

# COMPOSICION, ESTRUCTURA, BIOMASA Y PRODUCCION PRIMARIA DE DIFERENTES SABANAS EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DE VENEZUELA

*Guillermo Sarmiento y Mauricio Vera\**

## INTRODUCCION

Conocer la organización espacial, los cambios durante el ciclo anual y la dinámica a largo plazo de los principales ecosistemas constituye uno de los objetivos centrales de la investigación básica en ecología. Este enunciado es aún más válido si lo referimos a ecosistemas primarios naturales y subnaturales, es decir, aquellos que aún no han sido transformados substancialmente por la acción humana.

Las sabanas tropicales, por el ámbito geográfico que abarcan, por la considerable superficie que ocupan, así como por determinar los rasgos fundamentales del paisaje y las bases de la economía en vastas regiones naturales, deben ser consideradas como objetos de estudio prioritarios dentro de la región neotropical y particularmente en Venezuela. La investigación básica sobre sabanas adquiere entonces también una relevancia práctica, ya que es el punto de partida y el fundamento científico de todo proyecto de utilización y de manejo racional de los recursos forrajeros provistos por la vegetación.

Esta problemática, a la vez básica y de posible aplicación, centrada en la ecología de las sabanas tropicales, ha sido abordada en Venezuela en múltiples trabajos y desde varios enfoques, lo que condujo recientemente a la elaboración de los primeros ensayos de generalización y de síntesis, tanto en lo referente a las causas que deter-

\* Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes.

minan la presencia de sabanas y a la heterogeneidad ecológica incluida dentro del concepto de "savana tropical" (Sarmiento & Monasterio, 1975), como a la postulación de un modelo evolutivo simple que vincula las variables ambientales con las características y respuestas morfoestructurales y ecofisiológicas en un tipo particular de ecosistema de savana tropical estacional (Sarmiento, Monasterio & Mooney, 1976).

Sin embargo, ciertas generalizaciones y teorías para interpretar ecológicamente las sabanas tropicales se han basado en extrapolaciones de lo que ocurre en otros ecosistemas mejor conocidos, o se sustentan en una evidencia fáctica o experimental muy débil, particularmente en lo que se refiere a procesos e intercambios dentro de los ecosistemas. Así por ejemplo, la relación entre el factor hídrico y las características estructurales y funcionales de los ecosistemas sabánicos, aunque considerada como decisiva, no ha sido suficientemente analizada, por faltar las mediciones que hubiesen permitido establecer el balance hídrico a lo largo de un ciclo anual para distintas sabanas. Tampoco se dispone de una información adecuada sobre la organización de la biomasa y la productividad aérea y subterránea.

En este trabajo consideraremos la composición florística, estructura y productividad de diferentes sabanas naturales que ocupan distintos habitats dentro de una región natural: los Llanos Occidentales de Venezuela, donde las sabanas son el tipo de vegetación predominante. Se compararán estos parámetros en cuatro comunidades que representan la máxima diversidad local en vegetación herbácea y que ocupan condiciones de habitat muy divergentes dentro de esa región natural. El objetivo es obtener un análisis comparativo entre las mismas, con vistas a establecer el grado de influencia que estas características de las comunidades y de sus habitats tienen sobre los procesos productivos. Por otra parte, el régimen hídrico de las sabanas, conjuntamente con el de los tipos de bosques presentes en la misma región será objeto de un estudio paralelo a éste (Sarmiento y Vera, 1976).

Los principales interrogantes planteados en este estudio fueron:

- a) ¿Cuál es la producción aérea anual del estrato herbáceo?  
¿Es esta producción diferente para distintas comunidades dentro de una misma región?

- b) ¿Cuál es la distribución espacial y cuáles son las variaciones anuales en las respectivas biomásas subterráneas?
- c) ¿Son significativas las diferencias en producción entre distintas sabanas? Es decir, ¿influyen las condiciones particulares del habitat sobre el valor de la producción anual?
- d) ¿Son significativas las diferencias en biomasa y producción en distintos años? ¿Están estas diferencias relacionadas con la pluviometría?

Seleccionamos en los Llanos Occidentales 4 tipos de sabanas, que hemos denominado con el nombre de la serie de suelo sobre las que se encuentran, como sabanas de Boconoíto, Barinas, Garza y Jaboncillo. La composición florística de estas sabanas y su ordenamiento fitosociológico fue realizado anteriormente (Silva y Sarmiento, 1975 a y b), pero no se conocía la fenología de las especies ni la producción primaria en esta zona de los Llanos. Sólo hemos analizado la producción primaria neta de los ecosistemas en su conjunto, sin discriminar la participación de las diferentes especies, ya que son comunidades relativamente ricas. Solamente se tomó en cuenta en cada sabana el estrato herbáceo ignorando las leñosas presentes en una de las comunidades (Boconoíto).

Todas las sabanas estudiadas están sometidas a pastoreo extensivo. Debido a que la estación seca constituye un cuello de botella para la producción animal, la capacidad de carga es muy baja, del orden de 7-10 ha/UA, de modo que el consumo de los vacunos representa una proporción pequeña de la producción primaria aérea. El consumo por la fauna silvestre es nulo para grandes herbívoros y no ha sido analizado para el resto de los consumidores primarios. Debido a esta falta de cuantificación de la biomasa consumida, los valores obtenidos sobre la base de cambios en biomasa, deben ser considerados como subestimaciones de la verdadera producción primaria neta total de la vegetación.

## CARACTERISTICAS DE LA REGION Y DE LAS SABANAS ESTUDIADAS

En la Figura 1 aparece la localización de los 2 sitios donde se estudiaron las sabanas; ambos se encuentran en el Norte del Estado Barinas, próximos al piedemonte de los Andes de Mérida. Uno de los sitios (A) está sobre la carretera de los Llanos, 4 km al Este del Río Paguey y 20 km al Oeste de la ciudad de Barinas; el otro (B) se encuentra a 7 km al Sur del Hato Caroní y 16 km al Sur de la ciudad de Barinas. En el sitio A se estudió una parcela de sabana sobre suelos de la Serie Boconoíto; en el sitio B, tres parcelas de sabanas sobre suelos de las Series Barinas, Garza y Jaboncillo.

Las características ecológicas de esta región de los Llanos Occidentales han sido descritas anteriormente (Sarmiento, Monasterio y Silva, 1971); los suelos de la zona fueron reconocidos y mapeados por Zinck y Stagno, 1965; mientras que la composición y variación de las sabanas han sido analizadas por Silva y Sarmiento, 1975.

La llanura aluvial de los Llanos de Barinas está surcada por numerosos ríos que descienden de los Andes para desembocar en el Apure. Las sabanas estudiadas se encuentran entre dos de estos ríos principales: el Santo Domingo y el Paguey. La mayor parte del área limitada por estos dos ríos está cubierta por sabanas naturales, sólo interrumpidas por bosques de galería que acompañan el curso de los ríos ocupando las terrazas más recientes.

El clima regional se analiza más detalladamente en el trabajo sobre balance hídrico (Sarmiento y Vera, 1976); baste señalar aquí que es un clima cálido isotérmico, con temperaturas medias mensuales de alrededor de 27°C y un régimen de lluvias netamente estacional, ya que del total anual de 1400-1800 mm, el 90% corresponde al "invierno" o estación húmeda, entre abril y noviembre. Se trata, entonces, de un ejemplo típico de clima de sabana tropical o *Aw* del sistema de Koeppen.

El total anual de precipitación va aumentando rápidamente al aproximarse a la Cordillera Andina, de modo que la sabana situada sobre los suelos de la Serie Boconoíto, inmediatamente adyacente al

pedemonte, tiene 400 mm más de lluvia que las tres restantes, pero sin cambiar las características de estacionalidad.

El límite topográfico y geológico entre la llanura y la cordillera está marcado en esta zona por una deposición aluvial del Pleistoceno antiguo, fracturada y basculada a lo largo de fallas paralelas al cordón andino. Esta unidad cronológica, descrita como Q<sub>IV</sub> (Zinck y Stagno, 1965), constituye el depósito y la forma de relieve más antigua de los Llanos Occidentales, y la última, yendo hacia la zona pre-montana, donde predominan las sabanas. Inmediatamente adyacente, pero ya bajo un clima mucho más húmedo en los faldeos andinos, afloran sedimentos terciarios cubiertos enteramente por selvas de baja montaña (Sarmiento, Monasterio y Silva, 1971).

En dirección a los Llanos, antigua deposición Q<sub>IV</sub> se continúa por abanicos que conforman el depósito Q<sub>III</sub> sobre el que se desarrollaron los suelos de la Serie Boconoíto, clasificados como *Haplustalf* últicos. Sobre esta unidad edáfica existe actualmente un mosaico de bosques semidecíduos y sabanas, y una de estas parcelas de sabana fue seleccionada para los estudios de producción.

Continuando hacia la llanura, predominan los depósitos más modernos del Q<sub>II</sub>, cubiertos enteramente por sabanas. En esta unidad se estudiaron las otras tres comunidades, siguiendo una secuencia topográfica, desde una sabana en un sitio alto y bien drenado, correspondiente a un antiguo eje de explayamiento, donde se diferenciaron los suelos de la Serie Barinas (*Paleoustalf óxico*), a una posición topográfica intermedia, con mesa lateral de agua durante el invierno, correspondiente a un antiguo eje de ruptura, con suelos de la Serie Garza (*Paleoustalf óxico*), hasta una depresión mal drenada, anegada durante el invierno, con suelos de la Familia Jaboncillo (*Tropaqualf típico*).

Debido tanto a la diversidad litológica y granulométrica de los materiales parentales como a los diferentes ambientes y formas en que se depositaron, así como a las distintas edades, a las variaciones topográficas en cada unidad deposicional, al modelado posterior del relieve con sus consecuencias sobre el drenaje y la existencia de niveles freáticos estacionales, los suelos que se desarrollaron son diferentes entre sí (Zinck y Stagno, 1965), y las sabanas muestran nota-

bles cambios florísticos y ecológicos en correspondencia con esta variabilidad edáfica. Sin embargo, la variación fitosociológica entre las comunidades de sabanas puede ser descrita como un *continuum* que sigue los principales gradientes ambientales, en especial el de humedad del suelo (Silva y Sarmiento, 1975). Así, numerosas especies muestran un amplio alcance ecológico, apareciendo en comunidades diferentes, aunque con diverso grado de cobertura; otras especies en cambio tienen un espectro fitosociológico más limitado, sirviendo entonces para caracterizar intervalos reducidos de los gradientes ambientales.

