



## Efecto de la perturbación mediante corte sobre la vegetación herbácea de sabana.

Eglis Pérez y Mervaris Armas, Instituto de Botánica de la Academia de Ciencias de Cuba

### RESUMEN

En la sabana de Yaguaramas, provincia de Cienfuegos se estudiaron los cambios periódicos en la altura, velocidad de crecimiento y biomasa aérea de la vegetación herbácea, para conocer la capacidad de regeneración y la respuesta a la perturbación. Se cortaron 15 cuadrados permanentes de 1 m<sup>2</sup> cada uno a nivel del suelo, de los cuales se retiró la vegetación totalmente. Los resultados sugieren que hubo un cambio en la dominancia de las especies aunque se mantuvo el pico de crecimiento estacional imperante en dicha sabana.

### ABSTRACT

The periodical changes in height, growth rate and above ground biomass of the herb layer were studied in Yaguaramas savanna, Cienfuegos province Cuba, to know the regeneration capacity and the answer to disturbance. Fifteen permanent one meter square plots were cutted off at soil level from which vegetation was putted out completely. The results show the dominance for principal species was changed, throught the stablished growing peak for this savanna was maintained.

## INTRODUCCIÓN

La estabilidad de la estructura y el funcionamiento de un ecosistema cualquiera depende en buena medida de la capacidad de regeneración de la cubierta vegetal, expresada en adaptaciones reproductivas que mantengan el equilibrio dinámico con los factores del ambiente, de manera que existan respuestas reproductivas alternativas para asegurar la perpetuación de las especies ante las situaciones cambiantes, Pérez y Orta (inédito)<sup>1</sup>. De acuerdo con Margalef (1980) el componente más regular y previsible de los cambios del ecosistema tiene dos aspectos, según conduzca a situaciones que se repitan a través de ciclos o ritmos más o menos regulares o bien que sean irreversibles.

Para Grime (1977) los factores limitantes de la biomasa de las plantas en cualquier habitat pueden clasificarse en dos categorías. La primera se describe como estrés y consiste en aquellas condiciones que restringen la producción, por ejemplo, poca cantidad de agua o nutrientes minerales etcétera. El segundo se refiere a la perturbación y está asociado con la parcial o total destrucción de la biomasa de la planta, mediante la actividad de los patógenos, el hombre, etcétera.

Según Al-Mufti *et al*; (1977), Grime (1974) el papel del estrés y la perturbación, cambia de acuerdo con sus severidades. A bajas intensidades ambos procesos funcionan como modificadores de la competencia, mientras que a altas intensidades cada uno es capaz de ejercer un impacto directo y dominante sobre la composición de especies y la estructura de la vegetación.

Baysen-Jensen (1929), Watt (1955), Black (1958), están de acuerdo con que en la vegetación natural hay ejemplos del impacto del tamaño de la planta. Es necesario, por tanto, reconocer la existencia de otra dimensión, la dominancia, en el mecanismo que controla la composición de las comunidades de plantas.

De acuerdo con lo expuesto, uno de los aspectos, que es necesario dilucidar para conocer el funcionamiento del ecosistema, es la capacidad biológica de las especies componentes de la vegetación natural para restablecer por regeneración agámica el equilibrio alterado.

Conocer esta capacidad simulando una perturbación por exceso de consumo de biomasa aérea constituyó el objetivo de nuestro trabajo.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

En la sabana de Yaguaramas, provincia de Cienfuegos, descrita por Balátová y Surlí (1983) y Pérez y Smid (1984), la vegetación herbácea está dominada

---

<sup>1</sup> Eglis Pérez y R. Orta. Productividad primaria regeneración y estructura de poblaciones. Cap. III. En: Ecosistemas de sabanas.

da por la gramínea *Andropogon tener*, Nees Kunt con la cual coexisten con menor habilidad competitiva *Leptocoryphium lanatum*, (HBK) Nees *Andropogon gracilis*, Spreng, *Eragrostis cubensis*, Hitchc, Ciperáceas, otras gramíneas y leguminosas; las cuales forman parte de la asociación principal *Byrsonimo-crassifoliae-Andropogonetum tenerum*, Balátová-Tulácková (1983).

A finales de 1980 en esta área se trazaron 15 cuadrados al azar de 1 m<sup>2</sup> cada uno, de los cuales se cortó y retiró la vegetación quedando el suelo completamente limpio, figura 1. A partir del primer mes y en distintas fechas de muestreo, durante dos años se midió la altura de cada especie y el crecimiento de la biomasa, hasta que se consideró recuperada la vegetación, figura 2. En cada ocasión se muestrearon cinco cuadrados al azar, tomando una muestra de 40 x 40 cm y la hojarasca de la misma área por separado a partir del momento en que empezó a acumularse, las cuales fueron trasladadas al laboratorio en bolsas de polietileno y guardadas en refrigeración. De cada especie se separó la materia verde y muerta, en *Andropogon tener* también se separaron los tallos. Se obtuvo el peso seco después de 36 horas a 80°C hasta alcanzar el peso constante.

