

La Composición de las Sabanas en Barinas en Relación con las Unidades Edáficas*

JUAN SILVA y GUILLERMO SARMIENTO
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida

RESUMEN

En este trabajo se analiza la relación entre la composición florística de las sabanas y las correspondientes unidades edáficas, en una región de los Llanos Occidentales de Venezuela, en el Estado Barinas. La vegetación fue muestreada mediante cuadrados de 100 m² dispuestos al azar en cada una de las 7 unidades de suelo consideradas, a razón de 10 muestras por unidad. En cada muestra se tomó composición florística total y cobertura de las especies mediante 100 puntos al azar.

Los datos fueron analizadas mediante dos ordenamientos simples de acuerdo al método de Bray y Curtis, uno cualitativo basado en presencia/ausencia, el otro cuantitativo basado en cobertura. Los resultados muestran que la composición de las sabanas varía en cada unidad edáfica, pero esta variación es continua y no permite delimitar comunidades vegetales claramente diferenciables. Se analizó asimismo el comportamiento de las principales especies de gramíneas de acuerdo a su distribución en los ordenamientos. Se sugiere que el balance hídrico anual en cada unidad edáfica puede ser el factor ecológico de mayor significación en la diferenciación de la vegetación y en el comportamiento de las especies en las sabanas de esta región.

THE COMPOSITION OF THE SAVANNAS IN BARINAS AND ITS RELATIONSHIP WITH THE SOIL UNITS

ABSTRACT

This paper considers the relationship between floristical composition and soil units in a savanna region of the Barinas State in the Venezuelan Western Llanos. The vegetation was sampled through a stratified random system, taking 10 samples in each of the 7 soil units considered. Each sample was a 100 m² quadrat where total floristic composition was recorded. Inside each quadrat, species cover was measured by 100 random points.

On the basis of these data, two 2-axis ordinations were produced according to the Bray and Curtis' methodology, one qualitative on presence/absence, the other quantitative on species cover.

Both ordinations show a clear grouping of the samples pertaining to each soil unit, being also evident a disposition of the samples along a sequence of soil variability was finally analyzed, considering the quantitative representation also be divided into two main groups according to the major soil forming process at work in each unit.

The ecological profile of the most important grasses along the sequence of soil variability was finally analyzed, considering the quantitative representation of each species in the different soils.

The annual cycle of soil humidity seems to be the most important single factor influencing the distribution of the grasses and the floristic composition of the different types of savannas.

Introducción

Las sabanas tropicales del Norte de América del Sur constituyen un conjunto de ecosistemas con notables variaciones fisonómicas, florísticas y ecológicas, tanto dentro de una región determinada, como al pasar de una zona climática a otra.

Si nos limitamos a una región con condiciones uniformes de clima y de

influencia humana, los factores topográficos, litológicos y edáficos son determinantes en esta diferenciación de la vegetación. En trabajos anteriores (Monasterio y Sarmiento, 1968; Sarmiento y Monasterio, 1969; Sarmiento, Monasterio y Silva, 1971; Silva, Monasterio y Sarmiento, 1971) hemos considerado las diferentes características de las sabanas en los Llanos Venezolanos en función de estas

variables ambientales, existiendo investigaciones similares en Colombia (Blydenstein, 1967); Guyana (Eden, 1964) y Surinam (Donselaar, 1965, 1969).

En el presente trabajo se investiga la relación entre la composición florística de las sabanas y las características de los suelos. En la región considerada de los Llanos Occidentales de Venezuela, el relevamiento de los suelos fue realizado por Zinck y Stagno (1966), quienes clasificaron y mapearon las unidades edáficas al nivel de Series de Suelo. Para comparar entonces la composición de las sabanas con esta información edáfica, la vegetación fue analizada mediante un muestreo de atributos cuali y cuantitativos, elaborando posteriormente esta información por medio de ordenamientos fitosociológicos en dos ejes.

Las sabanas estudiadas están localizadas en el Estado Barinas, entre los ríos Santo Domingo y Paguey (Fig. 1), extendiéndose desde las colinas pedemontanas que marcan el límite con la cordillera Andina, a aproximadamente 400 m. de altitud, hasta las cercanías de San Silvestre, a 130 m. sobre el nivel del mar. Esta área de alrededor de 75.000 hectáreas está cubierta en su mayor parte por sabanas, excepto las angostas galerías forestales de caños y ríos y la selva estacional, algo más extensa, que ocupa la mayor parte de la primera terraza del río Santo Domingo. Silva, Monasterio y Sarmiento (1971) analizaron los paisajes y sistemas de relieve de esta región. El área entre los ríos Santo Domingo y Paguey corresponde a los sistemas de relieve Barrancas y Barinas, incluidos en los paisajes con predominancia de sabanas secas.

El clima de esta zona es tropical estacional Aw, con altas temperaturas todo el año y precipitaciones de alrededor de 1.300 mm, concentradas en un período de seis meses*. Para mayores detalles sobre este tipo climático ver Monasterio (1968) y Sarmiento, Monasterio y Silva (1971).

De acuerdo con Zinck y Stagno (1966), en esta zona se pueden diferenciar tres acumulaciones pleistocenas: Q_{iv}, la más antigua y de materiales más gruesos, sometida a numerosas deformaciones tectónicas, sobre-

* La denominación popular de "verano" para el período seco e "invierno" para el período de lluvias, se usa en el presente trabajo.

* Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) mediante el subsidio N° DF-01-35.

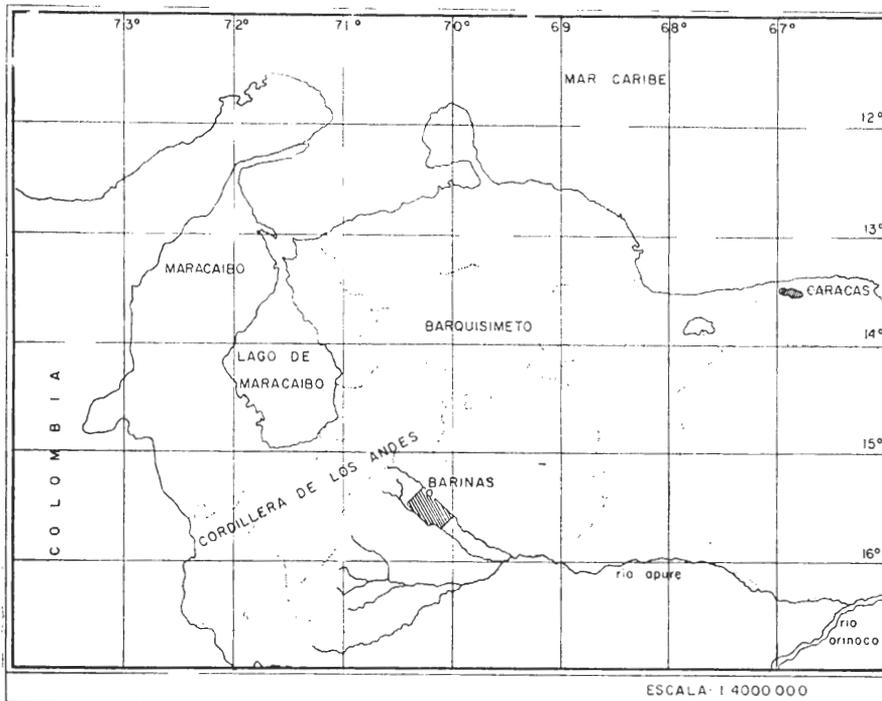


Fig. 1. Ubicación regional del área de estudio.

yace a la Formación Río Yuca (Mioceno Superior-Plioceno), formando actualmente las colinas pedemontanas en contacto con los llanos; Q_{iii} , formada con materiales provenientes del Q_{iv} y representada por conos adosados a las colinas; $Q_{ii(a)}$, que forma la parte más llana del área en estudio y que puede subdividirse en dos tipos: el epandaje deltaico del río Santo Domingo y el epandaje deltaico de los caños del piedemonte.

