABANA ESTACIONAL
Y SUS IMPLICACIONES ECOLOGICAS

SEMIRAMIS PEDROSA DE ALMEIDA

Trabajo presentado ante la Universidad de los
Andes como requisito parcial al grado de MAGISTER
SCIENTIAE EN ECOLOGIA TROPICAL

MERIDA - VENEZUELA

NOVIEMBRE - 1991

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

EL SUBSIDIO PARA SU REALIZACION FUE OTORGADO POR EL CONVENIO DEL INSTITUTO INTERAMERICANO DE COOPERACION PARA LA AGRICULTURA RA (IICA) Y EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUARIA (EMBRAPA)

AGRADEZCO:

A mi tutor, Dr. Juan F. Silva por ayudarme en el entendimiento de las interacciones ecológicas en los pastizales además de todo apoyo recibido.

A Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria (EMBRAPA) y Centro de Pesquisa Agropecuaria do Cerrado (CPAC) por el permiso y apoyo en la realización de este postgrado y al IICA/Caracas por toda ayuda recibida.

Al grupo de profesores del postgrado por la mejoría de mi visión global del pensamiento ecológico.

Al Prof. Guillermo Sarmiento por sus oportunas sugerencias.

A los profesores Osman Rossel y Mario Fariñas, por la dedicación en introducirme en el mundo de los paquetes estadísticos computacionales.

A Luiz Nieto, por su siempre disposición de ayuda en los trabajos de campo y laboratorio.

A Sra. Isa Mata, dueña del Hato Palma Sola, por su desinteresada colaboración.

A familia Angulo de La Torre (Juancho, Yajaira, Juan Carlos y Rocio) por la amistad y ayuda que me han brindado.

A los colegas William por la gran amistad y colaboración en los dibujos y a Antonio, Marisol y Yajaira, por los cambios de ideas y la acogedora receptividad.

A todas las personas que directa o indirectamente colaboraron en la realización de este trabajo.

D E D I C O:

A mis padres, pequeños agricultores de las
sabanas brasileñas (In memoria).

A mis hijos Thiago y Moara por el impulso
vital que me transmiten.

A mis diez hermanos y sobrinos, por la amistad
alegría y unión.

VEREDICTO

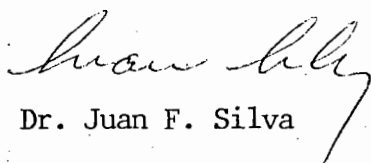
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 14-10-91, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por SEMIRAMIS PEDROSA DE ALMEIDA para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

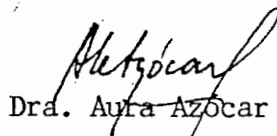
CARACTERIZACION ARQUITECTURAL DE CUATRO GRAMINEAS DE UNA SABANA ESTACIONAL Y SUS IMPLICACIONES ECOLOGICAS

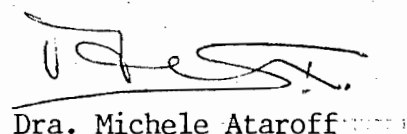
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy, 14-11-91, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón del Postgrado en Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Dr. Juan F. Silva. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4 p.m. de este mismo día, se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado, a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRIA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACION.**

En fé de lo cual firman en Mérida, a los catorce días del mes de noviembre de mil novecientos noventa y uno.


Dr. Juan F. Silva


Dra. Aura Azócar


Dra. Michele Ataroff

RESUMEN

En suelos con diferentes textura y profundidad, fueron comparadas cuatro gramíneas de una sabana estacional con distintas formas de crecimiento y fenología, intentando desarrollar una metodología en base cuantitativa. Los resultados obtenidos indicaron una nitida separación entre las basales (*Sporobolus cubensis* Hitch (Sc), *Elyonurus adustus* (Trin.) Ekman (Ea), *Leptocoryphium lanatum* (HBK) Nees (L1) y la erecta (*Andropogon semiberbis* (Nees) Kunth (As)). Al contrario de las erectas, las basales se caracterizaron por ser bajas, culmos con pocos nudos y hojas, corto eje floral, coronas más desarrolladas, asignando más fitomasa para la parte hipogea que epigea. Con relación a plasticidad fué marcada tanto la "indiferencia" de Ea, cuanto la variabilidad de la forma y posición de los rizomas de L1 en los dos tipos de substratos.

CONTENIDO

	PAG.
1. Introducción	1
2. Area de estudio.....	8
3. Especies estudiadas.....	11
4. Materiales y métodos.....	13
4.1. Actividades de campo.....	13
4.2. Actividades de laboratorio.....	15
5. Formas de vida.....	17
6. Tipos arquitecturales.....	18
7. Relación de los tipos arquitecturales con la fenología de las gramíneas.....	19
8. Resultados.....	21
8.1. Patrones de crecimiento de Sc.....	22
8.1.1. Arquitectura hipogea.....	22
8.1.2. Arquitectura epigea.....	25
8.1.3. La composición de la macolla.....	31
8.1.4. Asignación de fitomasa a los comparti- mentos de la planta.....	33
8.2. Patrones de crecimiento de Ea.....	34
8.2.1. Arquitectura hipogea.....	34
8.2.2. Arquitectura epigea.....	35
8.2.3. La composición de la macolla.....	39
8.2.4. Asignación de fitomasa a los comparti- mentos de la planta.....	39
8.3. Patrones de crecimiento de Ll.....	40
8.3.1. Arquitectura hipogea.....	41
8.3.2. Arquitectura epigea.....	41
8.3.3. La composición de la macolla.....	46
8.3.4. Asignación de fitomasa a los comparti- mentos de la planta.....	46
8.4. Patrones de crecimiento de As.....	46
8.4.1. Arquitectura hipogea.....	46
8.4.2. Arquitectura epigea.....	47
8.4.3. La composición de la macolla.....	54
8.4.4. Asignación de fitomasa a los comparti- mentos de la planta.....	54

9.	Características de Sc, Ea, Ll y As en los dos sitios.....	54
10.	Características que separan Sc, Ea, Ll (basales) de As (erecta).....	74
11.	Modelos arquitecturales.....	81
12.	Discusión de los resultados.....	86
12.1.	Dinámica de ocupación anual del espacio por Sc, Ea, Ll y As.....	86
12.1.1.	Dinámica del follaje.....	86
12.1.2.	Dinámica reproductiva.....	88
12.1.2.1.	Asincronía reproductiva.....	89
12.2.	Asignación de fitomasa a los compartimientos de Sc, Ea, Ll y As.....	93
12.2.1.	Relación peso/área foliar.....	93
12.2.2.	Razón fitomasa hipogea/epigea.....	96
12.2.3.	Alargamiento máximo de los entrenudos.....	98
12.3.	Plasticidad de Sc, Ea, Ll y As.....	99
13.	Arquitectura, fuego y herbivoría.....	102
13.1.	Las yemas y meristemas.....	102
14.	Conclusiones.....	113
15.	Bibliografía.....	118
16.	Tablas.....	128
	Tabla 1. Vástago promedio.....	129
	Tabla 2. Composición de la macolla promedio.....	130
	Tabla 3. Asignación de fitomasa a los compartimientos de las plantas.....	131
	Tabla 4. Vástago promedio por sitio.....	132
	Tabla 5. Macolla promedio por sitio.....	133
	Tabla 6. Asignación de la fitomasa por sitio.....	134
	Tabla 7. Resumen de las características cualitativas en los dos sitios.....	135
17.	Anexos.....	136
18.	Lista de figuras	
	Fig.1. Variación de la Pp anual en la sabana.....	10
	Fig.2. Representación de los vástagos de las cuatro especies.....	23
	Fig.3. Unidades modulares.....	24
	Fig.4. Nº y largo de entrenudos de Sc.....	26

Fig.5.	Detalle de la corona y culmo en Sc.....	28
Fig.6.	Largo y posición de las hojas en Sc.....	30
Fig.7.	Fragmentación de la macolla de Sc.....	32
Fig.8.	Nº y largo de entrenudos en Ea.....	36
Fig.9.	Detalle de la corona y culmo en Ea.....	37
Fig.10.	Largo y posición de las hojas en Ea.....	38
Fig.11.	Nº y largo de entrenudos en Ll.....	42
Fig.12.	Detalle de la corona y culmo en Ll.....	44
Fig.13.	Largo y posición de las hojas en Ll.....	45
Fig.14.	Nº y largo de entrenudos con eje floral en As.....	48
Fig.15.	Nº y largo de entrenudos sin eje floral en As.....	50
Fig.16.	Detalle de la corona y culmo en As.....	51
Fig.17.	Largo y posición de las hojas en As.....	53
Fig.18.	Largo de los rizomas.....	60
Fig.19.	Diámetro de los rizomas.....	56
Fig.20.	Largo y forma de los rizomas de Sc y Ea.....	57
Fig.21.	Largo y forma de los rizomas de Ll y As.....	58
Fig.22.	Número de nudos	59
Fig.23.	Largo vástago promedio.....	60
Fig.24.	Largo vástago promedio sin eje floral.....	61
Fig.25.	Largo eje floral e inflorescencia.....	62
Fig.26.	Nº de vástagos por planta.....	64
Fig.27.	Nº de vástagos florales y vegetativos.....	65
Fig.28.	Nº de hojas por planta.....	66
Fig.29.	Peso foliar por planta.....	67
Fig.30.	Area foliar por planta.....	68
Fig.31.	Relación peso/área foliar.....	69
Fig.32.	Fitomasa total.....	70
Fig.33.	Fitomasa hipogea y epigea.....	71
Fig.34.	Porcentaje de fitomasa hipogea y epigea.....	72
Fig.35.	Razón fitomasa hipogea/epigea.....	73
Fig.36.	Representación de los ejes florales de Sc, Ea, Ll y As.....	77
Fig.37.	Patrones de desarrollo de los de As.....	80

1. INTRODUCCION

El área total ocupada por las sabanas neotropicales, sobrepasan de los dos millones de km² (Sarmiento, 1983a). El agotamiento de las tierras fértiles para la agricultura, acompañado con el creciente aumento poblacional y su consecuente requerimiento energético, hicieron que se extendiera la frontera agrícola. En la década de 1970/1980 como señala Wagner (1986), en la región de las sabanas brasileñas hubo un importante aumento del área cultivada en 40 % y duplicación de la población rural y urbana. El rebaño bovino en la misma década también sufrió un aumento cercano a 40 %. A pesar de haber incrementado el área de los pastos introducidos en la región de las sabanas neotropicales, todavía es significativa la contribución de los pastizales nativos para la alimentación del rebaño bovino. Por lo tanto, los ecosistemas de las sabanas están sometidos a una intensa presión de uso lo que implica modificaciones de sus propiedades bióticas y edáficas, amenazando con una progresiva degradación del sistema. Por otra parte, Sarmiento (1983) y Sarmiento & Monasterio (1983), han mostrado que las sabanas son ecosistemas donde coexisten diferentes especies con formas de vida, fenología y arquitectura contrastantes.

Las diferentes formas de vida presentadas por las gramíneas de las sabanas neotropicales parecen ser respuestas adaptativas de sus dinámicas interactivas y sus

formas arquitecturales, ciclo de vida, estrategia reproductiva y estructura demográfica. Cada una de estas repuestas constituyen un elemento parcial de la estrategia global de las poblaciones de la comunidad (Sarmiento & Monasterio, 1983).

La noción de arquitectura de plantas, es un enfoque reciente contando con solamente dos décadas. Fué introducida por Hallé & Oldeman (1970), y después desarrollada por Hallé & al (1978), habiendo poca literatura sobre el tema, con mayor número sobre los árboles. Sobre las gramíneas de las sabanas venezolanas en particular, la investigación arquitectural se encuentra en fase inicial, contando con los trabajos de Ataroff (1980) y Silva (1983).

Los varios autores que conceptúan **arquitectura**, son unánimes en enfocar el aspecto dinámico de este estudio, como se puede observar en los que sigue:

1. Modelo arquitectural - es definido como la expresión visible del programa de crecimiento que determina las fases sucesivas de la arquitectura de una planta (Fournier, 1982); o representa la libre expresión del programa genético de desarrollo de la especie, y resulta del funcionamiento de los meristemas apicales, aéreos y subterráneos. Los modelos arquitecturales definen por tanto, los modos de crecimiento genéticamente determinados (Jeannoda-Robinson, 1977).

2. **Arquitectura de una planta** - define la naturaleza y el arreglo relativo de cada una de sus partes; es la expresión de un equilibrio entre procesos endógenos de crecimiento y las limitaciones externas ejercidas por el ambiente, o sea, los modelos arquitecturales definen los modos de crecimiento genéticamente determinados (Edelin, 1984).

El objetivo del **análisis arquitectural** es, por lo tanto, poner en evidencia los procesos endógenos por medio de la observación. Ella describe la serie de fases de desarrollo presentadas por un organismo desde su germinación hasta su muerte y de su comparación se deducen las leyes del crecimiento que determinan esta sucesión en la especie considerada (Edelin, 1984).

Los **criterios de análisis arquitectural**, se basan en 5 series de características que determinan en gran parte la estructura del organismo, que son el modo y tipo de crecimiento, tipo de ramificación del aparato vegetativo, diferenciación morfológica de los ejes y posición de la sexualidad.

La diferencia del **método arquitectural** en relación a otras disciplinas morfológicas, está en el nivel de análisis donde la planta es evaluada en su totalidad, considerando su aspecto dinámico y no estático. Este aspecto, pone en evi-

dencia las reglas generales de organización del conjunto del individuo (Edelin, 1984).

El programa genético o potencial total que tiene una determinada especie, es alcanzado si encuentra todas las condiciones ambientales propicias (recursos hídricos, nutrientes, luz, grado de competencia con otras especies). Si estas condiciones no son favorables, la especie posiblemente cumplirá parcialmente su programa genético. Eso se reflejará en la **plasticidad arquitectural**, que debe estar relacionada en las gramíneas con el número de nudos, largo de los entrenudos de sus culmos, que a la vez se relaciona con la organización espacial y temporal de la planta.

Las diferentes formas arquitecturales de las gramíneas también parecen relacionarse estrechamente con los grupos fenológicos, originando patrones distintos de explotación temporal de los recursos ambientales, en términos de la coexistencia de varias gramíneas en la comunidad de sabana. Estos hechos están ligados a la no sincronía de las fenofases reproductivas, dinámica temporal del banco de semillas, como repartición del nicho comunitario (Silva 1983; Sarmiento 1983b; Sarmiento & Monasterio 1983; Silva & Ataroff 1985).

En este trabajo se trata de buscar evidencias para contestar las siguientes preguntas:

1. ¿Cuáles son las características arquitecturales más relevantes de las gramíneas de las sabanas y cómo se relacionan con la dinámica de ocupación y explotación del espacio?
2. ¿Cuál es la extensión de la variación arquitectural de la misma especie de gramínea en suelos profundos y superficiales en las sabanas estacionales?
3. ¿Cómo varía la arquitectura de las gramíneas en respuesta al pastoreo o quemas?
4. ¿Cuál es el grado de plasticidad arquitectural de distintas especies de la sabana y cómo se manifiesta?

El objetivo general de este trabajo, es estudiar los patrones arquitecturales de cuatro gramíneas de las sabanas estacionales de Barinas, Edo. Barinas, en relación a factores ecológicos preponderantes bajo los cuales estas especies crecen. Estos factores son básicamente, la textura y profundidad del suelo, la remoción periódica de la biomasa aérea como consecuencia del pastoreo y/o de las quemas anuales.

Como los estudios sobre arquitectura de plantas herbáceas están en una etapa incipiente, un segundo objetivo es el de desarrollar una metodología que permita caracterizar arquitectura de las gramíneas de las sabanas sobre bases preferencialmente cuantitativas para poder relacionarlas con

c. Si todas las gramíneas crecen en base a la replicación de unidades modulares (vástagos), esencialmente similares, las adaptaciones a presiones selectivas tan diferentes, deben reflejarse en diferencias arquitecturales de estas estructuras.

Las sabanas pueden ocurrir en suelos profundos desarrollados en materiales aluviales viejos y también en suelos superficiales donde los cantos rodados representan impedimento para la penetración de las raíces. La profundidad en estos suelos raramente alcanza más que 10 ó 15 cm y todos estos suelos superficiales son relativamente secos por causa del pequeño volumen de suelo explorado por las raíces, particularmente por las raíces finas de las gramíneas (Sarmiento, 1983).

Las sabanas estacionales del Estado Barinas, ocurren en suelos de la serie QIV, caracterizados por ser bien drenados y con abundantes cantos rodados de areniscas (Silva & Sarmiento, 1976). Los suelos del Hato Palma Sola, corresponden a esta serie de suelos. En las áreas más altas, son superficiales y con cantos rodados en la superficie, mientras que en áreas más bajas, son más profundos, debido al redeposición de material erosionado de las áreas más altas.

Basándose en esta situación, se puede hipotetizar que las mismas especies de gramíneas que ocurren tanto en los

sitios de suelos superficiales como en los de suelos más profundos, deben exhibir características arquitecturales variables, adaptadas a los dos diferentes espacios para la captura de recursos. Probablemente, en los suelos superficiales, los entrenudos de los ejes aéreos (sistema epigeo), deben ser más cortos y consecuentemente más cortos los culmos florales, que los de los suelos más profundos. Debido a los impedimentos del substrato rocoso de los suelos superficiales, posiblemente los ejes rizomatozos de las gramíneas sean menos profundos y explotando áreas más superficiales que los de los suelos más profundos.

Se propone, en última instancia, contribuir al desarrollo de una capacidad predictiva de las respuestas de las comunidades de sabana a cambios en el régimen ambiental prevalente y a disturbios naturales o inducidos por el manejo.

2. AREA DE ESTUDIO.

El área de estudio se ubica en los terrenos del Hato Palma Sola, propiedad de la Sra. Isa Mata, a unos 10 km al Oeste de la ciudad de Barinas, Estado Barinas ($8^{\circ} 38' N - 70^{\circ} 12' W$). La temperatura media anual es de $27^{\circ}C$ y la precipitación anual promedio es de aproximadamente 1500 mm. La precipitación es marcadamente estacional con una estación húmeda de siete a ocho meses (Abril a Noviembre) durante los cuales se concentran casi todas las lluvias y

una estación seca de cuatro a cinco meses de duración (Diciembre a Abril), con casi ninguna precipitación.

Las variaciones interanuales pueden ser importantes, tanto en magnitud (1000 mm de diferencia entre el año más seco y el más húmedo) como patrón de estacionalidad, ya que puede ocurrir una segunda estación seca muy corta a mediados de año, como pueden producirse lluvias durante un corto lapso en la estación seca (Silva, 1983). Para las gramíneas, el suministro de agua depende exclusivamente de las precipitaciones.

En la Fig. 1, están registradas las variaciones interanuales de la precipitación total para el período de 1975/86, correspondiente a la estación meteorológica Barinas - Aeropuerto, Edo. Barinas, según Acevedo (1988).

El área corresponde a una típica sabana estacional, con árboles esparcidos y algunas islas de bosque deciduo ("matas"). El estrato arbóreo discontinuo está representado por especies tales como *Bowdichia virgilioides*, *Palicourea rigida* y *Casearia sylvestris*. En el estrato herbáceo (50 - 100 cm de alto), los elementos más importantes son las gramíneas, cuyas especies dominantes son *Elyonurus adustus* (Trin.) Ekman; *Sporobolus cubensis* Hitch., *Leptocoryphium lanatum* (H.B.K.) Nees; *Axonopus canescens* (Trin) Pilger; *Andropogon semiberbis* (Nees) Kunth y *Trachypogon plumosus* (H.& B, ex Wild.) Nees (Sarmiento, 1983).

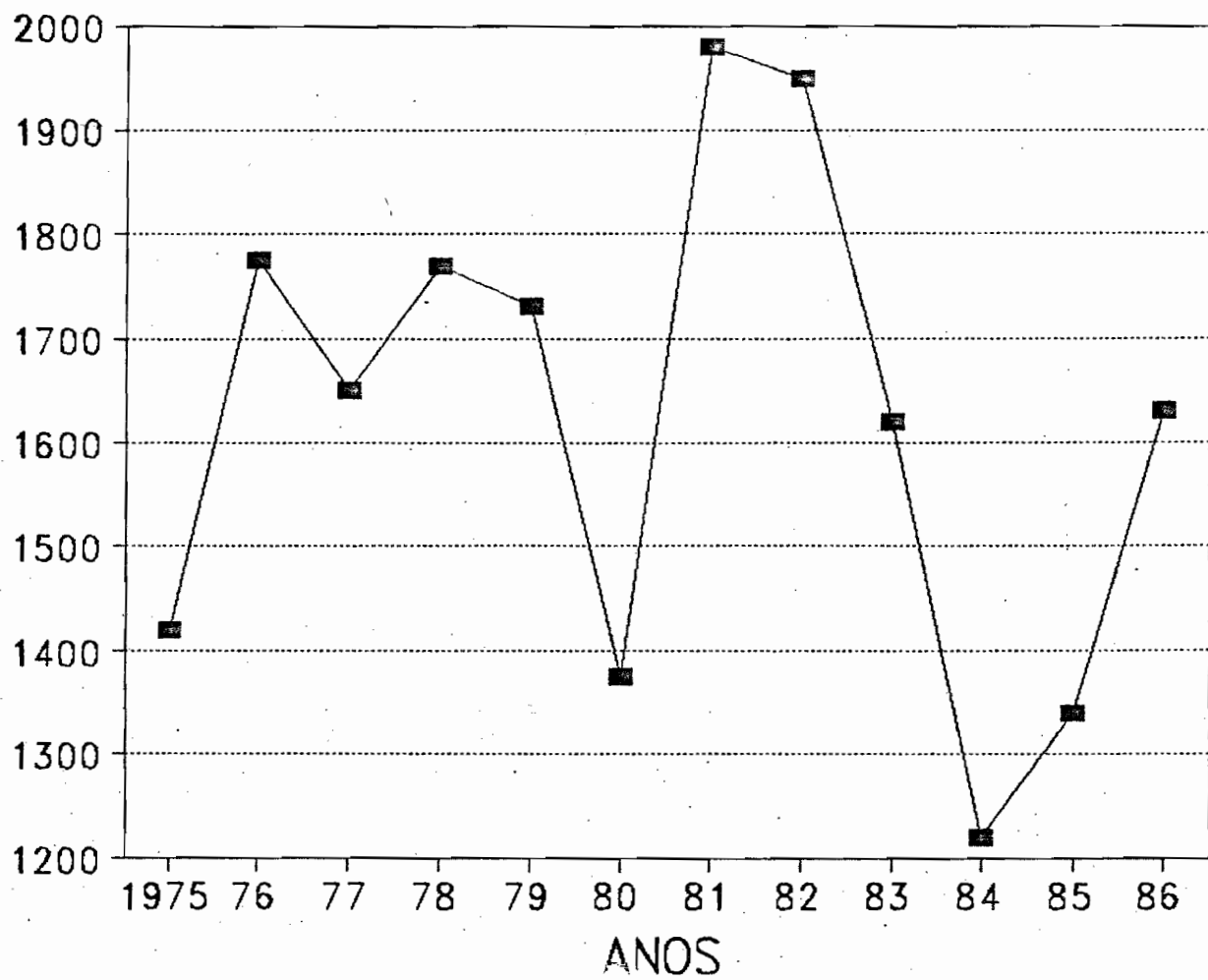


FIG.1 Variaciones interanuales de la precipitación total para el periodo de 1975/86; Estación Meteorológica de Barinas/Edo. Barinas. Según Acevedo, (1988).

Aunque exista esta dominancia, Silva (1983), resalta sobre el aspecto de la dominancia relativa de las gramíneas de las sabanas, donde en determinadas áreas son más frecuentes otras especies tales como *Andropogon selloanus* (Hack.), *Paspalum petinatum* Nees y *Axonopus canescens*.

Esta área está sometida a ganadería extensiva y quemas anuales normalmente en el final de la estación de sequía.

Encuanto al aspecto geomorfológico, esta área pertenece a la unidad QIV, caracterizada por ser la más antigua acumulación pleistocénica, sometida a deformaciones tectónicas y formada de materiales más gruesos (Zinck & Stagno, 1966); Rubefacción y lixiviación son los procesos pedogenéticos preponderantes, textura franco arenosa y franco arcillosa, drenaje de moderado muy rápido a moderado rápido; color 5YR y baja capacidad de retención de agua útil (Silva & Sarmiento, 1976).

3. ESPECIES ESTUDIADAS.

El criterio para la selección de las especies a ser estudiadas fué la natural secuencia fenológica reproductiva de la comunidad de gramíneas dominantes en el área de estudio, en el periodo comprendido entre Enero a Abril/1991.

Para una caracterización arquitectural más completa de la comunidad de gramíneas dominantes del área, se deberían tomar en cuenta todas las gramíneas que florecieran en

un ciclo anual, considerando todo el espectro fenológico de precoces, tempranas, intermedias y tardías. Debido al tiempo disponible, se restringió el estudio a solamente tres precoces y una tardía:

Sporobolus cubensis Hitch. - PRECOZ

Elyonurus adustus (Trin.) Ekman - PRECOZ

Leptocoryphium lanatum (H.B.K.) Nees - PRECOZ

Andropogon semiberbis (Nees) Kunth - TARDIA

Las cuatro especies están incluidas en el grupo de formas de vida descrito por Sarmiento (1983), como gramíneas herbáceas en macollas con partes epigeas totalmente estacionales (que no sobreviven de un ciclo a otro) e hipogeas perennes.

S.cubensis, *E.adustus* y *L.lanatum* representan el estrato inferior en la comunidad de gramíneas dominantes de esta área, mientras *A.semiberbis*, el estrato superior. Las dos primeras especies ocurren en estrecho rango de habitats encontrándose solamente en sabanas de suelos arenosos con buen drenaje y posiciones topográficas altas, en las unidades QIV y Boconoito; mientras que *L.lanatum* y *A.semiberbis* ocurren más amplio rango (Silva & Sarmiento, 1976).

Silva & Ataroff (1985), muestran algunos importantes aspectos de la fenología reproductiva de estas especies: las tres precoces restringen la formación de vástagos y

hojas a la estación lluviosa, florecen, maduran sus cariopsis y los dispersan rápidamente en la misma estación. Mientras la tardía, forma sus nuevos vástagos y hojas al final de esta estación de lluvias hasta el medio de la seca, floreciendo en el inicio de la estación de lluvias y dispersando sus cariopsis en las primeras semanas de la estación seca.

Hay también diferencias en las diásporas de estas especies, relacionadas a la forma, número por individuo, peso seco, porcentaje de diásporas con cariopsis y porcenta

12

je de cariopsis viables. Las de *S.cubensis* y *L.lanatum* son pequeñas, livianas y estructuralmente sencillas mientras que las de *E.adustus* y *A.semiberbis* son complejas, pesadas y voluminosas. El número de diásporas por individuo es marcadamente superior en la tardía; el peso seco aumenta de las precoces hacia la tardía, mientras que el porcentaje de diásporas con cariopsis y porcentaje de cariopsis viables se reducen de las precoces hacia la tardía. Con relación a la dinámica del banco de semillas, hay una estrategia de alternancia de ocupación, primero por las precoces y luego la tardía, no ocurriendo solapamiento.

4. MATERIALES Y METODOS.

4.1. ACTIVIDADES DE CAMPO.

Fueron seleccionados dos sitios con suelos de di-

ferentes texturas y profundidad en el Hato Palma Sola dentro de la unidad geomorfológica QIV. El sitio 1 está localizado en las áreas más altas de suelos superficiales con presencia de cantos rodados y posiblemente con mayor infiltración y valores más bajos de nutrientes. El sitio 2 en cambio, se caracteriza por suelos de textura más fina, más profundos por causa de la acumulación del material erosionado de las áreas más altas.

En cada sitio fueron colectadas cinco macollas de cada especie en floración, con cierto aislamiento de las vecinas, con diferentes perímetros basales, pero estas medidas no fueron preestablecidas. En la Tabla 2, están los perímetros basales de todas las macollas colectadas en los respectivos sitios. Cada macolla fue sacada de su hábitat con una determinada cantidad de suelo intacto, incluyendo los rizomas y gran parte de las raíces.

Las colectas fueron realizadas en los meses de Enero a Marzo/1991. En Enero se colectó *A.semiberbis* en los dos sitios y *S.cubensis* en el sitio 2, dos semanas después de la quema que ocurrió en 30/12/90. En áreas vecinas no quemadas, los individuos de esta especie, no presentaban floración. En Enero y Febrero fueron colectadas *E.adustus* y *L.lanatum* en este sitio. Treinta y tres días después de una quema extensiva (que ocurrió el 15/2/1991), en la sabana donde se ubica el sitio 1, fueron colectadas *S.cubensis*, *E.adustus* y *L.lanatum* en floración.

Para se observar las yemas, vástagos de *L.lanatum* fueron colectados en Abril y Junio/1989 y de *A.semiberbis*, en Junio, correspondiendo al final de la estación de sequía hacia el inicio de la estación de lluvia y conservados en FAA.

4.2. ACTIVIDADES DE LABORATORIO.

Para la evaluación de la fitomasa hipogea, se consideró en cada macolla un cilindro de suelo de 5 cm de radio a partir del perímetro basal de la macolla (al nivel del suelo), y bajando hasta las extremidades de los rizomas. Se midió posteriormente la profundidad de la macolla desde el nivel del suelo, hasta los rizomas. Se separó cada vástago de manera que conservara completas las partes epigea e hipogea y se determinó el número de vástagos vegetativos y florales.

En la evaluación de los vástagos, fueron considerados un máximo de 10 por macolla y en cada uno de ellos se consideró el número de nudos, largo de los entrenudos, altura total del culmo y eje floral, número y posición de las hojas, largo, forma y posición de los rizomas.

Con relación a la macolla se evaluó número total de vástagos, número de vástagos florales y vegetativos, número de hojas, relación peso/área y fitomasa hipogea/epigea. Además de eso, se identificó la posición del más de flo-

ración para cada especie para determinar el grupo fenológico.

Para la fitomasa epigea, se tomó en cuenta todo el material vivo o muerto que se encontraba en el radio de suelo considerado (láminas y vainas foliares, cuimos, inflorescencias; restos de vástagos viejos o muertos). Para la fitomasa hipogea, se consideraron los rizomas y las raíces vivas o muertas del radio de suelo considerado.

Para el área foliar fueron consideradas únicamente las hojas con láminas foliares completas y extendidas. Después de seleccionadas, fueron envueltas en papel periódico húmedo, y dejadas por 24 horas para luego llevarlas a un medidor de área foliar LI-COR, modelo LI-1300. Después de secas las hojas en la estufa, se determinó el peso seco por macolla.

Todo el material después de lavado, fue secado a temperatura ambiente y luego llevado a la estufa a 50°C, durante 5 días. Luego se procedió a pesar todo el material, separado en fitomasa epigea e hipogea, por macolla.

Los datos obtenidos, fueron trabajados con la hoja de cálculo del programa computacional QUATTRO PRO, donde se calcularon los promedios, desviaciones estándar, errores estándar y elaboración de tablas y gráficas, según criterios de Biow (1990).

Para la caracterización de vástago, composición y

asignación de fitomasa a los compartimientos de la planta, sin diferenciación de sitios, fueron promediadas las 10 macollas, cinco de cada sitio (Tablas 1, 2, 3).

Dada la naturaleza exploratoria de este estudio, no se plantearon cálculos estadísticos más elaborados para el tratamiento de los datos.

5. FORMAS DE VIDA.

Como ya fue mencionado, *S.cubensis*, *E.adustus*, *L.lanatum* y *A.semiberbis* pertenecen al Grupo 2 del sistema de clasificación de formas de vida de la sabana, propuesto por Sarmiento & Monasterio (1983), donde incluyen las gramíneas perennes en macolla cuya parte epigea es completamente estacional y la hipogea perenne. Basandose en aspectos morfofuncionales de acuerdo con el grado de perennidad de las estructuras, lo que parecen ser adaptativos y de significado evolutivo.-Los mismos autores hacen algunas consideraciones críticas sobre la inviabilidad del uso del sistema de Raunkiaer (1934), para las plantas de las sabanas. Argumentan que aún las hemicriptófitas y geófitas sean los grupos dominantes de las sabanas, el fitoclima de estos dos grupos en el referido sistema, corresponde al clima frío, o frío húmedo propio de altas altitudes que no están ecológicamente relacionados al ambiente de sabana tropical, donde la sequía y fuego son las limitaciones ambientales en las sabanas estacionales e inundación en las sabanas hi-

perestacionales.

6. TIPOS DE ARQUITECTURA O FORMAS DE CRECIMIENTO.

Las cuatro especies de gramíneas estudiadas forman parte del mismo grupo de forma de vida, pero se dividen en dos grupos con diferentes tipos arquitecturales: *S.cubensis*, *E.adustus* y *L.lanatum* presentan el tipo de arquitectura basal, mientras *A.semiberbis* el tipo basal caulinar en el sentido de Descoings (1975).

Fournier (1982a), en su estudio de clasificación arquitectural para algunas gramíneas africanas, utilizó los criterios de Descoings (1975), separando las gramíneas en macolla en dos tipos básicos: basal y ramificado. En el primer tipo, las ramificaciones vegetativas se hacen únicamente en la base de la planta al nivel de la corona; los culmos no cargan hojas o las hojas son poco desarrolladas. En este tipo se identifica fácilmente en la parte aérea un estrato inferior vegetativo y un superior florífero. El tipo ramificado por otro lado, se caracteriza por presentar importante ramificación basal, pero también una ramificación que parte de los nudos de los culmos hasta el nivel de la inflorescencia.

Silva (1983), aplica los criterios de ramificación aérea utilizados por Fournier (1982a), para clasificar los tipos arquitecturales de las gramíneas perennes en macollas

de las sabanas venezolanas, lo que se puede resumir en dos grupos distintos: El grupo de las **basales**, en que se diferencian en sus culmos un estrato inferior con el follaje y otro superior con inflorescencias. En este grupo están incluidas *S.cubensis*, *E.adustus* y *L.lanatum*. El otro, grupo de las **erectas**, se caracteriza por poseer follaje basal, pero también una importante follaje a lo largo del culmo. En este grupo están *Axonopus canescens*, *Trachypogon plumosus* y *A.semiberbis*.

En resumen, el grupo de especies de gramíneas dominantes de las sabanas, representan un continuo de formas arquitecturales, que también exhiben un gradiente de altura. Así es que las basales son las gramíneas que componen el estrato inferior y las erectas comprenden las de altura intermedia (estrato intermedio) y las altas (estrato superior).

7. RELACION DE LOS TIPOS ARQUITECTURALES CON LA FENOLOGIA REPRODUCTIVA DE LAS GRAMINEAS.

S.cubensis, *E.adustus* y *L.lanatum*, especies de arquitectura basal, florecen tempranamente aún antes de comenzar las lluvias, dos a cuatro semanas después de la quema, mientras *A.semiberbis*, de arquitectura erecta, florece tardíamente en la estación de lluvias.

Parece haber una estrecha relación entre los eventos de crecimiento con la estacionalidad temporal y a la vez con los patrones morfológicos de desarrollo entre las gramíneas de la sabana.

Estas correlaciones han sido observadas en las sabanas venezolanas (Silva, 1983; Sarmiento & Monasterio, 1983); en las sabanas brasileñas (Almeida, com. personal) y en las sabanas africanas (Granier & Cabanis, 1975), donde las primeras gramíneas a florecer en el ciclo anual, son las de arquitectura basal y las últimas, las especies erectas con hojas caulinares y aparato vegetativo bien desarrollado.

