

INFLUENCIA DE FACTORES EDAFICOS EN LA DIFERENCIACION DE LAS SABANAS. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES Y SU INTERPRETACION ECOLOGICA

JUAN SILVA y GUILLERMO SARMIENTO

Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes
Mérida, Venezuela

RESUMEN

Usando el método de Análisis de Componentes Principales se estudia la variación fitosociológica de las sabanas en una región de los Llanos de Venezuela. Se muestrean las 7 unidades edáficas con vegetación de sabanas que existen en el área, mediante 70 cuadrados de 100 m² distribuidos al azar estratificado a razón de 10 por cada unidad edáfica. Un ordenamiento se basó en datos de presencia/ausencia, otro en datos de cobertura de las especies, medida en cada cuadrado mediante 100 puntos al azar. En los dos primeros ejes obtenidos las muestras quedaron ordenadas formando un continuum, donde los puntos correspondientes a cada unidad edáfica forman grupos más o menos compactos, aunque con superposición marginal entre grupos de unidades vecinas. Para examinar el significado ecológico de los dos primeros ejes de variabilidad fitosociológica, se consideró en primer término la relación entre el ordenamiento en cada eje y una serie de variables ambientales y edáficas tomadas separadamente. Las regresiones entre estos dos tipos de variables no resultaron significativas. Se analizó entonces la correspondencia entre posición en el ordenamiento cuantitativo y dos variables complejas, obtenidas como Índices Sintéticos de Humedad del Suelo para cada estación climática, encontrándose en este caso relaciones estadísticamente significativas entre los índices y la posición de las muestras en los 2 primeros ejes. En consecuencia, se postula que el balance hídrico anual es el principal factor ecológico que determina la dispersión de las muestras en los ordenamientos, es decir la variación florística de las sabanas en los distintos tipos de habitats.

INFLUENCE OF EDAPHIC FACTORS IN THE DIFFERENTIATION OF SAVANNAS, PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS AND ECOLOGICAL INTERPRETATION

ABSTRACT

Two Principal Component Analysis were performed to study the phytosociological variation of tropical savannas in a region of the Venezuelan Llanos. 70 quadrats were taken in a stratified random way, 10 in each of 7 soil units maintaining savanna vegetation. In each quadrat, total floristic composition and species cover by the point method were recorded. One Principal Component Analysis was based on presence/absence data, the other on species cover.

In the space determined by the first 2 axes of the ordinations, the 70 samples became grouped according to the soil unit they belonged, forming a clear sequence of well defined groups. But as each group overlapped with its neighbours in the soil sequence, the overall pattern in the ordination could be more adequately described as a vegetational continuum.

To test the ecological significance of the ordination, the correspondence between sample position on the first 2 axes and several soil and environmental features was examined through linear regressions. In every case, the regressions were not significant at the 0.01 probability level. It was then considered the relationship between point position in the ordination and 2 synthetic soil moisture indices, one for the dry season and the other for the wet season. These indices were computed taking into account the major single factors affecting water regimen during each climatic season. The regressions between synthetic indices and point positions were highly significant. The main conclusion was that differentiation of savannas in this environment is dependent in the first place on the soil annual water budget.

Recibido el 4-2-75.
Aceptado el 14-1-76.

INTRODUCCION

En un trabajo anterior (Silva y Sarmiento, 1976), se realizó un análisis fitosociológico de las sabanas que se desarrollan sobre distintas unidades edáficas en los Llanos Occidentales de Venezuela, mediante el método de or-

denamiento simple en dos ejes de Bray y Curtis (1957). Dentro de un área de 75.000 ha. en el Estado Barinas, donde existía un relevamiento y un mapa de suelos a escala 1:35.000 (Zinck y Stagno, 1966), se analizaron las sabanas edáficas. Se obtuvieron dos ordenamientos, uno basado en datos de presencia/ausencia de especies, utilizando el coeficiente de similaridad de Sorensen; el otro con datos cuantitativos de cobertura de especies, utilizando como índice de similaridad el coeficiente de Sorensen generalizado.

En ambos ordenamientos, aparecía una clara relación entre la posición de cada una de las muestras de vegetación en el espacio fitosociológico bidimensional y la serie de suelos a la que pertenecía la muestra. En efecto, las muestras correspondientes a la misma unidad edáfica, formaban grupos más o menos compactos, aunque los grupos correspondientes a las series de suelos más afines entre sí, se superponían parcialmente en el ordenamiento. En conjunto, las muestras se ordenaban sin discontinuidades mayores, siguiendo una determinada secuencia de unidades edáficas. Esta secuencia aparecía relacionada con los procesos pedogenéticos principales responsables de la diferenciación de los suelos, y por ende con características ecológicas importantes para la vegetación. Al graficar en los ordenamientos la cobertura de las especies, también aparecía un patrón de variación continua.