Sobre la acumulación $Q_{ii(a)}$, como consecuencia del proceso sedimentario, del tipo de material depositado y de su modelado posterior, se desarrollaron distintas formas de relieve: bancos altos, bancos medios, bancos bajos y bajíos, dispuestas en un patrón muy interdigitado. Los materiales son de textura progresivamente más fina a medida que pasamos de las formas de relieve más altas a las de niveles topográficos más bajos.

Analizando los suelos desarrollados sobre las distintas unidades geomorfológicas, Zinck y Stagno señalan la estrecha relación entre la génesis y la edad de los materiales acumulados, las características de la deposición y la posterior evolución de los suelos. Ferruginización, lixiviación e hidromorfia han sido los procesos pedogenéticos predominantes, los dos primeros en la génesis de los suelos desarrollados sobre las acumulaciones más antiguas (Q_{iv} y Q_{iii}) así como en las

posiciones más altas, bancos altos y medios, de la acumulación Q_{ii} . La hidromorfia es determinante en el desarrollo del perfil del suelo en los bancos bajos y los bajíos. De las unidades edáficas descritas por estos autores, nueve tienen vegetación de sabana, de ellas hemos seleccionado siete para nuestro análisis, ya que las sabanas de las dos restantes se encuentran muy modificadas por la acción humana. De la descripción detallada de cada unidad hemos resumido los aspectos de mayor interés ecológico en la Tabla I.

Las sabanas del área pueden describirse someramente así: 1) Sabana cerrada, en la que los árboles forman un estrato de 4 a 8 m. de altura, con valores de cobertura del orden de 30-50%; 2) Sabana abierta, con árboles mucho más dispersos (Fig. 2); 3) Sabana parque, igual al tipo anterior, pero con islotes de bosque semideciduo. Los árboles más característicos en la sabana en estos tres tipos son: *Byrsonima crassifolia*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Curatella americana*, *Bowdichia virgilioides* y *Acrocomia sclerocarpa*. En todos los casos el estrato herbáceo, de 50-100 cm. de alto, es continuo, al menos en la estación de lluvias.

Estos tres tipos se encuentran en las colinas (Q_{iv}), conos (Q_{iii}) y bancos altos y medios (Q_{ii}). En los bancos bajos y los bajíos aparece un

cuarto tipo: la sabana pastizal (Fig. 3), sin árboles y con una cubierta herbácea que puede ser más alta que en los tipos anteriores. Durante el verano el estrato herbáceo en todas estas sabanas se seca, deteniéndose el crecimiento de las plantas perennes y desapareciendo las anuales. Al comenzar las lluvias se reinicia la actividad de las hemcriptofitas, germinan las anuales y aparecen las geofitas, cambiando totalmente el aspecto de las sabanas. El crecimiento de las gramíneas dominantes continúa activamente por varios meses y luego se produce la floración y fructificación. Un estudio detallado de los ciclos fenológicos en las sabanas fue realizado por Monasterio (1968).

Métodos

El método de análisis de vegetación empleado es el ordenamiento de Bray y Curtis (1957), construido sobre dos ejes. La ubicación de los censos sobre los ejes se realizó según el procedimiento descrito por Orloci (1966). Para comparar los censos se usó una distancia basada en el coeficiente de similitud de Kulczynski, conocido comúnmente como coeficiente de Sorensen (Dagnelie, 1960) y cuya fórmula es:

$$d_{A,B} = 1 - S_{A,B} = 1 - \frac{2w}{a+b}$$

donde $d_{A,B}$ es la distancia entre los censos A y B ; $S_{A,B}$ el coeficiente Sorensen-Kulczynski; " w " la suma de los valores menores de un atributo medido en todas las especies comunes a ambos censos; " a " y " b " la suma de los valores del atributo medidos para todas las especies de los censos A y B respectivamente. La distancia puede ser calculada también con datos de presencia/ausencia; en este caso " w " es el número de especies comunes a ambos censos y " a " y " b " el número de especies presentes en cada censo.

El ordenamiento de los censos en un espacio bidimensional representa una proyección simplificada de las relaciones entre los mismos expresada totalmente en la matriz de distancias, de forma tal que la posición relativa de cada censo en el ordenamiento refleja la verdadera distancia fitosociológica y por tanto ecológica, entre dicho censo y todos los demás. Puede posteriormente interpretarse ecológicamente el ordenamiento en función del posible significado de cada eje, analizando así cuáles son los factores que están actuando en la diferencia-

TABLA I

Resumen de las características de las distintas unidades edáficas

UNIDAD	PEDOGENESIS PREPONDERANTE	TEXTURAS	D R E N A J E	Colores	pH	Capac. Cambio mec./100	% Safu- ración	Capacidad Retención agua útil	CLASIFICACION*
Q _v	Rubefacción Lixiviación	Franco arenoso Franco arcilloso	Ext: moderado-muy rápido Int: moderado rápido	5YR				Baja	
Boconoito	Perfil policíclico Rubefacción heredada Lixiviación	Arenoso Franco arenoso	Ext: moderado e. muy rápido Int: moderado a rápido	10YR 5/4 5/8	5.0 a 5.6	2.7 a 5.8	53 a 81	Baja	Alfisol Haplustalf Ultico
Barinas	Rubefacción Lixiviación	Franco arenoso a Franco arcillo- arenoso	Ext: moderado a rápido Int: moderado	5YR 2/2, 2/3 2.5YR 3/4-6	5.3 a 6.1	5.3 a 7.1	27 a 51	Baja	Alfisol Paleustalf Oxico
Camoruco	Brunificación Lixiviación	Arenoso	Ext: rápido Int: rápido	10YR	5.4 a 6.0	4.0 a 8.3 1.5 5.3	16 a 68	Muy baja	Alfisol Haplustalf Arénico
Garza	Hidromorfía Ferruginación Lixiviación	Franco arenoso —— Franco arcilloso	Ext: moderado a rápido Int: moderado	10YR	5.2 a 6.4	3.4 a 5.8	17 a 60	Media	Alfisol Paleustalf Oxico
Gásperi	Hidromorfía	Franco arcilloso —— Arcilloso limoso	Ext: moderadamente lento Int: lento	10YR	5.6 a 7.7	6.0 a 16.0	58 a 98	Media	Mollisol Argiustoll Aquico
Jaboncillo	Hidromorfía	Franco arcilloso —— Arcilloso	Ext: lento a muy lento Int: muy lento	10YR 3/1 7.5YR 6/0	5.9 a 7.6	16.0 a 21.0	60 a 70	Media	Alfisol Tropaqualf Típico

* Según Mayorca, Sánchez y Rosales (1974).

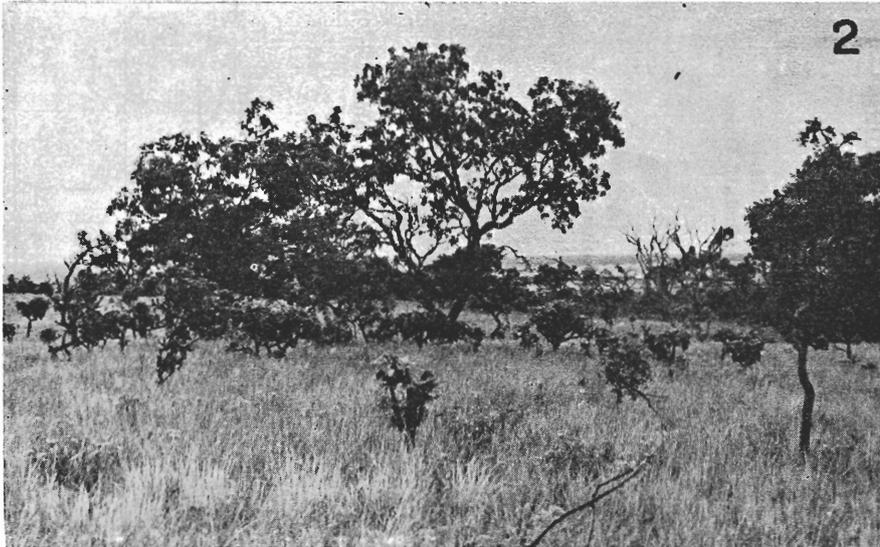


Fig. 2. Sabana abierta sobre las colinas del Q_{iv} ; *Bowdichia virgilioides* es el dominante en el estrato arbóreo.