Dos factores ecológicos comunes a todas las sabanas de la zona son la pobreza en nutrientes de los suelos y las quemadas anuales. El oligotrofismo es consecuencia, tanto de la composición de los materiales parentales, como producto de una pedogénesis avanzada en condiciones que conducen a la meteorización rápida de los minerales primarios, a la lixiviación y a la neosíntesis de arcillas de muy baja capacidad de intercambio. El fuego, por otra parte, es usado como una primitiva herramienta de manejo de los pastizales, quemándose las sabanas al finalizar la estación seca.

## MÉTODOS

En cada una de las 4 unidades escogidas se seleccionó un sitio accesible que mantuviera una sabana no alterada, es decir que no evidenciara haber sido cultivada anteriormente ni estuviera sobrepastoreada. Los 4 sitios habían sido quemados a finales de la precedente estación seca, pero no conocemos la fecha precisa. En cada sabana se realizó un censo florístico completo en un cuadrado de 100 m<sup>2</sup> y se determinó dentro del mismo la cobertura de las especies mediante 100 puntos distribuidos al azar. Se utilizó este sistema de censo cualitativo (presencia) y cuantitativo (cobertura) porque se había demostrado su eficiencia en trabajos anteriores con las mismas comunidades vegetales y además porque se deseaba que los resultados de la caracterización fitosociológica fueran comparables con las clasificaciones y ordenamientos obtenidos anteriormente, para permitir de esta manera conocer si las muestras elegidas eran representativas del tipo de sabana característico de cada unidad edáfica.

Los censos se realizaron a finales de la estación lluviosa (octubre) cuando la mayor parte de las especies perennes, luego de alcanzar su apogeo vegetativo, ya han florecido y fructificado. En cada sitio se realizó y describió una calicata completa hasta 2 m, tomando asimismo muestras de cada horizonte para los análisis de laboratorio. Estos fueron realizados en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía de la U.L.A.

A partir del 1-XI-73 se tomaron periódicamente en cada sabana 3 muestras de 1 m<sup>2</sup>, en donde se cosechaba a nivel del suelo toda la biomasa aérea vegetal existente, tanto seca como verde. Las muestras eran secadas a estufa y pesadas. Los errores de las medias de las 3 réplicas en cada sabana se mantuvieron aceptablemente bajos, siendo casi siempre inferiores al 10% de las medias. En total se realizaron 14 cosechas correspondientes a 3 ciclos de desarrollo (1973, 74 y 75). En cada época de cosecha se anotaron para cada sabana las especies que estaban en flor o en fruto, de modo de poder relacionar los valores de producción con el desarrollo de algunas especies importantes, aunque, como ya se dijo, la cosecha no fue separada por especies.

Para conocer la biomasa subterránea se comenzó en octubre de 1973 muestreando una columna de suelo hasta 2 m, dividida en intervalos de 20 cm. En el laboratorio se aisló todo el material vegetal existente, tanto por tamizado como por lavado y decantación, el que fue luego secado a estufa y pesado. De acuerdo con el peso total del material vegetal por peso y volumen de suelo seco, se calculó la biomasa subterránea total por intervalos de 20 cm. Como no era factible repetir periódicamente este muestreo profundo, se continuó muestreando el horizonte superficial entre 0 y 20 cm de profundidad, mediante tres submuestras en cada sabana dentro de los mismos cuadrados de corte. Por la misma distribución de las macollas de las gramíneas perennes, la biomasa subterránea varía mucho en función de la distancia al centro de una macolla bien desarrollada. Por este motivo se tomó cada vez una muestra consistente en 3 submuestras, una de ellas en el centro de una macolla, otra en el borde y la tercera en el espacio libre entre 2 macollas. El promedio de las 3 constituye la estimación de la biomasa subterránea en cada sabana para cada fecha de muestreo. En los 20 cm superiores muestreados se encon-

traba, en las distintas sabanas, en octubre de 1973, entre el 42% y el 93% de la biomasa hipogea total.

Estos datos se usaron luego para calcular la variación estimada de biomasa subterránea total a lo largo del año, suponiendo que la distribución vertical de la misma no cambiara significativamente.

En total se tomaron en cada sitio 9 muestras de 3 réplicas cada una, entre octubre de 1973 y octubre de 1975.

La parcela de sabana correspondiente a la serie Barinas fue roturada y cultivada a partir de mayo de 1974; por este motivo se debieron interrumpir las mediciones en esta comunidad, prosiguiéndose desde entonces con el muestreo de las tres unidades restantes.

## RESULTADOS

### *Composición de las sabanas*

En la Tabla 1 se muestrea la cobertura de las especies en cada sabana, mientras que en la Figura 2 se grafican el número de especies de gramíneas, ciperáceas y leguminosas.

Sobre la Serie Boconoíto se encuentra la única sabana arbolada estudiada, con 6 especies de árboles dispersos en el pastizal, a saber: *Byrsonima crassifolia*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides*, *Palicourea rigida* y *Casearia sylvestris*.

Estos árboles tienen una altura de 1.5 a 6 m y la densidad total de las 6 especies en el stand estudiado es inferior a 100 arb./ha, sin contar los juveniles incluidos en el estrato herbáceo. Las especies herbáceas dominantes en esta comunidad son *Leptocoryphium lanatum* y *Elionurus adustus*, luego, con bastante menos importancia, aparecen *Bulbostylis junciformis* y *Trachypogon plumosus*; entre las latifoliadas las más abundantes son *Hyptis brachiata* y *Ruellia geminiflora*. La época de floración de las especies dominantes no se superpone en absoluto, *Elionurus adustus* es la primera en florecer, en marzo inmediatamente después de las quemadas, de modo que en abril las semillas ya están en dispersión; *Leptocoryphium lanatum* florece en mayo, a



TABLA 1

COBERTURA DE LAS ESPECIES CON VALORES IGUALES  
O MAYORES a 1%, EN LOS 4 STANDS ESTUDIADOS

Especies	Comunidades			
	Bacoñoito	Barinas	Garza	Jaboncillo
<i>Aeschynomene brasiliana</i>	5	—	—	—
<i>Andropogon bicornis</i>	—	—	—	2
<i>Andropogon brevifolius</i>	—	4	26	—
<i>Andropogon semiberbis</i>	3	10	—	—
<i>Andropogon selloanus</i>	6	—	14	20
<i>Axonopus canescens</i>	3	13	—	—
<i>Axonopus chrysoblepharis</i>	1	2	—	—
<i>Axonopus purpusii</i>	—	59	53	—
<i>Borreria capitata</i>	—	1	2	—
<i>Bulbostylis capillaris</i>	—	3	—	—
<i>Bulbostylis junciformis</i>	19	—	—	—
<i>Bulbostylis paradoxa</i>	1	—	—	—
<i>Bulbostylis</i> sp.	1	—	—	—
<i>Casearia sylvestris</i>	4	1	—	—
<i>Cassia cultrifolia</i>	1	—	—	—
<i>Cassia</i> sp.	1	—	—	—
<i>Cienfuegosia phlomidifolia</i>	—	4	—	—
<i>Corchorus hirtus</i>	1	1	—	—
<i>Curculigo scorazonaerifolia</i>	—	1	1	—
<i>Crotalaria stipularis</i>	—	1	—	—
<i>Cyperus flavus</i>	1	—	—	—
<i>Cyperus uniolooides</i>	—	—	—	22
<i>Desmodium asperum</i>	—	1	—	—
<i>Desmodium barbatum</i>	—	1	1	—
<i>Dichronema ciliata</i>	—	3	11	—
<i>Eleocharis sulcata</i>	—	—	—	3
<i>Elionurus adustus</i>	62	—	—	—
<i>Eragrostis maypurensis</i>	4	—	—	—
<i>Eragrostis pectinacea</i>	—	—	—	5
<i>Eriosema simplicifolia</i>	—	—	9	—
<i>Euphorbia</i> sp.	—	2	1	—
<i>Evolvulus sericeus</i>	—	4	—	—
<i>Phaseolus diversifolius</i>	5	—	—	—
<i>Phaseolus linearis</i>	—	—	2	—
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	—	—	—	25

## Comunidades

Especies	Boconoíto	Barinas	Garza	Jaboncillo
<i>Hackelochloa granularis</i>	—	12	—	—
<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	—	—	—	1
<i>Hyptis brachiata</i>	24	1	3	—
<i>Hyptis dilatata</i>	—	—	—	1
<i>Ichthyothere terminalis</i>	4	—	—	—
<i>Indigofera lespedezioides</i>	—	1	2	—
<i>Leersia hexandra</i>	—	—	—	19
<i>Leptocoryphium lanatum</i>	80	53	5	—
<i>Melochia arenosa</i>	1	—	—	—
<i>Melochia villosa</i>	—	—	1	6
<i>Paepalanthus</i> sp.	—	—	—	2
<i>Palicourea rigida</i>	1	—	—	—
<i>Panicum</i> sp.	8	1	1	—
<i>Panicum</i> sp.	—	—	—	4
<i>Panicum</i> sp.	—	—	1	—
<i>Paspalum boscianum</i>	—	—	—	4
<i>Paspalum gardnerianum</i>	—	16	—	—
<i>Paspalum plicatulum</i>	—	2	80	—
<i>Paspalum nudatum</i>	—	—	2	66
<i>Paspalum stellatum</i>	—	—	14	12
<i>Paspalum convexum</i>	—	—	—	11
<i>Pavonia speciosa</i>	3	—	—	—
<i>Pectis ciliaris</i>	—	—	1	—
<i>Polygala</i> sp.	—	—	1	—
<i>Psidium guineense</i>	—	1	—	—
<i>Rhynchospora barbata</i>	—	—	5	—
<i>Ruellia geminiflora</i>	11	2	2	—
<i>Sauvagesia</i> sp.	—	—	—	4
<i>Scleria</i> sp.	—	—	12	—
<i>Setaria geniculata</i>	—	2	1	1
<i>Sorghastrum parviflorum</i>	—	—	—	41
<i>Stylosanthes</i> sp.	1	—	—	—
<i>Tephrosia adunca</i>	1	—	—	—
<i>Trachypogon plumosus</i>	10	9	44	—
<i>Trachypogon vestitus</i>	1	36	1	—

comienzos de la época de lluvias; *Bulbostylis junciformis* a finales de julio y comienzos de agosto; *Trachypogon plumosus* en agosto y septiembre. Por este motivo el pico de biomasa en enero, al finalizar el ciclo anual, subestima la producción aérea total, ya que para esa época ha desaparecido totalmente la biomasa reproductiva (inflorescencia, flores y frutos) de las 4 especies dominantes. La biomasa reproductiva en estas especies representa una fracción modesta de su biomasa aérea total, sin embargo, en una de las especies (*Elionurus adustus*) se midió una biomasa reproductiva de 20 g/m<sup>2</sup> a principios de abril, con las semillas ya totalmente desarrolladas.