Para explicar estos resultados, se adelantó la hipótesis de que ambos ejes en los ordenamientos estaban relacionados con características de humedad de los respectivos suelos, en especial con el exceso de agua durante la estación lluviosa y con el déficit de humedad durante la estación seca. Esta hipótesis se basaba en la suposición de que en este clima, la fuerte concentración estacional de las precipitaciones conduce a contrastes hídricos abruptos, de modo que estas dos variables, exceso y déficit, son altamente determinantes tanto para la evolución y diferenciación de los suelos como para el balance hídrico de las sabanas. A su vez, estas características de humedad del suelo en los distintos habitats y comunidades vegetales, están determi-

nadas por varios factores ambientales y edáficos más simples, como ser la textura y estructura de los diversos horizontes, la posición topográfica relativa, la pendiente, la variación en profundidad del nivel freático a lo largo del año, etc. Por este motivo resultaba lógico suponer que ninguno de estos factores simples tomado independientemente del resto, podía ser comparado con la posición de las muestras de vegetación en los ejes del ordenamiento, ya que es la conjunción o efecto total de los distintos factores, lo que determina el régimen hídrico de cada unidad edáfica.

Esta hipótesis para explicar el significado ecológico del ordenamiento vegetal se apoyaba en las características de cada serie de suelo. Era evidente, que las diferentes unidades edáficas consideradas divergían ampliamente en cuanto a su régimen de humedad, desde los suelos pesados, mal drenados y estacionalmente hidromorfos, que ocupan los bajos; hasta los suelos livianos y bien drenados que caracterizan a los abanicos aluviales; con todas las situaciones intermedias entre estos 2 extremos, en cuanto a condiciones de drenaje y de humedad del suelo.

Con el objeto de profundizar el análisis de la relación entre las distintas sabanas y las características de los suelos que ocupan, hemos considerado en este trabajo, ya no los rasgos medios de cada unidad edáfica, sino los atributos reales de los suelos en cada muestra de vegetación. De este modo, el análisis gana en precisión, al relacionar las sabanas no solamente con las unidades de suelo, sino también con las características edáficas de cada sitio donde se analizaba la vegetación.

Por otra parte, para obtener pruebas adicionales de los patrones de variabilidad fitosociológica de las sabanas, que sirviesen de control de los resultados obtenidos previamente con los ordenamientos simples, se realizó un nuevo análisis de vegetación utilizando un método diferente, el Análisis de Componentes Principales. Se efectuaron también con este método dos ordenamientos, uno con datos cualitativos, el otro con valores de cobertura de las especies. El uso de esta nueva herramienta analítica, más elaborada, pareció conveniente en vista de los resultados a menudo divergentes que se obtienen con la misma vegetación al variar los métodos de análisis (Gauch & Whittaker 1972; Whittaker & Gauch, 1972).

MÉTODOS

Los datos de vegetación utilizados son los mismos del trabajo anterior (Silva y Sarmiento, 1976), es decir, 70 muestras tomadas mediante un sistema al azar estratificado, 10 en cada una de las unidades edáficas que en esa región mantienen vegetación de sabana.

De acuerdo a la nomenclatura de Zinck y Stagno (1966) estas unidades son las Series Gásperi, Garza, Camoruco, Barinas y Boconoito, la Familia Jaboncillo y los suelos profundos que se encuentran sobre los depósitos correspondientes a la acumulación Q_{IV}.

Cada muestra consiste en un cuadrado de 100 m² en el que se registran las especies presentes y se mide su cobertura mediante 100 puntos al azar. Para el ordenamiento cualitativo sólo se consideraron las especies presentes en más del 5% de las muestras, en el ordenamiento cuantitativo todas aquellas con valores de cobertura en más del 5% de las muestras. De este modo el total de especies consideradas en el análisis de vegetación se redujo a 136 y 114 respectivamente.

En ambos Análisis de Componentes Principales se utilizó el Coeficiente de Similitud Pesado de Orloci (1966), tomando como distancia entre dos puntos o muestras el valor:

$$\sum_{i=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_i) (x_{ih} - x_i)$$

Para calcular la eficiencia relativa de cada eje en los ordenamientos, se empleó la siguiente fórmula:

$$\frac{\sum_{j|h=1}^n d_{kjh}^2}{\sum_{j|h=1}^n D_{j|h}^2}$$

donde $d = F_{ij} - F_{hk}$ es la diferencia entre las coordenadas de los puntos j y k en el eje h .

Los programas y el trabajo de computación fueron realizados por Nancy Karan en la computadora IBM 360-40 de la Universidad de Los Andes.