Fig. 3. Sabana pastizal en un banco alto de Q_{ii} . *Trachypogon vestitus* es dominante en el estrato herbáceo.

ción de la vegetación en ese modelo simplificado de las condiciones reales.

Las siete unidades edáficas seleccionadas fueron: las Series Boconoíto, Garza, Camoruco, Barinas y Gáspari, la Familia Jaboncillo y los suelos de la acumulación Q_{iv} . De estos últimos existen al menos dos tipos, uno con importantes afloramientos de rodados y textura muy arenosa y otro, en el que se realizó el muestreo correspondiente a esta unidad, profundo (aproximadamente 1 m.) y de textura franco-arcillosa.

Los censos se dispusieron en el mapa de suelos a escala 1:35.000, mediante un muestreo al azar estratificado, diez censos para cada unidad

edáfica. La disposición aleatoria original fue modificada, bien cuando la ubicación del censo era de difícil acceso, desplazándolo en este caso en línea recta hasta el camino más cercano; o bien cuando era evidente que la sabana había sufrido una intervención humana exagerada o muy reciente, reemplazando entonces el censo por otro tomado al azar dentro de la correspondiente unidad edáfica. Se tomó un total de setenta muestras, cada una consistente en un cuadrado de 100 m².

En cada caso se hizo una lista florística completa y se midió cobertura. Se desechó el uso de índices complejos que, como el Índice de Impor-

tancia usado originalmente por Bray y Curtis, combinan datos heterogéneos de densidad, cobertura y frecuencia, dando resultados de interpretación muy ambigua. Considerando cada parámetro separadamente, descartamos la densidad por ser ineficiente el procedimiento de medida, dada la riqueza de especies y la dificultad en definir individuos; descartamos asimismo la frecuencia por ser una medida indirecta, compleja y sujeta a apreciables errores de muestreo.

La medida de cobertura, en cambio, parece definir adecuadamente el status ecológico de cada especie cuando se trata de formaciones herbáceas, y el método de puntos aquí utilizado para medirla es de fácil realización, permitiendo una mayor eficiencia con una aceptable rigurosidad estadística. A fin de obviar una importante objeción al uso de la cobertura, como es su sensibilidad a los cambios estacionales en la vegetación, realizamos todas las medidas en un intervalo corto, entre los meses de julio y septiembre.

El muestreo por puntos se realizó dividiendo cada cuadrado en 10 rectángulos de 10 x 1 m., luego lanzando al azar en cada rectángulo una varilla metálica, diez veces consecutivas. Puesta la varilla en posición vertical se anotaba cada una de las especies que tocara la varilla con cualquiera de sus partes aéreas. De este modo se colocaban 100 puntos en cada censo, en un muestreo al azar estratificado que permitía cubrir toda la superficie del cuadrado.

No hemos considerado importante en nuestro caso la objeción de que la varilla no permite una medida realmente puntual (Walker, 1970) y que por lo tanto sobreestima la cobertura de gramíneas en relación con las latifoliadas, ya que en nuestro caso el objetivo era comparar diversas muestras de características morfológicas similares y el comportamiento de diversas especies de la misma forma biológica, como es el caso de las gramíneas.

Sólo fueron tomadas en cuenta en el posterior análisis de vegetación aquellas especies presentes en más del 5% de las muestras, es decir, fueron eliminadas las que se encontraban en menos de 4 censos.

En los 70 censos se obtuvo un total de 130 especies presentes, 106 de ellas con valores de cobertura. La eli-

minación en ambos casos de las especies de muy baja frecuencia se justifica en base a que estas especies, relativamente numerosas, pero de aparición ocasional y errática, no aportan información significativa para este tipo de ordenamiento, siendo por el contrario conveniente basar la comparación florística en aquellas especies situadas por encima de un cierto umbral convencional de presencia. Los ordenamientos en dos ejes se hicieron mediante programas en Fortran 17, elaborados por la Lic. Valen-

tina Rivera y la Dra. Nancy Karam y corridos en la computadora IBM 360-40 del Centro de Computación de la U.L.A.

Resultados

Ordenamientos

En la Fig. 4 se presenta el ordenamiento bidimensional de los setenta censos en base a los datos de cobertura, cada uno identificado según la unidad edáfica a que pertenece.

los suelos donde predominaron los procesos hidromórficos.

La secuencia en el ordenamiento es clara con excepción de las muestras pertenecientes a la Serie Boconoíto y al Q_{iv} . Para comprobar si efectivamente cada grupo de censos correspondiente a cada una de las unidades edáficas puede considerarse diferente de los restantes en el ordenamiento, se aplicó el test de Student a cada par de grupos sucesivos, calculando los centros de dispersión y buscando la probabilidad de "t" con 18 grados de libertad. Los valores de "t" y P para cada par de distribuciones comparadas se anotan en la Tabla II, y en la Fig. 5 se muestran los grupos y sus centros de dispersión. Con excepción de Q_{iv} y Boconoíto, todos los grupos son significativamente diferentes, pudiendo concluirse que la diferenciación florística lograda en el ordenamiento coincide altamente con la diferenciación edáfica entre los diferentes grupos de censos.

La no diferenciación de los censos Q_{iv} y Boconoíto en el ordenamiento pudiera ser consecuencia de una deficiencia en el método más que de una similitud florística importante entre los dos grupos. Este defecto sería imputable a la escala del ordenamiento y radicaría en que ambos grupos de censos tienen diferencias muy grandes con el extremo derecho del ordenamiento representado por los censos de la Familia Jaboncillo (todos los valores de distancia en la matriz, entre los censos de Jaboncillo con los de Q_{iv} y Boconoíto son cercanos a 1) y además por la escasa resolución del eje vertical del ordenamiento, que no consigue separar a los dos grupos. Esta hipótesis fue probada construyendo un diagrama de constelación simple donde se ha graficado la posición relativa de los veinte censos según clases de distancias (los valores de distancia fueron tomados de la matriz), como se muestra en la Fig. 6. Las clases de distancias se escogieron atendiendo a los criterios de algunos autores como Ramsay (1964) y Araoz, Sarmiento y Monasterio (1971). Aparecen tres grupos o nudos principales, uno a la izquierda formado por los diez censos del Q_{iv} , dos a la derecha cada uno con cuatro censos de la Serie Boconoíto. Los censos Nos. 18 y 20, de la Serie Boconoíto, aparecen en posiciones intermedias.

