



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS**

**INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO DE ECOLOGÍA TROPICAL**



**TENDENCIAS DE LA PRECIPITACIÓN Y LA
DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DE LAS
LEÑOSAS EN UNA SABANA NEOTROPICAL**



Tesis Doctoral

Tesista: Dirk Thielen

Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como requisito
parcial para obtener el grado de Doctor en Ecología Tropical

**Jurado: Dr. Juan F. Silva (ULA) - Tutor
Dra. Lelys Bravo (USB)
Dr. José San José (IVIC)
Dr. Fermín Rada (ULA)**

DONACION

**S E R B I U L A
C I E N C I A S**

Mérida, Noviembre 2003

LA PRESENTE TESIS FUE POSIBLE GRACIAS AL FINANCIAMIENTO DE VARIAS INSTITUCIONES COMO LA IAI (CRN-040), EL CONICIT (Agenda Biodiversidad # 98003404), ASÍ COMO A TRAVÉS DE SUBVENCIONES DEL CDCHT-ULA, DEL CEP-ULA Y DEL POSGRADO NACIONAL DE ECOLOGÍA.

RESUMEN

Los pronósticos de cambios globales nos alertan sobre uno de los retos más importantes – entender sus efectos sobre la dinámica de la vegetación en los ecosistemas de manera que puedan generarse prácticas de conservación y manejo ajustadas a las nuevas tendencias. En el caso de las sabanas, deben realizarse estudios que logren identificar los factores y describir los procesos que, a diferentes escalas, regulan la dinámica espacial y temporal de la cobertura de leñosas a través del análisis de las interacciones que existen entre los patrones estables de distribución del sustrato y los patrones variables del clima. En este estudio, la cobertura de leñosas se estimó a partir de la interpretación de aerofotografías de los años 1938, 1961, 1978 y 1997, esto en 10 parcelas de 1 km². Para la dinámica de las galerías, se interpretó la cobertura en 43 km del cauce de un río. La interpretación se realizó con la ayuda de un sistema de información geográfico y con una apreciación de 1 m². La cobertura se relacionó con 7 formas de relieve presentes en el área y con la dinámica de las precipitaciones, en base mensual, anual y estacional, para el lapso 1922-1997; así como en base diaria, para el lapso 1961-1997. La dinámica anterior se correlacionó con la variabilidad temporal en las anomalías de diversos índices macroclimáticos.

Los resultados señalan que, para todas las formas de relieve, existe una tendencia lineal significativa a un incremento en la cobertura de leñosas. El incremento relativo anual (IRA) medio para los 59 años del estudio fue de 2,90%. Este incremento es temporalmente diferenciable y se obtiene a través de la secuencia de dos procesos distintos, no excluyentes: primero (serie 1938-1961), por la fusión o coalescencia de núcleos leñosos de poco porte que pasaron a formar polígonos de cobertura de un tamaño superior; y luego (series 1961-1978 y 1978-1997), por el establecimiento disperso de pequeños núcleos leñosos de <100m². El 72,4% de la cobertura original logra conservarse o persistir luego de 59 años, donde la mayor persistencia se observa en formas de relieve con dinámica hídrica de run-on; esto excepto para la forma que se ubica en el extremo húmedo que presenta una breve fase de anegamiento anual y presenta valores de persistencia similares a las formas con run-off. Las galerías presentaron un IRA medio de 4,20%, ocasionando un incremento lineal significativo en la cobertura del cauce del río desde el 22,3% en 1938, hasta el 64,8% en 1997. El establecimiento de leñosas en las galerías es temporalmente inverso a aquel de las formas de relieve: serie 1938-1961, el establecimiento es principalmente disperso y limitado a lo largo del cauce del río; mientras que para las para dos siguientes series, 1961-1978 y 1978-1997, el establecimiento es por fusión donde la galería invade nuevos espacios, esta vez, fuera del cauce del río.

Esta dinámica espacio temporal de la cobertura de leñosas es explicada por las variaciones históricas de las precipitaciones, y éstas a su vez, por la variabilidad temporal en las anomalías de diversos índices macroclimáticos. El análisis pluviométrico señala una redistribución intranual importante de las precipitaciones entre 1922 y 1997; y que resulta en un mejoramiento temporal de las condiciones climáticas relativas para la entrada de las lluvias (abril-mayo) así como para la estación húmeda propiamente (junio-septiembre), tornándose estas estaciones de una condición inicial relativamente mas seca (1922-1940) a una sensiblemente más húmeda, esto a lo largo de las series 1941-1959, 1960-1978 y 1979-1997. Mientras que para la salida de las lluvias, octubre-noviembre, la redistribución de las precipitaciones generó un proceso temporalmente inverso: se inicia con una condición climática relativa más húmeda tornándose luego en relativamente más seca. El análisis de las

precipitaciones en base diaria arroja evidencias donde una condición climática relativa “más húmeda” se logra a través de un incremento en los días de precipitación, y que para el caso de la serie 1961-1978, la mayor frecuencia es para precipitaciones de hasta 50mm/día de intensidad; mientras que para la serie 1979-1997, la mayor frecuencia es para las precipitaciones especialmente intensas (>50mm/día). La condición climática relativa de las series temporales analizadas presenta correlaciones significativas con la dinámica temporal de las anomalías de precipitación donde la condición “mas seca” inicial de la entrada de lluvias y de la estación húmeda se correlacionan a temperaturas cálidas en las aguas superficiales de la región del Pacífico N34; y su posterior transformación a una condición “más húmeda”, a la presencia de temperaturas elevadas en las aguas superficiales del Atlántico Norte Tropical. La elevada frecuencia de precipitaciones especialmente intensas durante 1979-1997 se correlaciona además a una mayor actividad de ENSO.

Durante la serie 1938-1961 el incremento de la cobertura de leñosas en las formas de relieve es por fusión en respuesta a un déficit hídrico (\downarrow ADP) producto de una condición relativa más seca, especialmente para la estación húmeda. En una escala más local, el IRA está determinado por la dinámica hídrica dominante: run-on > run-off. Para las galerías, el incremento de la cobertura es disperso en respuesta al espacio disponible a lo largo del cauce del río, donde el déficit hídrico generalizado es mínimo. Para la siguiente serie, 1961-1978, el incremento de la cobertura en las formas de relieve es disperso en respuesta a un incremento generalizado en la oferta hídrica (\uparrow ADP). Una mayor frecuencia de precipitaciones moderadas en la entrada de lluvias y la estación húmeda pudiera ocasionar condiciones de anegamiento en los niveles más bajos lo que explicaría que, en una escala más local, el IRA sea mayor en las formas de relieve mejor drenadas: run-off > run-on. El incremento generalizado en el ADP durante esta serie inicia además un proceso donde las galerías ocupan, por fusión, los nuevos espacios favorables que se generan fuera del cauce del río. Para la última serie, 1978-1997, el incremento de la cobertura es aún más disperso y responde a un incremento mayor en la oferta hídrica ($\uparrow\uparrow$ ADP) tanto para la entrada de lluvias como para la estación húmeda. La mayor frecuencia de precipitaciones intensas aunado a una mayor frecuencia de días secos (veranitos) pudiera reducir las condiciones de anegamiento de la serie anterior. En una escala más local, el IRA se torna ahora espacialmente homogéneo, donde: run-off = run-on. Para las galerías, la situación hídrica es suficientemente favorable e invaden directamente la sabana.