Se midió la velocidad de crecimiento en biomasa (CGR) y la velocidad relativa de incremento en biomasa (RGR) en los períodos de máximo crecimiento según (Watson, en Kvet *et al*; 1971). El índice de estabilidad se calculó según Titljanova (1979).

### 3. RESULTADOS

La biomasa aérea de las distintas especies herbáceas en la asociación *Byrsonimo crassifoliae-Andropogonetum tenerum* varió estacionalmente (figura 3a). Tanto la biomasa verde como muerta comenzó a partir de cero. El primer muestreo se realizó al mes después de realizado el corte, produciéndose un crecimiento lento hasta el mes de abril, a partir del cual, se produjo un aumento considerable. La biomasa verde alcanzó un máximo en octubre de 1981, con un pico más pequeño en agosto de 1982 y un máximo en enero de 1982.

Los patrones estacionales de *Leptocoryphium lanatum* fueron similares a los de la comunidad como un todo, aunque los valores máximos y mínimos no coincidieron. La mayor cantidad de biomasa aportada por *Andropogon tener* coincidió con el pico de octubre y los tallos de esta especie se midieron por primera vez en diciembre de 1981 donde alcanzaron su mayor biomasa.

Las especies individuales que mayor cantidad de biomasa verde aportaron en los picos de crecimiento de octubre y agosto fueron *L. lanatum* y *A. gracilis*; aunque varias especies de otras gramíneas, tabla 1, contribuyeron en conjunto con una cantidad mayor y otras dicotiledóneas alcanzaron su máximo en el pico de octubre, las ciperáceas aportaron la mayor biomasa en agosto, y las leguminosas alcanzaron su máximo en junio.

Las proporciones relativas de la biomasa verde de las distintas especies

varió en los distintos meses, (figura 3b.). En el primer muestreo *L. lanatum* contribuyó con el 83,79% y *A. tener* con el 10,73% del total.

En enero de 1982 *L. lanatum* contribuyó con el 73,89% y *A. tener* con el 13,73%, mientras que en el pico de octubre *Lectocoryphium lanatum* aportó el 17,24% y *A. tener* el 8,79% y en el de agosto las dos especies que más contribuyeron fueron *L. lanatum* con un 18,27% y *A. gracilis* con 14,92%; pero el mayor porcentaje correspondió al grupo de las ciperáceas con un 47,38%.

La biomasa muerta, fija a las partes vivas de la planta, alcanzó sus máximos valores en febrero de 1982 y 1983, caracterizándose por un aumento progresivo hasta febrero de 1982 y fluctuaciones a partir de esta fecha hasta aumentar notablemente en febrero de 1983, coincidiendo prácticamente con el mínimo de biomasa verde. Obviamente hubo un patrón estacional en la biomasa muerta aérea, dada fundamentalmente por *L. lanatum* que fue la especie que mayor cantidad de biomasa muerta aportó (tabla 2) en las leguminosas y otras dicotiledóneas fue prácticamente imposible medir las partes muertas porque estas se desprenden con mucha rapidez. La biomasa muerta desprendida de la planta se dividió en biomasa muerta en pie, aquella que se encontraba desprendida de las partes vivas de la planta; pero no se encontraba en el suelo y hojarasca, la que estaba sobre la superficie del suelo al cortar la muestra. La biomasa muerta en pie, mostró fluctuaciones, a partir de octubre de 1981, en que empezó a aparecer, aunque mostró el peso máximo en febrero de 1983. La hojarasca, empezó a acumularse más tarde, su primer valor fue medido en diciembre, siendo mucho menor que la materia muerta en pie y como en esta sus valores fluctuaron y fueron menores exceptuando los del mes de agosto en que fueron similares.