Esta primera diferenciación a un nivel semi-cuantitativo se ratifica con la construcción de un ordenamiento

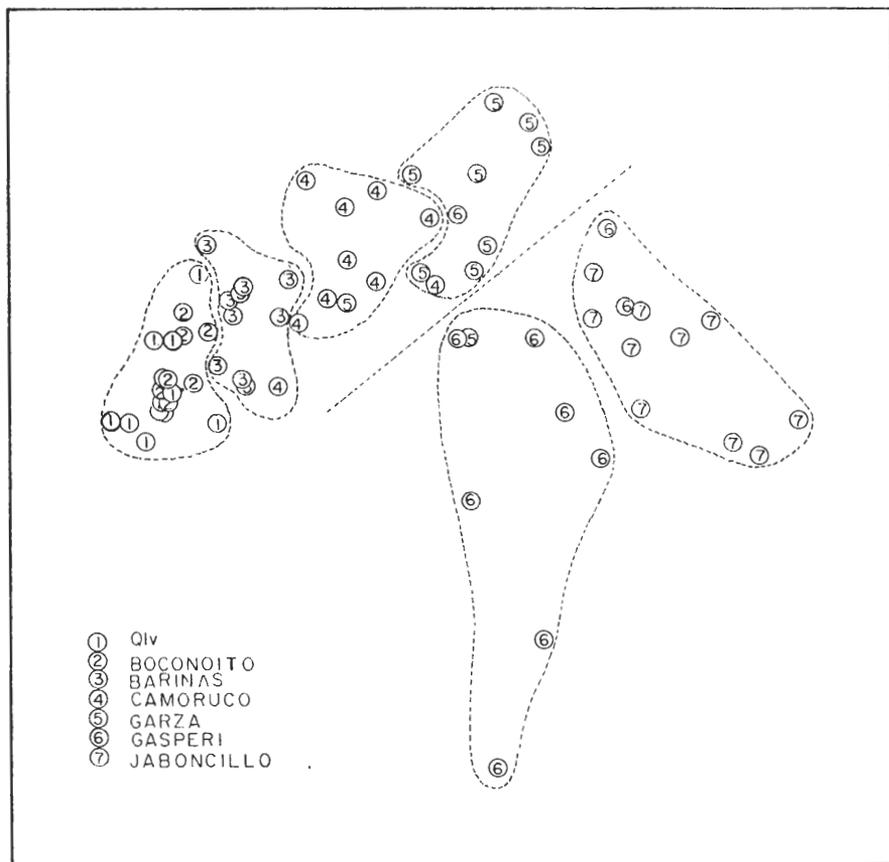


Fig. 4. Ordenamiento bidimensional de los censos usando datos de cobertura de las especies. Los números identifican la Serie de Suelos a que pertenece cada censo; las líneas quebradas separan grupos para la interpretación ecológica.

La mejor separación se logra sobre el eje horizontal, mientras que el ordenamiento en el eje vertical, que tiene como extremos dos censos de las series Garza y Gásperi, tiene menor efectividad. Los censos se disponen en este espacio sin dejar hiatos o interrupciones importantes, de tal forma que no se pueden trazar límites precisos para separar grupos de censos. Se observa, sin embargo, una secuencia bien definida en función de la variación edáfica, coincidiendo la disposición relativa de los censos con el siguiente orden de las unidades

de suelos: *Suelos de Q_{iv} y Boconoíto*, sin que queden separadas las muestras de estas dos unidades, *Serie Barinas*, *Serie Camoruco*, *Serie Garza*, *Serie Gásperi* y *Familia Jaboncillo*.

Se visualizan claramente dos sectores en el ordenamiento, que corresponden con una diferenciación de las unidades edáficas en base a la naturaleza de la pedogénesis predominante y que hemos separado con una línea recta de trazos, a la izquierda los censos sobre suelos formados por lixiviación y ferruginización, y a la derecha

TABLA II

Valores de "t" y de probabilidad para cada par de grupos comparados, usando 18 grados de libertad

GRUPOS COMPARADOS	t	P(%)
Q _{iv} —BOCONOITO (A-B)	0,80	40
BOCONOITO-BARINAS (B-C)	5,35	99,9
BARINAS-CAMORUCO (C-D)	4,14	99,9
CAMORUCO-GARZA (D-E)	2,77	97,5
GARZA-GASPERI (E-F)	3,23	99,9
GASPERI-JABONCILLO (F-G)	2,26	95,0

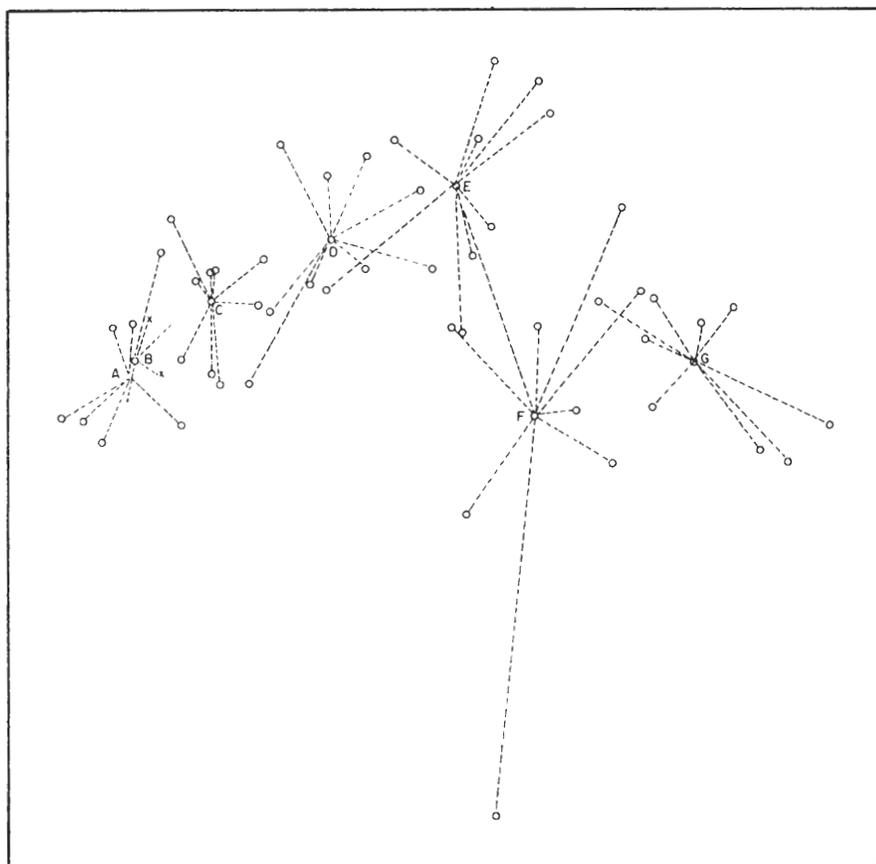


Fig. 5. Centros de dispersión de cada grupo de censos pertenecientes a una misma unidad edáfica, calculados en el ordenamiento bidimensional cuantitativo e identificados con letras.

bidimensional de los veinte censos en discusión. El ordenamiento que se observa en la Fig. 7 apoya la hipótesis previamente enunciada, permitiéndonos concluir que existen diferencias florísticas entre ambos grupos, relacionadas con sus diferencias edáficas. Sin embargo, los censos 18 y 20 del grupo Bononoito aparecen con mayores similitudes con el grupo Q_{iv} que con su propio grupo.

La Fig. 8 muestra el ordenamiento bidimensional de las 70 muestras de vegetación teniendo en cuenta solamente los datos de presencia/ausencia de especies. Los resultados coin-

ciden en líneas generales con los del ordenamiento cuantitativo. Se observa una secuencia en las muestras semejante a la anterior, en lo que respecta a las unidades edáficas. Igualmente el mayor valor diferenciante se obtiene sobre el eje horizontal, pero los censos de Boconoito y Q_{iv} aparecen en este ordenamiento mejor separados, mientras que los censos de la Serie Camoruco se encuentran mucho más dispersos.

Los censos de la Serie Camoruco presentan mayor similitud en su flora total con los de la Serie Barinas en primer término, y luego con los de

Garza y Gásperi. En cambio las relaciones de cobertura entre especies difieren en cada grupo, como lo demuestra el ordenamiento cuantitativo. Por el contrario Q_{iv} y Boconoito difieren más entre sí en su composición florística total que en valores de cobertura, logrando así una mejor separación en el ordenamiento cualitativo. Ambos casos nos indican la conveniencia de realizar simultáneamente los dos tipos de análisis, cuali y cuantitativo, si se quiere lograr una comprensión más profunda de todas las interrelaciones entre las sabanas y sus suelos.