En lo que respecta a los datos ecológicos y edáficos usados en la interpretación de los resultados de los ordenamientos fitosociológicos, en cada sitio de muestreo de la vegetación, se midieron varios factores topográficos y se tomaron 3 muestras de suelos a las profundidades de 10-20 cm, 40-60 cm y 80-100 cm. En el laboratorio se analizó en cada muestra: porcentaje

de arena, limo y arcilla y la correspondiente clase textural; contenido de humedad a 1/3 y 15 atmósferas; pH; conductividad eléctrica; % de materia orgánica; C orgánico; N total; P en ppm; capacidad de intercambio catiónico; porcentaje de saturación; Ca, Mg, Na y K intercambiables. Estos análisis fueron realizados en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales de la Universidad de Los Andes.

RESULTADOS DEL ORDENAMIENTO

Las figuras 1 y 2 muestran la posición de cada muestra en los primeros dos ejes de los ordenamientos cualitativo y cuantitativo respectivamente, obtenido mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP). Los rasgos más característicos comunes a ambos ordenamientos son:

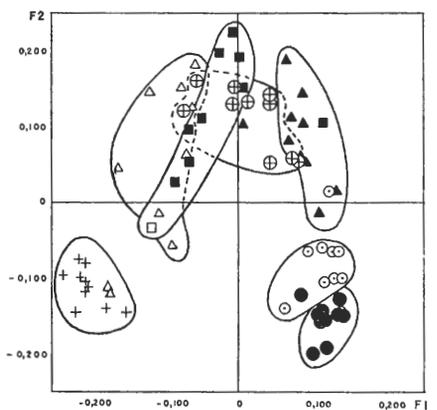


Fig. 1. Resultado del Análisis de Componentes Principales con datos cualitativos. Se indican los grupos de muestras correspondientes a cada unidad edáfica. (+) Jaboncillo; (Δ) Gásperi; (■) Garza; (⊕) Camoruco; (▲) Barinas; (○) Boconoito; (●) Q_{IV}.

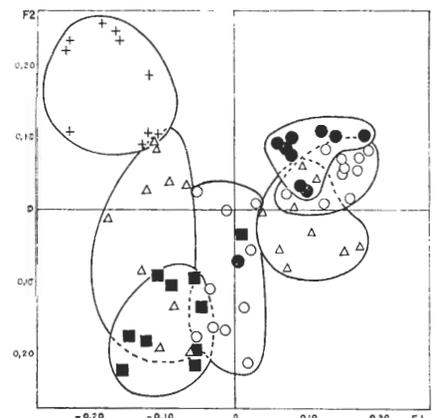


Fig. 2. Resultado del análisis de Componentes Principales con datos cualitativos. Se indican los grupos de muestras correspondientes a cada unidad edáfica. (+) Jaboncillo; (Δ) Gásperi; (■) Garza; (⊕) Camoruco; (▲) Barinas; (○) Boconoito; (●) Q_{IV}.

TABLA I

Eficiencia del ordenamiento simple cuantitativo y de los dos Análisis de Componentes Principales

Eje	Ordenamiento simple cuantitativo	ACP cualitativo	ACP cuantitativo
F ₁	0.363	0.206	0.245
F ₂	0.070	0.138	0.155
F ₁ + F ₂	0.433	0.344	0.400
F ₃	—	0.047	0.097
F ₄	—	0.037	0.081
F ₅	—	0.032	0.058

- Los 10 puntos o muestras de vegetación correspondientes a cada unidad edáfica forman un grupo más o menos compacto, en un área restringida del plano determinado por los dos primeros ejes de ordenamiento. Cuatro de estos grupos, los correspondientes a las sabanas sobre las Series Q_{IV}, Boconoíto, Barinas y Jaboncillo, están bien localizados; mientras que las sabanas correspondientes a las Series Garza, Camoruco y Gásperi aparecen más dispersas.
- Como es lógico esperar, el ordenamiento cualitativo da grupos más compactos que el cuantitativo.
- En general, cada grupo se sobrepone marginalmente al menos con otros dos. Los puntos correspondientes a las Series Barinas, Garza, Gásperi y Camoruco constituyen los 4 grupos más entremezclados. En cambio los grupos correspondientes a Jaboncillo, Boconoíto y Q_{IV} aparecen más distanciados.
- Aunque comparando ambos ordenamientos, las secuencias de censos sobre los ejes F1 y F2 cambia levemente, en ambos casos los grupos de puntos correspondientes a cada unidad edáfica forman una figura en U, donde la misma secuencia de suelos se repite: Jaboncillo, Gásperi, Garza, Camoruco, Barinas, Boconoíto y Q_{IV}.