En la parcela estudiada se registran en total 46 especies en 100 m<sup>2</sup>: 13 gramíneas, 14 leguminosas, 4 ciperáceas, 4 árboles juveniles y 11 hierbas y subfrútices latifoliados. Comparado con las sabanas censadas anteriormente en esta unidad edáfica (Silva y Sarmiento, 1975), el sitio muestreado puede considerarse como normal de este tipo de comunidad, aunque su riqueza florística es algo superior a la media (número medio de especies en 10 censos de 100 m<sup>2</sup>: 36 especies).

La comunidad censada sobre los suelos de la Serie Barinas era una sabana pastizal, con una sola especie arbórea (*Curatella americana*) muy escasa y 3 especies de leñosas bajas (*Casearia sylvestris*, *Psidium guineense* y *Byrsonima verbascifolia*). Las tres especies dominantes de gramíneas eran *Axonopus purpusii*, *Leptocoryphium lanatum* y *Trachypogon vestitus*, pudiendo ser consideradas como subdominantes *Paspalum gardnerianum*, *Hackelockloa granularis*, *Axonopus canescens*, *Andropogon semiberbis* y *Trachypogon plumosus* (Tabla 1). Ninguna latifoliada presentó valores de cobertura superiores al 4%. El número total de especies censadas en 100 m<sup>2</sup> fue de 44, a saber 14 gramíneas, 8 leguminosas, 3 ciperáceas y 19 latifoliadas varias (Figura 2).

Al igual que en el caso anterior, las especies dominantes tienen ciclos anuales desfasados entre sí, *Leptocoryphium lanatum* florece en mayo, *Axonopus purpusii* en junio y julio, *Trachypogon vestitus* en agosto y septiembre, *Paspalum gardnerianum* en mayo-junio; *Axonopus canescens* y *Andropogon semiberbis* a finales de la estación lluviosa.

Comparado con los censos anteriores en sabanas sobre suelos de la Serie Barinas este sitio puede considerarse típico, aunque también algo más rico en especies que la media obtenida anteriormente en 10 censos de la misma área: 36 especies.

La sabana estudiada en la Serie Garza es un pastizal puro dominado por *Paspalum plicatulum*, *Axonopus purpusii* y *Trachypogon plumosus*. *Paspalum stellatum* y *Andropogon selloanus* pueden considerarse subdominantes (Tabla 1). *Andropogon brevifolius* y *Scleria* sp., aunque tienen valores importantes de cobertura, contribuyen poco a la biomasa total por ser especies herbáceas anuales de pequeño porte. En total se encontraron en esta sabana 39 especies: 13 gramíneas, 6 leguminosas, 4 ciperáceas y 16 latifoliadas varias. Como en casos anteriores, esta parcela mostró una riqueza florística ligeramente superior a la media de la comunidad (36 especies). Asimismo las especies dominantes tienen ciclos anuales de desarrollo y reproducción desfasados entre sí.

Finalmente la sabana muestreada sobre los suelos de Jaboncillo corresponde a un pastizal puro dominado por *Sorghastrum parviflorum*, con *Andropogon selloanus*, *Leersia hexandra*, *Paspalum stellatum*, *Paspalum convexum* y *Fimbristylis dichotoma* como subdominantes. *Paspalum nudatum* y *Cyperus uniolooides*, aunque muy importantes en cobertura, contribuyen mucho menos a la biomasa total por su pequeño tamaño. En total se registraron 28 especies en el sitio, frente a un promedio de 27 para 10 censos anteriores en la misma comunidad. De estas 28 especies, 11 eran gramíneas, 3 ciperáceas, las restantes latifoliadas varias, pero no se encontró ninguna leguminosa.

Dos fenómenos diferencian esta comunidad de las restantes sabanas: las especies dominantes de gramíneas florecen a comienzos de la época de lluvias (mayo-julio) y la composición y representación relativa de las especies varía bastante de un año a otro, probablemente reflejando distintas condiciones de encharcamiento provenientes de diferencias pluviométricas interanuales.

#### *Biomasa y producción primaria aérea*

Las Figuras 3 a 6 muestran los datos obtenidos en la cosecha de la biomasa aérea total en cada sabana. Se trazaron las rectas que

suponen una productividad constante a lo largo del año y también las rectas que se aproximan a curvas sigmoideas, quizás más cercanas al comportamiento productivo que podría esperarse teóricamente, con una fase inicial de menor productividad debida al incipiente desarrollo del aparato asimilador, una fase central de mayor productividad que se mantiene durante el intervalo favorable y culmina a finales de la estación húmeda cuando disminuye nuevamente la productividad por la marcada declinación del aparato fotosintético.

Los valores de biomasa para cada una de las sabanas durante los años 1973 y 1974 no difieren significativamente, por lo que fueron utilizados conjuntamente en el trazado de las curvas. Los valores de 1975 solamente son similares a los de años anteriores para la sabana de Boconoíto mientras que para las comunidades de Garza y Jaboncillo, que no fueron quemadas ese año, resultaron naturalmente mucho más elevados que los procedentes al acumularse la biomasa aún no descompuesta del ciclo anterior.

La producción primaria aérea neta mínima para las sabanas de Boconoíto según los valores de los 3 ciclos anuales medidos sería del orden de  $500 \text{ a } 600 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$ ; mientras que las sabanas de Barinas y Garza dan valores de  $600 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$  y las de Jaboncillo de  $600 \text{ a } 700 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$  para los 2 primeros ciclos anuales, pero solamente de  $400 \text{ y } 500 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$  respectivamente para el tercer año cuando no fueron quemadas.

Tomando los valores normales de producción en cada sabana, y suponiendo un ritmo anual constante, se obtienen valores de productividad del orden de  $1.37 \text{ al } 1.92 \text{ g/m}^2 \times \text{día}$ . Los valores máximos medidos entre dos cosechas sucesivas dan  $11 \text{ g/m}^2 \times \text{día}$  para Barinas,  $7.62 \text{ g/m}^2 \times \text{día}$  para Garza,  $8.05 \text{ g/m}^2 \times \text{día}$  para Jaboncillo, todas en el mes de noviembre; Boconoíto, en cambio, mostró una productividad máxima en el mes de septiembre de  $3.06 \text{ g/m}^2 \times \text{día}$ .

Para el año 1973 las diferencias en producción anual entre las 4 sabanas no son estadísticamente significativas. En 1974, en cambio, la producción de la sabana de Jaboncillo resulta significativamente más alta que las de las sabanas de Garza y Boconoíto ( $P > 0.99$ ); mientras que en el año 1975, cuando sólo son comparables Jaboncillo y Garza, aquella continúa siendo significativamente mayor.

*Estructura, biomasa y producción primaria subterránea*

En las Figuras 7 a 10 aparece la distribución vertical de la biomasa subterránea en las 4 sabanas, desde la superficie hasta 200 cm, tal como fue medida el 1-11-73, así como la correspondiente biomasa aérea para esa fecha.

Los rasgos más interesantes que muestran estas gráficas son la baja relación Biomasa Aérea/Subterránea (0.27 a 0.37) en ese momento de la estación húmeda, cuando ya la biomasa aérea ha llegado a cerca de un 80% de su máximo anual. Es decir, que en este período la mayor parte de la biomasa del ecosistema se encuentra bajo tierra. Además, esta biomasa hipogea se concentra notablemente en los niveles superiores del suelo; en el caso de la sabana de Jaboncillo por ejemplo, el 93% de la biomasa subterránea se encuentra en los primeros 20 cm del suelo. Solamente las sabanas de Barinas muestran una repartición más regular de la biomasa subterránea, pero aún así el 42% de la misma se encuentra entre 0 y 20 cm.

La Figura 11 muestra las oscilaciones de la biomasa subterránea en los primeros 20 cm del suelo en cada una de las 3 sabanas entre noviembre de 1973 y octubre de 1975.

En las 3 sabanas analizadas (Garza, Jaboncillo y Boconoíto) se evidencian amplias variaciones en la biomasa subterránea a lo largo del ciclo anual, así como diferencias notables entre distintos años. Sin embargo, el procedimiento de muestreo utilizado no nos permite conocer la significación estadística de las variaciones, ya que se ha trabajado en cada fecha con una sola muestra compuesta por 3 submuestras que representan las condiciones debajo, al lado y entre las macollas de las gramíneas en cada sabana. Por este motivo no puede considerarse cada una de las submuestras como una estimación de la biomasa subterránea de la comunidad considerada, sino que el promedio de las 3 constituye una única estimación aceptable.

Las variaciones anuales de biomasa hipogea son 2 a 5 veces más notables en los suelos hidromorfos de Jaboncillo que en las otras comunidades, mientras que resultaron menos acentuadas en Garza, sabana que presenta las condiciones hídricas más uniformes a lo largo del año (Sarmiento y Vera, 1976). La sabana hiperestacional (Jabonci-

llo) es la que sufre mayores variaciones anuales en la biomasa subterránea, se le aproxima la sabana estacional más seca (Boconoíto), mientras que la sabana estacional con condiciones de humedad menos desfavorables (Garza) es la que tiene menor amplitud en las oscilaciones de la biomasa hipogea.

La sabana de Jaboncillo muestra oscilaciones anuales en la biomasa subterránea entre 0 y 20 cm, entre valores extremos de 1020 y 254 g/m<sup>2</sup>, es decir una diferencia de 766 g/m<sup>2</sup>, la que nos indicaría la producción primaria neta mínima de la parte hipogea de la comunidad para esa profundidad. Si la relación de distribución de la biomasa con la profundidad se mantuviera constante, la producción mínima anual entre 0 y 200 cm sería de 1084 g/m<sup>2</sup>, es decir un 30-40% mayor que la correspondiente producción aérea de 600-700 g/m<sup>2</sup> × año.

La relación biomasa aérea a subterránea (A/S) oscila durante el ciclo anual entre 0.01 inmediatamente después de la quema, aumentando hasta 2.14 en el momento de apogeo reproductivo para disminuir a 0.52 poco antes de la quema.

La sabana de Boconoíto muestra oscilaciones anuales de biomasa subterránea entre 1400 y 415 g/m<sup>2</sup> para los primeros 20 cm de suelo, donde se concentra el 74% de la biomasa hipogea. De acuerdo con estos valores de producción primaria neta mínima de esta parte sería de 985 g/m<sup>2</sup> para el horizonte de 0 a 20 cm, y de 13 a 30 g/m<sup>2</sup> para todo el perfil hasta 200 cm. Recordando que la producción aérea es del orden de 500 g/m<sup>2</sup>, los datos indicarían una relación aproximada de 2,5:1 entre producción subterránea y aérea.

