

# VEREDICTO

Universidad de Los Andes

Facultad de Ciencias

Postgrado en Ecología Tropical

Quienes suscriban, integrante del Consejo de Estudios del Postgrado, de la Universidad de Los Andes, para emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado de Maestría presentado por MORENO de von KAMEN HOLANDA JOSEFINA para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

"DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA FRACTAL DEL ESTRATO HERBÁCEO DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS, CALABOZO, ESTADO GUÁRICO - VENEZUELA."

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 29 de JUNIO de 2001, a las 3:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado al Dr. Mario Fariñas. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar

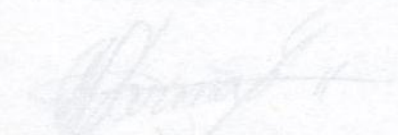
**Diversidad y Estructura Fractal del Estrato Herbáceo de la Sabana de *Trachypogon* de la Estación Biológica de Los Llanos, Calabozo, Estado Guárico, Venezuela.**

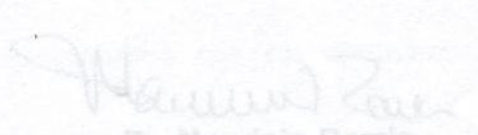
pública de sustentación de su trabajo de grado a requerimiento del jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere.

QUINTO: Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y

concluyó que **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACIÓN.**


**Trabajo Especial de Grado para optar por el título de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical**


  
Dr. Mario Fariñas  
Tutor

  
Dr. Mauricio Ramia  
Jurado

**Presentado por: Lic. Holanda Moreno**

**Tutor: Dr. Mario R. Fariñas**

  
Dra. Maximina Monasterio  
Jurado

  
Dr. Juan Silva  
Jurado

Mérida, Junio 2001

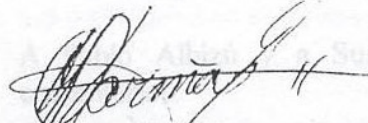
# VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios del Postgrado, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado de Maestría presentado por **MORENO de von KAMEN HOLANDA JOSEFINA** para optar al título de **Magíster Scientae en Ecología Tropical** y que se titula:

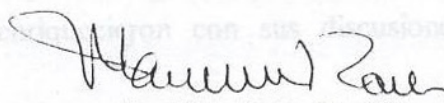
**“DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA FRACTAL DEL ESTRATO HERBÁCEO DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA DE LOS LLANOS, CALABOZO, ESTADO GUÁRICO - VENEZUELA.”**

Hacen constar lo siguiente:

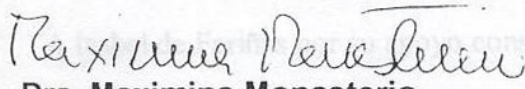
**PRIMERO:** que hoy 29 de JUNIO de 2001, a las 3:00 p.m, nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Mario Fariñas. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro de jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3.00 p.m, de éste mismo día, el jurado se reunió en el salón de Postgrado de Ecología Tropical y se dio curso al acto público de sustentación de trabajo de grado presentado a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyo que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACIÓN.**



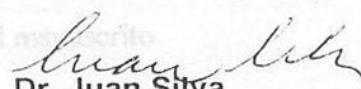
Dr. Mario Fariñas  
Tutor



Dr. Mauricio Ramia  
Jurado



Dra. Maximina Monasterio  
Jurado



Dr. Juan Silva  
Jurado

## AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes por su apoyo institucional.

A las siguientes instituciones que financiaron este trabajo:

CDCHT mediante el proyecto N° C.936.99

Postgrados Integrados de Ecología.

CONICIT proyecto N° 98003404

The Interamerican Institute for Global Change Reserach (IAI) proyecto N° CRN-040

A los Herbarios del Jardín Botánico de Caracas y de la Facultad de Ciencias Forestales por permitirme hacer uso de sus instalaciones y del material herborizado.

Expresar unos agradecimientos tradicionales por mi tutor, el Dr. Mario Fariñas sería una manera bastante incompleta y trivial de honrar su ayuda fuera de lo común, donde había siempre una indicación útil, un apoyo constante ..... fue algo así como esas personas que están detrás de cada artista, que no son ni su sombra ni su reflejo, ni siquiera su complemento, pero es alguien que deja en completa libertad, y que nos obliga, sin embargo, a ser plenamente lo que somos.

A la Dra. Maximina Monasterio por sus valiosos comentarios al presente trabajo.

Al Dr. Juan Silva por sus comentarios tan enriquecedores y oportunos, y por todo el apoyo que me brindó durante el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Mauricio Ramia por sus amenos comentarios, por su traslado a tierras alejadas de su santuario: la sabana, y junto con Rafael Ortiz por su invalorable ayuda en la identificación del material botánico y su gran hospitalidad durante el tiempo que estuve en su laboratorio.

A David Dugarte y al Sr. Ely Saúl Rangel por su gran ayuda durante el trabajo de campo

A Pablo Albizú y a Susan Smith quienes me enriquecieron con sus discusiones y comentarios.

A Edjuli Márquez y a Rafael Dulhoste quienes me regalaron gran parte de su tiempo en darle arte y belleza a la presentación.

A Isabel de Fariñas por su apoyo constante y por la corrección del manuscrito

A Rüdiger von Kamen por su apoyo y gran colaboración.

## RESUMEN

La Estación Biológica de los Llanos (EBL) se encuentra localizada sobre la sabana de *Trachypogon* del Alto Llano, cuya característica es la dominancia del estrato herbáceo por especies del género *Trachypogon* (Blydenstein 1962, Ramia 1967).

En 1968, Monasterio y Sarmiento definieron cuatro niveles geomorfológicos en base al relieve y a la profundidad de la coraza laterítica, los cuales fueron caracterizados florísticamente. Estos autores detectaron, además, dos sectores asociados al tipo de sedimento: el sector norte donde el estrato herbáceo estaba dominado por *T. plumosus*, asociado a arenas rojas, y el sector sur, dominado por *T. vestitus*, asociado a arenas amarillas. En el presente trabajo se estudia la diversidad y la estructura fractal horizontal del estrato herbáceo de la sabana localizada sobre los cuatro niveles geomorfológicos definidos por Monasterio y Sarmiento (1968). Los datos se tomaron disponiendo en cada nivel geomorfológico 14 líneas perpendiculares a la pendiente de 32 m de longitud, constituidas por 64 unidades muestrales (UM) contiguas de 50x50 cm. En cada UM se realizó un censo florístico para obtener una imagen matricial binaria de la vegetación en cada línea. La diversidad se calculó mediante los Números de Hill:  $N_{+\infty}$ ,  $N_2$ ,  $N_1$ ,  $N_0$  y  $N_{-\infty}$ , considerando cuatro escalas espaciales: líneas, conjunto de líneas, niveles geomorfológicos y la EBL. Se realizó el ordenamiento y la clasificación de la vegetación a través del Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) y el Análisis de dos Vías por Especies Indicadoras, TWISPAN, respectivamente. Con las coordenadas sobre el primer eje del ACL, consideradas como un eje de composición florística se construyeron para cada línea el gráfico de variabilidad florística, el semivariograma y el fractograma de Palmer, lo cual permitió calcular la dimensión fractal

El nivel geomorfológico 4 presentó una mayor riqueza florística y presentó los valores más altos en todos los ordenes de diversidad, los cuales fueron significativamente

mayores a los del nivel 3. Con respecto a los otros niveles no hubo diferencias en cuanto a la diversidad.

En la clasificación y ordenamiento de la vegetación los cuatro niveles no se separaron como cabría esperarse si la geomorfología fuera el carácter determinante de la vegetación, resultando dos grupos de líneas heterogéneos, uno principalmente formado por líneas de los niveles 1 y 2, los cuales tienen una alta frecuencia de *T. plumosus* y *A. canescens*; y el otro, principalmente integrado por las líneas de los niveles 3 y 4, con una alta frecuencia de la especie *H. rufa*.

A la escala estudiada la vegetación de los cuatro niveles geomorfológicos es fractal con autosimilaridad estadística, es decir, que la vegetación no tiene una escala de longitud característica, y hay una repetición en relación con la escala de la complejidad total, pero no del patrón en sí mismo. En la mayoría de las líneas la dimensión fractal varió entre 1,5 y 2,0, lo cual implica homogeneidad de la vegetación e independencia del sustrato (o de la unidad de muestreo). La estructura fractal horizontal de la vegetación en los cuatro niveles fue predominantemente microheterogénea con la presencia de parches a varias escalas. Los niveles 1 y 2 presentaron cuatro tipos de estructura: una homogénea, sin estructura; una con la presencia de parches a dos escalas, una con un solo parche, y finalmente una con bloques irregulares desdibujados. Los niveles 3 y 4, presentaron los mismos tipos de estructura, excepto la estructura con dos parches.

# ÍNDICE

	Página
Agradecimientos .....	i
Resumen .....	ii
Lista de Figuras .....	iii
Lista de Tablas .....	v
INTRODUCCIÓN .....	1
Diversidad de especies .....	4
Estructura Espacial.....	5
Hipótesis General .....	7
Objetivo General .....	8
Objetivos Específicos .....	8
MATERIALES Y MÉTODOS .....	9
1. ÁREA DE ESTUDIO .....	9
1.1. Clima .....	10
1.2. Geología y Geomorfología .....	11
1.3. Edafología .....	13
1.4. Vegetación .....	13
2. MUESTREO Y REGISTRO DE DATOS	
2.1. Variable Vegetación .....	14
3. ANÁLISIS DE LOS DATOS	
3.1. Análisis de la Diversidad .....	16
Números de Hill .....	17
Interpretación de los Números de Hill .....	20
3.2. Métodos de Clasificación: Análisis de dos Vías por especies Indicadoras, TWISPAN (Hill 1979) .....	22
3.3. Métodos de Ordenamiento: Análisis de Correspondencia Linealizado .....	22

3.4. Comportamiento de las Especies con respecto a los Niveles Geomorfológicos: Método de los Perfiles Ecológicos .....	23
3.5. Análisis de la Estructura Fractal del Estrato Herbáceo .....	26
3.6. Análisis Estadísticos .....	32

## RESULTADOS

1. Características edáficas de los niveles geomorfológicos .....	33
Textura del Suelo .....	33
Características Químicas .....	34
2. Análisis de la vegetación .....	38
2.1. Composición Florística .....	38
2.2. Análisis de la Diversidad a escala de línea (32m <sup>2</sup> ) .....	40
N <sub>+∞</sub> : número de especies muy frecuentes .....	41
N <sub>2</sub> : número de especies muy frecuentes y frecuentes .....	41
N <sub>1</sub> : número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes .....	41
N <sub>0</sub> : número de especies .....	44
N <sub>-∞</sub> : número de individuos .....	44
2.3. Análisis de la diversidad a escala de conjunto de líneas .....	46
N <sub>+∞</sub> : número de especies muy frecuentes .....	46
N <sub>2</sub> : número de especies muy frecuentes y frecuentes .....	47
N <sub>1</sub> : número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes .....	48
N <sub>0</sub> : número de especies .....	49
N <sub>-∞</sub> : número de presencias observadas .....	50
2.4. Análisis de la diversidad a escala de nivel geomorfológico .....	52
N <sub>+∞</sub> : número de especies muy frecuentes .....	52
N <sub>2</sub> : número de especies muy frecuentes y frecuentes .....	52
N <sub>1</sub> : número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes .....	52

N0: número de especies .....	52
N-∞: número de presencias observadas .....	53
2.5. Análisis de la diversidad a escala de la Estación .....	53
2.6. Análisis de Clasificación: Análisis en dos vías por especies indicadoras, TWISPAN .....	55
2.7. Análisis de Ordenamiento: Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) .....	59
2.8. Comportamiento de las Especies con respecto a los niveles geomorfológicos: perfiles Ecológicos .....	63
2.9. Análisis de la Estructura Fractal de la Vegetación .....	65
2.9.1. Variabilidad Florística .....	65
2.9.2. Estructura Fractal del Estrato Herbáceo .....	65
Nivel Geomorfológico Uno .....	70
Nivel Geomorfológico Dos .....	71
Nivel Geomorfológico Tres .....	72
Nivel Geomorfológico Cuatro .....	73
2.9.3. Comparación de la Dimensión Fractal de los Niveles Geomorfológicos ...	73
DISCUSIÓN .....	91
CONCLUSIONES .....	108
BIBLIOGRAFÍA.....	110
APÉNDICES .....	118

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura</b>	<b>Página</b>
1. Ubicación de la Estación Biológica de los Llanos .....	9
2. Climadiagrama de la Estación Biológica de los Llanos .....	10
3. Niveles Geomorfológicos de la Estación Biológica de los Llanos descritos por Monasterio y Sarmiento (1968) .....	12
4. Transecta de la Estación Biológica de los Llanos mostrando el relieve, los niveles geomorfológicos, los tipos de sedimentos superficiales y la fisonomía de la vegetación .....	14
5. Niveles Geomorfológicos de la Estación Biológica de los Llanos con la ubicación de las líneas de muestreo .....	16
6. Representación esquemática de un semivariograma .....	29
7. Representación radial de algunas características edáficas de los Niveles Geomorfológicos .....	37
8. Número de especies por Familia en las líneas de estudio .....	38
9. Estructura de la Composición Florística de los niveles Geomorfológicos .....	40
10. Promedio, desviación estándar y error estándar de los números de Hill, $N_{+\infty}$ (especies muy frecuentes) y $N_2$ (especies muy frecuentes y frecuentes) para los cuatro niveles geomorfológicos a la escala de línea .....	42
11. Promedio, desviación estándar y error estándar de los números de Hill, $N_1$ (especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes) y $N_0$ (número de especies) para los cuatro niveles geomorfológicos a la escala de línea .....	43
12. Promedio, desviación estándar y error estándar de los números de Hill, $N_{-\infty}$ (número de presencias observadas) para los cuatro niveles geomorfológicos a la escala de línea .....	45

13. Orden de diversidad $N+\infty$ (especies muy frecuentes) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos .....	47
14. Orden de diversidad $N_2$ (especies muy frecuentes y frecuentes) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos .....	48
15. Orden de diversidad $N_1$ (especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos .....	49
16. Orden de diversidad $N_0$ ( número de especies) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos .....	50
17. Orden de diversidad $N-\infty$ (número de presencias observadas) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos .....	51
18. Clasificación de las 56 líneas florísticas de acuerdo a las especies indicadoras .	57
19. Ordenamiento de las 56 líneas de la sabana de la Estación Biológica de Los Llanos mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) .....	61
20. Ordenamiento de las especies mediante el análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) .....	62
21. Variabilidad Florística del nivel 1 en función de la ventana de observación .....	66
22. Variabilidad Florística del nivel 2 en función de la ventana de observación .....	67
23. Variabilidad Florística del nivel 3 en función de la ventana de observación .....	68
24. Variabilidad Florística del nivel 4 en función de la ventana de observación .....	69
25. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 11 para las tres ventanas de observación .....	77
26. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 5 para las tres ventanas de observación .....	78
27. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 31 para las tres ventanas de observación .....	79
28. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 14 para las tres ventanas de observación .....	80

29. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 23 para las tres ventanas de observación .....	81
30. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 19 para las tres ventanas de observación .....	82
31. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 18 para las tres ventanas de observación .....	83
32. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 58 para las tres ventanas de observación .....	84
33. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 32 para las tres ventanas de observación .....	85
34. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 59 para las tres ventanas de observación .....	86
35. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 35 para las tres ventanas de observación .....	87
36. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 44 para las tres ventanas de observación .....	88
37. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 29 para las tres ventanas de observación .....	89
38. Semivariogramas y Fractogramas de la línea 42 para las tres ventanas de observación .....	90
39. Modelo de Estados y Transiciones de las sabanas estacionales (adaptado de Sarmiento y Silva 1997) .....	101

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla</b>	<b>Página</b>
1. Características edáficas de la muestra tomada en los cuatro niveles geomorfológicos .....	34
2. Diversidad del estrato herbáceo a escala de nivel estimada usando los Números de Hill .....	53
3. Diversidad del estrato herbáceo de la Estación Biológica de Los Llanos estimada usando los Números de Hill .....	54
4. Perfiles Ecológicos para las especies que aportan mayor información sobre los cuatro niveles geomorfológicos de la Estación Biológica de Los Llanos .....	64
5. Promedio (P), desviación estándar (DE) y error estándar (EE) de la dimensión fractal en los cuatro niveles geomorfológicos para las tres ventanas de observación .....	76

## INTRODUCCIÓN

Las sabanas tropicales son ecosistemas dominados por un estrato continuo de gramíneas con o sin elementos leñosos, cuya estructura y funcionamiento están regulados por una combinación de determinantes físicos y biológicos que varían estacionalmente, los cuales incluyen disponibilidad de agua y nutrientes, fuego y herbivoría (Frost et. al. 1988). El estrato herbáceo es el elemento controlador de estos ecosistemas, ya que regula los procesos ecológicos fundamentales, tales como el balance de agua, la productividad, el ciclaje de nutrientes, el fuego y la herbivoría (Sarmiento 1992, Solbrig et. al 1992).

Las sabanas de *Trachypogon* en Venezuela cubren un 49% de los 180.000 Km<sup>2</sup> cubiertos por sabanas, están caracterizadas por presentar una cobertura uniforme de gramíneas (dominadas por especies del género *Trachypogon*) interrumpida por elementos leñosos más o menos dispersos, que incluyen una amplia variedad de tipos fisonómicos y unidades florísticas (Blydenstein 1962, Ramia 1966, San José et. al. 1991).

La sabana de *Trachypogon* de la Estación Biológica de Los Llanos (EBL) es una de las más estudiadas de Venezuela, en ella se han realizado estudios edáficos, climáticos, taxonómicos, anatómicos, ecofisiológicos, etc. La mayor parte de dichos trabajos coinciden en señalar que los determinantes principales de la estructura y funcionamiento de esa comunidad son la oligotrofia de los suelos, la presencia de una coraza laterítica a profundidad variable y la presencia del factor fuego (Velásquez 1965, Monasterio y Sarmiento 1968, San José y Medina 1977).

En 1962, Blydenstein inició un experimento de exclusión de fuego y pastoreo en una parcela de 3 Ha, que fue evaluado por un período de 25 años (Blydenstein 1963, San José y Fariñas 1971, 1983, 1991, Fariñas y San José 1985). El resultado general de esa evaluación fue que la suspensión del fuego cambia radicalmente las relaciones de dominancia, composición y densidad de especies del estrato herbáceo, e incrementa la

riqueza y la proporción de especies del estrato leñoso. En cuanto al estrato herbáceo, *Axonopus canescens* desplazó a *Trachypogon plumosus* como especie dominante de la sabana, y la gramínea africana *Hyparrhenia rufa* invadió y pasó a ser la gramínea dominante en grandes parches de sabana.

Durante los primeros años de la exclusión del fuego en la EBL se realizaron dos estudios fitosociológicos: Velásquez (1965) realizó una clasificación de la comunidad herbácea en la parte norte de la Estación, según el método de Braun-Blanquet, en la cual se detectaron dos asociaciones relacionadas con las características del sustrato, el *Trachypogonetum bulbostylosum*, asociado a las zonas donde afloran los conglomerados ferruginosos (sabanas de arrecife), y las especies dominantes eran *T. plumosus* y *Bulbostylis conifera*; y el *Trachypogonetum arenosum*, asociado a los suelos arenosarcillosos (sabana normal), las especies dominantes eran *T. plumosus*, *A. canescens* y *A. condensathus*.

Monasterio y Sarmiento (1968) realizaron un estudio ecológico y fitosociológico, que comprendió toda la estación, con énfasis en la geomorfología, los suelos y el componente leñoso de la comunidad. Estos autores definieron 4 niveles geomorfológicos en base a la profundidad de la capa laterítica y determinaron que estos niveles representaban las bases físicas de la organización espacial de la comunidad. Utilizaron el análisis de asociación de Williams y Lambert, para realizar una clasificación, en la cual obtuvieron una complicada jerarquía de grupos, debido a la heterogeneidad de la vegetación.

Sánchez (1987) argumentó que la ausencia de fuego en la EBL cambiaba las conclusiones fitosociológicas realizadas por Velásquez (1965) y Monasterio y Sarmiento (1968), por lo cual realizó un nuevo estudio fitosociológico sin tomar en cuenta el componente edáfico y concluyó que la estructura de la comunidad herbácea dejó de estar principalmente determinada por factores físicos, tales como el fuego y el suelo, que pasó a

estar determinada por factores bióticos, como la competencia y finalmente, el factor edáfico que tenía mayor influencia sobre la estructura de dicha comunidad era la profundidad del suelo.

En 1991, un incendio general puso punto final al experimento de Blydenstein, y Bilbao (1995) inició un proceso de evaluación del impacto, a corto plazo, de los cambios en los regímenes de quemados en una sabana natural a través del análisis de la vegetación. Los resultados generales de esa evaluación fueron que en el estrato herbáceo las sabanas de *T. plumosus* y *A. canescens* tenían índices de diversidad 3 veces mayores que las sabanas con *H. rufa*. Las áreas protegidas no mostraron diferencias importantes en diversidad, equidad y riqueza de especies en comparación con las áreas quemadas después de 30 años de protección.

Hoy en día, la estación está sometida a un nuevo régimen de quemados anuales, por lo que deben estar ocurriendo cambios regresivos en la vegetación, cambios que estarían relacionados con los niveles geomorfológicos descritos por Monasterio y Sarmiento (1968), y que pudieran estar efectuándose de manera diferente en los cuatro niveles y en los dos estratos de la vegetación. Sin embargo, existen pocos elementos de comparación y se necesitaría un muestreo continuo para monitorear los cambios que estarían ocurriendo en cada nivel geomorfológico. El interés principal de este trabajo es estudiar la composición, la diversidad y la estructura espacial del estrato herbáceo de las sabanas localizadas sobre los cuatro niveles geomorfológicos, lo cual podría servir como punto de partida para estudios futuros, y aportar nuevos elementos para predecir cambios a largo plazo sobre la dinámica de este ecosistema.

El fuego es uno de los factores abióticos más importantes en los ecosistemas de sabana, ya que afecta la biomasa de las plantas, la productividad, la fisonomía y la estructura de la comunidad; además, es un elemento importante en la iniciación y mantenimiento de la heterogeneidad espacial (Collins y Barber 1985), lo cual indica que la

diversidad de la vegetación puede cambiar sobre una red de escalas espaciales jerárquicas (Chaneton y Facelli 1991). Comprender las relaciones espaciales generales de la vegetación es necesario para establecer un contexto en el estudio de las perturbaciones y las respuestas de la comunidad. En este sentido, las escalas de medición de la variabilidad de la vegetación cumplen un papel muy importante, ya que pueden influenciar los resultados: los procesos y parámetros importantes a una escala podrían no ser importantes ni predictivos a otra escala (Turner 1989).

### **Diversidad de especies**

La diversidad de especies representa una de las propiedades estructurales más importantes de las comunidades, la cual surge como una manifestación de la gran variedad de procesos que permiten la coexistencia de las especies (Shmida y Ellner 1984). Procesos que están relacionados con los patrones de división de los recursos en el espacio y en el tiempo (Tilman 1994).

La heterogeneidad ambiental en los ecosistemas tiene consecuencias diferentes en la posición de las especies en los distintos niveles de dominancia jerárquica (Kolasa 1989). En la práctica, las definiciones de niveles de percepción espacial y niveles de dominancia están dictadas por el esquema de muestreo (Allen y Starr 1981) y por el índice de diversidad empleado (Hill 1973), respectivamente. Aunque, las calificaciones hechas anteriormente sobre la percepción de la diversidad han sido consideradas en estudios previos (McNaughton 1983, Maurer 1985, Chaneton y Facelli 1990), esta materia no ha sido específicamente tratada en los análisis de la influencia de los factores geomorfológicos sobre la diversidad en comunidades de sabanas en Venezuela.

La percepción de la diversidad de especies depende de la profundidad de la búsqueda dentro de las rarezas de la comunidad (Hill 1973). La diversidad puede ser

cuantificada superficialmente, por el uso de un índice que le dé más peso a las especies comunes o dominantes, o más profundamente por índices que le asignen más peso a las especies raras. El número de especies que se encuentran a diferentes niveles de abundancia jerárquica está relacionado con varios procesos que actúan simultáneamente para estructurar la comunidad (Kolasa 1989, Collins y Glenn 1990). Si se considera un punto particular en el tiempo la jerarquía podría reflejar el éxito de las especies en la utilización del hábitat y los recursos (Kolasa 1989).

### **Estructura Espacial.**

La estructura de una comunidad en un momento dado puede considerarse como la expresión resultante de los procesos que han ocurrido durante su desarrollo más o menos reciente, y también como el resultado de los procesos que tienen lugar en el momento mismo de la observación. El análisis de la estructura de la vegetación debería permitir una mejor comprensión de las relaciones entre las especies; por otra parte este análisis debería permitir la obtención de una visión de conjunto de la organización de la comunidad (Fariñas 1985). La estructura espacial es la disposición en el espacio de los componentes de la vegetación.

El concepto de escala espacial tiene un papel fundamental dentro de la ecología, ya que la vegetación presenta estructuras espaciales, como gradientes o parches, a muchas escalas que van desde centímetros hasta varios metros. Estas variaciones espaciales están relacionadas con las características físicas del ambiente, o son el resultado de procesos ecológicos.

Se han desarrollado varias técnicas cuantitativas para determinar las variaciones espaciales de las variables ecológicas, por ejemplo: el análisis de varianza (Greig-Smith 1952), autocorrelogramas (Bellehumeur et. al. 1997), análisis espectral (Kenkel 1988) y el

análisis fractal (Palmer 1987). Todas estas técnicas dependen de las características del esquema de muestreo, y particularmente del tamaño de las unidades de muestreo, estas últimas son un componente importante de la escala de investigación, y pueden influenciar la percepción de un determinado fenómeno ecológico. Los cambios en el tamaño de las unidades de muestreo provocan cambios en la varianza, lo cual fue usado por Greig-Smith (1952), y Ludwig y Goodall (1978) para estimar la escala espacial de la variabilidad de las plantas y el tamaño de los parches. Según Bellehumeur et al. (1997) esas estimaciones son empíricas y no proporcionan una relación general que permita hacer predicciones a partir de un determinado diseño de muestreo, ya que esa metodología requiere muestreos específicos para construir relaciones empíricas.

Según Palmer (1987), la vegetación tiene detalles en todas las escalas espaciales consideradas, lo cual no puede ser descrito a través de formas euclidianas (líneas, planos, cubos, etc.), ya que ellas tienden a perder su estructura cuando son ampliadas; por ejemplo, un arco de círculo se transforma poco a poco en una recta. Esta complejidad de la variabilidad de la vegetación puede ser abordada a través de la geometría fractal, ya que los fractales pueden describir las porciones exactas del espacio geométrico que ocupan los objetos (Milne 1992). Mandelbrot introdujo el concepto de fractales para definir fenómenos espaciales o temporales que son continuos pero no diferenciables, poseen detalles a todas las escalas, tienen longitud infinita y exhiben dimensión fraccional (Talanquer 1996).

La propiedad de los fractales de ser continuos pero no diferenciables, se refiere a que una función fractal tiene sectores que no pueden hacerse rectos y no se puede calcular su pendiente en cualquier parte que se elija, por ejemplo, un círculo a simple vista es de borde curvo, pero si tomamos un segmento infinitamente pequeño es recto y se puede calcular su pendiente en cualquier parte que se elija. La autosimilaridad, se refiere a que no importa la escala a la que se aumente, siempre veremos lo mismo, lo que pasa con la curva de Koch, al cambiar de escala siempre se obtiene la misma figura. Un objeto fractal al tener detalles en todas las escalas, es de longitud infinita, porque a pesar de estar definido sobre

una región finita del espacio posee una frontera de extensión ilimitada. Un ejemplo de esto es la curva de Koch, si se intenta recorrer la curva ajustando una cuerda sobre su perímetro, nos daríamos cuenta que la presencia de detalles a todas las escalas hace imposible esta tarea si no se cuenta con una cuerda inmensamente larga, y sólo así se podría recorrer todo el contorno. La dimensión fraccional, indica qué porción del espacio geométrico es ocupado por el objeto, y es una medida de la complejidad espacial de los objetos, lo que permite el estudio de los patrones espaciales de la vegetación (Dale 1999).