Si comparamos los resultados de los Análisis de Componentes Principales con los obtenidos en los ordenamientos simples, veremos que el patrón global de distribución de los puntos es similar, evidenciándose la misma secuencia de muestras, desde las correspondientes a la Serie Jaboncillo hasta las que se encuentran sobre Q_{IV}; dispuestas en la misma configuración en forma de U; aunque el método de Bray y Curtis da grupos más dispersos y mayor sobreposición entre los grupos adyacentes. Sin embargo, el eje F1 de los ordenamientos simples es más eficiente que el de los ACP, mientras que por el contrario el eje F2 en los ordenamientos simples aparece como menos eficiente en separar las muestras que el eje F2 de los ACP.

La Tabla I muestra cómo la eficiencia en el primer eje es más alta en el ordenamiento simple cuantitativo, mientras que la eficiencia en el segundo eje es mayor en los ACP. Los ejes sucesivos después de F2 declinan rápidamente en eficiencia, de este modo los primeros dos ejes dan cuenta del 34% de la variabilidad total en el

ACP cualitativo y del 40% en el ACP cuantitativo.

Nuestras principales conclusiones derivadas de los hechos precedentes son:

- Sobre los suelos de cada unidad edáfica considerada aparecen sabanas de una composición florística determinada y específica, de tal modo que es posible individualizar diferentes unidades fitosociológicas o comunidades vegetales.
- Si se toman en cuenta también los datos de cobertura de las especies, la caracterización de comunidades de sabanas sobre cada unidad edáfica resulta aún más neta.
- A pesar de esta individualización de comunidades vegetales, ya sea con base cuali o cuantitativa, la variación florística en el conjunto de muestras puede ser más adecuadamente descripta mediante un modelo de variación continua, en el cual la sobreposición de los grupos vecinos hace más práctico considerar las propiedades de cada punto como cambiando gradualmente a lo largo de cada uno de los dos ejes principales de variación. A este respecto los 4 métodos utilizados, 2 ordenamientos simples y 2 ACP dan resultados esencialmente concordantes.

INTERPRETACION ECOLOGICA

Relación entre Ordenamiento y Variables Ambientales Simples

Limitándonos ahora al ACP cuantitativo, por ser el método que ha usado mayor información y de un modo más eficiente, trataremos ahora de relacionar los dos ejes del ordenamiento florístico con variables ambientales o ecológicas, para lograr obtener de esta manera una indicación de los principales factores externos que ocasionan

la distribución diferencial de las especies en los distintos habitats.

Un primer paso es relacionar las coordenadas de las muestras en los ejes con cada una de las variables registradas en los diferentes sitios. Para tal efecto, se realizó un análisis de regresión, tomando como variables independientes los factores edáficos y ambientales (ver la lista en la Tabla II) y como variables dependientes la posición de las muestras en cada uno de los dos primeros ejes del ordenamiento.

De estos coeficientes de regresión entre 51 variables ambientales en cada sitio y la posición de las muestras en cada uno de los ejes, ninguno dio valores estadísticamente significativos al nivel de 0.01 y solamente 3 resultaron significativos al nivel de probabilidad de 0.05.

Este análisis de regresión evidencia que ningún factor ecológico de los considerados, tomado aisladamente, está estrechamente relacionado con los principales ejes de variación florística de estas sabanas. Los valores significativos al nivel 0.05 se obtuvieron al comparar la posición de las muestras, en el eje F1 con la capacidad de intercambio catiónico y con el Ca⁺⁺ y el Mg⁺⁺ intercambiables a 10-20 cm de profundidad. Sin embargo, ninguna de estas 3 regresiones resultó estadísticamente significativa al nivel de probabilidad de 0.01.

Nuestra hipótesis para explicar esta falta de relación entre atributos edáficos simples y posición de los censos en el ordenamiento fitosociológico, es que el *stress* ambiental que más influye sobre la distribución y la importancia de las especies en cada habitat, es el balance hídrico anual. Este *stress* es el resultado de un conjunto complejo de factores ambientales más simples, cuyas interacciones determinan resultados diferentes en cada sitio y en cada estación del año. A su vez y

TABLA II

Factores ambientales y edáficos considerados en la interpretación ecológica de los ordenamientos

Posición Topográfica			
Pendiente			
Microrelieve			
pH (1:1) H ₂ O para horizontes	10-20 cm;	50-60 cm;	80-100 cm
Conductividad eléctrica (1:5)	"	"	"
% de Material Orgánica	"	"	"
% de Carbono Orgánico	"	"	"
% de Nitrógeno Total	"	"	"
% de Retención de Agua	"	"	"
Capacidad de Intercambio Catiónico	"	"	"
% de Saturación	"	"	"
P ppm	"	"	"
Ca intercambiable	"	"	"
Mg intercambiable	"	"	"
Na intercambiable	"	"	"
K intercambiable	"	"	"
% de Arena	"	"	"
% de Limo	"	"	"
% de Arcilla	"	"	"

recíprocamente, la mayoría de los parámetros edáficos considerados, tanto físicos como químicos, son influidos por el status hídrico, aunque no siempre ni permanentemente en la misma dirección.

