

Efecto de una quema sobre el crecimiento y demografía de vástagos en *Sporobolus cubensis*

M. Josune Canales y Juan F. Silva

Departamento de Biología y Postgrado de Ecología Tropical,
Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela

ABSTRACT

Fire is a very important factor in the dynamics of Venezuelan savannas and very little is known on how it affects grass species which differ in their phenologies. In order to learn about the effects of fire which occur at the end of the dry season on *Sporobolus cubensis*, a precocious grass of the seasonal savannas of Western Venezuela, changes in its aerial and below-ground phytomass were measured and the demography of its shoots was studied in two groups of plants: one protected from fire and the other burnt by the end of March. Monthly observations were made during the growing season. Aerial, rhizome, root biomass and the number of shoots per plant were always significantly higher among protected plants. This is related to a decrease in shoot production in the burnt plot. Although shoot overall mortality was lower in this group as compared to protected plants, fire seemed to be the most important shoot mortality factor in burnt plants at the beginning of the growing season. On the other hand, fire stimulated the flowering of the plants. In savannas burnt regularly by the end of the dry season, *S. cubensis* should have a faster population turnover rate than in protected savannas.

KEY-WORDS: Venezuela - Savanna - Fire - Primary production -
Population dynamics - Phenology - *Sporobolus cubensis*.

RÉSUMÉ

Le feu est l'un des facteurs majeurs de la dynamique des savanes vénézuéliennes. Son effet différentiel sur des groupes phénologiques variés est encore peu connu. Afin d'analyser l'effet d'un feu de fin de saison sèche sur *Sporobolus cubensis*, on a étudié les variations des phytomasses aérienne et souterraine, ainsi que la démographie des tiges sur deux groupes de plantes de cette espèce, l'un brûlé, l'autre protégé du feu. Des observations ont été faites tous les mois pendant la saison de croissance. Les phytomasses aérienne et souterraine, ainsi que le nombre de tiges par plante, ont toujours atteint en savane non brûlée des valeurs statistiquement supérieures à celles observées dans les parcelles brûlées. Cela vient de la forte diminution du taux de production des tiges dans les parcelles brûlées bien que la mortalité totale des tiges fût plus importante dans les parcelles protégées. Le feu a un effet négatif sur la production des plantes brûlées mais stimulant sur leur floraison. Dans les savanes fréquemment brûlées à la fin de la saison sèche, *Sporobolus cubensis* aurait un taux de renouvellement de ses populations supérieur à ce qu'il est en savane protégée des feux.

MOTS-CLÉS : Venezuela - Savane - Feu - Production primaire -
Dynamique des populations - Phénologie - *Sporobolus cubensis*.

INTRODUCCION

La frecuencia de los incendios en la vegetación de sabanas es una de las características comunes de este ecosistema tropical, al extremo de que las especies vegetales

de la sabana son consideradas pirófitas, es decir adaptadas al fuego (SARMIENTO & MONASTERIO, 1975) y en algunos casos el fuego ha sido considerado como un factor esencial en el mantenimiento del ecosistema como tal (MENAUT & CESAR, 1982). A pesar de existir varios trabajos sobre las características y consecuencias ecológicas del fuego en las sabanas tropicales (LACEY *et al.*, 1982; TROLLOPE, 1982; GILLON, 1983) todavía conocemos poco de sus efectos sobre las distintas poblaciones de plantas que componen estas comunidades.

SAN JOSÉ & MEDINA (1975) encontraron que una quema ocurrida en Diciembre (comienzos de la época seca) hizo aumentar la producción de las especies subordinadas durante la estación húmeda siguiente. Se ha propuesto también, que muchas de las especies dominantes en el estrato herbáceo de la sabana dependen de la ocurrencia de quemadas para su floración (COUTINHO, 1976, 1982). Estas especies en general florecen a fines de la época seca y comienzos de la húmeda, poco tiempo después de las quemadas; es decir, exhiben floración precoz (SARMIENTO, 1984). Las diferencias fenodinámicas entre las especies pueden determinar distintas respuestas al fuego, dependiendo de su frecuencia y época en que ocurre. Aún cuando las quemadas son comunmente utilizadas para obtener rebrotes durante la época seca, se desconoce la naturaleza de las respuestas específicas al fuego. Se ha sugerido (SARMIENTO, 1983), que la diversidad de las comunidades de sabana, en particular de especies de gramíneas dominantes, es debida en parte a la ocurrencia de quemadas en épocas y con frecuencias variables. En consecuencia, cambios en los regímenes de quemadas, podrían generar cambios en la composición y por ende en la estructura y funcionamiento de la comunidad de sabana (LACEY *et al.*, 1982; TROLLOPE, 1982). Hay evidencias de que la exclusión total del fuego produce cambios importantes en la estructura de las comunidades de sabana, no sólo en las poblaciones de leñosas (GRANIER & CABANIS, 1976; MENAUT, 1977; SAN JOSÉ & FARIÑAS, 1983), sino también en las poblaciones de gramíneas (FARIÑAS & SAN JOSÉ, 1985). Estos efectos hacen posible el uso del fuego como herramienta de manejo de los pastos nativos en sabanas tropicales (TOTHILL, 1971).