La altura máxima, alcanzada por las diferentes especies en cada muestreo está reflejada en la figura 4. La que mayor altura alcanzó fue *L. lanatum* con 62 cm en febrero de 1982, la siguió *A. tener* con 58 cm en agosto de 1982, *A. gracilis* alcanzó 37 cm también en febrero de 1982, sin embargo las ciperáceas alcanzaron su altura máxima de 43 cm en diciembre de 1981 y otras gramíneas hasta 45 cm en esta misma fecha, las leguminosas se midieron en junio de 1982 con 12 cm y otras dicotiledóneas en febrero de 1983 con 35 cm. En la mayoría de las especies la mayor altura alcanzada coincidió con el máximo de biomasa muerta producida. Aunque en *A. tener* su máxima altura se alcanzó en la fecha en que se registró el mínimo de biomasa verde, después de avanzado el crecimiento. En general la mayor cantidad de biomasa muerta en la comunidad coincidió con el período seco de febrero y aún cuando 1981 y 1982, fueron años más secos que el promedio en 14 años (tabla 3), en los picos de biomasa verde en octubre y agosto, fueron abundantes las lluvias en relación con enero y febrero cuando hubo máximos de biomasa muerta; aunque en febrero de 1983 también hubo crecimiento de la biomasa verde coincidiendo con un período lluvioso atípico.

Todas las especies no mostraron las mismas características en cuanto a la producción de biomasa verde y biomasa muerta durante el año. En la tabla 4, se recoge el índice de estabilidad según Titljanova (1979), cuyos valores reflejan que *Leptocoryphium lanatum* alcanzó el máximo de estabilidad en la biomasa verde mientras que *Andropogon gracilis* presentó el mínimo. La biomasa muerta permaneció más constante y mayor tiempo sin desprenderse en *Andropogon tener*, mientras que en las dicotiledóneas se produjo un constante recambio alcanzando el mínimo de estabilidad en la biomasa muerta.

Otro aspecto que refleja cómo afectó el corte al crecimiento de la vegetación está dado por los valores alcanzados en la velocidad de producción de biomasa (C.G.R.) y velocidad de incremento relativo en biomasa (R.G.R.) En la tabla 5 se observa que *Andropogon gracilis* tiene muy alta capacidad de recuperación al alcanzar 20 mg/g/día sin estrés hídrico, mientras que las demás especies y la vegetación en su totalidad estuvieron por debajo de este valor.

#### 4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las variaciones interanuales de la biomasa aérea, verde y muerta, traducen bien los efectos de los períodos de lluvia y sequía (tabla 3), pero también la estimación de los distintos análisis de suelo da una buena indicación del bajo estatus nutricional del área en estudio (Hernández, inédito)<sup>2</sup>. Esto trae como consecuencia que al no haber hojas viejas de donde movilizar los nutrientes, (Williams 1955) no se pudo haber desarrollado una gran biomasa verde en la vegetación perturbada por el corte y como consecuencia pudo haber ocurrido una disminución en la actividad fotosintética, (San José y Medina, 1976).

A partir de los argumentos planteados por Al -Mufti *et al*; (1977) se puede predecir que cuando la biomasa vegetativa aérea y la hojarasca permanecen bajas, las especies de más baja habilidad competitiva, predominarán y que la fenología de estas plantas, reflejan la importancia relativa del estrés y la perturbación.

En los lugares afectados por la perturbación, la fenología que prevalecerá estará adaptada a explotar los intervalos entre perturbación y restablecimiento de la vegetación con las especies de mayor capacidad competitiva, estrategia de ruderales (Grime, 1979), de este modo las especies de menor habilidad competitiva aportaron la mayor biomasa en momentos distintos a las de mayor habilidad competitiva.

Cuando la densidad de la biomasa aérea y la hojarasca están limitadas puede esperarse que el potencial competitivo de las especies dominantes se reduzca en vigor y que especies de menor habilidad competitiva puedan supe-

<sup>2</sup> Estudio ecológico de una sabana y un pastizal, Informe Final del Tema, Instituto de Botánica, Academia de Ciencias de Cuba, 1985.

rar las primeras. Los datos de biomasa verde (tabla 1) reflejan que *A. tener* alcanzó 31,06 g/m<sup>2</sup> y *L. lanatum* 191,18 g/m<sup>2</sup>, *A. tener* fue por tanto un competidor debilitado.

La biomasa muerta mostró sus pesos máximos, después de los picos máximos de biomasa verde.

La hojarasca de las plantas herbáceas parece jugar un papel principal en la exclusión competitiva, dado que esta empezó a acumularse a partir de diciembre de 1982, después que otras gramíneas alcanzaron su máximo en el mes de octubre. Sin embargo, la biomasa muerta en pie fue mucho mayor que la hojarasca, lo cual parece indicar que en este tipo de vegetación donde predominan las gramíneas, la biomasa muerta se mantiene mucho tiempo sin desprenderse de la planta antes de pasar al suelo.

La fenología del grupo de las especies de las leguminosas y ciperáceas tienen su pico de biomasa verde en momentos distintos que las especies dominantes. Esta característica parece constituir una estrategia para aprovechar los momentos favorables a su desarrollo.