El Balance Hídrico Anual en las Sabanas

Para analizar la importancia ecológica del balance hídrico anual de un determinado sitio en esta región de clima sabánico, parece conveniente considerar separadamente las 2 estaciones climático-ecológicas del año. Así, durante el período de lluvias, de 7 meses de duración en esta región, donde cae el 90% de la precipitación total anual, el factor más importante en la regulación del balance hídrico es el drenaje. Los suelos bien drenados, una vez superado el déficit producido durante el precedente período seco, tienen agua disponible en todo el perfil, ya que durante el período lluvioso las precipitaciones exceden a la evaporación y al escurrimiento superficial. Pero, sin embargo, estos suelos bien drenados no presentan problemas de saturación hídrica por períodos significativos de tiempo en ningún horizonte del perfil.

Por el contrario, los suelos mal drenados quedan anegados en superficie por períodos variables, durante la estación lluviosa, lo que origina problemas de mala aireación, con todas sus consecuencias fisiológicas para las especies de radicación superficial. A su

vez, la posición topográfica relativa de cada sitio determina la profundidad mínima alcanzada durante esta estación por el nivel freático, la que corresponde a la profundidad máxima de suelo aprovechable por las raíces. En los sitios bajos, que son también mal drenados, como los que corresponden a los suelos de Jaboncillo, el anegamiento superficial y el nivel freático estacional próximo a la superficie originan condiciones desfavorables de hidromorfismo estacional. La situación exactamente opuesta se produce en los sitios altos y bien drenados, correspondientes por ejemplo a los suelos de Boconoíto o Q_{IV}. Entre estos dos extremos se disponen todos los sitios restantes, con situaciones intermedias en cuanto al balance hídrico durante la estación de lluvias.

Los factores que regulan el drenaje en estos suelos son: la posición topográfica relativa; la pendiente; las texturas y estructuras de cada horizonte a lo largo del perfil; la presencia de lentes o estratos de rodados; la profundidad del nivel freático, en particular la posición más próxima a la superficie que pueda alcanzar. Una combinación de posición topográfica alta (como un dique aluvial, un eje de explayamiento o el vértice de un abanico aluvial); una pendiente significativa, que para un relieve relativamente plano como es el de Los Llanos Occidentales puede ser del orden del 2% o 3%; texturas livianas y estructuras bien desarrolladas en todo el perfil; presencia de capas guijarrosas;

y un nivel freático estacional profundo; determinan un drenaje rápido o excesivo, como es el caso en algunos suelos de Boconoíto y Q_{IV}. En el caso opuesto, una posición topográfica de bajo (como el fondo de una depresión); una pendiente insignificante o nula; texturas pesadas; presencia de *hardpans* arcillosos próximos a la superficie; mesas de agua estacionales colgantes; conducen a situaciones de suelos muy pobremente drenados, como ocurre en muchos suelos de Jaboncillo. Las situaciones intermedias se presentan en los suelos de las demás unidades edáficas analizadas.

Si pasamos ahora a considerar el factor hídrico durante la estación seca, que en esta zona alcanza los 5 meses de duración, el factor ecológica decisivo para la sobrevivencia de las plantas herbáceas es ahora la cantidad de agua disponible en el suelo, la que les puede permitir superar o al menos acortar al máximo este período desfavorable. La cantidad de agua disponible en el suelo depende, en primer término, de la capacidad total de retención de agua del perfil, y además de la profundidad de suelo aprovechable por las plantas. El primer factor, a su vez, está regulado por la textura y estructura de cada horizonte; el segundo, por la presencia de horizontes argílicos impenetrables por la raíces o de horizontes hidromorfos con condiciones adversas para la vida radical. Un nivel freático al alcance de las raíces también puede tener importancia en el balance hídrico durante la estación seca, particularmente durante los primeros meses de la misma; pero a medida que la sequía se prolonga, el nivel freático descendiendo fuera del alcance de las plantas de las sabanas.

Durante la estación seca, los suelos de Jaboncillo, Barinas, Boconoíto y Q_{IV} resultan ecológicamente más secos que los de las 3 series restantes. En el caso de Jaboncillo, esto es así porque, en la práctica, son suelos poco profundos, ya que la profundidad que pueden alcanzar las raíces está limitada por los horizontes reductores e impermeables próximos a la superficie. En los suelos de las posiciones altas y bien drenadas, como los de Barinas, Boconoíto y Q_{IV}, la sequía relativa está determinada por la baja capacidad de retención de agua derivada de las texturas medias a livianas. Finalmente, los suelos de las Series Garza y Camoruco, tienen una capacidad intermedia de retención de agua, pero las raíces pueden explotar horizontes más profundos que en la unidad Jabonci-

llo: Gásperi tiene el mismo resultado, con la combinación inversa: poca profundidad y mayor capacidad de retención.