8. RESULTADOS.

Como anteriormente fue señalado, se determina el modelo arquitectural de una planta observando las secuencia de las fases de desarrollo de las especies desde la germinación de las semillas hasta la instalación de su sexualidad (Dos Santos 1981, Jeannoda-Robinson 1977, Edelin 1984).

En este trabajo no se tiene el propósito de determinar la arquitectura de las especies de gramíneas seleccionadas una vez que fueron evaluadas plantas adultas, con su sexualidad ya instalada. El interés tampoco es determinar a que modelo de clasificación pertenece cada especie, sino comparar los rasgos sobresalientes de la arquitectura de las plantas con fenología y formas arquitecturales distintas, verificando su plasticidad arquitectural en suelos con diferentes texturas y buscar desarrollar una metodología en base cuantitativa para caracterizar las gramíneas de las sabanas. Estos son los tres puntos claves que se maneja en este trabajo, de naturaleza exploratoria y descriptiva.

En la caracterización de las gramíneas evaluadas se distinguirán dos aspectos del conjunto arquitectural:

1. El sistema hipogeo o rizomatoso subterráneo y
2. El sistema epigeo o aéreo que lleva el follaje.

El sistema hipogeo desempeña funciones de explotación y

ocupación del espacio subterráneo, aporte trófico a las ramificaciones aéreas, fijación de la planta al suelo y origen de los ejes aéreos (reproducción vegetativa), mientras que el sistema epigeo está relacionado con funciones de asimilación y producción de semillas.

8.1. PATRONES DE CRECIMIENTO DE *S.CUBENSIS*.

8.1.1. ARQUITECTURA HIPOGEA.

En general, la parte perenne de las gramíneas en macolla, está representada por una especie de bandeja o plato, la **corona** ("crown" o "plateau de tallage"). Es bastante desarrollada en algunas especies (*S.cubensis* y *E.adustus*), localizándose una parte por encima y la otra por debajo del nivel del suelo (Fig.2).

La corona está formada por la reunión de las bases de grupos de vástagos delimitados, que a nivel de macolla pueden ser considerados como **paquetes modulares** (Fig.3) ya que la **unidad modular**, o **módulo** de la macolla es el **vástago**. Cada vástago en este sentido, es el elemento que se repite en la macolla con igual morfología y función.

En *S.cubensis*, cada paquete modular está asociado con una estructura rizomatosa corta y constituida de cortos entrenudos, donde hay yemas de donde salen lateral e inferiormente las raíces que son gruesas.

La especie presenta un número variable tanto en

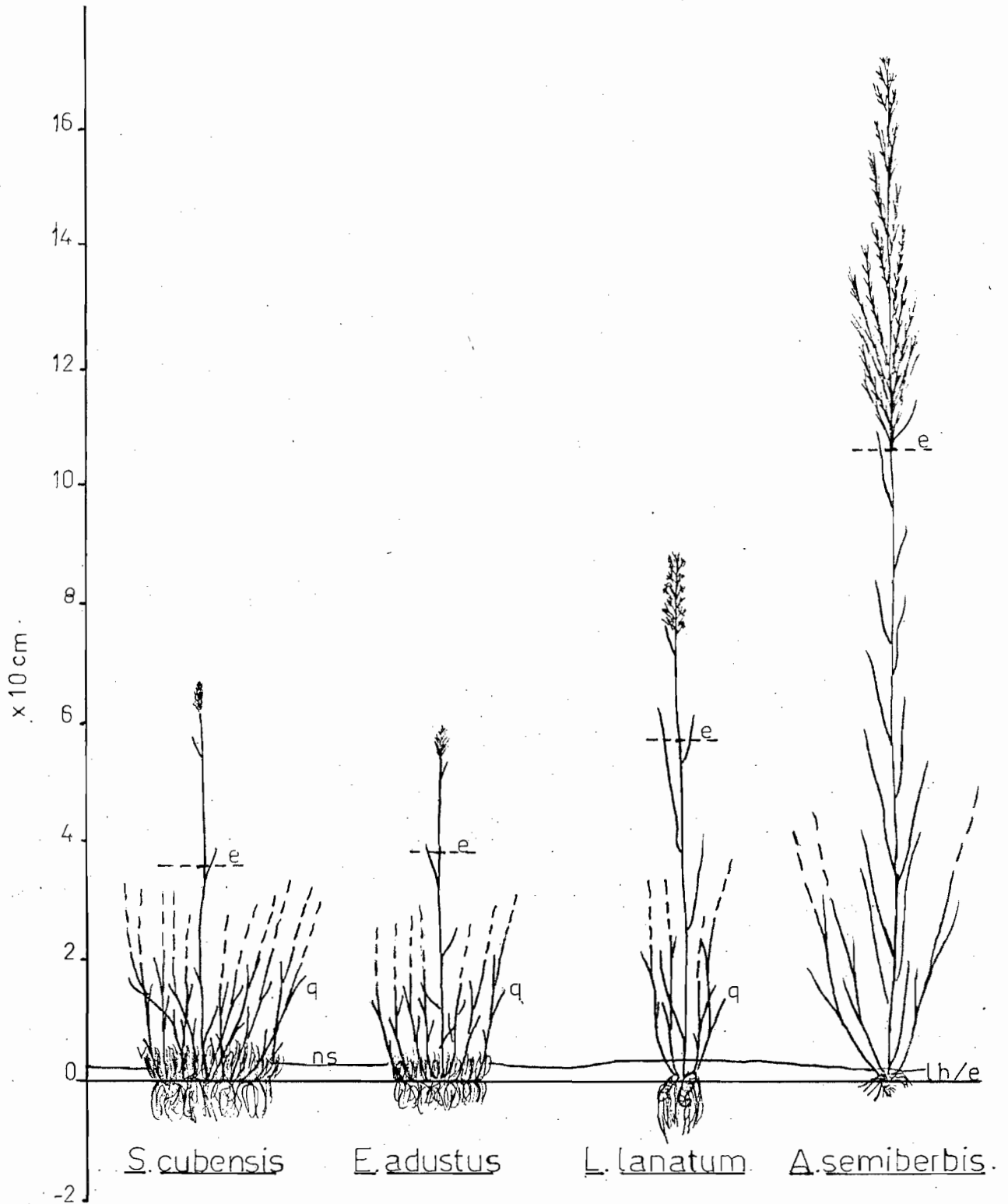


FIG. 2. Representación esquemática de los vástagos a partir de la Corona: inicio del eje floral (e); nivel del suelo (ns); vaina (v); hoja quemada (q); límite hipogeo/epigeo (Lh/e).

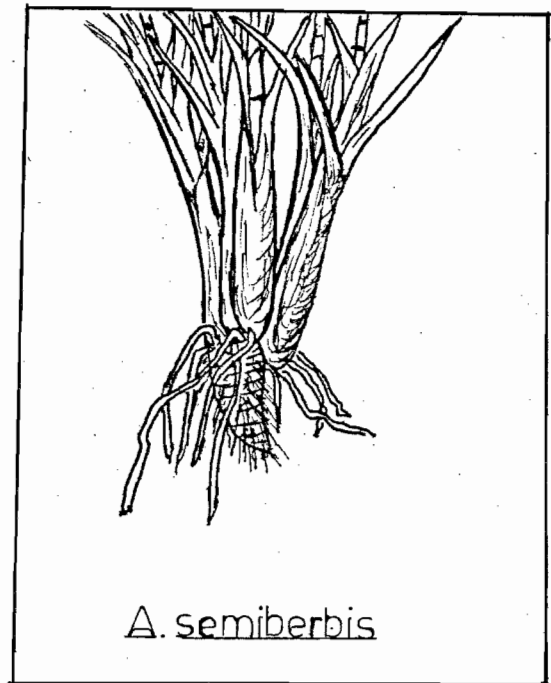
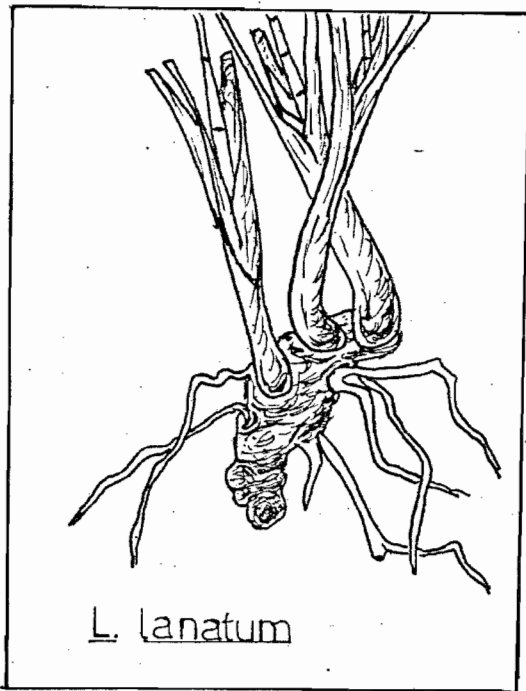
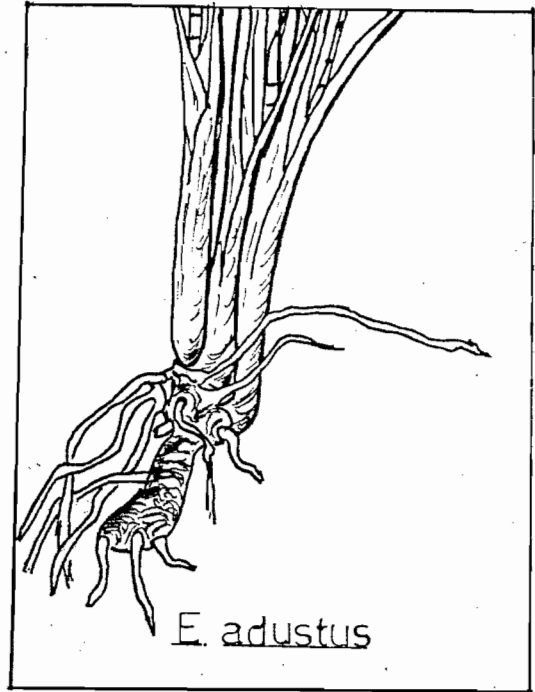
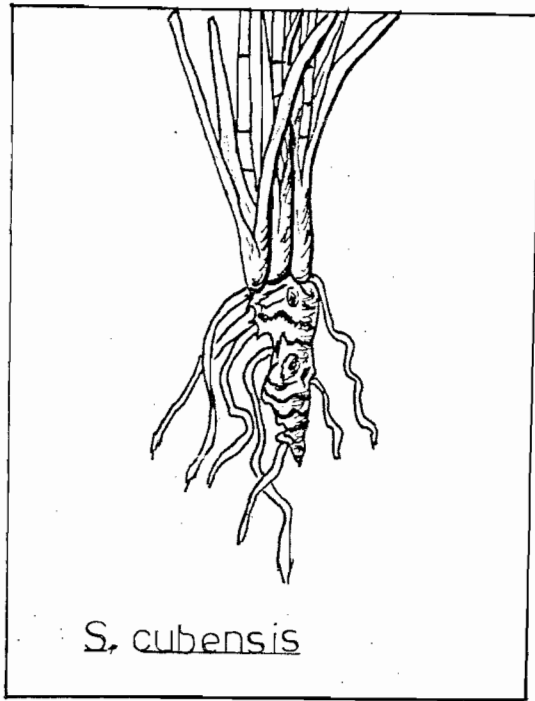


FIG. 3 Unidades modulares de las gramíneas con sus elementos: Bases de los vástagos, rizomas y raíces.

paquetes modulares por macolla (de pocos hasta muchos) cuanto el número de vástagos por paquete modular (desde 2 hasta 15), dependiendo del perímetro basal de cada macolla. Las bases de los vástagos están protegidas por vainas delicadas y de fácil descomposición. La conexión entre los paquetes modulares es hecha por la ramificación de los rizomas que junto con las raíces hacen de la corona de esta especie bastante compacta.

Penetran las raíces por entre las vainas en descomposición, formando una especie de red que sella los espacios entre las unidades modulares, permitiendo que la corona atrape tanto las cenizas que caen después de la quema, como conchas de caracoles, formando posiblemente un micrositio con mejores condiciones de nutrientes y humedad que el ambiente alrededor de la macolla. En este microambiente fueron encontrados varias especies de insectos adultos y en fase de larva (gusanos, hormigas, termitas, abejorros) y moluscos de más de una especie.

8.1.2. ARQUITECTURA EPIGEA

8.1.2.1. EL CULMO Y LAS HOJAS.

La Fig. 4, muestra el patrón de alargamiento de los entrenudos de *S. cubensis*.

El culmo, vegetativamente se origina de meristemas o yemas que se localizan en el rizoma, protegidos en la corona

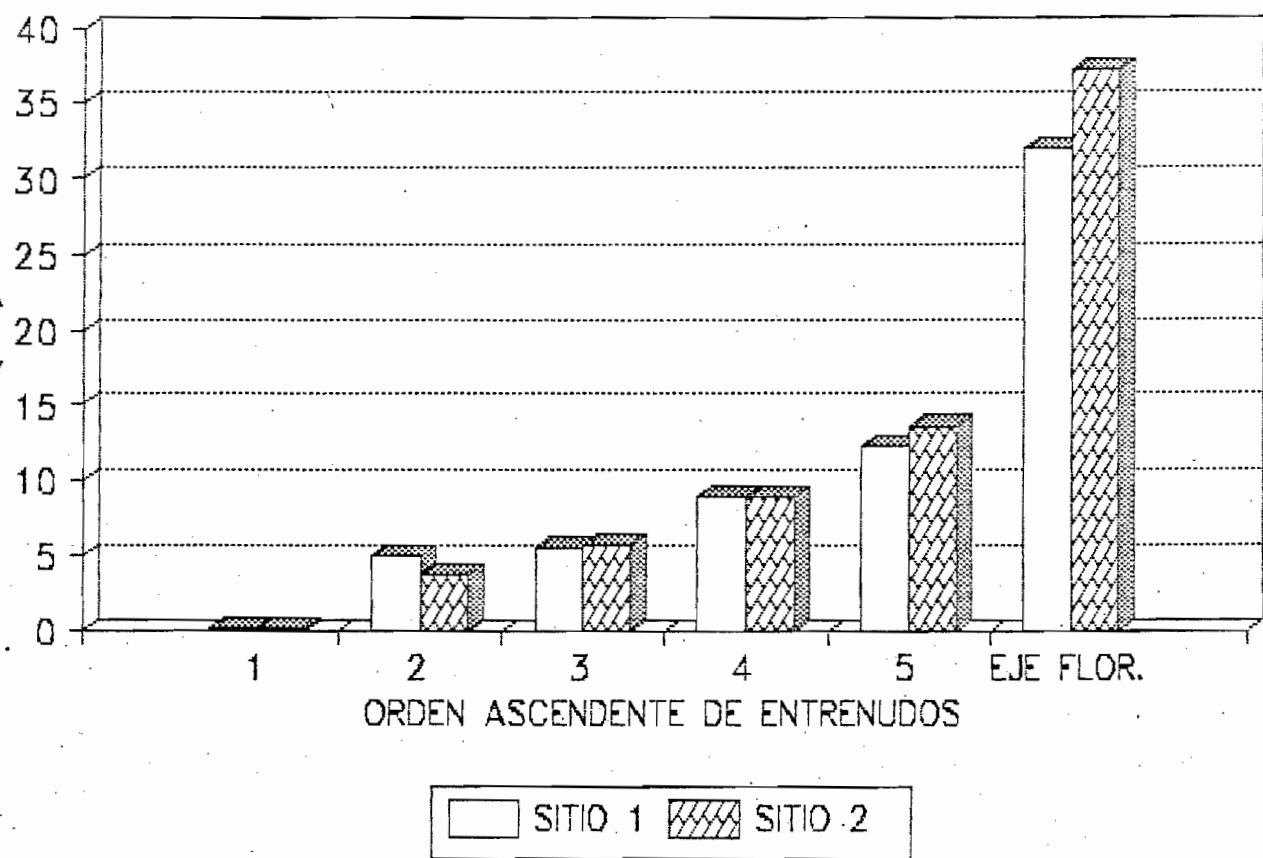


FIG. 4 *Sporobolus cubensis*: Número y largo de entrenudos por vástago; Eje flor. (eje floral); Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

por las bases de las vainas de un vástago adulto, por debajo del nivel del suelo. En condiciones favorables, las yemas se desarrollan, creciendo hacia arriba, saliendo a la superficie del suelo, por alargamiento de los entrenudos. Esta elongación sigue un **patrón ascendente** que varía de la base hacia el ápice del culmo. El entrenudo 1, lo que separa el rizoma del culmo, es el más corto (2mm de largo). Luego los entrenudos siguientes van progresivamente aumentando su largo, hasta el 5 que alcanza el máximo de alargamiento con casi 15 cm.

En un cierto momento, los meristemas apicales de este **culmo vegetativo**, posiblemente respondiendo a señales ambientales y/o hormonales, se diferencian en un meristema floral y se desarrollan las inflorescencias - **culmo floral** (Fig. 5).

El eje floral (considerado como la parte comprendida entre el nudo superior que sale la "folha-bandeira" y el ápice de la inflorescencia), con más de 30cm, sumado a los cinco entrenudos constituyen el vástago promedio de **S.cubensis**, alrededor de 70 cm. Este eje floral, corresponde a casi la mitad del largo total del culmo (Fig.5).

Dos semanas después de la quema, fueron colectadas macollas de **S.cubensis**, para caracterización arquitectural, pero fue verificado que quince días más tarde, cuando las plantas estaban en estadio reproductivo más avanzado, los entrenudos estaban más alargados, lo que motivó a rechazar

x 10 cm

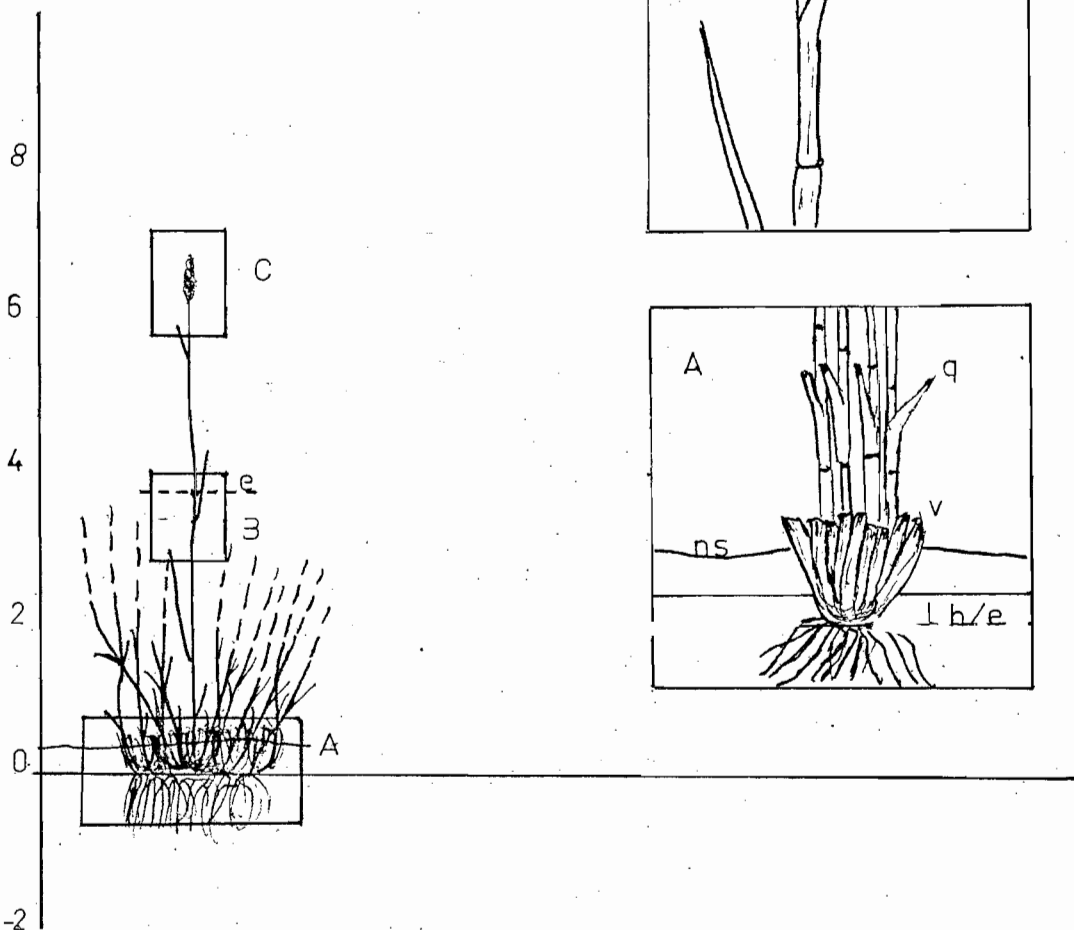


FIG. 5 *S. cubensis*: detalle de la corona (A); inserción de la hojas en el tallo (B); inflorescencia (C); inicio del eje floral (e); nivel del suelo (ns); vaina (q) hoja quemada (q); límite hipogeo/epigeo (Lh/e).

los datos de estas evaluaciones y considerar los de coleta posterior, que están registrados en la Fig. 4 y representan, entonces, el crecimiento de 30 días después de la quema.

La Fig. 6, presenta el largo promedio de las hojas de *S.cubensis*, en su posición ascendente en el culmo. (Los valores de la figura, representan el largo de las láminas foliares; no fueron registrados los valores de la hoja 1, que es vaina vieja, la que sale del nudo 1, ni de la 2 que es la hoja quemada, por la constante ausencia de la extremidad apical). Por tanto, el número 1 significa la posición del primer nudo en el culmo, de donde sale una vaina y el 2 donde sale la hoja quemada del segundo nudo.

Si se comparan las Figs. 4 y 6, se verifica que el patrón de crecimiento de las hojas es justamente el opuesto al de los entrenudos. O sea, los entrenudos presentan un patrón ascendente de elongación a partir de la base del tallo, mientras que las hojas presentan un **patrón descendente** partiendo del mismo punto. Así, la hoja basal es la más larga y la superior, la más corta. La última hoja o "folha-bandeira", tiene su vaina muy larga (alcanza hasta ocho veces el tamaño de la lámina), que debe tener la función inicial de proteger la inflorescencia y posteriormente de sostener el eje floral.

La gran mayoría de los vástagos de *S.cubensis* tenían 3,

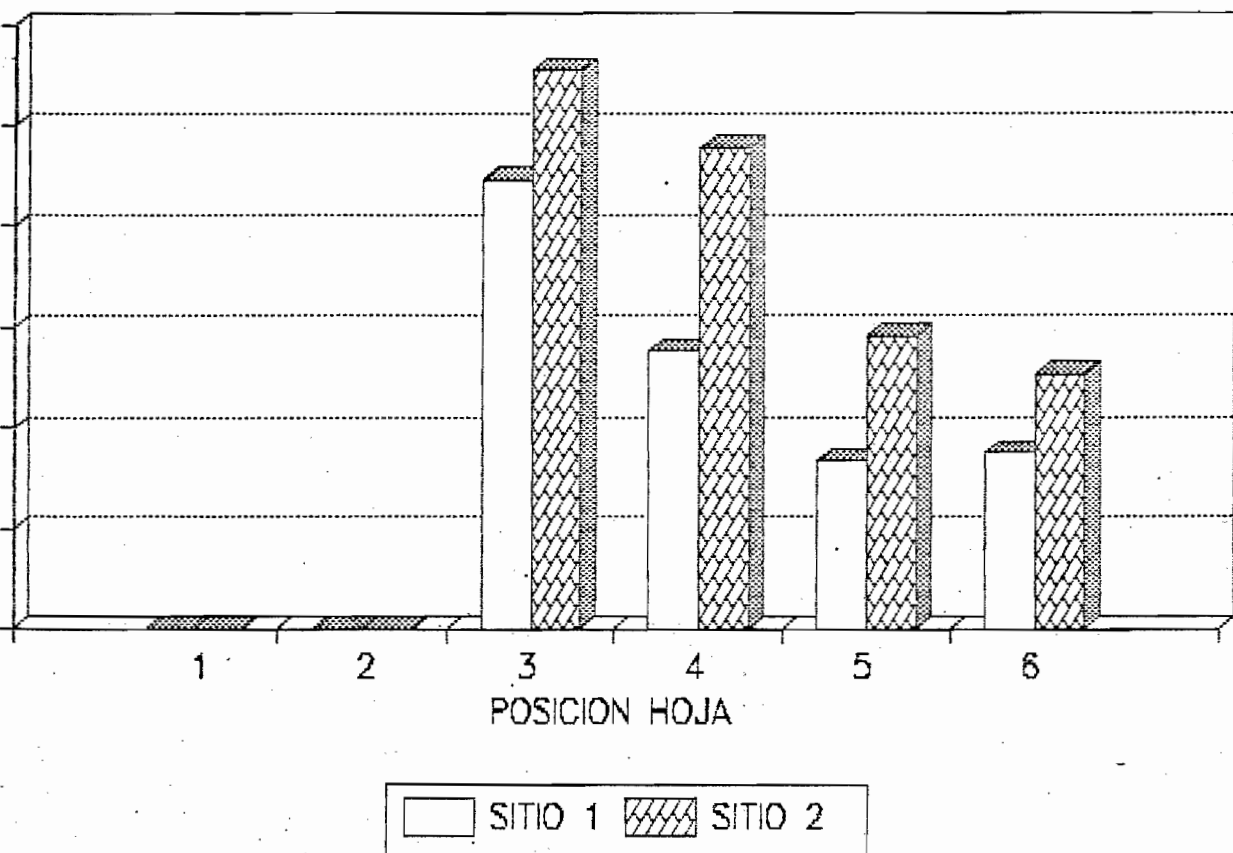


FIG. 6. *Sporobolus cubensis*: Largo y posición de las hojas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial) Sitio 2 (suelo de texturaa fina/ profundo).

4 hojas vivas y pocos con 5, que salen lateral y alternadamente de cada nudo. Las hojas quemadas son siempre más largas que la siguiente, manteniendo el patrón descendente de crecimiento de las hojas de esta especie.

8.1.3. LA COMPOSICION DE LA MACOLLA

Resumiendo lo que fue explicado anteriormente: los vástagos se originan por desarrollo de las yemas de los rizomas situados en la corona, reunidos constituyen paquetes modulares conectados por ramificaciones simpodiales, componiendo todo este conjunto, una macolla.

Las macollas de esta especie, parecen crecer en sentido horizontal del centro hacia la periferia. Esto implica que los paquetes modulares centrales son más viejos que los periféricos. Esta hipótesis parece tener fundamento, por haber sido encontradas en el área de estudio, macollas de esta especie posiblemente en tres estadios etáricos: algunas macollas bastante compactas, otras con espacios internos y otras con solamente suelo en la parte interna y las conexiones flojas entre las unidades modulares. La idea es que la macolla con espacio central vacío esté en proceso de fragmentación (Fig.7).

El proceso de fragmentación de macollas fue observado por Fournier (1982) en gramíneas africanas.

El perímetro basal promedio de *S.cubensis* (Tabla 2), en

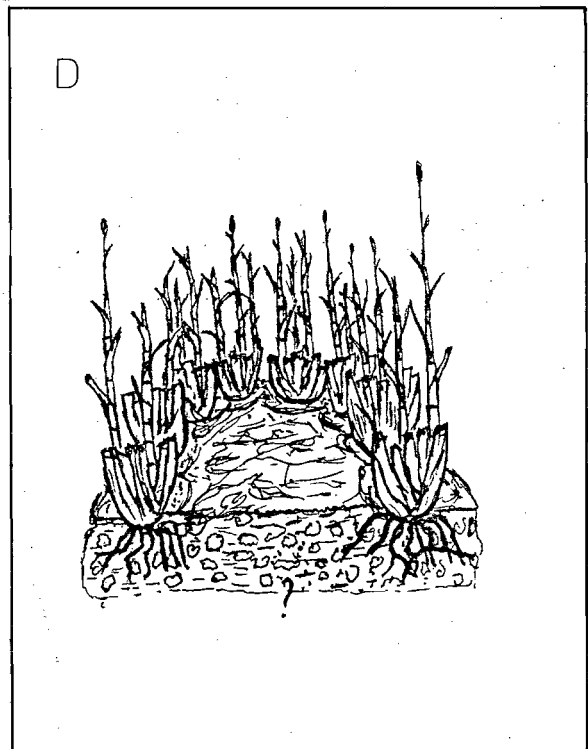
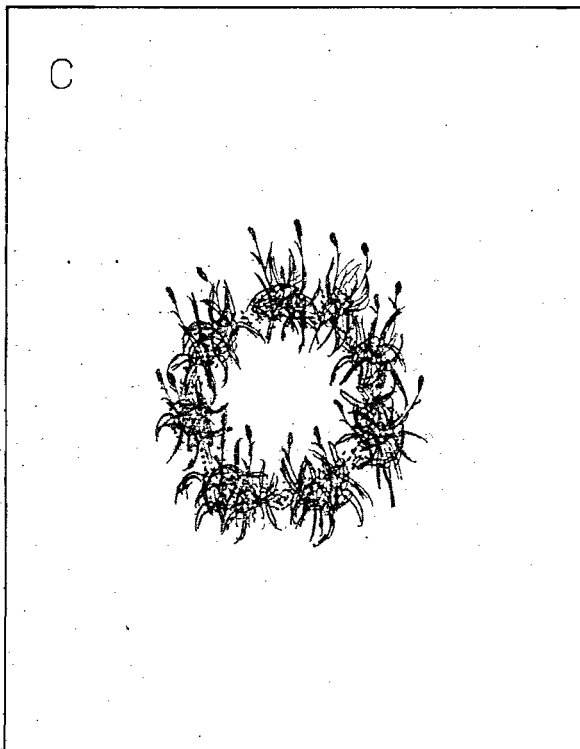
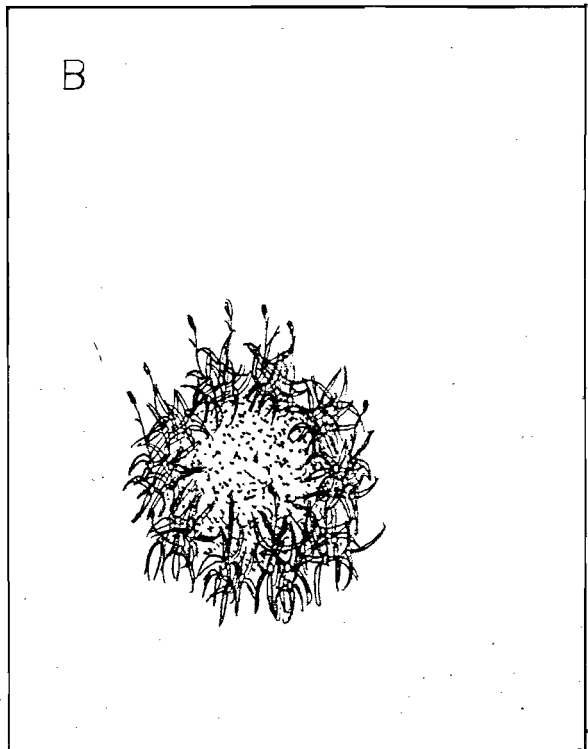
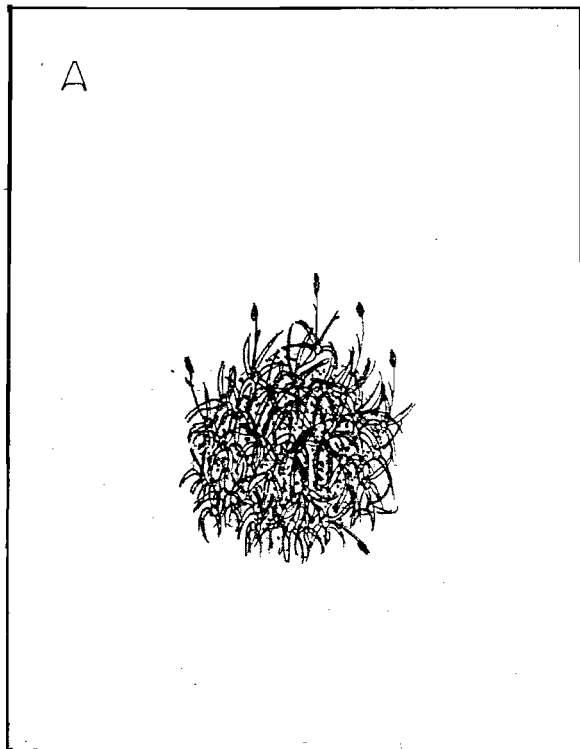


FIG. 7 Fragmentación de una macolla de *S. cubensis*: macolla adulta (A); macolla en proceso de fragmentación (B); macolla con espacio central vacío, sin suelo (C); corte transversal de la macolla (D).

época de floración, fué de 46cm, con una profundidad alrededor de 5cm (del nivel del suelo a la parte final de los rizomas). El número total de vástagos por planta, fue superior a 250, de los cuales el 12 % estaban en floración. El número de hojas también fue alto (incluyendo las hojas quemadas y dañadas), como consecuencia del elevado número de vástagos de la macolla.

8.1.4. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMENTOS DE LA PLANTA

En la Tabla 3 están los valores promedio de asignación de fitomasa para los compartimientos de la macolla de *S.cubensis* en base a su peso seco, además de los valores del peso, área y relación peso/área foliar.

Se puede verificar que de los 118 g, peso equivalente a la fitomasa total de la macolla (fitomasa hipogea + epigea), hay una mayor asignación para la parte epigea que para la hipogea (75 % y 24 %, respectivamente), alcanzando una razón fitomasa hipogea/epigea de la orden de 0.325 g.

Para el área y peso foliar, fueron consideradas solamente las láminas completas, que estaban expandidas, no tomándose en cuenta las hojas quemadas que presentan la mayor área foliar de las hojas individualmente. Por esa razón los valores posiblemente están subestimados para todas las cuatro especies. Se añade a eso, el hecho de que las

hojas dañadas por herbívoros u otros disturbios, generalmente fueron las basales del tallo (las de mayor área foliar).

El área foliar ocupada por la macolla de *S.cubensis* fue de un poco más de 1m^2 , presentando $137\text{g}/\text{m}^2$ de relación peso/área.

8.2. PATRON DE CRECIMIENTO DE *E.ADUSTUS*.

8.2.1. ARQUITECTURA HIPOGEEA.

Elyonurus adustus, al igual que *S.cubensis*, también posee una corona desarrollada, con las mismas características. El sistema de protección de las bases de los vástagos es más fuerte una vez que las vainas son bastante esclerófilas y enrollan en el tallo a manera de un tubo.

El número de paquetes modulares en las macollas evaluadas, varía de pocos hasta muchos. Cada paquete modular está formado por un rizoma corto con entrenudos cortos donde salen hacia arriba los culmos y hacia abajo, las raíces. El sistema de conexión de las ramificaciones de los ejes rizomatosos también es simpodial y junto con las raíces, que son finas y muy duras semejantes a alambre, forman la compactación de la macolla. Es más difícil en esta especie la separación de los paquetes modulares de la macolla, debido a un mayor entrenzamiento de las raíces y rizomas.

Nidos e insectos adultos, además de arañas y

caracoles fueron encontrados en la corona. Internamente en los culmos habian cabezas, patas y otros elementos de insectos.