En las comunidades de sabanas de los Llanos Occidentales de Venezuela es común encontrar gramíneas codominantes con distintas fenologías, no sólo en cuanto a la época de floración, sino también en cuanto a sus ritmos de crecimiento vegetativo (SARMIENTO, 1983). Estas especies pueden además diferir en varias características demográficas (SILVA & ATAROFF, 1985). Parece probable que estas diferencias en los ritmos de crecimiento influyan en las respuestas de las plantas al factor fuego. Se piensa que el daño por fuego será mayor si éste ocurre durante el período de crecimiento activo de la planta (LACEY *et al.*, 1982). Hemos comenzado a estudiar el efecto del fuego sobre varias especies de gramíneas codominantes en una sabana estacional. Las especies precoces florecen a finales de la época seca y comienzos de las lluvias y sus semillas se dispersan de inmediato y germinan al cabo de unas dos o tres semanas en el suelo (SILVA & ATAROFF, 1985). Además crecen con rapidez y forman la mayor parte de la biomasa aérea de la sabana durante los primeros meses de la estación de lluvias, antes de que se produzca el pico de crecimiento de las especies intermedias y tardías. Son plantas en macolla, que no sobrepasan los 70 cm de altura y forman el estrado gramíneo bajo de la sabana.

En este trabajo se analiza el efecto de una quema ocurrida a fines de la estación seca sobre el crecimiento anual de *Sporobolus cubensis* Hitchc., una especie de gramínea precoz de las sabanas estacionales de los Llanos Occidentales de Venezuela.

MATERIALES Y METODOS

El estudio fue realizado en una comunidad de sabana situada en el Hato Palma Sola a 10 km al Oeste de la ciudad de Barinas (08° 38' N-70° 12' O). El paisaje es de colinas formadas por depósitos pleistocénicos antiguos que fueron ligeramente levantados y plegados por la tectónica andina cuaternaria y que forman parte del piedemonte de la Cordillera de los Andes de Venezuela.

La temperatura media anual es de 27° C con poca variación a lo largo del año. La precipitación anual es de 1 500 mm, marcadamente estacional, con 4 a 5 meses secos (Diciembre a Abril) y 8 meses de lluvias (Abril a Diciembre). La figura 1 muestra la curva de precipitaciones correspondiente a 1981.

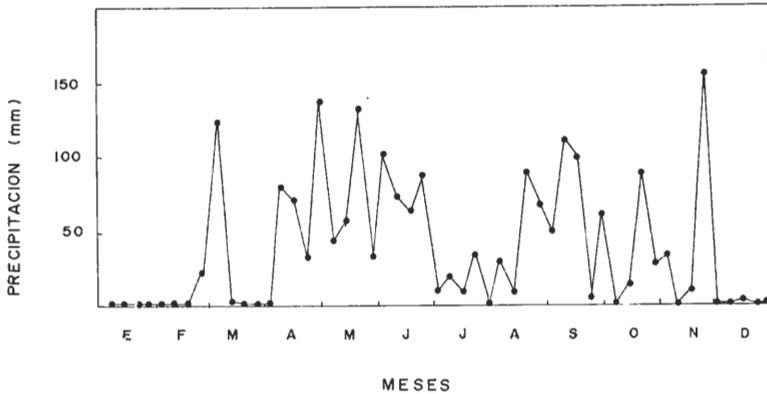


FIG. 1. — Precipitación semanal en Barinas en 1982 (Datos del MARNR, Venezuela).

Pueden ocurrir fluctuaciones importantes en la precipitación anual, con diferencias de hasta 1 000 mm entre el año más seco y el más húmedo. Otras variaciones están relacionadas con la ocurrencia de lluvias durante la estación seca, con la duración de la estación de lluvias y con la duración e intensidad de un mínimo secundario durante el mes de Julio. Desafortunadamente, no existen estudios sobre los patrones de estas variaciones ni su posible efecto sobre las comunidades de sabana. A pesar de la proximidad de la Cordillera de los Andes, el área está dentro de la región climática llanera (MONASTERIO, 1970).

La comunidad es una sabana estacional típica (SARMIENTO, 1984), con una cubierta herbácea dominada por gramíneas (*Trachypogon plumosus*, *Leptocoryphium lanatum*, *Sporobolus cubensis*, *Elyonurus adustus*, *Andropogon semiberbis*, *Axonopus canescens*) y con árboles dispersos (*Bowdichia virgilioides*, *Casseearia sylvestris*, *Palicourea rigida*). Casi todos los años estas sabanas son quemadas intencionalmente hacia fines del periodo seco (Marzo-Abril). La parcela experimental fue protegida del pastoreo desde el año anterior al estudio.

Sporobolus cubensis es una de las 6 gramíneas perennes codominantes de la sabana estudiada. Crece formando macollas (HITCHCOCK, 1909) cuya porción perenne es subterránea, muy ramificada en ejes simpodiales cortos (rizomas o ramas) que forman una macolla compacta. Cada rizoma o tallo crece hacia la superficie del suelo y su yema apical produce varias hojas, así, la biomasa aérea es esencialmente foliar. Eventualmente, la yema terminal del eje puede formar un culmo alargado que termina en una inflorescencia.