Podemos concluir de este análisis somero de las características hídricas de las diferentes unidades edáficas, que los suelos en las distintas series no muestran la misma tendencia en ambos períodos del año, sino que los más secos durante el período húmedo, resultan relativamente húmedos durante la estación seca; recíprocamente, los suelos anegados durante la estación lluviosa, se encuentran entre los más secos durante el período sin lluvias.

Relación entre Ordenamiento y Balance Hídrico

Podemos retomar ahora la discusión sobre la posible interpretación ecológica del ordenamiento, pero considerando ahora ya no los atributos ambientales o edáficos aislados, sino los efectos globales producidos por la interacción de los distintos factores que determinan el régimen hídrico de cada sitio.

Considerando en primer lugar el eje F1, los puntos se ordenan en él de acuerdo a la siguiente secuencia de unidades edáficas: Jaboncillo - Gásperi - Garza - Camoruco - Barinas - Boconoíto - Q_{IV}, en el ordenamiento cualitativo; manteniéndose la misma secuencia en el primer eje del ordenamiento cuantitativo, con la excepción de los suelos de Boconoíto y Q_{IV} cuyo orden aparece invertido. Esta secuencia de unidades edáficas parece, en primera aproximación, corresponder con las respectivas condiciones de humedad de estos suelos durante la estación de lluvias, condiciones que, como ya vimos, están determinadas principalmente por el drenaje. Así, los suelos anegables de Jaboncillo aparecen en un extremo del eje, seguidos por los de Gásperi, con horizontes hidromorfos a 60-80 cm de profundidad; luego los de Garza y Camoruco, con mesas de agua estacionales a más de 1 m de profundidad; mientras que en el otro extremo del eje aparecen los censos correspondientes a los suelos mejor drenados de las Series Barinas, Boconoíto y Q_{IV}.

Si examinamos ahora la secuencia de las muestras en el eje F2, veremos que en este caso Jaboncillo, Q_{IV} y Boconoíto aparecen en un extremo mientras que las muestras de Garza y Camoruco ocupan el otro extremo, tanto en el ordenamiento cualitativo

como en el cuantitativo. A primera vista esta secuencia corresponde con las condiciones de humedad durante la estación seca, cuando por razones completamente diferentes los suelos de Jaboncillo y Boconoíto son los más secos y los de Garza y Camoruco los más húmedos.

Para comprobar estas hipótesis sobre el significado de ambos ejes de ordenamiento, no dispusimos de los datos necesarios sobre las condiciones de humedad del suelo a lo largo del año en las distintas series (aunque ya existen los primeros datos a este respecto, ver Sarmiento y Vera, 1975). Por consiguiente, recurrimos a un método indirecto y semicuantitativo para estimar la importancia relativa de estas variables en cada sitio. Para estas estimaciones se calcularon Índices Sintéticos de Humedad del Suelo, siguiendo una metodología similar a la que utilizó por primera vez Loucks (1962) en este tipo de síntesis de variables ambientales.

Se definió y calculó un Índice Sintético de Humedad del Suelo para la estación húmeda (ISH_h) computando para cada sitio: posición topográfica, pendiente y porcentaje de arena a 10-20 y 40-60 cm. Estas 4 características influyen preponderantemente en las condiciones de drenaje y por consiguiente en el régimen de humedad del suelo durante la estación de lluvias. A la posición topográfica se le adjudicó el mayor peso en el ISH_h, dando un valor 10 a las vertientes superiores y las cimas de colinas o bancos y un valor 0 a las depresiones con un drenaje cerrado. La pendiente se evaluó entre 2, para las mayores pendientes dentro del área (más de 2%) a -2 para los sitios con pendiente nula. La proporción de arena en cada profundidad se computó desde 2 para los horizontes arenosos con más de 80% de arena a -4 para los horizontes pesados con menos de 30% de arena. Sumando estos 4 valores para cada sitio, se obtuvieron cifras desde 16 a -7 (el rango teóricamente posible era de 16 a -10).

