

DIVERSIDAD, ESTABILIDAD Y DINAMICA DEL PAISAJE EN COMUNIDADES DE SABANA

DIVERSITY, STABILITY AND LANDSCAPE DYNAMICS IN SAVANNA COMMUNITIES

Susan Smith¹, Juan F. Silva² y Mario R. Fariñas²

¹Instituto Forestal Latinoamericano (IFLA), Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Mérida, Venezuela. E-mail: ssmith3_9@hotmail.com

²Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida (5101), Venezuela.

RESUMEN

En los bordes de la Mesa de Guanipa (Venezuela) muestreamos comunidades arbóreas en distintas formas de relieve con el objetivo de estudiar las relaciones entre riqueza de especies (S) y diversidad (H') con la estabilidad de la composición florística de esas comunidades, estimada con dos índices: Resistencia al Reemplazo de Especies (Rst) y Resistencia al Cambio en Composición (Rc). La hipótesis es que en sistemas sometidos a procesos dinámicos de transformación, factores externos a la comunidad vegetal tales como dinámica del sustrato y tendencia al disturbio son determinantes tanto de la diversidad como de la estabilidad de las comunidades. Las cinco formas de relieve del área de estudio representan una secuencia temporal que se inicia con la Mesa y termina con Valles Coluviales, siendo las otras tres formas intermedias y de mayor tendencia al disturbio. Mientras que la diversidad fue más alta en las formas intermedias, no encontramos correlación significativa entre H' o S y la estabilidad composicional (Rst o Rc). Estos parámetros fueron menores entre las formas intermedias y el Valle Coluvial, donde se producen los cambios más radicales en la composición. Los resultados proporcionan evidencias del papel de los factores externos como determinantes de la diversidad y la estabilidad de la comunidad.

Palabras clave: árboles, diversidad, disturbio, estabilidad, evolución del paisaje, geomorfología, sabanas estacionales

ABSTRACT

At a border of a savanna plateau (Mesa de Guanipa, Venezuela) we sampled tree communities from different land forms to study relationships between species richness (S), diversity (H') and compositional stability estimated with two indices: resistance to species turnover (Rst) and resistance to compositional change (Rc). The hypothesis is that in dynamic systems external factors such as substrate dynamics and tendency to disturbance are determinants of community diversity and stability. The five land forms found in the study area represent a temporal sequence starting in the Mesa and ending in Coluvial Valleys, with the other as intermediate land forms. Whereas diversity was higher in the transitional land forms, there was no relationship between those parameters and compositional stability (Rst or Rc). These were lower between transitional land forms and Coluvial Valleys, where changes in composition are more important. These results add evidences of the role of external factors on the diversity and stability of plant communities.

Key words: geomorphology, diversity, disturbance, landscape dynamics, seasonal savanna, stability, trees

INTRODUCCIÓN

La diversidad de las comunidades es motivo de diferentes estudios dirigidos a comprender su papel en el funcionamiento de los ecosistemas y sus respuestas a los cambios ambientales. Esto ha sido particularmente importante en virtud de la preponderancia del cambio global a escala planetaria y tiene implicación práctica toda vez que temas como la extinción de especies, las invasiones y la restauración de ecosistemas están en pleno desarrollo (Biondini 2007). La relación entre biodiversidad y estabilidad de poblaciones y comunidades persiste como materia de discusión en una amplia literatura que contiene tanto enfoques teóricos como experimentales en los que el tipo de relación depende en gran medida de las distintas definiciones utilizadas (Ives & Carpenter 2007; Tilman, 1996; Tilman *et al.* 2001). La llamada hipótesis de diversidad-estabilidad sostiene que a mayor diversidad mayor estabilidad. Esta hipótesis tiene amplios antecedentes. Por ejemplo, McNaughton (1993) analizando resultados experimentales concluye que la biodiversidad está positivamente asociada con la estabilidad de las propiedades funcionales de comunidades de pastizales. Otros autores han llamado la atención sobre las dificultades implícitas en estas relaciones y la posible existencia de retroalimentación entre diversidad y estabilidad de manera tal que los cambios en biodiversidad pueden afectar la estabilidad de una comunidad y viceversa (Worm & Duffy 2003). Sankaran & McNaughton (1999) han aportado evidencias que muestran que factores externos que influyen en la estructura de la comunidad estarían simultáneamente influyendo en su diversidad y su estabilidad. Estos autores advierten que estas relaciones deben interpretarse en un contexto jerárquico, que evite confundir las escalas temporales y espaciales en que estas variables son medidas. Entre estos factores extrínsecos, estarían la historia del sitio, la heterogeneidad espacial y temporal y la tendencia al disturbio. Esto quiere decir que la estabilidad de la comunidad vegetal depende en un cierto grado de la estabilidad del sustrato donde la comunidad se asienta. La heterogeneidad espacial determina la disponibilidad de nichos, mientras que la ocurrencia de disturbios modifica los patrones espacio-temporales de recursos y disminuye la dominancia de las especies instaladas (Connell 1978; Huston 1994; Wootton 1998).