La relación A/S oscila entre 0.01 después de la quema hasta un máximo de 0.85 en el momento de mayor apogeo del aparato asimilatorio, disminuyendo luego continuamente hasta 0.47 en la estación seca.

La sabana de Garza muestra variaciones de biomasa subterránea en los primeros 20 cm de 930 a 384 g/m<sup>2</sup>, lo que corresponde a una producción de 546 g/m<sup>2</sup> para este horizonte, o de 674 g/m<sup>2</sup> para todo el perfil entre 0 y 200 cm. Es decir, la producción subterránea supera a la aérea en un 10-20%.

La relación A/S muestra un patrón de variación similar al de las otras sabanas, alcanzando un valor máximo de 0.92 en el mes de septiembre. La Tabla 2 resume algunos aspectos de la marcha anual de la biomasa y la producción en las 3 sabanas.

## DISCUSION

### *Consideraciones sobre la metodología utilizada para el cálculo de la producción primaria*

Los valores que hemos obtenido de producción anual de las sabanas representan subestimaciones del valor real debido a que un conjunto de variables no han sido tomadas en cuenta. Dejando de lado los errores estadísticos derivados del muestreo, que para la parte aérea oscilaron entre el 5% y el 10%, distintos parámetros no son considerados al tomar el valor de máximo pico anual de la biomasa como estimación de la producción, lo que introduce errores por subestimación. Entre estas cantidades producidas pero no consideradas en las mediciones de biomasa están las siguientes:

a) En estas sabanas las diversas especies dominantes en cada comunidad contribuyen con un alto porcentaje de la producción total anual. Puede verse por ejemplo en la Tabla 1, cómo del número total de especies presentes en cada una de las 4 sabanas estudiadas sólo unas pocas dominantes alcanzan valores de cobertura superiores al 10%, y éstas contribuyen entre el 70% y el 87% de la suma de las coberturas de todas las especies. Puede estimarse entonces que ellas también contribuirán en una proporción similar a la producción anual.

Ahora bien, como ya hemos señalado anteriormente, existe un marcado desfasaje en los ritmos anuales de crecimiento y reproducción de las distintas dominantes en cada sabana, por lo que cada una de ellas alcanza su apogeo vegetativo (medido en biomasa aérea verde) y su apogeo reproductivo en un momento diferente del año. Este hecho induce a una notable subestimación al considerar el pico absoluto de biomasa aérea de la comunidad como total de la producción. En este momento de máxima absoluta, ya varias dominantes han flo-



ALGUNOS VALORES DE BIOMASA Y PRODUCCION EN SABANAS  
DE LOS LLANOS OCCIDENTALES

	Boconoíto	Barinas	Garza	Jaboncillo
Máxima biomasa aérea (g/m <sup>2</sup> ) fecha	534 22-11-73	590 28-2-74	604 (912) 28-2-74 (9-9-75)	705 (1181) 3-2-75 (9-9-75)
Máxima biomasa Subterránea (g/m <sup>2</sup> ) fecha	1400 1891 1-11-73	408 963 1-11-73	930 1148 4-2-75	1020 1357 4-2-75
Mínima biomasa Subterránea (g/m <sup>2</sup> ) fecha	415 561 6-9-74		384 474 6-9-74	254 273 6-9-74
Producción subterránea (g/m <sup>2</sup> × año)	985 1330		546 674	766 1084
Producción total (g/m <sup>2</sup> × año)	1864		1278	1789
Variación interanual de la producción aérea (g/m <sup>2</sup> )	1973 1974 1975	534 ± 146 529 ± 44 530*	604 ± 60 552 ± 27 400*	522 ± 1113 705 ± 33 500*

\* Valores estimados por extrapolación.

recido, fructificado y dispersado sus semillas, y se encuentran en una fase de declinación vegetativa. Para tener una idea del orden de magnitud de esta subestimación, hemos medido para una especie de gramínea dominante, *Elionurus adustus*, que florece muy tempranamente, un total de biomasa reproductiva (incluyendo inflorescencias, flores, frutos) de 20 g/m<sup>2</sup>. Considerando también las otras dominantes, así como todas las restantes especies que se reproducen en una época distinta a la del pico de biomasa, se puede estimar la biomasa reproductiva total no considerada en el pico de máxima biomasa aérea como del orden de magnitud de los 80 a 100 g/m<sup>2</sup>.

b) La descomposición de la biomasa que va ocurriendo simultáneamente con el crecimiento durante la estación húmeda no puede ser estimada con suficiente precisión. Cuando la sabana no ha sido quemada, parte de la biomasa aérea producida el año anterior, al no ser eliminada por el fuego, se descompone paulatinamente durante el siguiente período húmedo, pero una buena proporción de la misma aún persiste hacia finales de la estación lluviosa, indicando así la lentitud del proceso de descomposición. En las sabanas quemadas, en cambio, el fuego elimina de una vez casi toda la biomasa aérea, substituyendo así a la descomposición.

A pesar de esta lentitud en descomponerse, una parte de la biomasa producida a comienzos del período de crecimiento se descompone y desaparece antes de terminar el período de lluvias. Esta fracción descompuesta origina una subestimación de la producción aérea que puede calcularse del orden del 5% de la misma.

c) Las sabanas que hemos estudiado estaban todas sometidas a un pastoreo extensivo de vacunos. En base al número de cabezas existentes, puede calcularse la carga animal media en 7-10 ha/UA, lo que representaría un consumo anual (considerando 2.400 kg/año por UA) de 24 a 30 g/m<sup>2</sup> × año.

d) El consumo de herbívoros nativos no ha sido tomado en cuenta. Aunque, como ya hemos señalado, es nulo para grandes herbívoros, deben tenerse en cuenta a los pequeños mamíferos y aves, a otros vertebrados parcialmente herbívoros, especialmente reptiles, así como a los invertebrados de consumo aéreo y subterráneo. Los datos conocidos para otras sabanas tropicales como Lamto, en Costa de Mar-

fil (Lamotte, 1975), con condiciones ecológicas bastante similares a las nuestras, nos conduce a estimar este valor de consumo total por la fauna nativa dentro del orden de los  $10 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$ , dividido en partes aproximadamente iguales entre vertebrados e invertebrados.

Teniendo en cuenta todas estas correcciones podemos considerar que la producción anual de las sabanas por el método del pico de máxima biomasa subestima el valor real al menos en  $140\text{-}170 \text{ g/m}^2 \times \text{año}$ .

### *Producción primaria en sabanas tropicales*

Blydenstein (1962, 1963) refiere los primeros datos sobre biomasa herbácea y producción anual de las sabanas en Venezuela, correspondientes a la Estación Biológica de los Llanos, en las proximidades de Calabozo, Estado Guárico, a 300 km al oriente de las sabanas aquí estudiadas.

Las sabanas de Calabozo reciben 1.250 mm anuales de lluvia, con un régimen similar al de los Llanos de Barinas. Fisonómicamente son sabanas arboladas de aspecto semejante a las que hemos estudiado en los suelos de la Serie Boconoíto, pero son más pobres florísticamente, teniendo como especies dominantes a *Trachypogon plumosus*, *Trachypogon montufari* y *Axonopus canescens*. En parcelas totalmente protegidas del pastoreo, quemadas entre diciembre y marzo, Blydenstein encuentra valores de biomasa herbácea aérea entre 229 y  $534 \text{ g/m}^2$  en plena época de floración, es decir a mediados de la estación de lluvias (agosto-septiembre), mientras que una parcela no quemada ese año alcanzó en el mismo período una biomasa aérea total de  $681 \text{ g/m}^2$ .

Determinando la producción aérea de sabanas quemadas en diferentes épocas y sabanas con 1 hasta 4 años sin quemar, Blydenstein obtuvo valores entre 241 y  $342 \text{ g/m}^2$ . Al parecer, por los datos presentados, las diferencias entre diferentes años y tratamientos no resultan significativas.

Estos valores subestiman la producción aérea anual de las sabanas, pues sólo se midió su desarrollo hasta agosto-septiembre, ignorándose todo el crecimiento posterior hasta el momento de la quema. En las sabanas de Barinas este incremento desde septiembre a febrero

alcanza al menos el 33% del total anual. Si aplicamos este criterio a los datos de Blydenstein habría que sumarles un 50% a los valores obtenidos, lo que llevaría la producción anual al orden de 400-450 g/m<sup>2</sup> año. Este valor, algo más bajo que el de las sabanas equivalentes en Barinas (500-600 g/m<sup>2</sup> año) puede deberse tanto a la menor diversidad florística como a las precipitaciones menores en Calabozo.

El mismo autor encuentra en las mismas sabanas de Calabozo una biomasa subterránea, entre 0 y 10 cm, que varía de 161 a 292 g/m<sup>2</sup>, en una época no especificada del año. Considerando la concentración de raíces en ese horizonte del orden del 60% del total, se obtendrían datos de biomasa hipogea del mismo orden de magnitud que los máximos valores estimados para la biomasa epigea.

Calculando en base a los datos de Blydenstein la productividad diaria media de las sabanas de Calabozo durante los 5 meses de mediciones (abril-agosto), se obtienen valores de 2.7 g/m<sup>2</sup> × día, poco inferiores a los valores obtenidos en la sabana similar de Boconoíto durante el mes de máximo crecimiento, septiembre (3.06 g/m<sup>2</sup> × día).

Medina (1966) menciona el valor de 280 g/m<sup>2</sup> como producción aérea anual de una sabana en la misma zona de Calabozo, pero en suelos muy pobres, confirmando el orden de magnitud de las cifras antes mencionados, pero sin dar indicaciones sobre métodos de medida o errores estadísticos.

San José y Medina (1975), trabajando en el mismo sitio y con la misma sabana que Blydenstein, encuentran en base al pico de máxima biomasa aérea viva en el mes de agosto, valores de producción aérea anual de 325 a 415 g/m<sup>2</sup>. Vale en este caso la misma objeción que en el trabajo de Blydenstein, de que el pico de máxima biomasa verde no representa el total de producción aérea neta, pues desconoce la biomasa producida durante 6 meses al año (septiembre-febrero). Tampoco se puede saber en este caso si las diferencias entre producción de distintas parcelas bajo diferente tratamiento (quemada y no quemada) resultan estadísticamente significativas. La mayor parte de la biomasa aérea herbácea es producida por las 3 especies de gramíneas dominantes antes mencionadas.