Las variaciones temporales en las precipitaciones resultan en un mejoramiento en el balance hídrico suficiente para sobrellevar limitaciones impuestas por la heterogeneidad del sustrato, y ocasionar una invasión generalizada y significativa de leñosas. La tendencia lineal significativa sugiere que la sabana no está en equilibrio con las condiciones actuales, y su presencia pudiera interpretarse como formaciones relictuales desarrolladas bajo climas del pasado reciente y actualmente en vías de ser reemplazadas por ecosistemas correspondientes a nuevos escenarios de precipitaciones. Las prácticas de manejo y conservación de las sabanas estacionales del Neotrópico deben estar en concordancia, en el corto y mediano plazo, con el hecho que se tratan de sistemas inestables y dinámicos; y estar orientadas hacia la preservación de la tendencia natural del cambio y de la capacidad de respuesta que han demostrado ante la variabilidad climática histórica. En el largo plazo, las prácticas de manejo y conservación deberán incorporar el conocimiento sobre nuevos estudios de la dinámica ecológica a través de una ampliación de la escala espacio-temporal de trabajo; así como el de los avances en las tendencias del cambio climático con respecto a su dirección y su velocidad de cambio; es decir: ¿será mas seco o más húmedo el clima futuro para las sabanas estacionales? y ¿este cambio, se alcanzaría de forma gradual o abrupta?

Tabla de Contenido

CAPÍTULO I

ECOLOGÍA Y DINÁMICA DE LAS SABANAS ESTACIONALES NEOTROPICALES Y LAS TENDENCIAS DE LOS CAMBIOS GLOBALES

I.1. CONSIDERACIONES GENERALES	1
I.2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	7
I.2.1. Objetivo General	8
I.2.2. Objetivos Específicos	8
I.2.3. Hipótesis General	8
I.2.4. Hipótesis Específicas	9
I.3 BIBLIOGRAFÍA	11

CAPÍTULO II

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA COBERTURA DE LEÑOSAS

II.1. INTRODUCCIÓN	15
II.2. MATERIALES Y MÉTODOS	19
II.2.1. Descripción del Área de Estudio	19
II.2.2. Métodos	20
II.2.2.1. Criterios para el establecimiento del Área de Estudio	20
II.2.2.2. Metodología para la identificación de las Formas de Relieve	23
II.2.2.3. Establecimiento de las Unidades de Muestreo	26
II.2.2.4. Fotointerpretación de la cobertura de leñosas en las unidades de muestreo	27
II.2.2.5. Fotointerpretación de la cobertura de leñosas en configuración de galería	28
II.2.2.6. Análisis de los datos de cobertura de leñosas	29
II.3. RESULTADOS	31
II.3.1. Formas de Relieve del Área de Estudio y de las Unidades de Muestreo	31
II.3.2. Cobertura de Leñosas obtenida de la Fotointerpretación	35
II.3.2.1. Agrupación de los datos en clases de tamaño	46
II.3.3. Análisis de la Cobertura de Leñosas	49
II.3.3.1. Análisis de la dinámica de polígonos a partir de la población total de datos	49
II.3.3.2. Análisis de la dinámica de la cobertura discriminada por unidad de muestreo (UM)	57
II.3.3.3. Análisis de la dinámica de la cobertura leñosa discriminada por formas de relieve	63
II.3.3.3.1. Dinámica espacial	63
II.3.3.3.2. Dinámica temporal	70
II.3.3.3.2.1. Persistencia de la cobertura	90
II.3.3.4. Análisis de la dinámica de la cobertura de leñosas en configuración de galerías	94
II.3.3.4.1. Dinámica espacial	94
II.3.3.4.2. Dinámica temporal	98
II.3.3.4.2.1. Persistencia de la cobertura	101
II.4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	105
II.5. BIBLIOGRAFÍA	112

CAPÍTULO III

DINÁMICA TEMPORAL DE LAS PRECIPITACIONES

III.1. INTRODUCCIÓN	115
III.2. MATERIALES Y MÉTODOS	123
III.2.1. Definición de la Ventana de Trabajo	123
III.2.2. Análisis de los datos de la Ventana de Trabajo	124
III.2.3. Análisis en base diaria de las precipitaciones	125
III.2.4. Relación entre las precipitaciones de la ventana de trabajo la dinámica temporal de las variables macroclimáticas	126
III.2.5. Relación entre las precipitaciones diarias de San Fernando de Apure y la dinámica temporal de las variables macroclimáticas	128
III.3. RESULTADOS	129
III.3.1. Análisis espacial y temporal sobre la totalidad de la base de datos disponible	129
III.3.2. Análisis espacial y temporal de las precipitaciones en la ventana de trabajo	133
III.3.2.1. Análisis en base mensual de las precipitaciones en la ventana de trabajo	138
III.3.2.2. Análisis en base anual de las precipitaciones en la ventana de trabajo	145
III.3.2.3. Análisis en base a series anuales de las precipitaciones en la ventana de trabajo	155
III.3.3. Análisis en base diaria de las precipitaciones en San Fernando de Apure	162
III.3.4. Relación entre las precipitaciones y la dinámica temporal de los índices macroclimáticos	178
III.3.4.1. Relación con las precipitaciones mensuales de la ventana de trabajo	178
III.3.4.2. Relación con las precipitaciones diarias de San Fernando de Apure	195
III.4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	197
III.5. BIBLIOGRAFÍA	204

CAPÍTULO IV

RELACIONES ENTRE LA DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COBERTURA DE LEÑOSAS Y AQUELLA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

IV.1. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS MAS RELEVANTES	207
Establecimiento por fusión	207
Establecimiento disperso	211
Dinámica de Galerías	216
Variables Macroclimáticas	217
IV.2. CONCLUSIONES GENERALES	221
IV.3. BIBLIOGRAFÍA	223

ACRÓNIMOS Y ABREVIACIONES

224

CAPÍTULO I

ECOLOGÍA Y DINÁMICA DE LAS SABANAS ESTACIONALES NEOTROPICALES Y LAS TENDENCIAS DE LOS CAMBIOS GLOBALES

1.1. Consideraciones Generales

El término *sabana* describe aquella fisonomía donde las comunidades vegetales presentan una cobertura dominada por gramíneas con elementos leñosos más o menos dispersos que generan discontinuidades en un paisaje, que de otra forma, sería una extensa zona cubierta de herbáceas (Scholes y Archer 1997). Las sabanas se encuentran a lo largo de las zonas tropicales en todos los continentes; pero en particular, en las Américas, África y Australia (Solbrig 1996) y ocupan aproximadamente el 40% de su superficie (Cole 1986) (ver Figura I.1). En el neotrópico, las sabanas están presentes en dos bloques principales, fitofisonómicamente similares (Solbrig 1996, Ribeiro y Teles Walter 1998): (1) Los Llanos del Orinoco, al Norte del ecuador, y (2) el Cerrado, al Sur del ecuador; ver Figura I.2. Según Sarmiento (1990), los Llanos del Orinoco son planicies Cuaternarias que unen las estribaciones de las Cordilleras Andina y Caribe en el Norte con los bordes del Escudo Guayanés en el Sur. En el bloque de los Llanos del Orinoco, las sabanas no sólo predominan en la planicie sino que desbordan hacia los paisajes colineanos limitantes (ver Figura I.3). Si bien las sabanas presentes en el Escudo de Guayana se encuentran altamente fragmentadas, el autor advierte su importancia como puente de contacto entre los *Llanos* y el *Cerrado*.