Las sabanas de las altillanuras de Venezuela son un sistema apropiado para estudiar estas relaciones entre factores extrínsecos y las propiedades de la comunidad. En este sistema, la dinámica del paisaje genera una variedad de formas de relieve, cuyos sustratos varían en el grado de perturbación al que son sometidos como consecuencia de la dinámica geomorfológica.

La diversidad de paisajes de sabanas se ha explicado en base a determinantes como la disponibilidad de agua, de nutrientes y el régimen fuego (Sarmiento 1990). Estos a su vez resultan de la diferenciación geomorfológica y edáfica que genera distintas formas de relieve. Los contrastes entre los distintos paisajes de sabana son consecuencia de la densidad y composición del estrato arbóreo de estas sabanas.

Aquí presentamos los resultados del estudio de la estructura de la comunidad arbórea de una sabana, sus propiedades en términos de la diversidad y la estabilidad de su composición florística y como éstas varían entre formas de relieve que a su vez son producto de la dinámica geomorfológica y edáfica del paisaje. Partimos de la hipótesis que en sistemas sometidos a procesos dinámicos de transformación, es decir que experimentan frecuentes perturbaciones, factores externos a la comunidad vegetal tales como la evolución del sustrato y su tendencia al disturbio influyen tanto sobre la diversidad como sobre la estabilidad de las comunidades.

MATERIALES Y METODOS

La investigación fue realizada en la Mesa de Guanipa, en el sureste del Estado Anzoátegui, Venezuela (9°39'N y 63°34'W). El área pertenece a la Formación Mesa, conformada por altillanuras disectadas que se formaron en el Cuaternario antiguo (Coplanarh 1974a, 1974b). Predominan los Oxisoles, Ultisoles y Entisoles, profundos, de buen drenaje, ácidos y muy pobres en nutrientes. La precipitación anual promedio es 1240 mm y la media de temperatura anual es 25,5 °C. Anualmente hay quemadas durante la época seca. El área está dedicada a ganadería muy extensiva con ausencia absoluta de actividades agrícolas. La vegetación es de sabana abierta dominada por *Trachypogon plumosus* con árboles dispersos de *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgilioides*. Información adicional sobre las características ecológicas de esta área se

encuentran en Smith (2002) y Smith *et al.* (2006). Este paisaje está sometido a una dinámica de transformación provocada principalmente por el drenaje, que se manifiesta especialmente en los bordes de la mesa, estos se erosionan, y durante o después de lluvias torrenciales se fraccionan, desmoronan y desprenden del cuerpo de la Mesa. Los materiales que se desprenden de la Mesa son arrastrados por el agua. Los más finos son trasladados aguas abajo, mientras que los más gruesos se depositan prontamente formando vallecitos coluviales en las áreas deprimidas. Como consecuencia de estos procesos, en el área de estudio se encuentran cinco formas de relieve que representan las distintas etapas del desmantelamiento, a saber: la Mesa (M), etapa inicial de esta secuencia, es una superficie plana a ligeramente ondulada que puede extenderse por varios kilómetros. Cuando la erosión hídrica es intensa en sus bordes, la superficie es desmantelada y fraccionada, dando origen a tres formas muy relacionadas y que pueden considerarse como formas intermedias y de mayor tendencia al disturbio. Las hemos denominado “Mesa Relictual” (MR), “Mesa Desmantelada” (MD) y “Cono Coluvial” (CC); las dos primeras son resultado de los procesos erosivos y difieren solo en extensión relativa. La Mesa Relictual está representada por fracciones de la mesa original de hasta una hectárea mientras que las fracciones de Mesa Desmantelada apenas alcanzan unos 100