8.2.2. ARQUITECTURA EPIGEA.

8.2.2.1. EL CULMO Y LAS HOJAS.

La Fig. 8 muestra el orden ascendente de alargamiento de los entrenudos de *E.adustus*.

Se verifica en la figura, que esta especie exhibe el patrón ascendente de elongación de sus entrenudos a partir de la base del tallo hacia arriba, al igual que la especie anterior. El primer entrenudo es el más corto, se van alargando hasta el entrenudo 5 que se continua con el eje floral, pero el alargamiento progresivo no es tan evidente como *S.cubensis*.

El culmo promedio de *E.adustus* que es delgado, alcanza los 57cm de largo, de los cuales 40 % corresponde al eje floral (23cm). La inflorescencia aún sencilla ya tiene alguna ramificación más que *S.cubensis* (Fig.9).

En la Fig.10 se representa la posición de las hojas de *E.adustus* en los nudos del culmo.

Las hojas salen lateral y alternadamente de cada nudo, siguiendo un patrón descendente de longitud a partir de la base del culmo hacia su ápice. De los nudos que componen los

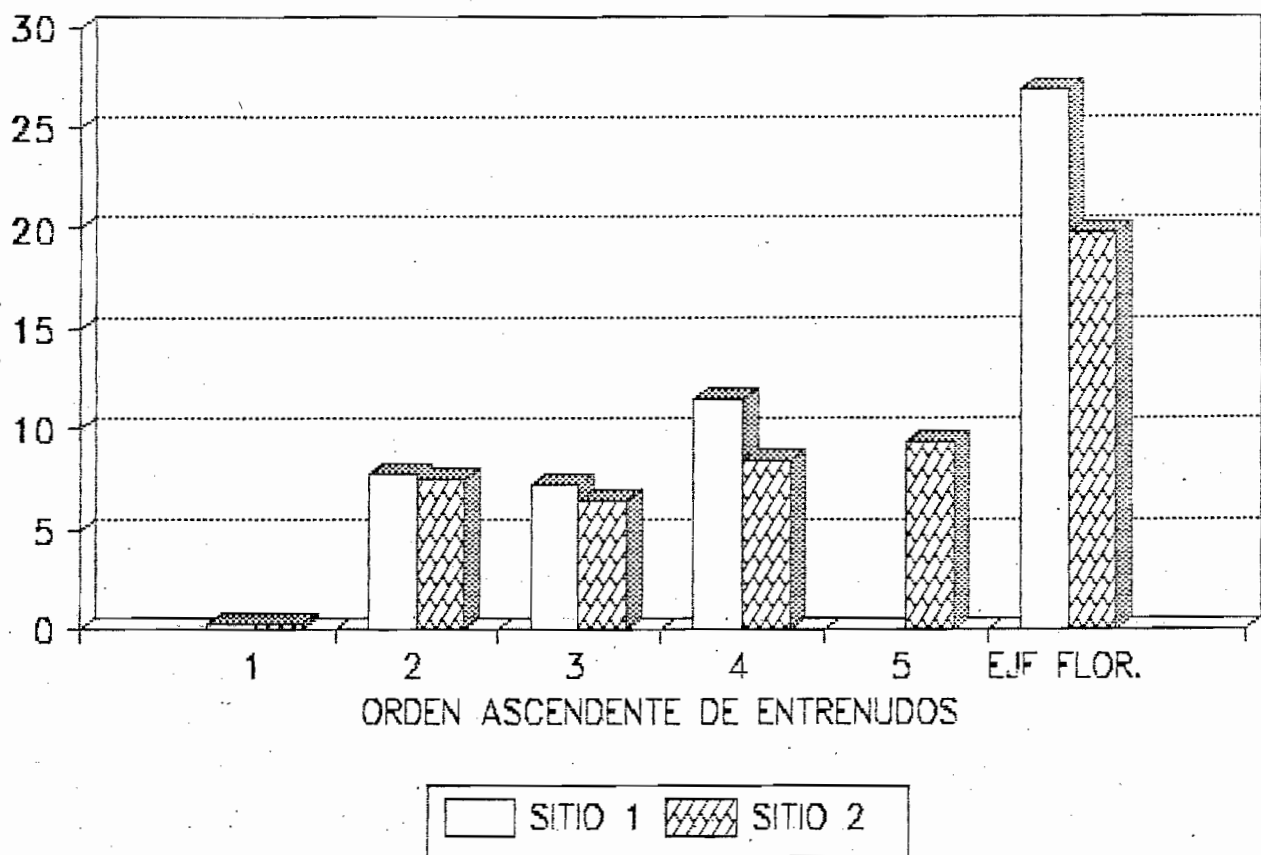


FIG. 8 *Elyonurus adustus*: Número y largo de entrenudos por vástago; Eje flor. (eje floral); Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/ profundo).

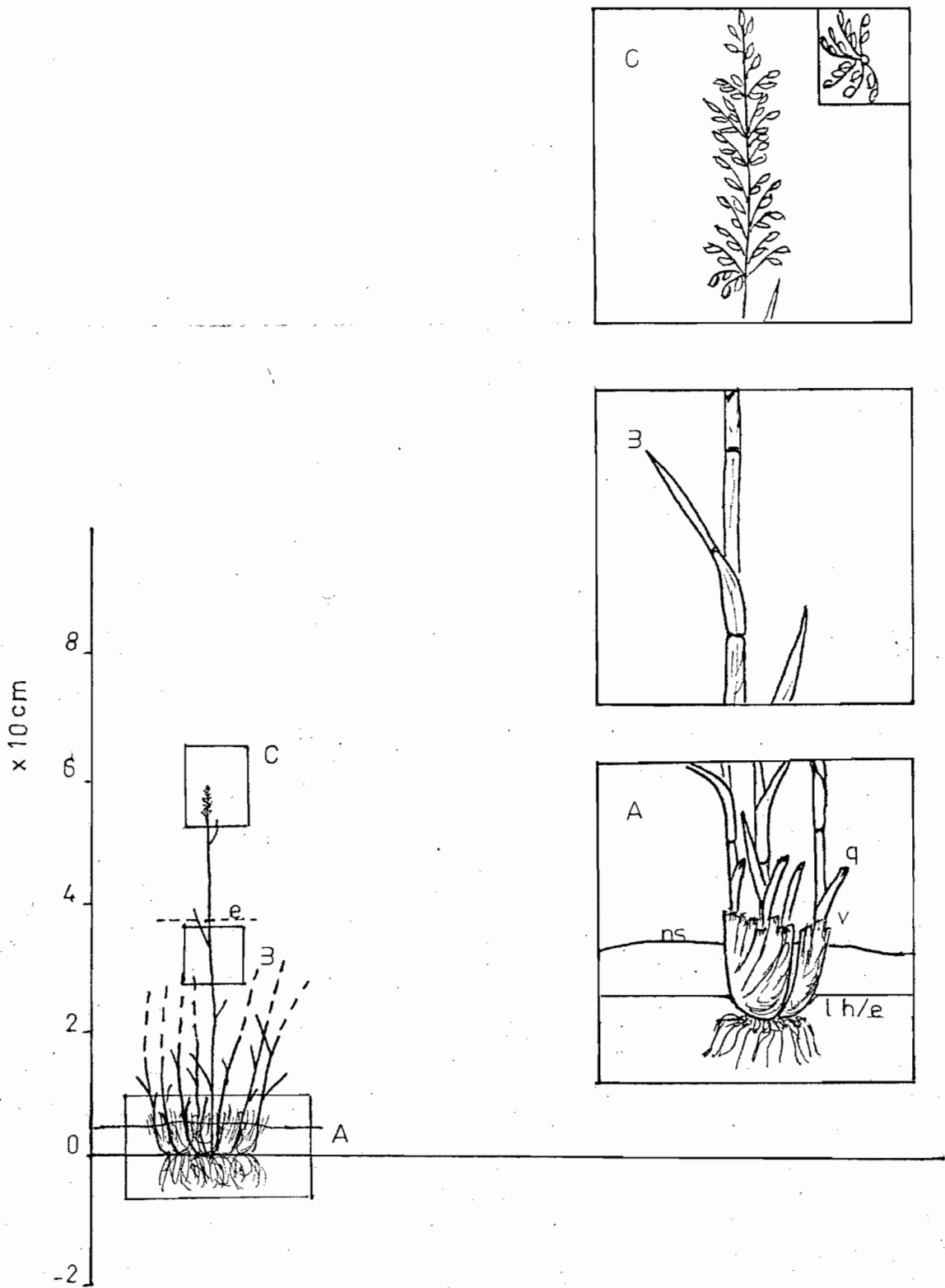


FIG. 9 *E. adustus*: detalle de la corona (A); inserción de la hoja en el tallo (B); inflorescencia (C); inicio del eje floral (e); nivel del suelo (ns); vaina (v); hoja quemada (q); límite hipogeo/epigeo (Lh/e).

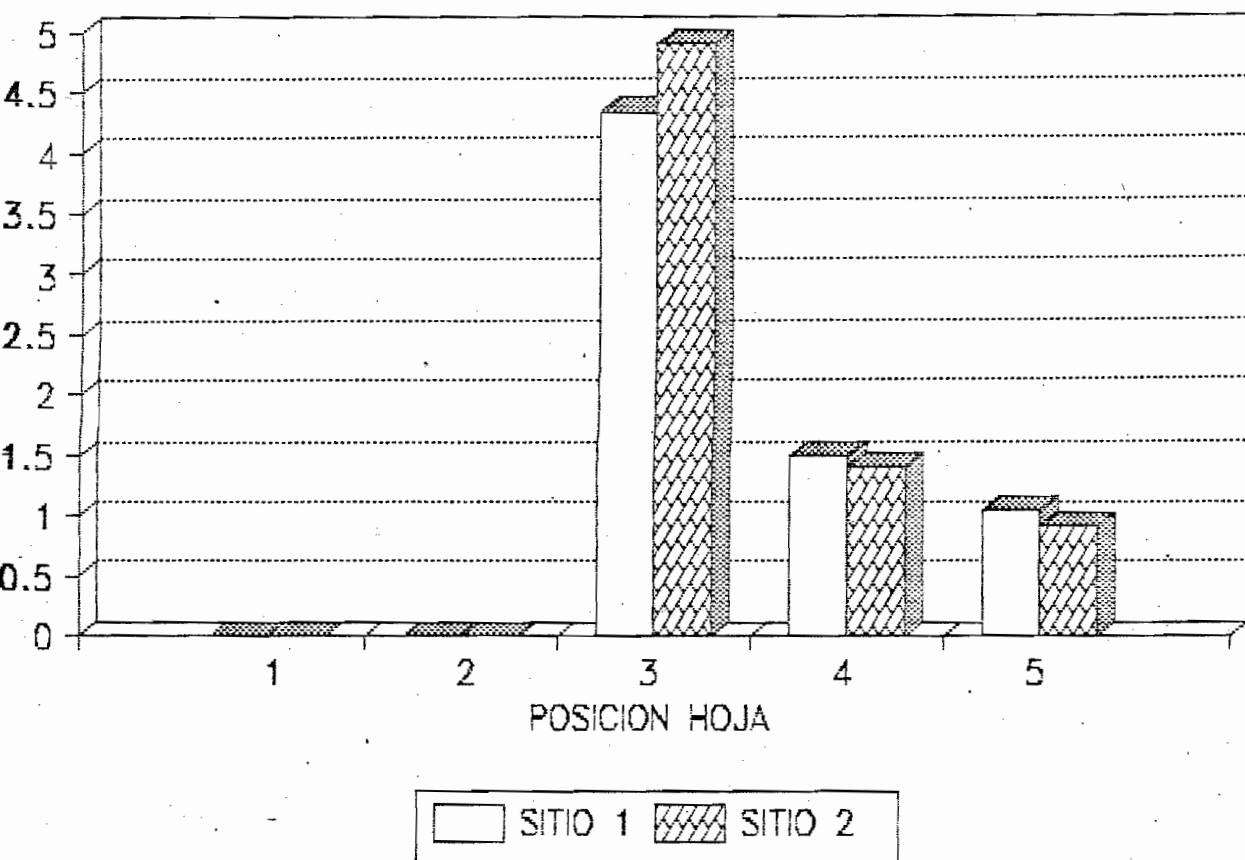


FIG. 10 *Elyonurus adustus*: Largo y posición de las hojas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo). No fueron registrados valores para las hojas 1 y 2.

entrenudos cortos salen las hojas largas y viceversa. La hoja de posición más superior es la más corta, pero es la de vaina más larga y la que protege la inflorescencia.

El número 1 representa la vaina que sale del nudo 1; y el 2 la hoja quemada que sale del nudo 2, la cual es la más larga. Fueron evaluadas diez de esas hojas y se obtuvieron 13cm como promedio, siendo tres veces más larga que la hoja siguiente.

8.2.3. LA COMPOSICION DE LA MACOLLA.

En promedio de diez individuos, la macolla de *E. adustus* (Tabla 2) presentó un perímetro basal de 25 cm, valor más bajo que la especie anterior y profundidad de menos de 4 cm. Valores altos de número de vástagos por planta, poco más de 200. De este total, casi 50 % estaban en floración, originando como consecuencia una alta relación vástago floral/vegetativo de 1:2. El número de hojas alcanzó un valor alrededor de 480 por planta.

8.2.4. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMENTOS DE LA PLANTA.

La Tabla 3 muestra los valores de asignación de fitomasa de *E. adustus* en sus varios compartimentos y el peso, área y relación peso/área foliar.

La fitomasa por planta fue de 57g, siendo que 30

% de este valor fue asignado a la fitomasa hipogea y 69 % para la epigea, originando una relación fitomasa hipogea/epigea del orden de 0.443g.

El peso foliar por planta fue muy bajo 0.7g, las hojas de la macolla ocupan una área equivalente a 72 cm² y la relación peso/área alcanzó el valor de 96g/m².

8.3. PATRON DE CRECIMIENTO DE L.LANATUM.

8.3.1. ARQUITECTURA HIPOGEA.

La corona de *L.lanatum* es muy pequeña cuando se compara con las de *S.cubensis* y *E.adustus* (Fig.2). Está formada por las bases de pocos paquetes modulares, al máximo diez en las macollas evaluadas, variando de 1 a 7 culmos por cada uno. Las conexiones entre estos paquetes se realizan por un sistema simpodial de ejes rizomatosos. Las raíces son gruesas (1 mm), proporcionando poca compactación en la corona de esta especie, evidenciada por la fácil separación de los paquetes modulares. Debido a esta poca compactación, la corona de *L.lanatum* no tiene la misma capacidad de retención de suelo, cenizas y otros elementos, como las dos especies anteriores.

En la corona fueron encontrados capullos de gusanos, térmitas, marcas (huecos) en las vainas de las hojas, además de daños en los rizomas. En algunas coronas habían hormigueros, con insectos en varias fases de evolución etárea.

En la Fig.3 se observa un dibujo representativo de un paquete modular de *L.lanatum*, constituido de su rizoma, raíces y culmos. La mayoría de las veces, hay una marcada asimetría con relación a la distribución de estos elementos en el módulo, saliendo las raíces de un lado hacia abajo y los culmos del otro, hacia arriba.

Los rizomas de *L.lanatum* son largos, y con formas variadas. Las formas parecen variar de acuerdo con los obstáculos del terreno, cambiando su dirección hacia arriba, abajo, a derecha o izquierda.

8.3.2. ARQUITECTURA EPIGEA.

8.3.2.1. EL CULMO Y LAS HOJAS.

La Fig. 11 muestra el número y largo de entrenudos de de que componen en culmo de *L.lanatum*.

Las bases de los vástagos que forman la corona, están protegidas por vainas escleromorfas y de color crema, saliendo de los rizomas. De esta región se originan los nuevos vástagos que crecen hacia arriba.

Al igual que *S.cubensis* y *E.adustus*, esta especie exhibe el patrón ascendente de elongación de los entrenudos (En el sitio 1 fué más marcado que en el sitio 2). Empieza con un entrenudo corto (2,3 mm) en la parte basal; va aumentando progresivamente hasta el 4, cuando alcanza el

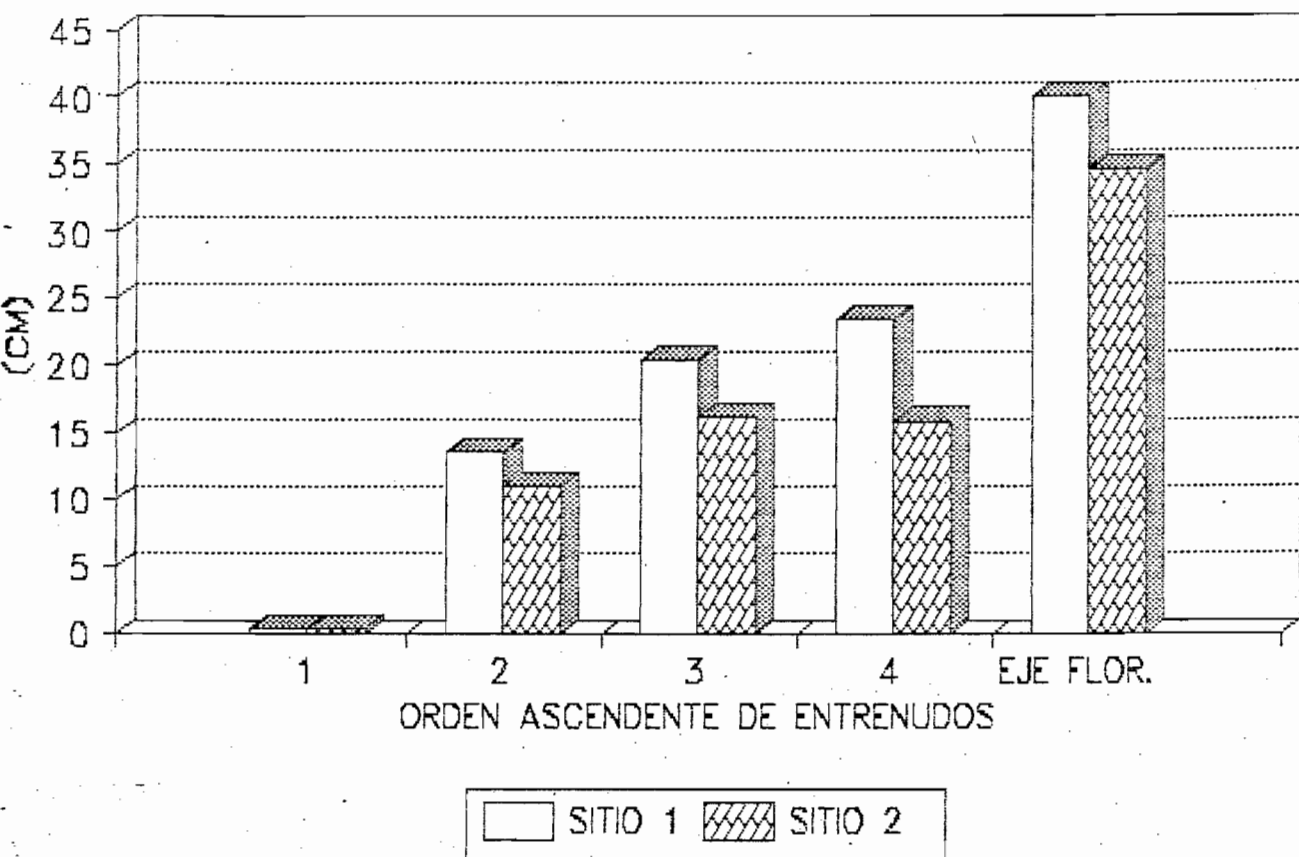


FIG. 11 *Leptocoryphium lanatum*: Número y largo de entrenudos por vástago; Eje flor. (eje floral); Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

máximo de elongación, alrededor de 23cm, para luego continuar con el eje floral de 40 cm que es más largo que las dos especies descritas.

El largo total del culmo promedio con eje floral (Tabla 1 y Fig. 12), llega hasta 86cm. El eje floral corresponde a 42 % del largo total del tallo. La inflorescencia logra un largo de 13cm, y es más compleja que la de *E. adustus* una vez que posee más ramificaciones secundarias (Fig. 12).

La Fig. 13 muestra el número, largo y posición de las hojas en el culmo de *L. lanatum*.

Esta especie sigue el **patrón descendente** de crecimiento de las hojas a lo largo del culmo de la parte basal hacia el eje floral. La hoja 1 es una vaina, la 2 es la hoja quemada, que es la más larga. Diez hojas quemadas fueron evaluadas, encontrándose un promedio de 30cm. La hoja número 3 es menos larga que la hoja 2, va disminuyendo progresivamente hasta la última hoja o la 5 (que representa la cuarta hoja viva). Esta última hoja es la que ocupa la posición más superior en el culmo, la que sostiene y protege la inflorescencia y tiene la vaina mucho mayor que la lámina.

Al igual que las especies anteriormente descritas, de los nudos que forman los entrenudos cortos, salen las hojas largas y viceversa.

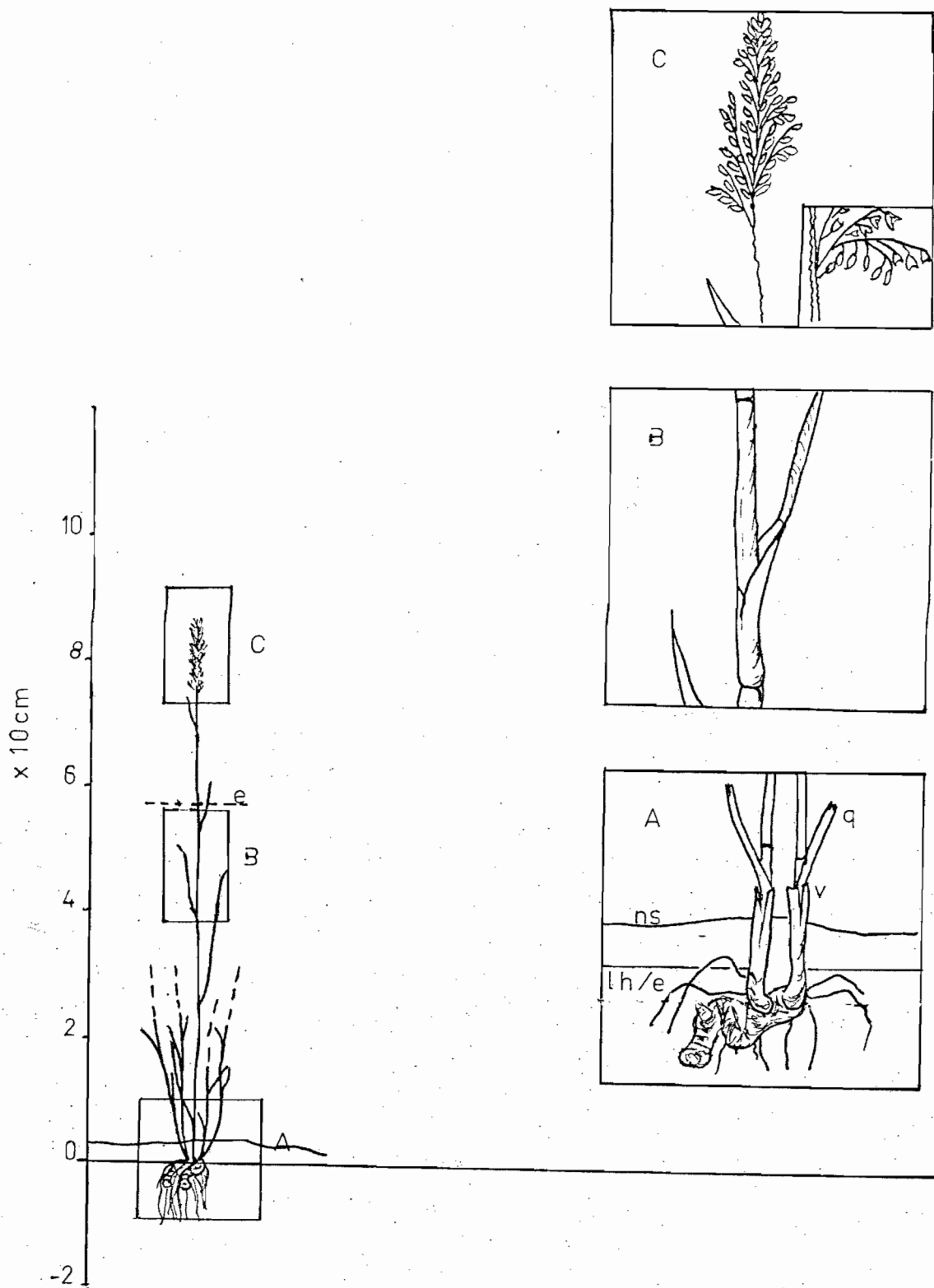


FIG. 12 *L. lanatum*: detalle de la corona (A); inserción de la hoja en el tallo (B); inflorescencia (C); inicio del eje floral (e); nivel del suelo (ns); vaina (v); hoja quemada (q); límite hipogeo/epigeo (Lh/e).

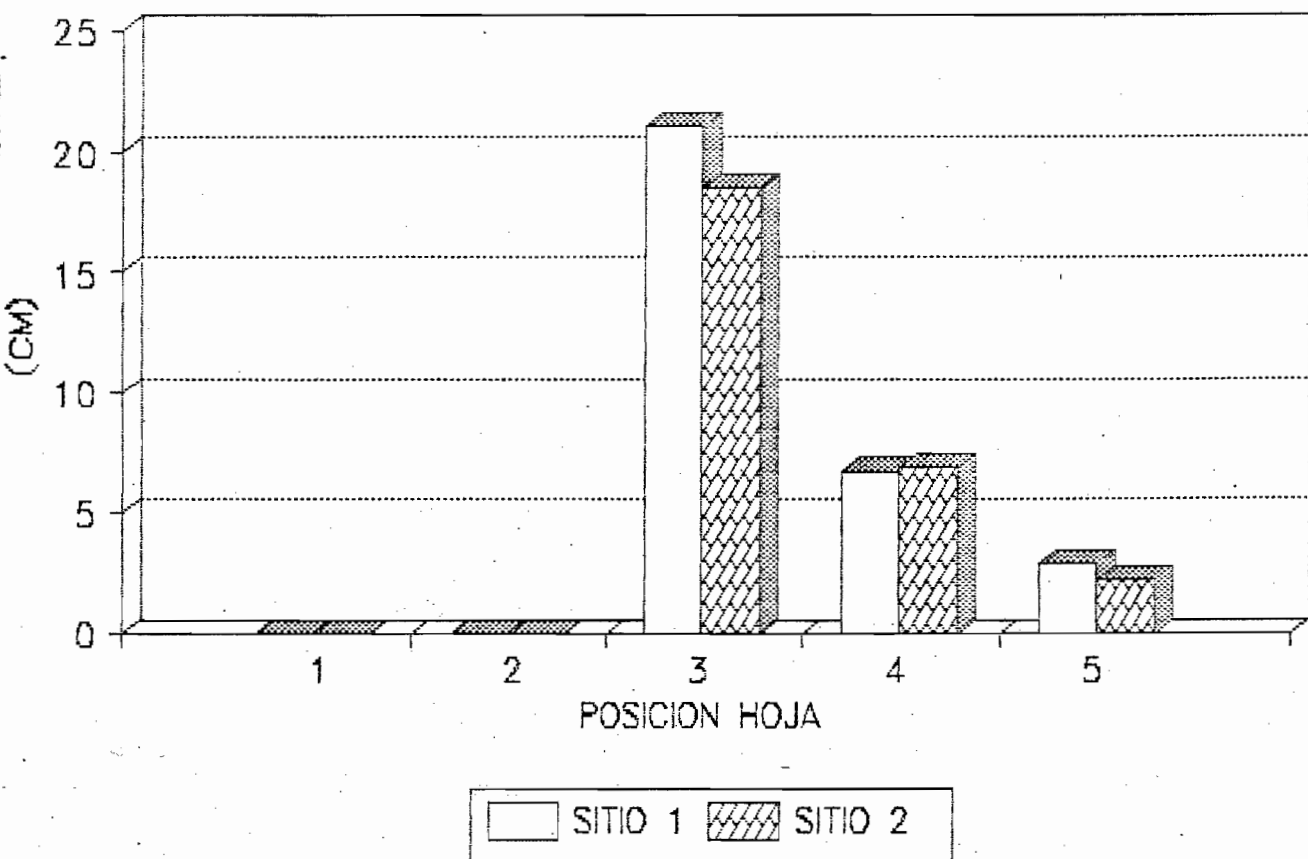


FIG. 13 *Leptocoryphium lanatum*: Largo y posición de las hojas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo). No fueron registrados valores para las hojas 1 y 2.

8.3.3. COMPOSICION DE LA MACOLLA.

La macolla promedio de *L.lanatum* (Tabla 2), presentó un perímetro basal de 24cm y profundidad de 8cm. El número de vástagos fue alrededor de 50, de los cuales 16 % estaban en floración.

8.3.4. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMENTOS DE LA PLANTA.

La Tabla 3 presenta la distribución de fitomasa en los compartimentos de la macolla promedio de *L.lanatum*, y peso, área y razón peso/área foliar.

La fitomasa hipogea y epigea de la macolla de esta especie, resultó en 82 g en base a su peso seco. De ese total, 36 % fue asignado para la fitomasa hipogea y 63 % para la epigea. El peso de las hojas fué de 3 g y sus hojas cubren una área equivalente a 152 cm². La relación peso/área foliar alcanzó casi 200g/m².

8.4. PATRON DE CRECIMIENTO DE A.SEMIBERBIS.

8.4.1. ARQUITECTURA HIPOGEA.

La corona es bastante reducida en esta especie (Fig.2). Está formada por pocos paquetes modulares, un máximo de 10 en las macollas analizadas y se localiza muy superficialmente en el suelo. El rizoma corto (Fig 3), está caracterizado por poseer entrenudos cortos, partiendo de ahí raíces finas, hacia abajo. Las bases de los vástagos tiene

poca protección de las vainas, que son delicadas y arregladas en cada lado del culmo. El sistema de ramificación de los rizomas sigue el mismo patrón simpodial.

Además de las raíces finas, hay en cada paquete modular de *A.semiberbis* otro tipo de raíces que son gruesas y tiesas. Salen de los primeros entrenudos cortos del tallo, hacia abajo, organizadas en dos hileras opuestas, en cuyo centro se encuentra el rizoma con sus raíces finas. Las dos hileras de estas raíces rígidas se arreglan de tal manera, que dejan espacios laterales libres, para salida de los culmos hacia arriba. Estas raíces, semejantes a las encontradas en el culmo de maíz ("raiz escora") deben tener función de sosten para el tallo de *A.semiberbis*.

Las conexiones entre los módulos es bastante floja (la más floja de las cuatro especies evaluadas), separandose con muchísima facilidad.

8.4.2. ARQUITECTURA EPIGEA.

8.4.2.1. EL CULMO Y LAS HOJAS.

En la Fig. 14, está representada la secuencia ascendente de los entrenudos de *A.semiberbis*.

Dos aspectos llaman la atención en la figura 14. Uno es el gran número de entrenudos que forma el culmo de esta especie (14 en un sitio y 11 en otro). El otro está relacionado con el gran tamaño del eje floral, principalmente en el sitio 1.

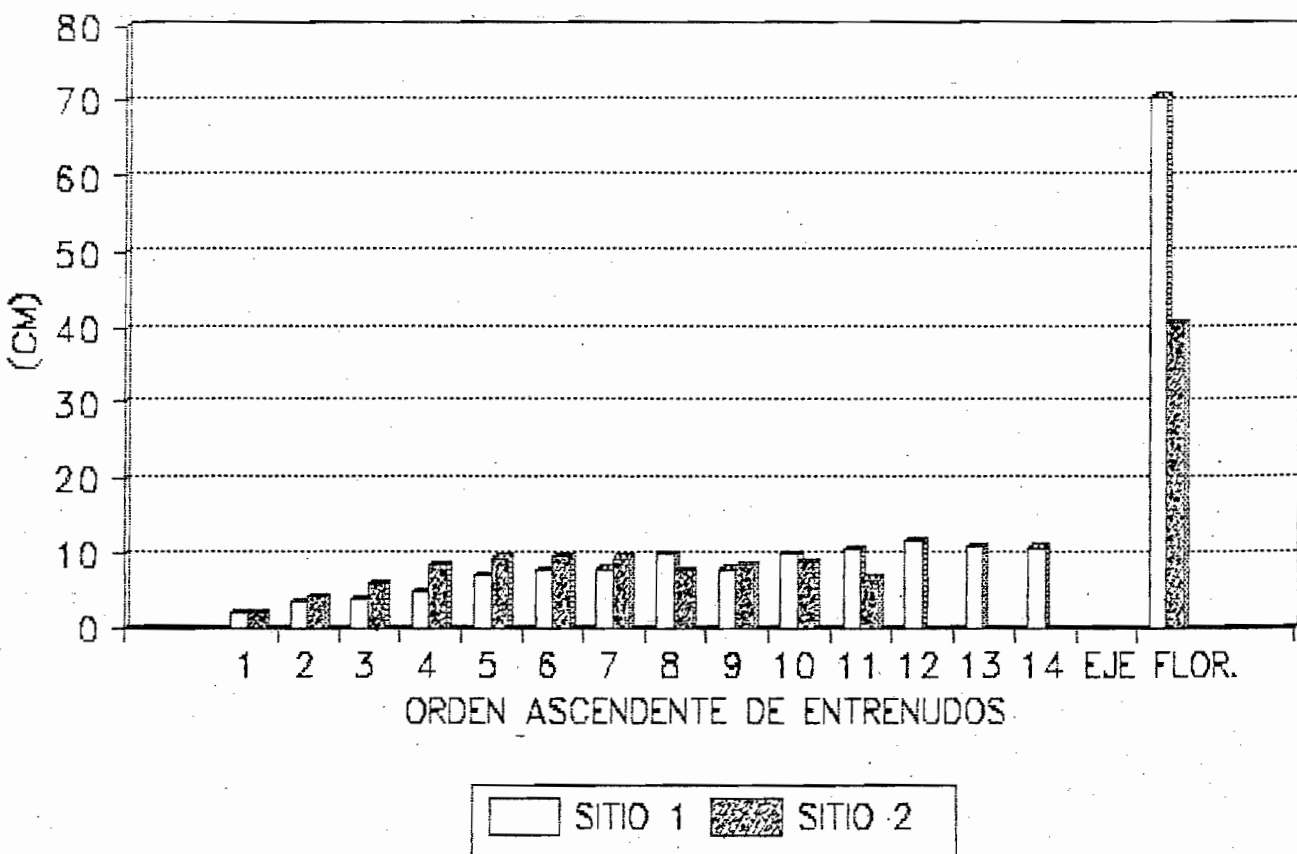


FIG. 14 Andropogon semiberbis: Número y largo de los entrenudos por vástago; Eje flor.(eje floral); Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

En la Fig.15 se eliminó el eje floral para que se observara mejor el patrón de variación del largo de entrenudos que no quedó claro en la figura anterior. Se puede observar en esta especie, un patrón de alargamiento de los entrenudos distinto de *S.cubensis*, *E.adustus* y *L.lanatum*. Inicialmente es ascendente y luego descendente, pero con más evidencia en el sitio 2.