La geometría fractal ha sido usada por los ecólogos en numerosos campos: para estimar la dimensión fraccional de objetos naturales, tales como paisajes (Krummel et. al 1987) y hábitats (Morse et. al. 1985, Jeffries 1993), para estimar el rango de distribución de especies (Virkkala 1993), para obtener la dimensión fractal del movimiento de animales a través de parches de vegetación (Wiens et. al. 1997), para estimar la complejidad de hábitats y fragmentación (Milne 1992, Palmer 1992, Vedyushkin 1994), para estudiar la vegetación a lo largo de transectas (Palmer 1987, Yáñez 1997), y para estudiar impactos de disturbios humanos sobre plantas (Escós et. al 1995).

En la literatura se encuentran dos modelos clásicos que tratan de explicar el origen de la heterogeneidad espacial en las comunidades: el modelo de control ambiental, donde las variables ambientales son consideradas responsables de las variaciones observadas en la presencia o abundancia de los organismos; por ejemplo, la microtopografía y los parches de nutrientes y humedad; y el modelo de control biótico, como la dispersión de semillas, la competencia y la depredación. Los eventos históricos como el fuego y otros tipos de disturbios también son importantes a la hora de buscar las causas de la heterogeneidad de la vegetación. En general, existen muchas causas de la heterogeneidad, las cuales tienen mayor o menor importancia dependiendo del ecosistema considerado.

## **Hipótesis General**

La composición de especies, la diversidad y la variabilidad espacial de la vegetación del estrato herbáceo de las sabanas de la Estación Biológica de Los Llanos están directamente relacionadas con la heterogeneidad geomorfológica del sustrato.

## **Objetivo General**

Estudiar los efectos de la heterogeneidad geomorfológica sobre la composición, la diversidad y la estructura del estrato herbáceo de la sabana de *Trachypogon* de la Estación Biológica de Los Llanos a diferentes escalas espaciales.

## **Objetivos Específicos**

- 1) Comparar y analizar la composición y diversidad de la vegetación herbácea de los cuatro niveles geomorfológicos de la Estación Biológica de Los Llanos en relación con diferentes escalas espaciales.
- 2) Analizar la estructura espacial de la vegetación en los cuatro niveles geomorfológicos a través de la geometría fractal.
- 3) Determinar el comportamiento de las especies con respecto a los niveles geomorfológicos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica de Los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (EBL), situada en los Llanos Altos Centrales o Llanos de Calabozo, a unos 10 Km al sureste de la ciudad de Calabozo ( $8^{\circ} 56' N$  y  $67^{\circ} 25' O$ ), estado Guárico (Figura 1). Tiene una superficie de 250 Ha, con altitudes que oscilan entre los 90 m.s.n.m. y 100 m.s.n.m. decrecientes de norte a sur, siguiendo la dirección general de la pendiente.

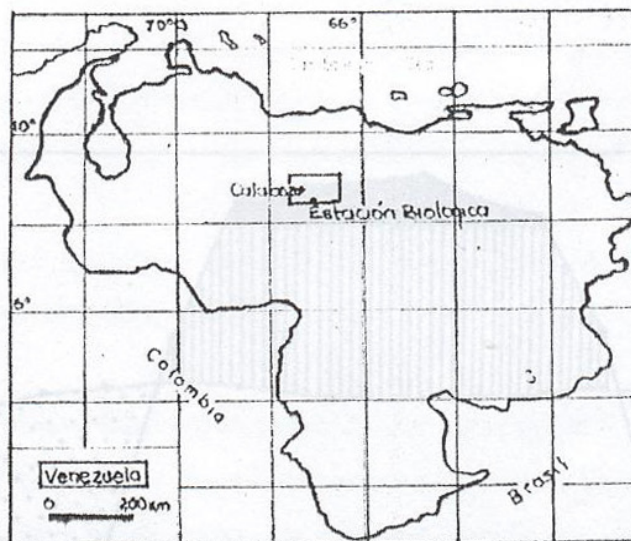


Figura 1. Mapa de Venezuela indicando la ubicación de la Estación Biológica de Los Llanos.

Figura 2. Climadiagrama de la Estación Biológica de Los Llanos para los años 1967-1996.

## 1.1. Clima

Las características generales del clima de los Llanos de Calabozo han sido examinadas en distintos trabajos, en especial los de Monasterio (1968), Monasterio y Sarmiento (1968), Sarmiento y Monasterio (1969) y Walter y Medina (1971), por lo que sólo se dará una breve síntesis que sirva de marco de referencia a la presente investigación.

La región de los Llanos presenta un clima megatérmico, con isoterma anual (Aw de Köppen), la temperatura media anual es de 28° C, con una diferencia de 3,0 °C entre el mes más caliente (marzo-abril: 28-30 °C) y el mes más frío (julio-agosto 26-27 °C) (Monasterio y Sarmiento 1968). El régimen pluviométrico de la zona es marcadamente estacional, con una precipitación promedio anual de 1334 mm, de las cuales 1200 mm caen durante el período de lluvias comprendido entre los meses de mayo a octubre, 100 mm caen en los meses de transición: abril y noviembre, y sólo 20 mm caen durante el período de sequía comprendido entre los meses de diciembre a marzo (Walter y Medina 1971) (Figura 2).

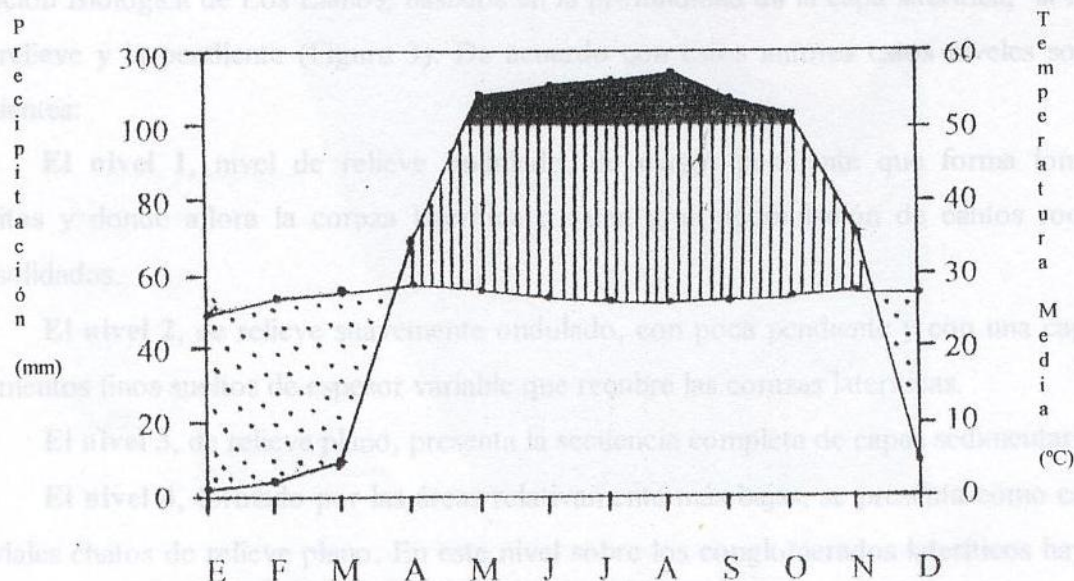


Figura 2. Climadiagrama de la Estación Biológica de Los Llanos para los años 1969-1996.

## 1.2. Geología y Geomorfología

La Estación Biológica de Los Llanos se encuentra en la Mesa de Calabozo, Formación sedimentaria Mesa, constituida por sedimentos fluviales que van desde cantos rodados hasta arcillas. Estos sedimentos heterogéneos se disponen en capas, formando estratos sueltos o cementados por óxidos férricos, constituyendo diversas corazas lateríticas tanto de cantos rodados como de sedimentos finos areno-limo-arcillosos que pueden presentar una profundidad variable (Sarmiento y Monasterio 1969, López et. al. 1971).

El nombre mesa, se asigna tanto a la formación sedimentaria como al tipo de relieve o forma geomorfológica modelada sobre dicha formación. Las mesas presentan un aspecto suavemente ondulado, donde en las áreas de lomas o cerritos de mayor pendiente, que han recibido el mayor impacto de la erosión hídrica, afloran los sedimentos más profundos; mientras que en las áreas planas se presenta toda la serie sedimentaria y entre ambas existen formas geomorfológicas intermedias.

Monasterio y Sarmiento (1968) reconocieron **cuatro niveles geomorfológicos** en la Estación Biológica de Los Llanos, basados en la profundidad de la capa laterítica, la forma del relieve y la pendiente (Figura 3). De acuerdo con estos autores estos niveles son los siguientes:

**El nivel 1**, nivel de relieve ondulado, de mayor pendiente que forma lomas o cerritos y donde aflora la coraza laterítica o una gran acumulación de cantos rodados consolidados.

**El nivel 2**, de relieve suavemente ondulado, con poca pendiente y con una capa de sedimentos finos sueltos de espesor variable que recubre las corazas lateríticas.

**El nivel 3**, de relieve plano, presenta la secuencia completa de capas sedimentarias.

**El nivel 4**, formado por las áreas relativamente más bajas, se presenta como cauces pluviales chatos de relieve plano. En este nivel sobre los conglomerados lateríticos hay una delgada capa de arena, de 10 a 20 cm de espesor que parece ser de deposición más reciente.

La cota de los 94 m representa el límite aproximado entre dos tipos de sedimentos superficiales, al norte por encima de esta cota se encuentran sedimentos de color rojizo, mientras que al sur, por debajo de esta cota se encuentran sedimentos de color amarillo. La distribución de estos sedimentos coincide con importantes diferencias en la vegetación (Velásquez 1965, Monasterio y Sarmiento 1968).

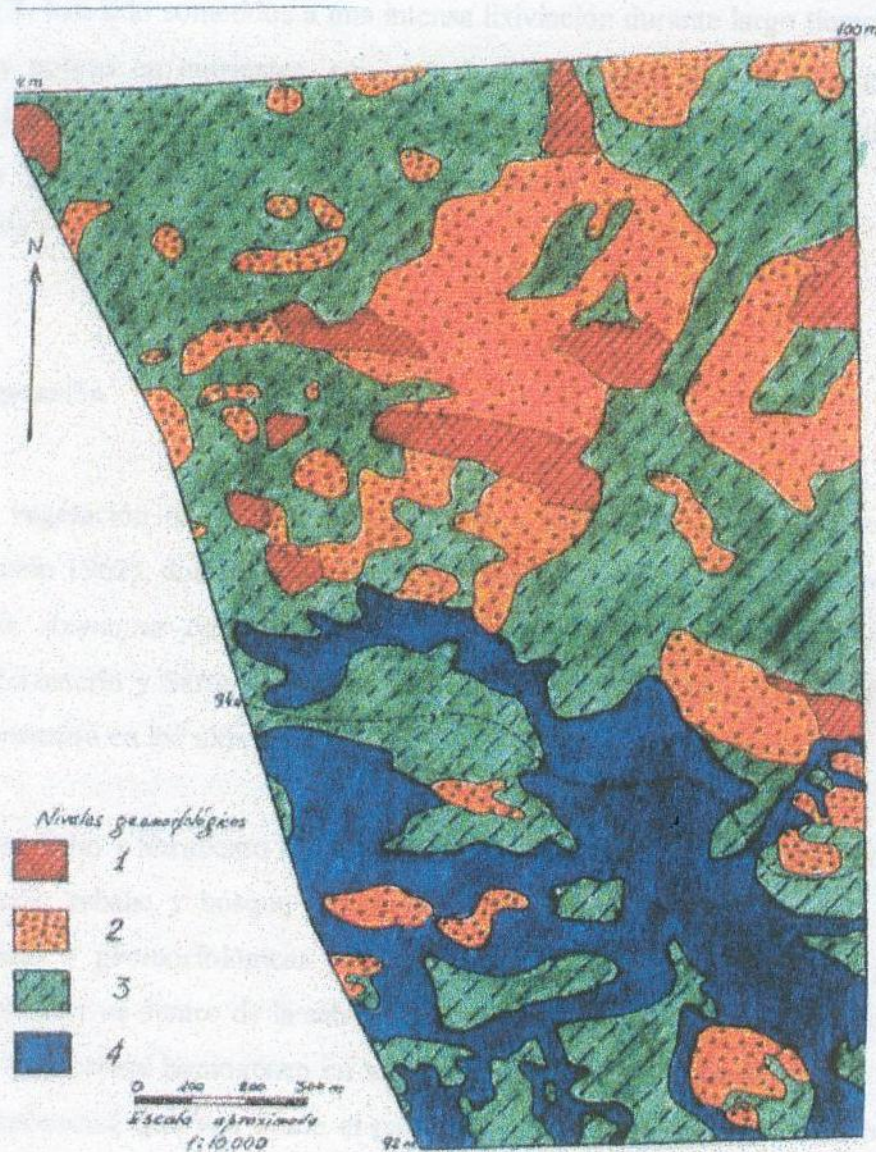


Figura 3. Mapa de los cuatro niveles geomorfológicos de la Estación Biológica de Los Llanos (Tomado de Monasterio y Sarmiento 1968).

### 1.3. Edafología

Las condiciones edáficas de la Estación Biológica de los Llanos han sido descritas por Santamaría y Bonazzi (1963, 1964), Monasterio y Sarmiento (1968), López *et. al.* (1971), San José y García Miragaya (1979), Sánchez (1987) y Pieters (1993). Los suelos de la EBL han sido sometidos a una intensa lixiviación durante largo tiempo, por lo que son ácidos y pobres en nutrientes, con muy bajo contenido de materia orgánica y una alta proporción de óxidos de hierro y aluminio. Estos suelos son predominantemente oxisoles, ultisoles y entisoles, estos últimos corresponden a las zonas donde el horizonte de litoplintita es superficial.

### 1.4. Vegetación

La vegetación de la EBL corresponde a sabanas de *Trachypogon* del Alto Llano (Blydenstein 1962), donde el estrato herbáceo está dominado por *Trachypogon vestitus*, *T. plumosus*, *Axonopus canescens*, *Bulbostylis capillaris* (Blydenstein 1962, Aristeguieta 1966, Monasterio y Sarmiento 1968, San José y Fariñas 1991), e *Hyparrhenia rufa* como especie invasora en los últimos 30 años.

Monasterio y Sarmiento (1968) indicaron que la vegetación del área presenta dos tipos fisonómicos: sabana y bosque ("matas"), cuya distribución está ligada a las condiciones topográficas y geomorfológicas de la zona (Figura 4). Las "matas" se presentan como pequeños enclaves dentro de la sabana, la sabana se presenta como la fisonomía dominante, pero no se presenta homogénea en toda su extensión, sino que forma un "continuum" de tipos fisonómicos, que van desde el pastizal puro, la sabana con árboles bajos aislados, la sabana con pequeños grupos de árboles bajos (pequeñas matas) y la sabana con matas formadas por árboles bajos y altos.

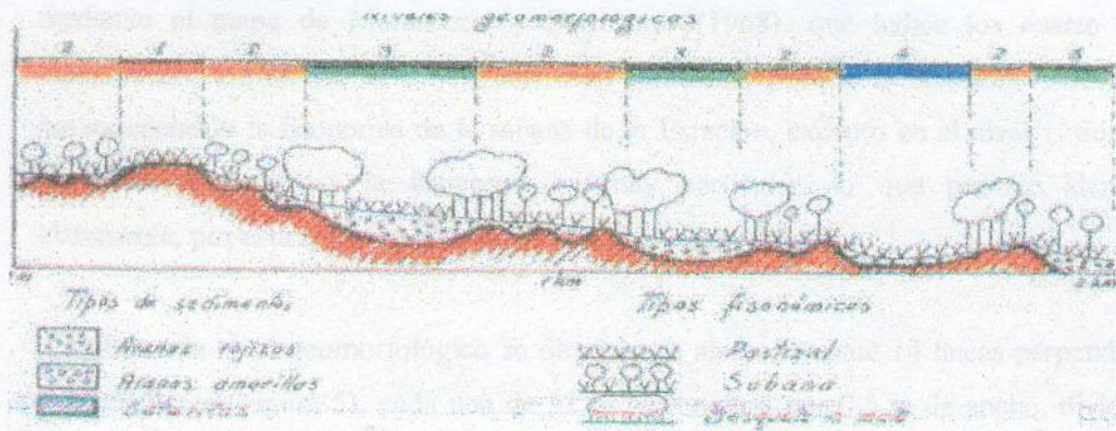


Figura 4. Transecta idealizada de la Estación Biológica de Los Llanos mostrando el relieve, los niveles geomorfológicos, los tipos de sedimentos superficiales y la fisonomía de la vegetación (Tomado de Monasterio y Sarmiento 1968).

## 2. MUESTREO Y REGISTRO DE DATOS

### 2.1. Variable vegetación

El trabajo de campo fue realizado entre septiembre y diciembre de 1998, por lo que la flora encontrada representa solamente el aspecto de fines de la época de lluvias y comienzos de la seca, época en que según Monasterio y Sarmiento (1968), el número de especies es inferior al total, pero sin embargo, comprende alrededor del 95% de la flora.

Debido a la presencia de cuatro niveles geomorfológicos (Monasterio y Sarmiento 1968), se aplicó un muestreo estratificado, utilizando los cuatro niveles como estratos, con el objetivo de obtener una representación balanceada de la distribución de los datos.

Es importante destacar que la falta del sistema reticular existente originalmente en la EBL, dificultó la localización de los niveles geomorfológicos. Su ubicación se realizó de

mediante el mapa de Monasterio y Sarmiento (1968), que indica los cuatro niveles. Actualmente los niveles 2, 3 y 4 son muy parecidos, porque la invasión de *H. rufa* ha homogeneizado la fisonomía de la sabana de la Estación, excepto en el nivel 1, donde esta gramínea no crece, y la fisonomía es muy particular, lo que permite identificarlo claramente, por esta razón se hizo imprescindible el uso del mapa.

En cada nivel geomorfológico se dispusieron aleatoriamente 14 líneas perpendiculares a la pendiente (Figura 5), cada una de 32 m de longitud por 0,5 m de ancho, divididas en unidades muestrales (UM) contiguas de un cuarto de metro cuadrado (50x50 cm), para un total de 64 UM seriadas, en adelante nos referiremos a las UM como segmentos. Las líneas son simultáneamente muestra y unidad de muestreo. A la escala geográfica mayor (mayor resolución), las líneas son una muestra lineal integradas por 64 segmentos, pero a escala mediana son unidades de muestreo, obtenidas al sumar horizontalmente la matriz y producir un vector de frecuencias absolutas.

En cada segmento se realizó el censo florístico para obtener una imagen matricial binaria de la vegetación en cada línea. Se colectaron muestras botánicas para conformar un herbario, las cuales fueron identificadas en el Jardín Botánico de Caracas con la colaboración del Dr. Mauricio Ramia y el Lic. Rafael Ortiz.

La observación de las presencias de las especies en unidades de muestreo dispuestas linealmente, proporciona una imagen matricial de la vegetación, en la cual cada especie está representada por un vector binario con una orientación precisa y donde la posición de cada presencia es determinada y tomada en consideración (Fariñas 1985).

Al registrar la presencia de las especies, el parámetro estimado fue su frecuencia, el cual es: (a) un atributo fácil de medir, y (b) tiene una distribución binomial: lo cual facilita la aplicación de diferentes métodos de análisis posteriores de la vegetación.

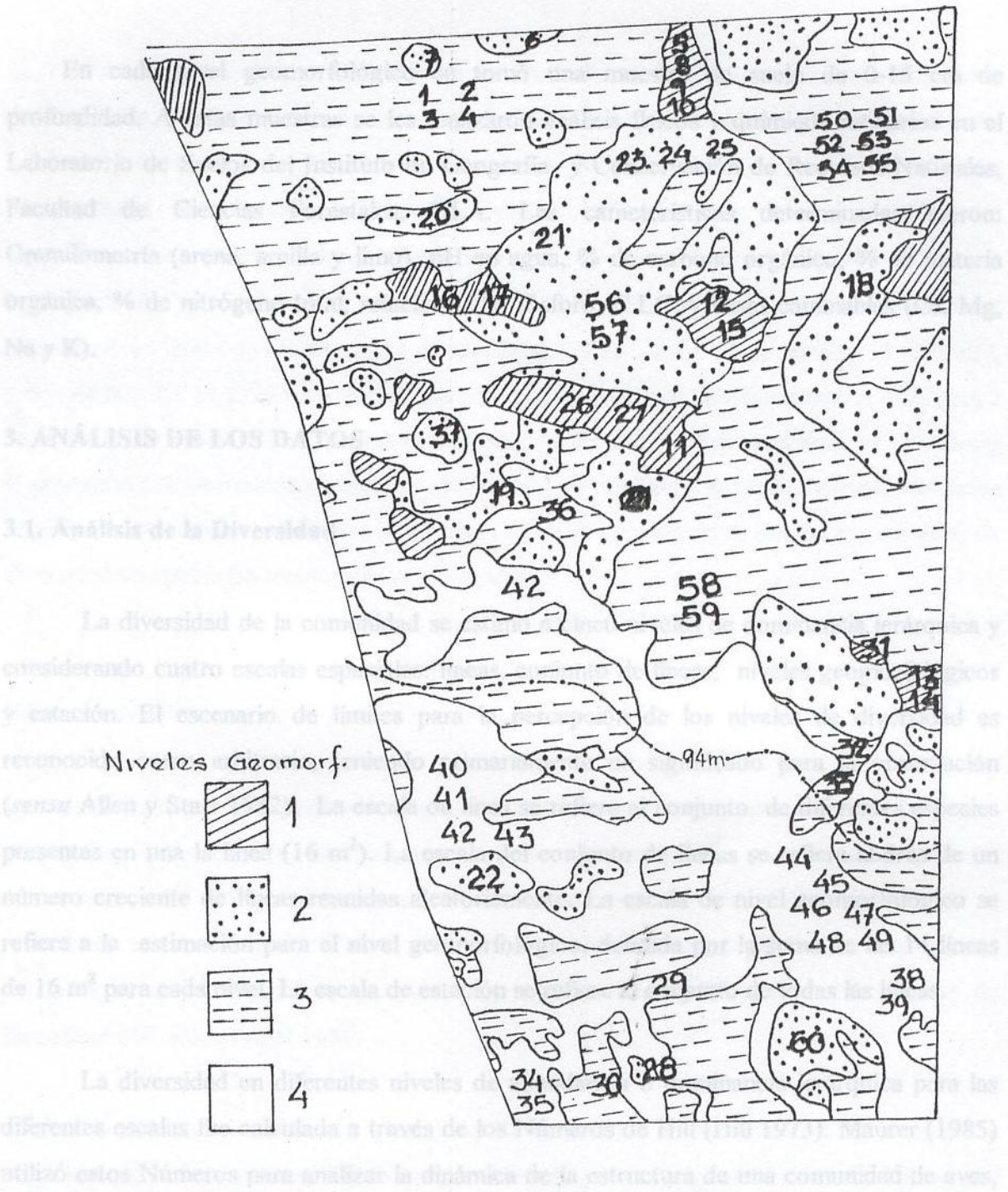


Figura 5. Mapa de la Estación Biológica de Los Llanos con los cuatro niveles geomorfológicos y la ubicación aproximada de las líneas. En cada nivel se dispusieron aleatoriamente 14 líneas perpendiculares a la pendiente, cada una de 32 m de longitud por 0,5 m de ancho. Las líneas 28 y 30 se ubicaron al sur de la Estación en un parche del nivel 1, no señalado por Monasterio y Sarmiento (1968).

En cada nivel geomorfológico se tomó una muestra de suelo de 0-15 cm de profundidad. A estas muestras se les realizaron análisis físicos y químicos rutinarios en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, Facultad de Ciencias Forestales, ULA. Las características determinadas fueron: Granulometría (arena, arcilla y limo), pH en agua, % de carbono orgánico, % de materia orgánica, % de nitrógeno total, relación C/N, fósforo, C.I.C. y bases cambiables (Ca, Mg, Na y K).

### 3. ANÁLISIS DE LOS DATOS

#### 3.1. Análisis de la Diversidad

La diversidad de la comunidad se estimó a cinco niveles de dominancia jerárquica y considerando cuatro escalas espaciales: líneas, conjunto de líneas, niveles geomorfológicos y estación. El escenario de límites para la percepción de los niveles de diversidad es reconocido como arbitrario, teniendo primariamente un significado para la observación (*sensu* Allen y Starr 1982). La escala de línea se refiere al conjunto de diferentes especies presentes en una línea (16 m<sup>2</sup>). La escala del conjunto de líneas se refiere al área de un número creciente de líneas reunidas aleatoriamente. La escala de nivel geomorfológico se refiere a la estimación para el nivel geomorfológico, definida por la suma de las 14 líneas de 16 m<sup>2</sup> para cada nivel. La escala de estación se refiere al conjunto de todas las líneas.

La diversidad en diferentes niveles de abundancia o dominancia jerárquica para las diferentes escalas fue calculada a través de los Números de Hill (Hill 1973). Maurer (1985) utilizó estos Números para analizar la dinámica de la estructura de una comunidad de aves, mientras que Chantton y Facelli (1991) los utilizaron para estudiar los efectos de disturbios sobre la diversidad de una comunidad vegetal a diferentes escalas espaciales.

$$N_h = \left[ (p_1)^{-h} + (p_2)^{-h} + \dots + (p_w)^{-h} \right]^{-1/h} = \left( \sum p_i^{-h} \right)^{-1/h}$$

Donde:

Los diferentes Números de Hill, a escala de líneas se calcularon a partir del vector de frecuencia de las especies de cada una de las líneas. La diversidad a escala del conjunto de líneas fue calculada aumentando el número de líneas reunidas. La matriz de especies por unidades de muestreo para cada nivel fue utilizada para obtener 14 diferentes superficies muestreadas, desde el tamaño uno (16 m<sup>2</sup>) hasta el tamaño 14 (224 m<sup>2</sup>), cuyas combinaciones se realizaron al azar a partir de números aleatorios. De esta manera se obtuvieron 14 líneas de tamaño 1, 14 de tamaño 2 (32 m<sup>2</sup>) hasta 14 de tamaño 13 (208 m<sup>2</sup>), y una de tamaño 14 (224 m<sup>2</sup>), para cada uno de los niveles geomorfológicos. A cada grupo de tamaños de líneas se les calcularon los Números de Hill, y posteriormente se les calculó el promedio, la desviación estándar y el intervalo de confianza del 95%, y con estos datos se ajustaron modelos mediante el programa CURVEFIT, para cada uno de los números de diversidad en los cuatro niveles geomorfológicos.

### Números de Hill

Conociendo que las medidas de diversidad pueden estar propensas a enfatizar la riqueza de especies -peso hacia las especies no comunes- o la dominancia -peso hacia las especies abundantes-, Hill (1973) propuso un método para reunir las expresiones clásicas de la diversidad en una relación global. Ella permite obtener cada una de las expresiones mediante el simple juego de un parámetro que caracteriza el **orden** del número de diversidad obtenido (Dagét 1980).

Por definición un índice de diversidad es el inverso de la media de la abundancia proporcional de las especies, Hill fue capaz de clasificarlos de acuerdo a su sensibilidad por las especies raras o menos abundantes, mediante la ecuación siguiente:

$$N_a = [ (p_1)^a + (p_2)^a + (p_3)^a + \dots + (p_n)^a ]^{1/(1-a)} = \left( \sum p_i^a \right)^{1/1-a}$$

Donde:

$N_a$  es el número de diversidad de orden  $a$

$p_i$  es la abundancia proporcional de especie  $i$  ( $i = 1, 2, 3, \dots, S$ )

Si  $a = 0$ , entonces

$$N_0 = (\sum p_i^0)^{1/1-0} = \sum 1_i, i = 1, 2, 3, \dots, S = \sum 1 = S$$

La expresión anterior indica que el número de diversidad de orden 0 es igual a la diversidad específica o al número de especies,  $S$ .