Escobar y González Jiménez (1975) obtienen en el Hato El Frío, Estado Apure, a 180 km al SO de Barinas, bajo condiciones climáticas similares a las de los Llanos Occidentales, máximos anuales de biomasa aérea total de  $700 \text{ g/m}^2$  en sabanas de banco, comparables ecológicamente y florísticamente con las de Garza, y de  $800 \text{ g/m}^2$  en sabanas de bajíos, comparables a las de Jaboncillo. Estos valores de producción anual quedan dentro del mismo orden de magnitud que los obtenidos en el presente trabajo.

Medina y Sarmiento (1976), citan datos inéditos de San José y Medina sobre producción primaria de distintas sabanas en la zona de Calabozo. Considerando también el pico de máxima biomasa verde del mes de agosto, los valores citados son de  $198 \text{ g/m}^2$  y  $229 \text{ g/m}^2$  para biomasa aérea y subterránea respectivamente en sabanas de *Trachypogon* sobre suelos poco profundos,  $570 \text{ g/m}^2$  y  $227 \text{ g/m}^2$  para sabanas de *Trachypogon* en suelos profundos y  $653 \text{ g/m}^2$  y  $552 \text{ g/m}^2$  para sabanas de *Andropogon* en suelos inundables. Los valores de las dos últimas comunidades se asemejarían entonces a las sabanas sobre suelos de Jaboncillo del presente trabajo, que ocupan asimismo habitats comparables en cuanto a condiciones de humedad.

La comparación de las sabanas venezolanas con otras sabanas tropicales se dificulta por el número de ecosistemas diferentes con fisonomía de sabana o de pastizal que existen en los trópicos, que incluyen sabanas húmedas como las de Costa de Marfil (Lamto), sabanas preforestales o derivadas en Nigeria (Olokomedji), bosques claros o sabana-bosque como el Miombo de Zaire, así como pastizales semiáridos y áridos en Australia, India, Senegal y Africa Meridional.

Los ecosistemas de sabanas de los Llanos venezolanos son comparables con los de Lamto (Lamotte, 1975). En esta zona de la Costa de Marfil la precipitación anual es de 1280 mm, con 3 meses secos, es decir si bien el total anual es menor que en los Llanos Occidentales, el período seco es más corto. En las sabanas de *Hyparrhenia* o de *Loudetia* en Lamto, Lamotte indica una producción anual aérea de 800 a  $1000 \text{ g/m}^2$  y una producción subterránea de 1000 a  $1900 \text{ g/m}^2$ , es decir un máximo para la producción total de  $2900 \text{ g/m}^2$ . En este total se incluye el consumo de los herbívoros nativos.

En un tipo similar de sabana en Nigeria (Rains, de acuerdo a Bourlière y Hadley, 1970), obtuvo valores mucho más bajos, 340 g/m<sup>2</sup> para el máximo de biomasa aérea, con 1120 mm de precipitación anual, pero una estación seca 2 ó 3 meses más prolongada.

En síntesis, los valores de biomasa y producción obtenidos para las sabanas en la zona estudiada, si bien mayores que algunos datos previos, quedan dentro de la escala de valores conocidos para estos ecosistemas en otras regiones. Pasaremos ahora a discutir las relaciones entre estos parámetros estructurales y funcionales y otras variables vegetacionales.

### *Relaciones entre producción y otras variables ambientales y vegetacionales*

Considerando los factores externos y las variables vegetacionales que influyen en la producción de las sabanas, vemos en primer lugar que no existe una relación evidenciable entre número total de especies presentes y producción total. Si bien la sabana de Boconoíto, más rica en especies (46), es la de mayor producción total (1864 g/m<sup>2</sup> × año), la sabana de Garza, con 39 especies, produce menos que la de Jaboncillo con 28 especies (1278 y 1789 g/m<sup>2</sup> × año, respectivamente).

Sin embargo, estas sabanas, más ricas en especies herbáceas que las de la Estación Biológica de los Llanos en Calabozo, son también más productivas. Con respecto a las características del habitat, vemos que para un mismo lugar y año, la sabana hiperestacional (Jaboncillo) llega a producir una biomasa aérea hasta un 30% superior a la de las sabanas estacionales (Barinas y Garza). Comparando distintos lugares, vemos que Boconoíto con 400 mm de lluvias más que las otras 3 sabanas, aunque es la de mayor producción global (aérea y subterránea) apenas supera la cifra total de Jaboncillo. Sin embargo, debemos recordar que la sabana de Boconoíto, por ser la única que tiene un estrato de árboles bajos, debe alcanzar una producción total para toda la comunidad mayor que el valor estimado, que sólo consideró la parte herbácea.

Si consideramos las variaciones interanuales en producción y su relación con las precipitaciones, debemos hacer notar que para los años 73 y 74 la pluviosidad fue en ambas localidades bien inferior a la media (Tabla 3). En 1975, en cambio, a juzgar por los datos de los 7 primeros meses, únicos disponibles hasta este momento, la pluviosidad es normal en la zona de la sabana de Boconoíto (Corozo-Palmitas) y superior a la media en Hato Caroní. Sin embargo, la producción aérea en Boconoíto no varió significativamente durante los 3 años, y la de las otras sabanas no varió durante los 2 primeros, mientras que disminuyó en el último por no haber sido quemadas. En este caso también resulta aparente que cuando las sabanas no son quemadas su producción aérea disminuye.

TABLA 3

PROMEDIO DE PRECIPITACION ANUAL EN mm Y PRECIPITACION DURANTE EL PERIODO DE MEDICIONES EN LA LOCALIDAD DE HATO CARONI, 7 km AL NORTE DE LAS SABANAS DE BARINAS, GARZA Y JABONCILLO; Y EN LA LOCALIDAD DE COROZO-PALMITAS, 6 km AL NO DE LA SABANA DE BOCONOITO. EL TOTAL PARA 1975 SE OBTUVO EXTRAPOLANDO LOS DATOS DE LOS 7 PRIMEROS MESES

	1973	1974	1975	Promedio 20 años
Hato Caroní	1093	1017	1600-1650	1358
Corozo-Palmitas	1330	1158	1800-1850	1834

Por último, si examinamos los ritmos productivos de las 4 sabanas, es decir la acumulación de biomasa a lo largo del ciclo anual (Figuras 3 a 6) podemos ver que estos aparecen como esencialmente similares en Barinas y Garza, ambas sabanas estacionales con características ecológicas más próximas entre sí que con las otras sabanas. Por el contrario, la sabana de Boconoíto presenta un patrón de desarrollo algo diferente, con una fase inicial de crecimiento lento que se prolonga hasta bien entrada la estación de lluvias, seguida de un período relativamente corto de crecimiento más acelerado. Sin duda las condiciones desfavorables para el desarrollo, probablemente relacionadas con deficiencia de agua en el suelo, persisten en este ambiente

durante un tiempo mucho más prolongado que en el caso anterior. A su vez la sabana hiperestacional de Jaboncillo muestra una tendencia contraria a Boconoíto, manteniendo un ritmo continuo de crecimiento durante todo el período de lluvias y primera parte de la estación seca. Debemos hacer notar que esta comunidad dispone de un exceso de agua en el suelo, por su localización en cubetas con alto nivel freático.

## CONCLUSIONES

Para terminar, enunciaremos concisamente las principales conclusiones y los interrogantes que subsisten sobre la producción de estas sabanas tropicales.

1. De las 4 comunidades analizadas es posible que sólo 2, las sabanas de Barinas y de Garza, presenten similitudes en los ritmos productivos, en el valor de la producción aérea, en la relación A/S y en grado algo menor en la biomasa subterránea y su distribución vertical.

Ambas comunidades, aunque difieren netamente en composición florística, en especies dominantes y en características edáficas, tienen muchas similitudes ecológicas, como lo demuestra el que sus respectivas series de suelos correspondan al mismo subgrupo (*Paleoustalf óxico*). La diferencia ecológica fundamental entre ambas está en la existencia de un nivel freático estacional en los suelos de Garza que puede alcanzar hasta 40 cm, mientras que en los suelos de Barinas este nunca sobrepasa los 130 cm. Como consecuencia, la biomasa radical de la sabana en Barinas está mejor repartida en profundidad, mientras que en Garza se concentra mucho más en los primeros 20 cm (79% vs. 42%). Este hecho debe influir en el desarrollo de la biomasa hipogea, pero aparentemente influye poco en la cantidad y en la modalidad de la producción aérea.

2. La sabana de Jaboncillo ocupa suelos con hidromorfia estacional (*Tropaqualf típico*), con un nivel freático en superficie en la época húmeda. Este hecho configura un habitat totalmente distinto al de las otras 3 sabanas consideradas, dado tanto por las condiciones hídricas de saturación estacional como por el desarrollo de horizontes



argílicos de muy difícil penetración para las raíces, ya a los 40 cm de profundidad. Este hecho hace que toda la biomasa radical se acumule en superficie (96% en los primeros 40 cm) y que estas plantas deban pasar por un período de saturación hídrica y otra de total desecamiento. Esta sabana hiperestacional tendrá por tanto composición florística, estructura, ritmos productivos y productividad muy diferentes a las otras. En nuestro caso puede apreciarse que la sabana de Jaboncillo produce una biomasa aérea hasta un 30% superior a la de las otras sabanas. Su producción subterránea también parece superar en la misma cantidad a la de la comunidad vecina sobre suelos de Garza.

3. La variabilidad interanual en las sabanas de Garza y Jaboncillo en los 3 años de mediciones no ha sido grande. Ha estado asociada únicamente a la quema, disminuyendo la producción aérea cuando no fueron quemadas.

4. La Sabana de Boconoíto se encuentra en suelos bien drenados (*Haplustalf últico*), sin nivel freático al alcance de las plantas herbáceas en ninguna época del año, pero más ácidos y pobres por el mayor lavado (Sarmiento y Vera, 1976). La producción aérea de esta sabana se mantuvo constante durante los 3 ciclos medidos, no difiriendo de la de las sabanas más equivalentes ecológicamente (Garza, Barinas), a pesar de las diferencias pluviométricas interanuales e interestacionales. Es decir, que en los Llanos Occidentales, aún con diferencias pluviométricas importantes entre localidades, y el mismo tipo ecológico de comunidad, la sabana estacional tiene una producción primaria similar aunque difieran las características edáficas al nivel de Serie o al de Gran Grupo de suelo. En cambio un tipo ecológicamente distinto de comunidad, la sabana hiperestacional, difiere en producción primaria, alcanzando en este caso valores mayores. Asimismo se ve que variaciones pluviométricas interanuales importantes tienen poca influencia sobre la producción, siendo mucho más notable la acción del fuego.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido parcialmente financiado con fondos del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la ULA (Subsi-

dio C-27), organismo al que expresamos nuestro mayor reconocimiento.