Si bien cada rizoma corto, o eje simpodial, es morfológicamente un vástago, en este trabajo hemos reservado ese nombre para la parte terminal con los nudos que llevan follaje y eventualmente una inflorescencia. Usando el enfoque de concebir la planta como una metapoblación de vástagos (WHITE, 1979; FOURNIER, 1983), decidimos estudiar el efecto del fuego sobre el crecimiento aéreo de las macollas de *S. cubensis* mediante la dinámica demográfica de vástagos. A tal fin, se seleccionaron

dos parcelas de aproximadamente 20×10 m en un área homogénea de sabana protegida del pastoreo. Una parcela (A) fué protegida mediante un cortafuegos de 1,5 m de ancho, mientras que la otra (B) se dejó sin esa protección. En cada parcela se seleccionaron y marcaron 25 plantas en Enero de 1981. Las plantas fueron seleccionadas de tamaño similar, entre 8 y 10 cm de circunferencia basal, que consideramos representativo del grupo de adultos reproductivos jóvenes dentro de la población. Las plantas marcadas tenían un promedio de $12,24 \pm 0,51$ vástagos por macolla. En cada planta todos los vástagos fueron marcados usando anillos metálicos numerados. Aproximadamente cada tres semanas las plantas eran revisadas anotándose los vástagos en las siguientes categorías: nuevos, produciendo follaje, reproductivos y muertos.

La sabana se quemó en la última semana de Marzo y a pesar de la protección, un sector de la parcela protegida fué afectada por el fuego, resultando 18 plantas del grupo A quemadas en medida variable. El 2 de Abril se procedió a marcar 18 nuevas plantas en la porción no quemada de la parcela A siguiendo los criterios iniciales.

Para determinar la biomasa aérea (culmos y hojas vivas), la necromasa aérea (culmos y hojas muertas), la masa de rizomas y la masa de raíces, se cosecharon plantas de la población de *S. cubensis* en cada una de las dos parcelas. Antes del fuego, se cosecharon 10 plantas al azar en toda el área (parcelas A + B) en dos fechas diferentes. Después del fuego se cosecharon 10 plantas en el área quemada (Grupo B) y 5 en el área sin quemar (Grupo A), todas entre 8 y 10 cm de circunferencia basal, en cuatro fechas diferentes. Las plantas eran extraídas con bastante cantidad de suelo. En el laboratorio la fracción de raíces se separaba lavando las muestras de suelo y tamizándolas con un tamiz de 35 mesh. La suma de los distintos compartimientos fue considerada la fitomasa total de la planta.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los cambios en la biomasa aérea (fig. 2 a) muestran un incremento entre Marzo y Julio para ambos grupos, con tasas aparentemente constantes y ligeramente más altas en el grupo A (protegido). En este grupo la biomasa aérea aumentó de 2 gramos de peso seco por individuo (g/planta) en Marzo a más de 8 g/planta en Julio. En el grupo B (quemado), el incremento ocurrió después de la quema, a fines de Marzo, hasta un máximo de 4 g/individuo también en Julio. La necromasa aérea (fig. 2 b) aumentó en el grupo A en forma casi constante desde cerca de 2 g/planta en Marzo hasta 8 g/planta en Noviembre. En cambio en el grupo B incrementó después del fuego hasta alcanzar 2 g/individuo en Junio, sin mostrar cambios posteriores. Los cambios totales en la fitomasa aérea (biomasa + necromasa) ocurren entre Marzo y Julio, cuando las plantas alcanzan su peso máximo (fig. 2 c). Las macollas del grupo A alcanzaron un promedio máximo de $14,5 (\pm 1,4)$ g/planta, mientras que el promedio máximo del grupo B fue sólo de $5,9 (\pm 0,8)$ g/planta, es decir menos de la mitad del promedio de A.

En el grupo A, el peso promedio de rizomas (fig. 3 a) incrementó desde Marzo ($3,2 \pm 0,5$ g/planta) a Noviembre ($11,7 \pm 1,8$ g/individuo) mientras que en el grupo B alcanzó un máximo en Julio ($5,2 \pm 0,5$ g/planta). La biomasa radical (fig. 3 b) siguió un curso similar al de la fitomasa aérea, estabilizándose hacia el mes de Julio. Sin embargo, en este caso hubo incremento en el peso de raíces desde Febrero, claramente relacionado con la desacostumbrada precipitación ocurrida entre fines de Febrero y principios de Marzo (ver fig. 1). Este efecto no se observa en la biomasa aérea ni el número de vástagos por planta.