En latitudes tropicales los contrastes entre estaciones húmedas y secas constituyen la pulsación ambiental más significativa en un primer nivel de análisis. En este sentido, en su trabajo de 1990, Sarmiento distingue tres tipos de sabanas de acuerdo a la disponibilidad de agua en el suelo para el estrato herbáceo, a saber: *estacional*, *hiperestacional* y *semiestacional*. Las sabanas *estacionales* poseen una estación seca de hasta seis meses consecutivos y una estación húmeda en el resto del año. Las sabanas *hiperestacionales* son aquellas donde se alternan cuatro períodos diferentes en cada ciclo anual: uno de deficiencia de agua, otro de exceso, provocando anegamiento, y dos estaciones sin ninguno de estos estreses. Finalmente, las sabanas *semiestacionales* están caracterizadas por suelos que permanecen saturados en la

mayor parte del año. En el caso de América del Sur, y el de las sabanas *estacionales* específicamente, la estacionalidad origina un continuo fisionómico que abarca desde pastizales sin árboles hasta bosques abiertos.

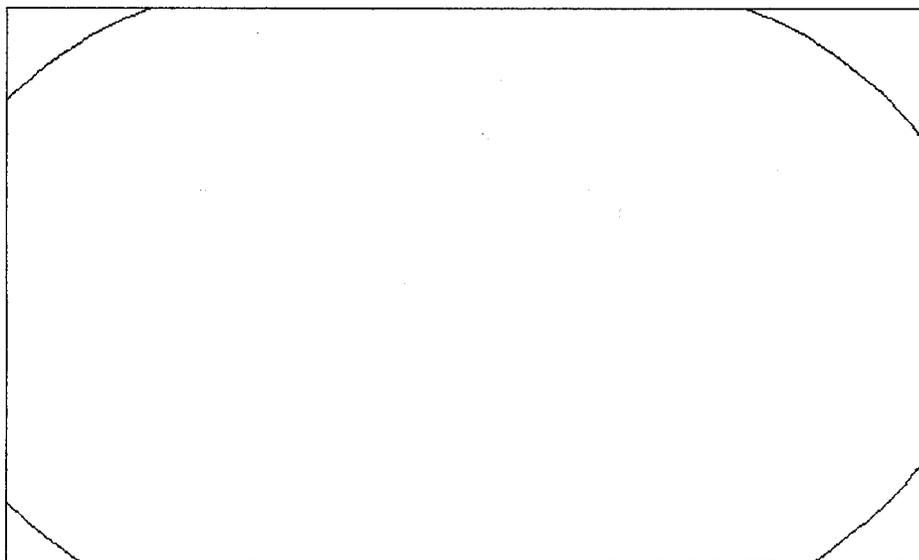


Figura I.1. En amarillo, distribución mundial de las Sabanas Tropicales (tomado de <http://www.runet.edu/~swoodwar/CLASSES/GEOG235/biomes/savanna>).



Figura I.2. Principales bloques de sabanas del Neotrópico: *Los Llanos del Orinoco* al Norte de ecuador y el *Cerrado* al Sur. Entre los dos bloques, y como puente de contacto, se encuentran las sabanas fragmentadas de la región *Gran Sabana-Rupununi-Río Branco* y las *Amazónicas* (Modificado de Sarmiento 1990).

En la Figura I.3 se representa la distribución de las principales regiones sabánicas de Los Llanos del Orinoco. Aquí, la distribución de las sabanas *estacionales* coincide con aquella de las *sabanas sobre mesas* o *altillanuras* y las de *pedemonte*.

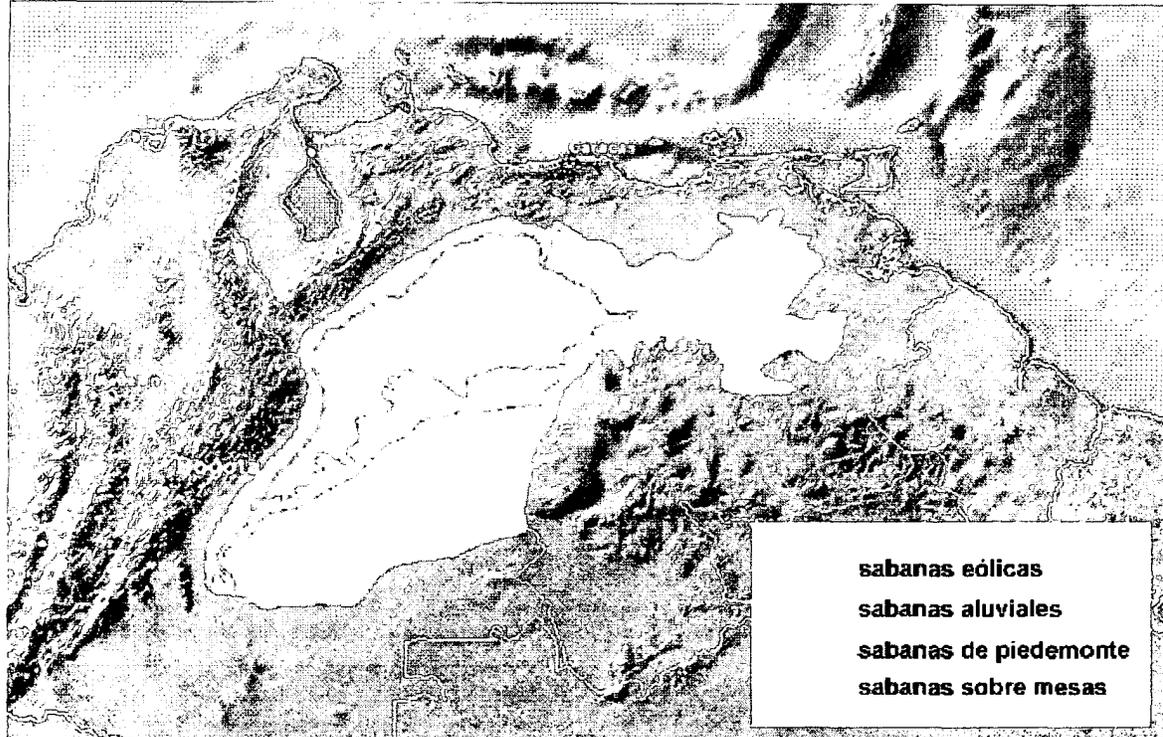


Figura I.3. Distribución de las principales regiones sabánicas de Los Llanos del Orinoco (*Adaptado de Sarmiento 1983*).

A pesar que la sabana es una fisionomía de una amplia distribución, esta no es siempre persistente en el tiempo y los cambios, naturales y/o antropogénicos, en las fuerzas selectivas o determinantes pueden hacer que los bordes de las áreas ocupadas por los diversos tipos de vegetación de sabana y los bordes de otros tipos de vegetación se desplacen (van der Hammen 1989, Furley *et al.* 1992). En este sentido se plantean cuatro determinantes principales que explican algunas de las características comunes así como las diferencias en la estructura y funcionamiento de las sabanas (Frost *et al.* 1986, Walker 1987, Sarmiento 1990 y Werner 1991). Estos son: 1) el agua disponible para la planta (ADP), 2) los nutrientes disponibles para la planta (NDP), 3) el fuego, y 4) el pastoreo. Estos determinantes interactúan en todas las escalas ecológicas, desde el paisaje hasta los parches locales, y su importancia relativa varía según la escala (Medina y Silva 1990, Solbrig 1991, Sarmiento 1996). Cambios pequeños y pulsaciones periódicas de estos determinantes pueden alterar la composición y diversidad.

Las sabanas están caracterizadas por un régimen hídrico positivo (precipitación mayor a la evapotranspiración) durante la estación húmeda, y negativo durante la estación seca (Solbrig 1996). Bajo un régimen hídrico con una estación seca más corta o menos intensa, se encuentran bosques o selvas, así como bajo condiciones hídricas mucho más áridas prevalece una vegetación xerofítica. Aún cuando el clima *per se* no determina la fisonomía de las sabanas, existe una irrefutable relación entre la estacionalidad y la presencia de las sabanas, así como entre las variables de precipitación y la cobertura de leñosas de los diferentes grupos funcionales (Solbrig 1996).