Caracterización florística del ordenamiento

La posición de los censos en una secuencia no interrumpida y bien relacionada con el factor edáfico y la no existencia de discontinuidades claras que permitan trazar límites precisos entre comunidades, hace preferible graficar en el ordenamiento la distribución de las especies más importantes, en lugar de caracterizar comunidades con límites arbitrarios. En las Figuras 9 y 10 se presenta el ordenamiento cuantitativo con la distribución de las 12 especies de gramíneas más importantes dentro de las 67 especies de esa familia que fueron censadas. Como puede observarse las distribuciones muestran la misma variación progresiva, siguiendo la secuencia edáfica, pero sin que puedan separarse grupos claramente diferenciables. *Axonopus canescens* y *Trachypogon vestitus* son características del extremo izquierdo. *Leptocoryphium lanatum*, que también domina en ese sector, se extiende con valores altos de cobertura hacia la parte media del ordenamiento. *Andropogon semiberbis*, *Trachypogon plumosus* y *Axonopus purpusii* son especies dominantes de la parte media central del ordenamiento, extendiéndose hacia el extremo izquierdo. *Paspalum plicatulum* y *Andropogon selleanus* son dominantes en el sector central, extendiéndose discretamente hacia la derecha, donde domina *Paspalum stellatum*, *Sorghastrum parviflorum*, *Lersia hexandra* y *Paspalum nudatum*.

El comportamiento de las gramíneas

Hemos seleccionado 14 especies de gramíneas para estudiar su comportamiento frente a la variabilidad edáfica del área. Con este objeto se construyeron los perfiles ecológicos que

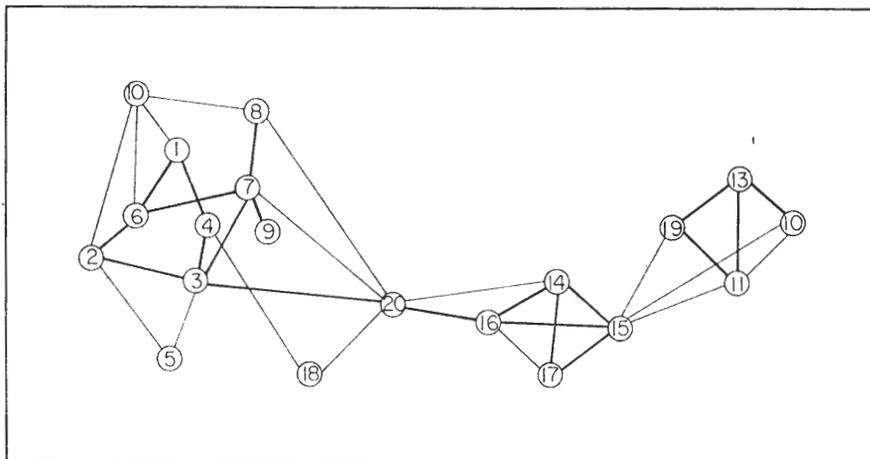


Fig. 6. Diagrama de constelación simple con los censos de Q_{iv} (1 al 10) y de Boconoito (11 al 20). Los trazos gruesos unen censos con distancias menores o iguales a 0,35; los trazos débiles, a censos con distancias entre 0,36 y 0,50. Las distancias mayores no se representan.



Fig. 7. Ordenamiento bidimensional de los censos de Q_{iv} y Boconoito usando datos de cobertura; las líneas quebradas delimitan cada grupo de censos.

aparecen en la Fig. 11, donde se graficaron los valores promedio de cobertura de cada especie en cada serie de suelo (10 censos).

Las medias de cobertura se compararon mediante la prueba "t" de Student, encontrándose los siguientes resultados: *Elionorus adustus* es una especie abundante y exclusiva de los suelos de Q_{iv} y Boconoito, sin diferencias significativas entre estas dos unidades de suelos. *Axonopus ca-*

nescens tiene una media de cobertura significativamente mayor en los suelos de Q_{iv} , pero está también presente en Boconoito, Barinas, Camoruco y Garza. *Trachypogon vestitus* tiene sus mayores valores en Q_{iv} , Boconoito y Barinas, siendo significativamente inferiores las medias de Camoruco y Garza. *Leptocoryphium lanatum* presenta valores elevados en cuatro serie: Q_{iv} , Boconoito, Barinas, Camoruco, encontrándose también en Garza y Gásperi. *Andropogon semiberbis*

tiene su valor máximo en Barinas, pero sus medidas de Q_{iv} y Boconoito son significativamente mayores que los de Camoruco y Garza, donde también se lo encuentra. Este primer grupo de especies se caracteriza entonces por presentar sus mayores valores de cobertura en alguna de las tres primeras unidades de la secuencia edáfica descrita, diferenciándose entre sí sólo por la amplitud de su distribución, como es el caso de *Elionorus adustus* bien restringida a dos series, en contraposición con *Leptocoryphium lanatum*, gramínea de gran amplitud ecológica, ya que está presente en seis de sus siete unidades edáficas estudiadas. Con excepción de esta última especie, el grupo no se encuentra en los suelos hidromórficos de las series Gásperi y Jaboncillo.

Un segundo grupo de gramíneas está representado en la figura 9 por las cinco especies de la columna central, caracterizadas por estar ausentes o ser poco importante en los tipos extremos, Q_{iv} y Jaboncillo, alcanzando sus valores máximos en las series intermedias de la secuencia edáfica. Así, *Trachypogon plumosus* tiene valores mucho más altos en Barinas, Camoruco y Garza; *Axonopus chrysolepharis* presenta un máximo significativo en Camoruco, apareciendo con valores menores y similares en otras cinco unidades, incluyendo a Q_{iv} . *Axonopus purpusii* tiene su mayor cobertura en las series Camoruco, Garza y Gásperi, pero se encuentra también en los suelos de Q_{iv} y con un valor promedio discretamente alto (hasta 70% de cobertura en algunos censos). La notable variabilidad morfológica de esta especie pudiera estar relacionada con la diferenciación edáfica, como lo sugiere el perfil bimodal de su espectro ecológico. *Paspalum plicatulum* tiene su máximo en Garza y Gásperi, con valores muy discretos en Barinas y Camoruco. Esta especie está escasamente presente en Jaboncillo. *Paspalum stellatum* se encuentra con valores comparables en Camoruco, Garza, Gásperi y Jaboncillo, estando ausente en las tres primeras unidades de la secuencia.

Andropogon selloanus muestra una conducta de transición, caracterizada por su ausencia en las primeras unidades de la secuencia y su máxima cobertura en Jaboncillo. En las series restantes aparece con valores menores y similares, con excepción de Q_{iv} , donde no se registró cobertura.