Los valores alcanzados en la velocidad de producción de biomasa (C.G.R.) y velocidad de incremento relativo en biomasa (R.G.R.) en la vegetación de Yaguaramas después del corte pueden considerarse bajos, si lo comparamos con los obtenidos por Pérez y Smid (1984). Esto puede explicarse por la baja cantidad de biomasa verde que pudo haber limitado la fotosíntesis. Por otra parte Chapin (1983) reconoce que en suelos no fértiles se han regenerado exitosamente especies productoras de semillas con bajas velocidades de crecimiento relativo y bajos requerimientos nutricionales. Estos suelos incluyen entre otros, los suelos tropicales lateríticos (Chapin, 1980), los cuales son típicos de nuestra sabana.

En esta discusión podemos señalar que las mediciones de los pesos secos por unidad de área, la hojarasca y la altura de la vegetación perturbada por el corte, cuyos valores no llegaron a alcanzar los máximos de la vegetación sin perturbar en muestreos paralelos, (Pérez inédito)<sup>3</sup>, permite predecir fenómenos como el cambio de dominancia, y la sustitución de unas especies por otras en la producción de materia verde a través del año, según lo planteado por Rychnovska (1979). Por consiguiente en Yaguaramas:

1. Las variaciones de la biomasa tanto verde como muerta traducen el efecto de la sequía, pero a pesar de ello se mantiene el ritmo de crecimiento estacional que corresponde a octubre y agosto con picos de biomasa verde, y desde diciembre hasta febrero con máximos de biomasa muerta, los cuales coinciden con los reportados por Pérez y Smid (1984).
2. Los resultados destacan la inversión de la dominancia a favor de *Leptocoryphium lanatum* y en contra de *Andropogon tener*.

<sup>3</sup> Fluctuaciones de la biomasa aérea y estabilidad de las especies herbáceas en la sabana de Yaguaramas.

TABLA 1. Valores de los pesos secos de la biomasa verde de las distintas especies en la asociación *Byrsonimo crassifoliae-Andropogonetum tenerum* y tallos de *Andropogon tener* en las distintas fechas de muestreo después de practicado el corte en los cuadrados permanentes.

ESPECIES	FECHAS										
	28-I	26-II	26-III	2-X	22-XII	27-I	24-II	2-VI	4-VIII	16-II	
	1981					1982					1983
L. lanatum	8,63	7,53	15,51	17,12	14,86	14,12	28,25	37,75	14,33	33,12	
A. tener	1,13	0,82	5,35	8,73	5,58	0,88	1,75	1,44	1,25	4,13	
*	-	-	-	-	18,6	4,37	4,87	2,87	1,87	15,5	
A. gracilis	-	-	0,09	17,02	1,22	1,98	0,38	1,2	14,15	5,75	
Otras gramíneas	0,54	0,98	0,93	29,1	18,86	2,75	2,0	9,88	4,61	3,92	
Ciperáceas	-	-	0,38	12,68	12,38	-	13,75	9,41	44,93	10,1	
Leguminosas	-	-	-	0,97	-	-	-	3,38	-	-	
Otras dicotiledóneas	-	-	0,34	13,66	10,01	-	-	5,63	10,69	11,8	
TOTALES	10,3	9,33	22,60	99,28	62,91	19,73	46,43	68,69	89,96	68,82	

\* Valores de los tallos, no están incluidos en los totales por considerarse vivos, pero no fotosintéticamente activos.

TABLA 2. Valores de los pesos secos de la biomasa muerta, en las distintas especies y de la biomasa muerta en pie y la hojarasca de la muestra total en g/m<sup>2</sup>, después de practicado el corte.

ESPECIES	FECHA												
	28-I	26-II	26-III	2-X	22-XII	27-I	24-II	2-VI	4-VIII	16-II			
	1981						1982						1983
L. lanatum	0,038	-	1,68	10,28	40,58	60,25	95,50	72,31	41,35	84,86			
A. tener	0,012	-	-	7,63	21,97	5,62	2,12	1,5	10,71	17,87			
A. gracilis	-	-	-	2,00	-	16,02	20,87	5,17	7,22	9,75			
Otras gramíneas	-	0,037	-	11,43	1,5	13,25	12,49	3,5	5,93	0,06			
Ciperáceas	-	-	-	10,02	-	11,62	22,77	10,58	-	0,55			
Leguminosas	-	-	-	-	-	0,38	-	-	-	-			
Otras dicotiledóneas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
TOTALES	0,05	0,037	1,68	41,36	63,65	107,14	153,65	93,06	65,17	112,25			
Mat. muerta en pie	-	-	-	3,68	24,95	21,87	19,25	28	14,3	38,25			
Hojarasca	-	-	-	-	4,3	7,5	4,62	3	13,73	9,13			

TABLA 3. Valores promedio de las precipitaciones ( $\bar{X}$ ) en 14 años (1966-1980), valores mensuales absolutos en el período en que se llevó a cabo el experimento (1981-1982), valores relativos en % del promedio histórico de cada mes. Datos de la estación climática de Aguada de Pasajeros.