Se sabe que en una escala temporal amplia, las grandes alteraciones climáticas han causado expansiones y contracciones de las diferentes formaciones de leñosas presentes en América del Sur (van der Hammen 1974 y 1983, Ribeiro y Teles Walter 1998). En los períodos interglaciares, por ejemplo, los bosques húmedos se expandieron ante un clima cálido y húmedo; para luego retraerse durante el clima frío y seco de las glaciaciones, especialmente a finales del Pleistoceno e inicio del Holoceno (glaciación Mérida, Schubert 1974) (Prance 1973, Bigarella *et al.* 1975, Ab'Saber 1977, Salgado-Labouriau 1994). En estos períodos glaciares cuaternarios, típicamente secos, sitios específicos estarían posibilitando el mantenimiento de remanentes de bosques húmedos y la expansión de bosques secos y de formaciones más abiertas (*i.e.* fisionomías de sabana) por grandes extensiones del continente (Prado y Gibbs 1993, Bigarella *et al.* 1975).

A pesar que se tienen muy pocos registros que permitan confirmarlo, al reducir la escala temporal de análisis, los cambios climáticos de corto plazo parecen ser comunes en las sabanas (Silva 1996). Se tiene, por ejemplo, que en el Sur de África los pulsos de precipitaciones, en especial los pulsos secos, son responsables por cambios en el tamaño de poblaciones y en la estructura de las comunidades de las sabanas en diferentes suelos y son considerados aquí como factores determinantes (O'Connor 1985). Tomando en cuenta que tendencias climáticas afectan, en la pequeña escala, la dinámica temporal del ADP, el estudio de las fluctuaciones en las variables de precipitación debe explicar la secuencia histórica de los cambios en la fisonomía de las sabanas. Hasta donde se sabe, son muy escasos los trabajos que logren relacionar las variables de precipitación y los cambios en la estructura de las sabanas en general; en todo caso, son inexistentes para las sabanas neotropicales.

Tradicionalmente, la variación en la densidad de la vegetación leñosa ha sido interpretada como una respuesta a la presencia de un gradiente espacial en el determinante NDP. Aparentemente, la disponibilidad de nutrientes decrece del bosque dominado por árboles con altos requerimientos de nutrientes al pastizal dominado por gramíneas con pocas exigencias de nutrientes (Goodland y Pollard 1972). A pesar que, en la escala espacial grande, existe una clara correlación entre el número de especies de árboles y la fertilidad del suelo (Ratter y Dargie 1992), el cuadro es mucho más complejo y puede ser interpretado como el resultado de la mejora de las condiciones edáficas por parte de la vegetación (Furley y Ratter 1988, Oliveira-Filho *et al.* 1989, Belsky y Amundson 1992, Medina 1996). Trabajando con gradientes topográficos, Silva y Sarmiento (1976) y Sarmiento (1983), determinaron que la diversidad de especies en sabanas de Piedemonte (Barinas, Venezuela) responde al ADP pero no así al NDP. Son muchos los estudios que resaltan que las comunidades de las sabanas responden, en primer lugar, al régimen del ADP (Medina y Silva 1990, Solbrig 1991, Teague y Smit 1992). Bajo condiciones de precipitación homogéneas, variaciones en la fisonomía de la sabana deberán responder a determinantes más locales, como son la heterogeneidad del sustrato, la frecuencia e intensidad de quema y de pastoreo.

Efectivamente, Frost *et al.* 1986, Medina y Silva 1990, Solbrig 1991, Teague y Smit 1992, entre otros, consideran al fuego y al pastoreo como los principales modeladores de las propiedades de las sabanas en la escala local. A pesar que el fuego ha estado presente por largo tiempo como una importante fuerza selectiva, como se demuestra en las innumerables especies que presentan adaptaciones a la quema, su frecuencia e intensidad ha sido drásticamente alterada por la presencia del hombre (Solbrig *et al.* 1996). Exclusiones de fuego y pastoreo en las sabanas tropicales producen cambios significativos en la estructura de la vegetación, principalmente por un incremento de los elementos leñosos, así como en la composición de especies (Gillon 1983, Braithwaite y Estbergs 1985, Frost y Robertson 1987, Lonsdale y Braithwaite 1991, San José y Fariñas 1991, Moreira 1992, Medina y Huber 1992). Nuevas especies de árboles invaden la sabana durante la exclusión del fuego incrementando la diversidad de leñosas en las sabanas. Estudios de exclusión de fuego realizados en Calabozo, Estado Guárico, muestran que todas las especies de leñosas reaccionan de forma positiva a la exclusión del fuego (San José y Fariñas 1991), pero difieren en la velocidad y magnitud de sus reacciones (Silva 1996). La disponibilidad de propágulos de los bosques cercanos también es importante. La ausencia de quemas puede causar un cambio

de estado de sabana a bosque (Braithwaite 1996). Contrariamente, el fuego puede afectar los bordes de los bosques y otros hábitat y convertirlos a sabanas (Stott *et al.* 1990).

Los paisajes dominados por el fuego no están totalmente en estado de equilibrio (Pickett y White 1985, Pickett *et al.* 1989, Baker *et al.* 1991, Turner *et al.* 1993). Pequeños cambios en el clima, y los subsecuentes cambios clima inducidos en el régimen de quemadas, pueden resultar en cambios rápidos en el patrón y los procesos a la escala del paisaje. (Suffling *et al.* 1988, Clark 1989 y 1990, Graham *et al.* 1990, Baker *et al.* 1991, Balling *et al.* 1992, Davis y Burrows 1993). Los cambios dependerán de la distribución original y de la diversidad funcional presente en el área (Bilbao *et al.* 1996).

En lo que respecta al pastoreo, las gramíneas de las sabanas están en capacidad de soportar cierto grado de presión por parte de este disturbio antes de cambiar a una nueva configuración de herbáceas. En todo caso, la repuesta final del estrato herbáceo dependerá de su composición florística inicial. A medida que se incrementa la presión de pastoreo, la estructura de la comunidad es alterada y la composición de herbáceas cambia (Launchbaugh 1955, Humphrey 1958, Smeins *et al.* 1974, McNaughton 1983, Archer *et al.* 1988). Cuando la presión de pastoreo es reducida o suprimida, el banco de semillas del suelo y el potencial de regeneración vegetativo permiten el restablecimiento de la composición original de especies. Pero, si se mantiene la presión de pastoreo (con la consecuencia natural de reducción en la frecuencia e intensidad de las quemadas) la densidad de leñosas existentes aumenta y nuevas especies leñosas comienzan a establecerse, alcanzándose un umbral transitorio de cambio (Walker 1981). En este punto, nuevos procesos sucesionales rigen el sistema y las modificaciones autogénicas del suelo y el microclima por las especies invasoras facilitan una conversión de la fisonomía. Con el tiempo, un sistema estable de sabana cerrada se desarrolla y las modificaciones del suelo, banco de semillas y regeneración vegetativa hacen poco probable que esta nueva configuración pueda transformarse nuevamente en una sabana abierta (Niering y Goodwin 1974, Walker 1981, West *et al.* 1984, Hobbs y Mooney 1986).