El entrenudo 1 es el más corto (2cm); del 2 hasta el 6, van elongando proporcionalmente, de manera que el 6 alcanza el máximo de alargamiento con casi 10cm, para luego disminuir proporcionalmente hasta el 11 con 6cm. En el sitio 1, la ascendencia y descendencia es irregular pero se observa la misma tendencia.

El entrenudo 11 se continua con el eje floral que en esta especie es muy desarrollado y distinto de las demás especies ya descritas. Coincide el eje floral con la inflorescencia, es decir, a lo largo de todo eje floral se distribuyen las estructuras reproductivas, no habiendo ningún espacio sin estructuras, lo que no acontece con las especies anteriores (Fig. 16). Además de eso, el eje floral de *A.semiberbis* es constituido de nudos y entrenudos donde salen hojas y ejes laterales que cargan también estructuras reproductivas. Por lo tanto, este eje floral exhibe una mayor complejidad que los de las demás especies descritas anteriormente.

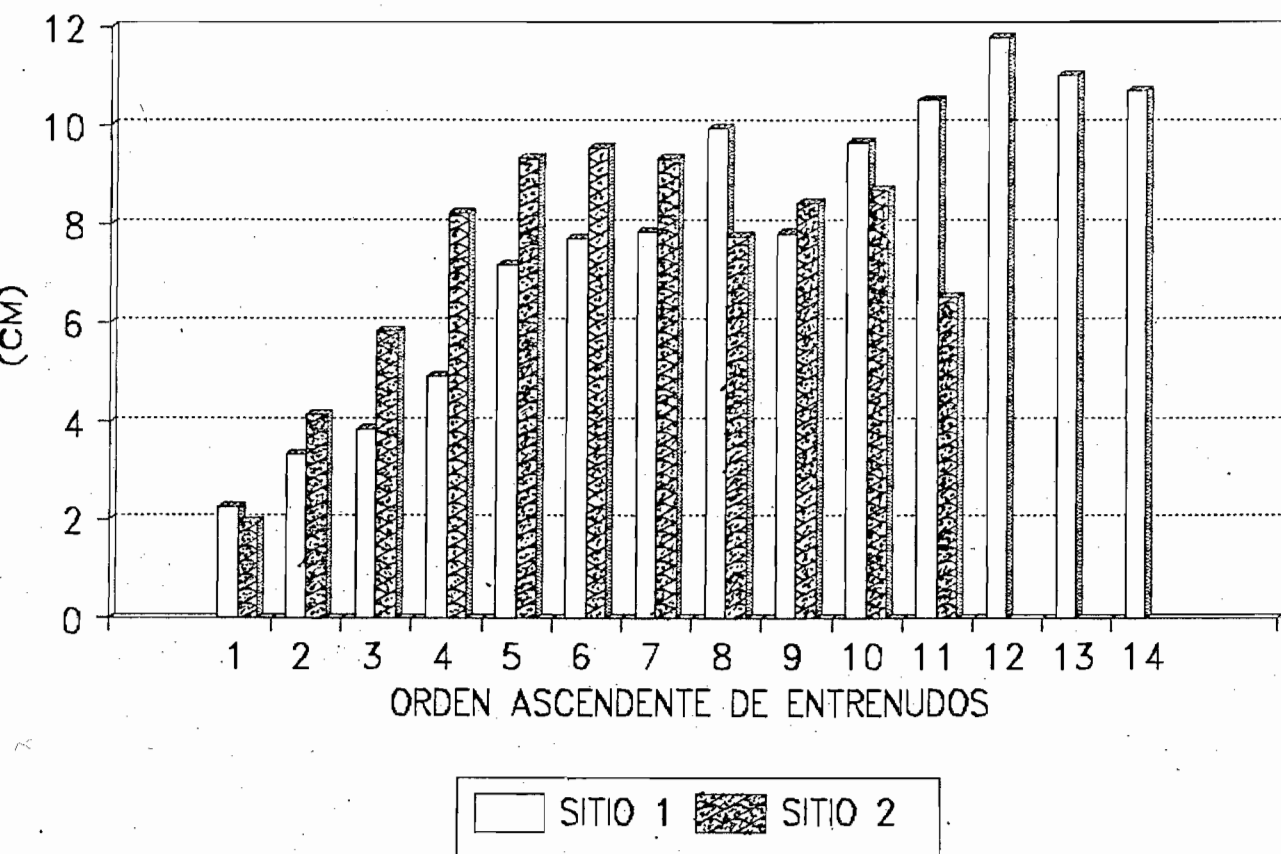


FIG. 15 *Andropogon semiberbis*: Número y largo de entrenudos por vástago, sin eje floral; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

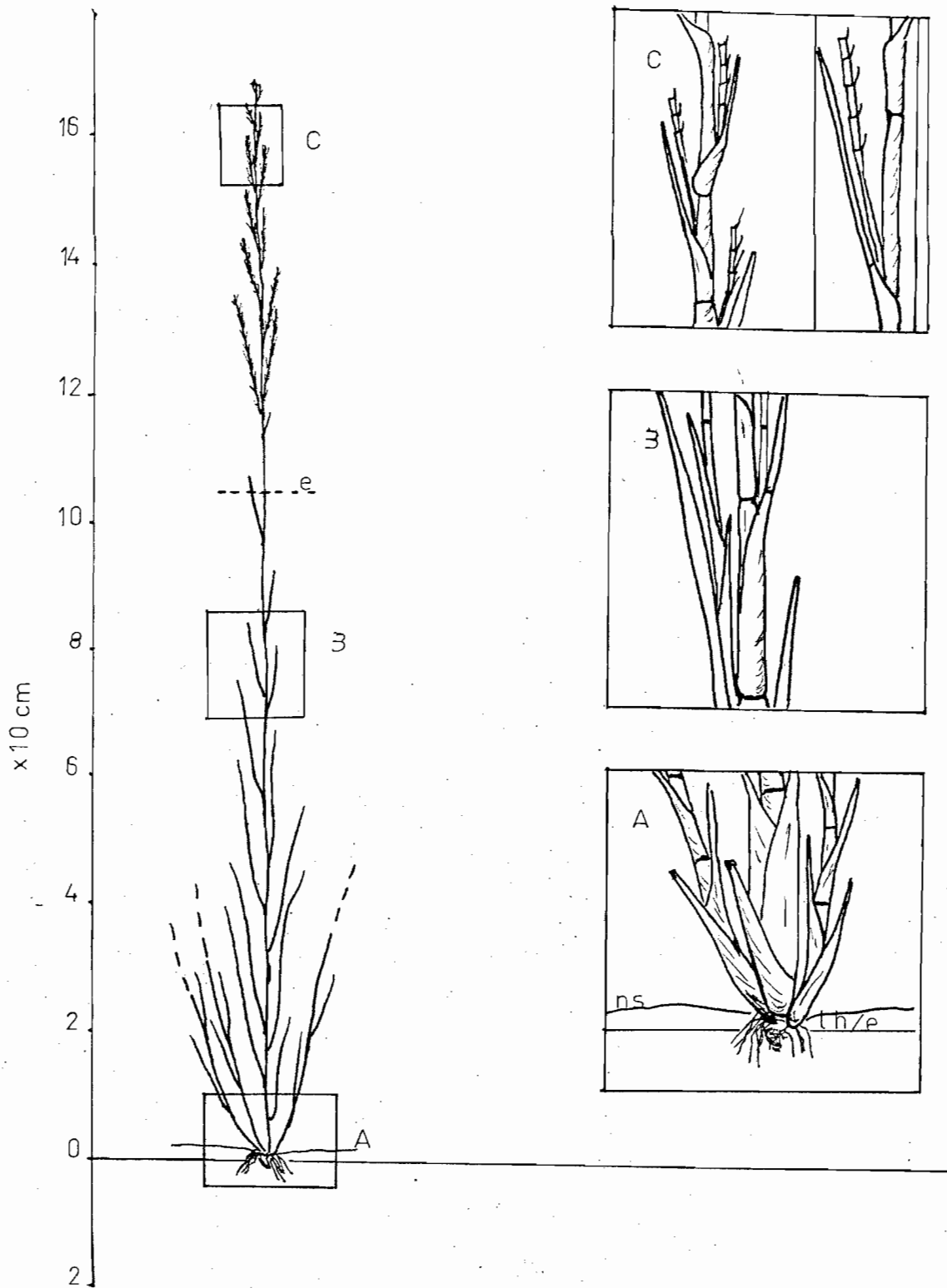


FIG. 16 A. semiberbis: detalle de la corona (A); inserción de la hoja en el tallo (B); inflorescencia (C); inicio del eje floral (e); nivel del suelo (ns); vaina (v); hoja quemada (q); límite hipogeo/epigeo (Lh/e).

Como gramínea alta, el culmo promedio de *A.semiberbis* logra un tamaño de 180cm, con casi 40 % de contribución del eje floral (Fig.16); Este culmo es grueso, lignificado, y presentando un diámetro basal que varía de 0.4 a 0.8 cm.

En la Fig. 17, se visualiza la distribución de las hojas de *A.semiberbis* a lo largo de su culmo.

Como consecuencia del gran número de nudos y entrenudos, el número de hojas es alto. En el conjunto de estas hojas, se percibe un patrón distinto de su distribución a lo largo del tallo o sea, sigue el patrón **ascendente y descendente**, lo que determina que la hoja basal no sea la más larga sino la hoja 3. La hoja 1 mide casi 20 cm, va aumentando proporcionalmente hasta la hoja 3 que logra hasta 30cm para luego ir gradualmente disminuyendo hasta la hoja 23 con 2mm.

Se puede distinguir dos grupos perfectamente diferenciados de tamaño de hojas; el de las hojas grandes y medianas que va de la hoja 1 hasta la hoja 10 y el grupo de las pequeñas que comprende desde la hoja 11 a la hoja 23. El descenso del largo de las hojas en el tallo, coincide con el comienzo del eje floral o sea, donde se inician las estructuras florales, empieza a disminuir el largo de las hojas (grupo de las pequeñas hojas.)

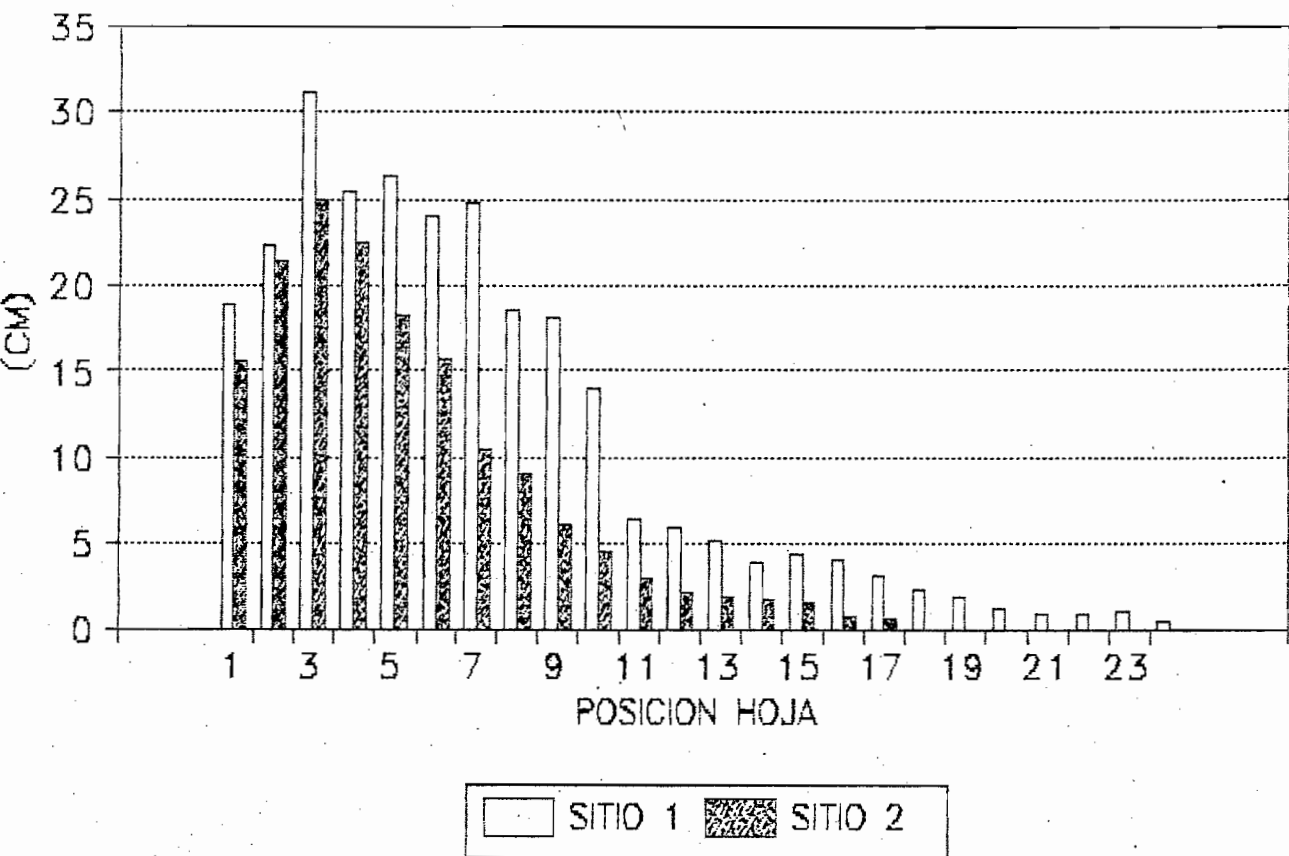


FIG. 17 *Andropogon semiberbis* : Largo y posición de las hojas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

8.4.3. COMPOSICION DE LA MACOLLA.

La macolla promedio de *A.semiberbis*, presentó 20 cm de perímetro basal, 3cm de profundidad; con 48 vástagos siendo que 4 de ellos estaban en floración y un promedio de 184 hojas por macolla (Tabla 2).

8.4.4. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMENTOS DE LA PLANTA.

El peso seco de la macolla de *A.semiberbis* fue evaluado en 23 g. De este total, asignó más de 96 % (22g) a la fitomasa epigea y menos de 4 % (menos de 1 g) a la fitomasa hipogea, originando una baja razón fitomasa hipogea/epigea de 0.038 g (Tabla 3).

El área foliar de la macolla promedio de esta especie, equivale a 0.0434 m², un peso foliar equivalente a 3 g y una relación peso/área foliar de 69 g/m² (Tabla 3).

9. CARACTERISTICAS DE *S.CUBENSIS*, *E.ADUSTUS*, *L.LANATUM* Y *A.SEMIBERBIS* EN LOS DOS SITIOS.

En las Tablas 4, 5 y 6 están los resultados cuantitativos que comparan los parámetros arquitecturales de las cuatro especies evaluadas en los dos sitios; Las Figuras de número 18 a 25, muestran características de los componentes del vástago (largo, diámetro y forma de los rizomas; número de nudos, largo del culmo, largo del eje

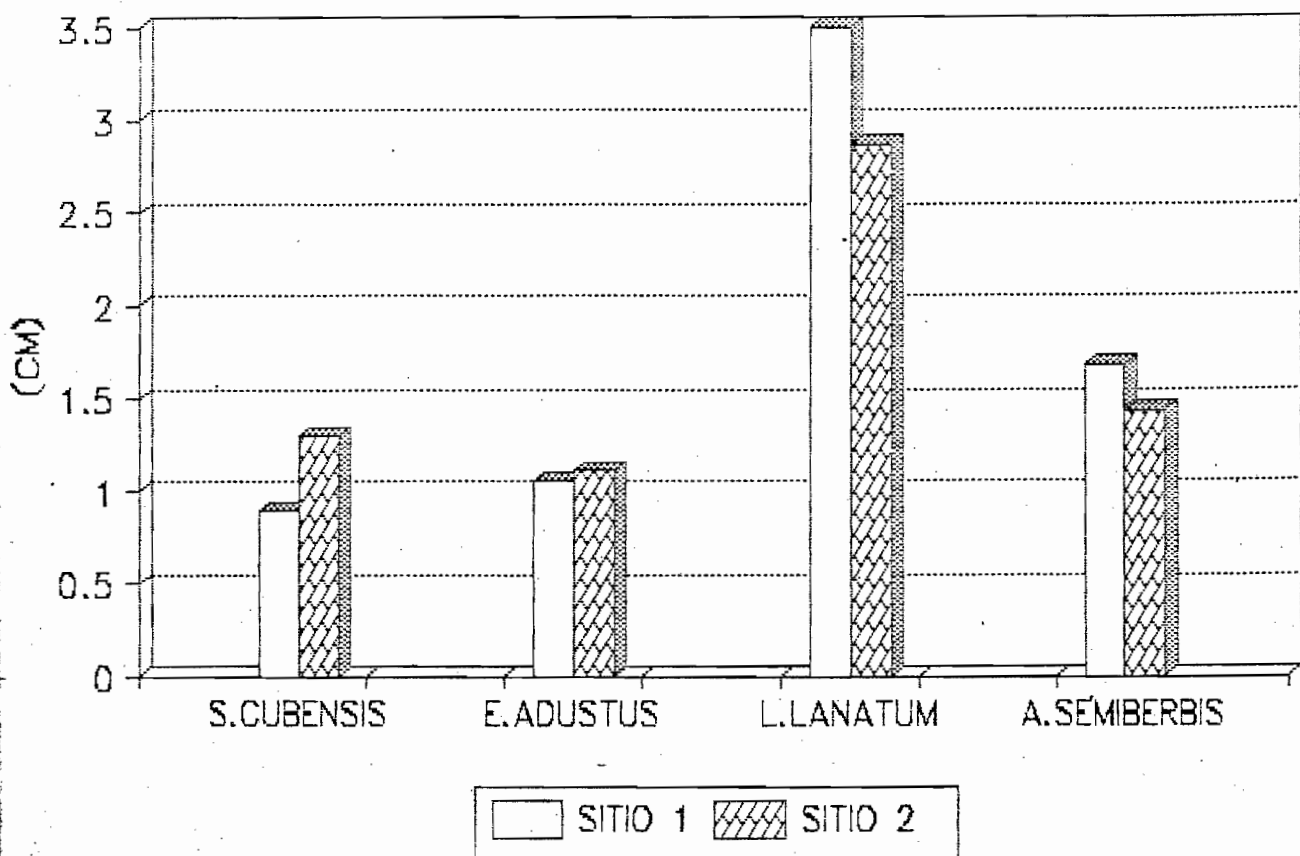


FIG. 18 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Largo de los rizomas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

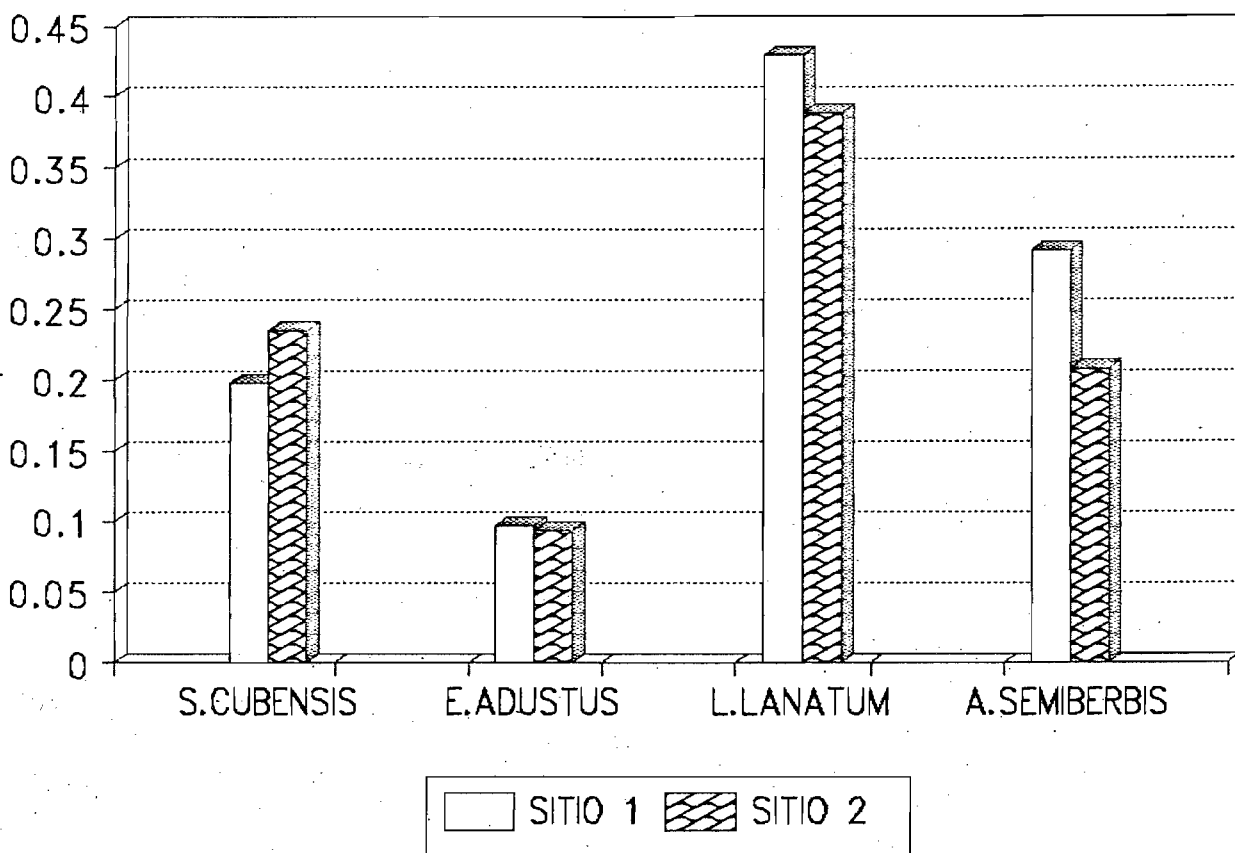


FIG. 19 Sporobolus cubensis, E.adustus, L.ianatum, A.semiberbis: Diámetro de los rizomas por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial) Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

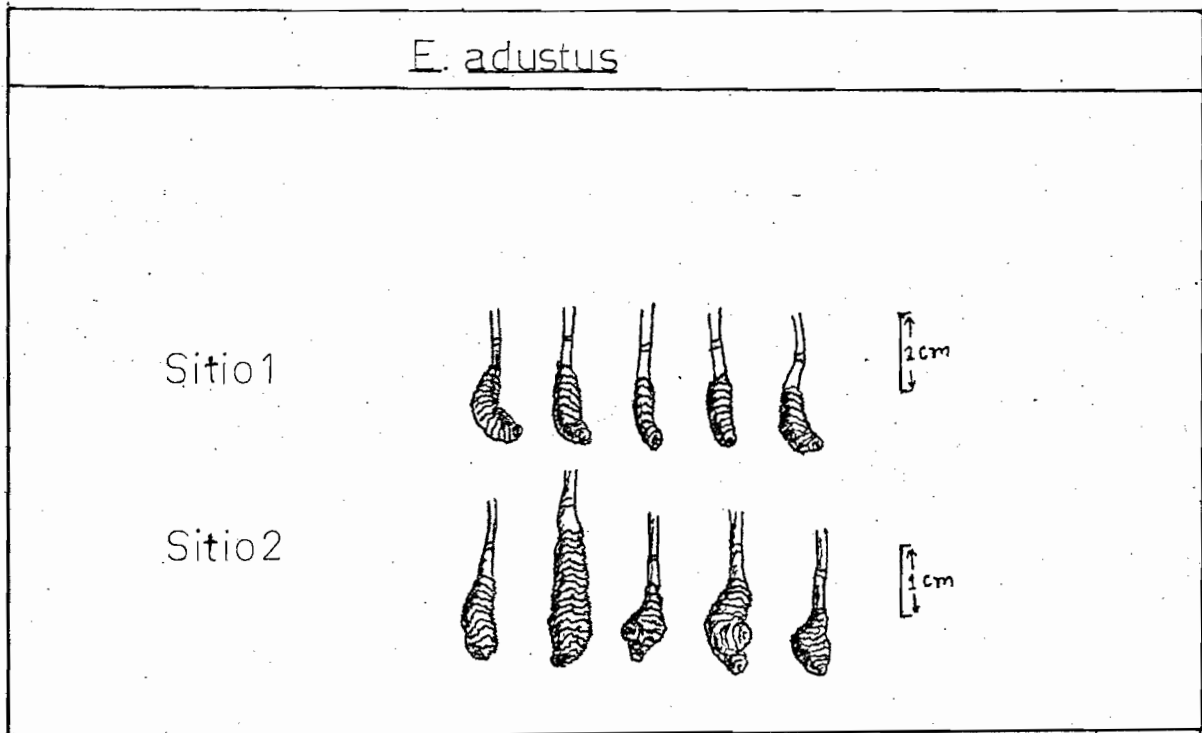
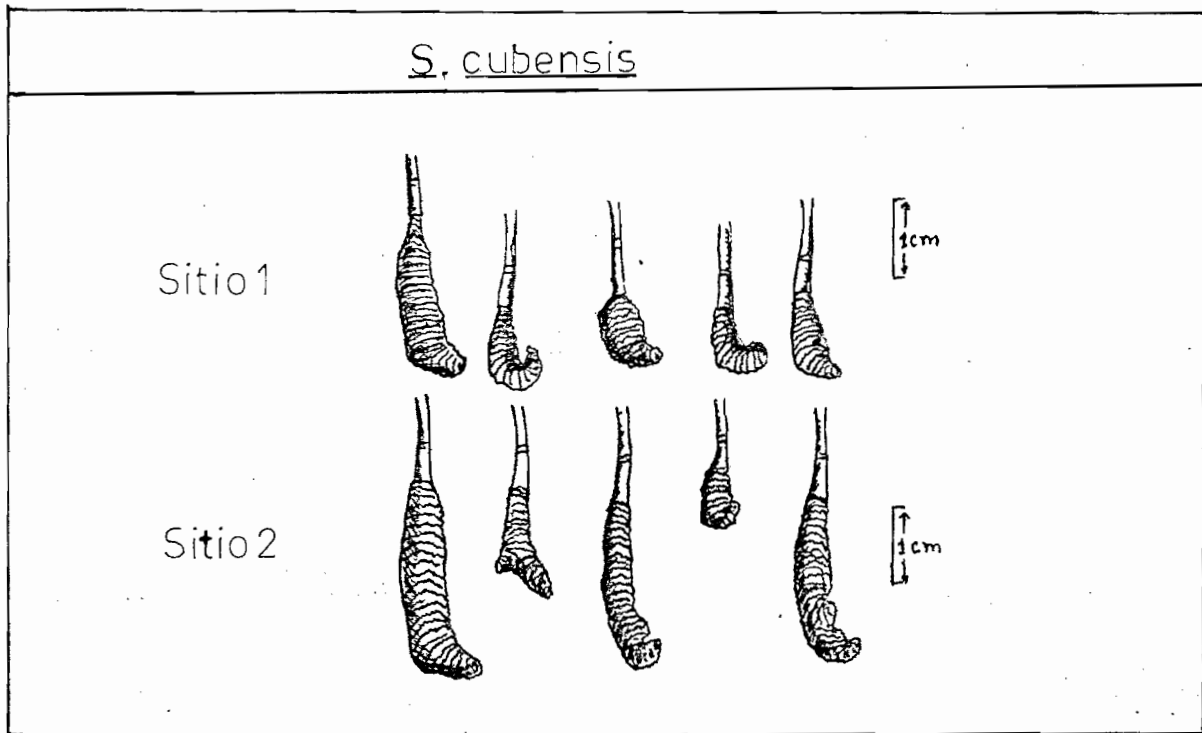


FIG. 20 Largo y forma de los rizomas de S. cubensis y E. adustus.
 Sitio 1 (Suelo pedregoso/superficial)
 Sitio 2 (Suelo de textura fina/profundo)

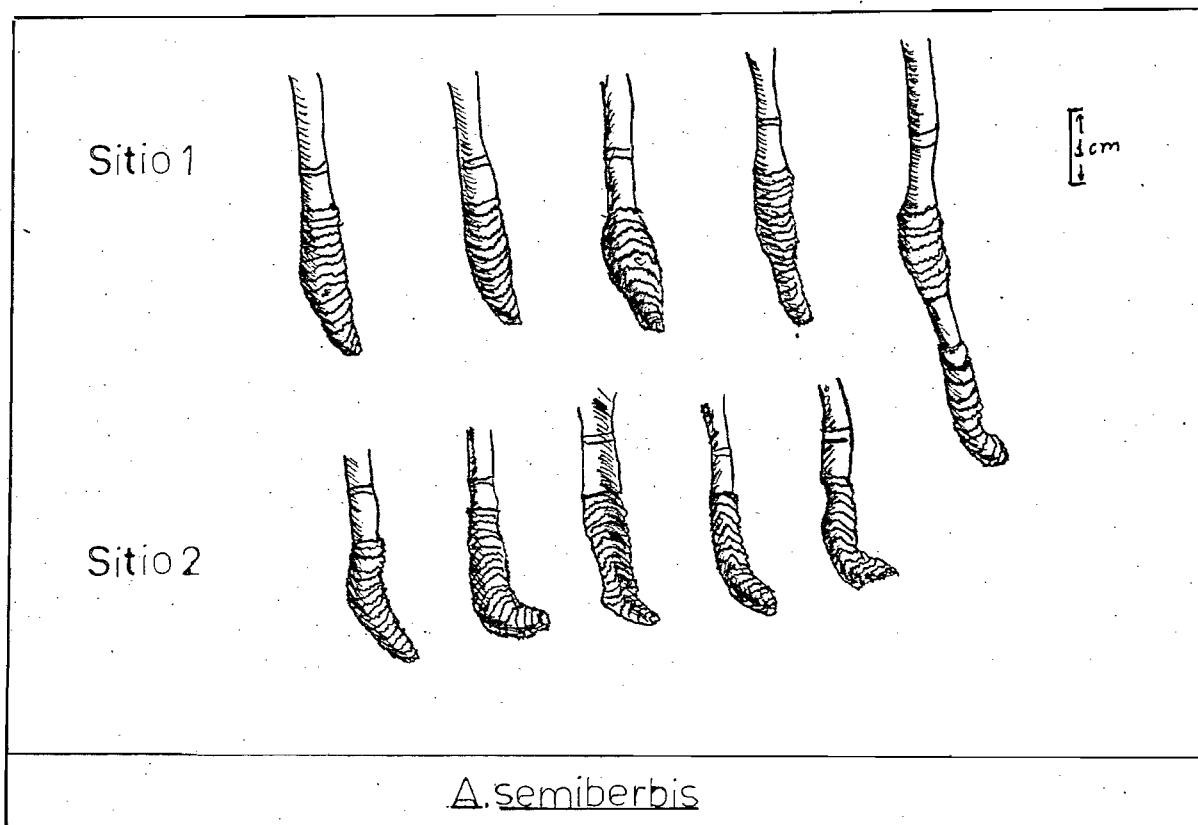
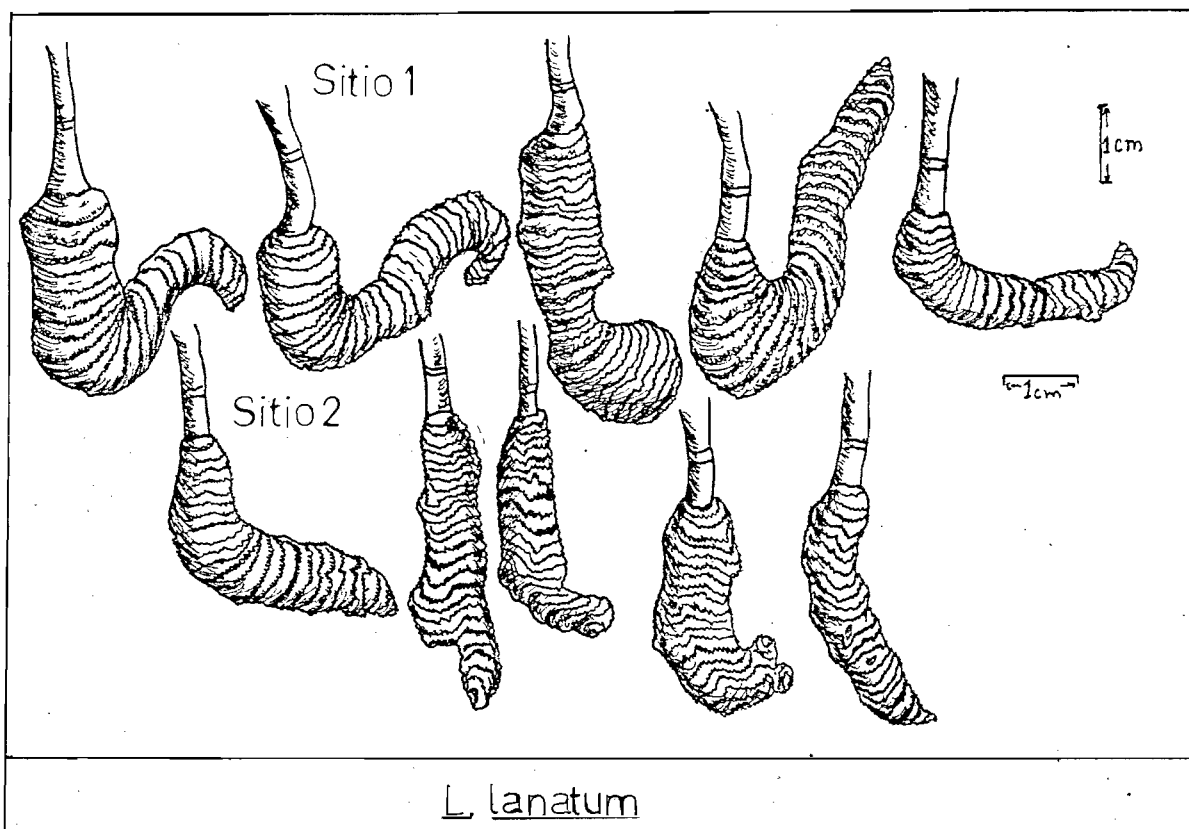


FIG. 21 Largo y forma de los rizomas de *L. lanatum* y *A. semiberbis*.
 Sitio 1 (Suelo pedregoso/superficial)
 Sitio 2 (Suelo de textura fina/profundo).