En una forma similar, se estableció un segundo índice ecológico que representase las condiciones de humedad del suelo durante la estación seca (ISH_s). Las variables consideradas en este caso fueron: agua disponible para las plantas (diferencia entre contenido de agua a 1/3 atm. y 15 atm.) y por

40-60 cm (como si representaran los valores de humedad aprovechable entre los 30 y los 70 cm de profundidad) y por 3 el valor correspondiente a 80-100 cm. En lo que respecta a profundidad, se establecieron dos situaciones diferentes: por un lado los perfiles sin ninguna limitación para el desarrollo radical, a los que se asignó una profundidad standard de 100 cm, considerando que el mayor porcentaje de raíces en estos ecosistemas ocupa esta profundidad (Sarmiento y Vera, 1974); por otra parte, se consideraron aquellos perfiles donde existe un horizonte que, por sus características, limita el desarrollo radical, como ocurre en los suelos de las Series Gásperi y Jaboncillo. El ISH_s así obtenido tiene un rango entre 21 para los suelos más secos durante este período, hasta un máximo de 133 para los más húmedos. La Tabla 3 muestra la manera de computar ambos Índices mientras que las Fig. 3 y 4 muestran

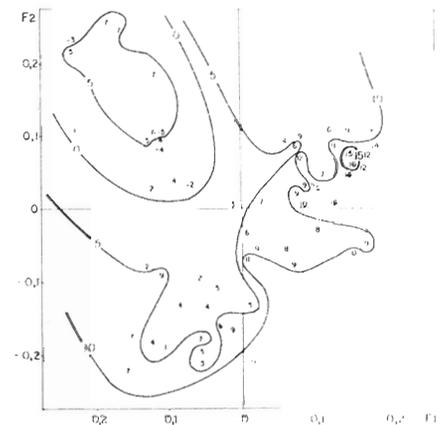


Fig. 3. Valores del Índice Sintético de Humedad durante la estación húmeda (ISH_h) en el ACP cuantitativo.

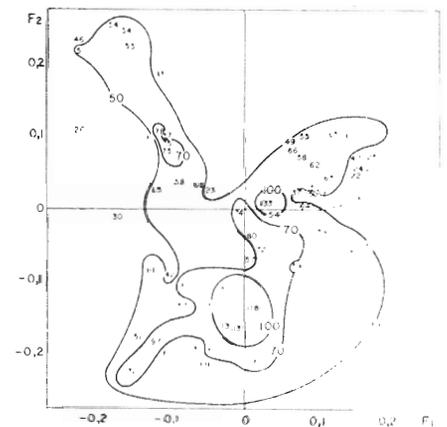


Fig. 4. Valores del Índice Sintético de Humedad durante la estación seca (ISH_s) en el ACP cuantitativo.

TABLA III

Variable consideradas y peso relativo de las mismas en el cálculo de los Índices Sintéticos de Humedad del Suelo

Índice Sintético de Humedad para la estación seca:	
ISH _s = 2 (% H ₂ O 1/3 atm — % H ₂ O 15 atm) a 10-20 cm +	
= 5 (% H ₂ O 1/3 atm — % H ₂ O 15 atm) a 50-60 cm +	
= 3 (% H ₂ O 1/3 atm — % H ₂ O 15 atm) a 80-100 cm +	
Esto es válido para los suelos profundos de las Series Garza, Camoruco, Baringas, Boconoito y Q _{IV} .	
En la Serie Gásperi sólo se calcula la capacidad de retención para los primeros 70 cm; en la unidad Jaboncillo para los primeros 50 cm. A mayor valor de ISH _s , más húmedo será el suelo en la estación seca. Índice Sintético de Humedad para la estación húmeda:	
ISH _h = Posición Topográfica + Pendiente + % Arena 10-20 cm + % Arena 50-60 cm.	
Posición Topográfica:	
Alta	10
Media Alta	7
Media	5
Media baja	3
Baja	0
Pendiente:	
Fuerte 2%	2
Notable 1% al 2%	1
Media 0.5% al 1%	0
Débil 0.1 al 0.5%	2
Nula 0.1	2
Por ciento de Arena:	
> 80%	2
71-80%	1
61-70%	0
51-60%	1
41-50%	2
31-40%	3
< 30%	4
Cuanto más alto el ISH _h más seco el suelo en esta estación.	

TABLA IV

Regresiones y probabilidades entre posición de las muestras en los ejes e Índices Sintéticos de Humedad

	ISH _h -F ₁	ISH _h -F ₂	ISH _s -F ₁	ISH _s -F ₂
b	1.48	-0.60	-0.08	-0.20
S _b	0.15	0.22	0.06	0.055
t	9.69	2.72	1.33	3.64
P	< 0.001	< 0.01	0.10-0.20	< 0.001

la distribución de los valores de ambos índices en el ordenamiento cuantitativo.

Obviamente esta manera de integrar ambos ISH puede ser criticada desde muchos puntos de vista, tanto en lo referente a las variables incluidas en

cada uno, como al peso relativo dado a las mismas. Sin embargo, lo importante es señalar que estos Índices están sin duda relacionados con los hechos que desean cuantificar, es decir las condiciones contrastantes de humedad en el suelo durante las dos

estaciones pluviométricas. En este sentido, incluso si ellos representan aproximaciones burdas a la situación real, pueden ser de utilidad para nuestro objetivo, que es establecer si existe alguna relación cuantificable entre el ordenamiento fitosociológico obtenido y el régimen de humedad del suelo.