MESES	En %												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	ANUAL
$\bar{X}$	29,5	32,9	44,6	72,6	197,2	327,7	181,6	195,2	232,5	177,5	46,6	18,1	1556,1
1981	28,7	4,5	99,9	28,8	69,8	115,4	269,9	259,1	254,9	137	7,6	2	1277,6
1982	-	34,4	30,1	74,7	170,3	87,0	197,6	199,1	153,6	136,2	22,5	4	1109,5
1981	97,1	103,7	224,1	39,7	35,4	35,2	148,6	132,7	109,6	77,1	16,31	11,0	81,9
1982	-	104,6	67,5	102,8	86,4	26,6	108,8	101,9	66,1	76,7	48,3	22,0	71,3

TABLA 4. Índice de estabilidad de las distintas especies herbáceas según Titljanova (1979), calculando para la biomasa verde y la biomasa muerta, en la vegetación perturbada por el corte en la sabana de Yaguaramas.

Indice de estabilidad según Titljanova (1979)	VEGETACIÓN CON CORTE	
	Materia verde	Materia muerta
ESPECIES		
Andropogon tener	1,98	1,85
Leptocoryphium lanatum	2,38	1,48
Andropogon gracilis	1,09	1,54
Otras gramíneas	1,40	1,27
Ciperáceas	1,94	1,47
Leguminosas	1,42	1,12
Otras dicotiledóneas	1,70	1,04

TABLA 5. Velocidad de producción de biomasa (CGR) y velocidad de incremento relativo en biomasa (RGR) en los principales periodos de crecimiento, expresados en g/m<sup>2</sup>/día y g/g/día, respectivamente.

Categorías	CGR	RGR	Periodo
Biomasa total	0,632	0,0094	26-3-81
Andropogon tener	0,058	0,0059	a
Lectocoryphium lanatum	0,054	0,0025	
Andropogon gracilis	0,100	0,0284	2-10-81
<hr/>			
Leptocoryphium lanatum	0,222	0,0022	24-2-82
			a
			2-6-82
<hr/>			
Biomasa total	0,440	0,0080	2-6-82
Andropogon gracilis	0,232	0,0209	a
			4-8-82
<hr/>			
Andropogon tener	0,051	0,0031	4-8-82
			a
			16-2-83



Figura 1. Aspecto de uno de los cuadrados permanentes donde se realizó el experimento en la asociación *Byrsonimo crassifoliae-Andropogonetum tenerum* después de realizado el corte de la vegetación.



Figura 2. Aspecto de uno de los cuadrados donde se realizó el experimento en la asociación *Byrsonimo crassifoliae-Andropogonetum tenerum* después de recuperada la vegetación al final del experimento.