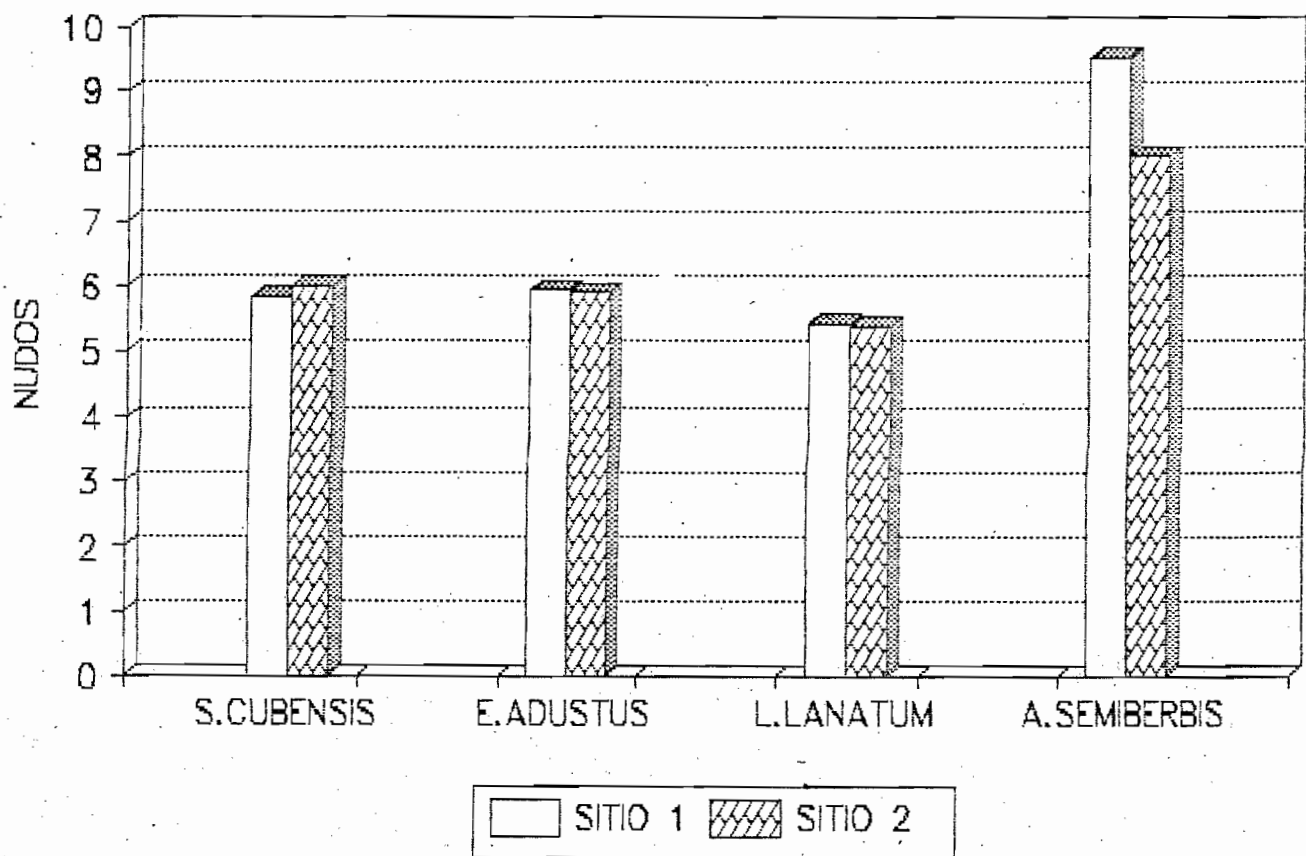


FIG. 22 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Número de nudos por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial) Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

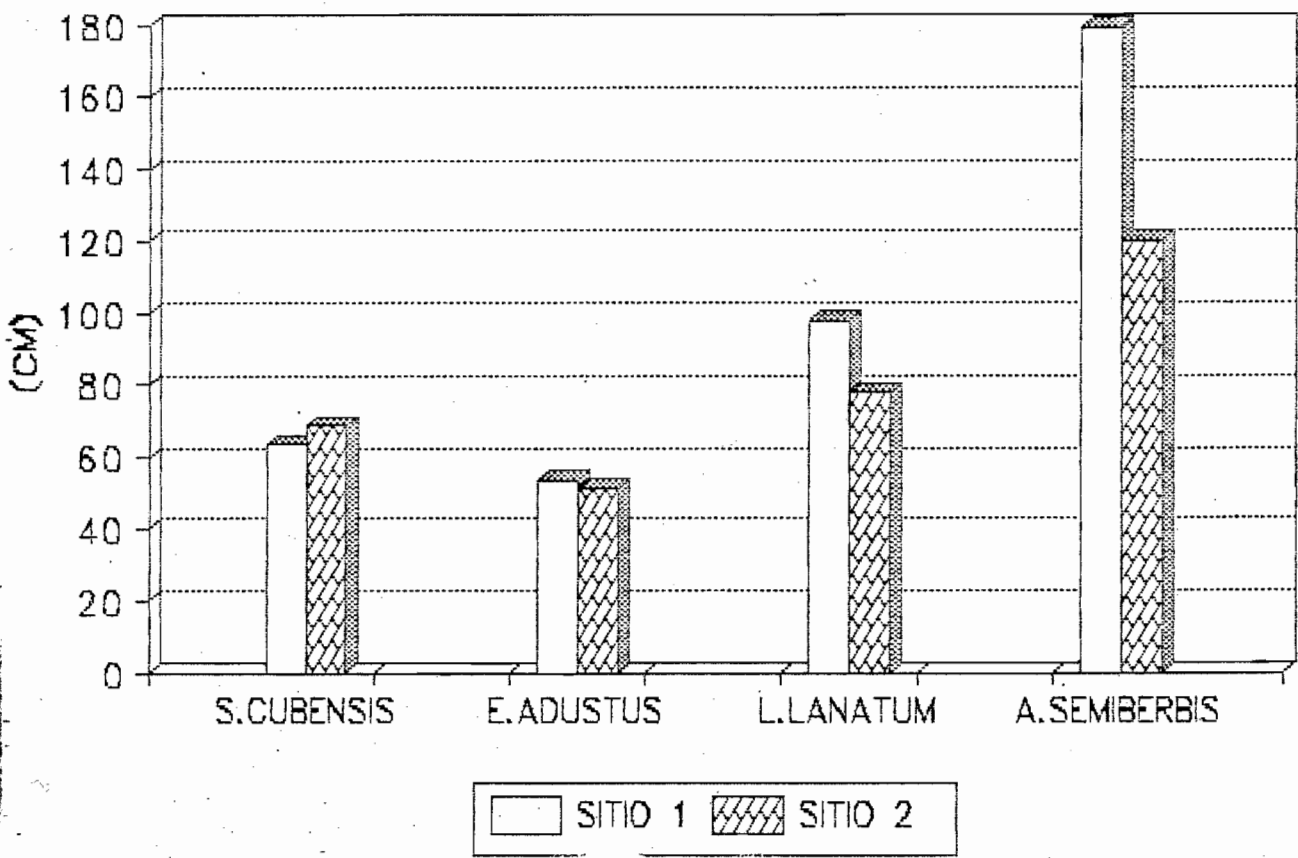


FIG. 23. *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Largo del vástago promedio con eje floral; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

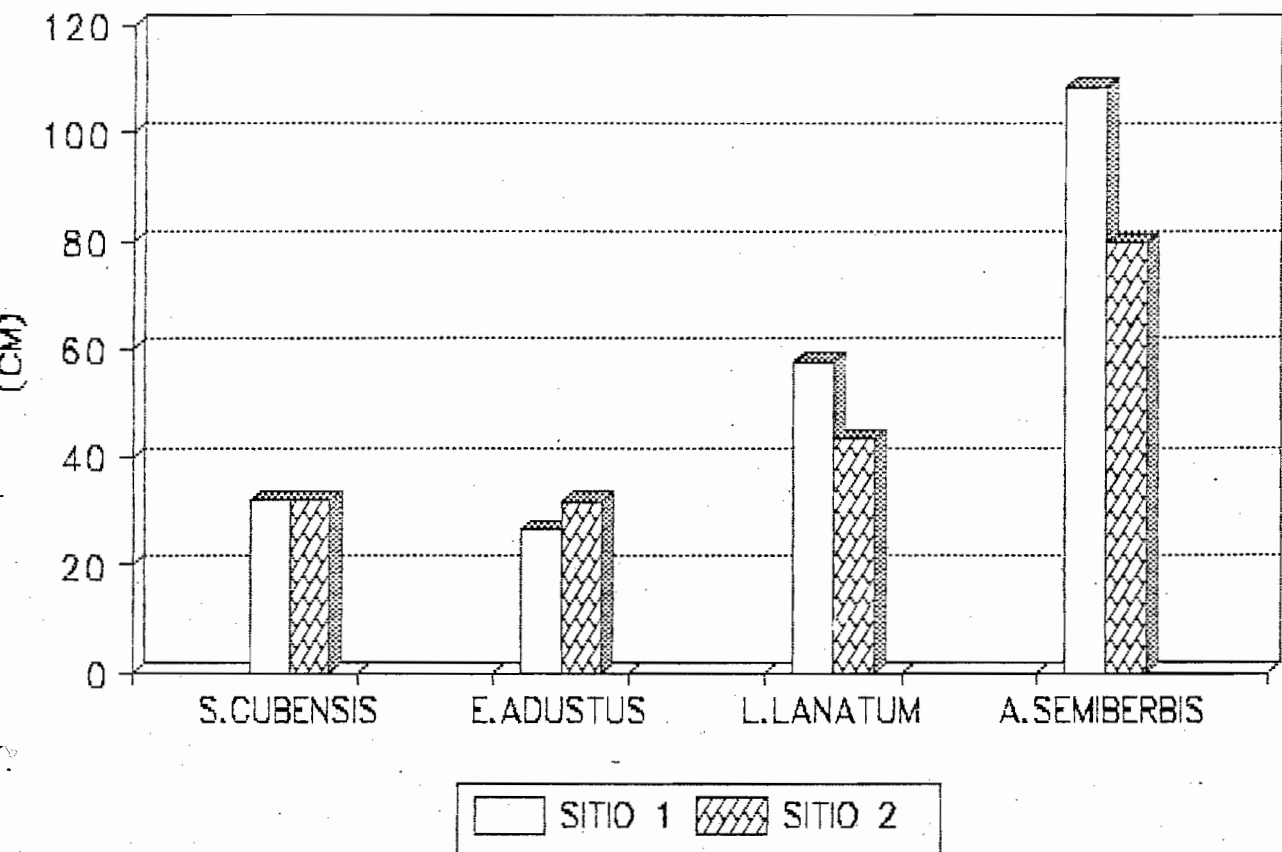


FIG. 24 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Largo del vástago promedio sin eje floral; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

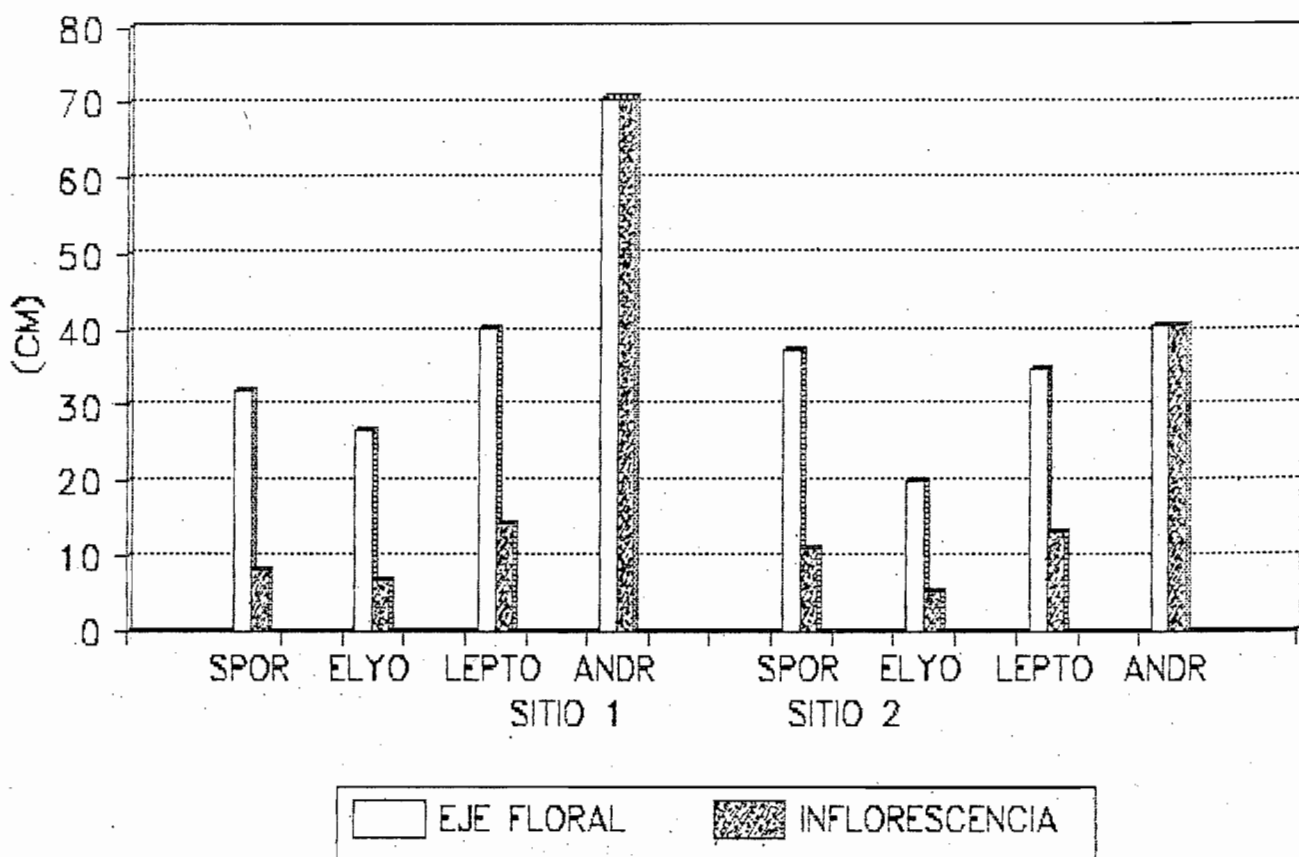


FIG. 25 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Largo del eje floral y inflorescencia por vástago; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

floral y inflorescencia); en las Figuras de números 26 a 35 se observan las características comparativas relacionadas con la constitución de la macolla (número de vástagos florales y vegetativos, número de hojas, peso y área foliar, distribución de la fitomasa en los compartimentos de la planta).

Para mejor interpretación, en la Tabla 7 se sintetiza toda esta información pero con registros cualitativos.

Sporobolus cubensis mostró diferencias marcadas con valores más altos en el sitio 2, relacionadas a los siguientes parámetros: el número de vástagos por macolla fue más del doble: 350 y 150; el número de vástagos vegetativos fue más del triple: 319 y 123; el número de hojas por macolla fue 931 y 412 (Tabla 5 y Figs.26, 27). La relación peso/ área foliar fue 191 y 135g/m²; La fitomasa 157 y 79g (Tabla 6 y Figs.31, 32).

Elyonurus adustus no parece diferir en ninguno de los parámetros medidos, entre los dos sitios. Las diferencias más resaltantes en esta especie, están relacionadas con el largo del culmo sin eje floral, con valores un poco más altos en el sitio 2 (31 y 26cm), eje floral más largo en el sitio 1 (26 y 19cm); (Tabla 4 y Figs.24 y 25). Se podría considerar que esta especie se comporta como indiferente a los dos tipos de substratos, al menos con respecto a sus rasgos arquitecturales.

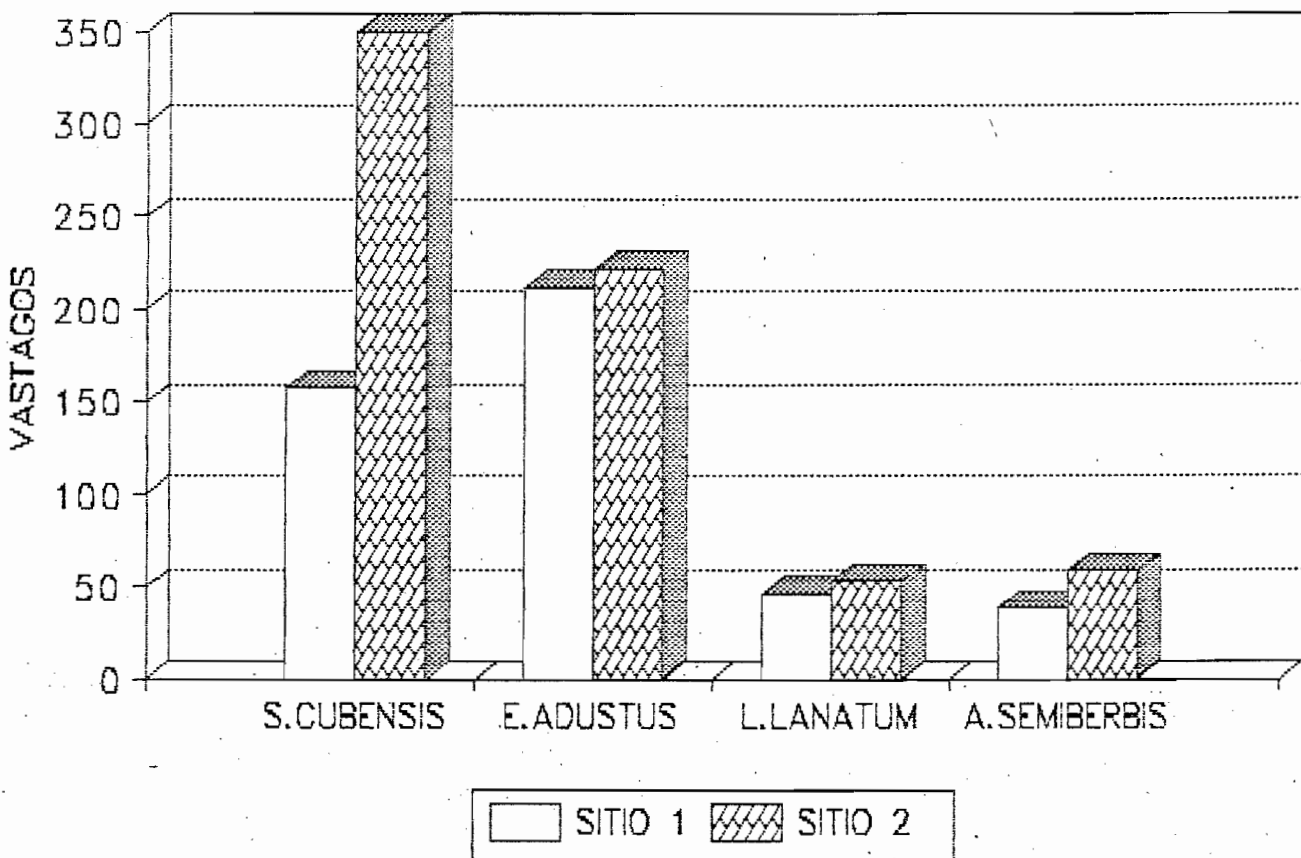


FIG. 26. Sporobolus cubensis, E. adustus, L. lanatum, A. semiberbis: Número de vástagos por planta; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

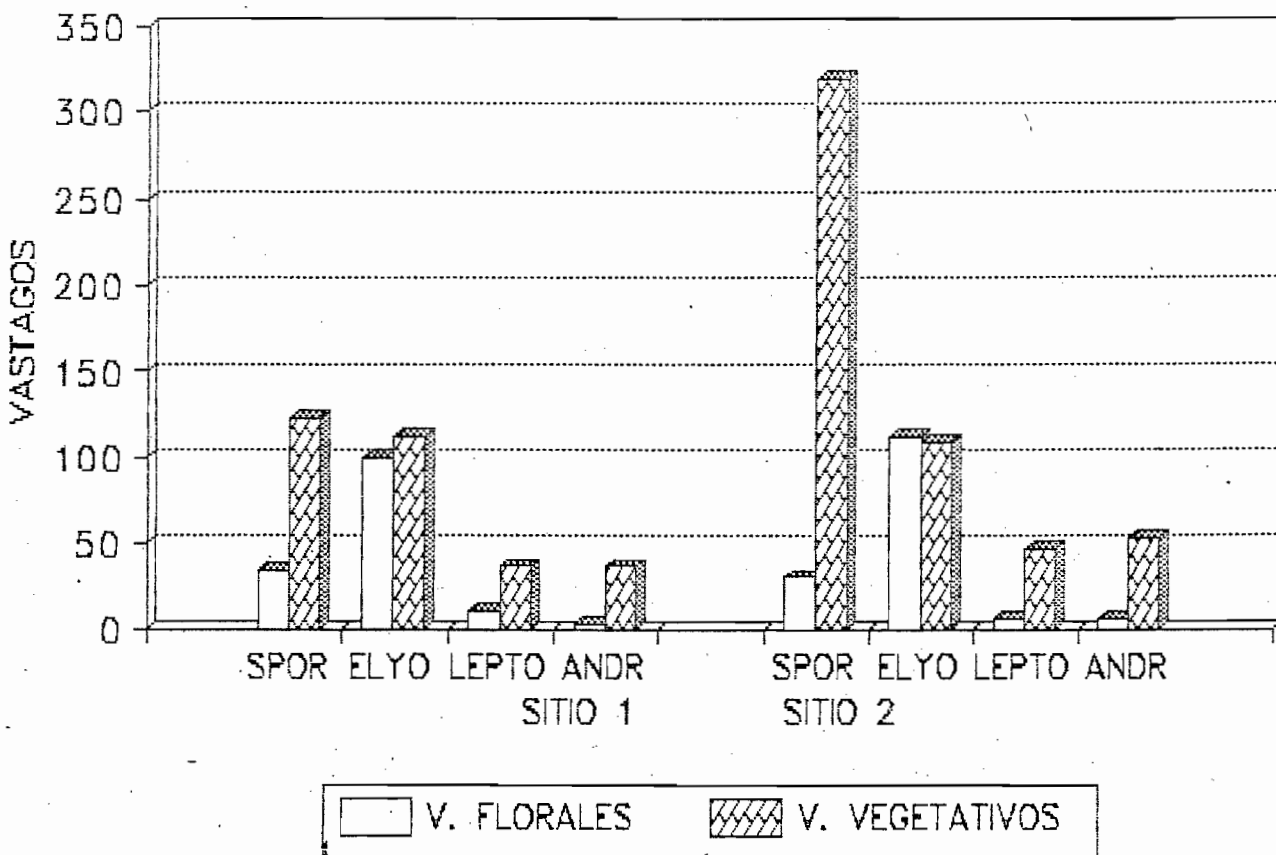


FIG. 27. *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Número de vástagos florales y vegetativos por planta; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

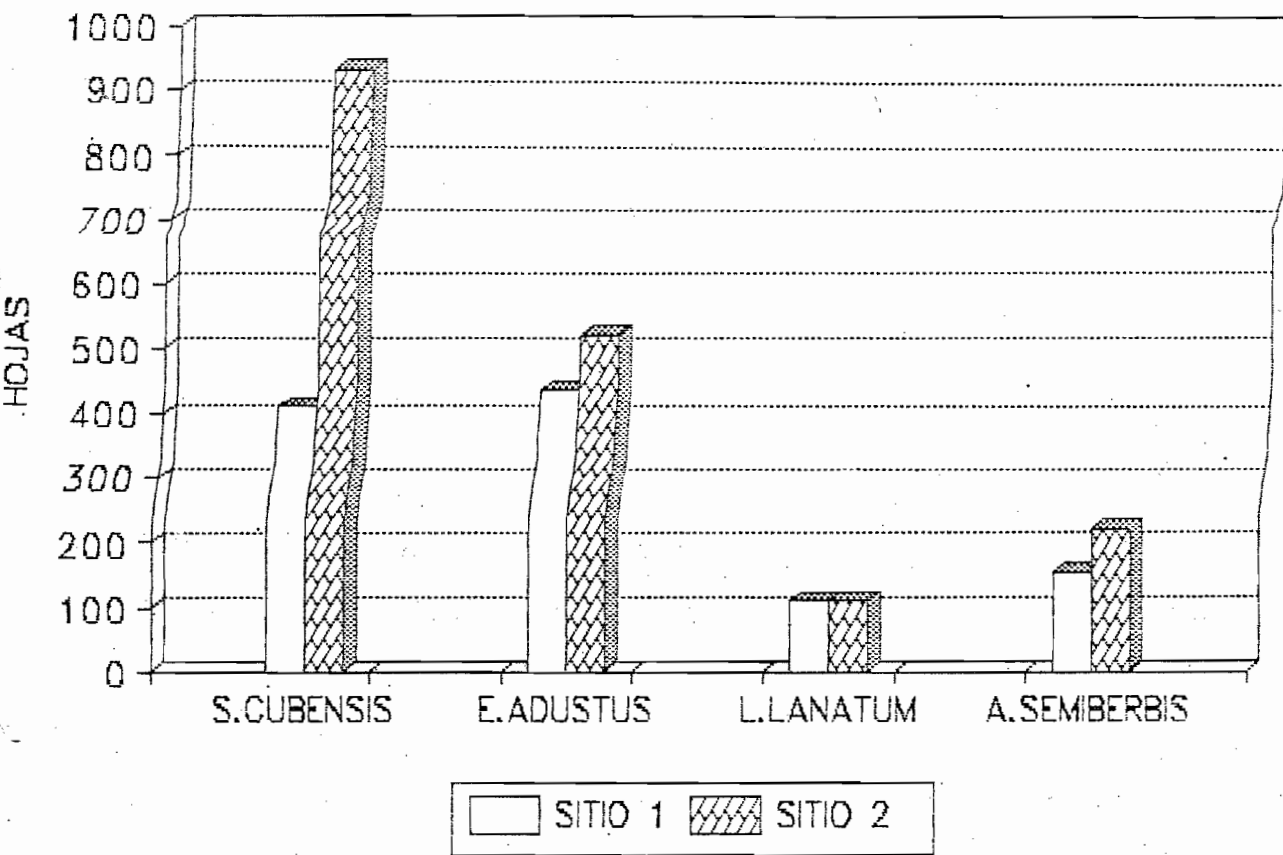


FIG. 28 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Número de hojas por planta; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

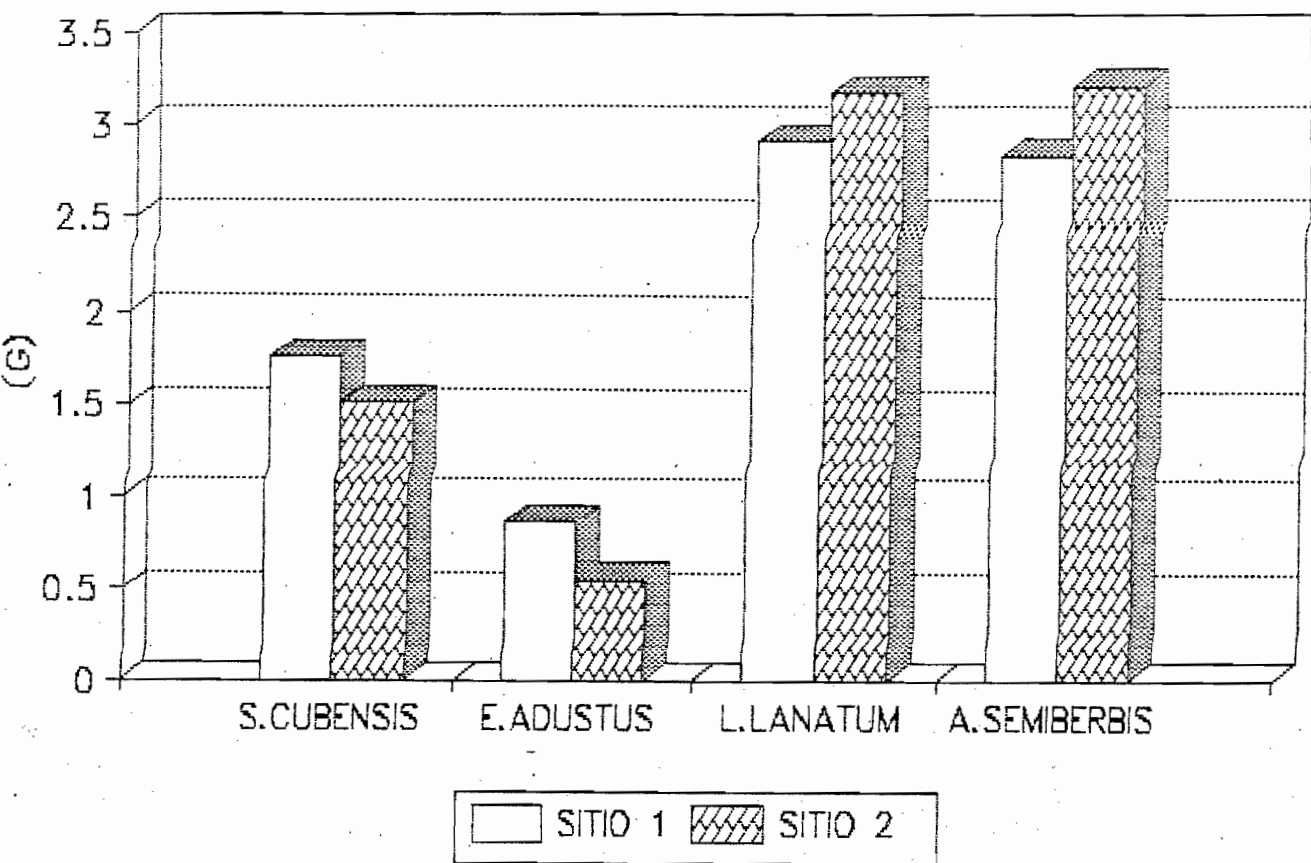


FIG. 29 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Peso foliar por planta en base al peso seco.
 Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial);
 Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

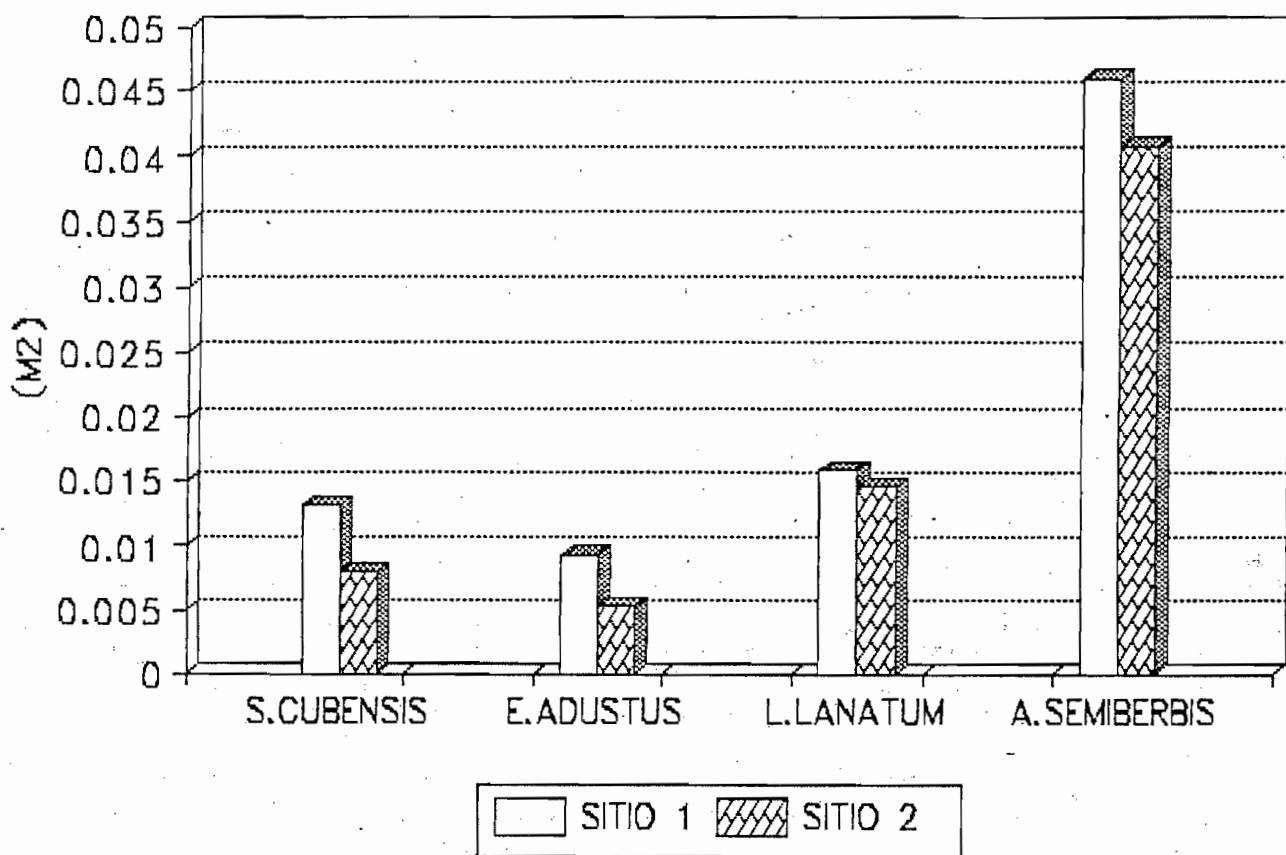


FIG. 30 Sporobolus cubensis, E.adustus, L.lanatum, A.semiberbis: Area foliar por planta; Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

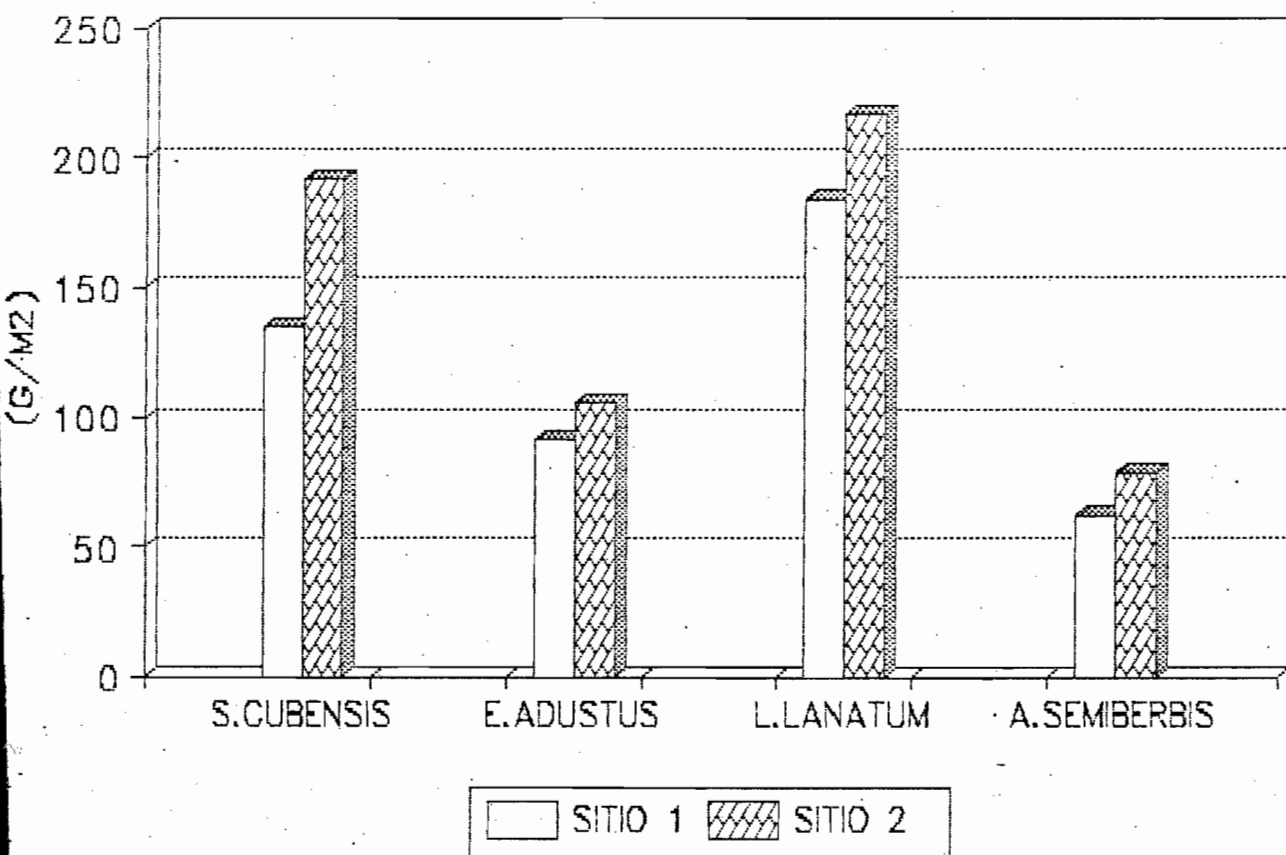


FIG. 31 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Relación peso/área foliar por planta, en base al peso seco. Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