El peso promedio máximo de raíces en el grupo A fue de $15,4 (\pm 3,7)$ g/planta, mientras que en el grupo B fué de $10,4 (\pm 1,4)$ g/planta. Para Noviembre, el peso de rizomas por planta en A casi triplica el peso inicial de Enero, mientras que en el grupo B, después de un aumento a mediados de la estación de lluvias declina luego a los valores iniciales. Igualmente el peso de raíces por planta se triplica en el grupo A en el

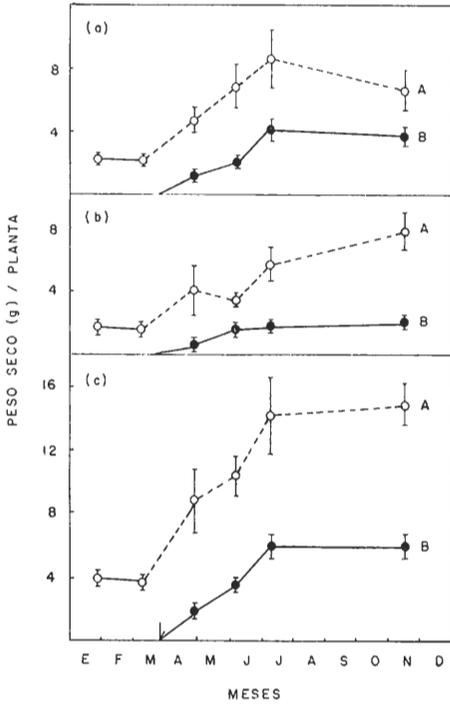


FIG. 2.

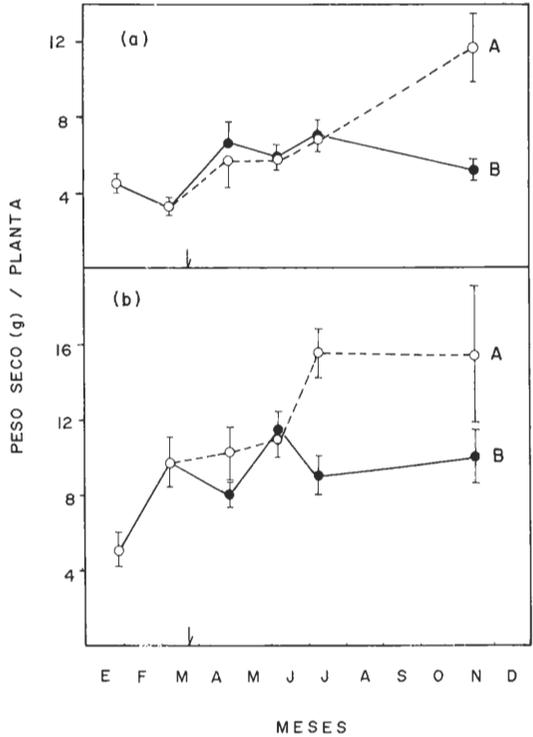


FIG. 3.

FIG. 2. — Cambios en el promedio de biomasa aérea por individuo (a); de necromasa aérea por individuo (b) y de Fitomasa aérea (biomasa + necromasa) por individuo (c), en plantas no quemadas (A) y quemadas a fines de Marzo (B) en 1982. ↓ : fecha de la quema.

FIG. 3. — Cambios en el promedio de peso seco de rizomas por individuo (a) y de raíces por individuo (b), en plantas no quemadas (A) y quemadas (B) durante 1982. ↓ : fecha de la quema.

lapso de Enero a Noviembre mientras que sólo se duplica en el grupo B durante el mismo lapso. Estas diferencias pueden deberse al mayor desarrollo del follaje en las plantas no quemadas en comparación a las quemadas (ver más adelante).

Las diferencias en el peso seco de los distintos compartimientos entre los dos grupos de plantas, detectadas por el método de cosecha, coinciden notablemente con los resultados de la dinámica demográfica de los vástagos. En las plantas quemadas (B) no hubo cambios en el número de vástagos desde Febrero hasta Junio (fig. 4), registrándose un incremento moderado de Julio a Octubre. En cambio en las plantas protegidas (A) hubo un aumento constante desde Marzo a Octubre. El número de vástagos por planta en éste grupo incrementó de 12,2 ($\pm 1,86$) en Enero y 15,6 ($\pm 1,00$) en Abril a 34,9 ($\pm 3,77$) en Noviembre, es decir, más del doble. En cambio, en el grupo quemado aumentó de 12,3 ($\pm 0,71$) a 19,6 ($\pm 2,37$), solamente 1,6 veces. Al finalizar la estación de lluvias, las macollas del grupo A tenían en promedio 1,7 más vástagos que las macollas quemadas, y esta diferencia es significativa ($p < 0,05$).