Del último grupo, *Paspalum chafanjonii* tiene su máximo en la serie

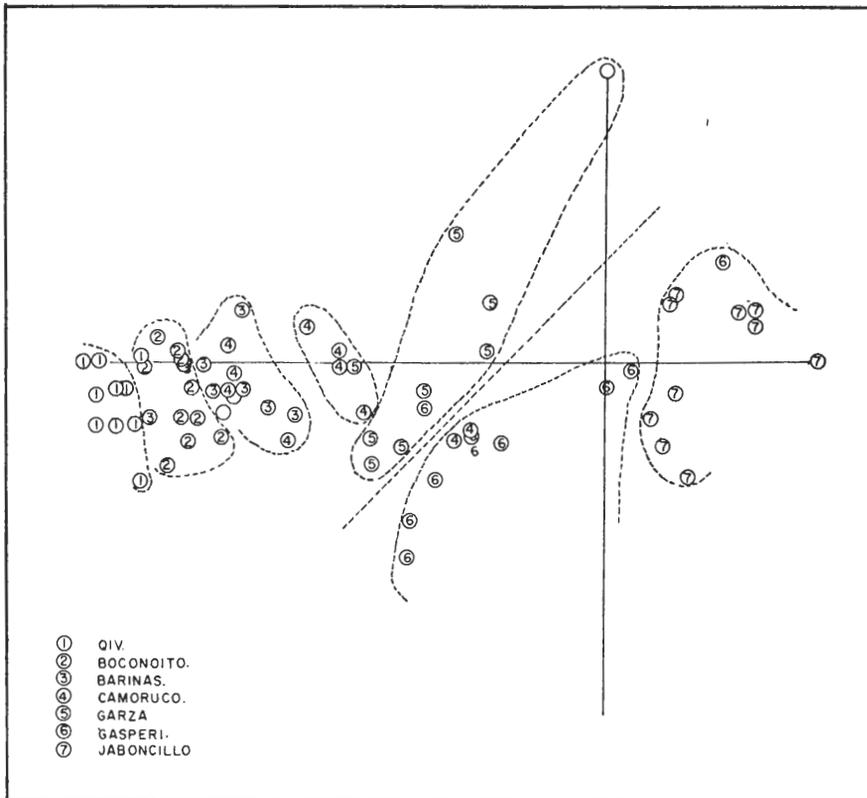


Fig. 8. Ordenamiento bidimensional de los censos usando datos de presencia/ausencia de especies. Los números identifican la unidad edáfica a que pertenece cada censo. Las líneas quebradas delimitan grupos para la interpretación ecológica.

Gásperi; y las tres restantes, *Sorghastrum parviflorum*, *Leersia hexandra* y *Paspalum nudatum*, lo tienen en Jaboncillo, la última especie restringida a esta unidad edáfica.

Discusión

Los ordenamientos bidimensionales de los censos en base a características florísticas coinciden con una secuencia definida de unidades edáficas: Q_{iv} , Boconoito, Barinas, Camoruco, Garza, Gásperi y Jaboncillo. No existen discontinuidades en los ordenamientos, de tal forma que la secuencia ininterrumpida de censos indica una progresiva variación de características florísticas y también edáficas, como se muestra en la figura 12, donde se han graficado en el ordenamiento cuantitativo los límites de cada grupo de censos según la unidad edáfica a que pertenecen. En la figura 13 se han agrupado los censos en dos grandes tipos, según el proceso pedogenético predominante: lixiviación-ferruginación o hidromorfía. Entre estos dos grandes grupos, claramente diferenciables, es válida también la característica de continuidad; ello es comprensible por

cuanto algunas series de ambos grupos comparten características comunes; por ejemplo, Barinas, Garza, Gásperi y Jaboncillo se desarrollaron sobre material parental de similar naturaleza y edad (Q_{ii-a}). En las series Barinas, Camoruco y Garza se encuentran fases paleohidromórficas e hidromórficas profundas actuales, y en las dos últimas series se mantiene un ambiente suficientemente húmedo en el perfil durante la mayor parte del año, como lo muestra la brunificación de sus horizontes. Igualmente, la ubicación de cada unidad edáfica en el ordenamiento refleja las similitudes y diferencias entre ellas, consecuencia de procesos pedogenéticos similares o distintos, actuando sobre materiales similares o no. Así, mientras los suelos de Q_{iv} y Jaboncillo son los más distintos entre sí, ocupando los extremos del ordenamiento, cada unidad edáfica se encuentra ubicada entre las dos con las que tiene más similitudes. El ordenamiento fitosociológico permite constatar e interpretar estas relaciones y sus consecuencias ecológicas.

Uno de los factores ecológicos de mayor importancia en la diferenciación de las distintas comunidades de

sabanas estudiadas, es la dinámica hídrica del terreno, consecuencia directa de la historia del perfil y del relieve (pedogénesis y geomorfogénesis).

La posición topográfica y su relación con otras posiciones superiores e inferiores, junto con la textura, estructura y profundidad aprovechable de los suelos, determinan las características de éstos en relación a: el suministro de agua, la infiltración, el drenaje externo, las pérdidas por evaporación, que resumen la dinámica del agua y la capacidad del suelo para almacenar agua aprovechable por las plantas.

En el caso de las colinas del Q_{iv} y los abanicos donde se encuentra la Serie Boconoito, el suministro de agua está restringido a las precipitaciones. Las pendientes más pronunciadas de este relieve favorecen el escurrimiento en detrimento de la infiltración, pero ésta es a su vez favorecida por las texturas livianas de los horizontes superiores. Desde la Serie Barinas hasta la Serie Gásperi, siguiendo la secuencia enunciada, la relación con los bajos permite un suministro extra de humedad como consecuencia de la penetración lateral de napas colgantes a poca profundidad, que se hace más importante en el sentido de la secuencia por efecto de las posiciones gradualmente más bajas que ocupa cada suelo. Por otra parte, las posiciones intermedias como las de Garza y Gásperi, permiten aprovechar el drenaje interno y externo de los bancos altos de la Serie Barinas. Esto es posible, además, porque las pendientes no son tan pronunciadas como en los casos anteriores, de tal forma que la relación infiltración/escurrimiento es mayor.

Los suelos de Jaboncillo, si bien se encuentran en posiciones inferiores, lo que aumenta la posibilidad de un suministro lateral de agua proveniente de los bancos, tienen un problema textural y estructural que restringe severamente la infiltración y la profundidad del suelo aprovechable por las raíces. De tal forma que, a pesar de tener un suministro de agua mayor que los demás, las condiciones de humedad en el perfil son más desfavorables, saturándose los horizontes superficiales durante la época de lluvias y permaneciendo más secos que los demás durante el verano.

En los suelos de la parte media de la secuencia: Camoruco, Garza y

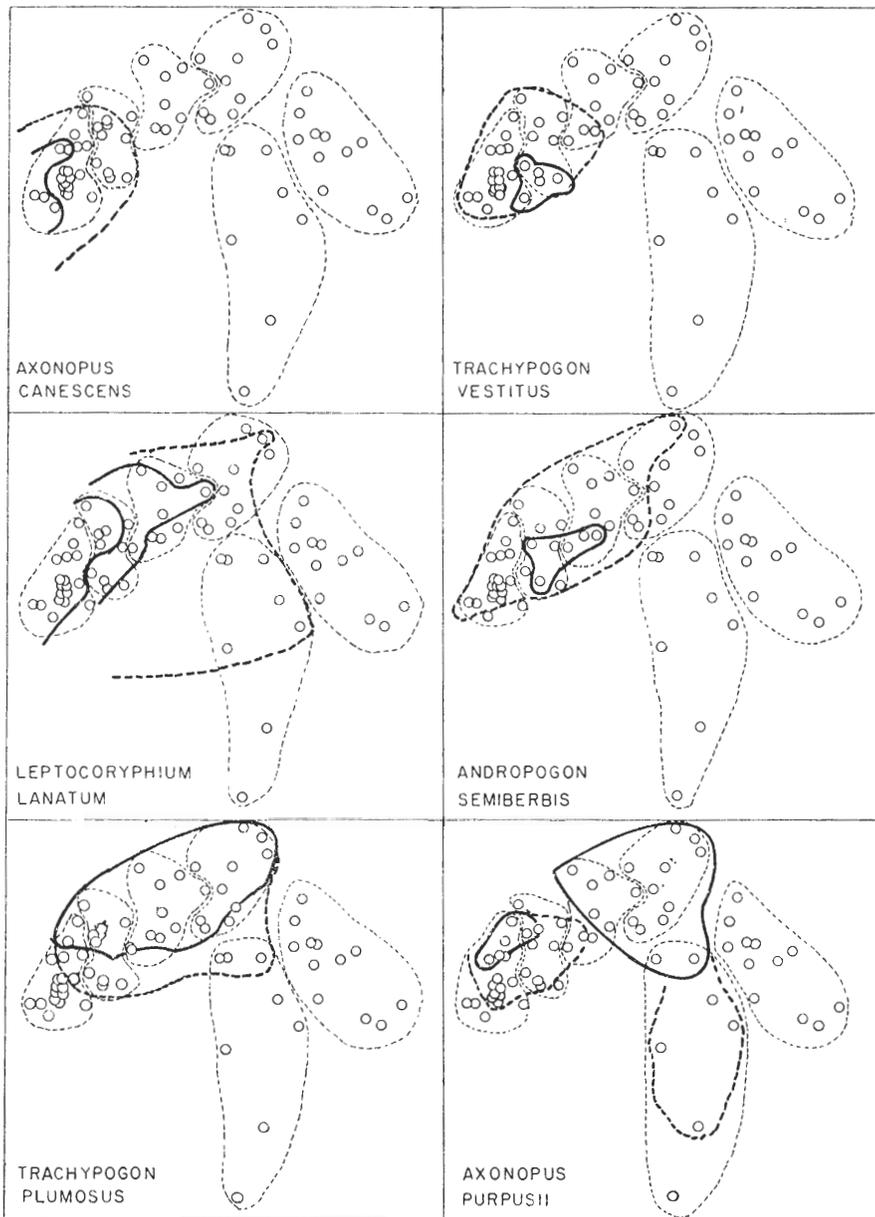


Fig. 9. Distribución de distintas especies de gramíneas en el ordenamiento cuantitativo según su cobertura.