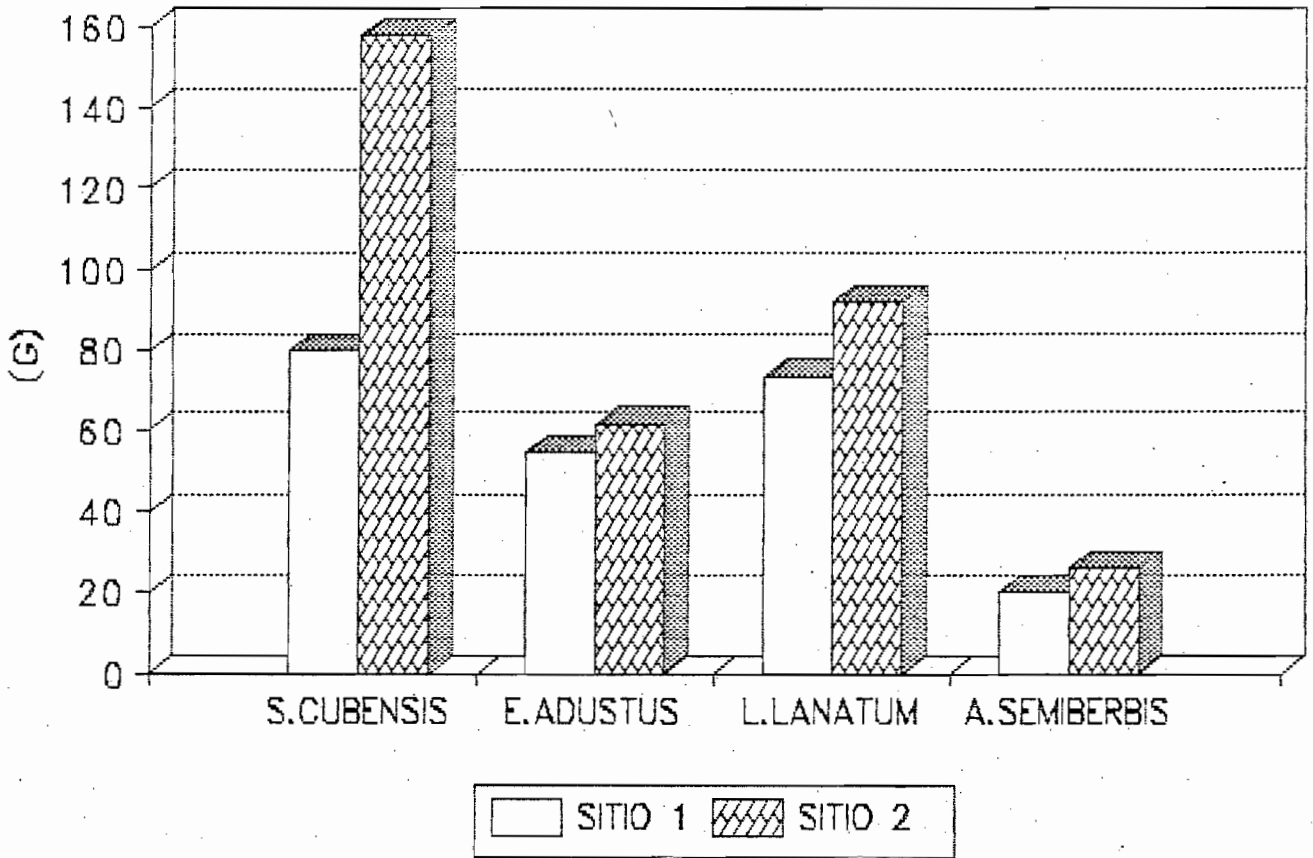


FIG. 32 Sporobolus cubensis, E. adustus, L. lanatum, A. semiberbis: Fitomasa total por planta en base al peso seco. Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

6

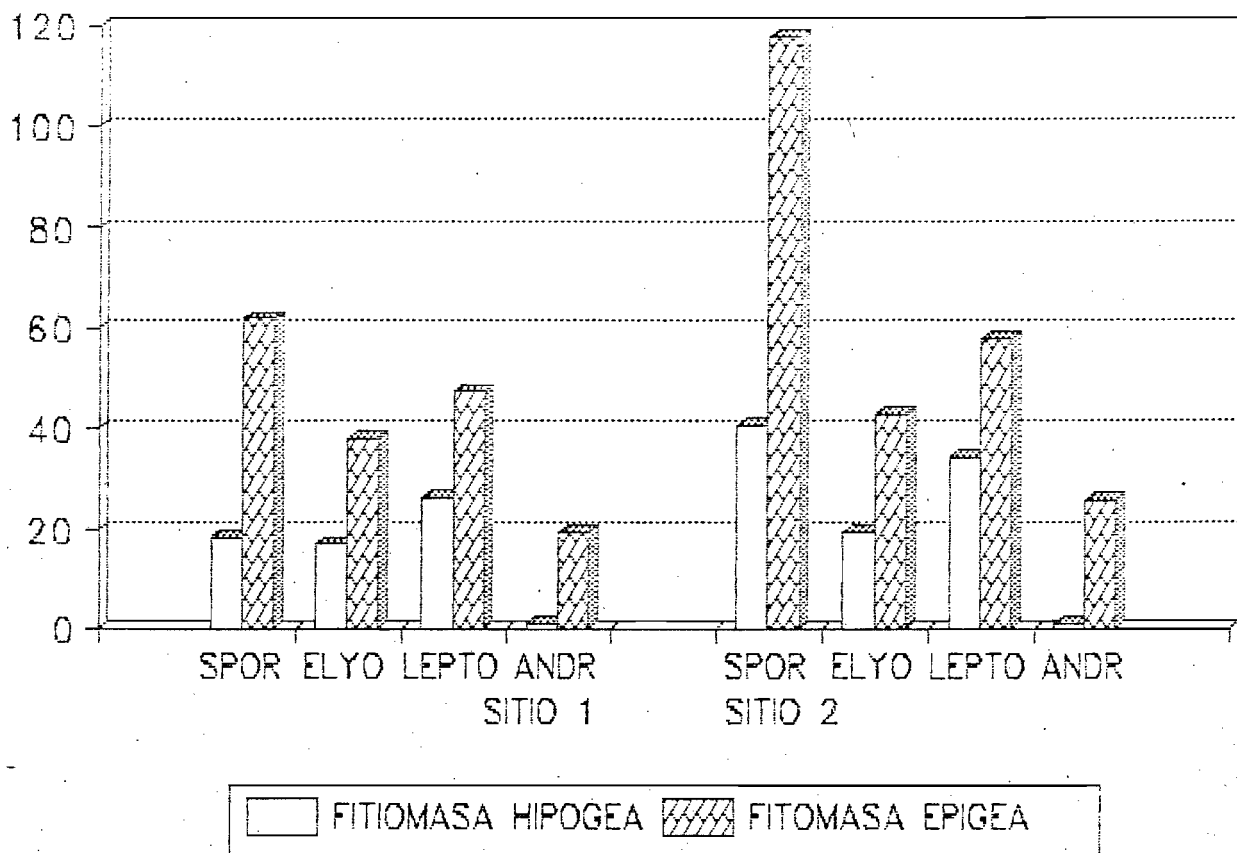


FIG. 33 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Fitomasa hipogea y epigea por planta en base al peso seco. Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

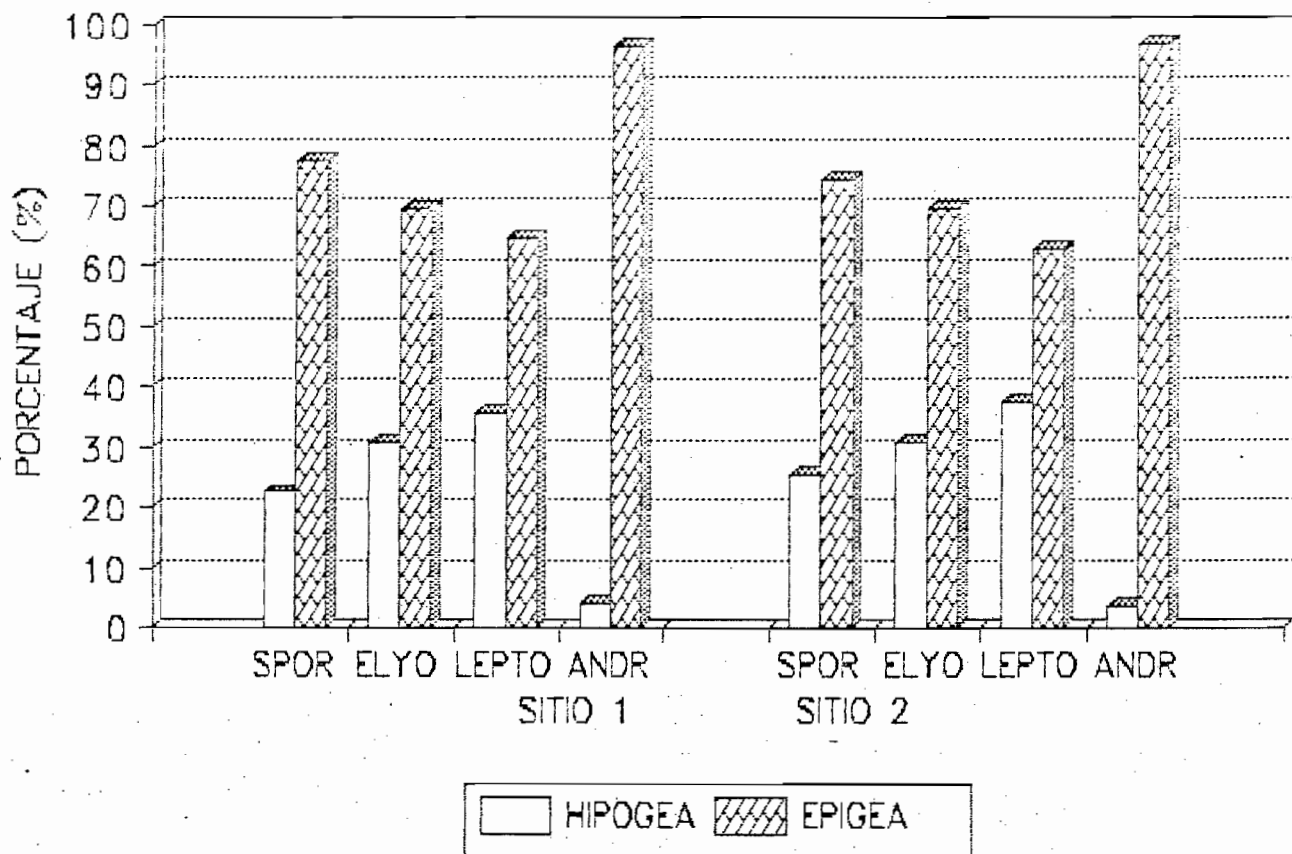


FIG. 34 *Sporobolus cubensis*, *E. adustus*, *L. lanatum*, *A. semiberbis*: Porcentaje de la fitomasa hipogea y epigea por planta en base al peso seco. Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

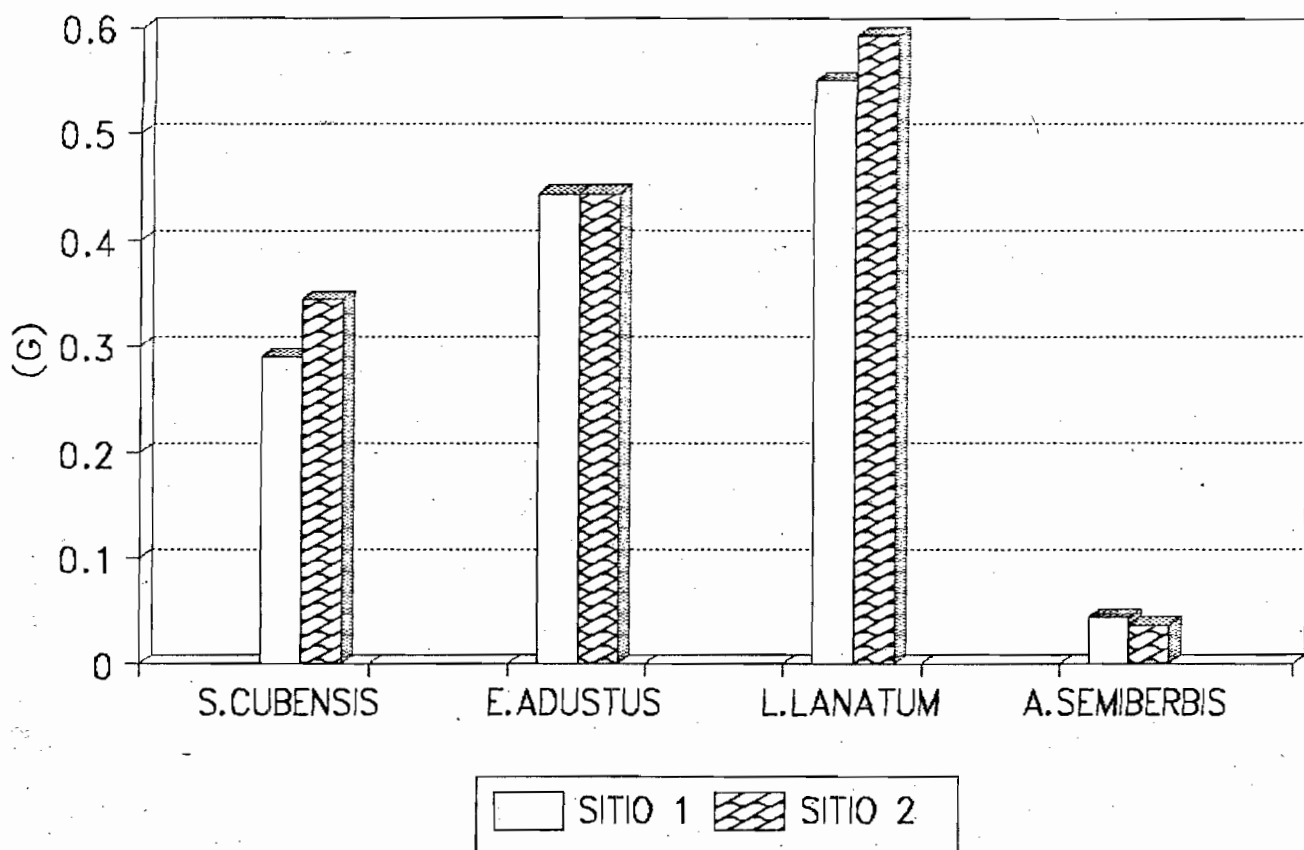


FIG. 35 *Sporobolus cubensis*, *E.adustus*, *L.lanatum*, *A.semiberbis*: Razón fitomasa hipogea/ epigea por planta en base al peso seco. Sitio 1 (suelo pedregoso/superficial); Sitio 2 (suelo de textura fina/profundo).

Las diferencias marcadas de *L.lanatum* entre los dos sitios están relacionadas a la forma, largo y posición de los rizomas con relación a la superficie del suelo. En el sitio 1, los rizomas fueron más largos que en el sitio 2 (1.3 y 0.89cm), pero se distribuyen más en sentido horizontal, siendo por tanto más superficiales. Mientras que en el sitio 2, son más cortos, pero explotan el espacio subterráneo en profundidad. Las formas de los rizomas en el sitio 1 son más sinuosas y con geotropismo negativo mientras las del sitio 2, son más retilíneas y con geotropismo positivo (Fig.21). El largo total del vástago también fué un parámetro que varió entre los sitios, con 20cm más en el sitio 1 (Tabla 4 y Fig.23). Para la relación peso/área foliar y fitomasa total por planta, la tendencia es hacia valores más altos en el sitio 2 (Figs.31 y 32).

Los caracteres de *A.semiberbis* que variaron en los dos sitios, están relacionadas con el tamaño del culmo (179 y 120cm) y con el largo del eje floral (108 y 79cm), ambos más largos en el sitio 1 (Tabla 4 y Figs. 23, 24, 25).

10. CARACTERISTICAS QUE SEPARAN *S.CUBENSIS*, *E.ADUSTUS*, *L.LANATUM* (basales) DE *A.SEMIBERBIS* (erecta).

Esta sección permite reunir caracteres comunes a las especies de arquitectura basal y erecta estudiadas y a la vez establecer los aspectos diferenciales de los dos grupos.

(Las referencias a las basales, serán dadas siempre en este orden: *S.cubensis*, *L.lanatum*, *E.adustus*).

10.1. FLORACION:

Temprana en la estación de lluvias en las basales y final de esta estación para la erecta.

10.2. ARQUITECTURA:

Basal en las precoces y erecta en la tardía.

10.3. NUMERO NUDOS:

Más bajo entre las basales (5) y más alto en la erecta (Fig. 22). Los valores absolutos en las basales presentaron un rango estrecho de variación (4 a 6 nudos por culmo), mientras que este rango en la erecta fue más amplio (3 a 14). Para esta comparación, no se tomó en cuenta en la erecta, los entrenudos de la inflorescencia.

10.4. ENTRENUDOS:

Las basales presentan patrón de elongación ascendente y la erecta ascendente y descendente (Figs. 4, 8, 11, 15).

10.5. LARGO DEL CULMO.

Marcada diferencia entre los dos grupos con relación a largo del culmo. Las basales son gramíneas bajas (66; 57; 86cm, respectivamente) en cambio la erecta produce culmos altos (178cm); (Fig. 2).

10.6. EJE FLORAL E INFLORESCENCIA:

El eje floral es más corto en las basales (34; 23;

36cm respectivamente) y más largo en la erecta (51 cm); (Fig.36). En las basales este eje corresponde a 51; 40; 42 % del largo total del culmo y en la erecta, a 29 %. La inflorescencia es más sencilla en las basales. Hay un gradiente de complejidad de las estructuras de las inflorescencias de las basales hacia la erecta: *S.cubensis*, y *E.adustus* con inflorescencias sencillas donde hay dos hileras de espiguillas que se conectan al eje principal, *L.lanatum*, el eje principal se ramifica en ejes secundarios y ahí se conectan las espiguillas. Ya en *A.semiberbis* del eje principal parten ejes secundarios y terciarios. Además de eso, hay nudos, entrenudos y hojas en estos ejes (Fig. 36).

10.7. HOJAS:

El número de hojas por culmo es bajo entre las basales, 5 hojas en el máximo y alto en la tardía alcanzando hasta más de 20 por culmo. El patrón de crecimiento y disposición de las hojas en el culmo, también es un carácter que diferencia estos dos grupos. El de las precoces es descendente o sea, las hojas basales son las más largas mientras que la medida que van saliendo hacia arriba, van progresivamente disminuyendo de tamaño. El patrón de la tardía es ascendente y descendente, o sea, las hojas basales son menos largas que algunas superiores, luego otras aumentan su largo, y otro grupo de posición más superior, son nuevamente de tamaño más reducido (Figs. 6, 10, 13).

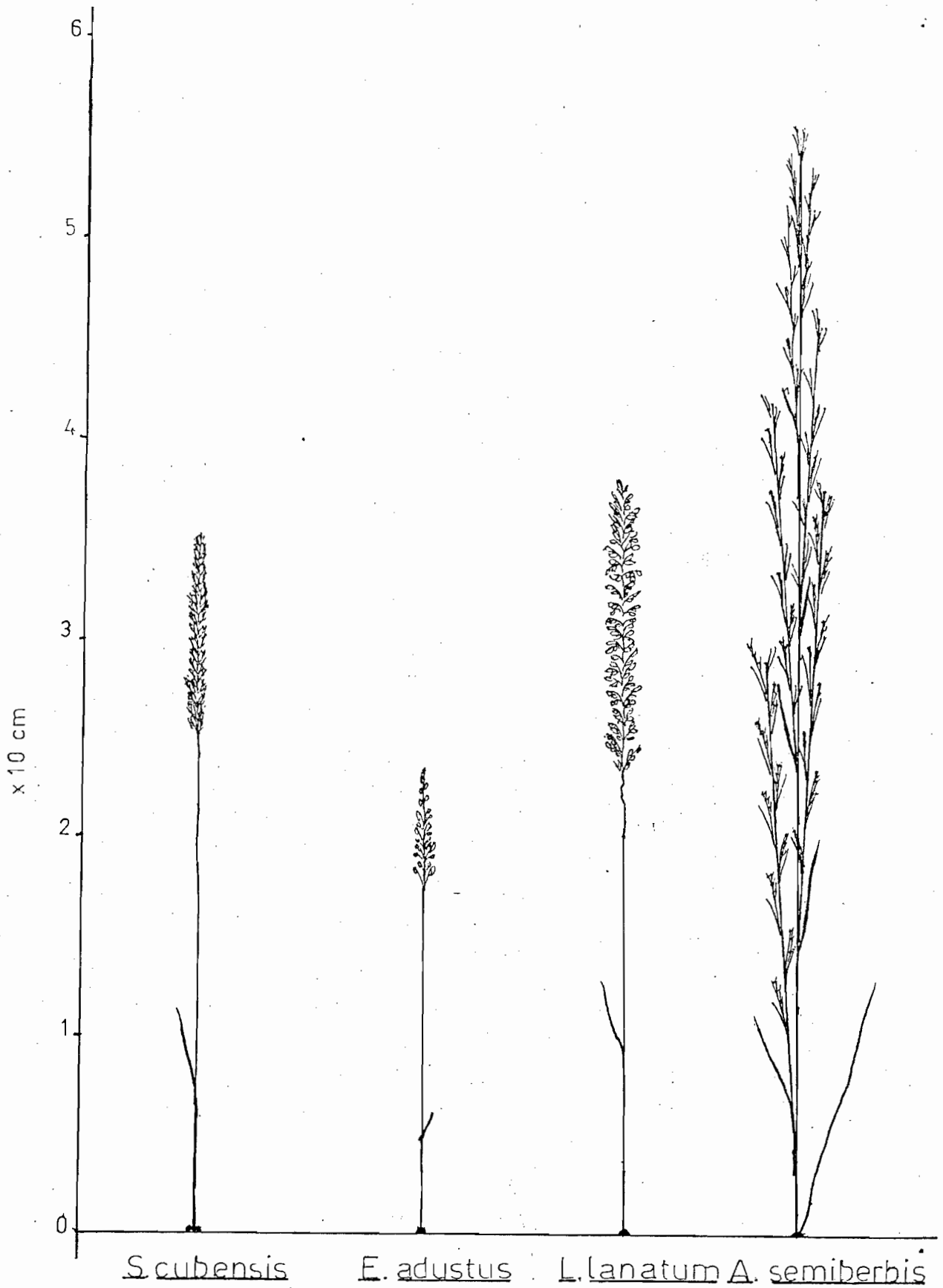


FIG. 36 Representación de los ejes florales de S. cubensis, E. adustus, L. lanatum y A. semiberbis.

10.8. CORONA:

Como las coronas de las basales son más desarrolladas, se puede suponer que tienen más reservas. En *L. lanatum* aún que tenga corona menos desarrollada, debe poseer reservas en los rizomas que son los más largos de las cuatro especies. La corona es muy reducida en la erecta y sus rizomas son bastante cortos. La conexión entre los módulos es más fuerte en las basales que en la tardía. Aún que en *L. lanatum*, estas conexiones sean más flojas que en *S. cubensis* y *E. adustus*, sin embargo, la erecta evidencia conexiones más flojas que las anteriores.

10.9. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMIENTOS DE LA PLANTA.

Las basales asignan una mayor porción de la fitomasa total de la planta a los compartimientos hipogeos, mientras es más reducida en la erecta (basales - alrededor de 24, 30, 36 %; erecta - 3 %). Al contrario de las basales, la erecta hace gran inversión en los compartimientos epigeos (erecta - 96 % y basales - 75, 69 y 63 %) (fig.36). Estas diferentes estrategias de asignación de fitomasa, lleva a una diferente relación fitomasa hipogea/epigea siendo más alta en las basales y baja en la erecta (Fig. 35).

10.10. ORIGEN DE LOS CULMOS:

En condiciones normales, el sitio de origen de los culmos por vía vegetativa en las basales y en la erecta,

es solamente en los rizomas que se localizan en la corona. Pero si algo pasa con los ejes principales interrumpiendo su desarrollo lineal, las basales y erecta presentan patrones diferentes.

En la Fig. 37 están representados dos patrones de desarrollo de *A.semiberbis*. Uno en que se concreta el curso normal de desarrollo del eje principal en una inflorescencia y otro donde hubo interrupción en el nudo número 9 por un disturbio, posiblemente por insectos, dado que habían huecos en los entrenudos situados por debajo del punto de interrupción del eje. La consecuencia de esta interrupción es la emisión de ramificaciones laterales o culmos secundarios, originados de yemas o meristemas latentes situadas en la base de los entrenudos. Estos culmos laterales, normalmente terminan en inflorescencias.

Este hecho, fue observado en gran número de vástagos de *A.semiberbis*, no solamente en los evaluados, como en otros del área de estudio. No fue registrado ningún hecho semejante en las basales.

Leptocoryphium lanatum, es una especie de arquitectura basal y floración precoz pero presenta algunas características que la hace parecer intermedia entre las basales (*S.cubensis* y *E.adustus*) y la erecta y tardía *A.semiberbis*. Características estas que la aproximan de la erecta, se alejando un poco de las basales: Largo del culmo, posee el mismo número de entrenudos pero los alar-

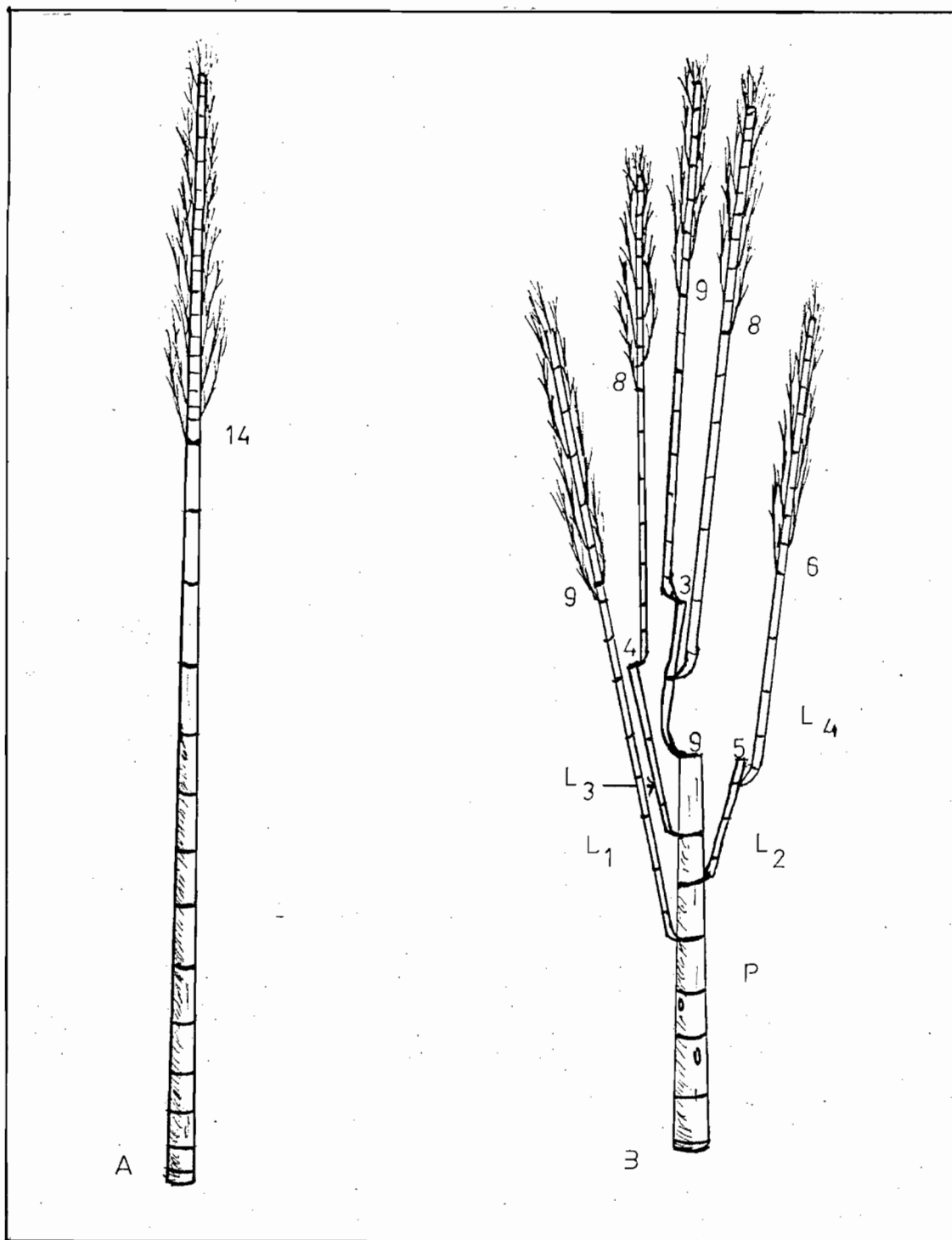


FIG. 37. Patrones de Desarrollo observados en los culmos de *A. semiberbis*: A-desarrollo lineal del eje principal; B-desarrollo de ejes laterales (L) por interrupción del eje principal (P). Números = nº de nudos.

gan mucho más que las otras basales. (es la más alta de las basales); las estructuras de la inflorescencia presentan más ramificaciones, siendo más compleja; bajo número de vástagos por macolla, corona poco desarrollada.

11. MODELOS ARQUITECTURALES:

Como se nombró anteriormente, el modelo arquitectural representa la libre expresión del programa genético de desarrollo de la especie y resulta del funcionamiento de los meristemas apicales, aéreos y subterráneos, según las secuencias dictadas por este programa (Jeannoda-Robinson, 1977).

De los 22 modelos arquitecturales de los árboles, 10 se adaptan a las plantas herbáceas, según Jeannoda-Robinson, (1977):

Modelos de las hierbas no ramificadas:

1. Modelo de Holtum.
2. Modelo de Corner.

Modelos de las hierbas con ejes vegetativos equivalentes y homogéneos:

3. Modelo de Tomlinson.
4. Modelo de Chamberlain.
5. Modelo de Leewenberg.

Modelos de las hierbas con ejes vegetativos diferenciados:

6. Modelo de Stone.
7. Modelo de Rauh.

8. Modelo de Attins.

9. Modelos de Cook.

Modelos de hierbas con ejes vegetativos, de estructura mixta:

10. Modelo de Troll.

Los criterios utilizados por Jeannoda-Robinson (1977), para clasificar los modelos de hierbas en general y Fournier (1982), para gramíneas de las sabanas fueron:

1. Modo de crecimiento de los ejes vegetativos: (monopodial o simpodial).
2. Crecimiento de los ejes: (ritmico o continuo).
3. Modo de ramificación del aparato vegetativo aéreo.
4. Diferenciación morfológica de los ejes: (ortotropia o plagiotropia).
5. Posición de la sexualidad (terminal o lateral).

Edelin (1984), así caracteriza cada uno de los referidos criterios:

Modo de crecimiento:

El crecimiento monopodial o simpodial se apoya sobre la duración del funcionamiento del conjunto de los meristemas. En el sistema monopodial, el crecimiento es prácticamente indefinido, mientras que en el sistema simpodial, cada meristema tiene un crecimiento definido a corto o largo plazo.

Tipo de crecimiento:

La organogénesis y elongación son dos eventos por los cuales se hace el crecimiento de un eje primario y los procesos de funcionamiento se hacen de manera **ritmica**, donde hay una alternancia regular de fases de elongación y reposo; y **continua** si hay ausencia completa de periodo de reposo.

Modo de ramificación del aparato vegetativo aéreo:

La ramificación o su ausencia, son factores esenciales de la arquitectura de una planta y se puede efectuar como **terminal**, por rompimiento del meristema terminal; o **lateral**, a partir de meristemas axilares en las axilas de las hojas. La ramificación también se expresa de manera **ritmica**, o **continua**. Cuando los meristemas laterales son formados, pueden desarrollarse o entrar en fase de reposo. El momento de alargamiento de estos ramos axilares, es un carácter importante en estudios arquitecturales.

Silepticos, son los ejes formados por el desarrollo inmediato de los meristemas, luego de su formación y **Prolepticos**, a partir de meristemas laterales que experimentan una fase de latencia para su desarrollo.

Diferenciación morfológica de los ejes:

Ortotropia y plagiotropia, siendo elementos fundamentales de la arquitectura de la planta, determinan el modo de

ocupación del espacio y su manera de capturar energía luminosa.

Eje ortotropo - la dirección del crecimiento es vertical y la disposición de los órganos laterales (hojas y ramificaciones) se disponen en simetría radial.

Eje plagiotropo - se desarrolla en un plan horizontal u oblicuo y presenta una clara dorsiventralidad.

Posición de la sexualidad:

Las estructuras reproductivas se originan de transformaciones irreversibles de meristemas vegetativos. La posición de la sexualidad puede influir grandemente sobre la arquitectura del organismo. La **sexualidad terminal** se manifiesta en la extremidad de los ejes vegetativos y para definitivamente el crecimiento pudiendo conducir a la muerte de la planta - **planta hapaxántica** ("plante hapaxanthique"). La **sexualidad lateral**, no impide el desarrollo del organismo y es compatible con la construcción de una arquitectura monopodial.

¿En que modelo arquitectural se ajustan las gramíneas estudiadas?

Analizando los criterios de clasificación propuestos, y comparando con las características presentados por las especies estudiadas, se puede concluir que siguen el **Modelo de Tomlinson** o modelo de los ejes vegetativos equivalentes y

homogeneos, con excepción de algunas características que no se cumplen.

PORQUE:

Las especies estudiadas se establecen a través de la corona a partir de un individuo inicial, cada artículo siendo resultado de la base del precedente, generalmente por debajo del nivel del suelo (Jeannoda-Robinson, 1974).

El crecimiento de los ejes es simpodial; La forma de crecimiento es rítmica (con una fase activa y otra de reposo); Los ejes vegetativos son mixtos (inicialmente plagiótropos y luego ortótropo) y no ortótropos y la filotaxia es alterna y no espiralada como en el modelo. Los ejes son todos equivalentes, o sea, están todos destinados a florecer; La sexualidad es terminal. Aunque existan ramificaciones laterales en la gramínea erecta que terminan en flor, ellas se originan de la diferenciación de la yema apical.

12. DISCUSION DE LOS RESULTADOS

12.1. DINAMICA DE OCUPACION ANUAL DEL ESPACIO POR S.CUBENSIS (Sc), E.ADUSTUS (Ea), L.LANATUM (L1) y A. SEMIBERBIS (As).

12.1.1. DINAMICA DEL FOLLAJE:

De Diciembre a Febrero, la mayor proporción de la fitomasa de las gramíneas está desecada y agotada, por translocación de nutrientes para los órganos hipogeos. En esta época, ocurren las quemas que consumen todo el material aéreo, quedando apenas la parte permanente de las macollas (Monasterio & Sarmiento, 1976). Esta parte perenne es la corona, muy desarrollada, compacta en Sc y Ea, y reducida en L1 y As.