m². El Cono Coluvial se forma por procesos de acumulación torrencial en los bordes de Mesa, Mesa Relictual y Mesa Desmantelada.

En las formas intermedias se ha perdido casi totalmente el horizonte superficial dejando expuesto el horizonte de acumulación de arcillas característico de la Formación Mesa.

La quinta forma de relieve es el Valle Coluvial (VC), producto de la deposición de los materiales erosionados. Los valles coluviales en ocasiones llegan a ser extensos, con suelos arenosos en superficie. La Mesa y el Valle Coluvial representan respectivamente la etapa inicial y final de la transformación del paisaje, en tanto que la Mesa Relictual, la Mesa Desmantelada y el Cono Coluvial son formas intermedias de la transformación geomorfológica. Un modelo gráfico basado en estudios geomorfológicos previos (Coplanarh 1974a, 1974b), se presenta en la Figura 1 mostrando la relación entre las cinco formas de relieve y las siete transiciones que las conectan en la secuencia de evolución del paisaje.

Las formas de relieve fueron mapeadas en un área rectangular de 288 ha, usando fotografías aéreas en escala 1:25000 (Mision 040198, 1977) y verificación de campo. Se muestrearon cada una de las formas de relieve mediante 5 parcelas de 5 x 15 m ubicadas al azar. En cada parcela se contaron todos los individuos de cada especie de árbol presente.

Figura 1. Modelo gráfico mostrando la secuencia de las cinco formas de relieve del área de estudio y las siete transiciones que las conectan en la dinámica del paisaje. Las transiciones de una a otra forma de relieve se identifican con la letra T numerada. La forma inicial es la Mesa y la forma final el Valle Coluvial. Las formas transicionales son la Mesa Relictual, la Mesa Desmantelada y el Cono Coluvial.

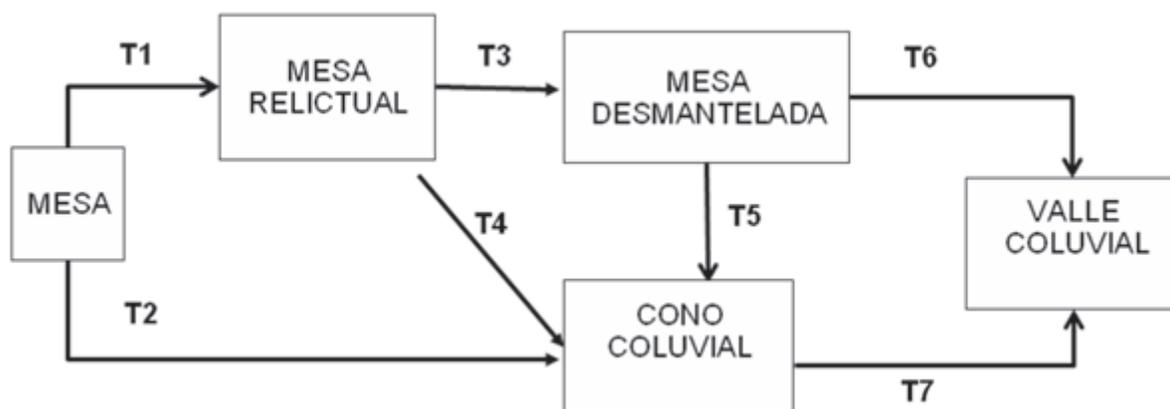


Tabla 1. Densidad promedio de las especies de leñosas (plantas.ha⁻¹) en las formas de relieve del área de estudio. M= Mesa; MR= Mesa Relictual; MD= Mesa Desmantelada; CC= Cono Coluvial; VC= Valle Coluvial. El test de χ^2 mostró que en algunas de las especies (marcadas con *) las densidades difieren significativamente entre las formas (p<0,001).