Si  $a = 1$ , entonces

$$N_1 = (\sum p_i^1)^{1/1-1} = (\sum p_i)^{1/0}$$

expresión indeterminada ya que el exponente es igual a infinito, sin embargo, Hill demostró que  $N_a$  es una función continua de  $a$  y que tiene derivadas de todos los ordenes para  $a=1$ , por lo tanto:

$$N_1 = \lim_{a \rightarrow 1} N_a$$

$$N_1 = \exp \left( - \sum p_i \ln p_i \right) = \exp H'$$

Lo cual indica que el número de diversidad de orden 1 es igual al exponencial del índice de Shannon.

Si  $a = 2$ , entonces

$$N_2 = (\sum p_i^2)^{1/1-2} = 1 / \sum p_i^2$$

La ecuación anterior indica que el número de diversidad de orden dos es igual al inverso del índice de Simpson.

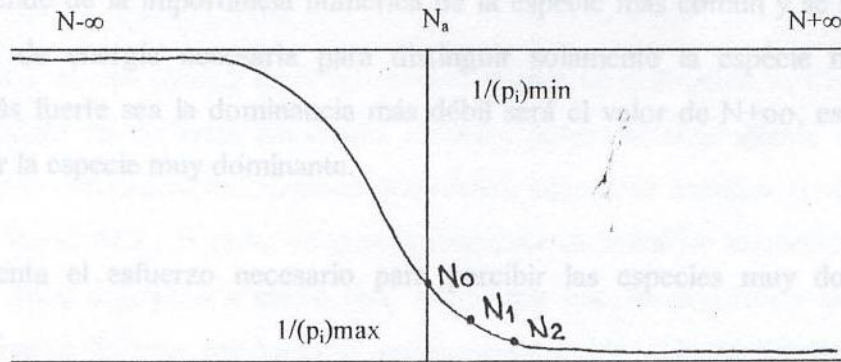
Hill completa su demostración indicando que el número de diversidad de orden menos infinito es el inverso de la probabilidad de la especie menos frecuente, el cual es similar a la tasa dimensional,  $J$ , de May (1975):

$$N_{-\infty} = 1 / (p_i)_{\min}$$

Y el orden de diversidad más infinito es el inverso de la probabilidad de la especie más frecuente (inverso del índice de Berger – Parker):

$$N_{+\infty} = 1 / (p_i)_{\max}$$

Representados gráficamente, los números de Hill describen la siguiente trayectoria (Dagét 1980):



La cuesta que se observa de derecha a izquierda representa el esfuerzo que hay que hacer cuando se analiza la comunidad tomando en cuenta desde las especies muy dominantes hasta las especies raras, es decir todos los individuos.

## Interpretación de los Números de Hill

Las medidas de diversidad de la familia Hill constituyen un enfoque práctico de los diferentes aspectos de la distribución de la abundancia de las especies, porque permiten enfatizar el grado de dominancia o la contribución de las especies raras, debido a que los números de diversidad son una medida figurativa de cómo están presentes las especies en la comunidad, dependiendo de la profundidad con que se analice. Si se examina superficialmente (por ejemplo usando  $N_{+\infty}$ ) estamos observando solamente las especies más abundantes o frecuentes, si se examina un poco más profundo (por ejemplo usando  $N_0$ ) podremos observar todas las especies presentes. Por lo tanto, los números de diversidad  $N_\alpha$  tienen una interpretación natural intuitiva, más accesible que los índices de diversidad tradicionales.

Dagét (1980) expone una interpretación de los números de diversidad de la siguiente forma:

$N_{+\infty}$ : depende de la importancia numérica de la especie más común y se interpreta como la cantidad de energía necesaria para distinguir solamente la especie muy dominante, mientras más fuerte sea la dominancia más débil será el valor de  $N_{+\infty}$ , es decir más fácil será percibir la especie muy dominante.

$N_2$ : representa el esfuerzo necesario para percibir las especies muy dominantes y las dominantes.

$N_1$ : se interpreta como el esfuerzo necesario para percibir las especies muy dominantes, las dominantes y las medianamente dominantes.

$N_0$ : representa el esfuerzo para percibir todas las especies.

N-00: corresponde a la identificación de todos los individuos o todas las presencias de las especies de la comunidad.

Las consecuencias más importantes del modelo desarrollado por Hill son las siguientes:

a) Relaciona las medidas de diversidad más importantes: la riqueza de especies (N0), el índice de Shannon-Wiener o la incertidumbre promedio por individuo (N1) y el índice de Simpson o índice de dominancia (N2). Estas tres medidas deben ser suficientes para responder cualquier pregunta acerca de la diversidad de una muestra.

b) El hecho de medir la diversidad en número de especies le da una dimensión más aparente o más intuitiva. La curva de diversidad construida usando N0 (S, el número de especies) es equivalente a la curva área-especie convencional.

### 3.2. Ordenamiento: Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL).

El ACL es una técnica de ordenamiento basada en el Análisis de Correspondencias, que se introdujo en ecología como una solución potencial al problema de la distorsión curvilínea de los ordenamientos lineales que resulta cuando se analizan gradientes largos de vegetación. En el ACL, la nube de puntos arqueada se corta en segmentos y después de estandarizar cada segmento a media cero y varianza uno, se linealiza y se alinea con los otros segmentos, lo que produce un estiramiento de la nube de puntos siguiendo la dirección del gradiente más importante (Fariñas 1996).

La interpretación de la hipótesis gráfica resultante se basa en la idea de vecindad, cuando dos especies están cercanas aparecen en las mismas líneas, cuando dos líneas

aparecen juntas comparten especies y cuando líneas y especies aparecen juntas significa que esas líneas contienen esas especies.

### 3.3. Comportamiento de las especies con respecto a los niveles geomorfológicos: Método de los Perfiles Ecológicos.

Este tipo de análisis aborda la repartición de las especies en los diversos niveles geomorfológicos, a partir de la frecuencia de las especies en cada nivel.

Según este método se considera que un factor descriptor del ambiente puede existir en la naturaleza bajo un número limitado de estados, y que algunas especies son más o menos sensibles a uno o varios de esos estados, por lo que esas especies pueden considerarse como indicadoras de esos estados del factor y viceversa (Fariñas 1996).

Los perfiles ecológicos se basan en tablas de contingencia, lo que permite calcular si una especie es más o menos frecuente de lo esperado con respecto a los estados que pueda tomar la variable ambiental. En el presente trabajo la variable es la geomorfología con cuatro estados: nivel 1, nivel 2, nivel 3 y nivel 4. Si una especie es indiferente al nivel geomorfológico, su frecuencia relativa será la misma en todos los niveles geomorfológicos, por el contrario si una especie es sensible a alguno de esos niveles, su frecuencia relativa observada para ese nivel, será estadísticamente diferente a la frecuencia relativa esperada. Las especies que presentan el mismo tipo de respuesta ante un factor ambiental se considera que pertenecen al mismo grupo ecológico, dado que tendrían los mismos requerimientos con respecto al factor analizado.

Supongamos que tenemos tres tipos de suelo S1, S2 y S3 y un Número Total de Censos NTC, de estos en NC1 censos el suelo se encuentra en el estado 1 (E1), en NC2 en el estado 2 (E2) y en NC3 censos el estado 3 (E3):

La información contenida en NTC = NC1 + NC2 + NC3

PERFILES	ESTADOS DEL SUELO			
	E1	E2	E3	
Perfil de censos	NC1	NC2	NC3	NTC
Perfil de Frecuencias Absolutas	FA1	FA2	FA3	FAT
Perfil de Frecuencias Relativas	FR1	FR2	FR3	FRE
Perfil de Frecuencias Corregidas	FC1	FC2	FC3	

NTC = número total de censos

FAT = frecuencia absoluta total

FRE = frecuencia relativa esperada

FC = frecuencia corregida

$$FR = FA / NC$$

$$FRE = FAT / NTC$$

$$FC = FR / FRE$$

Bajo la hipótesis nula de que una especie es indiferente al tipo de suelo, su FR será la misma en los lugares donde se encuentren los tres tipos de suelo, ya que la presencia de la especie es indiferente a este factor. Si la especie es indiferente a los estados del suelo entonces la FR en cada estado, será igual a la FRE, y la FC será aproximadamente igual a 1. Si la especie es sensible a por lo menos un estado del suelo su FC en ese estado será estadísticamente diferente a uno. La diferencia entre las frecuencias se somete a prueba usando la prueba de G, que se distribuye como  $\chi^2$ , con un número de grados de libertad igual al número de estados menos uno (Sokal y Rolf 1981).

Representado en forma de tablas de contingencia se tiene:

Estados	S1	S2	S3	
Presencias	P <sub>(1)</sub>	P <sub>(2)</sub>	P <sub>(3)</sub>	PT
Ausencias	A <sub>(1)</sub>	A <sub>(2)</sub>	A <sub>(3)</sub>	AT
Núm. Censos	NC <sub>(1)</sub>	NC <sub>(2)</sub>	NC <sub>(3)</sub>	NTC

PT: Presencias totales

AT: Ausencias totales

NTC: número total de censos

La información contenida en la tabla se calcula a través de la prueba de G. El valor de G es el doble de la cantidad de información contenida en la tabla de contingencia, la cual Fariñas (1996) denominó Información Recíproca Especie-Factor.

La manera práctica de calcular la información recíproca especie-factor, es (Fariñas 1996):

$$G = 2 \left[ \left( \sum_{i=1}^{NE} P(i) \ln P(i) + \sum_{i=1}^{NE} A(i) \ln A(i) + NTC \ln NTC \right) - \left( \sum_{i=1}^{NE} NC(i) \ln NC(i) + PT \ln PT + AT \ln AT \right) \right]$$

Donde:

P(i) = número de presencias en el estado i

A(i) = número de ausencias en el estado i

NTC = número total de censos

NC(i) = número de censos en el estado i

PT = número total de presencias

AT = número total de ausencias

NE = número de estados

Si  $G > \chi^2_{(NE-1, 0,05)}$ , la especie estará significativamente asociada al factor. Esta cantidad de información o información recíproca se puede descomponer en las cantidades correspondientes a los estados del factor (tipo de suelo, en el ejemplo). El cálculo de la información especie-estado del factor se realiza mediante la siguiente ecuación:

$$G = 2 \left[ \left( \sum_{j=1}^2 f(j, E_i) \ln f(j, E_i) + f(., E_i) \ln f(., E_i) \right) - \left( \sum_{j=1}^2 f(j, E_i) \ln f(., E_i) + f(., E_i) \ln f(., E_i) \right) \right]$$

Si  $G < \chi^2_{(1, 0,05)}$ , la frecuencia corregida no es estadísticamente diferente de 1 (valor esperado bajo la hipótesis nula de independencia), la respuesta se señala con un cero para indicar independencia, especie indiferente al estado del factor. Si  $G \geq \chi^2_{(1, 0,05)}$ , la FC es estadísticamente diferente de 1; si la FC > 1, entonces se le asigna signo positivo a la

respuesta (especie más frecuente de lo esperado en el estado del factor), y si la  $FC < 1$ , se le asigna signo negativo a la respuesta (especie menos frecuente de lo esperado en el estado del factor).

En el presente estudio, se calcularon los perfiles ecológicos de las 81 especies más frecuentes, para estimar cuales de ellas estaban asociadas a los niveles geomorfológicos.

### 3.4. Análisis de la estructura fractal del estrato herbáceo.

Hemos crecido en una cultura estrictamente euclidiana, donde nos han enseñado que hay puntos sin dimensión, líneas de una dimensión, planos de dos dimensiones, y así por el estilo. Mandelbrot (1983) introdujo el concepto de fractales para referirse a aquellos fenómenos con dimensión fraccional. Técnicamente, un fractal es un objeto geométrico cuya dimensión de Hausdorff-Besicovitch (dimensión fractal,  $D$ ) excede la dimensión topológica o euclidiana. Un ejemplo muy simple para ilustrar el concepto de fractal es considerar una curva en un plano. Una línea recta en un plano tiene una dimensión de 1,0, al igual que una parábola. Una explicación de por qué la dimensión de la parábola es 1,0, es que al cortar la curva en secciones muy pequeñas, ellas pueden ser tratadas como si fuesen líneas rectas. Pero, si tenemos curvas más complejas que tienen estructuras espaciales a todas las escalas, no hay secciones lo suficientemente pequeñas para que puedan ser tratadas como una línea recta, y la curva tiene una dimensión mayor que 1,0 y menor que 2,0. Las relaciones entre fractales y patrón espacial son evidentes, ya que es conocido que la vegetación varía sobre un amplio rango de escalas espaciales. Según Palmer (1988), la vegetación es fractal debido a que tiene detalles en todas las escalas espaciales. A una escala geográfica grande (pequeñas distancias en metros), los patrones están definidos por el distanciamiento y las interacciones entre las plantas. A una escala geográfica menor (grandes distancias en metros), la vegetación puede estar formada por un mosaico de parches, y a una escala geográfica aún menor (mayores distancias en metros),

los patrones de la vegetación están influenciados por las características geomorfológicas, como valles, cumbres, laderas y cuerpos de agua.

Para estudiar la geometría fractal del estrato herbáceo cada una de las líneas se ordenaron mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL o DCA) y las coordenadas de cada segmento en el primer eje (F1) del ACL, fueron escogidas por ser un índice de composición florística útil para la aplicación de la geometría fractal (Palmer 1988).

Una vez obtenido el resultado se representa gráficamente la transecta con la posición real de las unidades de muestreo en las abscisas, y su coordenada en las ordenadas, lo que da un gráfico en forma de dientes de sierra, que ya es una primera aproximación a la estructura horizontal de la línea; el semivariograma y el fractograma permiten profundizar en el estudio de la estructura de la línea, para analizar si la línea estudiada presenta o no heterogeneidad y a qué escala espacial ésta se puede evidenciar.

El semivariograma caracteriza la continuidad espacial entre observaciones de una determinada variable -la vegetación, en este caso-, revela los aspectos estructurados y no estructurados de la dispersión espacial y muestra las escalas espaciales a las cuales la vegetación puede ser considerada homogénea. Se construye disponiendo en las abscisas la distancia entre los segmentos (h), y en las ordenadas la semivarianza de los valores del F1 del ACL a la distancia correspondiente.

La semivarianza para cada distancia  $\gamma(h)$  se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(i) - z(i+h)]^2 \quad (\text{Palmer 1988})$$

Donde:

$N(h)$  = número de pares de puntos separados por la distancia h

$z(i)$  = valor de la coordenada en F1 del ACL en cualquier segmento de la transecta

$z(i+h)$  = valor de la coordenada de F1 en cualquier segmento de la transecta separado del segmento  $i$  por la distancia  $h$ .

El semivariograma se construye calculando la semivarianza entre todos los puntos separados por una distancia  $h$ , con  $h$  variando desde 1 hasta la mitad de la longitud de las líneas, es decir, hasta 32 en el presente trabajo. Por ejemplo, para  $h = 1$ , se calcula la semivarianza entre los segmentos 1 y 2, 2 y 3, 3 y 4, 4 y 5, hasta el penúltimo y el último (63 y 64, en el presente estudio). Para  $h = 2$ , se calcula la semivarianza para todos las unidades de muestreo separados por dos segmentos, es decir, 1 y 3; 2 y 4; 3 y 5; hasta el antepenúltimo y el último -62 y 64 para el presente caso-. Para  $h = 32$  se usan los segmentos 1 y 33, 2 y 34, 3 y 35, 31 y 63, y 32 y 64. Así, se obtiene la semivarianza para intervalos que van desde 1 hasta la mitad de la longitud de la transecta. El gráfico de la semivarianza en función del espaciamiento se conoce como semivariograma.

En un semivariograma idealizado (Figura 6), a cierta distancia  $L$  la semivarianza alcanza un máximo, e idealmente mantiene este máximo al incrementarse la distancia, este máximo se denomina umbral. La distancia en la cual la varianza se estabiliza se ha denominado rango de la variable. La discontinuidad en el origen –valor superior a cero- se denomina efecto “nugget” o efecto “pepita”, es un componente que puede ser debido al azar, que corresponde a variaciones locales que ocurren a escala más pequeñas que el intervalo de muestreo, esto incluye errores de muestreo, variabilidad espacial a escalas muy finas, y errores en la medición (Phillips 1985, Bellehumeur et. al.1997 ).

$$D = \frac{4-m}{2}$$

La dimensión fractal representada como una función de la escala, se denomina fractograma (Palafox 1988), y permite interpretar a qué escala el sistema presenta dependencia o independencia espacial. Si hubiera independencia espacial el semivariograma tendría una pendiente,  $m$ , igual a cero ( $m = 0$ ), entonces  $D = 4-0/2 = 2$ . Si

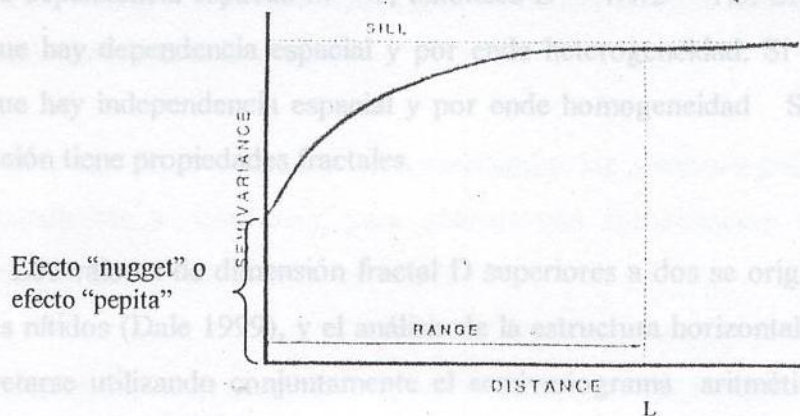


Figura 6. Semivariograma idealizado. Para una distancia  $L$  la semivarianza alcanza un máximo, e idealmente mantiene este máximo al incrementarse la distancia, este máximo se denomina umbral. La distancia en la cual la varianza se estabiliza se ha denominado rango de la variable. El valor superior a cero en el origen, se denomina efecto “nugget” o efecto “pepita”, es un componente que puede deberse al azar o a variaciones locales que ocurren a escala más pequeñas que el intervalo de muestreo, esto incluye errores de muestreo, variabilidad espacial a escalas muy finas, y error en la medición (Tomado de Phillips 1985).

El semivariograma en coordenadas log-log permite estimar la dimensión fractal,  $D$ , a través del cálculo de la pendiente,  $m$ , a partir de la siguiente fórmula:

$$m = \frac{d \log \gamma(h)}{d \log h}, \text{ es decir, } m = \frac{\langle \log(\gamma(2h)) - \log(\gamma(h)) \rangle}{\langle \log(2h) - \log(h) \rangle}$$

El denominador se simplifica a  $\log(2)$ . Esta fórmula puede ser considerada como el cambio en la varianza de una variable dependiente al doble de la escala. La dimensión fractal para una determinada escala se obtiene mediante:

$$D = \frac{4 - m}{2}$$

La dimensión fractal representada como una función de la escala, se denomina fractograma (Palmer 1988), y permite interpretar a qué escala el sistema presenta dependencia o independencia espacial. Si hubiera independencia espacial el semivariograma tendría una pendiente,  $m$ , igual a cero ( $m = 0$ ), entonces  $D = 4 - 0 / 2 = 2$ . Si

hubiera dependencia espacial  $m = 1$ , entonces  $D = 4 - 1/2 = 1,5$ . Si  $D$  es menor que 1,5 se dice que hay dependencia espacial y por ende heterogeneidad. Si  $D$  es mayor que 1,5 se dice que hay independencia espacial y por ende homogeneidad. Si  $D > 1,5$  se dice que la vegetación tiene propiedades fractales.

Los valores de dimensión fractal  $D$  superiores a dos se originan por la presencia de parches nítidos (Dale 1999), y el análisis de la estructura horizontal de la vegetación puede interpretarse utilizando conjuntamente el semivariograma aritmético y el fractograma. El semivariograma señala el tamaño de los parches, mientras que el fractograma presenta los valores máximos y superiores a dos a la mitad del tamaño del parche observado. En el semivariograma los parches pueden identificarse por los valles, mientras que en el fractograma los picos indican los parches (Fariñas 2000).

La semivarianza y la dimensión fractal para cada línea fueron calculadas para tres tamaños de unidad muestral, que denominaremos ventanas de observación: S1, ventana de observación de un segmento ( $0,25 \text{ m}^2$ ); S2, ventana de observación de 2 segmentos ( $0,5 \text{ m}^2$ ), y S4, ventana de observación de 4 segmentos ( $1 \text{ m}^2$ ). Esto se realizó aumentando el largo de la unidad de muestreo por la duplicación de su tamaño cada vez, pero conservando siempre los datos en presencia-ausencia. De esta manera se puede estudiar la variabilidad de la vegetación en cada línea a distancias crecientes entre unidades de muestreo del mismo tamaño, y el reagrupamiento permite estudiarla en unidades de tamaño creciente. Los cambios en el tamaño de las UM producen cambios en la varianza total y en los parámetros característicos del semivariograma: en el efecto "pepita", en el componente de la varianza estructurada y en el rango (Bellehumeur 1997).

Estudiar la variabilidad de la vegetación a diferentes tamaños de unidades muestrales es de gran importancia dentro de los estudios de estructura espacial, ya que el tamaño de las unidades de muestreo tiene un efecto crítico en la percepción de los

fenómenos ecológicos, porque tienen gran influencia sobre la varianza y en la estructura de correlación estimada de los datos.

Con los datos anteriores se construyeron los semivariogramas y los fractogramas correspondientes a cada línea, para obtener una aproximación de la estructura fractal horizontal de la vegetación herbácea de la EBL.

Los semivariogramas tiene gran similitud con las técnicas de tamaño de bloques para el análisis de los patrones ecológicos (Palmer 1987, Dale 1999). En estos últimos, la varianza se representa como una función del área del cuadrado (bloque) (Greig-Smith 1961). Esta tiene la ventaja que está estrechamente relacionada con el análisis de varianza, y tiene la desventaja de que los bloques grandes tienen pocas réplicas, y sólo pueden ser consideradas pocas escalas espaciales, es decir, la varianza sólo puede ser calculada si el área es una potencia dos veces más pequeña que el área encontrada. Esto lleva a que los diagramas de tamaños de bloques sean muy angulares cuando los cambios en el patrón en función de la escala son graduales.

Las ventajas del semivariograma sobre los métodos de tamaños de bloques es que ellos son útiles para interpolaciones geoestadísticas y en ellos la varianza se representa como una función continua de la escala. Los semivariogramas relacionan la variación del patrón con la distancia Los diagramas de tamaños de bloques relacionan la variación del patrón con el área (Palmer 1987).

Otro método para calcular la dimensión fractal de un sistema, es el planteado por Mandelbrot para estimar la longitud de la línea de costa (Método Divisivo, Kenkel y Walker 1993). Para una determinada escala espacial  $\delta$ , se puede estimar la longitud  $L(\delta)$  de la línea de costa, como un grupo de  $N$  segmentos de líneas rectas, cada uno de longitud  $\delta$ . Penínsulas pequeñas no se reconocerán a escalas gruesas, necesitarán escalas más finas, así

la medida de longitud incrementa cuando  $\delta$  decrece. Esta relación se puede expresar usando una ley de potencia:

$$L(\delta) = K\delta^{1-D}$$

Donde el exponente  $D$  (la dimensión fractal) es un número fraccional que cuantifica el grado de complejidad del sistema. Una característica fundamental de un fractal es su dependencia de la medida de longitud en la escala de medición. En la práctica,  $D$  se estima al transformar a log la ecuación de potencia:

$$\log L(\delta) = \log K + (1-D) \log \delta \quad \text{ó}$$

$$\log N(\delta) = \log K + (1-D) \log \delta$$

y al graficar el  $\log N(\delta)$  contra  $\log(\delta)$ . El punto de corte en el eje  $Y$  es el  $\log$  de  $K$ , y la pendiente de la línea es una estimación de  $D$  ( $D = 1 - \text{pendiente}$ ). Para un objeto euclidiano, la medida de longitud es independiente de la escala de medida usada [ $L(\delta) = K$ ,  $D = 1$ ].

Si  $D$  es alta la vegetación puede ser considerada como un fractal natural.  $D$  puede ser escala invariante para cierto intervalo de la escala, lo cual demostraría la naturaleza autosimilar de la vegetación. Esta autosimilaridad se refiere a una autosimilaridad estadística, la cual implica una repetición en relación con la escala de la complejidad total pero no del patrón en sí mismo.

En nuestro caso, nos preguntamos ¿Cuán larga es la curva de la variabilidad del índice de composición florística en cada nivel?. Para esto, consideramos a  $\delta$ , como el largo de la ventana de observación ( $S_1, S_2, S_4$ ), y  $L(\delta)$  la longitud de la curva de la variabilidad del índice de composición florística de todas las líneas en cada ventana de observación, esta longitud se representó gráficamente en función de la ventana de observación. La dimensión

fractal de cada nivel se calculó a partir de la pendiente de la recta de regresión de este gráfico en escala log-log.

## RESULTADOS

### 1. ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

#### 3.5. Análisis Estadísticos

##### 1.1. Composición de Familias

Para analizar el efecto de los niveles geomorfológicos sobre la diversidad de la comunidad y sobre la dimensión fractal se aplicó un ANOVA de dos vías con una prueba de comparaciones múltiples de Tukey (Zar 1999).

En el conjunto de especies se registraron 113 especies correspondientes a 30 Familias (Apéndice 1, Figura 7), de las cuales las familias dominantes, en cuanto a número de especies fueron las Poaceae (21 especies, 18.6%) y Fabaceae (20 especies, 17.7%). Las Cyperaceae representaron sólo un 7.08% del total de las especies.

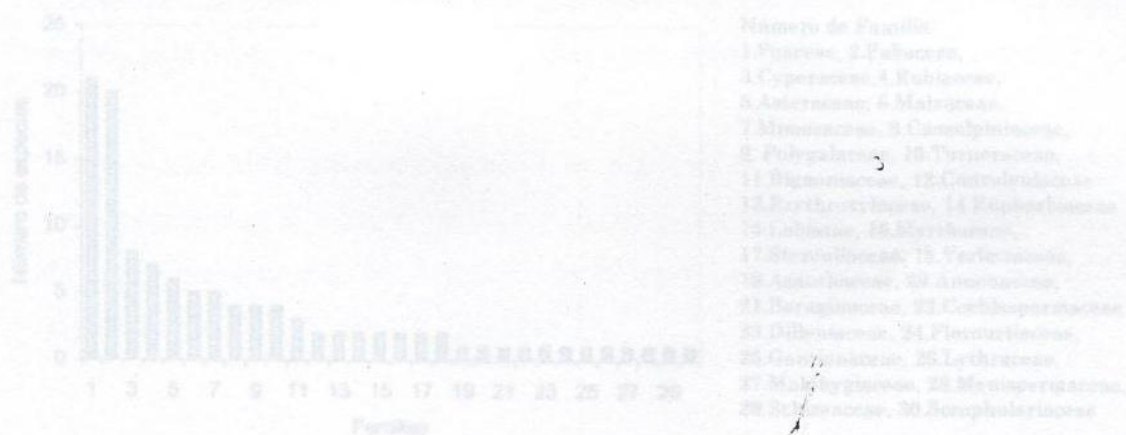


Figura 7. Número de especies por Familias en las líneas de estudio. Las Familias dominantes fueron las Poaceae y las Fabaceae. Las Cyperaceae están en el tercer nivel de dominancia.