Después del fuego, en terminos de estrato gramíneo, el espacio aéreo de la sabana se encuentra "vacío" de follaje, observándose por encima del nivel del suelo solamente el contorno de las coronas de las gramíneas. De inmediato, el espacio empieza a ser ocupado más intensamente por las gramíneas precoces, que desarrollan rápidamente su follaje.

El choque térmico producido por el fuego sería un agente que rompería la latencia de las yemas formadas en la época de fructificación de las gramíneas en el ciclo anterior, influyendo sobre el rápido desarrollo de los culmos que salen de las coronas luego de la quema, aún antes de

empezar las lluvias (Fournier 1982a).

De los primeros entrenudos de los culmos de las basales, salen las primeras hojas, que son largas, con ángulos más abiertos, posiblemente por disponer de espacio, aprovechando al máximo la energía luminosa disponible. Estas hojas representan el primero estrato, siendo importantes en la ocupación inicial del espacio. A medida que el culmo crece, disminuye en importancia el otro estrato, con hojas pequeñas, para luego quedar una parte del tallo sin hojas en cuyo ápice se localiza la inflorescencia.

La densidad foliar del primer estrato (entre 0 - 10cm) es más importante en Ea que en L1, representando respectivamente 67 y 39 % de la densidad total y disminuyendo progresivamente, hacia el ápice del culmo (Raventós & Silva, 1988).

Otro patrón de desarrollo fue observado en Sc y Ea. Luego que salieron las inflorescencias de la "folha-bandeira", dos semanas después de la quema, antes de la antesis floral, los entrenudos del culmo presentaron valores más bajos que a los treinta días después de la quema, en fase de antesis y fructificación.

Por este hecho, se puede hipotetizar que las gramíneas precoces, rápidamente producen un aparato vegetativo no totalmente desarrollado, el suficiente para construir y sostener el aparato reproductivo, continuando su construc-

ción después de asegurada la función reproductiva, la cual debe completar con la fase de fructificación en el periodo de lluvias.

Las hojas basales de *As*, al contrario de las tres precoces no son las más largas del culmo. Sus hojas más largas salen del 3 al entrenudo 6. Este primer estrato posiblemente corresponderá al primer intervalo de las precoces, evaluado por Raventós & Silva (1988) con mayor densidad foliar. Su estrato con densidad foliar más importante, debe ser el segundo, mostrando una clara estrategia de ocupación de un espacio que posiblemente estaba flojamente ocupado, por las precoces, lo que ocurre posteriormente a medida que el culmo crece y se alarga.

En términos de ocupación del espacio de las sabanas, las especies precoces (basales), están en un extremo temporal del ciclo anual y *As*, en otro extremo como tardía (erecta). Entre estos dos extremos, se encuentran varias otras especies dominantes, que se distribuyen en un continuo y que no fueron contempladas en este trabajo.

12.1.2. DINAMICA REPRODUCTIVA.

En cada ciclo, se verifica que un determinado porcentaje de vástagos de cada planta y para cada especie alcanza la floración, lo que lleva a pensar que cada eje que cambia su dirección de plagiótropo para ortótropo, saliendo a la superficie, tiene la finalidad de florecer y producir semi-

llas.

Esta función reproductiva en fase temprana del ciclo, es cumplida en primer plano por las precoces (Sc, Ea, L1) y tardíamente por As hacia el final de la estación de lluvias.

En las especies estudiadas, hay un claro gradiente de complejidad del aparato reproductivo, ascendiendo de las precoces a la tardía. Así es que las inflorescencias de Sc. y Ea, presentan pequeña longitud, son constituidas de dos hileras laterales de espiguillas que se conectan al eje principal por sus respectivas raquillas. Parece tratarse de un racimo, por la descripción de Chase (1959). La de L1 ya presenta ramificaciones distribuidas radialmente y la de As es más larga presentando ramificaciones secundarias y terciarias, además de nudos y hojas, estructuras ausentes en las inflorescencias de las precoces.

La sencillez de las estructuras de las inflorescencias de las precoces, parece fortalecer la hipótesis de que las gramíneas precoces tienen que rápidamente producir sus estructuras reproductivas, produciendo flores, rápidamente madurando sus diásporas para germinar y formar plántulas en la estación de lluvias al contrario de la tardía con estructuras complejas.

12.1.2.1. ASINCRONIA REPRODUCTIVA.

Hay una asincronía de los periodos reproductivos entre las cuatro especies estudiadas. Esta asincronía se torna

marcada entre las precoces (Sc, Ea, L1) y la tardía (As.) y menos marcada entre las precoces, las cuales no solapan sus periodos de floración.

La fenología de los elementos arbóreos y herbáceos no están sincronizados entre si, pero las fenofases de estos dos grupos se acoplan a factores ambientales (Monasterio & Sarmiento 1976). En la estación de sequía, los árboles de la sabana, renuevan su follaje y florecen, mientras que las gramíneas y ciperáceas están en fase de reposo, con los vástagos presentando el mínimo de desarrollo. En la época de lluvias, hay una fase de completo desarrollo foliar y máxima asimilación, pero con muy poco crecimiento de ramas o formación de hojas; y entre las gramíneas y ciperáceas se procesa un periodo de intensa producción y crecimiento de los vástagos y reproducción sexuada.

A nivel de la comunidad de gramíneas de la sabana, los diferentes grupos arquitecturales, basales y erectos tampoco solapan sus fases reproductivas. Las basales, poseyendo reservas subterráneas, florecen tempranamente y la tardía sin estas reservas, adaptativamente tiene su fenorritmo acoplado con el hidroperiodismo de la sabana como señalan Monasterio & Sarmiento (1976). Así es que en As, después del comienzo de las lluvias, se intensifica el crecimiento; hacia el medio de la estación lluviosa, reduce el crecimiento vegetativo y inicia la fase reproductiva hasta la dispersión de sus diásporas en la estación de sequía. Con el

avance de esta estación, los vástagos se mueren y la planta entra en fase de semireposo, caracterizada por la declinación generalizada y la persistente formación de vástagos que no pasan del estadio inicial de desarrollo.

En la dinámica de ocupación del banco de semilla de las gramíneas de las sabanas tampoco hay superposición. Sc, Ea y Ll germinan sus cariopsis inmediatamente después de la dispersión al comienzo de estación húmeda. La germinación de As también ocurre en esta época pero son los cariopsis producidos en el ciclo anterior que estaban latentes en el banco de semillas durante toda la estación de sequía (Silva & Ataroff, 1985).

Varias explicaciones han sido propuestas para la sincronización o no de las fenofases reproductivas a nivel de comunidades, poblaciones y especies, relacionándolas con la división de recursos ambientales, sean nutrientes, agentes polinizadores o dispersores de las diásporas.

Con relación a la floración de las gramíneas, la asincronía sería explicada por patrones temporales de división de recursos (Veresglow & Fitter 1984), pudiendo ser para evitar la interferencia entre superficies estigmáticas por las gramíneas anemófilas (Rabinowitz & al 1981).

Para la germinación de las especies en general, los factores abióticos favorecerían una germinación temprana debido a la ganancia de recursos y los factores bióticos

(como competencia interespecífica), podrían influir sobre la duración del periodo de germinación (Ratcke & Lacey 1985).

La competencia interespecífica es generalmente considerada como una de las causas de no solapamiento de los grupos fenológicos, lo que llevaría a una mejor repartición de recursos para la comunidad. Sobre este aspecto, Raventós & Silva (1988), estudiando la competencia entre gramíneas de la sabana creciendo solas y en mezclas, verificaron que la interferencia de especies compañeras tuvo influencia en dos aspectos: Sobre la producción estacional, reduciendo el periodo de crecimiento en Ea, L1 y As y sobre la arquitectura relacionado a la formación de vástagos y follaje en las especies de arquitectura basal (Ea y L1) y sobre el alargamiento de los culmos en la especie erecta (As).

El viento es un agente polinizador abundante en las sabanas no existiendo consecuentemente competencia entre las gramíneas por este componente ambiental. Al contrario, las gramíneas de bosque, poco evolucionadas, son polinizadas por insectos donde es escaso este recurso (Soderstrom & Calderon, 1971; Connor, 1986).

Las gramíneas Sc, Ea y L1, como las primeras en ocupar el espacio, después de la quema, son bajas: su tamaño no les impide captar el viento para su polinización, por no haber barreras físicas en esta época, que impida este mecanismo,

una vez que las gramíneas intermedias y tardías crecen lentamente. *As* siendo una gramínea alta, florece tardíamente, con todo un ciclo estacional para construir sus largos culmos y exponer sus inflorescencias por encima de todo el follaje de las gramíneas precoces y también de las intermedias que ya completaron todo su desarrollo. Por lo tanto, para *As*, los culmos y follaje de las precoces e intermedias representan barreras físicas que esta especie tiene que superar en altura, para exponer sus órganos reproductivos a polinización anemófila. Por otro lado, las especies anteriormente desarrolladas pueden funcionar como un benéfica barrera contra el viento, para protección de los culmos ya que esta especie es alta, con culmos gruesos y lignificados, pero con pocos y superficiales órganos de sosten, rizomas cortos, la macolla es superficial y con floja conexión entre los módulos. Además de eso, tiene pocas y cortas raíces de sosten.

12.2. ASIGNACION DE FITOMASA A LOS COMPARTIMENTOS DE *S.CUBENSIS*, *E.ADUSTUS*, *L.LANATUM* Y *A.SEMIBERBIS*.

12.2.1. RELACION PESO/AREA.

La relación indica la cantidad de materia orgánica invertida para la construcción de una hoja por lo tanto, puede estar relacionada con el grado de esclerofilia de las hojas lo que implica un aumento de sus elementos mecánicos por acumulación de la lignina y celulosa. La textura de las

hojas varía con esta razón, donde los altos valores indican hojas más esclerófilas y viceversa.

Por otra parte, la variación de la razón peso/área foliar en las gramíneas, debe estar relacionada con la presencia en el mesófilo foliar, de estructuras denominadas **cuerpos silicosos**. Muchos trabajos anatómicos han sido desarrollados en las sabanas brasileñas con el objetivo de identificar estas estructuras en las gramíneas, incluso los caracteres de forma de estas estructuras, han sido sugeridos como caracter diferencial entre grupos sistemáticos (Sendulsky & Labouriau, 1971; Figueiredo & Andro, 1971).

Relacionado a este tema, hay estudios pioneros comparativos para explicar el escleromorfismo en plantas de los cerrados y caatinga brasileñas (Arens, 1958 a b; Ferri, 1961 a b). Estos trabajos, sugieren que el escleromorfismo del cerrado sería un falso escleromorfismo, ya que no sería debido a problemas hídricos y si a la escasez de nutrientes en el suelo, de donde viene la denominación de **escleromorfismo oligotrófico**. Esto dificultaría la síntesis de proteínas y consecuentemente el exceso de carbohidratos que se acumularía en las estructuras foliares originando cutículas gruesas y muchos tejidos mecánicos (Ferri, 1980). Estas hipótesis posteriormente, fueron confirmadas con los trabajos de Goodland (1969, 1971), pero investigaciones recientes, parecen volver a idea anterior.

En árboles de bosque, también fué verificada una estrecha relación entre mayor porcentaje de fósforo y alto contenido proteico foliar (Alberdi & al 1977).

Baruch & al (1985), presentan resultados inferiores de razón peso/área para gramíneas africanas introducidas como *Hiparrhenia rufa*, *Melinis minutiflora* (29, 26g/m², respectivamente) y para la nativa *Trachypogon plumosus* de Volcan y de Calabozo (47 y 49g/m² respectivamente). Todas estas son especies C4, creciendo en óptimas condiciones hídricas y de nutrientes minerales.

Comparando las cuatro especies estudiadas, parece haber una tendencia de Sc, Ea y L1 (basales y precoces) poseer hojas más esclerófilas que la As (erecta y tardía). Este hecho, posiblemente debe estar más relacionado con el problema hídrico que de nutrientes. En el final de la estación de sequía, después del fuego, las gramíneas basales o precoces inician un rápido crecimiento foliar. El crecimiento de las tardías, en cambio, es mucho más retardado. Se realiza en condiciones de abundante agua en el suelo. Es posible que el escleromorfismo sea una respuesta al stress hídrico. También cabe la posibilidad de que sea un mecanismo de resistencia a la herbivoría, ya que las hojas escleromorfas son menos palatables. Esta idea se corrobora con el hecho de que Ea, especie que presenta mucho menor escleromorfía, produce gran cantidad de Terpenos en sus hojas, que debe protegerla de la herbivoría.

Si el factor causal de la esclerofilia de Sc y L1 fueran nutrientes, los valores de la razón peso/área foliar para estas gramíneas, serían más bajos en el sitio 2, donde el suelo es más profundo y posiblemente con mejores condiciones nutricionales (Fig. 29). Añadese a eso, que las basales tienen reservas en las coronas.

12.2.2. RAZON FITOMASA HIPOGEOA/EPIGEOA

En época de floración, las especies basales (precoces) presentaron una alta razón fitomasa hipogeo/epigea mientras que en la erecta (tardía) fue baja, concordando con la hipótesis de Silva (1985).

En las sabanas estudiadas, esta razón alcanza el pico máximo en la época de quema cuando prácticamente toda la parte epigea es consumida. Durante el ciclo de desarrollo, característico para cada especie de gramínea, esta razón debe variar como consecuencia de los requerimientos nutricionales de la planta, provocando el movimiento de los asimilados para los diversos compartimentos de la misma.

La fase de evaluación de las gramíneas estudiadas, representó valores bajos de razón biomasa hipogeo/epigea por ser una fase de altos requerimientos de nutrientes, lo que implicaría la translocación de los asimilados de la corona para la construcción de las estructuras florales.

El curso de la biomasa epigea e hipogeo en gramíneas ha

sido investigado en las sabanas venezolanas por Canales,

1982; Silva, 1983; Gallardo 1983).

En las sabanas herbáceas africanas Fournier (1982b), estudiando el curso del ciclo estacional de la **biomasa de las coronas**, identificó cuatro importantes fases:

a.Reducción - Después del fuego, la biomasa redujo como resultado de la utilización de las reservas por los tallos jóvenes y raíces en desarrollo.

b.Aumento - Después de un periodo de estabilización, la biomasa aumentó con la llegada de las lluvias. Aumento este interpretado como reconstitución de las reservas utilizadas anteriormente y coincide con el retorno de las condiciones de humedad favorable a su crecimiento.

c.Reducción - Nueva disminución de la biomasa coincidiendo con el periodo de **elongación máxima de los tallos y formación de inflorescencias y frutos**. Se interpreta por la utilización de reservas acumuladas en la fase precedente porque la floración es un periodo muy activo, provocando migración de sustancias nutritivas hacia las piezas florales.

d.Aumento - Corresponde a la formación de yemas y la acumulación de reservas destinadas a asegurar su desarrollo futuro. Este aumento prepara la planta para el próximo ciclo de la vegetación.

Parece haber un orden de prioridad para la utilización

del fotosintato en vástagos vegetativos de *Phalaris arundinacea* como sugirieron Begg & Wright (1964), donde primero sería para iniciación del desarrollo de las hojas, luego para aumento del peso seco de los vástagos y elongación de los entrenudos y por último para acumulación de reservas.

En general, los sitios de reservas en las gramíneas son las bases de los culmos, estolones, raíces y rizomas (White, 1973); pero estos sitios pueden variar el tipo arquitectural como experimentalmente, fue comprobado en tres gramíneas de diferentes arquitecturas: (*Bouteloua gracilis* - basal; *B.curtipendula* - intermedia y *Panicum virgatum* - erecta). En la basal, las raíces fueron los más importantes almacenadores de asimilados (76 % del total), de donde se concluye que la gramínea basal no tiene una fuerte reserva epigea como la intermedia y erecta (Ficker & Moser, 1978).

12.2.3. ALARGAMIENTO MAXIMO DE LOS ENTRENUDOS.

Hay un momento en el proceso de desarrollo del culmo de las gramíneas estudiadas en que el entrenudo anterior al eje floral alcanza el máximo de alargamiento, o sea, es el entrenudo que presenta mayor longitud y se continúa con el eje floral.

Trabajos anatómicos revelan que en la transición de la fase vegetativa para la reproductiva, hay cambios

morfológicos rápidos y patentés. El carácter morfológico que revela frecuentemente el comienzo del estadio reproductivo, es el repentino aumento de la longitud de los entrenudos (Cutter 1971; Fahn 1974; Esau 1976).

12.2. PLASTICIDAD DE *S.CUBENSIS*, *E.ADUSTUS*, *L.LANATUM* y *A.SEMIBERBIS*.

Como patrón general, a nivel de culmo, las gramíneas, crecen por alargamiento de estructuras modulares superpuestas denominadas **fitómeros**. Cada fitómero se compone de una hoja con su vaina, yema axilar, nudo de inserción y entrenudo. El concepto de construcción fitométrica, es importante para interpretar la **plasticidad estructural** y **de desarrollo**, manifestada por las gramíneas. La **flexibilidad temporal de desarrollo** es un factor fundamental en producir la **variedad de formas de crecimiento**, encontrada en este grupo de monocotiledóneas (Clarck & Fisher, 1986).

Plasticidad sería la repetición de todo o parte del modelo de crecimiento de una especie (Tomlinson, 1987), lo que en este trabajo es analizada en función de la variación de los caracteres medidos en los dos sitios (Tabla 7). Supuestamente, se esperaba que las especies reducirían el largo de los entrenudos en el sitio con condiciones más limitantes de recursos, pero las diferencias fueron variables, pareciendo más un patrón específico que a posibles respuestas a diferentes tipos de substratos.

La especie que presentó menos diferencias fue *Ea*, no variando los parámetros evaluados, de manera marcada en ningún de los dos sitios, por eso, fue considerada indiferente a los dos sustratos.

La indiferencia al sustrato por especies podría estar relacionada con amplia tolerancia fisiológica a pH y niveles de minerales en el suelo o presencia intraespecífica de dos o más ecotipos adaptados a diferentes sustratos (Reinhard & Ware, 1989).

Las diferencias presentadas por las otras especies *Sc*, *L1* y *As* estuvieron relacionadas con diferentes parámetros. En *Sc*, el número de vástagos por planta, fue marcadamente mayor en el sitio 2 y además presentó valores más altos en el número de hojas, fitomasa por macolla y asignación de fitomasa para la parte epigea y hipogea. Estas características, llevan a pensar en una posible respuesta de esta especie a las mejores condiciones edáficas del sitio 2

Para *L1*, la plasticidad se relacionó con la forma y largo de los rizomas y consecuentemente el modo de explotación del espacio subterráneo por estos órganos. Los rizomas del Sitio 1, son más largos y con formas sinuosamente marcadas. Parece que debido a los obstáculos encontrados en el sustrato pedregoso, los rizomas desvían su dirección originando las formas características, al contrario del sitio 2

con formas más verticales y con geotropismo positivo. Aunque sean más largos en el sitio 1, los rizomas exploran el suelo más superficialmente que en el sitio 2.

Puede ser válido para LI el señalamiento de Ashmun & al (1982) y Antos & Zobel (1984) de que especies con largos rizomas deben tener larga vida, gran movilidad vegetativa, menos dependencia de la reproducción sexual y una gran área de la cual extrae los recursos.

En dos especies de la familia Compositae, también fue verificada una variación de respuesta a dos tipos de compactación de suelo, donde los rizomas redujeron su largo en el suelo compacto (Schmid & Bazzaz, 1990).

Para As, la diferencia se manifestó en el largo del culmo y largo del eje floral, con valores marcadamente superiores en el sitio 1, lo que sugiere algo con relación con el substrato o posición topográfica.

La amplitud ecológica de las gramíneas de las sabanas es muy variable y está relacionada con textura y humedad del suelo. Ea es exclusiva de las unidades QIV y Boconoito, series edáficas más secas, mientras LI y As, son gramíneas de mayor amplitud ecológica, ocurriendo desde extremos secos a húmedos, aún la primera sea más común en las cuatro primeras series (QIV, Boconoito, Barinas, Camoruco) y la segunda en la serie Barinas. (Silva & Sarmiento, 1976).

Los suelos superficiales son relativamente secos y las

gramíneas precoces ocupando estos suelos deben tener características adaptadas a usar eficientemente el agua disponible. Por eso, tienden a desaparecer cuando el nivel freático se aproxima la superficie del suelo tal como en los suelos de la serie Garza. Por otro lado, las tardías ocurriendo más frecuentemente en suelos superficiales, necesitan de una extensa estación de lluvias ya que están ajustadas a la precipitación total, pudiendo tolerar suelos más secos (Sarmiento, 1983).

13. ARQUITECTURA, FUEGO Y HERBIVORIA.

Por las características arquitecturales, *S.cubensis*, *E.adustus* y *L.lanatum*, parecen estar adaptadas al fuego y herbivoría mientras *A. semiberbis*, debe ser menos competitiva bajo estos dos factores.

13.1. LAS YEMAS Y MERISTEMAS

Cada YEMA, representa un vástago inmaduro que posee un tallo y hojas diminutas, además de primordios de yema axilar. El aumento del tallo en longitud tiene lugar en gran parte por alargamiento de los minúsculos entrenudos de la yema terminal, a medida que esta se desarrolla. Este proceso, se traduce en el alargamiento de un culmo y el desarrollo de la yema axilar que también produce un culmo o una rama que desarrolla sus propias yemas terminal y axilar, de la misma forma que el culmo principal (Fuller &

al 1984).

La posición de los meristemas en la planta es la base del sistema de clasificación de Raunkiaer (1934), siendo los meristemas apicales unidades adaptativas del crecimiento (Bell & Tomlinson, 1980).

En cortes, se observó que la yema terminal de L1, se localiza en una especie de disco en la parte superior del rizoma. Está situada dentro de una cámara formada por las bases de las vainas, donde posiblemente hay humedad y temperatura adecuadas para sus funciones vitales.

Las bases de las vainas que envuelven los rizomas, son gruesas y esclerófilas formadas por tres hileras de células con paredes lignificadas, tipo esclereidas, con reservas de almidón, una vez que están fusionadas con la corteza del rizoma, no habiendo un límite de separación entre las dos estructuras. Esta camada, debe funcionar como elemento aislante y protector, manteniendo una temperatura y humedad adecuadas a todo tejido vivo interno. El cilindro central del rizoma de esta especie presenta un parénquima lleno de células con almidón.

Al contrario, la yema terminal de As estaba localizada en el ápice del vástago en desarrollo y no tiene tanta protección como L1. El rizoma tampoco tiene células con almidón, y si son bastante vascularizados.

¿Que relación hay entre los citados aspectos anatóni-

cos y la ecología de estas especies? Se puede analizar la cuestión bajo el ángulo del ciclo estacional de desarrollo de estas gramíneas. En los ápices de los rizomas de L1 (Febrero y Marzo), fueron observadas las yemas terminales sin desarrollar mientras que en el material colectado en Junio las yemas ya estaban en desarrollo.

Se verificó que los culmos de As en aquella fecha ya estaban con 4,5cm de largo y cada uno de ellos con su yema apical.

Si es válida la hipótesis de Fournier (1982), las yemas de L1 (y posiblemente de las otras basales), son formadas en la estación de lluvias en la época de fructificación de las especies, permaneciendo latentes hasta el próximo ciclo, cuando después de la quema, empiezan a desarrollar. Tiene lógica la hipótesis, por lo menos para L1 con tanta protección y reservas en los rizomas.

Para As esta hipótesis parece que no se cumple, ya que sus fenofases están acopladas con los ritmos de las precipitaciones ambientales estacionales, no teniendo reservas en los rizomas y muy poca protección para las yemas.

Estas estrategias también implicarían que los culmos de las gramíneas basales (precoces), serían ejes prolepticos, o sea, las yemas y los ejes de los culmos serían formados en épocas distintas, mientras los de la erecta

(tardía) serían silepticos.

La hipótesis sería que las yemas de las pasales son formadas en la época de lluvia, permaneciendo en latencia hasta la época de las quemas, cuando el choque térmico podría ser la señal externa o el factor principal para romper su latencia e iniciar su desarrollo hasta sin lluvias, ya que tiene reservas. Estrategia opuesta, exhibiría la erecta (y posiblemente todo este grupo arquitectural), de poseer ejes silepticos, como siendo de formación sincrónica con las yemas.

La intensidad de los efectos del fuego o herbivoría, están directamente relacionados con la localización de las yemas o puntos de crecimiento de las gramíneas, que darán origen a los vástagos. Por estas razones, para manejo de un pastizal, es importante conocer previamente, la localización y época de formación de estos meristemas lo que puede ayudar a seleccionar las especies que podrán ser exitosas bajo estos dos disturbios.

La mayoría de las regiones de los meristemas activos en gramíneas en macollas, sometidas a la defoliación por grandes herbívoros, son frecuentemente removidas y el reemplazamiento del dosel dependerá del crecimiento externo de yemas axilares, como vástagos (Richards & al, 1988).

Varios tipos de meristemas están involucrados en el rebrote de las gramíneas luego de la defoliación. Los meristemas intercalares de rebrote más rápido, se localizan en

la base de las láminas foliares, así como también en los entrenudos de los culmos; Por otro lado, los meristemas de la hoja primordial, son de rapidez intermedia y los meristemas de las yemas axilares que son los de rebrote más lentos. Los meristemas intercalares y los de las hojas primordiales son activados tempranamente durante la formación de los vástagos mientras que la activación de los de las yemas axilares, normalmente ocurre después de la floración y senescencia del vástago, o en respuesta a la defoliación (Briske, 1986).

En las investigaciones recientes hay una gran preocupación por los estudios arquitecturales en gramíneas, en el sentido de verificar que especies podrán ser exitosas bajo quema o pastoreo, haciendo énfasis en parámetros arquitecturales además de los fisiológicos como se puede verificar en lo que sigue:

Una de las causas de la no adaptación de *Muhlenbergia porteri*, a la defoliación, es que sus meristemas apicales son elevados, quedando las yemas axilares, como puntos accesibles para la remoción de los herbívoros, siendo probable que la considerable cantidad de reservas esté almacenada en los culmos por encima de la corona. Por otro lado, *Cenchrus ciliaris*, gramínea erecta en macolia, rizomatosa es tolerante al pastoreo frecuente y pesado, es mejor adaptada a la defoliación porque sus vástagos orientados horizontalmente, son originados por debajo del nivel de defo-

liación. Por estas características, la primera especie no es deseable en el pastizal mientras la segunda si (Miller & Donnet, 1981; Hodgkinson & al, 1988).

Estrategias de manejo acopladas a parámetros arquitecturales son también muy importantes para el uso de las gramíneas en el pastizal.

El proceso de retoño de *Agropyron desertorum*, evaluado por Olson & Richards (1988) muestra claramente esta estrategia. En macollas pastoreadas antes del alargamiento de los entrenudos, la tasa relativa de crecimiento fue mayor que en las no pastoreadas por más de tres semanas. Durante el alargamiento, se redujo la tasa relativa de crecimiento de los vástagos y estimuló la producción de vástagos axilares. Después del completo alargamiento de los culmos redujo la tasa relativa de crecimiento de los vástagos y no se estimuló la producción de vástagos axilares.

La susceptibilidad de los tejidos meristemáticos activos de *A. desertorum* a la herbivoría, varía estacionalmente. Así es que durante la rápida producción de área laminar de las hojas en la primavera, los meristemas activos permanecen cerca del suelo y escapan a la remoción. En Mayo tardío, durante el alargamiento de los culmos, los meristemas apicales ya están elevados, aumentando la susceptibilidad a la remoción. Si estos meristemas son removidos en

esta época, la producción de hojas nuevas viene de la activación de los meristemas basales latentes.

Richards & Caldwell (1985), consideran que diferencias en tolerancia a la herbivoría, no deben estar siempre relacionadas a diferencias en ganancia de carbono, señalando que la disponibilidad de meristemas y cambio en patrones de asignación siguiendo a la defoliación, deben representar más importantes limitaciones sobre el retoño de las gramíneas.

Los estadios de desarrollo de las gramíneas (iniciación, crecimiento lateral, formación de vástagos) son controlados por la compleja interacción del status hormonal y de las condiciones ambientales donde crecen.

Son diferentes las respuestas de gramíneas tropicales y templadas a la **decapitación** (remoción de la yemas apicales) y **defoliación** (remoción de yemas terminales y follaje). Como señalan Richards & al (1988), se podría esperar que en el mismo ambiente, vástagos decapitados tendrían mayor capacidad fotosintética que vástagos defoliados, debido a la gran cantidad de hojas verdes residuales y tejidos caulinares. Si la formación de vástagos es limitada por la disponibilidad de fotosintato o nutrientes almacenados en tejidos verdes, vástagos decapitados podrían producir más vástagos laterales que los defoliados.

En las tropicales (*Heteropogon contortus* - moderadamente tolerante al pastoreo; *Panicum maximum* - tolerante donde

la disponibilidad de N es adecuada y *Themeda triandra* - sensible), los mismos autores verificaron que el crecimiento de yemas laterales es estimulado por decapitación y defoliación mientras que en las templadas (*Agropyron desertorum* y *A.spicatum*, tolerante y sensible al pastoreo respectivamente), la decapitación, no estimula el crecimiento de vástagos laterales, indicando que la dominancia apical no es un factor impeditivo del desarrollo de las yemas laterales antes la emergencia de la inflorescencia de los vástagos padres. Sin embargo, la defoliación de los vástagos, estimula el crecimiento de yemas laterales. Hormonas producidas por las yemas apicales, o calidad e intensidad de luz, deben controlar el crecimiento de yemas laterales en estas especies.

La limitación de carbono en vástagos defoliados, no es limitante para estimulación de vástagos hijos en las tres especies tropicales, pero recursos adicionales, sin embargo, son importantes en la habilidad de *P.maximum*, de originar vástagos hijos rápidamente y producir inflorescencias. En contraste a las dos gramíneas templadas, la respuesta de las tres tropicales a la decapitación, es consistente con el modelo de relación entre inhibición de yemas laterales por un crecimiento activo de los meristemas apicales (Richards & al 1988).

El FUEGO, como los herbívoros, es un agente defoliante

de las gramíneas, pero sus efectos sobre las plantas son diferentes en algunos aspectos. Silcock & al (1988), señalan que las especies que se queman no están relacionadas con la palatabilidad; es normal la defoliación completa después del fuego y no después del pastoreo; el fuego promueve la germinación de algunas especies; las plantas están en condiciones fisiológicas diferentes cuando son pastoreadas; los efectos del fuego y pastoreo son diferentes sobre las especies estoloníferas; la defoliación por pastoreo produce complejos cambios en el pasto siendo el pastoreo animal muy selectivo.

Muchos trabajos han enfocado el efecto del fuego sobre las sabanas (Coutinho, 1976 y 1977; Farifas & S. Jose, 1985; Frost & Robertson, 1985), entre otros.

Las plantas supuestamente exitosas bajo quema, serían las que ubicarían sus **puntos de crecimiento**, por debajo del nivel de impacto de las llamas o que están envueltas por estructuras protectoras.

Sarmiento & Monasterio (1983), indicaron las respuestas adaptativas de las formas de vida de la sabana bajo dos épocas distintas de quema:

a. Si la quema ocurre en las últimas semanas de la estación de sequía - no altera drásticamente el curso normal de los eventos fenológicos. Sobre las especies **anuales**,

sería nulo, si el banco de semillas, en esa época, estuviera bien protegido en el suelo; Las **herbaceas perennes**, con fase latente, ya desaparecieron del suelo; Las **semilantes**, tienen gran proporción de fitomasa muerta; Las **semileñosas**, perdieron parte o todas sus hojas y ramas anuales y los **árboles adultos**, con una altura que no sean alcanzadas por las llamas, permanecen intactos.

b. Si el fuego es tardío - trae varias consecuencias como manutención de árboles con hábitos semiarbusivos; daño por exceso de luz para los árboles jóvenes, por la pérdida de sus nuevas hojas; efecto disparador de hierbas perennes, gramíneas, semiarbusivos y árboles, provocando inmediato desarrollo y/o floración, actuando como agente sincronizador de las especies de la comunidad, lo que puede interferir en la repartición de los recursos ambientales.

En estudios experimentales fue comprobado el efecto del fuego sobre la mortalidad de dos gramíneas de las sabanas, pero la intensidad del daño dependió de la época de la quema, del estadio de desarrollo, como también de la forma de crecimiento de las plantas (Canales 1982 ; Silva & Castro 1989). Una quema tardía en la estación seca, fue un importante factor de mortalidad de las plántulas de **A. semi-berbis**, estando este efecto negativo relacionado con su forma de crecimiento, o sea, sus rizomas y meristemas estaban ubicados a 2cm por encima del nivel del suelo (Castro & Silva, 1989).

Otros autores también señalan efectos dañinos del fuego sobre la estructura de las comunidades vegetales y especies individuales (Coutinho, 1972; Trollope, 1984; Frost & Robertson, 1985).

Analizando todos los aspectos discutidos, se puede inferir que Sc, Ea y Ll deben ser gramíneas exitosas bajo pastoreo o quema debido a la localización de sus puntos de crecimiento por debajo del nivel del suelo, lo mismo no sucediendo para As. Por otro lado, hay tendencia a que las basales presenten una relación peso/área foliar más alta (Fig.31), lo que implicaría en hojas más escleromorfas y consecuentemente menos palatables para los animales. As, al contrario, con baja razón peso/área foliar, debe ser más palatable.

14. CONCLUSIONES.

14.1. Modelo arquitectural

Por los criterios analizados las gramíneas estudiadas se ajustan más al Modelo arquitectural de Tomlinson o Modelo de hierbas con ejes vegetativos equivalentes, con excepción de los ejes vegetativos que son mixtos, y no ortótropos y la filotaxia que es alterna y no espiralada.

14.2. Tipo de arquitectura o forma de crecimiento.

En cuanto a este parámetro, las cuatro gramíneas estudiadas se separan en dos grupos distintos: *S.cubensis*, *E.adustus*, *L.lanatum* con arquitectura basal y *A.semiberbis* con arquitectura erecta. Estas dos formas de crecimiento determinan una serie de diferenciaciones dentro del ciclo anual de la sabana, como sigue:

14.3. Fenología.

Las especies precoces tienen arquitectura basal, floreciendo al final de la estación de sequía o inicio de la estación de lluvias; mientras que la tardía, de arquitectura erecta, florece al final de la estación de lluvia. Hay por lo tanto, una marcada asincronía del tiempo de floración entre los dos grupos arquitecturales.

14.4. Largo del culmo.

Las especies basales son bajas con pocos nudos y entrenudos, mientras la erecta, posee valores más altos para este parámetro.

14.5. Ocupación del espacio anual.

El crecimiento de las especies **basales** es rápido y con una estrategia de construir inicialmente su aparato reproductivo para luego completar la construcción del vegetativo. Con este mecanismo, las basales aseguran en primero lugar, la polinización por el viento, ya que su crecimiento rápido permite exponer sus inflorescencias hacia arriba, antes de otras gramíneas más altas. Por otro lado, todo el ciclo reproductivo: floración, fructificación, dispersión, germinación y establecimiento de plántulas ocurre en la estación de lluvias.

Al contrario de las basales, la gramínea de arquitectura **erecta**, presenta un crecimiento lento, acoplado sus fenofases con la hidroperiodicidad ambiental, con la diferencia de la anterior de que las diásporas se quedan en el banco para germinar en el ciclo posterior. Representa el estrato superior de la comunidad de gramíneas de la sabana, exponiendo sus inflorescencias por encima de las precoces y además de las intermedias, para realizar la polinización anemófila. Como no hay competencia por el polinizador, la asincronía fenológica no es explicada por este factor.