Existe mucha contraposición con respecto a la estabilidad de las sabanas. Producto quizás de divergencias en las escalas espaciales y temporales a los cuales se han realizado los estudios. La importancia de la escala es comúnmente reconocida porque esta pertenece a todos los tipos de datos ecológicos y es un aspecto crucial de la heterogeneidad ecológica. Esto último es una función de la escala y su interpretación depende del nivel de observación

establecido en el estudio de un sistema ecológico (e.g. Meentemeyer y Box 1987, Kolasa y Rollo 1991, Collins 1992, Levin 1992, Dutilleul y Legendre 1993). Debido a que no existe una escala fundamental de investigación, el estudio de la dinámica de un paisaje debe llevarse a cabo tomando en cuenta las diferentes escalas de observación: un paisaje determinado puede ser heterogéneo en una escala y homogéneo en otra (Allen y Hoekstra 1990, Gosz 1992). Estudiar los cambios en un paisaje a través de un enfoque multiescalar - tanto en el espacio como en el tiempo - permite especificar con diferentes niveles de detalle las características del proceso de cambio. Esto es particularmente cierto en ecosistemas fragmentados (Lord y Norton 1990, Hansson *et al.* 1995). Entender como el patrón de distribución de las formaciones de leñosas se relaciona con los factores ecológicos puede contribuir a la formación de hipótesis sobre las causas, al igual que sobre la dinámica de invasión de árboles y la estabilidad de la sabana (San José *et al.* 1991). Aspectos importantes para el mantenimiento de la diversidad biológica en este tipo de paisajes son aquellos que se refieren al tamaño y continuidad espacial de las formaciones vegetales (Ambuel y Temple 1983, Forman y Gordon 1986, Hansen *et al.* 1992) y de los bordes generados por estos (Rescia *et al.* 1994 y 1995, Gosz 1995, Zaletaev 1995).

1.2. Planteamiento del problema

En la conservación de los ecosistemas se requieren de prácticas de manejo que estén fundamentadas, en primer lugar, en el conocimiento de la resiliencia y la secuencia de reemplazos del sistema ocasionada por cambios históricos en el uso y el clima; y en segundo lugar, en el conocimiento de las tendencias actuales y posibles escenarios futuros al cambio. En este sentido, la información y el conocimiento que genere un estudio multiescalar, que explique no solo los patrones históricos de distribución de las formaciones de leñosas sino que también identifique la participación de los determinantes en las distintas escalas espaciales y temporales, incorporado todo a modelos de simulación y predicción, servirá para establecer prácticas de manejo acertadas y ajustadas a *un pasado y un presente real*, y sobre todo a un *futuro posible*, permitirá el logro de uno de los retos más importantes ante la dinámica de los cambios globales: la conservación de uno de los ecosistemas más importantes del mundo – la sabana estacional.

I.2.1. Objetivo General

Identificar factores y describir procesos que, a diferentes escalas, regulan la dinámica espacial y temporal de las formaciones de leñosas en las sabanas estacionales del neotrópico a través del estudio de las interacciones que existen entre los patrones estables de distribución del sustrato y los patrones variables en el régimen de precipitaciones; así como conocer los efectos de la actividad antrópica (*i.e.* quema y pastoreo) sobre estas interacciones.

I.2.2. Objetivos Específicos

1. Documentar los cambios fisonómicos de sabanas estacionales y el avance y el retroceso del límite sabana-bosque durante este siglo y establecer relaciones entre estos cambios y la dinámica de la precipitación.
2. Relacionar la dinámica espacial y temporal de las diferentes formaciones de leñosas en las sabanas estacionales con la heterogeneidad del sustrato.
3. Discutir los resultados en el contexto de los modelos disponibles en la literatura, con miras a su aplicación a las respuestas de las sabanas estacionales a los cambios globales.

I.2.3. Hipótesis General

La densidad y los patrones espaciales del componente leñoso en sabanas estacionales responden a la secuencia histórica de las fluctuaciones en las precipitaciones. Esta respuesta es a su vez modificada por una jerarquía de determinantes que actúan a la escala local.

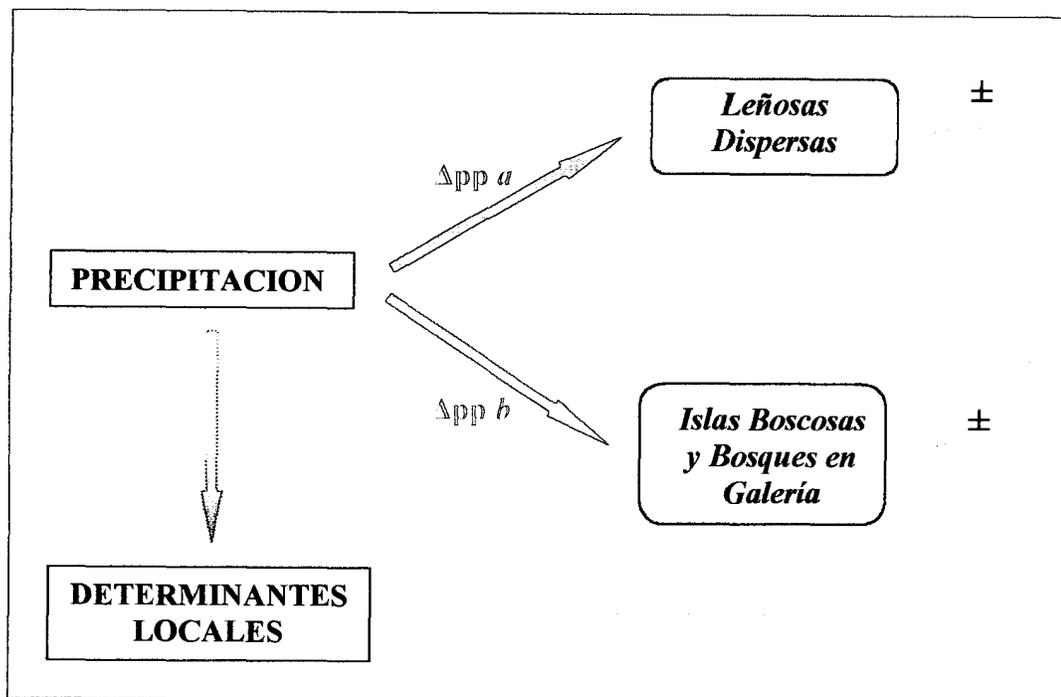


Figura I.4. Hipótesis general de trabajo: interacciones entre las precipitaciones históricas, los determinantes locales y el establecimiento de leñosas en las sabanas estacionales.

I.2.4 Hipótesis Específicas

1. A la escala del paisaje, la dinámica en la fisionomía de una sabana se correlaciona a los cambios en las precipitaciones. En este sentido, la secuencia histórica de los cambios en la fisionomía de una sabana se correlaciona a la secuencia histórica de determinadas fluctuaciones en las variables de precipitación (*i.e.* distribución, frecuencia e intensidad).
2. En la escala local, los cambios en la fisionomía de las sabanas estacionales dependen de determinantes como lo es la heterogeneidad del substrato. Variaciones en los valores de este determinante generan situaciones donde los cambios en la fisionomía ocurren por establecimiento nucleado o disperso de leñosas.
 - 2.1. El establecimiento nucleado estará correlacionado positivamente con aquellas áreas que presenten un balance hídrico más favorable (*run on*). Esta relación será mas fuerte durante las series de años que presenten bajas precipitaciones.
 - 2.2 El establecimiento disperso de leñosas ocurre cuando el cambio climático implica un incremento significativo en la media anual de las precipitaciones. La correlación

entre la distribución de leñosas y la heterogeneidad del sustrato pierde significación proporcionalmente a la magnitud de este cambio.

3. La combinación del conocimiento de las respuestas de la fisonomía de la vegetación que se genera de un estudio multiescalar como el que se plantea en el presente trabajo hace posible una modelización predictiva de los escenarios de cambios futuros en el clima y la intensidad de uso.