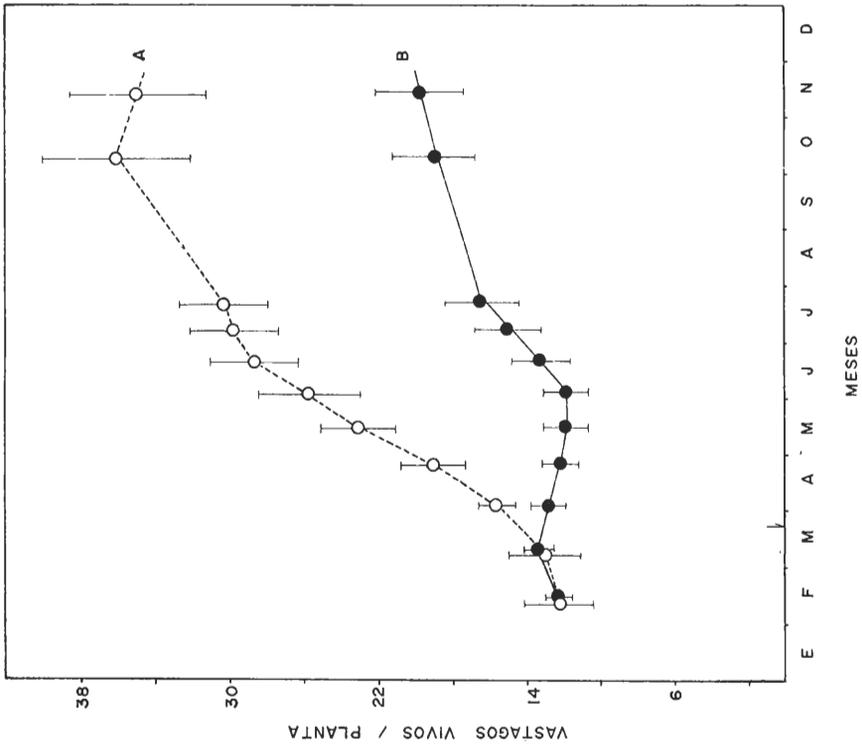


FIG. 4. — Número promedio de vástagos por individuo en plantas no quemadas (A) y quemadas (B) durante 1982. ↓ : fecha de la quema.

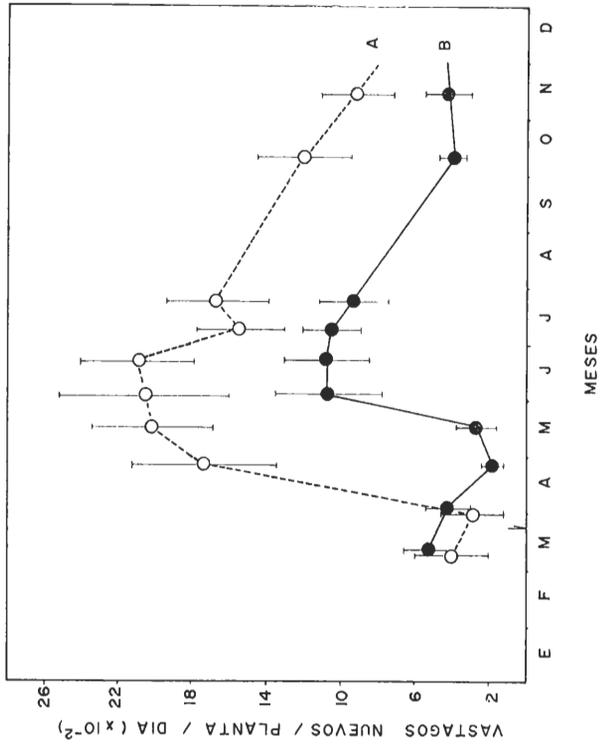


FIG. 5. — Tasas de producción de vástagos en plantas no quemadas (A) y quemadas (B) durante 1982. ↓ : fecha de la quema.

El número de vástagos de una planta es el resultado del balance entre las tasas de producción y las tasas de mortalidad de estos. Las primeras siguieron cursos muy similares en ambos grupos (fig. 5), excepto por un retardo en Marzo-Abril en las plantas del grupo *B*, probablemente como consecuencia de la quema que tuvo lugar a fines de Marzo. En ambos casos las tasas aumentaron hasta alcanzar un máximo entre Junio y Julio, decreciendo posteriormente, aún cuando la estación húmeda se prolongó hasta Noviembre. Las tasas del grupo *A* fueron siempre superiores, con un máximo dos veces mayor que el del grupo *B* (significativa a $p < 0,05$).

Por el contrario, las tasas de mortalidad de vástagos por planta, presentaron tendencias invertidas (fig. 6) : en el grupo *A* la mortalidad fue muy baja durante los primeros meses de crecimiento seguida por un pico en Julio y otro en Noviembre.

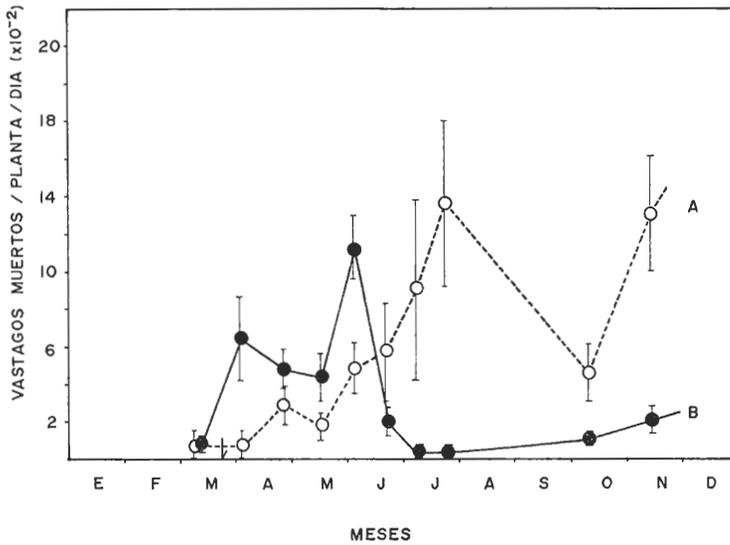


FIG. 6. — Tasas de mortalidad de vástagos en plantas no quemadas (*A*) y quemadas (*B*) durante 1982. ↓ : fecha de la quema.