Especie/ Forma de relieve	M	MR	MD	CC	VC
<i>Curatella americana</i> *	3573	2107	693	1787	1253
<i>Byrsonima crassifolia</i> *	933	2427	1200	1200	347
<i>Bowdichia virgilioides</i> *	187	613	453	427	53
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	160	27	80	160	107
<i>Roupala complicata</i> *	53	1013	880	1200	08
<i>Palicourea rigida</i> *	107	400	347	933	0
<i>Erythroxylum spp.</i> *	0	853	1253	347	27
<i>Casearia sylvestris</i> *	53	0	27	240	2853
Densidad total de leñosas	5067	7440	4933	6293	4640

Para la diversidad de la comunidad arbórea, en cada parcela se determinó el número de especies (riqueza, S) y se calculó el Índice de Shannon (H') (Shannon & Weaver 1949). Para estimar la estabilidad composicional de la comunidad, en cada forma de relieve en el proceso de transformación del paisaje usamos los dos índices empleados por Sankaran & McNaughton (1999), a saber: la Resistencia al Reemplazo de Especies (Rst) y la Resistencia al Cambio en la Composición (Rc). La Resistencia al Reemplazo de Especies (Rst) es un índice de similaridad, que se calcula como la proporción de especies comunes en dos comunidades, la existente antes y la existente después del proceso de transformación del paisaje, de acuerdo a:

$$Rst = \frac{N_{común}}{N_{total}} \quad (1)$$

donde Ncomún es el número de especies que son comunes a las dos comunidades y Ntotal la suma de las especies presentes en las dos comunidades. La Resistencia al Cambio en la Composición (Rc) se estima por el cambio en la contribución relativa de las distintas especies a la cobertura de la comunidad antes y después de la transformación,

de acuerdo con:

$$Rc = \sum_{\min} (p_{ii}, p_{if}) \quad (2)$$

donde pii y pif representan la cobertura relativa de la especie iésima en las parcelas i y f. Mientras que Rst es un índice cualitativo, Rc incorpora la cobertura relativa como una medida cuantitativa del cambio en la estructura florística de la comunidad.

Al comparar comunidades en distintas etapas de transformación del sustrato (es decir en distintas formas de relieve) estamos representando una secuencia dinámica, tal como se estudian procesos sucesionales comparando parcelas con distintas características sucesionales.

Puesto que las formas intermedias desde la Mesa al Valle Coluvial tienen sus perfiles de suelos truncados, exponiendo el horizonte argílico (Smith 2002) parece conveniente usar el contenido de arcilla del suelo superficial como otro elemento de caracterización del sustrato. Esto permite distinguir, en forma cuantitativa, las formas intermedias de las formas inicial y final. Se midió el contenido de arcilla de los 40 cm superiores del suelo por el método de Bouyucos (Day 1965).

Los resultados fueron analizados usando estadística

no-paramétrica de Kruskal-Wallis (ANDEVA) con el parámetro H y ji-cuadrada (χ^2), y el test de Mann-Whitney (U) a posteriori para detectar diferencias en densidad de especies, contenido de arcilla, diversidad y estabilidad composicional. Para detectar relaciones entre diversidad y riqueza de especies con la estabilidad composicional de la comunidad y con el contenido de arcilla se empleó el análisis de correlación de Spearman (R).