1.3 Bibliografia

- Ab'Saber, A.N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, 3:1-19.
- Allen, T.F.H. y T. Hoekstra. 1990. The confusion between scale-defined and conventional levels on organization in ecology. *J. Veg. Sci.*, 1:5-12.
- Ambuel, B. y S.A. Temple. 1983. Area dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology*, 64:1057-1068.
- Archer, S., C. Scifres, C.R. Bassham y R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecol. Monog.*, 58:111-127.
- Baker, W.L., S.L. Egbert y G.F. Frazier. 1991. A spatial model for studying the effects of climate change on the structure of landscape subject to large disturbances. *Ecol. Model.*, 56:109-125.
- Balling, R.C., G.A. Meyer y S.G. Wells. 1992. Climate change in Yellowstone National Park: is the drought-related risk of wildfires increasing? *Climate Change*, 22:35-45.
- Belsky, A.J. y R.G. Amundson. 1992. Effects of trees on understory vegetation and soils at forest-savanna boundaries. *In: Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Furley, P.A., J. Proctor y J.A. Ratter (Eds.). Chapman and Hall, London. pp 353-366.
- Bigarella, J.J., D. Andrade-Lima y P.J. Riehs. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *An. Acad. Brasileira Ciên.*, 47:411-464.
- Bilbao, B., R. Braithwaite, C. Dall'Aglio, A. Moreira, P.E. Oliveira, J.F. Ribeiro y P. Stott. 1996. Biodiversity, fire, and herbivory in tropical savannas. *En: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A global perspective*. Ecological Studies, Vol. 121. Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. (Eds.). Cap. 11. pp 197-203. Springer-Verlag. Berlin.
- Braithwaite, R.W. 1996. Biodiversity and fire in the savanna landscape. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective*. Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 121-140.
- Braithwaite, R.W. y J.A. Estbergs. 1985. Fire patterns and woody vegetation trends in the Alligator Rivers region of northern Australia. *In: Ecology and management of the World's savannas*. Tohill, J.C. y J.J. Mott (Eds.). Aust. Acad. Sci., Canberra. pp 359-364.
- Clark, J.S. 1989. Ecological disturbance as a renewal process; theory and application to forest history. *Oikos*, 56:17-30
- Clark, J.S. 1990. Fire and climate change during the last 759 years in northwestern Minnesota. *Ecol. Monogr.*, 60:135-159.
- Cole, M.M. 1986. *The savannas. Biogeography and geobotany*. Academic Press. London. p438.
- Collins, S.L. 1992. Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology*, 73:2001-2006.
- Davis, F.W. y D.A. Burrows. 1993. Spatial simulation of fire regime in mediterranean-climate landscape. *In: The role of fire in Mediterranean-type ecosystems*. Talens, M.C., W.C. Oechel y J.M. Moreno (Eds.). Springer-Verlag, New York, NY.
- Dutilleul, P. y P. Legendre. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos*, 66:152-167.
- Forman, R.T.T. y M. Gordon. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Frost, P.G.H. y F. Robertson. 1987. Fire. The ecological effects of fire in savannas. *In: Determinants of tropical savannas*. Walker, B.H. (Ed.). IUBS, Paris. pp 93-140.

- Frost, P.G.H., E. Medina, J.C. Menaut, O.T. Solbrig, M. Swift y B.H. Walker. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biol. Int., Spec. Issue*, 10, IUBS, Paris. pp1-82.
- Furley, P.A. y J.A. Ratter. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazil cerrado and their development. *J. Biogeogr.*, 15:97-108.
- Furley, P.A., J. Proctor y J.A. Ratter. 1992. Nature and dynamics of forest-sabana boundaries. Chapman and hall, London.
- Gillon, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. *In: Bourliere, F. (Ed.) Tropical savannas*, Vol. 13. Elsevier. Amsterdam. pp 617-641.
- Goodland, R. y R. Pollard. 1972. The Brazilian Cerrado vegetation: a fertility gradient. *J. Ecol.*, 61:219-224.
- Gosz, J.R. 1992. Ecological functions in a biome transition zone: translating local responses to broad-scale dynamics. *In: Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. Hansen, A.J. y F. di Castri (Eds.). Springer-Verlag, New York, NY. pp.55-75.
- Gosz, J.R. 1995. Edges and natural resources management: future directories. *Ecol. Int.*, 22:17-34.
- Graham, R.L., M.G. Turner y V.H. Dale. 1990. How increasing atmospheric CO₂ and climate change affects forests. *BioSci.*, 40:575-587.
- Hansen, A.J., P.J. Risser y F. di Castri. 1992. Epilogue: biodiversity and ecological flows across ecotones. *In: Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. Hansen, A.J. y F. di Castri (Eds.). Springer-Verlag, New York, NY. pp.423-438.
- Hansson, L., L. Fahrig y G. Merriam (Eds.) 1995. Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman y Hall, London.
- Hobbs, R.J. y H.A. Mooney. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia*, 70:508-513.
- Humphrey, R.R. 1958. The desert grassland: A history of vegetation changes and an analysis of causes. *Bot. Rev.*, 24:193-252.
- Kolasa, J. y C.D. Rollo. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. *In: Ecological heterogeneity*. Kolasa, J. y S.T.A. Pickett (Eds.). Springer-Verlag, New York, NY. pp.1-23.
- Launchbaugh, J.L. 1955. Vegetational changes in the San Antonio prairie associated with grazing, retirement from grazing, and abandonment from cultivation. *Ecol. Monogr.*, 25:39-57.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73:1943-1967.
- Lonsdale, W.M y R.W. Braithwaite. 1991. Assessing the effects of fire on vegetation in tropical savannas. *Austr. J. Ecol.*, 16:363-374.
- Lord, J.M. y D.A. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conserv. Biol.*, 4:197-201.
- McNaughton, J.S. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol Monogr.*, 53:291-320.
- Medina, E. 1996. Biodiversity and nutrient relations in savanna ecosystems: Interactions between primary producers, soil microorganisms and soil. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective*. Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 45-57.
- Medina, E. y J.F. Silva. 1990. The savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *J. Biogeogr.*, 17:403-413.
- Medina, E. y O. Huber. 1992. The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems. *In: Biodiversity and Global Change*. Solbrig, O.T., H.M. van Emden y P.G.W.J. van Oordt. (Eds.). CAB Int., Wallingsford. pp 141-160.
- Meentemeyer, V. y E. Box. 1987. Scale effects in landscape studies *In: Landscape heterogeneity and disturbance*. Turner, M.G. (Ed.). Springer-Verlag, New York, NY. pp.15-34.
- Moreira, A. 1992. Fire protection and vegetation dynamics in Brazilian cerrado. Tesis Doctoral, Harvard University, p201.