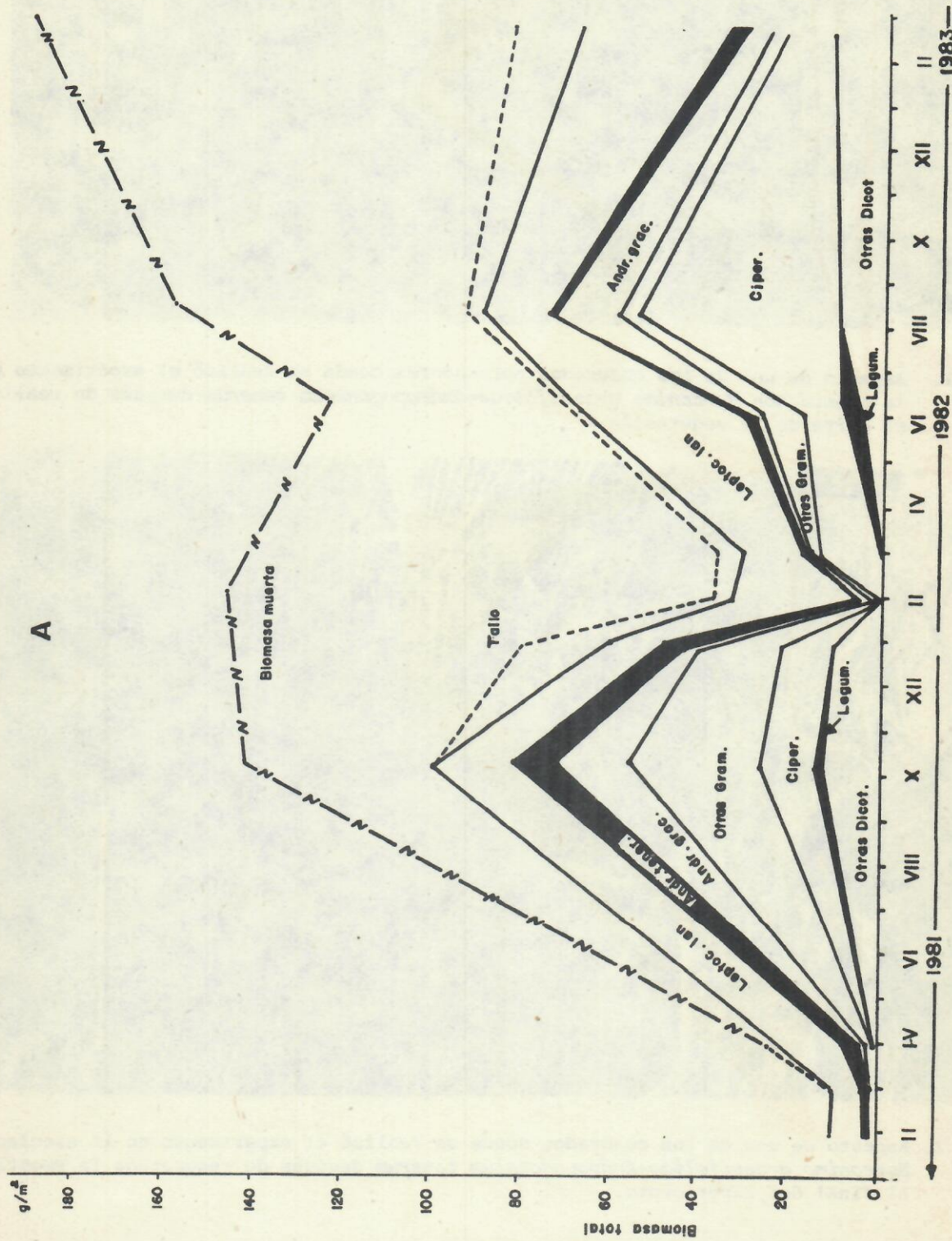


Figura 3 a.  
 Dinámica de crecimiento de la biomasa verde, biomasa muerta y tallos de las distintas especies componentes de la comunidad herbácea de la sabana de Yagua en las distintas fechas de muestreo después de la perturbación mediante corte, expresados en g/m².