Gásperi, las características del suministro y la infiltración se combinan para crear condiciones de humedad más favorables durante todo el año. La última serie, sin embargo, al igual que Jaboncillo, tiene el problema de un horizonte B prismático a 70 cm de profundidad, con lo que el suelo útil para el desarrollo vegetal se restringe notablemente. Además, las pérdidas de agua por evaporación afectan mucho más a Gásperi y Jaboncillo, donde la escasa infiltración impide el almacenamiento de agua en los horizontes profundos del suelo.

Así, los suelos de Jaboncillo y en segundo lugar los de Gásperi, esta-

rían sometidos a una dinámica hídrica fuertemente contrastante en los horizontes superficiales del suelo, únicos utilizados por la vegetación. Durante parte de la estación de lluvias, los bajíos se inundan y los bancos de Gásperi se saturan completamente de agua, creándose un ambiente anaeróbico. A mediados del "verano" estos suelos se secan completamente en superficie, tornándose duros e impenetrables. En profundidad, en cambio, siempre están húmedos.

La dinámica hídrica de las otras unidades edáficas es menos contrastante. Por una parte, el suelo biológicamente útil es más profundo;

la infiltración, favorecida por la textura, permite la penetración del agua, de tal forma que el contraste entre los meses de lluvia y los meses secos es menor. Los suelos nunca llegan a estar inundados y la desecación en "verano" es progresiva desde los horizontes superficiales hasta los más profundos. Como se evidencia en el grado de deshidratación de los óxidos de hierro, los suelos de Camoruco y Garza no llegan a secarse completamente en todo el perfil en ninguna época del año.

En conclusión, vemos la relación directa que desempeñan los diferentes suelos en la diferenciación ecológica de las comunidades de sabanas. Sin embargo, aunque la variación edáfica es discontinua y se refleja en la existencia de diferentes series o unidades de suelo, la variabilidad florística aparece como más continua, como lo muestran los ordenamientos fitosociológicos, así como la distribución de las especies de gramíneas anteriormente analizadas.

Por otra parte, esta diferenciación ecológica presente en áreas relativamente pequeñas y en distancias cortas, plantea la posibilidad de una diferenciación ecotípica importante en algunas especies, como lo sugiere, por ejemplo, el comportamiento de algunas gramíneas frente a la diferenciación edáfica.

Hemos considerado el balance hídrico como uno de los factores de mayor importancia en el funcionamiento y la diferenciación de estas sabanas. Para tratar de profundizar en esta influencia de la pedogénesis y de sus consecuencias sobre las comunidades sabánicas, el próximo paso en nuestro análisis será considerar la relación entre las características del suelo en cada una de las 70 muestras y la correspondiente composición y cobertura de las especies, utilizando para este fin diferentes técnicas de ordenamiento.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a todo el Grupo de Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias de la U.L.A., al cual pertenecemos, por su sostenido apoyo durante la realización del trabajo, en especial para Aura Azócar, quien nos ayudó en el trabajo de campo. Dejamos igualmente constancia de nuestro reconocimiento a los botánicos Julián Steyermark, Getulio Agostini, Gilberto Morillo, Rubén

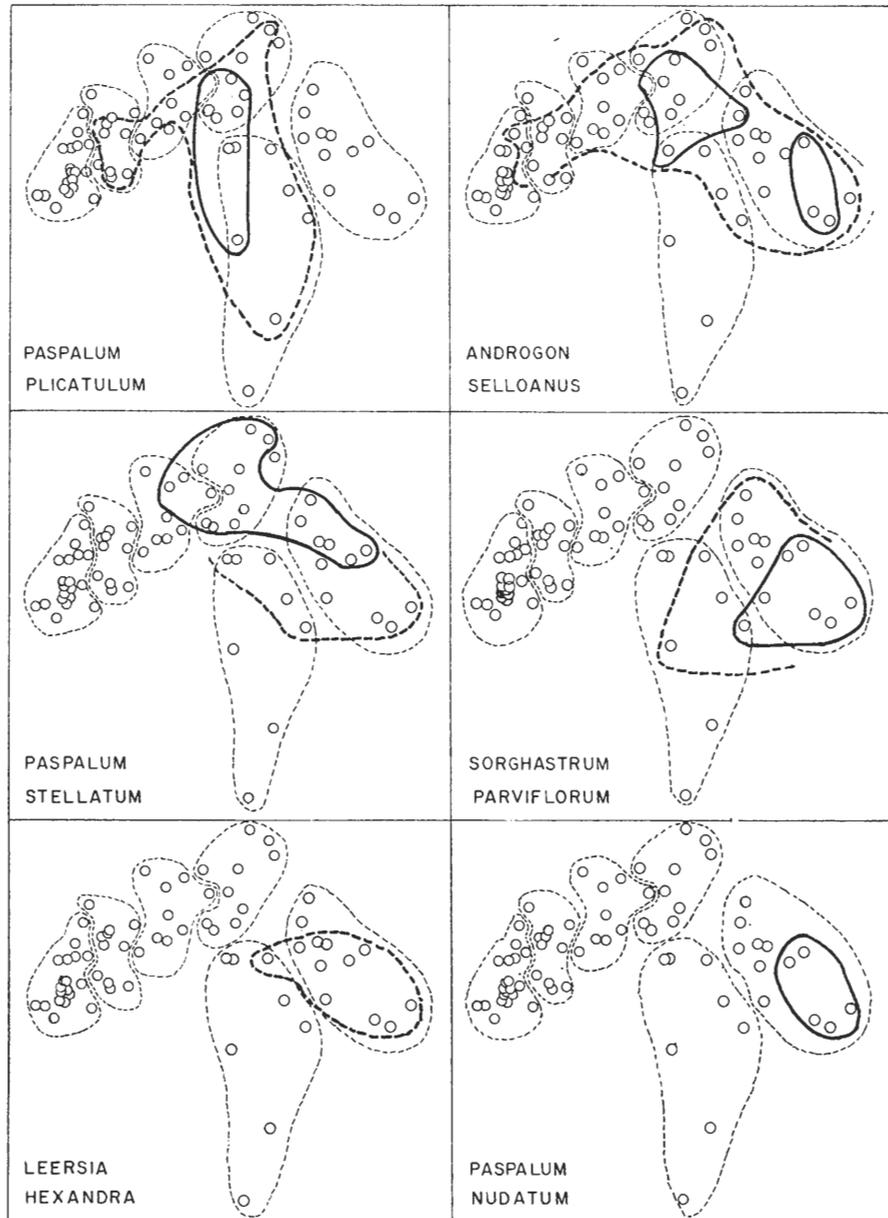


Fig. 10. Distribución de distintas especies de gramíneas en el ordenamiento cuantitativo según su cobertura.