RESULTADOS

Se registraron ocho especies de leñosas en el total de censos realizados, listadas en la Tabla 1 con sus correspondientes densidades. El análisis estadístico muestra que las distintas formas de relieve no difieren significativamente en la densidad total de leñosas. Al comparar las densidades por especie con el test de χ^2 encontramos la distribución de siete de las ocho especies difiere significativamente entre las formas de relieve ($p < 0,001$; ver Tabla 1). La diversidad promedio (H') es 1,13496 nat y la riqueza media (S) es de 4,68 especies. Encontramos diferencias significativas entre las formas de relieve en relación a los valores del índice de diversidad ($H = 0,0059$; $\chi^2 = 0,004$), en cambio las diferencias en riqueza de especies no son significativas ($H = 0,00215$; $\chi^2 = \text{NS}$). Los valores de H' en el Valle Coluvial (VC) son menores que en las otras formas de relieve (Figura 2) y en dos de las tres formas intermedias, (la Mesa Desmantelada (MD) y el Cono Coluvial (CC)), los valores de H' son significativamente más altos que en la Mesa (M). Las tres formas intermedias no difieren en sus valores de H' . En relación a la riqueza (S), la Mesa y el Valle Coluvial no difieren significativamente entre sí, y este último tiene una S significativamente menor que la de las formas intermedias (Figura 2).

Encontramos diferencias significativas entre transiciones para Rst ($H = 0,0015$; $\chi^2 = 0,008$) y para Rc ($H = 0,039$; $\chi^2 = 0,002$). En ambas variables la comparación a posteriori no arroja resultados muy nítidos (Figura 3). En las transiciones T6 y T7, que van al Valle Coluvial, tanto Rc como Rst aparecen menores que en las demás transiciones pero esa diferencia es significativa solo en comparación con T3, T4 y T5 que son transiciones entre formas intermedias.

No detectamos ninguna correlación significativa entre la diversidad inicial de una comunidad (H') y su estabilidad (Rst, Rc). Tampoco encontramos

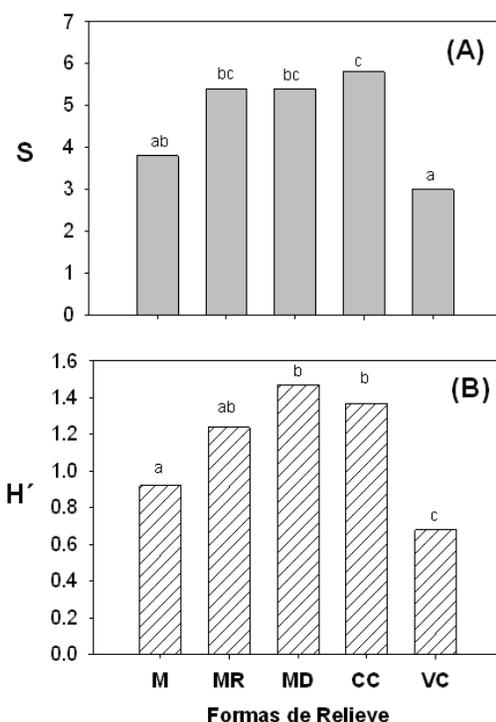


Figura 2. Valores de riqueza de especies S (gráfico A) y de diversidad H' (gráfico B) para las cinco formas de relieve: M= Mesa; MR= Mesa Relictual; MD= Mesa Desmantelada; CC= Cono Coluvial; VC= Valle Coluvial. Una misma letra sobre las columnas indica que éstas no difieren significativamente.

correlación entre la riqueza de especies inicial de una comunidad (S) y su estabilidad.

El contenido de arcilla medido en los 40 cm superiores del suelo muestra diferencias significativas entre las formas de relieve ($H = 0,0078$, $\chi^2 = 0,008$). El promedio del Valle Coluvial es significativamente menor que el de las formas intermedias pero no difiere con la Mesa. Dos de las formas intermedias tienen valores significativamente más altos que la Mesa y el Valle Coluvial (Figura 4).