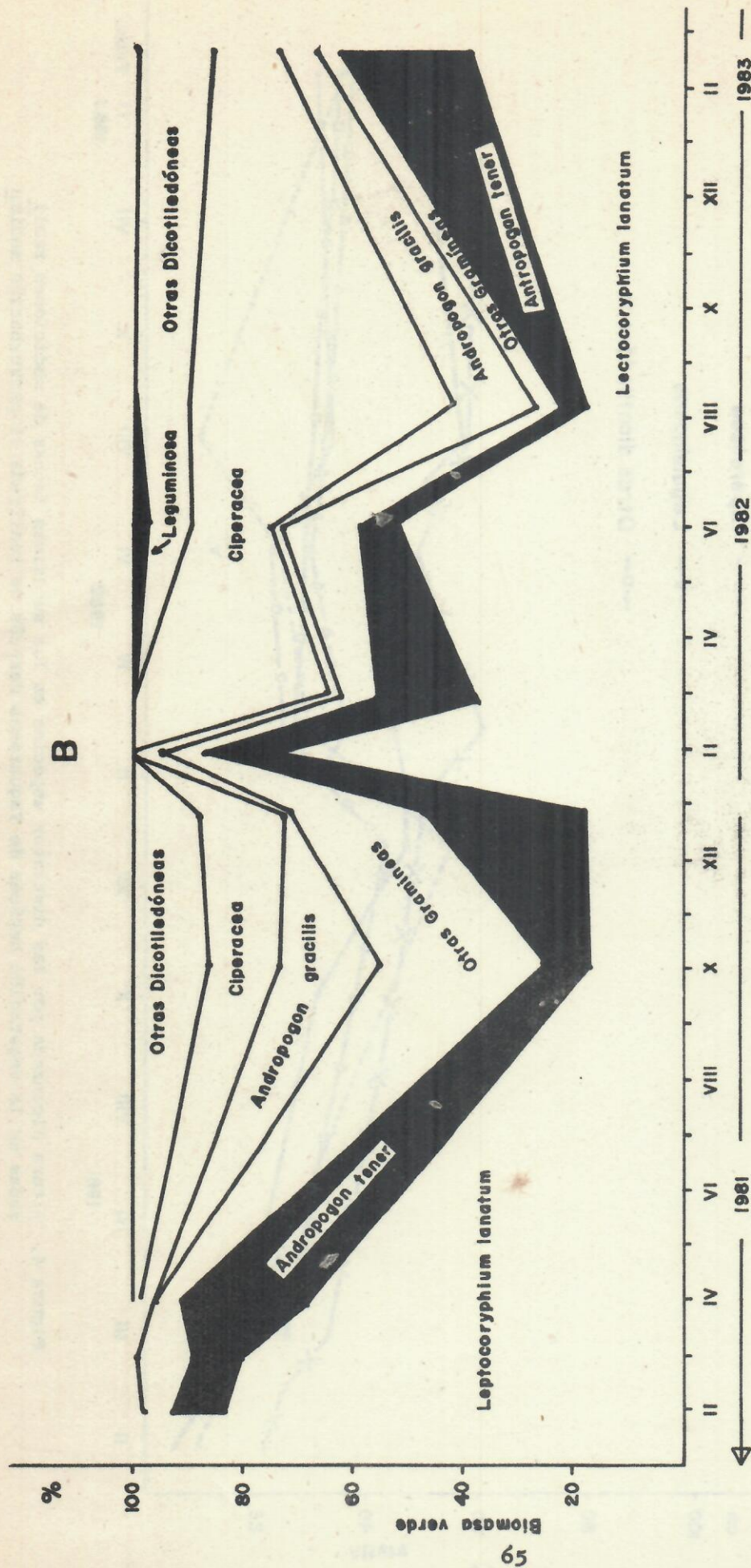


Figura 3 b. Valores relativos de la biomasa verde de las distintas especies componentes de comunidad herbácea de la sabana de Yaguaramas, en las distintas fechas de muestreo, después de la perturbación mediante corte, expresados en por ciento.

**LEYENDA**

- X- Leptocoryphium lanatum
- Andropogon tener
- Δ- Andropogon gracilis
- - - - - Otras gramíneas
- o- Ciperáceas
- v- Leguminosas
- Otras dicotiledóneas