En el nivel geomorfológico 1 se registraron 56 especies, de las cuales las más frecuentes fueron *T. plumosus* y *A. conoxena*, las cuales representan un 61.81% de la frecuencia total de las especies. Las otras especies con frecuencias importantes en esta comunidad fueron *T. vestitus* (4.79%), *Cassia diphylla* (4.12%) y *Galactia jussieana*

## 2. ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

### 2.1. Composición Florística

En el conjunto de todas las líneas se registraron 113 especies correspondientes a 30 Familias (Apéndice 1, Figura 8), de las cuales las familias dominantes, en cuanto a número de especies fueron las Poaceae (21 especies, 18.6%) y Fabaceae (20 especies, 17.7%). Las Cyperaceae representaron sólo un 7.08% del total de las especies.

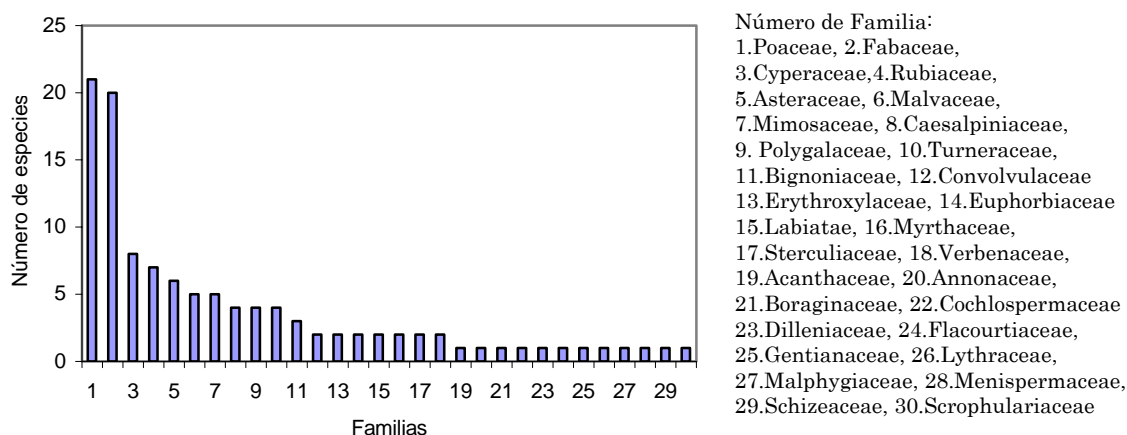


Figura 8. Número de especies por Familias en las líneas de estudio. Las Familias dominantes fueron las Poaceae y las Fabaceae. Las Cyperaceae están en el tercer nivel de dominancia.

En el nivel geomorfológico 1 se registraron 56 especies, de las cuales las más frecuentes fueron *T. plumosus* y *A. canescens*, las cuales representan un 61,81% de la frecuencia total de las especies. Las otras especies con frecuencias importantes en esta comunidad fueron *T. vestitus* (4,79%), *Cassia diphylla* (4,12%) y *Galactia jussieana* (4,12%). El resto de las 51 especies sólo representan un 25,17% de la frecuencia total de las especies de la comunidad (Figura 9A, Apéndice 2).

En el nivel geomorfológico 2 se registraron 77 especies, de las cuales *T. plumosus* y *A. canescens* fueron las especies dominantes (56,99%). La especie *H. rufa* fue la tercera especie más frecuente en esta comunidad, con una proporción de 9,11%. El resto de las 74 especies sólo representan un 33,9% de la frecuencia total de las especies en el nivel (Figura 9B, Apéndice 2).

En el nivel geomorfológico 3 se encontraron 64 especies, con una dominancia muy fuerte de *H. rufa* (44,06%). La segunda posición en dominancia la ejercen *T. plumosus* y *A. canescens*, las cuales sólo representan un poco más de la mitad de la frecuencia de *H. rufa* (25,64%). Las otras 61 especies sólo alcanzaron una frecuencia de 30,30%, lo cual pone en evidencia la fuerte dominancia de *H. rufa* en esta comunidad (Figura 9C, Apéndice 2).

En el nivel geomorfológico 4 se registraron 83 especies, de las cuales las más frecuentes fueron *H. rufa*, *T. vestitus* (36,66%), seguidas por *A. canescens* con un 15,19% de la frecuencia total de las especies. Las 80 especies restantes representaron un 41,27% de la frecuencia total (Figura 9D, Apéndice 2).

El análisis de las frecuencias absolutas de las especies de los distintos niveles geomorfológicos, reveló que el estrato herbáceo de las sabanas de la EBL está altamente dominado por unas pocas especies de gramíneas: *H. rufa*, *T. plumosus*, *T. vestitus* (en la zona sur de la Estación) y *A. canescens*, con una fuerte dominancia de la primera en los sitios donde no aflora la coraza laterítica. La diversidad en todos los niveles es mantenida por la presencia de un gran número de especies relativamente raras. Las gramíneas y las leguminosas (Fabaceae) fueron las Familias de mayor importancia florística en todos los niveles, y la tercera en importancia fueron las Cyperaceae.

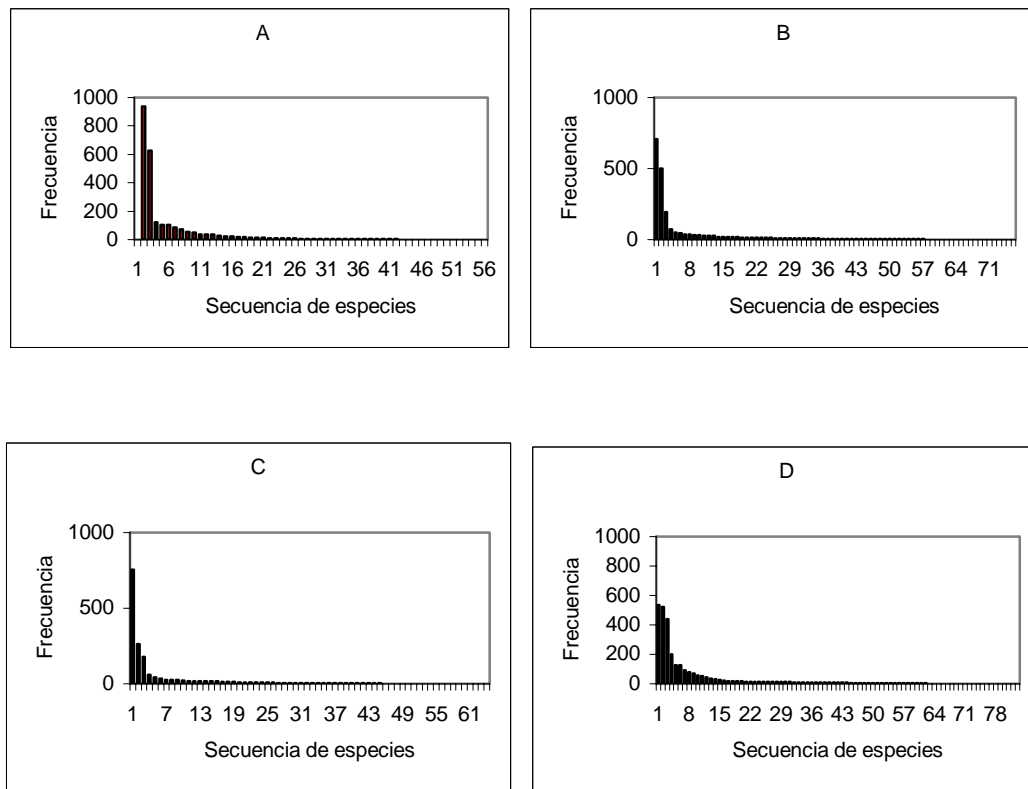


Figura 9. Estructura de la composición florística de los cuatro niveles geomorfológicos de la EBL. En el nivel 1 (A), se registraron 56 especies de las cuales *T. plumosus* y *A. canescens* fueron las especies dominantes. En el nivel 2 (B) se encontraron 77 especies, de las cuales *T. plumosus* y *A. canescens* fueron las especies dominantes. En el nivel 3 (C), se encontraron 64 especies, siendo *H. rufa* la especie dominante. En el nivel 4 (D), se registraron 83 especies, de las cuales *H. rufa*, *T. vestitus* y *A. canescens* fueron las especies dominantes.

## 2.2. Análisis de la diversidad a escala de línea (16 m<sup>2</sup>)

En la Figura 10 se muestran el promedio, la desviación estándar y el error estándar de los diferentes órdenes de diversidad de Hill para el estrato herbáceo de los 4 niveles geomorfológicos.

**N<sub>+∞</sub>: número de especies muy frecuentes**

El promedio de especies muy frecuentes para los diferentes niveles a escala de línea (16 m<sup>2</sup>) varió entre 2 y 3 especies (Figura 10A), correspondiendo el número mayor al nivel 4, y el menor, al nivel 3. Las diferencias en el número de especies muy frecuentes de estos dos niveles es estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ), diferencias que pudieran ser atribuidas a la fuerte dominancia de la especie *H. rufa* en el nivel 3. Los niveles 1, 2 y 4 no presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto a este orden de diversidad.

**N<sub>2</sub>: número de especies muy frecuentes y frecuentes.**

Para este orden de diversidad los niveles 1 y 2 presentaron un promedio de 4 especies muy frecuentes y frecuentes, el nivel 3 presentó un promedio de 3 especies y el nivel 4 el promedio más alto: 6 especies (Figura 10B). Las diferencias en cuanto a este orden de diversidad para estos dos últimos niveles fue estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ). El alto número de estas especies en el nivel 4 podría ser atribuida a una mayor heterogeneidad ambiental, con mejores condiciones de humedad.

**N<sub>1</sub>: número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes.**

Los promedios, desviación estándar y error estándar de este orden de diversidad para todos los niveles estudiados se presentan en la Figura 11A. Al igual que para los órdenes de diversidad anteriores los niveles 1 y 2 presentaron un número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes muy similares (6-7 especies), mientras que el nivel 3 presentó el menor número de estas especies (5 especies) y el nivel 4 el número mayor (9 especies). Este último nivel presenta un número significativamente mayor

de las especies consideradas por este número de Hill con respecto a los niveles 1 y 3 ( $p < 0,05$ ).

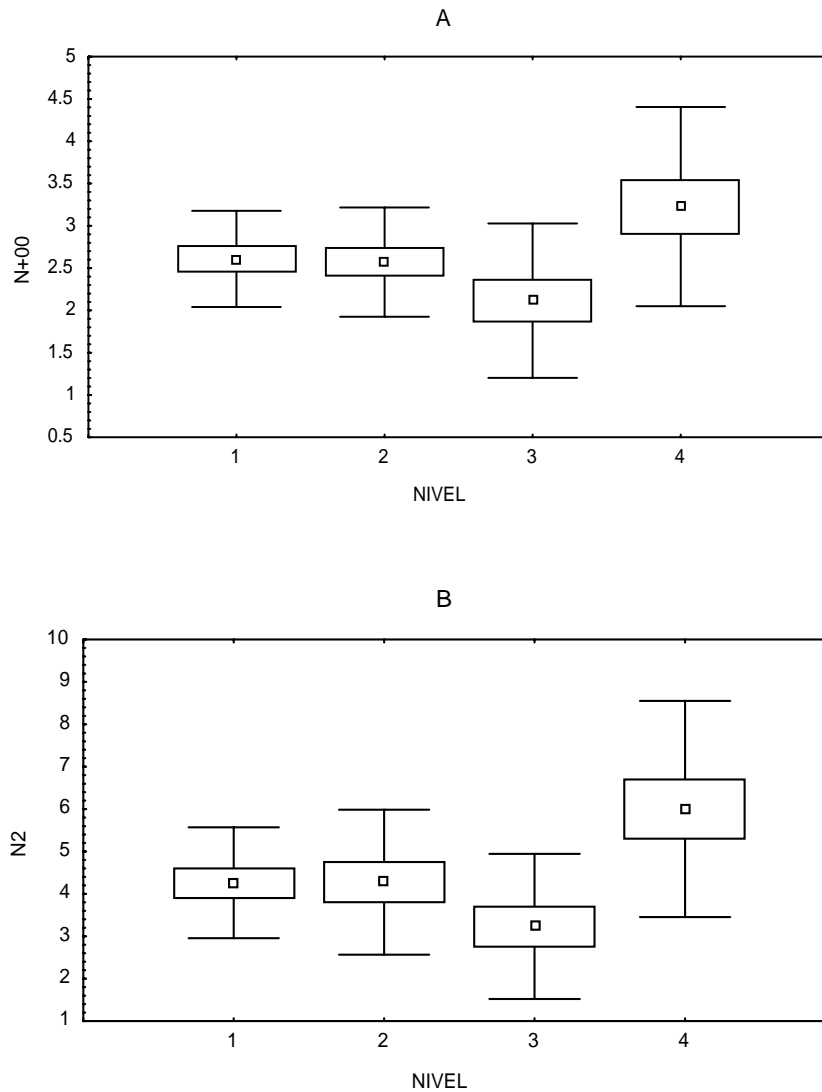


Figura 10. Promedio, desviación estándar y error estándar de los números de Hill:  $N_{+\infty}$  (A, especies muy frecuentes),  $N_2$  (B, especies muy frecuentes y frecuentes) para los 4 niveles geomorfológicos a la escala de línea ( $16 \text{ m}^2$ ). El promedio de especies muy frecuentes varió entre 2 y 3 especies para todos los niveles. Los niveles 1 y 2 tienen un promedio de 4 especies muy frecuentes y frecuentes ( $N_2$ ), el nivel 3 un promedio de 3 especies, y el nivel 4 un promedio de 6 especies. El nivel 4 tiene un promedio de especies muy frecuentes ( $N_{+\infty}$ ) y muy frecuentes y frecuentes ( $N_2$ ) significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) que el nivel 3.

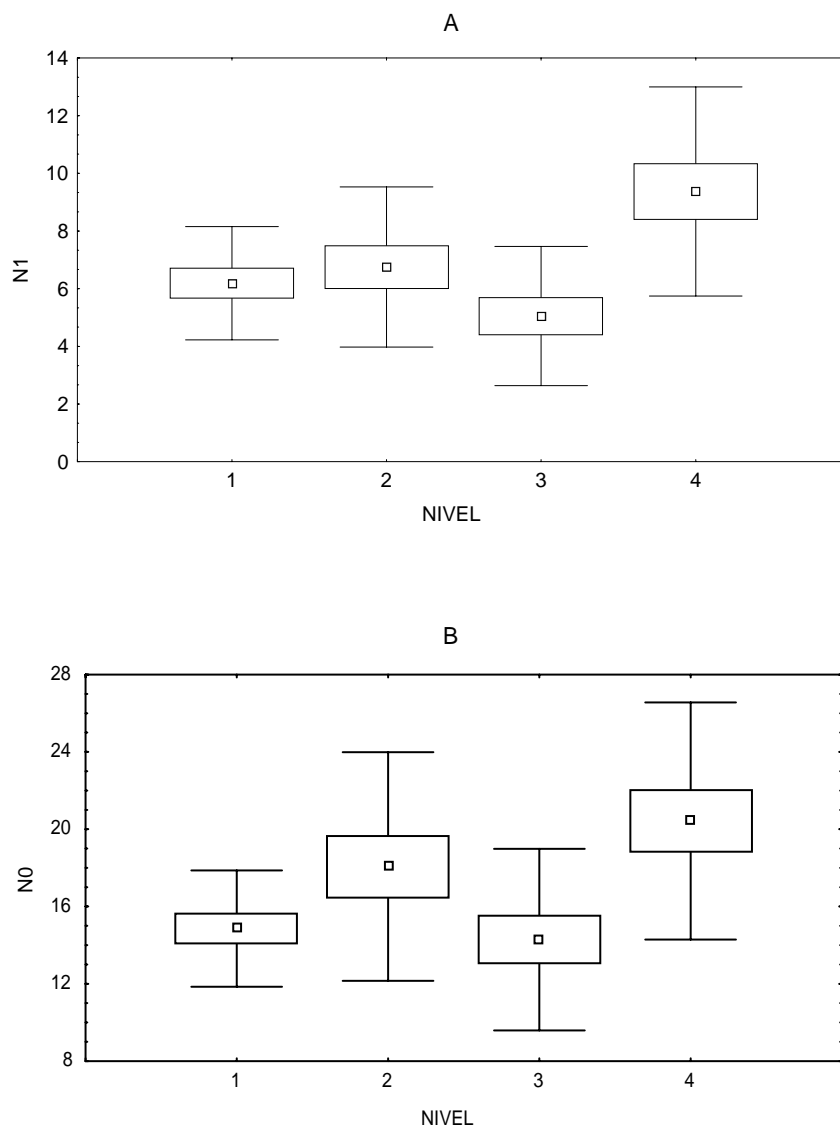


Figura 11. Promedio, desviación estándar y error estándar de los números de Hill: N1 (A, especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes) y N0 (B, número de especies) para los 4 niveles geomorfológicos a escala de línea (16 m<sup>2</sup>). Para el orden de diversidad N1, los niveles 1 y 2 presentaron un promedio de 6 y 7 especies, respectivamente, el nivel 3, tuvo un promedio de 5 especies y el nivel 4, tuvo un promedio de 9 especies. El número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes del nivel 4 fue significativamente mayor que el del nivel 3 ( $p < 0,05$ ). El número de especies (N0) de los niveles 1 y 3 fue significativamente menor que el del nivel 4.

### **N0: Número total de especies**

En la en la Figura 11B se presentan los promedios, desviación estándar y error estándar del número de especies para los cuatro niveles. A los 16 m<sup>2</sup>, los niveles 1 y 3 presentaron un promedio de especies totales muy similares (14-15 especies), el nivel 2 tuvo un promedio de 18 especies y el nivel 4, 20 especies. Los niveles 1 y 3 presentaron un menor número de especies, tal vez por razones muy distintas, en el primero por el efecto del afloramiento de concreciones ferruginosas y de la pobreza en nutrientes, y en el segundo por la alta dominancia de la especie invasora *H. rufa*, la cual por su alta capacidad competitiva es capaz de desplazar a las especies nativas (Baruch et. al 1985, Bilbao 1995). El promedio de especies en estos niveles fue significativamente menor al del nivel 4.

### **N-∞: Número de presencias observadas en el muestreo.**

Los promedios, desviación estándar y error estándar de este orden de diversidad para los 4 niveles se muestran en la en la Figura 12. El patrón observado para este número de Hill es muy similar al de los otros órdenes, es decir, el promedio de presencias observadas son similares en los niveles 1 y 2, en el nivel 3 el número de presencias observadas fue la más baja, y el nivel 4 presentó un número significativamente mayor de presencias que los niveles 1 y 3 ( $p < 0,05$ ).

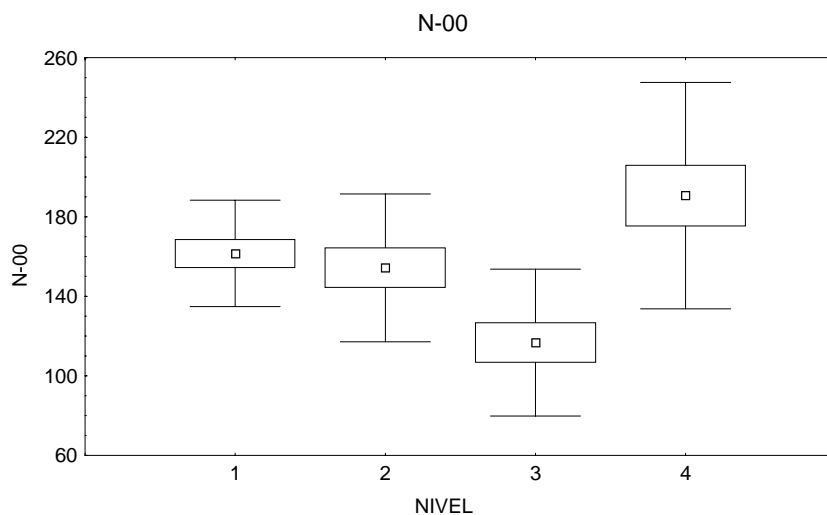


Figura 12. Promedio, desviación estándar y error estándar del número de Hill  $N-\infty$  (número de presencias observadas) para los 4 niveles geomorfológicos a la escala de línea ( $16 \text{ m}^2$ ). El número de presencias observadas en los niveles 1 y 3 fue significativamente menor ( $p < 0,05$ ) al del nivel 4.

En resumen, a la escala de línea se pudo observar un patrón constante en todos los órdenes de diversidad, es decir, el nivel 4 con una mayor riqueza de especies en el estrato herbáceo, presentó los valores más altos en todos los órdenes de diversidad de Hill considerados, los cuales fueron significativamente mayores a los del nivel 3, este nivel presentó la diversidad más baja a esta escala. Los niveles 1 y 2 presentaron órdenes de diversidad intermedios. En general, a la escala de línea, los 4 niveles estudiados no mostraron diferencias muy marcadas en cuanto a la diversidad medida por los diversos ordenes de abundancia jerárquica de las especies, excepto los niveles 3 y 4. La alta capacidad competitiva de la especie dominante en el nivel 3, *H. rufa*, podría estar determinando el patrón de diversidad observado en el mismo. La mayor presencia de árboles en las sabanas de los niveles 2 y 4 podrían estar creando mayores condiciones de humedad, lo cual aminora la severidad de la sequía, repercutiendo en una mayor diversidad.

### 2.3. Análisis de la diversidad a escala de conjunto de líneas

#### **$N_{+\infty}$ : número de especies muy frecuentes**

En la Figura 13 se presentan los modelos ajustados del número de diversidad  $N_{+\infty}$  en función de las escalas de muestreo para los niveles geomorfológicos 1, 2 y 4. En cada caso el modelo teórico ajustado fue diferente para cada nivel; en el nivel 1, el modelo que se ajustó fue una hipérbola recíproca; en el nivel 2, el modelo de Hoerl, y en el nivel 4, un modelo logarítmico. En el nivel 3 no se ajustó ningún modelo. El número de especies muy frecuentes para los niveles 1, 2 se mantuvo más o menos constante a todas las escalas, con una oscilación entre 2 y 3 especies (*T. plumosus*, *A. canescens* y *H. rufa*). En el nivel 3 este orden de diversidad tuvo fuertes variaciones de una escala a otra sin una tendencia definida, con una variación igual a la de los niveles anteriores. En el nivel 4, este orden de diversidad resultó ligeramente mayor a todas las escalas estudiadas, con una variación entre 3 y 5 especies (*T. vestitus*, *A. canescens*, *H. rufa*, *Scleria micrococca* y *Desmodium barbatum*).

En todos los niveles, a los 16 m<sup>2</sup> el número de especies muy frecuentes o muy dominantes fue superior a 2, lo que parecería indicar que habría que comenzar con un área de muestreo menor. Para los niveles 1 y 2 se alcanza un nivel de saturación a partir de los 32 m<sup>2</sup>, lo que indica que el esfuerzo de muestreo que hay que realizar para observar las especies más frecuentes de la comunidad es suficiente con esta área. Para el nivel 4, la superficie explorada no parece ser suficiente para observar las especies más frecuentes de la comunidad.

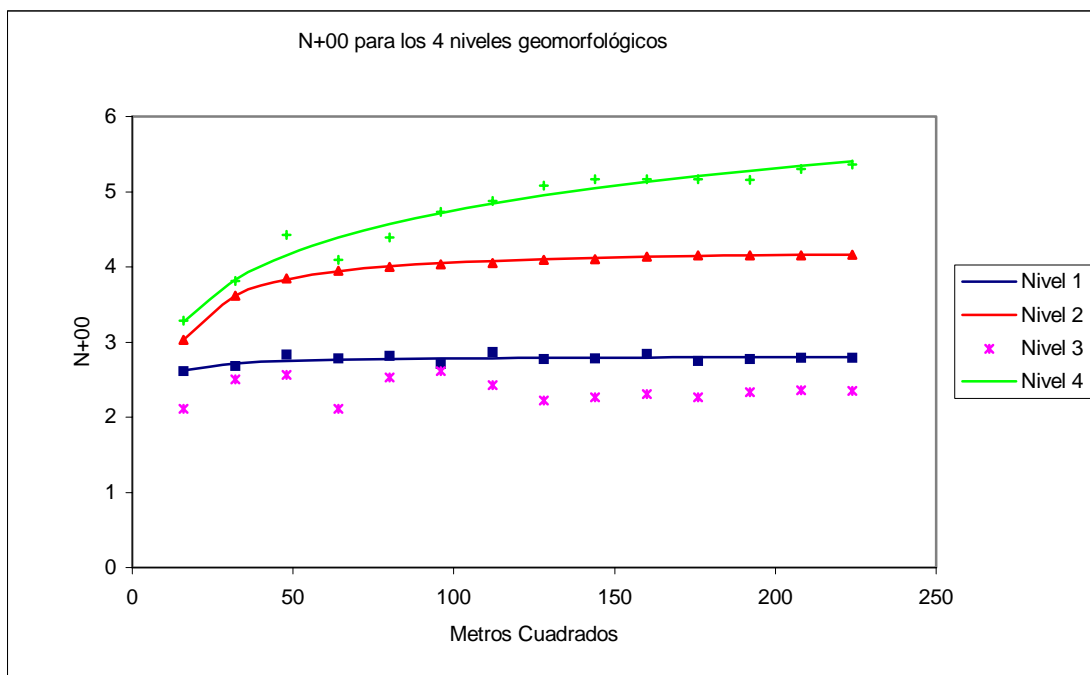


Figura 13. Orden de diversidad,  $N_{+\infty}$  (especies muy frecuentes) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos. En los niveles 1 y 2, hay entre 2 y 3 especies muy frecuentes, y en nivel 4, entre 3 y 5 especies. En el nivel 3 no se ajustó ninguna curva de saturación.

**N2: número de especies muy frecuentes y frecuentes.**

En la figura 14 se muestran los modelos ajustados para N2 en los cuatro niveles geomorfológicos. En todos los casos el modelo teórico ajustado fue una hipérbola recíproca. Los niveles 1, 2 y 3 presentaron un comportamiento similar y alcanzaron la saturación a partir de los 48 m<sup>2</sup>, esto indica que esta área es la adecuada para estudiarlos a esta escala de dominancia jerárquica. Los niveles 1, 2 y 3 presentaron entre 3 y 6 especies muy frecuentes y frecuentes, correspondiendo los valores más bajos al nivel 3. En todas las escalas espaciales consideradas el nivel 4 mostró el mayor número de especies para este orden de dominancia (6-10 especies), sin llegar a alcanzar la saturación con el área muestreada, pero aproximándose a ésta, lo que señala que habría que aumentar muy poco el

número de líneas para observar todas las especies muy frecuentes y frecuentes de este nivel.

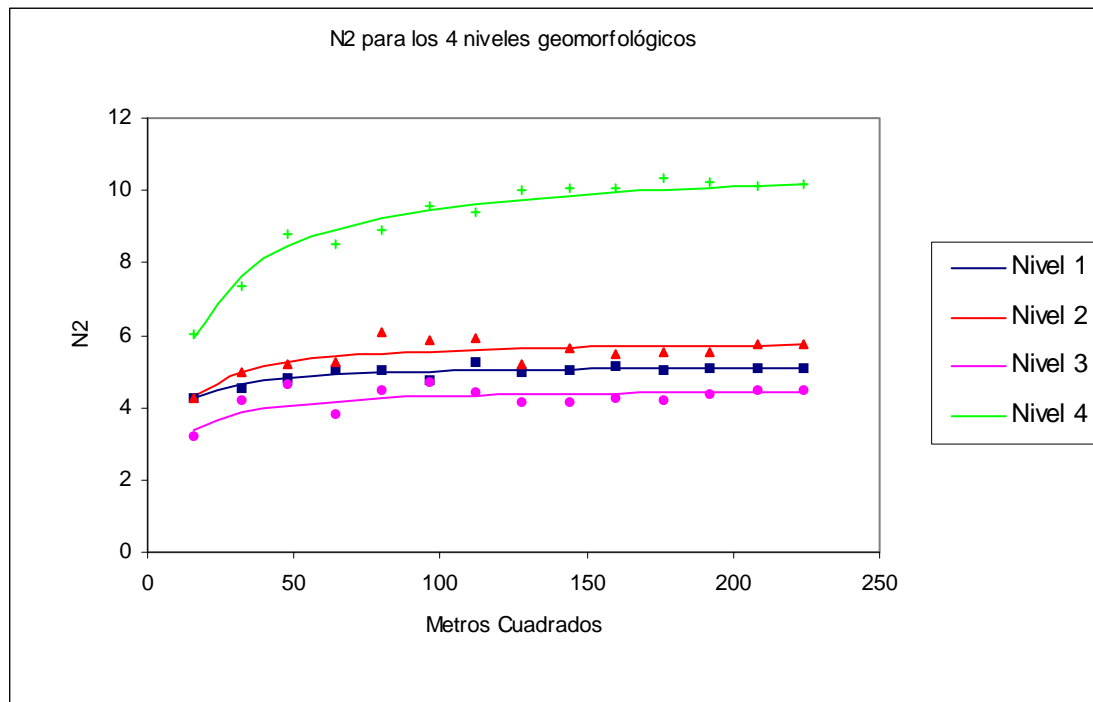


Figura 14. Orden de diversidad N2, en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos. Los niveles 1 y 2 presentaron entre 4 y 6 especies muy frecuentes y frecuentes, el nivel 3 entre 3 y 4, y el nivel 4, entre 6 y 10.