En cambio el grupo *B* mostró los valores más altos de mortalidad entre Marzo y Junio, siendo ésta muy baja en la segunda mitad del año. Esta interacción entre los dos tratamientos aparece como significativa al realizar un análisis de varianza de dos vías. Este análisis mostró también que en el grupo *A* la tasa de mortalidad fué significativamente mayor ($p < 0,05$). Los picos de mortalidad del grupo *A* en Julio y Noviembre, probablemente están relacionados con una mayor competencia entre vástagos, como sugieren las correlaciones significativas encontradas entre el número de vástagos y las tasas de mortalidad por planta en esos dos meses ($r=0,5$ y $r=0,77$ respectivamente). Esta competencia no necesariamente se restringe a los vástagos de una misma planta, ya que debe producirse también entre plantas. Es probable además, que dicha competencia guarde relación con deficiencias hídricas, ya que en esos lapsos hubo una sensible disminución de las precipitaciones, como se puede observar en la figura 1. Por otra parte no encontramos correlaciones significativas entre tasas de producción y tasas de mortalidad de vástagos en los mismos lapsos o en lapsos

diferidos (producción en « t » vs. « $t + 1$ »). La mortalidad de vástagos en el grupo *B*, ocurre en los tres meses siguientes a la quema. El aumento de la temperatura dentro de las macollas y en el subsuelo durante el fuego, parece no ser suficiente para causar daño a los meristemas (VARESCHI, 1962; COUTINHO, 1978). El efecto de la quema sobre la supervivencia de los vástagos puede ser más bien indirecto, relacionado con la eliminación de la biomasa aérea y con la floración (ver más adelante) o con el efecto sobre el entorno. El incremento en la mortalidad que se produjo en Junio se debe a la muerte de los vástagos que florecieron. Si no se toma en cuenta a éstos, el valor para esta fecha sería similar al de principios de Abril. A finales del período de crecimiento se observa un pequeño aumento. Al igual que en el grupo *A*, puede deberse a la disminución de las precipitaciones. De todas formas, se puede proponer que el fuego, al disminuir el número efectivo de vástagos por macolla, reduce la acción de factores dependientes de la densidad, como sería la competencia por agua o por algún recurso ligado a la disponibilidad de agua en la planta, que estarían operando en *A*.

El estudio de datos de supervivencia de diferentes cohortes para los dos grupos de plantas, mostró que en el grupo *B* (fig. 7) el efecto del fuego se hace sentir incluso en vástagos que se desarrollan después de la quema. La cohorte más afectada fue la *II*, que presentó alta mortalidad hasta 4 meses después del fuego. El aumento que se observa en la figura 6 al final del año en este grupo, se debe a la mortalidad sufrida por las dos últimas cohortes marcadas (*V* y *VI*). En el grupo *A* (fig. 8), la mortalidad es similar en todas las cohortes, indicando que es independiente del momento de aparición de los vástagos.

Por otro lado, el fuego parece estimular la floración. Sólo el 0,05 % de los vástagos florecieron en el grupo sin quemar, mientras que el 7 % lo hizo en el grupo quemado, diferencia que es significativa ($p < 0,05$). Este efecto positivo del fuego sobre la floración, ha sido encontrado anteriormente en comunidades de sabana tropical (COUTINHO, 1976; STRUNNELL & PIGOTT, 1978) y en pastizales templados (OLD, 1969; HOVER & BRAGG, 1981), aunque su naturaleza es todavía desconocida. Sin embargo se sabe que la diferenciación morfo genética de las yemas florales se produce después del fuego (COUTINHO, 1979).

Por lo tanto, la quema estimuló la floración, pero incidió negativamente sobre el crecimiento de *S. cubensis*. A pesar de que hay evidencias de un enriquecimiento temporal de nutrientes del suelo por la súbita mineralización de la materia orgánica al quemarse (GILLON, 1983), no se sabe si esto favorece por igual a todas las especies o si por el contrario algunas son más capaces de aprovecharlo. Las lluvias de Febrero parecen ser responsables del crecimiento de nuevas raíces durante el lapso Febrero-Marzo, pero esto no se tradujo en un rebrote de las plantas en ninguna de las dos parcelas, como puede verse en las curvas de biomasa aérea (fig. 2 *a*), de número de vástagos por planta (fig. 4) y la tasa de producción de vástagos (fig. 5). Es entonces improbable que el efecto negativo del fuego sea debido a que las plantas habían rebrotado antes de la quema.