Queremos dejar constancia de nuestro agradecimiento a los técnicos del Laboratorio de Ecología Vegetal señores Luis Nieto y Héctor Molina, quienes pusieron decidido empeño en realizar las delicadas tareas técnicas de campo y laboratorio con la mayor responsabilidad. A los demás miembros del Grupo de Ecología les agradecemos la desinteresada colaboración prestada cada vez que ella les fue solicitada.

## RESUMEN

En el presente trabajo se estudió la producción primaria de cuatro sabanas naturales que se encuentran sobre diferentes unidades de suelo en dos zonas de los Llanos Occidentales de Venezuela. Las sabanas fueron primero caracterizadas florísticamente en forma cualitativa y cuantitativa, luego la biomasa aérea total y la biomasa subterránea fueron muestreadas durante un período de 24 meses, correspondiente a 3 ciclos de crecimiento. También se estudió la distribución vertical de la biomasa subterránea en cada comunidad desde la superficie hasta 200 cm de profundidad.

Los valores de producción aérea obtenidos en las 3 sabanas estacionales sometidas a quemas anuales oscilaron entre 530 y 600  $\text{g/m}^2 \times \text{año}$ , sin variaciones significativas de un año a otro o de una comunidad a otra. Sin quema, en cambio, la producción disminuye. La producción primaria neta total sin embargo resultó un 50% mayor en la sabana con mayor pluviometría (1864 vs. 1278  $\text{g/m}^2 \times \text{año}$ ). La comunidad de sabana hiperestacional tuvo una producción aérea más elevada que la de las sabanas estacionales (máximo de 700  $\text{g/m}^2 \times \text{año}$ ), mientras que su producción primaria total resultó equivalente a la más productiva de las sabanas estacionales (1789  $\text{g/m}^2 \times \text{año}$ ).

Se discuten los factores que hacen que estos valores sean subestimaciones de la producción real, así como las influencias que en la producción pueden ser atribuidas al tipo de habitat, a la pluviosidad y a sus variaciones interanuales.

## SUMMARY

The yearly cycles of standing crop and underground biomass were recorded during 3 growing seasons for four natural savannas occurring on contrasting habitats in the Venezuelan western llanos. Vertical distribution of underground biomass down to 200 cm was determined at the end of the rainy season.

Aerial primary production of the burned seasonal savannas ranged between 530 and 600 g/m<sup>2</sup> yr, without significant variations from year to year or from one community to another. The total net primary production however was 50% greater in the community with higher rainfall (1864 vs. 1278 g/m<sup>2</sup> yr). The hyperseasonal savanna showed an aerial production higher than that of seasonal communities (maximum of 700 g/m<sup>2</sup> yr) and a total production within the same order of the seasonal savanna at the wetter locality (1789 g/m<sup>2</sup> yr).

These production figures are nearly equivalent to previous data on similar tropical grasslands. The shortcomings of the standing crop method are discussed, as well as the influences on primary production of total rainfall, habitat conditions and rainfall variability.

## REFERENCIAS

BLYDENSTEIN, J.

1962 —La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 102: 139-206.

---

1963 —Cambios en la vegetación después de la protección contra el fuego. I. Aumento anual en materia vegetal en varios sitios quemados y no quemados en la Estación Biológica. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 103: 233-38.

BOURLIÈRE, F. and HADLEY, M.

1970 —The ecology of tropical savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 125-152.

ESCOBAR, A. y GONZALEZ JIMENEZ, E.

1975 —Production primaire de la savane inondable. *IV Symp. Int. Ecologie Trop. Lubumbashi, Zaire.*

LAMOTTE, M.

- 1975 —The structure and function of a tropical savanna ecosystem. En F. Golley & E. Medina (Eds.): *Tropical Ecological Systems*, 179-222. Springer Verlag, New York.

MEDINA, E.

- 1966 —Aspectos ecofisiológicos de la vegetación llanera. Mimeo.

————— y SARMIENTO, G.

- 1976 —Tropical Grazing Land Ecosystems of Venezuela. En UNESCO: *Tropical Grazing Land Ecosystems*. (En prensa).

SAN JOSE, J. J. and MEDINA, E.

- 1975 —Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. In F. Golley & E. Medina (Eds.): *Tropical Ecological Systems*: 251-264, Springer Verlag. New York.

SARMIENTO, G. and MONASTERIO, M.

- 1975 —A critical consideration of environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. En F. Golley & E. Medina (Eds.): *Tropical Ecological Systems*, 223-250 Springer Verlag, New York.

—————, MONASTERIO, M. & MOONEY, H.

- 1976 —Towards an understanding of a tropical savanna ecosystem. (En preparación).

—————, MONASTERIO, M. y SILVA, J.

- 1971 —Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Cient. Venez.* 22: 52-61.

—————, y VERA, M.

- 1976 —Balance hídrico en sabanas y bosques tropicales de los Llanos de Venezuela. (En preparación).

SILVA, J. y SARMIENTO, G.

- 1975 —a) Un ordenamiento de las sabanas de Barinas y su relación con las series de suelos. *Acta Cient. Venez.* (En prensa).

- 1975 —b) Influencia de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación ecológica. *Acta Cient. Venez.* (En prensa).

ZINCK, A. y STAGNO, P.

- 1965 —Estudio edafológico de la zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Estado Barinas. MOP. Guanare.

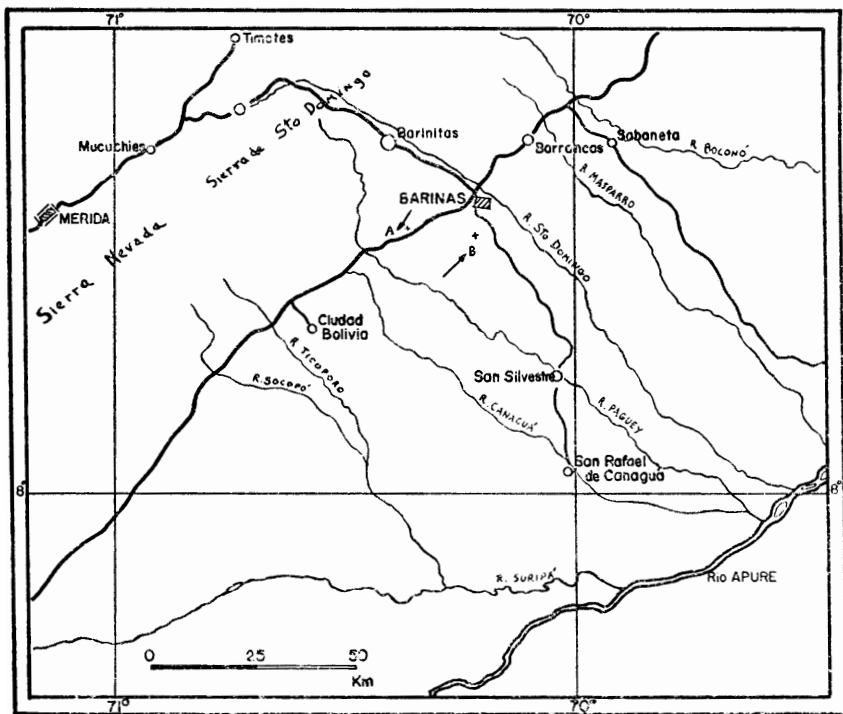


FIGURA 1

Localización de las sabanas estudiadas. En el punto A se encuentra la sabana sobre suelos de la serie Boconoíto. En el punto B se estudiaron las sabanas sobre suelos de Barinas, Garza y Jaboncillo.

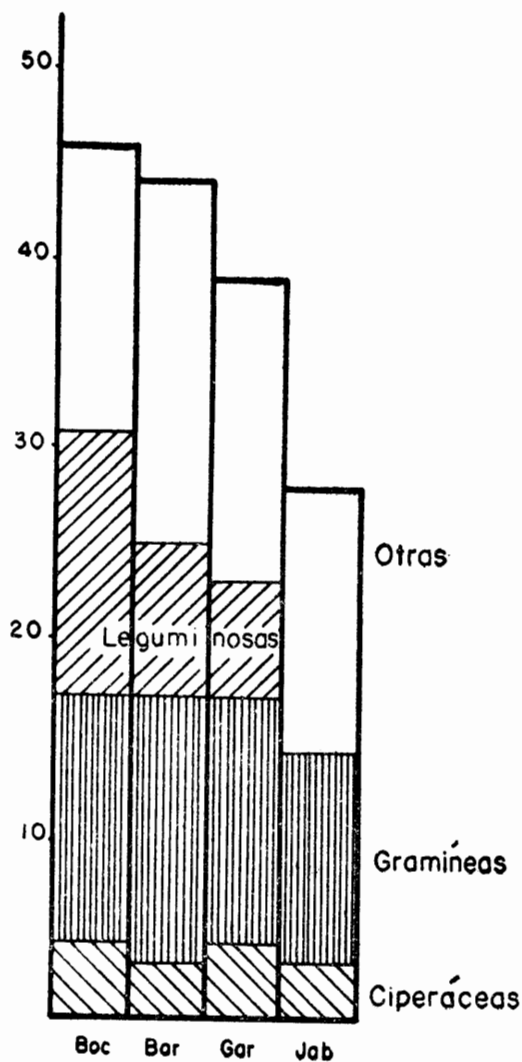
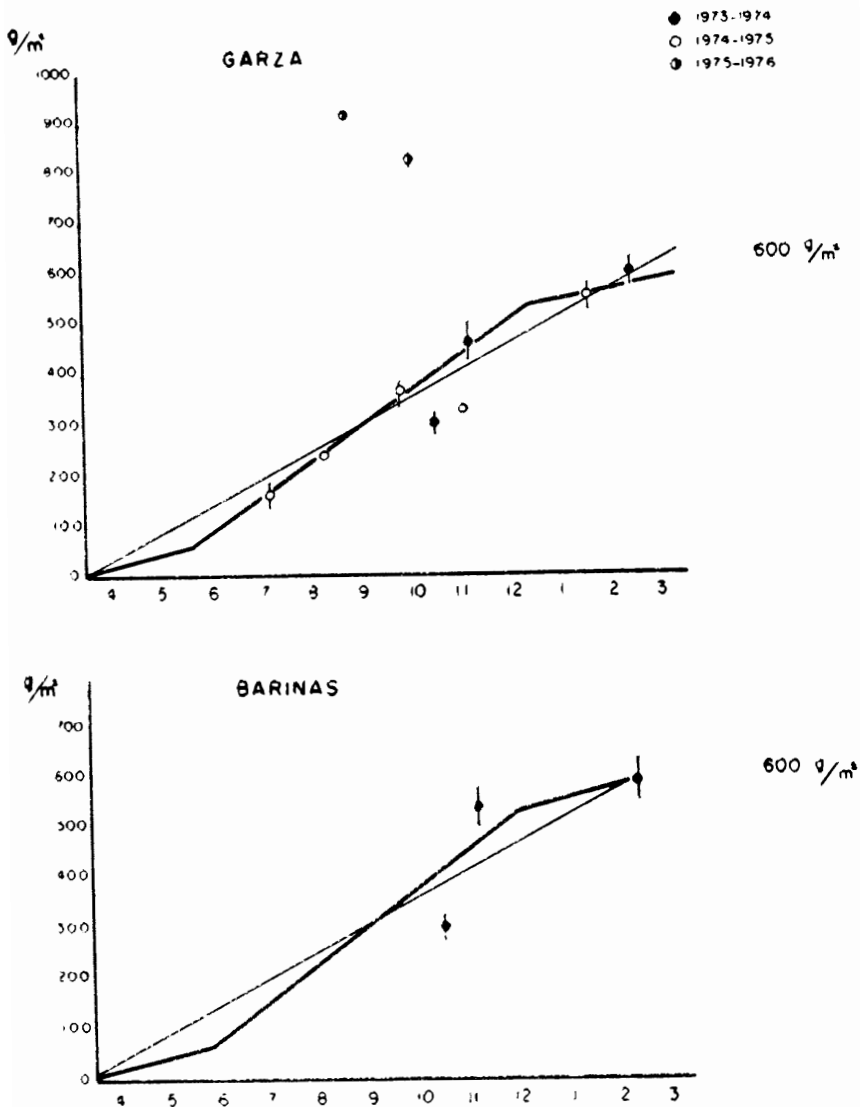
Nº SPP/100 m<sup>2</sup>