Encontramos una correlación positiva ($R = 0,5889$; $p = 0,00195$) entre el contenido de arcilla y el índice de diversidad H' , al igual que entre el contenido de arcilla y riqueza de especies ($R = 0,3970$; $p = 0,0494$). Esto indica que las formas de relieve con mayor contenido de arcilla (las formas intermedias y de mayor tendencia al disturbio) presentan valores más elevados de diversidad que las formas inicial y final de la dinámica geomorfológica.

DISCUSIÓN

Como señala Solbrig (1994), la diversidad de especies en una comunidad asegura la continuidad del ecosistema sometido a cambios ambientales. En nuestro sistema, las modificaciones que experimenta el sustrato son sin duda intensas, pero el ecosistema sabana persiste aún cuando se produzcan cambios en su estructura florística. Por otra parte, la comunidad leñosa de estas sabanas es relativamente pobre en especies, lo que la hace apropiada para medir los efectos de la diversidad sobre el funcionamiento del ecosistema y sobre propiedades tales como la estabilidad (Vitousek & Hooper 1994).

La tendencia que se manifiesta en nuestros resultados es que a medida que la Mesa se reduce y se fragmenta se incrementa la diversidad y mientras se reducen y desaparecen los fragmentos de Mesa para dar paso a los valles coluviales, declina la diversidad inclusive a valores por debajo de los iniciales. En la Mesa, predominan los procesos pedogenéticos (Elizalde & Jaimes 1989) y la tendencia es hacia la homogenización del espacio. Los procesos erosivos que introducen heterogeneidad espacial son escasos, lo que deviene en que pocas especies monopolicen los recursos y se produzca la exclusión competitiva (Wootton 1998), y con ello la declinación de la diversidad específica. Por sus bordes avanza el desmantelamiento de la Mesa dando origen a las formas de relieve intermedias, como son los relictos de Mesa y los conos coluviales, y se incrementa la tendencia al disturbio en el sustrato. Ello ocurre por el aumento de la superficie expuesta a la acción erosiva del agua. El proceso predominante es la morfogenésis y con ello la heterogenización del espacio y la diferenciación de nuevos hábitats. En consecuencia, la diversidad florística aumenta. Se modifica así el patrón espacial de la disponibilidad de recursos, reduciendo las áreas ya colonizadas y creando nuevos sitios de colonización por efecto de la exposición de nuevas áreas.

Esta relación entre tendencia al disturbio del sustrato y diversidad florística de la comunidad se observa en la relación significativa entre el contenido de arcilla del horizonte superficial del suelo y la diversidad de la comunidad de leñosas, expresada tanto en el índice de diversidad como en la riqueza de especies. El contenido de arcilla es significativamente más alto en al menos dos de las tres las formas intermedias como consecuencia de

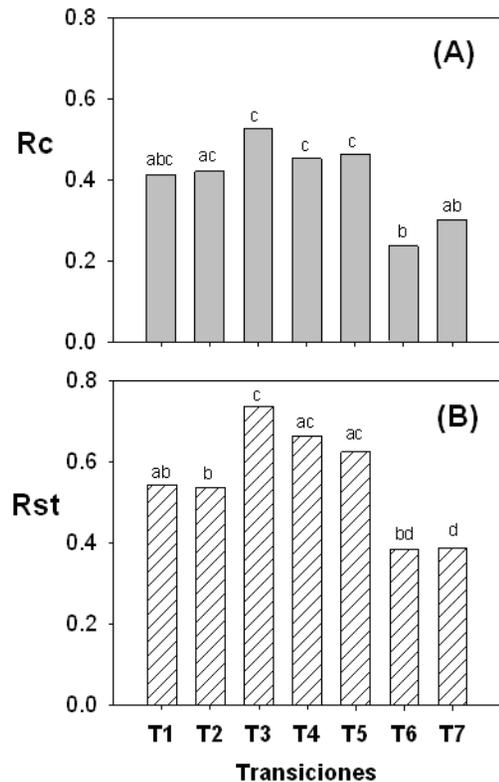


Figura 3. Valores de Rc (gráfico A) y de Rst (gráfico B) en las siete transiciones existentes en el modelo de dinámica geomorfológica (ver detalles en Figura 1). Una misma letra sobre las columnas indica que éstas no difieren significativamente.