La repartición de los valores de ambos índices en el ordenamiento (Figuras 3 y 4) nos da una primera impresión visual y cualitativa de que esta relación existe. Los valores crecientes del ISH_h se disponen en diagonal con respecto a los 2 ejes, mientras que los valores del ISH_s varían casi paralelamente a F₂. Para cuantificar esta correspondencia, se calcularon los coeficientes de regresión de las coordenadas de cada muestra en el ordenamiento, consideradas como variables dependientes, sobre cada índice, tomado como variable independiente.

La Tabla IV muestra los resultados obtenidos. La posición de los puntos en el eje F₁ está significativamente relacionada con el Índice Sintético de Humedad durante la estación húmeda. Mientras que la posición en el eje F₂ está significativamente relacionada con ambos Índices Sintéticos de Humedad. De esta manera tenemos una comprobación estadística que apoya la hipótesis de que la diferenciación florística de las comunidades de sabanas en la región considerada es función del balance hídrico anual de cada sitio.

Aunque en estos ACP se calculó la distribución de los puntos en numerosos ejes sucesivos, la eficiencia de estos ejes disminuye rápidamente, como lo muestra la Tabla I, pasando a ser insignificante a partir del F₆. Esto indicaría, por un lado, que la mayor variabilidad fitosociológica, dada por los 2 primeros ejes, se relaciona con los factores ecológicos más determinantes en este medio; mientras que el conjunto de los ejes sucesivos a partir de F₃, si bien son responsables de más de la mitad de la variabilidad fitosociológica total, representan individualmente factores simples o complejos que actúan cada uno de ellos con pequeño impacto sobre cada una de las especies.

En un trabajo en preparación se examinará en forma comparativa la utilidad y conveniencia para el análisis de las sabanas de la aplicación de distintas metodologías en particular los métodos de Ordenamiento Simple y el ACP, comparando sus resultados con los obtenidos mediante el uso de siste-

mas clasificatorios cuali y cuantitativos. Dejaremos para esa oportunidad la discusión metodológica. Asimismo, el comportamiento de las especies frente a la variabilidad ambiental está siendo analizado a través de procedimientos de Análisis Inversos.

Queremos terminar entonces esta parte señalando que los métodos de análisis de vegetación utilizados, ordenamientos simples y ACP, concuerdan en señalarnos un patrón continuo de variabilidad de las sabanas en la región considerada. Tomando todo el aspecto de variabilidad ecológica en que se encuentran estos ecosistemas dentro del área analizada, dado por la diferentes unidades edáficas que mantienen vegetación de sabana, se ha hecho evidente que la variabilidad puede explicarse en base a la acción diferenciante de factores edáficos, de entre los cuales el régimen de humedad del suelo en las dos estaciones opuestas del año aparece como el de mayor peso ecológico.

AGRADECIMIENTO

La realización de este trabajo fue posible gracias al subsidio del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) N° DF-01-35. Queremos expresar asimismo nuestro reconocimiento a la Dra. Nancy Karan, quien organizó y realizó todo el trabajo de computación. El Laboratorio de Análisis de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales de la Universidad de Los Andes realizó los análisis de suelos, por lo que queremos dejar expresa constancia de nuestro agradecimiento a su Director Dr. Juan Bautista Castillo.

R E F E R E N C I A S

Bray, J. R. and Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.

- Gauch, H. G. and Whittaker, R. H. 1972. Comparison of ordination techniques. *Ecology* 53: 868-875.
- Loucks, O. L. 1962. Ordinating forest communities by means of environmental scalars and phytosociological indices. *Ecol. Monogr.* 32: 137-166.
- Orlci, L. 1966. Geometrics models in ecology. I The theory and application of some ordination methods. *J. Ecol.* 54: 193-216.
- Sarmiento, G. y Vera, M. 1974. Estructura y producción de comunidades de sabanas en los Llanos Venezolanos. *Comunicaciones III Congr. Venez. Bot.* 59.
- Sarmiento, G. and Vera, M. 1975. Annual water budget of tropical savannas and forests in the Venezuelan Llanos. *Comm. 3rd Int. Symp. Trop. Ecol.* 68.
- Silva, J. y Sarmiento, G. 1976. La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Cient. Venez.* 27, 68-78, 1976.
- Whittaker, R. H. and Gauch, H. G. 1972. Evaluation of ordination techniques. In R. Tuxen (Ed.): *Handbook of Vegetation Science. Part V. Ordination and Classification of Communities* (R. H. Whittaker, Ed.): 288-321. Junk, The Hague.
- Zinck, A. y Stagno, P. 1966. *Estudio Edafológico de la Zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Estado Barinas*. M.O.P., División de Edafología, Caracas.