**N1: número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes.**

En la Figura 15 se representan las curvas y los modelos ajustados al orden de diversidad N1 para los cuatro niveles geomorfológicos. Para los niveles 1 y 4 el modelo es una curva Log normal, y para los niveles 2 y 3, el modelo ajustado es una curva hipérbola recíproca. Al igual que para el parámetro anterior, los niveles 1 y 3 presentaron un número de especies muy frecuente, frecuentes y medianamente frecuentes muy similares en todas las escalas espaciales, desde 5 especies (16 m<sup>2</sup>) hasta 10 especies (224 m<sup>2</sup>). El nivel 4 presentó un mayor número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes a todas las escalas consideradas (9-20 especies), sin llegar a alcanzar la

saturación, pero aproximándose a ésta, lo que indica que es necesario un ligero incremento del número de líneas si se quieren observar todas las especies consideradas por este orden de diversidad para este nivel. En el nivel 2, N1 varió desde 6 especies (16 m<sup>2</sup>) hasta 14 especies (224 m<sup>2</sup>).

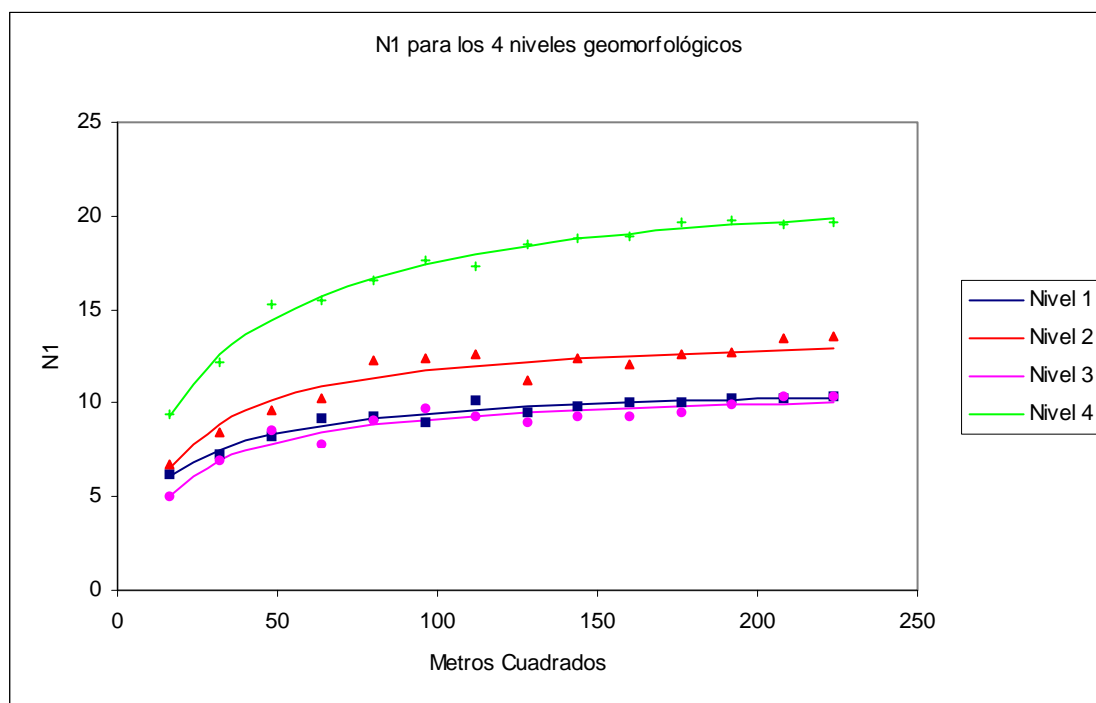


Figura 15. Orden de diversidad N1 en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos. Los niveles 1 y 3 presentaron entre 5 y 10 especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes; el nivel 2, entre 6 y 14 especies; y el nivel 4, entre 10 y 20 especies.

### **N0: Número total de especies**

En la Figura 16 se representan las curvas de los modelos teóricos ajustados a la curva acumulada del orden de diversidad N0. El modelo de curvas de saturación para todos los niveles fue un modelo Log normal, lo que indica que el comportamiento del número total de especies para todos los niveles es muy similar. Ninguna de las curvas alcanzó un

nivel de saturación, lo que surgiere que para observar todas las especies habría que incrementar el número de líneas. A los 16 m<sup>2</sup> todos los niveles presentaron un número similar de especies, siendo menor para los niveles 3 (14 especies) y 1 (15 especies), y mayor en los niveles 2 y 4 (17 y 20 especies, respectivamente). El nivel 4 presentó el mayor número de especies a todas las escalas, aunque la diferencia con respecto a los otros niveles fue menor. El nivel 1 fue el de menor número de especies a partir de los 48 m<sup>2</sup>.

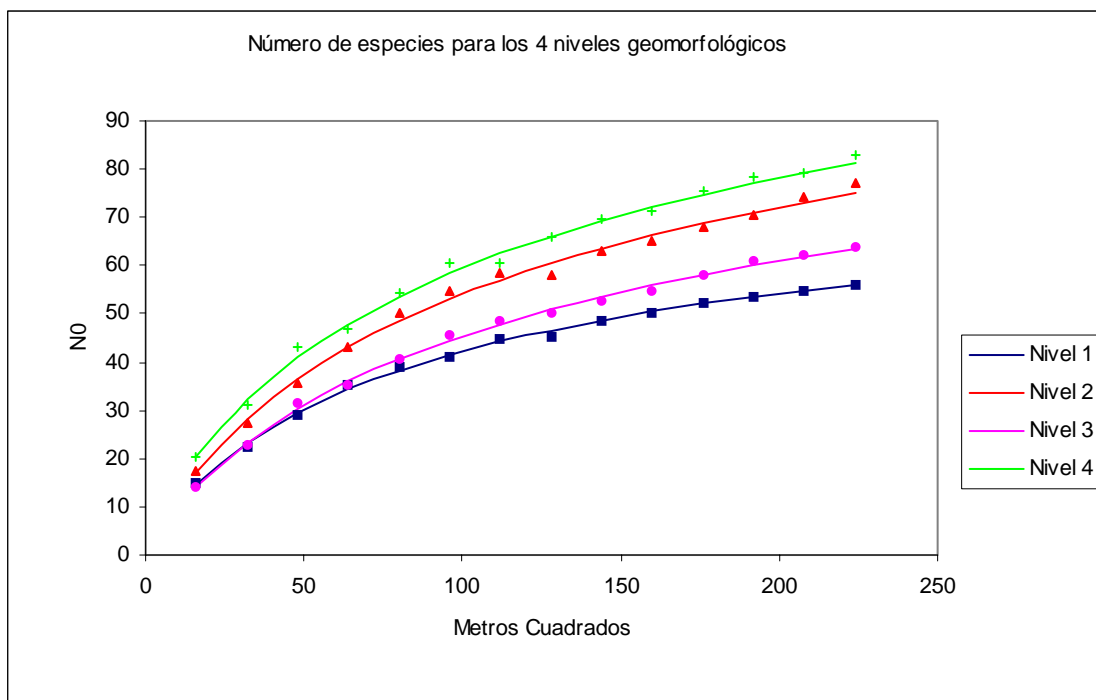


Figura 16. Orden de diversidad  $N_0$  en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos. El nivel 1 presentó entre 15 (16 m<sup>2</sup>) y 56 (224 m<sup>2</sup>) especies; el nivel 2 entre 17 (16 m<sup>2</sup>) y 77 especies (224 m<sup>2</sup>) el nivel 3 entre 14 (16 m<sup>2</sup>) y 64 (224 m<sup>2</sup>); y el nivel 4 entre 20 (16 m<sup>2</sup>) y 81 especies (224 m<sup>2</sup>).

#### **$N_{\infty}$ : Número de presencias observadas en la muestra.**

Para los cuatro niveles geomorfológicos el modelo que se ajustó a los datos fue un modelo lineal (Figura 17). En todos los niveles el número de presencias observadas tiene una dependencia lineal con la escala de muestreo, sin llegar a alcanzar una saturación, lo

cual es razonable, ya que al incrementar el muestreo, siempre aumentará el número de presencias observadas. A los 16 m<sup>2</sup>, N-∞ fue muy similar para los cuatro niveles geomorfológicos, pero a medida que el área se incrementó, el nivel 1 y el nivel 4, presentaron un mayor número de presencias. A pesar que el nivel 1 presentó el menor número de especies, estas tienen frecuencia alta. El nivel 3, con 64 especies, presentó la menor cantidad de presencias observadas, situación que puede ser debida a la dominancia de *H. rufa* en el nivel.

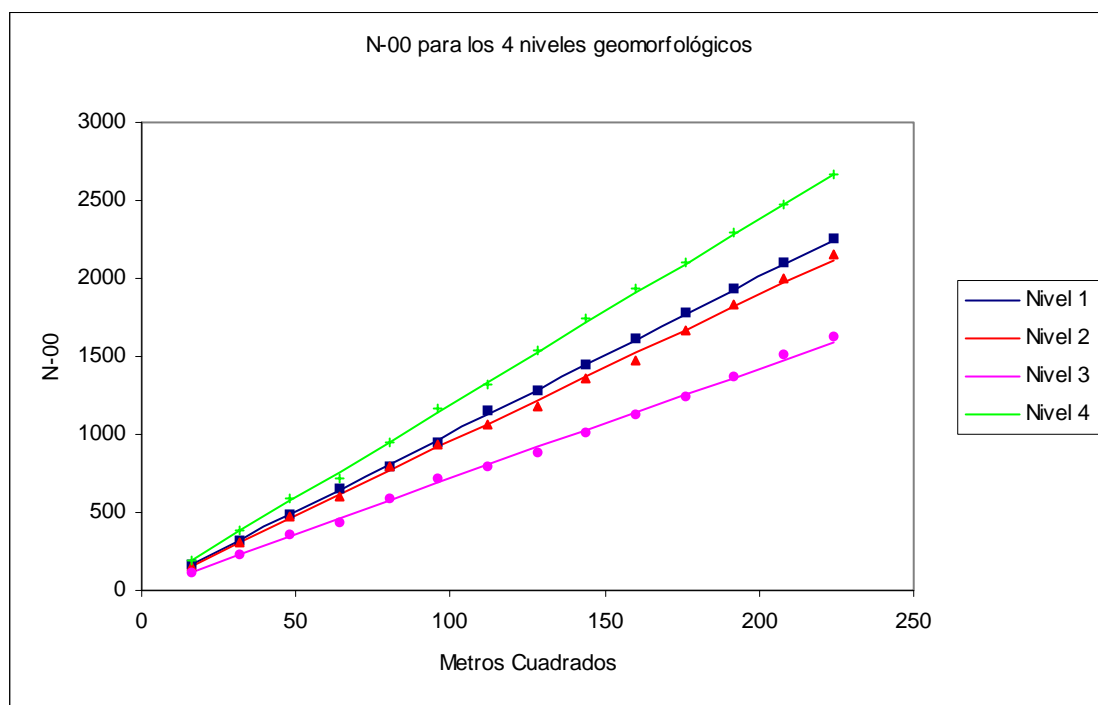


Figura 17. Orden de diversidad N-∞ (número de presencias observadas) en función de la escala espacial para los cuatro niveles geomorfológicos. El número de presencias observadas en el muestreo aumenta linealmente al incrementar la escala de muestreo. El nivel 4 presentó el mayor número de presencias y el nivel 3, presentó el menor número, lo que podría deberse a la alta frecuencia de la especie *H. rufa* en este nivel.

En general, el nivel 4 presentó mayor variabilidad espacial en todos los órdenes de diversidad considerados, ya que los Números de Hill se incrementaron constantemente al aumentar el área de muestreo. Para altos niveles de resolución (mayor detalle) los órdenes de diversidad en los cuatro niveles fueron muy similares.

## **2.4. Análisis de la diversidad a escala de nivel geomorfológico**

En la Tabla 2 se muestran los valores de los Números de Hill para la suma de las 14 líneas de los 4 niveles geomorfológicos.

### **$N_{+\infty}$ : número de especies muy frecuentes**

A escala de nivel geomorfológico, el número de especies muy frecuentes fue menor para los niveles 1 y 3, y mayor para los niveles 2 y 4. Estos resultados son similares a los encontrados a escala de líneas.

### **$N_2$ : número de especies muy frecuentes y frecuentes.**

Para este orden de diversidad los niveles 1 y 2 presentaron el mismo número de especies muy frecuentes y frecuentes (6 especies), el nivel 3, el número más bajo, y el nivel 4, presentó el número más alto de estas especies. Los valores de este número de Hill, para todos los niveles a esta escala son más altos que los observados a escala de líneas.

### **$N_1$ : número de especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes.**

Los niveles 1 y 3 presentaron 10 especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes, el nivel 2, 13 especies, mientras que el nivel 4, presentó el número más alto, 20 especies. Al igual que en el número de diversidad anterior, los valores para este número de Hill son más altos que los obtenidos a escala de líneas.

### **$N_0$ : Número total de especies**

Este orden de diversidad a esta escala es igual al número total de especies encontradas en los niveles geomorfológicos, es decir, 56 especies en el nivel 1, 76 especies en el nivel 2, 64 especies en el nivel 3, y 83 especies en el nivel 4.

### **N-∞: Número de presencias observadas en la muestra.**

El número de presencias observados en los niveles 1, 2 y 4 es muy similar, correspondiendo el valor más alto al nivel 4. El nivel 3 presentó el número más bajo de presencias observadas.

En general, se puede indicar que la diversidad estimada mediante los Números de Hill para los diferentes niveles geomorfológicos dependió de la escala analizada, pero el patrón fue el mismo, es decir, el nivel 4 presentó los valores más altos para todos los ordenes de diversidad, mientras que los niveles 1 y 3 presentaron los valores más bajos.

Tabla 2. Diversidad del estrato herbáceo a escala de nivel, estimada usando los Números de Hill.

Números de Hill	Niveles Geomorfológicos			
	1	2	3	4
N+∞	2,8	4,2	2,4	5,4
N2	6,0	5,7	4,4	10,2
N1	10,0	12,9	10,0	19,8
N0	56,0	76,0	64,0	83,0
N-∞	2247,8	2268,4	1584,7	2666,3

### **2.5. Análisis de la diversidad a escala de la Estación**

En la Tabla 3 se muestran los valores de los diferentes números de Hill para la EBL, en ella puede observarse que en la estación se encuentran entre 4 y 5 especies muy frecuentes (N+∞), estas especies son *H. rufa*, *T. plumosus*, *A. canescens* y *T. vestitus*; entre 8 y 9 especies muy frecuentes y frecuentes (N2), este grupo podrían integrarlo las especies anteriores más *Scleria micrococca*, *Aeschinomene histrix*, *Desmodiumm barbatum*, *Phylanthus orbiculathus*, y *Sida linifolia*; entre 18 y 19 especies muy frecuentes, frecuentes y medianamente frecuentes (N1), este orden de diversidad podrían formarlas las especies de

$N_{+\infty}$ , las de  $N_2$ , más las especies *Bulbostylis capillaris*; *Cassia diphylla*, *Galactia jussieana*, *Bulbostylis tenuifolia*, *Borreria aristeguietaeana*, *Evolvulus sp*, *Bulbostylis conifera*, *Aristida pittieri* y *Cordia curassavica*; 113 especies ( $N_0$ ); y 8717 presencias observadas ( $N_{-\infty}$ ). De las 113 especies registradas, 94 especies (83,19%), podrían considerarse especies raras, ya que sólo 19 especies (16,81%) se encuentran en los órdenes de diversidad  $N_{+\infty}$ ,  $N_2$  y  $N_1$ .

Tabla 3. Diversidad del estrato herbáceo de la Estación Biológica de Los Llanos, estimada usando los Números de Hill.

Números de Hill	Valores
$N_{+\infty}$	4,58
$N_2$	8,60
$N_1$	18,84
$N_0$	113,00
$N_{-\infty}$	8717,00

## 2.5. Análisis de Clasificación de dos Vías por Especies Indicadoras, TWINSPAN

El análisis mediante el método de especies indicadoras produjo dos grupos heterogéneos de líneas: 23 en la rama negativa (A-) y 33 en la rama positiva (A+) (Figura 18). Esta primera división se caracteriza por la ausencia de *Andropogon hirtiflorus* (Andhif) en la rama negativa y por la frecuencia diferencial de las especies *Hyparrhenia rufa* (Hypruf) 23/33 en la rama negativa contra 7/33 en la rama positiva; *Cordia curassavica* (Corcur) 15/23 en la rama negativa contra 1/33 en la rama positiva; *Curatella americana* (Curame) 13/23 en la rama negativa contra 6/33 en la rama positiva; *Cassia diphylla* (Casdip) 5/23 en la rama negativa contra 15/33 en la rama positiva; *Bulbostylis capillaris* (Bulcap) 1/23 en la rama negativa contra 19/33 en la rama positiva; y *Amasonia campestris* (Amacan) 4/23 en la rama negativa contra 16/33 en la rama positiva. La especie *A. hirtiflorus* sería indicadora de la división y de la rama positiva, mientras que las especies *H. rufa*, *C. curassavica* y *C. americana* serían preferenciales de la rama negativa y *C. diphylla*, *B. Capillaris* y *A. campestris*, serían preferenciales de la rama positiva. En la rama negativa, se ubican principalmente las líneas de los niveles 3 y 4 (10 líneas del nivel 3, 10 líneas del nivel 4, 3 líneas del nivel 2, y ninguna línea del nivel 1), y en la rama positiva, se ubican principalmente las líneas de los niveles 1 y 2 (14 líneas del nivel 1, 11 del nivel 2, 4 líneas del nivel 3, y 4 líneas del nivel 4).

La rama negativa (A-) se subdivide en dos subgrupos: 6 en la rama negativa (B-) y 17 en la rama positiva (B+). Las especies *Axonopus canescens* (Axocan), Corcur y *Evolvulus* sp (Evolvu) serían preferenciales en la rama positiva, esta rama está integrada por 5 líneas del nivel 3 y una línea del nivel 2. El grupo de 17 líneas de la rama B+ se subdivide en dos subgrupos: 5 en la rama negativa (D-) y 12 en la rama positiva (D+). Las especies *Sida linifolia* (Sidlin), *Aeschinomenes histrix* (Aeshis) y *Desmodium barbatum* (Desbar) y *Evolvulus* sp. serían preferenciales de la rama positiva. En esta rama se ubican la mayoría de las líneas del nivel 4.

La rama A+ se subdivide en dos subgrupos de líneas: 18 en la rama negativa (C-) y 15 en la rama positiva (C+). La especie *C. americana* es indicadora de la rama C- y las especies, *S. linifolia*, *Aristida pittieri* (Aripit) y *Trachypogon vestitus* (Traves) serían preferenciales de la misma rama. La rama C- se subdivide en dos subgrupos: 7 en la rama negativa (E-) y 11 en la rama positiva (E+), la especie *B. crassifolia* sería indicadora de la rama negativa, mientras que *T. vestitus*, y *A. hirtiflorus* serían preferenciales de la rama positiva. Estos subgrupos presentan una gran heterogeneidad en cuanto a las líneas que lo integran. La rama C+ se subdivide en dos subgrupos: 8 en la rama negativa (F-) y 7 en la rama positiva (F+). La especie *Bulbostylis capillaris* sería indicadora de la rama negativa, mientras que las especies *A. hirtiflorus* y *D. barbatum* serían indicadoras de la rama positiva. En estos subgrupos donde hay ausencia de elementos leñosos se ubican la mayoría de las líneas del nivel 1.

El Cuadro 1, muestra la estructura diagonal de la matriz de datos al reorganizarla de acuerdo al resultado del TWINSpan. La primera división se indica con la línea de signos negativos y positivos (rama negativa a la izquierda y positiva a la derecha, separadas por el espacio del centro del cuadro), situados debajo del número de cada línea; la segunda división se indica debajo de la anterior. Se observa que las primeras 22 especies están ausentes o son menos frecuentes en la rama positiva, y las restantes están ausentes o son menos frecuentes en la rama negativa. Los nombres abreviados de las especies indicadoras han sido resaltados en itálica, al igual que las presencias indicadoras de la primera división. Las presencias indicadoras de las subdivisiones han sido subrayadas, lo cual permite visualizar las divisiones y subdivisiones, y da una aproximación de la composición de cada rama.

Figura 18. Clasificación de las 56 líneas florísticas de acuerdo a las especies indicadoras. La primera división produjo dos grupos de líneas heterogéneos, caracterizada por la ausencia de *Andhif* en la rama negativa, y mayor frecuencia de las especies *Hypruf*, *Corcur* y *Curame*. En ésta se ubican preferentemente las líneas de los niveles 3 y 4. La rama positiva, presenta una mayor frecuencia de las especies *Bulcap*, *Casdip* y *Amacam*, en esta se ubican principalmente las líneas de los niveles 1 y 2. Notación: 212 = línea 12 del nivel 2; 31 = línea 1 del nivel 3.

Cuadro 1. Estructura de la matriz de datos de acuerdo al resultado del Twispan. Se resaltan las especies indicadora

Nivel	333333	33334443442444244	334122422342223111	123111121122112
Líneas	232333	33445454552445255	334112411342224011	013001020011002
	916456	97016742355890812	386093438250123612	770284941556347
Primera div.	-----	-----	+++++	+++++
Segunda div.	-----	+++++	-----	+++++
55 Andsem	-----	--1--1-11-----1-	-----	-----
52 Borlat	-----	---1---1111---1-	-----	-----
54 Phaseo	--1---	1--1---11--111--	-----	-----
53 Mínten	--1---	-----1--111-1	-----	-----
<b>10 Corcur</b>	<b>1-----</b>	<b>-11-1-1111111111</b>	<b>-----1-----</b>	<b>-----</b>
21 Phalin	-11-1-	--11-----11-	-----	---1-----
13 Casfle	11----	-----1---11	---1-----	-----
11 Sidrom	11----	-1-----1-1-1	--1-----	-----
<b>47 Curame</b>	<b>----11</b>	<b>--11-1111111-1-1-</b>	<b>-1-1-1--1-1-1-</b>	<b>-----</b>
46 Lanmor	-----	-----1---1111	-----1-1-----	-----
42 Míntom	--11-1	1-----	-----1--	-----
12 Indles	111---	--1---1--1111--1	-----11-1	-----
51 Dioter	-----	-1-1-----11-	1-1--1-1-----	-----
50 Godmac	-----	11111--1-1-----	11-----1-----	-----
<b>01 Hypruf</b>	<b>111111</b>	<b>1111111111111111</b>	<b>111---1-----1---</b>	<b>--1-----1</b>
20 Cassyl	--1-1-	---1-----	--1-----	--1-----
17 Bulten	-----	--111-1111---1-1	-----1-----	--11---1111-1-
05 Cocvit	111---	-11---11--11---1	---1-----1-1---	111--1-1--1---1
48 Evolu	----11	11---11111-111-11	1-11111-11111-1111	---1-1-----
<b>38 Scmic</b>	<b>-----</b>	<b>-----1111-1-1111</b>	<b>1-1-1111-1111-----</b>	<b>-----1-----</b>
<b>14 Desbar</b>	<b>11--11</b>	<b>1----11-11--1111</b>	<b>1-111-1--1--1-1---</b>	<b>-----111-1-</b>
02 Sidlin	111111	1-----1111111111	111-111111111-1-1-	-1-----1---
45 Mimdeb	-----	-----1111--	---1-111--1-----	-----
41 Traves	-----	---1-1111--1-111	--1---111111111-1	1-----
49 Mimcam	-----	-----1-1-----1	-----11-11--1-1-	-----
40 Borcap	-----	-----11-----1	1----11--1--1--111	-----1-
37 Styham	-----	-----11-----11	-----11--1--1--	-----1-----
44 Borjag	-----	-1-1-----11-1	--1-111-1--1-1---	-----1-----
33 Aesbra	-----	-----1-----1	-----1--	-----1-1---
28 Andbre	-----	---1-----11	---1-----	-----11--1
<b>18 Axocan</b>	<b>--1---</b>	<b>11111-1111111111</b>	<b>1-111-1111111111</b>	<b>11111111111111</b>
16 Traplu	--1-11	-111---11-1111111	11-111-1111111111	11111111111111
06 Aeshis	111-11	-----11-1111111--	111-11111111-11111	1-1111--11-1-1
22 Zorret	-1----	-----1-----	-----1-1-----	-----1
19 Bowvir	-----	1-1-----	-----1-1-----	--1-1-----1-
<b>07 Byrcra</b>	<b>1-----</b>	<b>---1---1--1-1---</b>	<b>-----11111--11--</b>	<b>1-11-11---1----</b>
04 Evoser	11----	-----	-----	--1-1-----1---
39 Cupmic	-----	-----1--	---11-1--1-1-----	-----1-----
36 Aripit	-----	-----1--1-1---	-11-11-1111-11-1--	---1-----111
24 Calmuc	-----	-----1-----11-	1--1-11--1-----11-	-----111-----
<b>32 Amacam</b>	<b>--11--</b>	<b>-----11</b>	<b>1-11--11111-----1</b>	<b>----11-1---1111</b>
31 Cligui	-----	1-----	--111-----	-----1--1---
<b>30 Galjus</b>	<b>-----</b>	<b>-----11-----11-----</b>	<b>1-111-1-1-----1---</b>	<b>11-11-----1-11-</b>
<b>25 Casdip</b>	<b>-----</b>	<b>1-1---1-----1-1</b>	<b>111111-1111--1111</b>	<b>1--111--111-111</b>
27 Schsan	-----	--1-----1---	-----1--1-1-1--1-	---111111-11---
09 Borari	1-----	-1---1-----	1--1-----11111--	111-1--11111-1
03 Phylan	11----	-----1-----	--1-11-----	111-1-1-111111-
<b>35 Bulcap</b>	<b>-----</b>	<b>-----1---</b>	<b>---1111-111111-111</b>	<b>11-1111-----</b>
<b>29 Andhif</b>	<b>-----</b>	<b>-----</b>	<b>---1--111--1111-11</b>	<b>-----11111-</b>
34 Casrot	-----	-----	-----11---	-----11--1--
26 Bulcon	-----	---1-----	--1-----1-1	1-----1111--11-
15 Peccar	-----	-----	--1-11-----	-11-----1-1---
08 Sebcor	1-----	-----	-1---1--11-1-----	-11-11-----11---
23 Polygl	-----	-----	-----	--11--1-11---
43 Malfas	-----	-----	1--111-----	1----11- -----

## 2.6. Análisis de Ordenamiento: Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL).

En la Figura 19 se presenta el plano de ordenamiento de las 56 líneas de los cuatro niveles geomorfológicos de la EBL de acuerdo a sus coordenadas en los ejes 1 y 2 del ACL. Las líneas se disponen en el plano de ordenamiento en dos grupos heterogéneos, con una discontinuidad bien definida, dichos grupos se corresponden con el agrupamiento de la primera división del TWINSPAN. En la región central-izquierda del plano se ubican principalmente las líneas correspondientes a los niveles 1 y 2, mientras que en la región derecha del plano se localizan preferentemente, las líneas de los niveles 3 y 4. Las líneas del nivel 3 se disponen en la parte superior del plano de ordenamiento y las del nivel 4, en la parte inferior del plano.