la erosión de los horizontes superficiales del suelo. En la última etapa de evolución geomorfológica, el Valle Coluvial, la dinámica del sustrato vuelve a reducirse, predominando los procesos de pedogénesis y la tendencia es hacia la homogenización del espacio. En estas condiciones las interacciones competitivas se hacen nuevamente importantes, favoreciendo la exclusión competitiva y con ello la declinación de la diversidad de la comunidad. Habría que considerar también que las condiciones ecológicas resultantes de la formación del Valle Coluvial pueden no ser las más favorables para el establecimiento de las leñosas. Efectivamente, los valles coluviales ocupan las depresiones del terreno, recibiendo el agua que drena de todas las demás formas de relieve promoviendo así la saturación del perfil de suelo y en ocasiones la formación de una lámina de agua en superficie durante algunos períodos de la estación de lluvias. La importancia relativa de estos dos

factores, uno biótico y el otro físico, requiere de investigación adicional.

El análisis comparativo de los valores de Rst y Rc en las siete transiciones (Figura 3) muestra valores significativamente menores en las dos transiciones que dan al Valle Coluvial (T6, T7) en relación a los valores en las transiciones entre formas intermedias (T3, T4, T5). Además hay una clara tendencia a ser también menores que en las transiciones que salen de la Mesa a las formas intermedias (T1, T2), aunque aquí la significancia no es nítida. Estos resultados sugieren que los cambios en composición que experimentan las comunidades cuando las formas intermedias forman el Valle Coluvial son mucho más pronunciados que aquellos que ocurren en la dinámica geomorfológica previa. Esta conclusión se apoya además en el comportamiento de las especies que muestran una distribución significativamente desigual en las distintas formas de relieve. En la Tabla 1 se puede ver que cinco de las ocho especies (*Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides*, *Roupala complicata*, *Palicourea rigida* y *Erythroxylum spp.*) aparecen como muy importantes en las formas de transición y disminuyen sus densidades significativamente en el Valle Coluvial. *Casearia sylvestris* mostró el comportamiento inverso, con densidades muy bajas en todas las formas de relieve, con excepción del Valle Coluvial donde tiene valores más elevados.

Como discutimos anteriormente, es posible que las distintas condiciones ecológicas del sustrato en esta última forma tengan que ver con estos cambios composicionales.

La ausencia de correlación entre la diversidad o la riqueza de una comunidad y la magnitud del cambio composicional (Rst y Rc) que experimenta en la dinámica geomorfológica, apoya la hipótesis del papel de los factores externos, tales como la evolución del sustrato y su tendencia al disturbio, en determinar la estabilidad composicional de las comunidades vegetales tal como sugieren Sankaran & McNaughton (1999). Al igual que en el estudio de estos autores, los factores externos aparecen influyendo tanto sobre la diversidad como sobre la estabilidad de la comunidad. Incluso en nuestro caso el resultado es más tajante ya que no se evidencia ninguna correlación significativa entre diversidad (H' y S) y la estabilidad composicional de la comunidad.

En conclusión, en nuestro sistema, cuando una

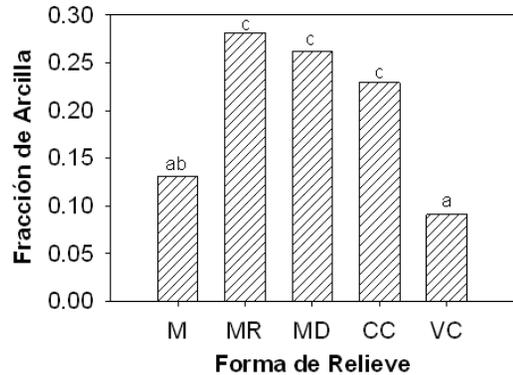


Figura 4. Fracción de arcilla en los primeros 40 cm del suelo en las distintas formas de relieve. M= Mesa; MR= Mesa Relictual; MD= Mesa Desmantelada; CC= Cono Coluvial; VC= Valle Coluvial. Una misma letra sobre las columnas indica que éstas no difieren significativamente.

comunidad se transforma como consecuencia de los cambios geomorfológicos la diversidad inicial no afecta la magnitud del cambio composicional experimentado por la comunidad, es decir su estabilidad.