- Niering, W.A. y R.H. Goodwin. 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting "succession" on rights-of-way and pastureland. *Ecology*, 55:784-795.
- O'Connor, T.G.O. 1985. A synthesis of field experiments concerning the grass layer in the savanna regions of southern África. SANSR # 114. *Found. Res. Dev.*, Pretoria.
- Oliveira-Filho, A.T.D., G.J. Shepherd, F.R. Martins y W.H. Stubblebine. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 5:413-431.
- Pickett, S.T.S., J. Kosala, J.J. Armesto y S.L. Collins. 1989. The concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54:129-136.
- Pickett, T.A. y P.S. White. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Pickett, T.A. y White, P.S. (Ed.) Capítulo 21. Academic Press, Orlando. pp371-384.
- Prado, D.E. y P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forest of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 80:902-927.
- Prance, G.T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica*, 3:5-28.
- Ratter, J.A. y T.C.D. Dargie. 1992. An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado areas in Brazil. *Edinburgh J. Bot.*, 49:235-250.
- Rescia, A.J., M.F. Schmitz, P. Martín de Agar, C.L. de Pablo, J.A. Atauri y F.D. Pineda. 1994. Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in Northern Spain. *J. Veg. Sci.*, 5:505-516.
- Rescia, A.J., M.F. Schmitz, P. Martín de Agar, C.L. de Pablo, J.A. Atauri y F.D. Pineda. 1995. Ascribing plant diversity values to historical changes in landscape: a methodological approach. *Landscape Urban Plann.*, 31:181-194.
- Ribeiro, J.F. y B. M. Teles Walter. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: Cerrado: ambiente e flora*. Matiko, S. y S. Pedrosa de Almeida (Eds.). Planaltina, DF, Brasil. 89-166.
- Salgado-Labouriau, L. 1994. *História ecológica da terra*. Edgard Blücher, São Paulo. 307p.
- San José, J.J. y M. Fariñas. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecol.*, 12:237-247.
- San José, J.J., M.R. Fariñas y J. Rosales. 1991. Spatial patterns of trees and structuring factors in a *Trachypogon* Savanna of the Orinoco Llanos. *BIOTROPICA* 23:114-123.
- Sarmiento, G. (Ed.) 1990. *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela. p332.
- Sarmiento, G. 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *J. Biogeogr.*, 10:373-391.
- Sarmiento, G. 1996. Biodiversity and water relations in tropical savannas. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective*. Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 62-75.
- Scholes, R.J. y S.R. Archer. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 28:517-544.
- Schubert, C. 1974. Late Pleistocene Mérida Glaciation, Venezuelan Andes. *Boreas*, 3:147-152.
- Silva, J.F. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective*. Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 161-171.
- Silva, J.F. y G. Sarmiento. 1976. La composición de especies de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Cient. Venez.*, 27:68-78.
- Smeins, F.E., T.W. Taylor y L.B. Merrill. 1974. Vegetation of a 25-year enclosure on the Edwards Plateau, Texas. *J. Range Manage.*, 29:24-29.

- Solbrig, O.T. 1991. Savanna modeling for global change. *Biol. Int., Spec. Issue, IUBS, Paris.* 24:1-45.
- Solbrig, O.T. 1996. The Diversity of the Savanna Ecosystem. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective.* Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 1-27.
- Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva. 1996. Determinants of Tropical Savannas. *In: Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: a global perspective.* Solbrig, O.T., E. Medina y J.F. Silva (Eds.). Ecological Studies 121. Springer. Berlin. pp 31-41.
- Stott, P.A., J.G. Goldammer y W.L. Werner. 1990. The role of fire in the tropical lowland deciduous forests of Asia. *In: Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges.* Goldammer, J.G. (Ed.). Springer, Berlin. pp 32-44.
- Suffling, R. C. Lihou y Y. Morand. 1988. Control of landscape diversity by catastrophic disturbance: a theory and a use of fire in a Canadian boreal forest. *Environ. Manage.*, 12:73-78.
- Teague, W.R. y G.N. Smit. 1992. Relations between woody and herbaceous components and the effects of bush-clearing in southern African savannas. *J. Grassl. Soc. South Afr.*, 9:60-71.
- Turner, M.G., Y. Wu, W.H. Romme y L.L. Wallace. 1993. A landscape simulation model of winter foraging by large ungulates. *Ecol. Model.*, 69:163-184.
- van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 1:3-26.
- van der Hammen, T. 1983. The palaeoecology and palaeogeography of savannas. *In: Tropical savannas.* Bourliere, F. (Ed.). Elsevier, Amsterdam.
- van der Hammen, T. 1989. History of the montane forest of the northern Andes. *Plant Syst. Evol.*, 162:109-114.
- Walker, B.H. 1981. Is a succession a viable concept in African savanna ecosystem?. *In: Forest Succession: concepts and application.* Shugart, H. y D. Botkin (Ed.) Springer-Verlag, Berlin.
- Walker, B.H. 1987. Determinants of Savannas. IRL, Oxford.
- Werner, P. (Ed.) 1991. Savanna ecology and management. Australian perspectives and intercontinental comparisons. Blackwell, Oxford.
- West, N.E., F.D. Provenza, P.S. Johnson y M.K. Owens. 1984. Vegetation change after 13 years of livestock grazing exclusion on sagebrush semidesert in West Central Utah. *J. Range. Manage.*, 37:262-264.
- Zaletaev, V.S. 1995. Structural arrangement and management of ecotones. *Ecol. Int.*, 22:35-48.

CAPÍTULO II

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA COBERTURA DE LEÑOSAS

II.1. Introducción

La pregunta sobre la existencia del equilibrio leñosas/gramíneas en sabanas no perturbadas ha sido ampliamente discutida en la bibliografía (Walker *et al.* 1981, Walker y Noy-Meir 1982, Belsky 1990, Menaut *et al.* 1990, Skarpe 1991; Taiton y Walker 1992, Scholes y Walker 1993). En estas discusiones, el término *estabilidad* se refiere realmente a la coexistencia de leñosas y gramíneas en una amplia escala temporal (Walker y Noy-Meir 1982). La visión de fluctuaciones alrededor de uno o más estados estables (Walker y Noy-Meir 1982) ha sido reemplazada por una visión de desequilibrio en la cual la coexistencia se alcanza a través de los disturbios (Skarpe 1992; Scholes y Walker 1993). Episodios de mortalidad en individuos adultos, a través de varios agentes de disturbio (fuego, herbivoría, sequía, extracción de madera, etc.), previenen a los árboles de alcanzar un límite superior de densidad impuesto por la competencia interárbol, manteniendo por lo tanto la coexistencia de leñosas y gramíneas en las sabanas (Scholes y Walker 1993; Jeltsch *et al.* 1996).

La propuesta clásica de coexistencia se basa en la hipótesis de Walter (1971) que establece que los árboles y las gramíneas tienen un acceso diferente al factor limitante “agua”. Este autor asume que las gramíneas son los competidores superiores en los primeros horizontes del suelo. Los modelos no-espaciales apoyan la idea que esta separación de nichos lleva a la coexistencia de árboles y gramíneas en las sabanas (Walker *et al.* 1981; Walker y Noy-Meir 1982; Walker 1985; Belsky *et al.* 1993), pero estudios más recientes sugieren que las raíces de los árboles y de las gramíneas explotan la humedad en horizontes que se superponen (Scholes y Walker 1993; Belsky 1994).

Scholes y Walker (1993) han propuesto que las sabanas no representan una mezcla estable de árboles y gramíneas, como se ha sugerido en el pasado, sino más bien una mezcla

intrínsecamente inestable que solo persiste debido a disturbios como el fuego, herbivoría y las fluctuaciones de las precipitaciones.

Ahora bien, el incremento en la presencia de leñosas en las sabanas ha sido reportado a nivel mundial (en África: Barnes 1979, van Vegten 1983; en Australia: Harrington *et al.* 1984; en India: Singh y Joshi 1979; en Norte América: Buffington y Herbel 1965, Blackburn y Tueller 1970, Herbel *et al.* 1972, Hobbs y Mooney 1986, Archer *et al.* 1988, Archer 1989; y en Sudamérica: Bucher 1982, Schoefield y Bucher 1986, Moreira 2000, Silva *et al.* 2001). En algunos casos, los cambios de pastizal a sabana arbolada ocurren por un incremento rápido en el tamaño y abundancia de especies leñosas (Johnston 1963). En otros casos, los cambios son graduales y ocurren en un gran lapso de tiempo (Hunziker *et al.* 1977; van Devender y Spaulding 1979). En una revisión bibliográfica realizada por Archer (1995) se evidencia que la invasión de leñosas en las sabanas ha sido por lo general: (1) rápida, con cambios sustanciales en los últimos 50 a 300 años; (2) no-lineal y acentuada por eventos climáticos extremos; (3) asociada con el pastoreo, eliminación de ramoneadores o supresión de las quemaduras; (4) influenciada por los factores topoedáficos; (5) dirigida por una afluencia de leñosas no-palatables, siempreverdes tolerantes al disturbio o fijadoras de nitrógeno; y (6) estructura irreversible con el tiempo relacionada al manejo del ecosistema.