En la Figura 20 se presenta el plano de ordenamiento de las 55 especies más frecuentes en todas las líneas, en los ejes 1 y 2 del ACL (las abreviaciones de las especies se especifican en el Apéndice 1). El lugar donde se encuentra la especie en el plano constituye su óptimo, con una disminución de su importancia a medida que aumenta la distancia desde el punto de su localización. Hay una aglomeración de especies en la región superior-derecha del plano de ordenamiento. Las especies más distanciadas de este grupo parecen tener sus óptimos fuera del plano de ordenamiento.

Las especies *T. plumosus* (Traplu) e *H. rufa* (Hypruf), representan los extremos del gradiente florístico, es decir, las líneas ubicadas en el extremo izquierdo del plano, principalmente las de los niveles 1 y 2, presentarían una mayor frecuencia de *T. plumosus*, y ausencia de *H. rufa*, mientras que las líneas del extremo derecho, principalmente las líneas de los niveles 3 y 4, tendrían mayor frecuencia de *H. rufa* y ausencia de *T. plumosus*.

Las especies *T. plumosus*, *Galactia jussieana* (Galjus), *Cassia diphilla* (Casdip) y *A. canescens* (Axocan), tendrían su óptimo en las líneas de los niveles 1 y 2, disminuyendo su frecuencia de manera radial a medida que se alejan de estas. Así mismo, las especies

*Polygala* sp (Polyg1), *Bulbostylis conifera* (Bulcon), *Schyzachyrium sanguineum* (Schsan), *Cassia rotundifolia* (Casrot), *Bulbostylis capillaris* (Bulcap) y *Aristida pittieri* (Aripit) tendrían mayor frecuencia en las líneas correspondientes a esos niveles. Las especies ubicadas en la región superior derecha del plano tendrían su óptimo en las líneas del nivel 3, mientras que las especies de la región inferior derecha del plano tendrían su óptimo en las líneas del nivel 4.

En general, tanto en el método de clasificación empleado, como en el de ordenamiento, los cuatro niveles geomorfológicos no se separaron como cabría esperarse si la geomorfología fuera el carácter determinante. Se obtuvieron dos grupos heterogéneos de líneas, uno principalmente formado por las líneas de los niveles 1 y 2; y el otro, principalmente integrado por las líneas correspondientes a los niveles 3 y 4. El carácter ligado a la diferenciación de estos grupos es la composición florística, lo que está indicando que las líneas de los niveles 1 y 2, tienen una alta frecuencia de *T. plumosus* y *A. canescens*, mientras que las líneas de los niveles 3 y 4, tienen una alta frecuencia de *H. rufa*.

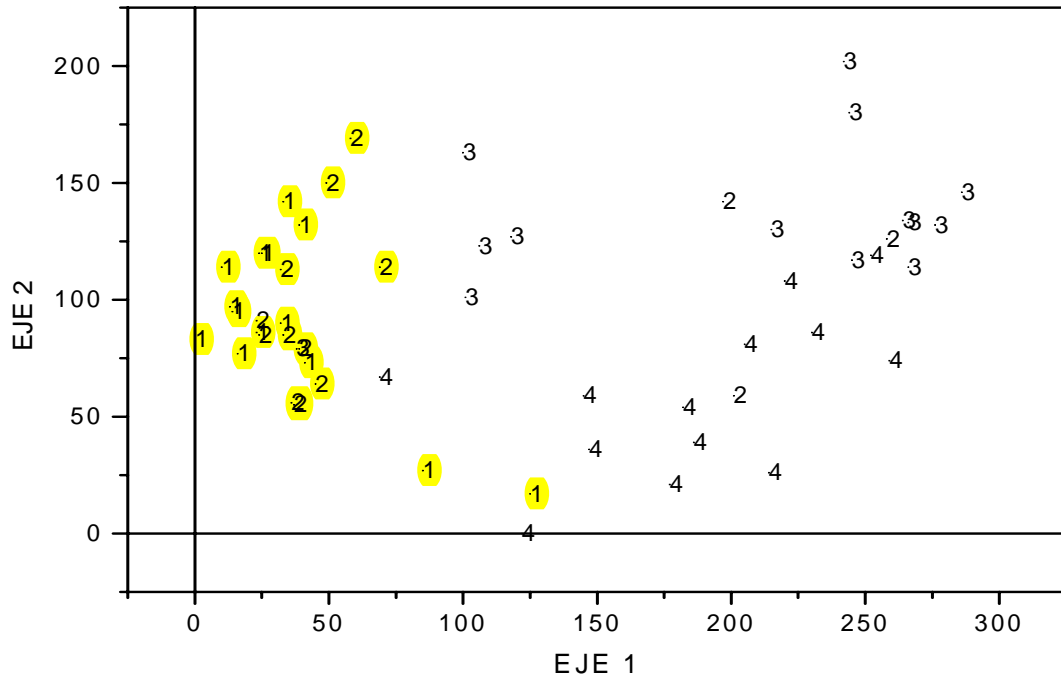


Figura 19. Ordenamiento de las 56 líneas de la sabana de la EBL mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL). 1 = líneas del nivel 1, 2 = líneas del nivel 2, 3 = líneas del nivel 3, 4 = líneas del nivel 4. Las líneas se disponen en el plano de ordenamiento en dos grupos heterogéneos bien delimitados. En la región central-izquierda se disponen preferentemente las líneas de los niveles 1 y 2, mientras que en la región derecha se disponen preferentemente las líneas de los niveles 3 y 4.

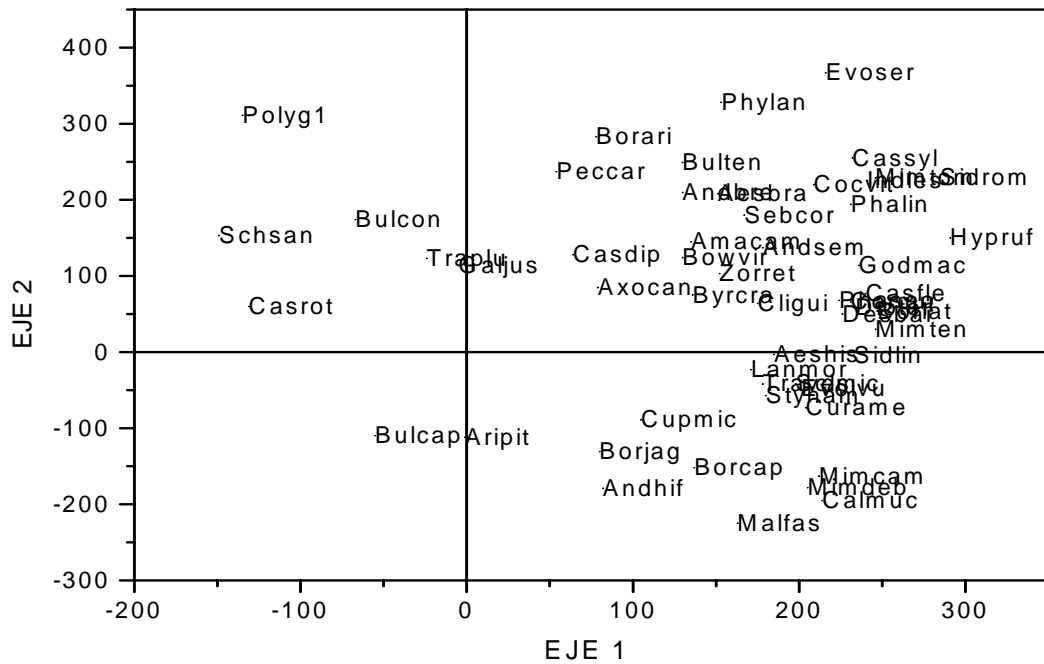


Figura 20. Ordenamiento de las especies mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL). Hay una aglomeración de especies en el la región derecha-superior del plano de ordenamiento. Las especies Traplu e Hypruf representan los extremos del gradiente florístico.

## **2.7. Comportamiento de las especies con respecto a los niveles geomorfológicos: Perfiles Ecológicos.**

Los perfiles ecológicos de las especies con respecto a los niveles geomorfológicos, mostraron que sólo 27 especies están asociadas a dichos niveles (Tabla 3), lo cual representa un 24% del total de las especies. De acuerdo con la respuesta de las especies a los diferentes niveles geomorfológicos éstas pueden ubicarse en cinco grupos ecológicos. En el grupo 1, todas las especies son más frecuentes de lo esperado en el nivel 1; este grupo se divide en dos subgrupos: el subgrupo 11, en el cual todas las especies son más frecuentes de lo esperado en el nivel 1 e indiferentes a los otros niveles; en el subgrupo 12, las especies son más frecuente de lo esperado en los niveles 1 y 2. *T. plumosus* es indiferente al nivel 3 y menos frecuente de lo esperado en el nivel 4, mientras que *A. canescens* es menos frecuente de lo esperado en el nivel 3 e indiferente al nivel 4. Las especies del grupo 2, están ausentes de las líneas censadas en el nivel 1 e indiferentes al resto de los niveles. En el grupo 3, las especies son menos frecuente de lo esperado en el nivel 3 e indiferentes al resto de los niveles. Las especies del grupo 4, son más frecuentes de lo esperado en el nivel 4 e indiferentes al resto de los niveles (subgrupo 41); *T. vestitus*, es menos frecuente de lo esperado en el nivel 3 (subgrupo 42). Las especies del grupo 5 también son más frecuentes de lo esperado en el nivel 4, pero simultáneamente son menos frecuente de lo esperado en el nivel 1, especial mención merece *H. rufa*, que está ausente del nivel 1, pero es más frecuente de lo esperado en los niveles 3 y 4. Tres especies no constituyen grupos ecológicos: *Cassia rotundifolia* y *Mimosa camporum* son indiferentes a los niveles 1, 3 y 4; sin embargo, la primera es menos frecuente de lo esperado en el nivel 2, mientras que la segunda, es más frecuente de lo esperado en el mismo nivel. *Godmania macrocarpa* es menos frecuente de lo esperado y está ausente de las líneas censadas en los niveles 1 y 2, más frecuente de lo esperado en el nivel 3, e indiferente al nivel 4.

Las especies del grupo ecológico 1 serían indicadoras del nivel 1, mientras que las especies de los grupos 4 y 5 serían indicadoras del nivel 4, ya que dichas especies tienen asociación positiva con esos niveles y su frecuencia fue mayor en los mismos.

Tabla 4. Perfiles Ecológicos para las especies que aportan mayor información sobre los cuatro niveles geomorfológicos de la Estación Biológica de Los Llanos.

Especie	Grupo		Nivel 1	Nivel 2	Nivel 3	Nivel 4
<i>Bulbostylis conifera</i>	1	11	+	0	0	0
<i>Cassia diphylla</i>			+	0	0	0
<i>Cyperus amabilis</i>			+	0	0	0
<i>Tephrosia tenella</i>			+	0	0	0
<i>Trachypogon plumosus</i>		12	+	+	0	-
<i>Axonopus canescens</i>			+	+	-	0
<i>Diodia teres</i>	2		-*	0	0	0
<i>Phaseolus sp.</i>			-*	0	0	0
<i>Andropogon hirtiflorus</i>	3		0	0	- *	0
<i>Bulbostylis capillaris</i>			0	0	-	0
<i>Galactia jussieana</i>			0	0	-	0
<i>Andropogon semiberbis</i>	4	41	0	0	0	+
<i>Annona jahnni</i>			0	0	0	+
<i>Borreria latifolia</i>			0	0	0	+
<i>Desmodium barbatum</i>			0	0	0	+
<i>Evolvulus sp</i>			0	0	0	+
<i>Leptocoryphium lanatum</i>			0	0	0	+
<i>Lygodium venustum</i>			0	0	0	+
<i>Scleria micrococca</i>			0	0	0	+
<i>Trachypogon vestitus</i>		42	0	0	-	+
<i>Curatella americana</i>	5	51	-	0	0	+
<i>Cordia curassavica</i>			-*	0	0	+
<i>Sida linifolia</i>			-	0	0	+
<i>Hyparrhenia rufa</i>		52	-*	0	+	+
<i>Godmania macrocarpa</i>			-*	-*	+	0
<i>Mimosa camporum</i>			0	-*	0	0
<i>Cassia rotundifolia</i>			0	+	0	0

Leyenda:    +: más frecuente de lo esperado  
- : menos frecuente de lo esperado  
0 : indiferente  
\* : ausente

## **2.8. Análisis de la estructura fractal de la vegetación**

### **2.8.1. Variabilidad Florística.**

En las Figuras 21, 22, 23 y 24 se representa el logaritmo de la longitud de la curva de variabilidad florística de las líneas en función del logaritmo del largo de la ventana de observación para los niveles 1, 2, 3 y 4, respectivamente. En ellas puede observarse que todos los niveles presentan un patrón común, en el cual la variabilidad florística es independiente de la escala de observación (ventana), lo cual pone en evidencia la autosimilitud de la vegetación, es decir, la vegetación no tiene una escala característica (Bunde y Havlin 1994). Al incrementarse la ventana de observación la variabilidad florística disminuye, ya que al aumentar el área de la unidad de muestreo disminuye la heterogeneidad, esto se debe a que micrositios potencialmente diferentes quedan incluidos en la misma UM.

### **2.8.2. Estructura fractal del estrato herbáceo.**

En todos los semivariogramas puede observarse que los valores de la semivarianza para la distancia 1 (0,50 m) es muy alta, lo que indica una gran variabilidad espacial a un nivel de detalle mayor al considerado en nuestro muestreo, ella representa la proporción del componente azaroso de la variabilidad espacial (efecto “nugget” o efecto “pepita”). Una gran parte de las líneas mostró una disminución de la varianza debido al efecto “pepita”, al incrementarse la ventana de observación.

Así mismo, en los fractogramas pueden observarse dimensiones fractales superiores a dos, los cuales son un indicativo de la presencia de parches de vegetación (Dale 1999, Fariñas 2000). La distribución espacial de la vegetación herbácea en forma de parches se observó en todos los niveles geomorfológicos, pero estos parches variaron en número, en

tamaño, y en la ventana de observación en la cual se presentaron.

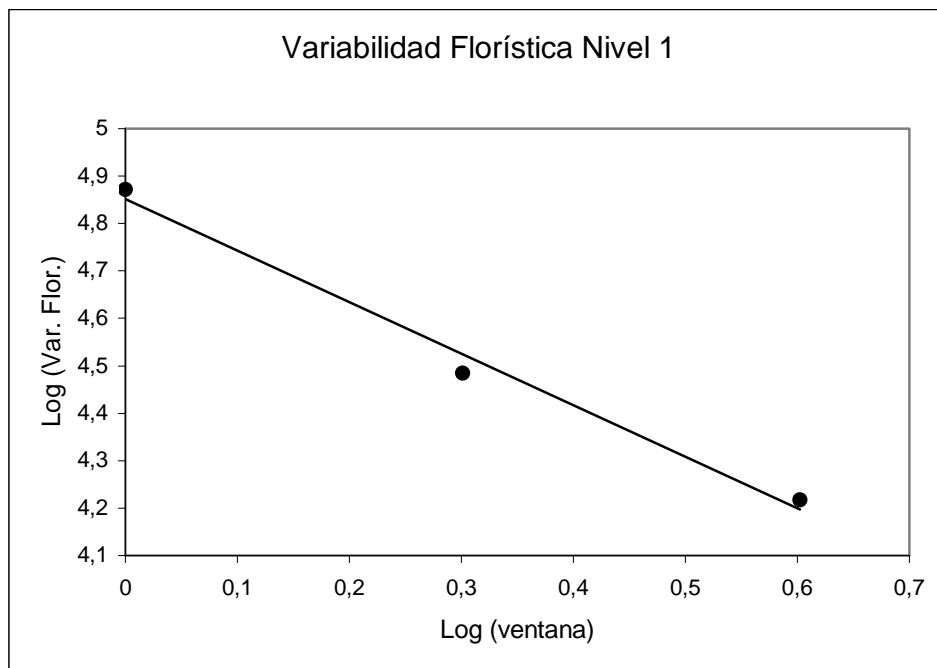


Figura 21. Variabilidad Florística del nivel 1 en función de la ventana de observación (S1 = ventana de observación de un segmento, S2 = ventana de observación de 2 segmentos, S4 = ventana de observación de 4 segmentos). La variabilidad florística es independiente de la ventana de observación, lo que significa que la vegetación es autosimilar. La dimensión fractal (D) se calculó a partir de la pendiente de la recta de regresión:  $D = 1 - b$ .

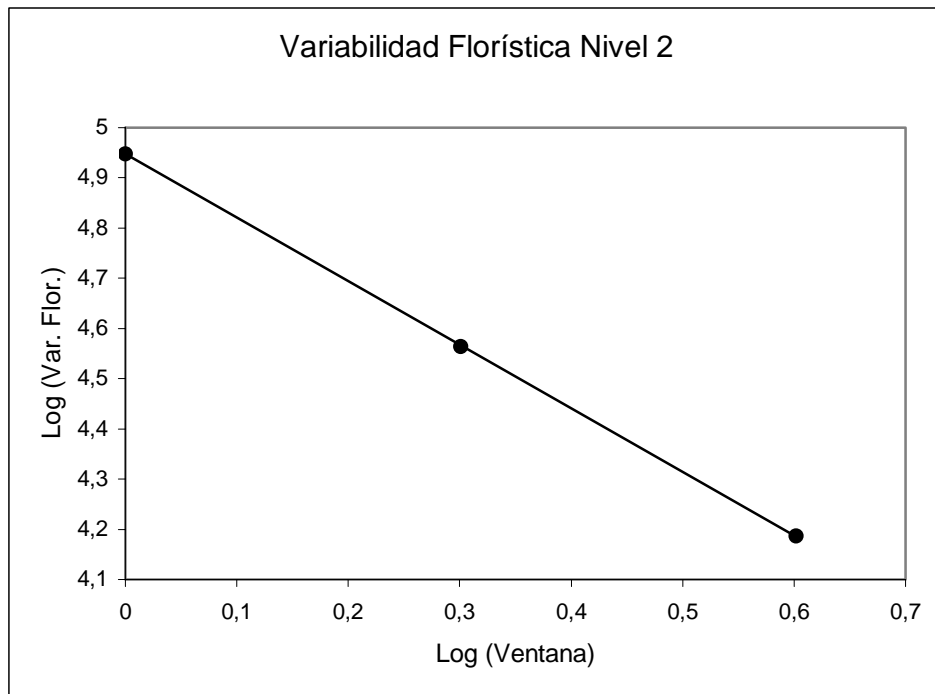


Figura 22. Variabilidad Florística del nivel 2 en función de la ventana de observación (S1 = ventana de observación de un segmento, S2 = ventana de observación de 2 segmentos, S4 = ventana de observación de 4 segmentos). La variabilidad florística es independiente de la ventana de observación, lo que significa que la vegetación es autosimilar. La dimensión fractal (D) se calculó a partir de la pendiente de la recta de regresión:  $D = 1 - b$ .

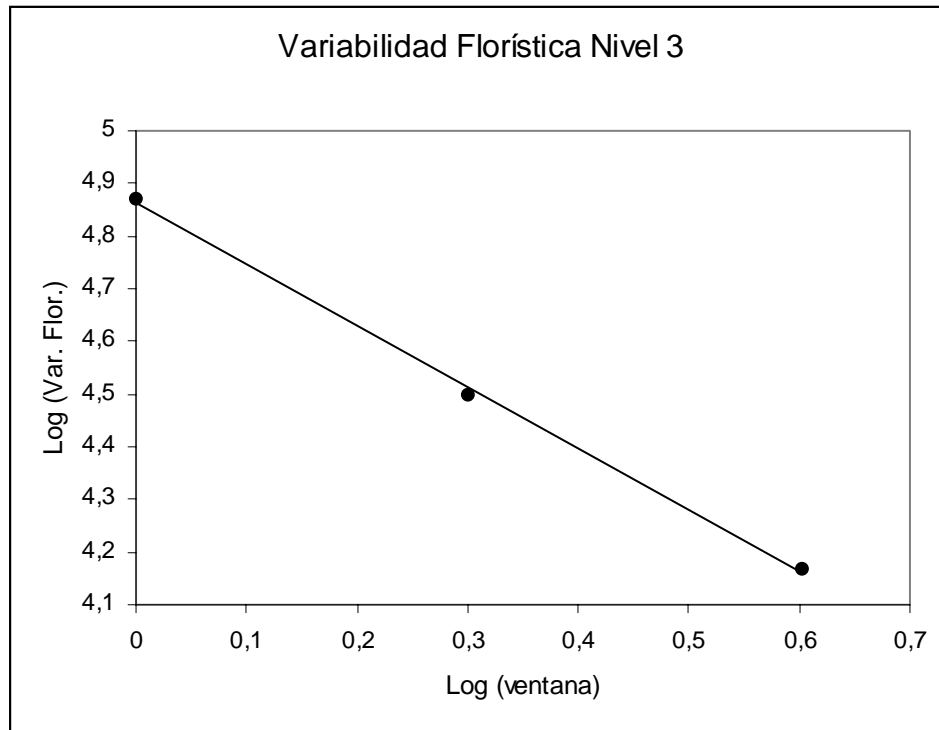


Figura 23. Variabilidad Florística del nivel 3 en función de la ventana de observación (S1 = ventana de observación de un segmento, S2 = ventana de observación de 2 segmentos, S4 = ventana de observación de 4 segmentos). La variabilidad florística es independiente de la ventana de observación, lo que significa que la vegetación es autosimilar. La dimensión fractal (D) se calculó a partir de la pendiente de la recta de regresión:  $D = 1 - b$ .

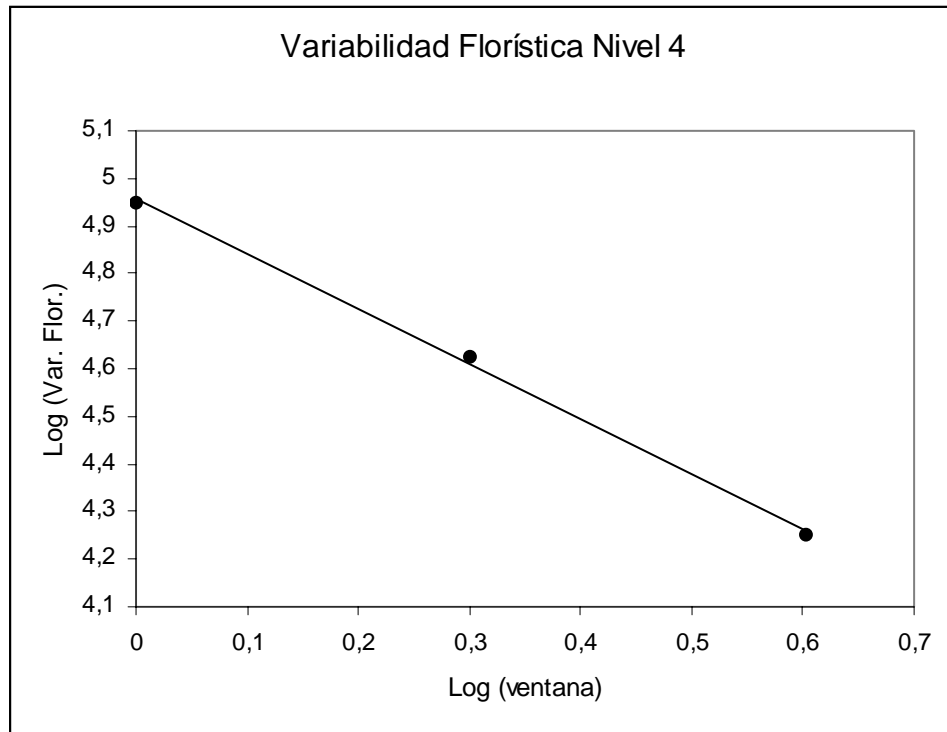


Figura 24. Variabilidad Florística del nivel 4 en función de la ventana de observación (S1 = ventana de observación de un segmento, S2 = ventana de observación de 2 segmentos, S4 = ventana de observación de 4 segmentos). La variabilidad florística es independiente de la ventana de observación, lo que significa que la vegetación es autosimilar. La dimensión fractal (D) se calculó a partir de la pendiente de la recta de regresión:  $D = 1 - b$ .

## **Nivel Geomorfológico Uno**

El análisis de los semivariogramas y fractogramas de las líneas correspondientes a este nivel, indicaron que la estructura horizontal de este nivel geomorfológico fue predominantemente microheterogénea y se puede agrupar en cuatro tipos principales: una homogénea sin estructura, una con la presencia de parches a dos escalas e independencia del sustrato, una de un solo parche con o sin dependencia del sustrato, y finalmente una con bloques irregulares desdibujados y con tendencia a la dependencia a pequeñas escalas.

**Sin estructura:** este tipo de distribución homogénea se presentó en las líneas 11 y 28, (14,29%), en las cuales la dimensión fractal se mantuvo muy cercana a dos. En la Figura 25 se presentan los semivariogramas y fractogramas correspondientes a la línea 11, en estos puede observarse una gran variabilidad entre los extremos de la línea en todas las ventanas de observación, lo cual indica que los segmentos más cercanos tienen una composición florística similar, mientras que los segmentos más alejados tienen una composición diferente. Para ventanas de observación S1 (separaciones de un segmento) la línea es muy homogénea. Para ventanas de dos (S2) y cuatro (S4) segmentos, hay una tendencia hacia la dependencia a gran escala.

**Parches desdibujados o poco conspicuos:** este tipo de estructura se presentó en las líneas 5, 12 y 16 (21,43%) en las cuales hay predominio de la homogeneidad, con dimensiones fractales muy cercanas a dos, y presencia de parches poco conspicuos. En el semivariograma de la línea 5 (Figura 26), a ventana de observación S2, se muestran dos parches regulares de tamaño 8 segmentos (8 m) y 12 segmentos (12 m), parches que se mantienen al aumentar la ventana de observación a cuatro segmentos (S4). En el fractograma sólo es perceptible el parche de 12 m. En la línea 16 también se presentó un parche de ese mismo tamaño. En la línea 12, a pequeñas ventanas se observaron unos parches pequeños que desaparecen al aumentar la ventana de observación.

**Un parche:** la estructura de un parche para el nivel 1 se presentó en las líneas 9, 10,

13, 27 y 31 (37,71%). Por ejemplo, los semivariogramas para la línea 31 (Figura 27) indican homogeneidad, con los extremos de las líneas muy similares. En los fractogramas de la línea 31 aparece un parche de tamaño 32 (16 m), que es perceptible en todas las ventanas de observación, y hay tendencia a la dependencia a distancias pequeñas entre los segmentos.

**Dos parches:** en este caso las líneas 14, 15, 26 y 30 (28,57%) resultaron muy homogéneas, con dimensiones fractales muy cercanas a dos, con los extremos de las líneas muy similares y con la presencia de dos bloques regulares, bien definidos que tienden a desaparecer cuando la ventana de observación se hace mayor que el tamaño de los parches. Por ejemplo, en la línea 14 (Figura 28) aparecen dos parches regulares, uno de tamaño 8 (4 m), y el otro de tamaño 24 (12 m), estos parches desaparecen al aumentar la ventana de observación a 4 segmentos (S4), es decir, que esta escala de observación es mayor que el tamaño de los parches.

### **Nivel Geomorfológico Dos**

El análisis de los semivariogramas y fractogramas correspondientes a las líneas de este nivel, mostraron que al igual que el nivel anterior, la estructura horizontal presenta gran microheterogeneidad y diferentes patrones de variabilidad espacial, los cuales pueden agruparse en los siguientes tipos principales: uno homogéneo, sin estructura de parches; otro, con la presencia de un parche con independencia y el último, con la presencia de dos bloques a dos escalas.