Montes y Glomen Tovar por su ayuda en la determinación del material botánico; a Valentina Rivera y Nancy Karan por el trabajo de programación y computación; a Luis Nieto por su entusiasta trabajo técnico en el campo y en el laboratorio; y a Enrique Corao por su ayuda en los cálculos estadísticos.

REFERENCIAS

- Aráoz, J. G. Sarmiento & M. Monasterio. 1971. An essay in the use of association and dissociation measures in phytosociological classification. *J. Ecol.* 59 (1): 39-50.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology*, 48 (1): 1-15.
- Bray, J. R. & J. T. Curtis. 1957. An ordination of the Upland Forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27 (4): 325-349.
- Dagnelie, P. 1960. Contribution a l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte Phytogeogr. Série B*, 5: 7-43.
- Donselaar, J. van. 1965. An ecological and phytogeographic study of northern Surinam savannas. *Wentia* 14: 1-163.
- Donselaar, J. van. 1969. Observations on savanna vegetation-types in the Guianas. *Vegetatio*. 17 (1-6): 272-312.
- Eden, M. Y. 1964. The savanna ecosystem-Northern Rupununi, British Guiana. McGill University, Savanna Research Series, 1: 216 pp. McGill University, Montreal, Canadá.
- Mayorca, A.; Sánchez, A. y Rosales, A. 1974. La correlación de suelos en los Llanos Altos Occidentales. Primera aproximación. III Congreso Nacional Ciencias del Suelo. Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. 1968. Ecología de las sabanas de América Tropical. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Rev. Geogr.* 2 (21): 5-38.
- Monasterio, M. 1968. Observations sur les rythmes annuels de la savanne tropicale des "llanos" du Vénézuéla. Thèse de Docteur de spécialité. Université de Montpellier. France.

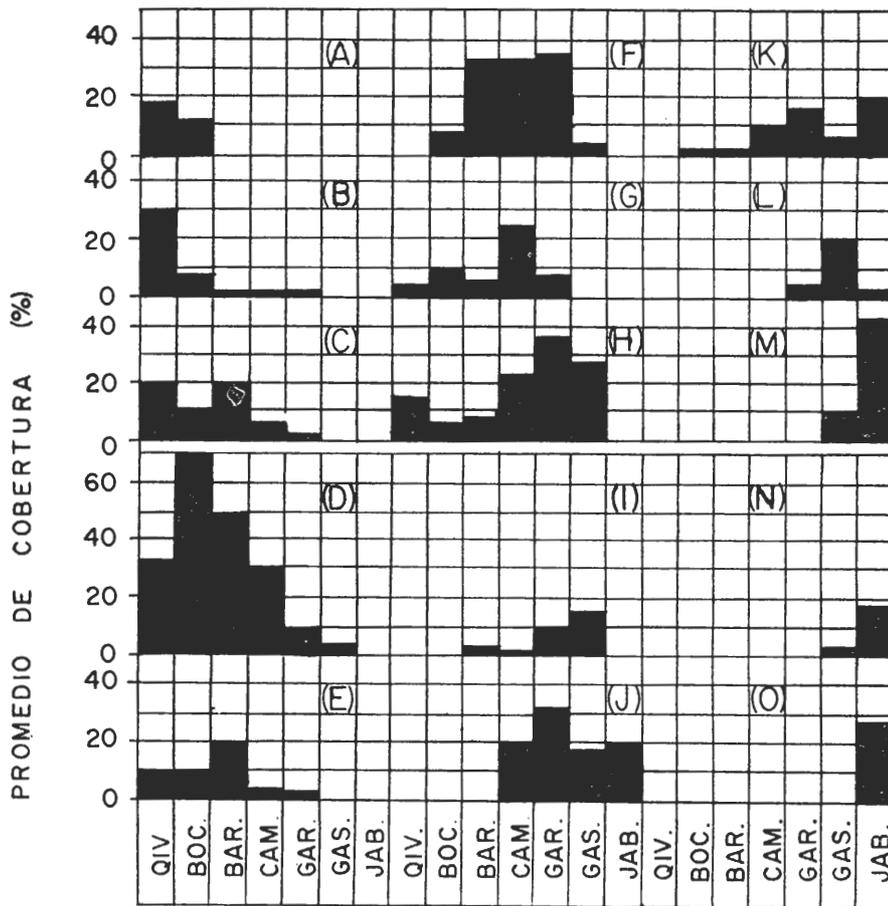


Fig. 11. Comportamiento de quince especies de gramíneas frente a distintos tipos de suelos. (A) *Elionorus adustus*; (B) *Axonopus canescens*; (C) *Trachypogon vestitus*; (D) *Leptocoryphium lanatum*; (E) *Andropogon semiberbis*; (F) *Trachypogon plumosus*; (G) *Axonopus chrysoblepharis*; (H) *Axonopus purpusii*; (I) *Paspalum plicatulum*; (J) *Paspalum stellatum*; (K) *Andropogon selloanus*; (L) *Paspalum chaffanjonii*; (M) *Sorghastrum parviflorum*; (N) *Leersia hexandra*; (O) *Paspalum nudatum*.

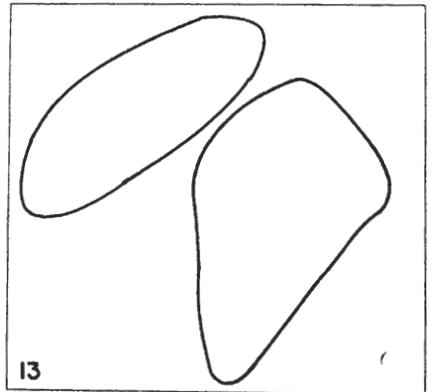
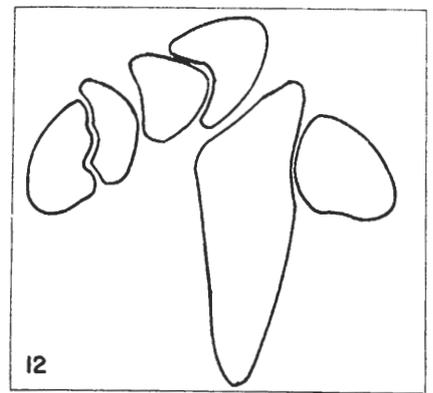


Fig. 12. Límites de unidades edáficas trazados en el ordenamiento cuantitativo.

Fig. 13. Límites de los dos grandes grupos de censos, según los procesos pedogenéticos predominantes.

Monasterio, M., y G. Sarmiento. 1968. Análisis ecológico y fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. *Bol. Soc. Ven. Cs. Nat.* 27 (113-114): 477-524.

Monasterio, M.; Sarmiento, G., y Silva, J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. III. El sur del Estado Barinas. *Acta Cient. Venezolana* 22 (5): 153-169.

Orlaci, L. 1966. Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods. *J. Ecol.* 54 (1): 193-216.

Ramsay, D. McC. 1964. An analysis of Nigerian savanna. II. An alternative method of analysis and its application to the Gombe sandstone vegetation. *J. Ecol.* 52 (3): 457-466.

Sarmiento, G., & M. Monasterio. 1969. Studies on the savanna vegetation of the Venezuelan Llanos. I. The use of association-analysis. *J. Ecol.* 57 (3): 579-598.

Sarmiento, G.; Monasterio, M., y Silva, J. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Cient. Venezolana*. 22 (2): 52-59.

Silva, J.; Monasterio, M., y Sarmiento, G. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. II. El norte del Estado Barinas. *Acta Cient. Venezolana*. 22 (2): 60-70.

Walker, B. H. 1970. An evaluation of eight methods of Botanical Analysis on grasslands in Rhodesia. *J. Appl. Ecol.* 7 (3): 403-416.

Zinck, A., y Stagno, P. 1966. Estudio Edafológico de la Zona Río Santo Domingo Río Pagüey. Estado Barinas. Ministerio de Obras Públicas. Div. de Edafología. Caracas.