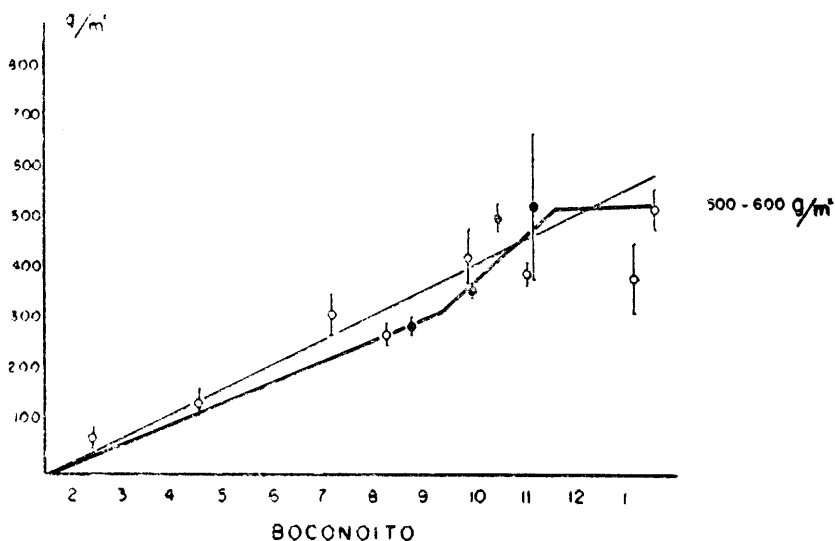
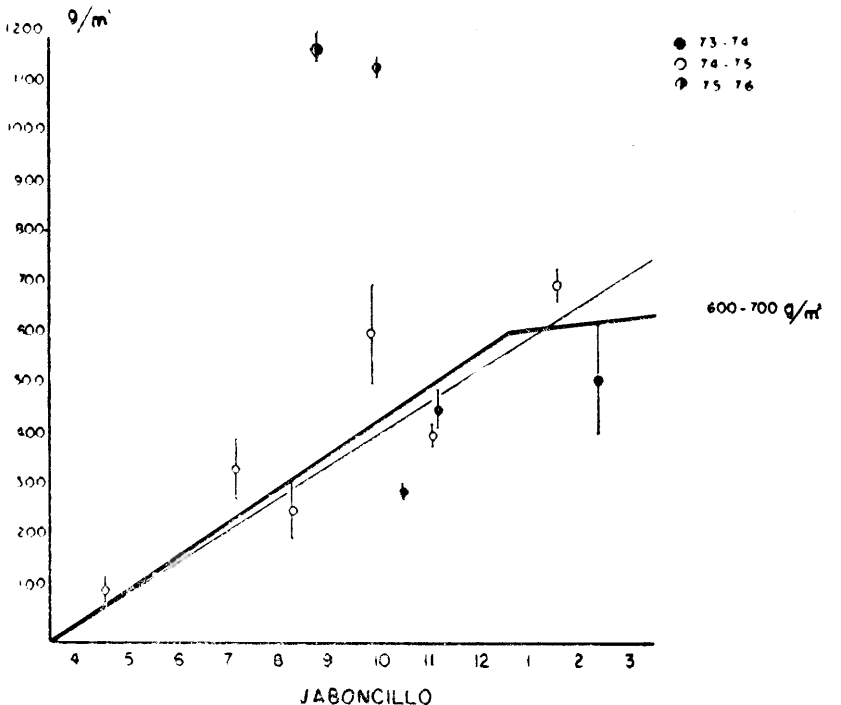
FIGURA 2

Número total de especies presentes en cada una de las comunidades estudiadas. Se separan las 3 familias más importantes: Gramíneas, Leguminosas y Ciperáceas.



FIGURAS 3 y 4

Evolución durante el ciclo anual de la biomasa aérea total en las sabanas de Garza y Barinas. En Barinas sólo se dispone de los datos para el ciclo 73-74; en Garza para 3 ciclos. Los valores mucho más altos de 1975 se han dejado fuera de las curvas.



FIGURAS 5 y 6

Evolución durante el ciclo anual de la biomasa aérea total en las sabanas de Jaboncillo y Boconoíto. En las curvas de Jaboncillo no se consideraron los valores correspondientes a 1975. Obsérvese que el origen de las curvas, correspondiente al momento de la quema, es diferente en ambas sabanas.



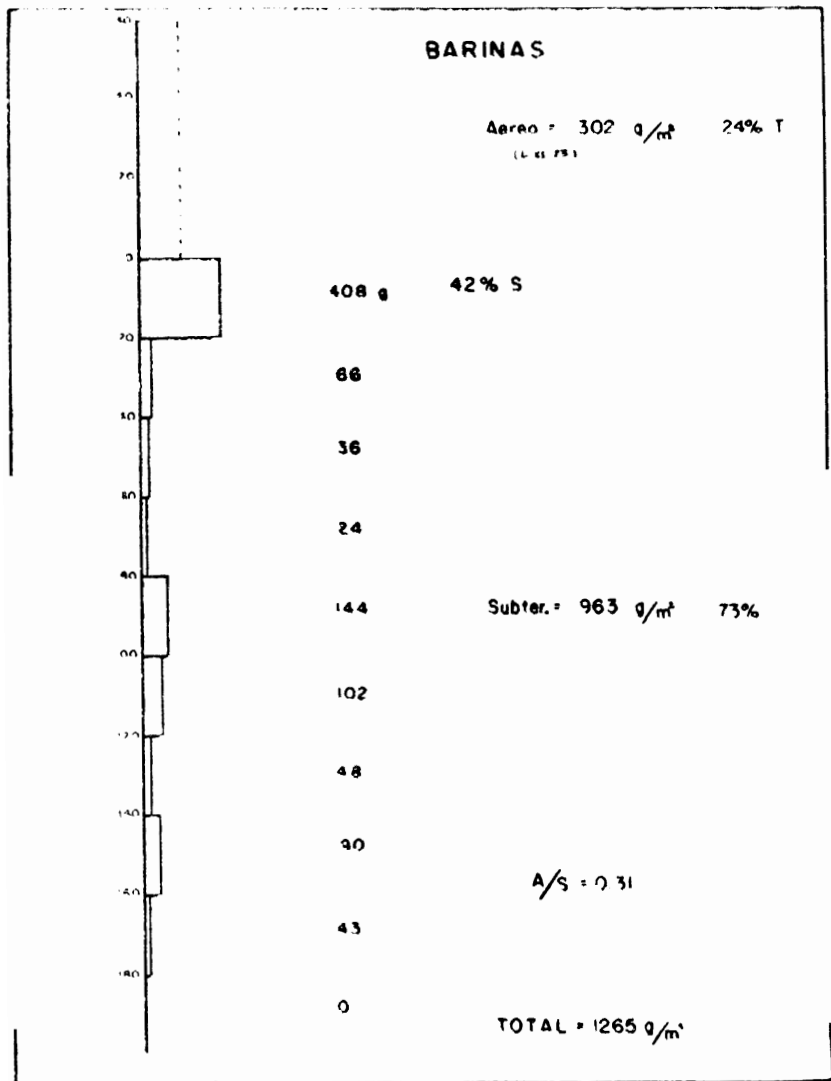


FIGURA 7

Distribución vertical de la biomasa subterránea en la sabana de Barinas hacia finales de la estación húmeda (4-10-73). Se representa asimismo la biomasa aérea para esa misma fecha.