14.6. Patrones de crecimiento de culmos y hojas.

El patrón de elongación de los culmos de las **basales**, es ascendente (de la base hacia el ápice) mientras el largo de las hojas es descendente en esa misma dirección. En la

erecta *A.semiberbis* el patrón de crecimiento tanto para tallos como para hojas es inicialmente ascendente y luego descendiente.

14.7. Largo del eje floral y complejidad de la inflorescencia.

Las **basales** son gramíneas bajas representando el estrato inferior de la comunidad de gramíneas de las sabanas y la **erecta**, el estrato superior. Las primeras poseen inflorescencias más sencillas mientras las estructuras de las segundas, son complejas. Además de eso, el eje floral de las primeras son menos largos que el de la segunda.

14.8. Adaptación al fuego o herbivoría.

Las yemas o meristemas de las **basales** se localizan por debajo del nivel del suelo en la corona, con importante protección de las vainas; posiblemente formadas en el final de la estación de lluvia, permaneciendo latentes y emperzando su desarrollo después de la quema. Lo opuesto debe suceder con la **erecta**, que tiene sus meristemas por encima del nivel del suelo y son formados y desarrollados simultáneamente con el tallo. Como consecuencia, los ejes aéreos del primer grupo deben ser **prolepticos**, y los del segundo grupo, **silepticos**. Por estas características, se puede inferir que las gramíneas basales posiblemente serán más exitosas bajo quema o pastoreo, que las de arquitectura erecta.

14.9. Asignación de fitomasa a los compartimientos de la planta.

Al contrario de las erectas, las basales hacen mayor inversión de fitomasa en la parte hipogea que epigea y presentan alta razón fitomasa hipogea/epigea. Las primeras tienen sus reservas de asimilados en la corona mientras la segunda las tienen en los culmos y hojas.

14.10. Plasticidad de las gramíneas como posible respuesta a dos tipos de suelo con diferentes textura y profundidad.

Este parámetro, no separó las especies por tipo arquitectural, más bien se caracterizó como un patrón más específico. *Elyonurus adustus* se presentó como la gramínea más indiferente a los dos tipos de substrato. Para las otras especies, las características fueron variables. Por ejemplo, los valores más altos presentados por *S. cubensis* estuvieron en el sitio 2 (suelo profundo), con relación a número de vástagos y consecuente número de hojas, fitomasa, etc.

Leptocoryphium lanatum, expresó su plasticidad relacionada a explotación del espacio subterráneo por el largo y forma de sus rizomas, mientras que la de *A. semiberbis* está relacionada el largo del tallo y eje floral mucho más acentuados en el sitio 1.

14.11. Metodología cuantitativa.

En última instancia, a pesar de la naturaleza exploratoria

y descriptiva de este trabajo, se logró caracterizar cuantitativamente dos grupos de gramíneas de la sabana con fenología y arquitectura distintas, quedando claro, que los parámetros propuestos fueron eficientes.

Hizo falta, sin duda en este trabajo, en este nivel de estudio, más especies tardías y el grupo de las intermedias, para cerrar el ciclo anual de las gramíneas dominantes coexistentes en el área de estudio, además de un trabajo más global del origen, desarrollo y localización de las yemas o tejidos meristemáticos de las especies en conjunto.

Este estudio constituye el inicio de una eficiente herramienta ecológica para ayudar a desarrollar la capacidad predictiva de las respuestas de las comunidades de gramíneas de las sabanas, a cambios en el régimen ambiental prevalente, y a disturbios naturales o inducidos por el manejo.

15. BIBLIOGRAFIA

- ACEVEDO NDR (1988). Economía hídrica de dos agroecosistemas tropicales: una pastura permanente y un cultivo de maíz. Tesis de Licenciatura en Biología; Universidad de Los Andes; Facultad de Ciencias; Dep. Biología; Mérida, 163 pp.
- ALBERDI LM, Weinberger PP & Ramirez CG (1977). Contenidos en fósforo foliar de especies leñosas siempreverdes en relación a su grado de esclerofilia. *Agro Sur* 5(1):62-8.
- ANTOS JA & Zobel (1984). Ecological implications of belowground of nine coniferous forest herbs. *Bot. Gaz.* 145:508-17.
- ARENS K (1958a). Considerações sobre a causa do xeromorfismo foliar. *Bol. Fac. Fil. Cien. Letr. USP.* 224, *Botanica* 15:25-26.
- (1958b). O cerrado como vegetação oligotrófica. *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letr. USP,* 224, *Botanica* 15:59-77.
- ASHMUN JW, Thomas RJ & Pitelka LF (1982). Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous herbs. *Ann. Bot.* 49:403-15.
- ATAROFF M (1980). Arquitectura y dinámica del desarrollo de *Axonopus compressus* (Swartz) Beauv. Trabajo de Ascenso. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias. 92pp.

- BARUCH Z, Ludlow MM & Davis R (1985). Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia (Berlim)* 67:388-93.
- BEGG JE, Wright MJ (1964). Relative effectiveness of top and basal leaves for growth of vegetative shoots of reed canarygrass. *Crop Sci.* 4:607-9.
- BELL AD & Tomlinson PB (1980). Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Bot. Journal of the Linn. Soc.* 80:125-60.
- BIOW L (1990). *Quattro Pro 2 - Made easy*. Osborne McGraw-Hill, Berkeley, California.
- BRISKE DD (1986). Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. - In Joss PJ, Lynch PW & Williams OB (Eds.). *Rangelands: A resource under siege*. Cambridge Univ. Press, pp 425-7.
- CAMPOS AC & Labouriau LG (1969). Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. II. *Pesquisa Agropecuaria Bras.* 4:143-51.
- CANALES J (1982). Efecto del fuego sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo de *Sporobolus cubensis* Hitch; gramínea precoz de la sabana. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Univ. de los Andes, Mérida.
- CHASE A (1959). *Primer libro de las gramíneas*; Editorial SIC. Turrialba, Costa Rica. 180pp.

- CLARCK LG & Fisher JB (1986). Vegetative morphology of grasses: shoots and roots. In Soderstrom TR, Hilu KW, Campbell CS & Barkworth ME (Eds.). Grass Systematics and Evolution. International Symposium. Washington, pp 37-45.
- CONNOR HE (1986). Reproductive Biology in the grasses. In Soderstrom TR, Hilu KW, Campbell CS & Barkworth ME (Eds.). Grass Systematics and Evolution. International Symposium, Washington pp 117-51.
- COUTINHO LM (1976). Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. Tese Univ. de São Paulo, 173 pp.
- (1977). Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. II. As queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. Bol. Bot. Univ. São Paulo, 5:57-64.
- (1982). Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. In Huntley B & Walker BH (Eds.). Ecology of Tropical Savannas, 273-91. Springer-Verlag, Berlin.
- CUTTER EG (1971). Plant Anatomy - Experiment and interpretation - Part 2 - Organs; Ed. Edward Arnold. 343 pp.
- DESCOINGS B (1975). Les types morphologiques et biomorphologiques des espèces graminoides dans les formations herbeuses tropicales. Naturalia Monspeliensa, Ser. Bot. 25:23-25.

- DOS SANTOS AC (1981). L'appareil végétatif des monocotylédones - Un essai de synthèse ; Tesis 39 ciclo; USTL. Montpellier.
- EDELIN C (1984). L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropical. Tesis de Doctorado, Universidad de Languedoc, Montpellier, Francia.
- ESAU K (1976). Anatomia vegetal. Ed. Omega, Barcelona. 779 pp.
- FAHN A (1974). Anatomia vegetal. Ed. H.Blume. Madrid 643 pp.
- FARIÑAS MF & San Jose JJ (1985). Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y del pastoreo durante 23 años. Calabozo, Venezuela. Acta Cient. Ven. 36:199-200.
- FERRI MG (1961). Problems of water relations of some brazilian vegetation types, with special consideration of the concepts of xeromorphy and xeromorphytism. Plant-water relationship in arid and semi-arid conditions. Madrid Symposium , 1959. UNESCO:191-7.
- (1961). Aspects of soil - water relationships in connections with some brazilian types of vegetation. Tropical soils and vegetation. Abidjan Symposium, 1959, UNESCO:103-9.

----- (1980). Vegetação brasileira - Belo Horizonte, Ed. Itatiaia; São Paulo.

FICK WH & Moser LE (1978). Carbon-14 translocation in three warm season grasses as affect by stage of development. Journal of Range Manag. 31(4):305-8.

FIGUEIREDO RCL & Handro W (1971). Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. V. In Ferri MG (Ed.). Simposio sobre o cerrado - III. Univ. de São Paulo, pp 215-30.

FOURNIER A (1982a). Cycle saisonnier de la biomasse et demographie des feuilles de quelques graminées dans les savanes guinéennes de Ouango - Fitini (Cote D'Ivoire). Tesis de Doctorado de 3º Ciclo, Universidad de Languedoc. Montpellier, Francia.

----- (1982b). Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango - Fitini. Ann. Univ. Abidjan, Ser E (Ecologie) Tome XV, p 63-94.

FROST PGH & Robertson F (1985). The ecological effects of fire in savannas. In Walker BH (Ed.). Determinantes of tropical savannas. IUBS Monograph, serie Nº 3.

FULLER HJ, Carothers ZB, Payne WW & Balbach M. (1974). Botanica. Nueva Editorial Interamericana SA - Mexico. 512 pp.

GALLARDO de Maldonado H. (1983). Patrones de crecimiento, alocación de recursos y energia en tres gramíneas de las

- sabanas estacionales (*Sporobolus cubensis*, *Trachypogon plumosus* e *Hipharrhenia rufa*). Tesis de Maestria - Facultad de Ciencias - ULA - Merida.
- GOODLAND R (1969). An ecological study of the cerrado vegetation of South - Central Brasil. (Tese). McGill University, Montreal/Canada.
- (1971). Oligotrofismo e aluminio no cerrado, p. 44-60. In Simposio sobre o cerrado III - Editora Universidade de São Paulo, Ed. Edgard Blucher.
- GRANIER P & Cabanis (1975). Note sur la phenologie des graminées de savane. Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop; 28(1):79-82.
- HALLÉ F & Oldeman RAA (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Mason ed. Paris, 178 p.
- & Tomlinson PB (1978). Tropical trees and forests an architecture analysis. Berlin, Heidelberg New York, Spring Verlag. 441 p.
- HODGKINSON KC, Ludlow MM, Mott JJ & Baruch (1989). Comparative responses of the savanna grasses *Cenchrus ciliaris* and *Themeda triandra* to defoliation. *Oecologia* 79:45-52.
- JEANNODA-ROBINSON V (1977). Contribution a l'etude de l'architecture des herbes. Tesis de Maestria, Universidad de

Languedoc, Montpellier, Francia.

MILLER RF & Donart GB (1981). Response of *Muhlenbergia porteri* Scribn. to season of defoliation. J. of RANGE MANAG. 34(2):91-4.

MONASTERIO M & Sarmiento B (1976). Phenological strategies of plants species in the tropical savanna and semideciduous forest of the Venezuelan Llanos. Journal of Biogeography 3:325-56.

OLSON BE & Richards JH (1988). Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. Oikos 51(3):374-82.

RABINOWITZ D, Rapp JK, Sork VL, Rathcke BJ, Reese GA & Weaver JC (1981). Phenological properties of wind and insect pollinated prairie plants. Ecology, 62:49-56.

RATHCKE B & Lacey EP (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:179-214.

RAUNKIAER C (1934). The life form of plant and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, 632 pp.

RAVENTÓS J & Silva JF (1988). Architecture, seasonal growth and interference in three grass species with different flowering and phenologies in a tropical savanna. Vegetatio 75:115-23.

- RICHARDS JH, Caldwell MM (1985). Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *J. Applied Ecology* 22:907-20.
- , Mueller RJ & Mott JJ (1988). Tillering in tussock grasses in relation to defoliation and apical bud removal. *Annals of Botany* 62:173-9.
- SARMIENTO G (1983a). The savannas of tropical américa. In Bourliere. F (Ed.) pp 245-88.
- (1983b). Patterns of specific and phenological diversity in the Venezuelan savannas. *Journal of Biogeography*, 10:373-91.
- & Vera M (1977). La marcha anual del agua en el suelo en sabanas y bosques tropicales en los llanos de Venezuela. *Agronomia Tropical* 27 (6):629-49.
- & Monasterio M (1983). Life forms and phenology. In Bourliere F (Ed.). *Tropical savannas* pp.79-108. Elsevier, Amsterdam.
- SCHMID B & Bazzaz FA (1990). Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived vs. seed-derived *Solidago* and *Aster*.
- SENDULSKY T & Labouriau LG (1966). Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. I. *An. Acad. Bras. Cienc.* 38(supl.):159-86.

SILCOCK RG, Brown RF & McKeon GM (1988). Effects of plant morphology and physiology on native pasture management. In Burrows WH, Scanlan JC & Rutherford MT (Eds.). 34-51. Queensland Depart. of Primary Industries, Brisbane.

SILVA JF (1983). Contrastes ecológicos entre gramíneas codominantes de una sabana tropical. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Merida/Venezuela.

----- & Sarmiento G (1976). La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. Acta Cient. Venezolana 27:68-78.

----- (1985). Responses of savannas to stress and disturbance : Species dynamics. In Walker BH (Ed.). Determinantes terminantes or tropical savannas. IUBS Monograph Series Nº 3 Harare/ Zimbabwe.

----- & Ataroff M (1985). Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. Acta Decologica. Decologia Plant. 6(20): 41-51.

----- & Castro JF (1989). Fire, growth and survivorship in a neotropical savanna grass (*Andropogon semiberbis*(Nees) Kunth) in Venezuela. Journal of Tropical Ecology 5:000-000.

- SILVA ST da & Labouriau LG (1971). Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. III. Pesquisa Agropec. Bras. 6:71-8.
- SODERSTROM TR & Calderon CE (1971). Insect pollination in Tropical Rain Forest Grasses. Biotropica 3:1-16.
- TOMLINSON PB (1987). Architecture of tropical plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. (18):1-21.
- TROLLOPE WSW (1984). Fire in savanna. In Booyesen P de V & Tainton NM (Eds.). Ecological effects of fire in south african ecosystems 149-75.
- VERESGLOW DS & Fitter AH (1984). Spatial and temporal patterns of growth and nutrient uptake of five coexisting grasses. J. Ecology 72:259-72.
- WAGNER E (1965). Desenvolvimento da região dos cerrados. In Goedert WJ (Ed.). Solos dos cerrados - Tecnologias e estratégias de manejo. São Paulo, Nobel, Brasília/EMBRAPA/CPAC.
- WHITE LM (1973). Carbohydrate reserves in grasses: a review. J. Range Manag. 26:13-8.
- ZING A & Stagno P (1966). Estudio edafológico de la zona Rio Santo Domingo - Rio Paguey, Estado Barinas. División de Edafología, MOP, Guanare, 304 pp.

ANEXOS

ANEXO 1. DIAMETRO Y LARGO DE LOS RIZOMAS

DIAMETRO EN CM (por vástago)

SITIO 1*	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
PROMEDIO (cm)=	0.1976	0.097	0.428571	0.290909
DESV. ST=	0.046928	0.021	0.119095	0.051426
ERROR ST=	0.006637	0.00297	0.022507	0.015506
N=	50	50	28	11

SITIO 2**	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
PROMEDIO (cm)=	0.234884	0.094	0.388462	0.207692
DESV. ST=	0.060354	0.023749	0.075074	0.059956
ERROR ST=	0.009234	0.000336	0.014723	0.011758
N=	43	50	26	26

LARGO EN CM (por vástago)

SITIO 1*	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
PROMEDIO (cm)=	0.89	1.052	3.493548	1.681818
DESV. ST=	0.397115	0.349422	1.52167	0.523655
ERROR ST=	0.05616	0.049416	0.273336	0.157988
N=	50	50	31	11

SITIO 2**	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
PROMEDIO (cm)=	1.3	1.108	2.871429	1.433333
DESV. ST=	0.63904	0.418014	1.04364	0.389682
ERROR ST=	0.097453	0.05916	0.197229	0.074994
N=	43	50	28	27

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

ANEXO 2. NUMERO DE NUDOS (por vástago)

SITIO 1*	S.CUBENSIS	E.AJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
PROMEDIO=	5.94	5.92	5.419355	7.545455
DESV.ST=	0.463033	0.337046	0.554939	2.807899
ERROR ST=	0.065423	0.047666	0.099677	2.807899
N=	50	50	31	11
SUMA=	292	296	158	105

SITIO 2**

PROMEDIO=	6	5.9	5.384615	8
DESV.ST=	0.681994	0.5	0.486504	2.150178
ERROR ST=	0.104003	0.707107	0.095411	2.160247
N=	43	50	26	24
SUMA=	258	295	140	192

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

ANEXO 14. CARPES DE ENTRENIDOS EN OX (por vástago)

S. CUBENSIS

SITIO 1*

ENTRENUD=	1	2	3	4	5	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.186	4.976	5.526	8.885366	12.3	32.052	6.146
DESV. ST=	0.032953	1.660107	1.90324	3.191648	0.5	7.110284	1.713603
ERROR ST=	0.007489	0.286425	0.269139	0.496452	0.353533	1.005509	0.242804
N=	30	50	30	41	2	50	50

SITIO 2**

ENTRENUD=	1	2	3	4	5	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.197674	3.704651	5.560465	8.887879	13.54545	37.17	10.89767
DESV. ST=	0.050525	1.811385	1.511374	3.05195	5.076571	10.24347	2.820398
ERROR ST=	0.007705	0.276264	0.230482	0.321276	1.530644	1.562114	0.430107
N=	43	42	43	33	11	43	43

E. ADUSTUS

SITIO 1*

ENTRENUD=	1	2	3	4	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.238	7.754	7.224	11.38913	26.866	6.568
DESV. ST=	0.048539	2.017247	1.344107	2.20211	3.403505	0.673035
ERROR ST=	0.006864	0.285282	0.190085	0.325568	0.481328	0.095162
N=	50	50	50	46	50	50

SITIO 2**

ENTRENUD=	1	2	3	4	5	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.23	7.386	6.378	8.314634	9.34	19.84	5.228
DESV. ST=	0.060828	2.04431	1.486915	1.686035	2.321723	4.870483	0.499616
ERROR ST=	0.008602	0.289109	0.210282	0.263314	1.038306	0.68879	0.070656
N=	50	50	50	41	5	50	50

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

EJE FLORAL DESDE EL ULTIMO NUDO HASTA EL APICE DE LA INFLORESCENCIA.

INFLORESCENCIA EJE DONDE SE LOCALIZAN LAS ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS.

ANEXO 3B. LARGO DE ENTRENUDOS EN CM (por vástago)

L.LANATA

SITIO 1*

ENTRENUD=	1	2	3	4	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.36129	13.56774	20.34516	23.40769	40.03223	14.11933
DESV. ST=	0.11826	5.123279	5.847947	8.142619	11.04134	3.883665
ERROR ST=	0.09124	0.920168	1.053914	2.258356	1.983083	0.709057
N=	31	31	31	13	31	31

SITIO 2**

ENTRENUD=	1	2	3	4	EJE FLOR.	INFLOR
PROMEDIO=	0.335714	10.86786	16.26429	15.88182	34.71429	13.06786
DESV. ST=	0.076599	2.889778	6.046204	7.183351	11.66958	3.446536
ERROR ST=	0.014476	0.053643	1.122752	2.075098	2.166936	0.640006
N=	29	29	29	12	29	29

A.SCHIBEREIS

SITIO 1*

ENTRENUD=	1	2	3	4	5	6	7	8
PROMEDIO=	2.236364	3.309091	3.836364	4.927273	7.16	7.688889	7.8375	9.95
DESV. ST=	1.259345	1.559985	2.43358	3.240957	3.728592	4.621795	3.94998	4.258814
ERROR ST=	0.379707	0.470353	0.733752	0.977185	1.179084	1.540598	1.396529	1.503718
N=	11	11	11	11	10	9	8	8

	9	10	11	12	13	14	EJE FLORAL
	7.8	9.666667	10.5	11.75	11	10.7	70.68889
	3.267415	4.496913	2.5	0.95	0	0	27.17938
	1.461232	2.596294	1.767767	0.671751	0	0	9.059794
	5	3	2	2	1	1	9

SITIO 2**

ENTRENUD=	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	EJE FLORA
PROMEDIO=	1.932143	4.142857	5.839286	8.216	9.348	9.51875	9.336842	7.723077	8.433333	8.666667	6.5	40.44667
DESV. ST=	1.403326	2.452903	3.190537	3.482261	3.577163	4.193419	2.94515	2.302224	1.762259	3.009245	4	18.21255
ERROR ST=	0.265204	0.463555	0.602955	0.696452	0.715433	0.874389	0.675664	0.638522	0.719439	1.737368	2.828427	4.702461
N=	28	28	28	25	25	23	19	13	6	3	2	15

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

EL EJE FLORAL COINCIDE CON LA INFLORESCENCIA.

ANEXO 4A. NUMERO, POSICION Y LARGO DE HOJAS EN CM (por vascago)

S. CUBENSIS

	SITIO 1*						SITIO 2**					
POSICION HOJA	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
PROMEDIO (cm)=	V	0	4.466667	2.76087	1.673333	1.72	V	0	5.55	4.792308	2.922222	2.52
DESV. ST=			1.459071	1.696221	0.716907	0.229129			3.431106	2.908201	0.985199	0.561249
ERROR ST=			0.595663	0.353666	0.185105	0.114514			1.980951	0.62164	0.193213	0.169223
N=			6	23	15	4			3	25	26	11

E. ADJUSTUS

	SITIO 1*						SITIO 2**					
POSICION HOJA	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
PROMEDIO (cm)=	V	0	4.326165	1.5	0.1033333		V	0	0	4.895833	1.392593	0.9
DESV. ST=			2.292002	0.639196	0.124722					3.561423	0.622377	0.1
ERROR ST=			0.405172	0.09863	0.072006					0.726972	0.119776	0.070711
N=			22	42		3				24	27	2

L. LANSTUM

	SITIO 1*					SITIO 2**				
POSICION HOJA	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
PROMEDIO (cm)=	V	0	21.02917	6.57	2.875	V	0	18.44	6.846667	2.166667
DESV. ST=			10.06647	3.266665	0.73951			6.726247	2.931355	0.942209
ERROR ST=			2.054809	0.730448	0.369735			53.6	54.70527	154.7299
N=			24	20	4			25	24	3

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

V (VAINA) 0 (HOJA QUEMADA)

ANEXO 4B. NUMERO, POSICION Y LARGO DE HOJAS EN CM (por vástago)

A. SEMIBERBIS

		SITIO 1*											
POSICION HOJA		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
PROMEDIO (cm)=		18.9	22.28571	31.225	25.4	26.3	23.86	24.75	18.51117	18.05	13.93333	6.333333	5.86
DESV. ST=		9.048598	9.305978	6.812626	5.316521	6.557057	8.755661	4.469606	3.946533	4.318854	2.922708	4.089281	2.590444
ERROR ST=		5.221324	3.517329	3.406313	3.07065	3.278529	3.915651	1.824791	2.278564	2.159427	1.687426	2.360948	1.158482
N=		3	7	4	3	4	5	6	3	4	3	3	5
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
		5.05	3.663333	4.257143	4	3.02	2.26	1.825	1.225	0.933333	0.9	1	0.5
		2.634167	1.856894	3.492382	2.957476	2.879861	2.353531	1.281357	0.813357	0.612826	0.6	0	0
		1.417083	0.758074	1.319996	1.207385	1.287913	1.122765	0.640678	0.406779	0.353815	0.424264	0	0
		4	6	7	6	5	5	4	4	3	2	1	1

SITIO 2**

POSICION HOJA	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PROMEDIO (cm)=	15.53	21.4375	25.02	22.46667	18.17778	15.75	10.32857	9.033333	5.945455
DESV. ST=	6.159229	3.477045	6.114377	6.208954	5.671327	5.605132	5.999218	5.708668	4.036507
ERROR ST=	1.947719	1.229321	2.724432	2.069651	1.890442	1.618062	2.267491	1.64795	1.217053
N=	10	8	5	9	9	12	7	12	11
		10	11	12	13	14	15	16	17
		4.541667	2.936364	2.14	1.866667	1.65	1.5	0.8	0.6
		3.952944	3.097586	2.272972	1.593389	1.128051	0.5	0.2	0.4
		1.141117	0.933957	0.718777	0.650498	0.564026	0.353553	0.144142	0.282243
		12	11	10	6	4	2	2	2

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

ANEXO 5. PESO FOLIAR, AREA FOLIAR Y RELACION PESO/AREA.

PESO FOLIAR EN G (por planta)

SITIO 1*	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUX	A.SERIBERBIS
PROMEDIO=	1.7624	0.8526	2.9136	2.8912
DESV. STD=	2.043251	0.42424	2.578643	1.163251
ERROR ST=	0.913783	0.189726	1.153204	0.520222
SITIO 2**				
PROMEDIO=	1.5188	0.5472	3.1712	3.2048
DESV. ST=	1.561025	0.502118	2.002127	1.267273
ERROR ST=	0.696111	0.224554	0.895378	0.566742

AREA FOLIAR EN M2 (por planta)

SITIO 1*				
PROMEDIO=	0.013013	0.009303	0.015813	0.046012
DESV. ST=	0.015926	0.005641	0.012933	0.020321
ERROR ST=	0.007149	0.002323	0.005724	0.009115
SITIO 2**				
PROMEDIO=	0.007919	0.005154	0.014624	0.040793
DESV. ST=	0.00786	0.004337	0.007693	0.013492
ERROR ST=	0.003515	0.00194	0.003441	0.006034

RELACION PESO/AREA EN G/M2 (por planta)

SITIO 1*				
P. FOLIAR=	1.7624	0.8526	2.9136	2.8952
A. FOLIAR=	0.013013	0.009303	0.015813	0.046601
PESO/AREA=	135.4328	91.64786	184.2525	61.91257
SITIO 2**				
P. FOLIAR=	1.5188	0.5472	3.1712	3.2048
A. FOLIAR=	0.007919	0.005154	0.014624	0.040793
PESO/AREA=	191.7919	106.17	216.849	78.5625

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

TABLAS

TABLA 1. VASTAGO PROMEDIO*

PARAMETROS	S.CUBENSIS	E.AJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
LARGO RIZOMA (cm)	1.095	1.08	3.185	1.565
DIAMETRO RIZOMA (cm)	0.216	0.095	0.408	0.249
NUDOS (no.)	5.913	5.91	5.403	6.485
LARGO TALLO (cm) con eje floral	66.784	57.258	86.576	176.274
LARGO TALLO (cm) sin eje floral	32.362	33.905	49.693	126.495
LARGO EJE FLOR.(cm)	34.422	23.353	36.883	51.788
LARGO INFLOR.(cm)	9.416	5.948	13.393	51.788
HOJAS VIVAS (num.)	5	4	4	20

*PROMEDIO DE 10 MUESTRAS (5 DE CADA SITIO)

TABLA 2. COMPOSICION MACOLLA PROMEDIO*

PARAMETROS	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SENIBER
PERIMETRO BASAL (cm)	46.55	25.7	23.9	20.5
PROFUNDIDAD (cm)	4.7	3.69	8	3.2
VASTAGOS. (NUM.)	253.8	216.7	49.5	48.4
VAST.VEGET. (NUM.)	221.6	110.5	41.5	44.5
VAST.FLOR. (NUM.)	32.2	106.2	8	3.9
VASTAGOS FLOR. (%)	12.68	49	16	8
HOJAS (NUM.)	672.1	478.3	108.2	184.7

*PROMEDIO DE 10 MACOLLAS (5 DE CADA SITIO)

TABLA 3. ASIGNACION DE FITOMASA EN LOS COMPARTIMENTOS DE LAS PLANTAS

COMPARTIMENTOS	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
FITOMASA MACOLLA (g) hipogea + epigea	118.616	57.878	82.684	23.059
FITOM.HIPOS/MAC.(g)	29.089	17.774	30.125	0.854
FITOM.EPIS/MAC.(g)	89.527	40.104	52.559	22.205
RAZON FITOM.HIPOS/EPIS.(g)	0.325	0.443	0.573	0.038
% FITOMASA HIPOGEA rel.fitom.planta	24.523	30.709	36.433	3.703
% FITOMASA EPIGEA rel.fitom.planta	75.476	69.29	63.566	96.296
PESO FOLIAR (g)	1.44	0.7	3.042	3.018
AREA FOLIAR (m ²)	0.010466	0.007228	0.015219	0.043397
REL.PESO/AREA (g/m ²)	137.5871	96.84024	199.8944	69.54478

*PROMEDIO EN BASE AL PESO SECO (g) DE 10 MADOLLAS (5 DE CADA SITIO)

TABLA 4. VASTAGO PROMEDIO

PARAMETROS	S.CUBENSIS	E.ADJUSTUS	L.LANATUM	A.SEMIBERBIS
LARGO RIZOMAS (cm)				
SITIO 1*	0.69	1.052	3.493	1.681
SITIO 2**	1.3	1.108	2.871	1.433
DIAMETRO RIZOMAS(cm)				
SITIO 1	0.197	0.097	0.428	0.29
SITIO 2	0.235			0.207
		0.094	0.388	
NUDOS (num.)				
SITIO 1	5.84	5.92	5.419	9.545
SITIO 2	6	5.9	5.384	6
LARGO TALLO c/eje flor(cm)				
SITIO 1	63.931	53.47	97.714	179.051
SITIO 2	69.066	51.509	78.064	120.1036
LARGO TALLO s/eje flor(cm)				
SITIO 1	31.873	26.605	57.682	108.362
SITIO 2	31.896	31.669	43.35	79.657
LARGO EJE FLOR.(cm)				
SITIO 1	32.058	26.866	40.032	70.689
SITIO 2	37.17	19.84	34.714	40.447
LARGO INFLO.(cm)				
SITIO 1	8.142	6.568	14.119	70.689
SITIO 2	10.89	5.328	13.007	40.447

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

CARACTERÍSTICAS DE LAS GRAMÍNEAS EN DIFERENTES SITIOS

TABLA 5. MACOLLA PROMEDIO

PARAMETROS	S. CUBENSIS	E. ADUSTUS	L. LAMATOK	A. SEMIBERBIS
FERIM. BAS. (prom./ca)				
SITIO I*	38.9	27.2	22	18
SITIO 2**	54.2	24.2	25.8	23
PROFUND. (prom./ca)				
SITIO 1	3.4	2.78	6.1	2.9
SITIO 2	6	4.1	9.9	3.5
VASTAGOS (num. prom.)				
SITIO 1	157.8	211.4	46.2	38.4
SITIO 2	349.8	222	52.8	58.4
VAST. VEGET. (num. prom.)				
SITIO 1	123.8	112	36	36.2
SITIO 2	319.4	109	47	52.8
VAST. FLOR. (num. prom.)				
SITIO 1	34	99.4	10.2	2.2
SITIO 2	30.4	113	5.8	5.6
VASTAGOS FLORALES (%)				
SITIO 1	21.546	47.01	22.07	5.729
SITIO 2	8.69	50.7	10.994	9.589
HOJAS (num. prom.)				
SITIO 1	412.6	435.8	108.8	152
SITIO 2	931	520.8	107.6	217.4

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

CARACTERISTICAS DE LAS GRAMINEAS EN DIFERENTES SITIOS

TABLA 6. ASIGNACION DE FITOMASA EN PESO SECO (g) POR PLANTA

COMPARTIMENTOS	S. OUBENSIS	E. ADULTS	L. LANATA	A. SEMIBERBIS
FITOMASA PLANTA (g)				
SITIO 1*	77.568	34.257	73.353	19.976
SITIO 2**	157.664	61.5	92.012	26.143
FITOMASA HIPOSEA (g)				
SITIO 1	17.8676	16.6596	26.0206	0.8124
SITIO 2	40.3104	18.8894	34.2272	0.897
FITOMASA EPIGEA (g)				
SITIO 1	61.701	37.598	47.3303	17.164
SITIO 2	117.3538	42.6106	57.7888	25.2462
RAZON FIT.HIP/EPIG. (g)				
SITIO 1	0.289	0.443	0.5498	0.042
SITIO 2	0.3435	0.443	0.592	0.035
% FIT.HIPOG. (rel. fit. planta)				
SITIO 1	22.455	30.704	35.475	4.066
SITIO 2	25.567	30.714	37.197	3.431
% FIT.EPIG. (rel. fit. planta)				
SITIO 1	77.544	69.295	64.524	95.932
SITIO 2	74.432	69.285	62.802	96.568
PESO FOLIAR (g)				
SITIO 1	1.7624	0.8526	2.9136	2.8315
SITIO 2	1.5188	0.5472	3.1712	3.2048
AREA FOLIAR (g)				
SITIO 1	130.134	93.03	158.134	460.121
SITIO 2	79.188	51.538	146.242	407.93
AREA FOLIAR (M2)				
SITIO 1	0.013013	0.009303	0.015813	0.046012
SITIO 2	0.007919	0.005154	0.014624	0.040793
REL. PESO/AREA (g/cm2)				
SITIO 1	0.013	0.009	0.018	0.006
SITIO 2	0.019	0.01	0.021	0.007
REL. PESO/AREA (g/m2)				
SITIO 1	135.4296	91.84786	184.2535	61.91257
SITIO 2	191.7719	106.17	216.846	78.5625

*SITIO 1 (SUELO PEDREGOSO/SUPERFICIAL)

**SITIO 2 (SUELO DE TEXTURA FINA/PROFUNDO)

PARAMETROS		S.CUBENS	E.ADUST	L.LANAT	A.SEMIB	PARAMETROS		S.CUBENS	E.ADUST	L.LANAT	A.SEMIB
FORMA	S1			M		NUM.VAST.S1					
RIZOMAS	S2	I	I		I	FLOR.	S2	I	I	I	I
LARGO	S1			M	T	NUM.HOJ.	S1				
RIZOMAS	S2	T	I			MACOLLA	S2	M	T	I	T
NUMERO	S1				T	PESO	S1	T	T		
NUDOS	S2	I	I	I		FOLIAR	S2			T	T
LARGO	S1			T		AREA	S1	T	T		T
ENTREN.	S2	I	I			FOLIAR	S2			I	
LARGO	S1		T	T	M	PESO/	S1				
EJE FLOR.	S2	T				AREA	S2	M	T	T	T
LARGO	S1			T	M	FITOM.	S1				
VASTAG.	S2	I	I			MACOLLA	S2	M	I	T	I
LARGO	S1				T	FITOM.	S1	-			
HOJA	S2	T	I	I		HIPOS.	S2	M	I	T	I
NUM.VAST.S1						FITOM.	S1				
MACOLLA	S2	M	I	I	T	EPIGEA	S2	M	I	T	I
NUM.VAST.S1						REL.FIT.	S1				
VEGET.	S2	M	I	I	I	HIP/EPI	S2	T	I	I	I

TABLA 7. RESUMEN DE CARACTERISTICAS DE S.CUBENSIS, E.ADUSTUS, L.LANATUM Y A.SEMIBERBIS EN DIFERENTES TEXTURA Y PROFUNDIDAD DE SUELO; I=INDIFERENTE AL SUBSTRATO; T=TENDENCIA A AUMENTO; M=MARCADA DIFERENCIA EN AUMENTO