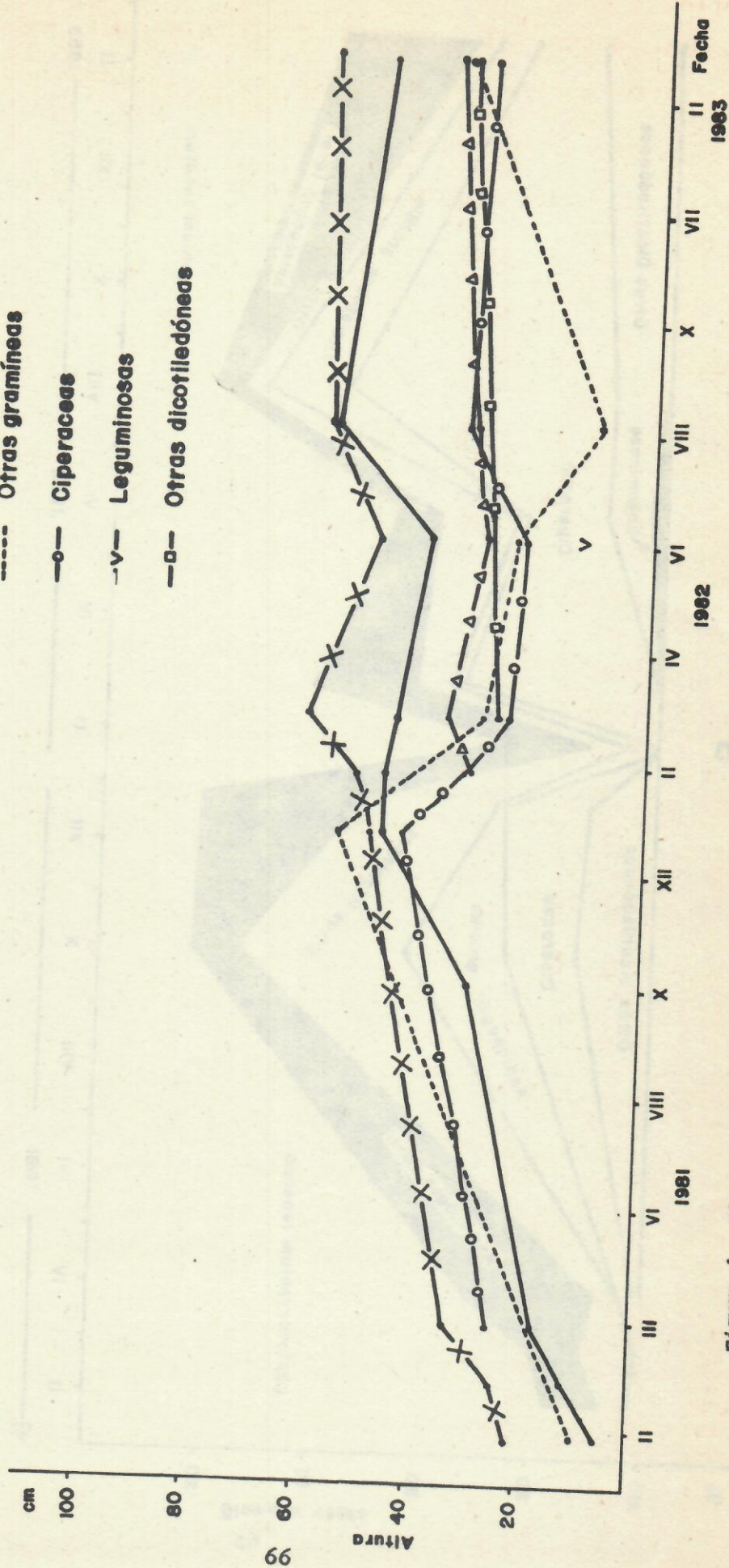


Figura 4. Altura alcanzada por las distintas especies en las sucesivas fechas de mediciones realizadas en la vegetación herbácea de Yaguaramas después de realizada la perturbación mediana corte.

## BIBLIOGRAFÍA

- AL-MUFTI, M.M.; SYDES, C.L.; FURNESS, S.B.; GRIME, J.P. and BAND, S.R. (1977):  
A quantitative analysis of shootphenology and dominance in herbaceous vegetation. *The Journal of Ecology* 65(3): 759-788.
- BALATOVA-TULACKOVA, E. y SURLI, M. (1983):  
Contribution to the phytosociological characteristics of the Yaguaramas savana (Cienfuegos, Province, Cuba). *Fol. Geobot. Phytotaxon.* 18(1):1-12.
- BLACK, J.M. (1958):  
Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. *Aust. J. Agric. Res.* 9:299-312 (citado por AL-Mufti (1977)).
- BOYSEN-JENSEN, P. (1929):  
Sludier over skovtracerres Forhold til Lyset. *Dansk. Shooforen Tidssk.* 14: 5-31.
- CHAPIN III, F. STUART (1980):  
The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecolol. Syst.* 11: 233-60.
- CHAPIN, F. STUART (1983):  
Patterns of nutrient absorption and use by plants from natural and man-modifired environments. En *Disturbance and Ecosystems Components of Response*. Edited by H.A. Moonly and M.Gordon. Spring Verlag. Berlin Heidelberg, New York, Tokyo. 292 pp.
- GRIME, J.P. (1974):  
Vegetation classification by reference to strategies. *Nature Lond.* 250: 26-31.
- (1979):  
*Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Editorial Limosa, México, D.F., 290 pp.
- KVET, J.; ONDOK, J.P.; NECAS, J.; Y JARRIS, P.G. (1971):  
Methods of growth analysis. En *Plant photosynthetic production Manual of Methods*. (Z. Sistak, J.Castky, y P.C. JARVIS, eds.), W. Junk, N.V.Publisher, The Hague, pp.343-391.
- MARGALEF, Ramón (1980):  
*El ecosistema en el tiempo*. 681 pp. Edic. Omega, S.A. Barcelona.
- PÉREZ, E. y SMID, P. (1984):  
Observaciones de la dinámica de biomasa aérea de una comunidad herbácea de sabana. *Acta Botánica Cubana.* 20: 41-53.
- RYCHNOVSKA, M. (1979):  
Ecosystem synthesis of medows. Energy flow. *Grassland ecosystems of the world: Analysis of grasslands and their uses*. Ed. R.T. Coupland. Cambridge University Press.
- SAN JOSÉ, J. and MEDINA, E. (1976):  
Organic matter production in Trachypogon savana at Calabozo, Venezuela. *Trop. Ecol.* 17(2): 113-123.
- TITLJANOVA, A.A. (1979):  
Estabilidad de ciclos biológicos en ecosistemas naturales. En *V Simposio Internacional sobre investigación ecológica del paisaje*. Bratislava. pp.137-156 (en ruso).
- WATT, A.S. (1955):  
Bracken versus heather; a study in plant sociology. *J. Ecol.* 43:490-506.
- WILLIAMS, R.F. (1955)  
Redistribution of mineral elements during development. *Ann.Rev.Plant. Physiol.* 6: 25-42.

Recibido: 10 de junio de 1986.