**Sin estructura:** ésta disposición espacial se presentó en las líneas 6, 7, 23, 56, 57 y 60. En ellas puede observarse que hubo ausencia de bloques, pero con cierta variabilidad en cuanto a la dependencia. Por ejemplo, las líneas 57 y 23 son muy homogéneas, con dimensiones fractales muy cercanas a dos en todas las escalas de observación, y con los

extremos de las líneas con composición similar (Figura 29). Las líneas 6, 7 y 56, son menos homogéneas, presentaron una tendencia a la dependencia a distancias grandes, y la línea 60 presentó tendencia a la dependencia a distancias pequeñas.

**Un parche:** este tipo de estructura se presentó sólo en las líneas 19 y 37 (14,29%). En la línea 19 (Figura 30) este bloque es muy conspicuo en las ventanas de observación de dos (S2) y cuatro segmentos (S4), mientras que en la línea 37 este parche sólo se observa a la ventana de observación S1, lo cual indica que este parche es de tamaño muy pequeño.

**Dos parches:** este tipo de estructura se presentó en las líneas 18, 20, 21, 22, 24 y 25 (42,86%), y corresponde a bloques más o menos regulares, bien definidos, que se observan con mayor nitidez a la ventana de observación S2. En las líneas 18, 20, 21 y 22, estos parches se presentan en múltiplos de cuatro, con un parche constante de tamaño 24 (12 m) (Figura 31). En las líneas 18, 20, 22 y 24, los parches desaparecen al aumentar la ventana de observación a 4 segmentos, lo que estaría indicando que esta resolución coincide con el tamaño de los parches.

### **Nivel Geomorfológico Tres**

Al igual que para los niveles anteriores las líneas mostraron que la vegetación presentó diferentes patrones de variación espacial, las cuales pueden agruparse en los siguientes tipos: una homogénea sin estructura de parches, otra de un bloque o parche con tendencia a la dependencia a pequeña escala y la última, de bloques desdibujados.

**Sin estructura:** este tipo de variación espacial se presentó en las líneas 55 y 58 (14,28%). En la línea 55 la vegetación es homogénea (D entre 1,5 y 2), con una ligera tendencia a la dependencia a grandes distancias. En la línea 58, la dimensión fractal varió entre 1 y 1,5, lo que indica que la vegetación es heterogénea y tiene una dependencia

espacial fuerte (Figura 32).

**Un parche:** este tipo de estructura predominó en este nivel y se encontró en las líneas 1, 2, 3, 32, 50, 51, 52, 53 y 54 (64,29%). El semivariograma y el fractograma para las líneas 32, 50, 51 y 53 (Figura 33) mostraron que estas líneas son homogéneas, con un parche de tamaño 16 (8m) ó 24 (12 m) perceptible en todas las ventanas de observación. Las líneas 1, 2, 3 presentaron gran microheterogeneidad y dependencia a distancias pequeñas.

**Parches desdibujados:** este tipo de estructura se observó sólo en las líneas 36 y 59 (14,28%). En la Figura 34, se presentan los semivariogramas y los fractogramas de la línea 59, donde puede observarse que los bloques son muy pequeños o poco conspicuos. La dimensión fractal de los extremos es distinta, lo que significa que la diferencia en composición florística entre los segmentos se hace mayor a medida que la distancia entre ellos se incrementa.

#### **Nivel Geomorfológico Cuatro**

En este nivel hay una estructura horizontal predominantemente microheterogénea, la cual se puede agrupar en tres tipos: una, homogénea sin estructura con tendencia a la dependencia; otra, con parches desdibujados con o sin dependencia; y la última de un parche independiente.

**Sin estructura:** los semivariogramas y fractogramas de las líneas 35, 38, 44, 46, 48, 49 (Figura 35, línea 35) indicaron que la vegetación en estas líneas no se dispone en parches, ya que la dimensión fractal a todas las escalas varió entre 1,5 y 2, con una ligera tendencia a la dependencia a grandes distancias entre los segmentos, lo que implica que los extremos de las líneas tienen una composición florística diferente.

Un caso especial lo forma la línea 44 (Figura 36), la cual no presenta parches, pero la dimensión fractal disminuye a mayores separaciones entre segmentos en todas las ventanas de observación, mostrando una fuerte tendencia a la dependencia espacial. A ventana de observación de 4 segmentos (S4), esta línea es completamente heterogénea y dependiente del sustrato o del muestreo, ya que la dimensión fractal varió entre 1 y 1,5.

**Parches desdibujados:** este tipo de estructura se presentó en las líneas 29, 39, 40 y 47 (28,57%). Por ejemplo, los semivariogramas y fractogramas de la línea 29 (Figura 37), muestran que esta líneas es homogénea, con pequeños parches irregulares y con tendencia a la dependencia a pequeña distancias entre los segmentos.

**Un parche:** este tipo de estructura se presentó en las líneas 34, 41, 42 y 43 (28,57%), con tendencia a la dependencia a grandes distancias entre los segmentos y tamaño del parche variable. En la Figura 38, se muestran los semivariogramas y fractogramas correspondientes a la línea 42, en ésta puede observarse la presencia de un parche de tamaño 20 (10 m).

En general, en todos los niveles geomorfológicos la distribución espacial del estrato herbáceo fue en forma de parches, los cuales fueron perceptibles en las diferentes ventanas de observación estudiadas. Predominó la microheterogeneidad, con tamaños de parches pequeños. La estructura de dos parches se presentó sólo en los niveles 1 y 2, aunque en el primero predominó la estructura de un bloque. En el nivel 3 predominó la estructura de un parche, mientras que en el nivel 4, lo predominante fue la falta de estructura en la vegetación. En muchas de las líneas estudiadas, los extremos de las mismas presentaron dimensiones fractales diferentes, lo cual indica que los segmentos contiguos tienen una composición similar, mientras que los segmentos más alejados tienen composición diferente, pese a que las líneas tenían solamente 32 m de largo.

### **2.8.3. Comparación de la dimensión fractal de los niveles geomorfológicos**

En la Tabla 4 se muestra el promedio, la desviación estándar y el error estándar de la dimensión fractal calculada mediante el método de Palmer (1988) para cada nivel geomorfológico en las tres ventanas de observación. En general, la D presentó una gran variabilidad interna en todos los niveles y a todas las ventanas de observación, pero en general se observa una tendencia a la disminución de la D cuando la resolución disminuye (aumento de la ventana de observación).

Al comparar la dimensión fractal de los niveles geomorfológicos a diferentes escalas de observación resultó que la D del nivel 4, a la ventana de observación de un segmento fue significativamente diferente a la del nivel 3 ( $p < 0,05$ ). Con respecto a los otros niveles no se encontraron diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 5. Promedio (P), desviación estándar (DE) y error estándar (EE) de la Dimensión Fractal en los cuatro niveles geomorfológicos para las tres ventanas de observación.

Niveles Geomorfológicos				
Ventana de Observación	1	2	3	4
S1	P: 1,92 DE: 0,14 EE: 0,03	P: 1,91 DE: 0,16 EE: 0,04	P: 1,92 DE: 0,19 EE: 0,05	P: 1,82 DE: 0,16 EE: 0,04
S2	P: 1,88 DE: 0,20 EE: 0,07	P: 1,87 DE: 0,18 EE: 0,06	P: 1,88 DE: 0,21 EE: 0,08	P: 1,77 DE: 0,18 EE: 0,06
S4	P: 1,82 DE: 0,25 EE: 0,13	P: 1,78 DE: 0,21 EE: 0,10	P: 1,90 DE: 0,28 EE: 0,14	P: 1,68 DE: 0,18 EE: 0,09

S1: ventana de observación de 1 segmento

S2: ventana de observación de 2 segmentos

S4: ventana de observación de 4 segmentos

# DISCUSIÓN

## 1. Diversidad de especies

La riqueza de especies es la medida de diversidad más usada, debido a lo simple de su determinación. Sin embargo, posee una gran debilidad estadística al depender del tamaño del muestreo (Peet 1974). La medida de información de Shannon, aunque es una de las medidas más utilizada, ha sido muy desprestigiada, tal vez porque ha sido vagamente interpretada, pero principalmente se le atribuye una base muy débil en la teoría ecológica (Pielou, Hurlbert 1971, May 1975). El índice de “concentración de dominancia” de Simpson, es muy sensible a las especies muy abundantes o dominantes de la muestra, por lo que cuantificar la diversidad por medio de este índice tiene un sesgo muy fuerte hacia una parte de la comunidad. El mérito de Hill (1973) reside en haber encontrado una notación que relacionó esas medidas de diversidad, las cuales expresan diferentes propiedades de la abundancia de las especies en la comunidad. Esta jerarquía de las abundancias relativas de las especies puede relacionarse con los procesos que están estructurando la comunidad en un tiempo determinado (Kolasa 1989, Collins y Glenn 1990).

La diversidad en los 4 niveles geomorfológicos mantuvo un patrón constante a las escalas estudiadas (líneas, conjunto de líneas y niveles) y en los órdenes de jerarquía de especies, ya que el nivel 4 presentó mayor diversidad que el nivel 3, para todos los números de Hill; mayor diversidad que el nivel 1 para los órdenes de diversidad  $N_1$ ,  $N_0$  y  $N_{-\infty}$ ; y una diversidad muy similar a la del nivel 2. Así mismo, los niveles 2 y 4 presentaron una mayor variabilidad espacial en todos los órdenes de diversidad considerados. La alta diversidad de especies en los niveles 2 y 4, podría ser debida a las condiciones microambientales de estos niveles, por ejemplo, la densidad de leñosas, lo cual generaría una mayor heterogeneidad ambiental. El nivel 4 sólo se encuentra en la parte sur de la Estación, la cual según Monasterio y Sarmiento (1968), presenta condiciones hídricas muy particulares, durante la época de lluvias el suelo permanece anegado durante

varios días, mientras que en la época de sequía se seca muy fuertemente debido a la textura más fina y estructura más compacta, es decir, hay una alternancia muy marcada entre condiciones edáficas de sequía y humedad. Las mejores condiciones de humedad de este nivel explican la presencia de especies con altos requerimientos hídricos, como *Leptocoryphium lanatum* y *Lygodium venustum*.

Esa alta diversidad de los niveles 2 y 4, y la dominancia de *T. plumosus*, *T. vestitus* (nivel 4) y *A. canescens* compartida con *H. rufa* en el nivel 4, puede ser entendida según la hipótesis de Huston (1979), quien considera que la heterogeneidad ambiental es una explicación importante de la diversidad de especies, independiente de las condiciones de equilibrio del sistema. Cuando la heterogeneidad incrementa, los individuos de diferentes especies no llegan a interactuar, debido a que están segregados en diferentes parches ambientales y utilizan recursos diferentes. En estas condiciones los patrones de dominancia son más reducidos y la expresión de diferentes grupos funcionales es máxima. La alta densidad de especies arbóreas, junto con los parches de nutrientes y humedad en estos niveles, podrían ser una fuente de heterogeneidad ambiental, que interfiere con la competencia y consecuentemente puede permitir una alta diversidad de especies. *H. rufa*, ocuparía los parches más ricos en nutrientes y humedad, mientras que las especies nativas ocuparían los parches más pobres. Tilman (1993, 1994) plantea una hipótesis similar, en la cual considera que si un hábitat es espacialmente heterogéneo puede permitir la coexistencia de un gran número de especies, ya que ellas ocuparían diversas porciones del hábitat, con una disponibilidad de recursos diferentes.

La baja diversidad de los niveles 1 y 3 podría ser debida a procesos diferentes. Las condiciones hídricas y nutricionales de los suelos del nivel 1, junto con la barrera física que representan los conglomerados lateríticos, podrían estar limitando las especies que pueden establecerse y desarrollarse en el mismo. En el nivel 3, la alta dominancia de *H. rufa*, podría estar causando la baja diversidad observada. *H. rufa* es una especie invasora con mayores requerimientos nutricionales que las especies de gramíneas nativas (Baruch et. al.

1985, Bilbao y Medina 1990). Las propiedades colonizadoras de esta especie, como la alta capacidad para establecerse rápidamente, las altas tasas de fotosíntesis, alta eficiencia en el uso del nitrógeno, la capacidad de establecerse a través de la germinación de semillas en áreas perturbadas por la quema, una gran eficiencia de uso de agua en época de crecimiento (Baruch 1996), y un máximo desarrollo del área foliar al final de la temporada de lluvias cuando el follaje de las otras gramíneas se encuentra en senescencia (Rincón 1977), le confieren una superioridad competitiva, lo cual le ha permitido desplazar a las especies nativas de los sitios más fértiles y húmedos. Estas características podrían explicar la dominancia de esta especie en los niveles 3 y 4, cuyos suelos presentan mejores condiciones de fertilidad, y su ausencia en el nivel 1, cuyos suelos son los más pobres de la Estación. *H. rufa* puede establecerse en el nivel 1, si se remueve la coraza laterítica y si se fertiliza el suelo (Pieters 1993).

La gran variabilidad existente dentro de cada nivel geomorfológico, hace que las diferencias en diversidad observadas sean muy débiles, ya que los Números de Diversidad de Hill u órdenes de abundancia jerárquica de las especies mostraron pocas diferencias para los 4 niveles estudiados a las escalas analizadas, lo que podría indicar que actualmente, los procesos geomorfológicos de esta sabana, a la escala estudiada, no son los responsables de la estructuración de la diversidad del estrato herbáceo de esta comunidad. La historia de perturbación por el fuego y las interacciones bióticas como la competencia, podrían ser las responsables del patrón de diversidad observado.

## **2. Especies raras**

Las especies raras encontradas pertenecieron a un número alto de familias, de las cuales las más importantes son las Fabaceae y las Asteraceae. Estos resultados son comunes a las sabanas tropicales donde las gramíneas son las especies dominantes del estrato herbáceo y un gran número de familias integran la “cola biocenótica” (Hurlbert

1997, mencionado por Walker et. al. 1999). Bulla (1996) registró 43 especies en una sabana del oriente de Venezuela, de las cuales 2 tuvieron una frecuencia mayor del 10%, 9 con una frecuencia entre 1 y 10%, y el resto con frecuencias menores al 1%. Estas especies de poca abundancia o especies raras son las menos exitosas dentro de la comunidad, pero son las que mayor contribuyen con la diversidad de orden cero (la riqueza de especies). Las especies dominantes o más abundantes, funcionalmente son muy importantes para el ecosistema, porque ellas son las que aportan el mayor volumen de la fotosíntesis, la transpiración, la toma y almacenamiento de nutrientes, etc. El papel de las especies raras tiene gran incertidumbre ecológica. Walker et. al. (1999) sostienen que algunos grupos de especies dominantes y raras son funcionalmente similares dentro de un ecosistema, y que esta similitud funcional proporciona un “buffer” de resiliencia ante perturbaciones o ante la variabilidad ambiental.

El alto número de especies raras encontrada puede ser explicada según el modelo de Grubb (1977), el cual considera que los mecanismos de regeneración de las especies que consisten en procesos de ocupación exitosa de un claro pueden ser la base de la coexistencia de especies a largo plazo en comunidades con una alta biodiversidad. Estos mecanismos de regeneración comprenden la producción y dispersión de semillas, germinación y establecimiento de plántulas, y el desarrollo de las mismas. Así, por ejemplo, Bilbao (1995) sostiene que la quema pudo haber creado condiciones favorables para las especies de establecimiento rápido, a través de la germinación de semillas, especialmente de las leguminosas. El estímulo del fuego en el establecimiento de las leguminosas ha sido mencionado por varios autores, entre ellos, Aristeguieta y Medina (1969) indicaron que la quema de la sabana después de 5 años de protección produjo un cambio drástico en la composición de las especies. De la dominancia de gramíneas se cambió a una cobertura de dicotiledóneas (en su mayoría leguminosas), con muy poco rebrote de gramíneas.

En el presente trabajo las ciperáceas resultaron ser un grupo con baja frecuencia (menos del 10% en todos los niveles), lo que según Bilbao (1995), probablemente está relacionado con algún efecto competitivo con *H. rufa*, ya que en las sabanas quemadas donde hubo una reducción de esa gramínea se favoreció la presencia de las ciperáceas. Tal vez, la competencia no sea el proceso más adecuado para explicar la baja frecuencia de este grupo de plantas, sino la ausencia del fuego en la sabana, ya que en el nivel 1 no se encuentra *H. rufa*, y las ciperáceas también tuvieron una baja frecuencia. Tal vez, las ciperáceas necesitan del fuego para su reproducción (Fariñas 1987), y al verse suprimidas de este factor, su población disminuye. Es posible que el nuevo régimen de quemas favorezca la recuperación de las poblaciones de ciperáceas de la Estación.

### **3. Cambios en la Composición Florística después de 8 años de quemas continuas.**

San José y Fariñas (1971, 1983, 1991) y Fariñas y San José (1985) estudiaron los cambios temporales en la estructura y composición de especies de una parcela de 3 Ha. de la sabana de *Trachypogon* de la EBL durante 25 años de protección (1961-1986). En el estrato herbáceo la riqueza de especies varió entre 11 especies en 1962 y 14 especies en 1986, con un máximo de 20 especies en 1983. La diversidad estimada mediante el número de Hill, N2 (especies muy frecuentes y frecuentes de la comunidad) osciló entre 2,7 en 1962; 3,4 en 1986; con un máximo de 5,0 en 1983. En el presente estudio, 12 años después del último muestreo, el número de especies muy frecuentes y frecuentes fue muy similar a los resultados anteriores, ya que este orden de diversidad varió entre 3 (nivel 3) y 6 (nivel 4) especies. Sin embargo es importante resaltar, que las técnicas de muestreo y el área muestreada fueron diferentes en estos dos estudios. San José y Fariñas (1983, 1991) utilizaron el método de los cuatro cuadrantes centrados, el cual reduce la aparición de especies raras y en general subestima la densidad de poblaciones agregadas (Greig-Smith 1961).

Las estimaciones de diversidad y riqueza para el estrato herbáceo de las sabana de *Trachypogon* hechas por San José y Fariñas (1991) revelaron que los cambios de estos parámetros al comienzo de la protección fueron mayores que en los años siguientes. Según estos autores la aparición de *H. rufa* a partir de 1977 pudo haber contrarrestado un mayor incremento de la diversidad del estrato herbáceo. Así, la densidad relativa de esta especie aumentó de 7,5% en 1977 a 30,45% en 1986. Los valores de frecuencia relativa de *H. rufa* en el presente estudio variaron entre 9,11% (nivel 2) hasta 44,06% (nivel 3). El nuevo régimen de quemas puede estar favoreciendo el incremento de esta especie, en donde las condiciones edáficas se lo permiten.

En 1985, Fariñas y San José, señalan una inversión de dominancia, donde *A. canescens* pasa a ser dominante con respecto a *T. plumosus*. Sin embargo, en la actualidad, *T. plumosus* aumentó su importancia y es la especie dominante en los niveles 1 y 2, lo cual pudiera explicarse por la presencia del fuego que parece favorecer, la capacidad competitiva de *T. plumosus* frente a *A. canescens*. En efecto, Fariñas y San José (1987) indican que la capacidad competitiva diferencial de estas gramíneas podría estar asociada a su comportamiento reproductivo, debido a que *T. plumosus* parece ser una especie de reproducción esencialmente vegetativa y con una capacidad reproductiva menor que *A. canescens*, mientras que Silva y Castro (1989) encuentran que la producción y viabilidad de las semillas de *T. plumosus* es muy pobre. Al contrario, *A. canescens* tiene mayor reproducción sexual y una alta probabilidad de sobrevivencia de los propágulos en ausencia de fuego (Silva y Ataroff 1985).

La variabilidad espacio-temporal de *T. plumosus* y *A. canescens*, debida a la frecuencia de quemas puede ser entendida según la hipótesis de Chesson y Huntly (1989). Ellos proponen que la coexistencia de las especies es mantenida por una interacción entre la biología de las especies y las fluctuaciones ambientales. El mecanismo clave en este proceso es el “efecto de almacenamiento”, el cual es una consecuencia de la biología de la especie, es decir, aquellas especies que varían en el tiempo o en el espacio, pueden

almacenar sus beneficios demográficos obtenidos bajo condiciones favorables y “sopesar” la pérdida en condiciones desfavorables. Cuando la especie es favorecida por el ambiente su efecto competitivo es mayor y algunas características de su biología permiten almacenar su beneficio demográfico, por ejemplo, la capacidad de reproducción sexual.

#### 4. Análisis de la Vegetación

En los análisis de clasificación (TWISPAN) y ordenamiento (ACL) no se formaron grupos de líneas provenientes de los mismos niveles geomorfológicos, como cabría esperar si la geomorfología fuera el carácter determinante de la vegetación, al contrario, se obtuvieron dos grandes grupos heterogéneos en su conjunto, un grupo integrado por líneas cuya especie dominante era *T. plumosus* (principalmente líneas de los niveles 1 y 2) y el otro grupo integrado por líneas donde la especie dominante era *H. rufa* (principalmente líneas de los niveles 3 y 4). Velásquez (1965) usó el método clásico de la Fitosociología (Braun-Blanquet) y describió dos tipos de asociaciones para la Estación en relación con el sustrato: *Trachypogonetum arenosum* (sabana normal: niveles 2, 3 y 4) y *Trachypogonetum bulbotylosum* (sabana de arrecife: nivel 1). En el presente estudio los grupos obtenidos no concuerdan con esas asociaciones, ya que a pesar de que el nivel 1 presenta una fisonomía muy característica, que lo diferencia en el campo de los otros niveles, estas diferencias no se manifestaron en los análisis realizados. Estas diferencias pueden explicarse, por los cambios que se han producido en el componente herbáceo de la vegetación por efecto de los regímenes de quemadas, lo que minimizó las diferencias en cuanto a composición y frecuencia de especies en los diferentes niveles.

Monasterio y Sarmiento (1968) realizaron una clasificación de la vegetación de la Estación, mediante el método de asociación de Williams y Lambert y obtuvieron dos unidades florísticas principales, una dominada por *T. vestitus* al sur de la Estación, y la otra dominada por *T. plumosus* al norte. El límite entre ambas unidades coincidió con la cota de

los 94 m., la cual separa los sedimentos superficiales en dos tipos: al norte, sedimentos superficiales rojos; y al sur, sedimentos superficiales amarillos. Los elementos que formaban los otros grupos se dispusieron en el espacio físico en manchones, formando un mosaico complejo, el cual estaba relacionado con el complicado y discontinuo patrón geomorfológico. En nuestros resultados no hubo separación contrastante entre las líneas tomadas al norte de la Estación con respecto a las tomadas al sur, y los grupos formados no se relacionaron con el patrón geomorfológico.

Estas diferencias pueden ser debidas a que, actualmente la composición florística de la comunidad herbácea no está determinada por factores geomorfológicos, sino que otros factores como el nuevo régimen de fuego y la competencia podrían estar determinando la estructura de la comunidad. Estas observaciones fueron consideradas previamente por San José y Fariñas (1983) y Sánchez (1987), los primeros argumentaron que la competencia era el factor que estaba determinando la estructura de la comunidad, y el segundo basado en una nueva clasificación y ordenamiento de la vegetación herbácea de la Estación concluyó que la estructura de la comunidad herbácea dejó de estar principalmente determinada por factores físicos (fuego y suelo) y que pasó a estar determinada por factores bióticos (competencia) y que el factor edáfico que más influía sobre la estructura de dicha comunidad era la profundidad del suelo. Actualmente, hay que considerar al fuego como factor importante, ya que está introduciendo nuevos cambios en la comunidad, por ejemplo, hay una nueva inversión de dominancia de *T. plumosus* sobre *A. canescens*, y las especies de *Bulbostylis* parecen estar reapareciendo, además después de 30 años de protección contra el fuego, parecería que 8 años de quemas continuas introducen una fuerza en sentido contrario a la protección que todavía no habría alcanzado el equilibrio.

En el ordenamiento realizado en base a características florísticas existe una discontinuidad entre los dos grupos de líneas, que por el momento carecemos de herramientas para explicarla, aunque parece involucrar las condiciones hídricas del suelo, ya que según los resultados de Monasterio y Sarmiento (1968) y los resultados de la

muestra de suelo de los niveles 1 y 2, estos niveles tendrían condiciones hídricas menos favorables que los niveles 3 y 4.

Los resultados anteriores son un reflejo de los cambios que ha tenido la vegetación de la Estación como consecuencia de la historia en el régimen de fuego. Durante los primeros años de protección la vegetación se encontraba aún en cierto estado de equilibrio dinámico, donde los factores físicos como el fuego y los factores geomorfológicos y edáficos eran los determinantes en la estructuración de la comunidad. Transcurrido cierto tiempo de protección este equilibrio se rompió, y comenzaron a tener importancia las interacciones entre las especies, como la competencia. Después de muchos años de protección la sabana llegó a un punto de “no equilibrio”, con una gran densidad arbórea, inversiones de dominancia (*T. plumosus* por *A. canescens*), disminución de ciertas especies, como *Bulbostylis* sp. e invasión de la gramínea africana *H. rufa*, y la competencia tal vez era el factor determinante en la estructuración de la comunidad. Actualmente, estas condiciones han sido quebrantadas por las quemadas anuales, lo que estaría introduciendo nuevos cambios en la vegetación, y una nueva etapa de sucesión (o de regresión), esto es el mantenimiento de la densidad arbórea, lo cual generaría parches microambientales, que permiten el desarrollo de especies tolerantes a la sombra, la germinación de semillas de diferentes especies, etc.

Los cambios temporales descritos anteriormente, pueden ser entendidos según el Modelo de Estados y Transiciones de la sabana estacional de Sarmiento y Silva (1997) (Figura 29). El estado I o sabana normal se correspondería con la época en que la sabana Estación estaba sometida a una frecuencia de quemadas anuales, lo cual ocasiona numerosos parches de vegetación, la fisonomía de sabana es abierta, con el estrato herbáceo codominado por varias especies de gramíneas y ciperáceas nativas. Después de la protección de la sabana, la frecuencia de quemadas disminuyó, y con el paso del tiempo ésta evolucionó hacia un estado II o de sabana cerrada, donde se alcanza un estado de equilibrio fluctuante, con una mayor densidad arbórea, y sin cambios en la composición florística,

pero sí en la abundancia de las gramíneas nativas. A medida que transcurrió el tiempo, las frecuencias de quemas se hicieron aún menores, y la sabana sufrió cambios importantes en su composición y estructura (Estado III o de sabana muy cerrada). En este estado la sabana fue invadida por la gramínea africana *H. rufa*, con cierto desplazamiento de las gramíneas dominantes nativas, y en general, una reducción de la riqueza florística y funcional del estrato herbáceo. Fisonómicamente las especies leñosas se hacen muy conspicuas, y hay un aumento en su diversidad específica y funcional. Con el paso de los años, el nuevo régimen de quemas anuales podría revertir hacia el Estado I, pero tal vez con la persistencia, en ciertos lugares, de *H. rufa*, donde las condiciones edáficas se lo permitan. Esta especie permanecerá en el sistema debido a sus características de colonizadora y buena competidora, que combina la capacidad de establecerse a través de la germinación de semillas en áreas perturbadas y la superioridad competitiva que le permite desplazar a las especies nativas, a través de un uso más eficiente y acumulación de los recursos en ambientes pobres (Bilbao 1995).