El efecto perjudicial de la quema sobre el crecimiento vegetativo de *S. cubensis* (tanto aéreo como subterráneo) puede ser consecuencia de : 1) el aumento de mortalidad de vástagos al inicio de las lluvias, puesto que el nuevo crecimiento se produce a partir de yemas laterales de vástagos bien desarrollados, 2) la eliminación de la biomasa aérea, lo que implica una reducción de recursos y el uso de los almacenados para la producción de nueva biomasa y 3) el efecto de la floración, proceso que consumiría parcialmente las reservas energéticas de las plantas y es un factor adicional de

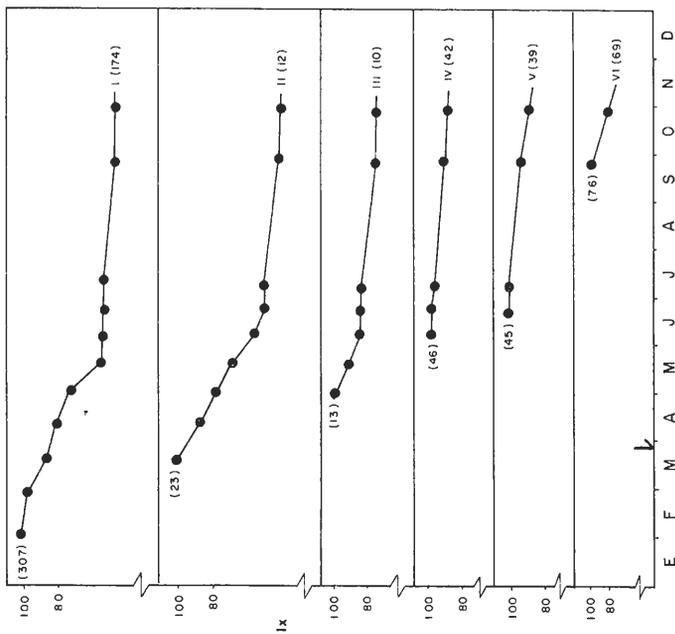


FIG. 7. — Curvas de supervivencia de las cohortes de vástagos en las plantas quemadas (B). Los números romanos identifican la secuencia de edades de las cohortes; igualmente se anotan el número inicial y final de cada cohorte. Lx se graficó en escala logarítmica. ↓ : fecha de la quema.

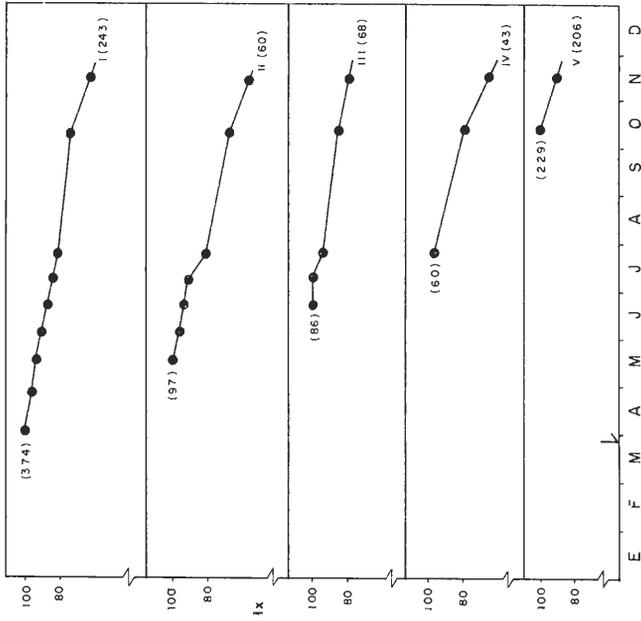


FIG. 8. — Curvas de supervivencia de las cohortes de vástagos en las plantas no quemadas (A) (ver leyenda fig. 7). ↓ : fecha de la quema.

mortalidad de vástagos. El efecto del fuego, aumentando la actividad reproductiva y decreciendo la actividad vegetativa, sugiere que en sabanas con quemas anuales a fines de la estación seca, las poblaciones de esta especie tendrían ciclos de vida más cortos, con individuos de menor tamaño y vigor vegetativo, que florecerían más que los de poblaciones de sabanas con una menor incidencia de quemas de este tipo. Por lo tanto, es probable que en sabanas no quemadas, no solamente se producirían menos semillas por planta, sino que además, tanto las semillas como las plántulas, podrían ser afectadas negativamente por la acumulación de biomasa seca que aumenta sensiblemente durante los primeros años de exclusión del fuego (SARMIENTO, 1984). El efecto del fuego puede muy bien ser distinto sobre otras especies, particularmente aquellas de distinta fenología. Las especies de floración intermedia y tardía no son estimuladas en su floración por el fuego (COUTINHO, 1976), y probablemente éste no tiene un efecto depresivo sobre su crecimiento vegetativo (SAN JOSÉ & MEDINA, 1975).

El efecto del fuego sobre la estructura dinámica de la comunidad de sabana, depende no sólo de la frecuencia, intensidad y época de ocurrencia de las quemas, sino también de la estructura fenológica de la comunidad. Por lo tanto, el uso del fuego para el manejo de estas comunidades depende del conocimiento de su efecto sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo de las distintas especies y sobre la dinámica de sus poblaciones. Además, los resultados aquí presentados corresponden a una situación de exclusión del pastoreo, el cual también debe afectar en forma diferente a especies de distinta fenología (SILVA, 1986). No conocemos estudios sobre el efecto combinado de fuego y pastoreo en el crecimiento de especies con distinta fenología.