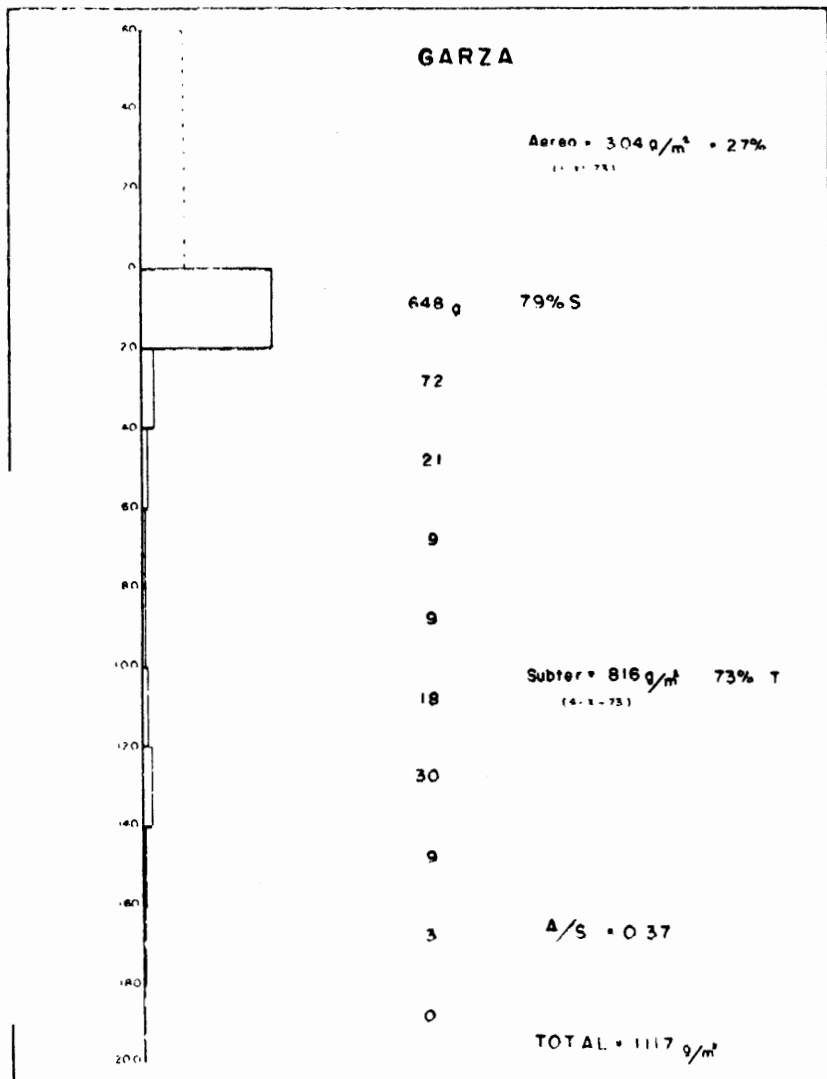


FIGURA 8

Distribución vertical de la biomasa subterránea en la sabana de Garza hacia finales de la estación húmeda (4-10-73). Se representa asimismo la biomasa aérea para esa misma fecha.

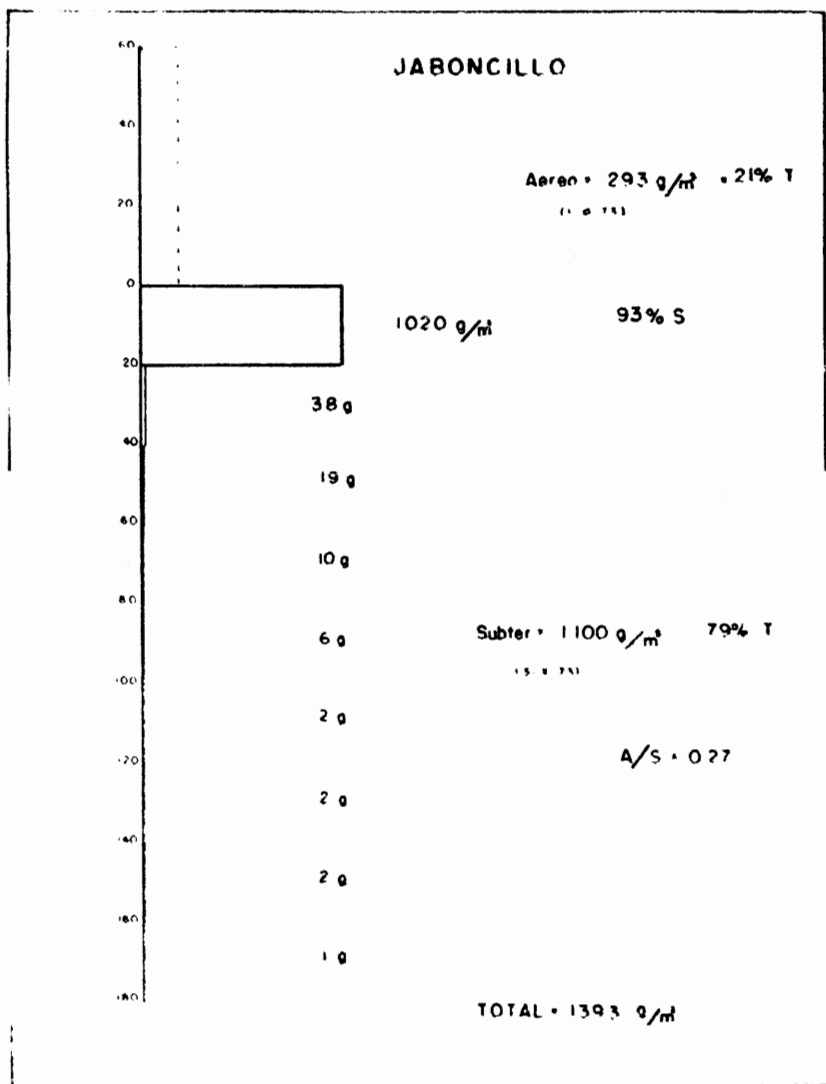


FIGURA 9

Distribución vertical de la biomasa subterránea en la sabana de Jaboncillo hacia finales de la estación húmeda (1-10-73). Se representa asimismo la biomasa aérea para esa misma fecha.

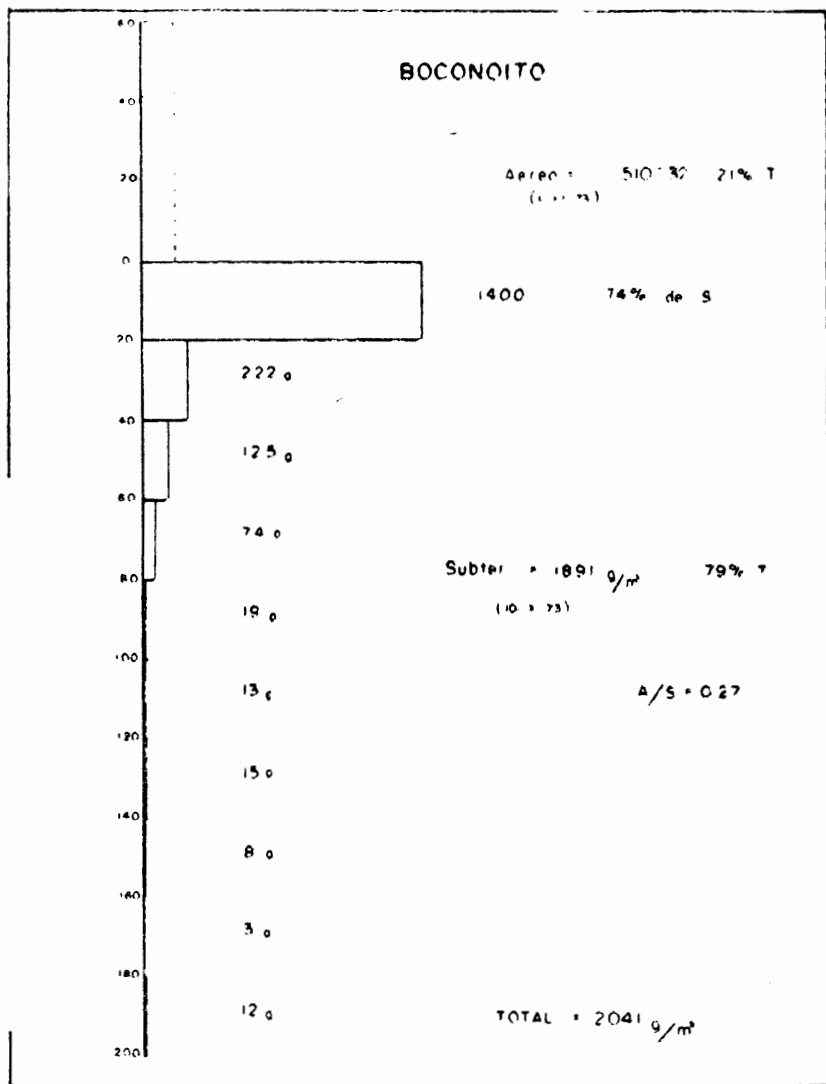
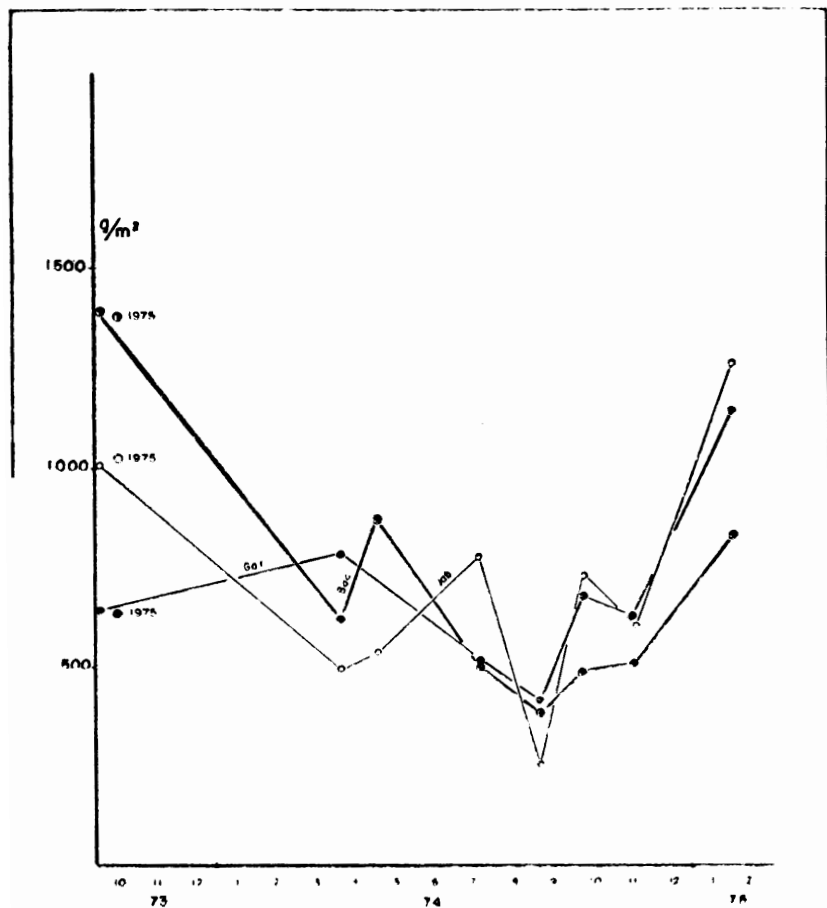


FIGURA 10

Distribución vertical de la biomasa subterránea en la sabana de Boconoito hacia finales de la estación húmeda (1-10-73). Se representa asimismo la biomasa aérea para esa misma fecha.



Variación de la Biomasa Hipogea (0-20 cm) en las Sabanas

Figura 11

FIGURA 11

Variación de la biomasa subterránea en las sabanas de Garza, Jaboncillo y Boconofo.