## **5. Perfiles Ecológicos**

Los perfiles ecológicos mostraron que un 24% de las especies analizadas están asociadas a los niveles geomorfológicos, es decir, que son más o menos frecuente de lo esperado en los mismos, lo cual indica que están respondiendo a las condiciones ambientales donde se desarrollan. Así, se encontraron 5 grupos de especies, en los que destacan las especies indicadoras del nivel 1, y las especies indicadoras del nivel 4. Las especies indicadoras del nivel 1 son más frecuentes de lo esperado en ambientes de mayor estrés hídrico, con suelos muy pobres en nutrientes, mientras que las especies más frecuentes de lo esperado en el nivel 4, serían favorecidas por ambientes más húmedos y con mejores condiciones de fertilidad. Las especies más frecuentes como *H. rufa*, *T. plumosus* y *A. canescens* parecerían ser favorecidas o más competitivas en diferentes niveles geomorfológicos, así, *H. rufa*, es favorecida por las condiciones ambientales del

nivel 3, allí es más competitiva, competencia que parece afectar más a *A. canescens*, porque esta es menos frecuente de lo esperado en este nivel.

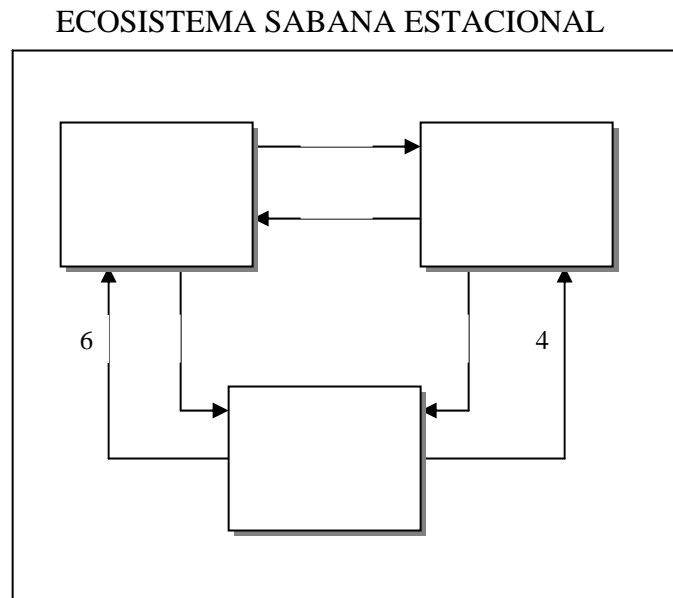


Figura 39. Modelo de estados y transiciones de la sabana estacional. El estado I (sabana normal) tiene una frecuencia de quemaduras anuales ( $F \approx 1$ ), con una fisonomía de sabana abierta y el estrato herbáceo dominado por gramíneas nativas. Si la frecuencia de fuego disminuye ( $F \approx 0,33-0,20$ ), la sabana pasa al estado II, es un estado de equilibrio dinámico, con mayor densidad de leñosas y pocos cambios en el estrato herbáceo. Si la frecuencia de quemaduras disminuye aún más ( $F \approx 0,20-0,05$ ), se instala el estado III, la fisonomía de la sabana cambia a una sabana muy cerrada y el estrato herbáceo sufre transformaciones importantes en composición, estructura y funcionamiento (adaptado de Sarmiento y Silva 1997).

## 6. Variabilidad Florística y Autosimilaridad de la Vegetación.

En todos los niveles geomorfológicos la variabilidad florística disminuyó al aumentar la ventana de observación, al igual que lo haría la longitud de la costa al variar la vara de medida, lo cual según MacArthur (1992) es una característica de los ambientes homogéneos. Este autor indica que es difícil predecir una relación exacta entre la

variabilidad y el tamaño de la ventana, pero ella estaría determinada por la manera como la correlación espacial disminuye con la distancia. En general, la relación estará descrita por una ley de potencia dentro de la longitud de correlación del sistema, y ella disminuiría asintóticamente con el inverso del número de divisiones en la ventana. En un gráfico log-log esta relación estaría representada por una línea recta de pendiente característica, la cual Mandelbrot demostró que se correspondía con la dimensión fractal del sistema.

El hecho que la variabilidad florística sea una función constante de la ventana de observación, implica que los fractales exhiben correlación parcial en todas las escalas de análisis (Burrough 1981), y esto pone de relieve el carácter de autosimilaridad de la vegetación. Esta propiedad de los fractales quiere decir que cada una de las partes de un objeto es igual al objeto total -su apariencia es igual a cualquier escala-. Esto puede indicarnos que la organización de la vegetación en cada nivel es muy similar a la de toda el área. Sin embargo, Talanquer (1996) señala que los fractales que existen en la naturaleza tienden a ser irregulares y son autosimilares sólo en sentido estadístico, esto es, si se toma un conjunto suficientemente grande de objetos de la misma clase y se amplifica una porción de alguno de ellos, es posible que no sea idéntico al original, pero seguramente sí será similar a algún otro miembro de la colección.

Kenkel y Walker (1993) mencionan que la “elegante propiedad de autosimilaridad” de los fractales matemáticos no se aplica a los objetos naturales, ya que no se espera encontrar verdaderos objetos euclidianos (círculos, cuadrados). Sin embargo, muchos objetos naturales, por ejemplo, líneas de costa, hábitats y paisajes, muestran cierto grado de autosimilaridad estadística a ciertas escalas espaciales. La autosimilaridad estadística implica una repetición en relación con la escala de la complejidad total, pero no del patrón en sí mismo. Pero no es necesario que un objeto muestre autosimilaridad estadística para que se le aplique un modelo fractal.

## 7. Semivariogramas y su relación con las técnicas de tamaño de bloques

Los semivariogramas tiene gran similitud con las técnicas de tamaño de bloques para el análisis de los patrones ecológicos (Palmer 1987, Dale 1999). En estos últimos, la varianza se representa como una función del área del cuadrado (bloque) (Greig-Smith 1961). Esta tiene la ventaja que está estrechamente relacionada con el análisis de varianza, y tiene la desventaja de que los bloques grandes tienen pocas réplicas, y sólo pueden ser consideradas pocas escalas espaciales, es decir, la varianza sólo puede ser calculada si el área es una potencia dos veces más pequeña que el área encontrada. Esto lleva a que los diagramas de tamaños de bloques sean muy angulares cuando los cambios en el patrón en función de la escala son graduales.

Las ventajas del semivariograma sobre los métodos de tamaños de bloques es que ellos son útiles para interpolaciones geoestadísticas y en ellos la varianza se representa como una función continua de la escala. Los semivariogramas relacionan la variación del patrón con la distancia Los diagramas de tamaños de bloques relacionan la variación del patrón con el área (Palmer 1987).

Estudiar la variabilidad de la vegetación a diferentes tamaños de unidades muestrales es de gran importancia dentro de los estudios de estructura espacial, ya que el tamaño de las unidades de muestreo tiene un efecto crítico en la percepción de los fenómenos ecológicos, porque tienen gran influencia sobre la varianza y en la estructura de correlación estimada de los datos. En general, en las líneas al aumentar el tamaño de la unidad muestral hubo una disminución del efecto “pepita”, lo que significa, según Bellehumeur et. al. (1997) que los procesos muestran un importante componente de estructuración espacial. Las unidades muestrales de mayor tamaño no detectan la variación espacial que se presenta a escalas más pequeñas que el tamaño de las unidades muestrales, de esta manera, se incrementa la proporción del componente estructurado espacialmente con rangos mayores que el tamaño de las unidades muestrales.

## 8. Dimensión Fractal

En la mayoría de las líneas la dimensión fractal varió entre 1,5 y 2, lo que implica que aunque la dependencia espacial exista, esta generalmente es muy débil (Palmer 1987), por lo tanto, a la escala de 32 m, los 4 niveles geomorfológicos son homogéneos, y la vegetación no depende del sustrato o de la unidad muestral. Estos valores también pueden ser debidos a la orientación de las líneas (perpendiculares a la pendiente), donde existe la mínima variabilidad. Si las líneas se hubiesen dispuesto de manera que abarcaran varios niveles, tal vez la vegetación hubiese sido menos homogénea a la escala de las líneas y la dimensión fractal estaría más cercana a uno. Yáñez (1997) encontró dimensiones fractales cercanas a uno, ya que estaba analizando un gradiente altitudinal donde la composición de especies cambia proporcionalmente con la elevación.

La gran similitud en la dimensión fractal en todos los niveles implica que tienen una complejidad muy parecida, al igual que los procesos que están determinando la vegetación. Phillips (1985) menciona que valores bajos de la dimensión fractal indican dominio de procesos a gran escala. Las dimensiones fractales que han sido calculadas para paisajes se encuentran entre 1,1 y 1,3, lo cual indica el dominio por controles topográficos, por ejemplo, la estructura geológica y el clima. Valores altos de la dimensión fractal indican procesos complejos donde las variaciones que se dan a pequeña escala son importantes. Según esto, la estructura de la vegetación de los diferentes niveles está determinada por procesos que están actuando a una escala pequeña, por ejemplo, la competencia.

Según Vedyushkin (1994) los intervalos de la escala donde la dimensión fractal es constante, corresponden a niveles jerárquicos de un sistema; y los cambios en la dimensión fractal a ciertas escalas indican un “disparo” de factores activos y fuerzas, determinantes de los patrones de variabilidad espacial, conectados con transiciones de niveles próximos -otros dominios de escalas-. Cambios en la dimensión indicarían un disparo de factores ambientales. De esta manera, los conceptos fractales pueden ser usados

para determinaciones cuantitativas de jerarquías de escalas espaciales, las cuales se corresponden con jerarquías de factores naturales, que controlan los patrones de variabilidad espacial de una determinada variable ecológica.

## **9. Estructura Espacial**

La estructura espacial horizontal de la vegetación será analizada a partir de los resultados de Fariñas (2000), quien encuentra valores de la dimensión fractal superiores a dos (al igual que en el presente estudio), resultado poco esperado dado que dos es el valor máximo teórico para una muestra lineal, lo cual ocurre cuando la vegetación es homogénea. Los valores de dimensión fractal  $D$  superiores a dos se originan por la presencia de parches nítidos (Dale 1999), y el análisis de la estructura horizontal de la vegetación puede interpretarse utilizando conjuntamente el semivariograma aritmético y el fractograma. El semivariograma señala el tamaño de los parches, mientras que el fractograma presenta los valores máximos y superiores a dos a la mitad del tamaño del parche observado. En el semivariograma los parches pueden identificarse por los valles, mientras que en el fractograma los picos indican los parches.

Las interacciones entre los factores ambientales y las plantas, y los fenómenos de interacción entre las plantas pueden producir una organización espacial de la comunidad en parches. En muchas comunidades vegetales estos parches son sutiles y sólo pueden ser detectados mediante análisis detallados (Dale 1999). En este estudio, el análisis fractal reveló que la vegetación de los diferentes niveles geomorfológicos presenta cierta variabilidad en cuanto a su estructura espacial, así, se encontraron organizaciones contrastantes, que van desde una organización al azar (sin estructura), hasta estructuras espaciales en parches, de uno y dos bloques, y bloques desdibujados. Los parches o bloques fueron más notables a ventanas de observación pequeñas. Estos parches, son inconspicuos en el campo, por la aparente fisonomía homogénea que presenta la vegetación.

Hoagland y Collins (1997) sostienen que la estructura de la comunidad varía con la escala, ya que en un ambiente dinámico, los efectos estocásticos de dispersión en conjunto con las interacciones interespecíficas y el disturbio, producirán estructuras de la comunidad variables a pequeñas escalas espaciales.

Los parches de vegetación detectados mediante el análisis en todos los niveles geomorfológicos pueden ser debidos a varios factores ambientales y biológicos, que estarían actuando conjuntamente. Borcard et. al. (1992), sostienen que la estructuración espacial de las comunidades es debida a la contribución relativa de diferentes factores cuyas interacciones tienen un efecto sobrepuesto en el espacio. Esos factores incluyen eventos históricos como el fuego, procesos contagiosos relacionados con las formas de reproducción o interacciones complejas entre los miembros de la comunidad, por ejemplo, la competencia. En nuestro caso, las variaciones microtopográficas, el efecto de sombreado de los árboles (los cuales generarían parches de humedad y nutrientes), la heterogeneidad espacial causada por el fuego; y la competencia serían los factores que tendrían mayor contribución en la estructuración espacial de la vegetación en los diferentes niveles geomorfológicos.

Se han encontrado parches de vegetación en otros sistemas herbáceos, así, Sterling et. al. (1984) y de Pablo et. al (1982) encontraron dos escalas de parches en pastizales Mediterráneos. Esta estructura se relacionó con variaciones microtopográficas en las primeras etapas de la sucesión.

McNaughton (1983) en su estudio de la ecología de los pastizales del Serengeti concluyó que los parches de vegetación estaban causados por el pastoreo de los animales, por el fuego, por el dosel de los árboles, y por la heterogeneidad del suelo, estos factores interactuaban de manera compleja.

El nuevo régimen de quemas anuales en la Estación ha introducido cambios regresivos en la vegetación, cambios que serán más conspicuos con el transcurrir del tiempo. Por ejemplo, *T. plumosus* ha recuperado la dominancia con respecto a *A. canescens*, y las especies de *Bulbostylis* y *Andropogon* han aumentado su frecuencia. El mantenimiento de *H. rufa* como especie dominante en una gran área de la sabana, también ha contribuido con los cambios que se han producido en el estrato herbáceo, debido a que dicha especie tiene muchos atributos que le confieren una alta capacidad competitiva, de esta manera, esa especie ha desplazado a las gramíneas nativas de la sabana, en donde las condiciones edáficas se lo han permitido. Es así, como la supresión del fuego desencadenó un proceso competitivo que aún sigue siendo determinante en la diversidad de la vegetación herbácea de la Estación, contrastando esto con lo que sucedía en los inicios de la protección, es decir, que la diversidad y la variabilidad de la vegetación herbácea estaba determinada por los procesos geomorfológicos. Sin embargo, aún se encuentran especies que están asociadas o están respondiendo a las condiciones ambientales de los niveles geomorfológicos donde se desarrollan. Actualmente, la vegetación de la Estación está dividida en dos grandes grupos: las sabanas de *Trachypogon* y las sabanas de *Hyparrhenia* y la división norte-sur señalada por Monasterio y Sarmiento (1968) no pudo ser corroborada con nuestros análisis, sin embargo *T. vestitus* sigue estando en el sur de la Estación.

## CONCLUSIONES

1. La diversidad de especies del estrato herbáceo en los cuatro niveles geomorfológicos mantuvo un patrón constante a escala de líneas y de nivel, porque el nivel 4 presentó una mayor diversidad que el nivel 3, mayor riqueza de especies que el nivel 1, e igual diversidad que el nivel 2.
2. La presencia de una mayor heterogeneidad ambiental en los niveles geomorfológicos 2 y 4 contribuyen con su mayor diversidad, mientras que la alta dominancia de la especie *H. rufa* en el nivel 3, y la presencia de la coraza laterítica en el nivel 1, contribuyeron con su menor diversidad.
3. Si bien existen diferencias en diversidad para los niveles geomorfológicos 3 y 4, la gran variabilidad existente dentro de cada nivel impide una clara delimitación de la diversidad para cada nivel, por lo que aparentemente, los procesos geomorfológicos no serían los determinantes de la biodiversidad de la sabana.
4. El nuevo régimen de quemas ha ocasionado cambios regresivos en el estrato herbáceo, con una nueva inversión de dominancia al pasar *T. plumosus* a ser la especie dominante sobre *A. canescens* en todos los niveles geomorfológicos.
5. A pesar que la clasificación y ordenamiento de la vegetación del estrato herbáceo no resultó del todo claro, debido a la heterogeneidad en los grupos formados, se delimitaron dos grupos de sabanas: las dominadas por *T. plumosus* (niveles 1 y 2) y las dominadas por *H. rufa* (niveles 3 y 4).

6. A la escala estudiada el estrato herbáceo de la sabana de los cuatro niveles geomorfológicos de la Estación Biológica de los Llanos es fractal, exhibe dimensión fraccional y propiedad de autosimilaridad.

7. En los cuatro niveles geomorfológicos la estructura horizontal de la vegetación presenta una complejidad similar, es homogénea y no depende del sustrato, la dimensión fractal varió entre 1,5 y 2,0.

8. La estructura fractal horizontal del estrato herbáceo en los cuatro niveles geomorfológicos está organizada en parches irregulares, con predominancia de la microheterogeneidad.

9. Actualmente, los procesos geomorfológicos no están determinando la composición, la diversidad y la variabilidad espacial de la vegetación del estrato herbáceo de la sabana de la Estación Biológica de los Llanos, sino que factores como el fuego y la competencia serían los responsables de la estructuración de la comunidad.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, T.F.H. 1987. Hierarchical complexity in ecology: a noneuclidean conception of the data space. *Vegetatio* 69: 17-25.
- ARISTEGUIETA, L. 1966. Flórmula de la Estación Biológica de Los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 110: 228-307.
- ARISTEGUIETA, L. y E. MEDINA. 1969. Protección y quema de la sabana llanera. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 109: 129-139.
- BARUCH, Z. 1996. Ecophysiological Aspect of the Invasion by African Grasses and their Impact in Biodiversity and Function in Tropical Savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer, Berlin.
- BARUCH, Z., M.M. LUDLOW y R. DAVIES. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan Savannas. *Oecologia* 67: 388-393.
- BELLEHUMEUR, C., P. LEGENDRE y D. MARCOTTE. 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Plant Ecology* 130: 89-98.
- BILBAO, B. 1995. Impacto del régimen de quemas en las características edáficas, producción de materia orgánica y biodiversidad de sabanas tropicales de Calabozo, Venezuela. Tesis de Doctorado I.V.I.C., Caracas, 212 pp.
- BILBAO, B. y E. MEDINA. 1996. Types of Grassland Fires and Nitrogen Volatilization in Tropical Savannas of Calabozo, Venezuela. En: Levine, J.S. (Ed.) *Biomass Burning and Global Change Vol.2*. The MIT Press. Cambridge, Inglaterra.
- BLYDENSTEIN, J. 1962. La sabana de *Trahyogon* del Alto Llano. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 102: 139-206.
- BLYDENSTEIN, J. 1963. Cambios de la vegetación después de la protección contra el fuego. II. Análisis de una parcela de la Estación Biológica después de un año sin quemar. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 103: 239-244.
- BORCARD, D., P. LEGENDRE y P. DRAPEAU. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.

- BULLA, L. 1996. Relationships between biotic diversity and primary productivity in savanna grassland. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective. Springer-Verlag, Berlin.
- BUNDE, A. y S. HAVLIN. 1994. Brief Introduction to Fractal Geometry. En: Bunde, A. y S. Havlin (Eds.). Fractals in Science. Springer-Verlag, Alemania.
- BURROUGH, P. A. 1981. Fractal dimensions of landscape and other environmental data. *Nature* 294: 240-242.
- CHANETTON, E.J. y FACELLI, J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spacial scales hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- CHESSON, P. L. y HUNTLEY, N. 1989. Short-term instabilities and long-term community dynamics. *Trends Ecol. Evol.* 4: 293-298.
- COLLINS, S. y S.M. GLENN. 1990. A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation. *The American Naturalist* 135: 633-648.
- COLLINS, S. y S. BARBER. 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio* 64: 87-94.
- DAGÉT, P. 1980. Le nombre de diversité de Hill, un concept unifecateur dans la théorie de la diversité écologique. *Acta Oecologica* 1: 51-70.
- DALE, M.R. 1999. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- DE PABLO, C.L., B. PECO, E.F. GALIANO, J.P. NICOLAS y F.D. PINEDA. 1982. Space-time variability in mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio* 50: 113-125.
- ESCÓS, J.M., C.L. ALADOS y J.M. EMLÉN. 1995. Fractal structures and fractal functions as disease indicators. *OIKOS* 74: 310-314.
- FARIÑAS, M.R. 1985. Estructura horizontal de la vegetación. Análisis crítico metodológico. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.
- FARIÑAS, M.R. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. CIELAT, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.

- FARIÑAS, M.R. 2000. Dimensión fractal y parches en la estructura horizontal de la vegetación. Resumen L Convención Anual de AsoVAC, Caracas, pp: 58.
- FARIÑAS, M.R. y J.J. SAN JOSÉ. 1985. Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y el pastoreo durante 23 años. Calabozo, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 36:199-200.
- FARIÑAS, M.R. y J.J. SAN JOSÉ. 1987. Efecto de la supresión del fuego y el pastoreo sobre la composición de una sabana de *Trachypogon* en los Llanos del Orinoco. En: San José, J.J. y R. Montes (Eds). *La capacidad bioproductiva de la sabana*. Centro Internacional de Ecología Tropical, I.V.I.C., Caracas.
- FROST, P.G.H., J.C. MENAUT, E. MEDINA, O.T. SOLBRIG, M. SWIFT y B.H. WALKER. 1988. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biological International*, Special Issue 10. IUBS, Paris.
- GREIG-SMITH, P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annals of Botany* 16: 293-316.
- GREIG-SMITH, P. 1961. Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. *Journal of Ecology* 49: 703-708.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- HILL, M.O. 1979. TWISPAN. A fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individual and attributes. Cornell University. Ithaca, N.Y.
- HOAGLAND, B.W. y S. COLLINS. 1997. Gradiente models, gradient analysis, and hierarchical structures in plant communities. *OIKOS* 78: 23-30.
- HULBERT, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- JEFFRIES, M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *OIKOS* 67: 142-148.

- KENKEL, N.C. 1988. Spectral analysis of hummock-hollow pattern in a weakly minerotrophic mire. *Vegetatio* 78: 45-52.
- KENKEL, N.C. y D.J.WALKER. 1993. Fractal and Ecology. *Abstracta Botanica* 17 (1-2): 53-70.
- KOLASA, J. 1989. Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. *Ecology* 70: 36-47.
- KRUMMEL, J.R., R.H. GARDNER, G. SUGIHARA, R.V. O'NEILL y P.R. COLEMAN. 1987. Landscape pattern in a disturbed environment. *OIKOS* 48: 321-324.
- LOPÉZ, D., P. ROA y I. RAMÍREZ. 1971. Estudios en un sedimento ferruginoso llamado localmente "ripio". *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 129: 27-49.
- LUDWIG, J.A. y D. W. GOODALL. 1978. A comparison of paired-with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio* 38: 49-59.
- MACARTHUR, R. H. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- MAURER, B.A. 1985. Avian community dynamics in desert grassland: observational scale and heriarchical structure. *Ecological Monograph* 55: 295-312.
- MAY, R.M. 1975. Pattern of species abundance and Diversity. En: Cody, M. y J.M. Diamond (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard College. USA.
- McNAUGHTON, S.J. 1983. Serengety grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.
- MILNE, B.T. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscape. *Am Nat.* 139: 32-57.
- MONASTERIO, M. 1968. Ecología de las sabanas de América tropical. II Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Rev. Geogr.* 9: 5-37.
- MONASTERIO, M. y G. SARMIENTO. 1968. Análisis Ecológico y Fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 113: 477-524.

- MORSE, D.R., J.H. LAWTON, M.M. DODSON y M.H. WILLIAMSON. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314: 731-733.
- MOTT, J.J., J. WILLIAMS, M. ANDREW y A.N. GILLISON. 1985. Australian savanna ecosystems. Pp:56-82. En: Tohill, J.C. y Mott, J.J. (Eds.) *Ecology and Management of the World's Savannas*. Australian Academy of Science, Canberra.
- PALMER, M.W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial pattern of plant communities. *Vegetatio* 75: 91-102.
- PALMER, M.W. 1992. The coexistence of species in fractal landscape. *Am Nat.* 139: 375-397.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- PHILLIPS, J.D. 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 64: 95-102.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- PIETERS, A. 1993. Efecto de la profundidad y fertilidad del suelo sobre el crecimiento, repartición de biomasa y nutrientes de *Hyparrhenia rufa* (Needs) Stapf. Trabajo Especial de Grado, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- RAMIA, M. 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27: 264-288.
- RINCÓN, N., 1977. Fenología y eficacia de la reproducción de una gramínea africana y tres gramíneas nativas en las sabanas de Barinas. Trabajo Especial de Grado, Universidad de Los Andes, Mérida.
- SÁNCHEZ, P.V. 1987. Clasificación y ordenación de la vegetación de la comunidad herbácea de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 44: 114-122.
- SAN JOSÉ, J.J. y J. GARCÍA-MIRAGAYA. 1979. Contenido de nutrientes en el suelo y en la fitomasa de comunidades de sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120: 136-147.
- SAN JOSÉ, J.J. y M.R. FARIÑAS. 1971. Estudios sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120: 136-147.

- SAN JOSÉ, J.J. y M.R. FARIÑAS. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- SAN JOSÉ, J.J. y M.R. FARIÑAS. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica* 12: 237-247.
- SAN JOSÉ, J.J., M.R. FARIÑAS y J. ROSALES. 1991. Spatial Pattern of Trees and Structuring Factors in a *Trachypogon* Savanna of the Orinoco Llanos. *BIOTROPICA* 23: 114-123.
- SAN JOSÉ, J.J. y E. MEDINA. 1977. Producción de materia orgánica en la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 33: 75-100.
- SANTAMARÍA, F y A. BONAZZI. 1963. Factores edáficos que contribuyeron a la creación de un ambiente xerofítico en el Alto Llano de Venezuela: el arrecife. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 106: 9-17
- SANTAMARÍA, F y A. BONAZZI. 1964. Estudio sobre la permeabilidad del arrecife. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 107: 175-186.
- SARMIENTO, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En: Sarmiento, G. *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Utilización*. Fondo Editor Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SARMIENTO, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- SARMIENTO, G. 1996a. Biodiversity and Water Relations in Tropical Savannas. En: Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer-Verlag, Berlin.
- SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO. Corte ecológico del Estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 115-116: 83-106.
- SARMIENTO, G. y J.F. SILVA. 1997. Un modelo de estados y transiciones de la sabana estacional de los Llanos venezolanos. *ECOTROPICOS* 10: 51-64.
- SHMIDA, A. y S. ELLNER. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.
- SILVA, J. y M. ATAROFF. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savannas in Western Venezuela. *Acta Oecologica* 6: 41-51.

- SILVA, J. y F. CASTRO. 1989. Fire, growth and survivorship in a neotropical savanna grass, *Andropogon semiberbis* (Nees) Kunth in Venezuela. *J. of Tropical Ecology* 5: 387-400.
- SILVA, J. y G. SARMIENTO. 1976a. La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Cient. Venezolana* 27: 68-78.
- SILVA, J. y G. SARMIENTO. 1976b. Influencia de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación ecológica. *Acta Cient. Venezolana* 27:141-147.
- SOKAL, R. y J. ROHLF. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York, USA.
- SOLBRIG, O.T., G. GOLDSTEIN, E. MEDINA, G. SARMIENTO y J. SILVA. 1992. responses of tropical savannas to stress and disturbance: a research approach. En: Wali, M. (Ed.) *Ecosystem Rehabilitation*, vol. 2: Ecosystem analysis and synthesis. Academic Publishing by, The Hague, The Netherland.
- STERLING, A.; B. PECO; M.A.CASADO; E. F. GALIANO y F.D. PINEDA. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *OIKOS* 42: 334-342.
- TALANQUER, V. 1996. Fractus, Fracta, Fractal. *La ciencia desde México* 147, Fondo de cultura económica. México, D.F.
- TILMAN, D. 1993. Community Diversity and succession: The Roles of Competition, Dispersal and Habitat Modification. En: Schulze, E.D. y H.A. Mooney (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structure habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- TURNER, M.G. 1989. Landscape Ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 171-197.
- VEDYUSHKIN, M.A. 1994. Fractal properties of forest spatial structure. *Vegetatio* 113: 65-70.
- VELÁSQUEZ, J. 1965. Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Edo. Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26: 59-101.
- VIRKKALA, R. 1993. Ranges of northern forest passerines: a fractal analysis. *OIKOS* 67: 218-226.

WALKER, B., A. KINZIG, J. LANGRIDGE. 1999. Plant Attribute Diversity, Resilience and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95-113.

WALTER, J. y E. MEDINA. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29: 211-240.

WIENS, J.A., R. L. SCHOOLEY y D. WEEKS. 1997. Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate?. *OIKOS* 78: 257-264.

YÁNEZ, A.P. 1998. Análisis de la distribución de especies vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal páramo-selva nublada del parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de Magister Scientiae en Ecología Tropical. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.

ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, U.S.A.