Los resultados de este trabajo, contradicen la creencia tradicional de que las quemas tienen efectos positivos para todas las especies de gramíneas nativas y que éstas reaccionan de manera similar ante el fuego. Indudablemente se requieren más estudios comparativos de las reacciones de distintas especies codominantes, sometidas a fuegos en condiciones variables de frecuencia y ocurrencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Sra. Isa MATA habernos permitido trabajar en su Hato Palma Sola. Al Sr. Luis NIETO por su ayuda técnica. A Oscar ZABALA, Marisol JAIMES e Iraida TROMPIZ por su cooperación en el laboratorio y el campo. A Otto T. SOLBRIG y Aura AZOCAR por sus críticas y sugerencias al manuscrito. Este trabajo fué financiado por el CDCH-ULA a través de los proyectos C-182-81 y C-233-84 y por el CONICIT a través del subsidio al Postgrado de Ecología Tropical-ULA.

REFERENCIAS

- COUTINHO, 1976. — *Contribucao ao conhecimento de papel ecológico das queimadas na floracao de especies do cerrado*. Univ. Sao Paulo, 173 p.
- COUTINHO L. M., 1978. — Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. I. A temperatura do solo durante as queimadas. *Rev. Bras. Bot.*, **1**, 93-96.
- COUTINHO L. M., 1979. — *The ecological effects of fire in Brazilian cerrado*. Workshop on Dynamic Changes in Savanna Ecosystems, Kruger National Park.
- COUTINHO L. M., 1982. — Ecological effect of fire in Brazilian Cerrado. In: HUNTLEY B. J. & WALKER B. H. (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*, Springer-Verlag, N. Y.
- FARIÑAS M. R. & SAN JOSÉ J. J., 1985. — Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y el pastoreo durante 23 años. *Acta Cient. Ven.*, **36**, 199-200.
- FOURNIER A., 1983. — Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte-d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, **4** (18), 183-203.

- GILLON D., 1983. — The fire problem in tropical savannas. In: BOURLIERE F. (ed.), *Tropical Savannas*, p. 617-641, Elsevier, Amsterdam.
- GRANIER P. & CABANIS Y., 1976. — Les feux courants et l'élevage en savane soudanaise. *Rev. Élev. Méd. Vét. Pays Trop.*, **29**, 267-275.
- HITCHCOCK, 1909. — *Contributions U. S. National Herbarium*, **12**, 37.
- HOVER I. E. & BRAGG T. B., 1981. — Effect of season of burning and mowing on an eastern Nebraska Stipa-Andropogon prairie. *Am. Midl. Nat.*, **105**, 13-18.
- LACEY C. J., WALKER J. & NOBLE I. R., 1982. — Fire in Australian Savannas. In: HUNTLEY B. J. & WALKER B. H. (eds.), *Ecology of Tropical Savannas*, Springer-Verlag, N. Y.
- MENAUT J. C., 1977. — Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea Savanna of Ivory Coast. *Actas del IV Symposium de Ecología Tropical*, Panama, **II**, 542-558.
- MENAUT J. C. & CESAR J., 1982. — The structure and dynamics of a West African Savanna. In: HUNTLEY B. J. & WALKER B. H. (eds.), *Ecology of Tropical Savannas*, p. 80-100, Springer-Verlag, N. Y.
- MONASTERIO M., 1970. — Ecología de las sabanas de America Tropical. II. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Rev. Geogr. (ULA-Venezuela)*, **9**, 21, 5-38.
- OLD S. M., 1969. — Microclimates, fire and plant production in an Illinois prairie. *Ecol. Monogr.*, **39**, 355-384.
- SAN JOSÉ J. J. & FARIÑAS M. R., 1983. — Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savanna, Venezuela. *Ecology*, **64**, 447-453.
- SAN JOSÉ J. J. & MEDINA E., 1975. — Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. In: GOLLEY F. B. & MEDINA E. (eds.), *Tropical Ecological Systems*, Springer-Verlag, N. Y.
- SARMIENTO G., 1983. — Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *J. Biogeogr.*, **10**, 373-391.
- SARMIENTO G., 1984. — *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.
- SARMIENTO G. & MONASTERIO M., 1975. — A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of Savanna Ecosystems in Tropical America. In: GOLLEY F. B. & MEDINA E. (eds.), *Tropical Ecological Systems*, Springer-Verlag, N. Y.
- SILVA J. F., 1986. — Species dynamics. In: WALKER B. H. (ed.), *Responses of savannas to stress and disturbances*. Proceedings of Harare Symposium (in press).
- SILVA J. F. & ATAROFF M., 1985. — Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, **6**, 20, 41-51.
- STRUGNELL R. G. & PIGOTT C. D., 1978. — Biomass, shoot-production and grazing of two grasslands in the Rwenzori National Park. *Uganda. J. Ecol.*, **66**, 73-96.
- TOTHILL J. C., 1971. — A review of fire in the management of native pasture with particular reference to north-eastern Australia. *Trop. Grasslands*, **5**, 1-10.
- TROLLOPE W. S. W., 1982. — Ecological effects of fire in South African savannas. In: HUNTLEY B. J. & WALKER B. H. (eds.), *Ecology of Tropical Savannas*, Springer-Verlag, N. Y.
- VARESCHI V., 1962. — La quema como factor ecológico en los Llanos. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, **23**, 101, 9-26.
- WHITE J., 1979. — The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 109-145.