Nuestros resultados proporcionan evidencias del papel de factores externos como determinantes de la diversidad y la estabilidad de la comunidad y apoyan la hipótesis de que esos factores permiten comprender mejor la relación entre la diversidad y estabilidad. En nuestro caso, los procesos geomorfológicos que dan origen a la heterogeneidad del paisaje son de una magnitud que permiten evidenciar más nítidamente la influencia determinante de los factores externos sobre la estabilidad composicional y la diversidad de la comunidad.

AGRADECIMIENTO

La investigación fue parcialmente financiada por el proyecto RICAS (InterAmerican Institute for Research on Global Change, IAI, CRN 040) y por FONACIT (Venezuela) Grant # 98003404

LITERATURA CITADA

- BIONDINI, M. 2007. Plant Diversity, production, stability, and susceptibility to invasion in restored Northern Tall Grass Prairies (United States). *Restoration Ecology* 15:77–87.

- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- COPLANARH, 1974a. Estudio Geomorfológico de los Llanos Orientales. Regiones 7 y 8, Sub-regiones 7C, 8A, 8B. Zonas 7C2, 8A2, 8A3, 8B1 y 8B2. Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos. Caracas. 164 pag.
- COPLANARH, 1974b. Estudio Geomorfológico de los Llanos Orientales. Regiones 7 Sub-regiones 7C. Zonas 7C1 y 7C2. Comisión del Plan Nacional de Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos. Caracas. 150 pag.
- DAY, P.R. 1965. Particle fractionation and particle size analysis. Pp. 545-567, in C.A. Black, (ed.): *Methods of Soil Analysis*. American Society for Agronomy, Wisconsin.
- ELIZALDE, G. y E. JAIMES. 1989. Propuesta de un modelo pedogeomorfológico. *Revista Geográfica Venezolana* 30:5-36.
- HUSTON, M. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- IVES, A. R. y S. R. CARPENTER. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58-62.
- McNAUGHTON, S. J. 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. Pp. 361-383, in Schulze, E.D. y H.A. Mooney (eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- SANKARAN, M. y S. J. McNAUGHTON. 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401: 691-693.
- SARMIENTO, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. Pp. 15-56, en Sarmiento, G. (ed): *Las Sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y su utilización*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SHANNON, C. y W. WEAVER. 1949. *The Mathematical Theory of Information*. University of Illinois Press, Urbana, IL.
- SMITH, S. 2002. Respuesta espacial de las leñosas dominantes de las sabanas de Mesas al patrón espacial del agua disponible. Tesis Doctoral, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SMITH, S., J. F. SILVA y M. R. FARIÑAS. 2006. Geomorphology, soil texture and tree density in a seasonal savanna in eastern Venezuela. *Ecotrópicos* 18: 21-29.
- SOLBRIG, O.T. 1994. Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function. Pp. 97-116, in: Schulze, E. D. y H. A. Mooney (eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- TILMAN, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- TILMAN, D., J. KNOPS, D. WEDIN y P. REICH. 2001. Experimental and observational studies of diversity, productivity and stability. Pp. 42-70, in Kinsig P., S.W. Pacala & D. Tilman (eds): *The Functional Consequences of Biodiversity, Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- VITOUSEK, P. M. y D. U. HOOPER. 1994. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. Pp. 3-14, in: Schulze, E.D. & H.A. Mooney (eds): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- WOOTTON, M, J. 1998. Effects of disturbance on species diversity: A multitrophic perspective. *American Naturalist* 152(6):803-825.
- WORM, B. y J. E. DUFFY. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 18:628-632.

Recibido 15 de septiembre de 2008; revisado 04 de diciembre de 2008; aceptado 20 de febrero de 2009