En las sabanas estacionales, con un clima relativamente uniforme sobre grandes extensiones, es muy probable que los factores ambientales relevantes en las variaciones fisonómicas de la sabana y en los límites sabana-bosque estén ligados a la heterogeneidad del sustrato, a factores derivados de la utilización social del suelo (Sarmiento 1996) y a la presencia de facilitadores biológicos (Yeaton 1988).

En las sabanas estacionales existe una gran diversidad de estrategias y de formas de vida (Sarmiento 1990 y 1996). En el caso de las leñosas, estas varían a lo largo de un continuo desde especies siempreverdes, esclerófilas y piro-resistentes en un extremo hasta especies decíduas, mesófilas y no-piro-resistentes en el otro (Silva 1996). Aquí, los bosques decíduos pueden estar presentes en extensiones variables, generando un paisaje de mosaico; o pueden presentarse formando islas en el pastizal, llamadas localmente "*matas*") dándole a las sabanas estacionales una fisonomía que ha sido llamada de *Sabana Parque* (Sarmiento *et al.* 1971). Las *matas* presentan una situación microclimática, humedad edáfica y contenido de nutrientes del suelo intermedia entre el bosque y la sabana abierta (Farji-Brener 1992). Ellas aumentan

de área no sólo mediante el crecimiento de sus individuos, sino también por la incorporación de nuevos individuos, a través de un reclutamiento diferencial (Archer *et al.* 1988), y su ubicación dentro de la *mata* responde a sus características funcionales (Farji-Brener 1992). Se tiene, por ejemplo, que las especies decíduas son exitosas en el intermedio y centro de la *mata*, donde están protegidas del fuego y poseen un medio más favorable para su germinación y desarrollo; mientras que los árboles de sabana, intolerantes a la sombra pero tolerantes al fuego, quedan restringidos a los bordes (Sarmiento y Monasterio 1983, Sarmiento *et al.* 1985, Medina y Silva 1990). En términos generales, los árboles de sabana poseen una mayor proporción de individuos adultos en las *matas* que en el hábitat abierto adyacente (San José *et al.* 1991). Según Farji-Brener (1992), es posible que las *matas* se generen por sucesión autogénica a partir de núcleos de árboles de sabana que modifican su entorno. Scholes y Archer (1997) sugieren que en las sabanas, todas las combinaciones de árboles maduros y gramíneas son inestables. Ante la ausencia de disturbios como las quemaduras recurrentes, deforestación antrópica y el pastoreo, la cobertura de leñosas se incrementaría a expensas de la producción de gramíneas hasta que ésta es limitada por la competencia árbol-árbol. En este sentido, Archer *et al.* (1988) y Archer (1990) sostienen que el paisaje *sabana parque* no solo es inestable, sino que representa un estadio intermedio en la conversión fisonómica de una sabana abierta a una sabana cerrada.

Las técnicas de estudio de isótopos estables, dendrocronología y de aerofotografías ofrecen la oportunidad de generar reconstrucciones espacialmente explícitas de la historia de la vegetación y determinar las tasas y dinámica de los cambios (Archer 1996). A medida que se incrementa el número de estos estudios, se incrementará el conocimiento de la dinámica de la vegetación en la escala del paisaje y regional.

Cuando se dispone de una serie aerofotográfica apropiada, ésta puede usarse para cuantificar e integrar el resultado de las interacciones en los procesos en la pequeña escala así como el efecto de las fluctuaciones climáticas en los patrones de la vegetación. Sirve como una importante herramienta en la cuantificación de la dinámica del paisaje en escalas de tiempo y espacio relevantes en la historia de vida de las especies vegetales perennes, procesos de sucesión y prácticas de manejo y conservación (Archer 1996).

La interpretación de series aerofotográficas es una herramienta subutilizada capaz de suministrar la información necesaria para reconstruir, entender e interpretar la dinámica de la

vegetación en las sabanas (Archer 1996). Esta herramienta permite la cuantificación de los cambios pasados en la distribución de la vegetación dentro de un marco de trabajo espacialmente explícito en series relevantes en sentido ecológico y que permiten establecer prácticas de manejo y/o conservación.

II.2. Materiales y Métodos

II.2.1. Descripción del Área de Estudio

El área de estudio está ubicada en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito (PNAG), al Sur del Estado Guárico. Con una extensión original de 585.750 ha, y luego de 612.150 ha¹, el PNAG se convierte en 1974 (Decreto Ejecutivo N° 1686 y Gaceta Oficial N° 30.349) en el área protegida más importante dentro de la geografía de Los Llanos del Orinoco, no sólo por su extensión² sino también por la elevada diversidad ambiental que presenta. Se trata de un área heterogénea, con muchos caracteres marginales y ecotonales, situada en la confluencia de las principales unidades geográficas de la región llanera: el Alto Llano y el Bajo Llano (Sarmiento y Monasterio 1969 y 1971, Morales 1978). En el PNAG se encuentran equivalentes fitofisionómicos y geomorfológicos a las de las cuatro regiones sabánicas definidas por Sarmiento (1983^a) para Los Llanos del Orinoco (ver Figura I.3), manifiestas en un gradiente de dirección Norte-Sur. Según Sarmiento y Monasterio (1969), al Norte se tienen sabanas de *Trachypogon* sobre un relieve de mesas disectadas por cañadas donde aparecen los típicos morichales de *Mauritia minor*, configurando en conjunto, un patrón de vegetación esencialmente similar al de Los Llanos Orientales de Anzoátegui y Monagas (*sabanas sobre mesas*). Luego, existen pastizales sobre suelos aluvionales y bosques semidecíduos en galerías fluviales, comparables en composición, estructura y ecología con los de Los Llanos Occidentales de Barinas y Portuguesa (*sabanas de piedemonte*). Al Sur, y correspondientes ya al Bajo Llano, aparecen sistemas de médanos (*sabanas eólicas*) intercalados en llanuras bajas con suelos lateríticos hidromorfos, que no se diferencian de las del centro y Sur del Estado Apure (*sabanas aluviales*).

Dentro del PNAG, las sabanas estacionales se presentan en aquella región ocupada por la unidad geográfica *Alto Llano* y está caracterizada por un paisaje de mesas. De acuerdo a un análisis macroecológico realizado en la zona (Sarmiento y Monasterio 1971), éste pertenece al *Paisaje de Mesa de Becerra*. En una interpretación altimétrica simplificada del PNAG y realizada a una escala 1:400.000 se deduce que esta unidad ocupa un área aproximada de

¹ Producto de una donación, recientemente se anexaron 26.400 ha a la región Norte del PNAG.

² Entre los 43 Parques Nacionales que existen actualmente en Venezuela, el PNAG ocupa el 4^{to} lugar.

315.000 ha; es decir, partiendo del extremo Norte, cubre el 51% de la extensión del parque. Es aquí donde, con una extensión de 17.200 ha y equivalente al 5,5% de la superficie ocupada por sabanas estacionales en el PNAG, hemos ubicado nuestra área de estudio (Figura II.1).

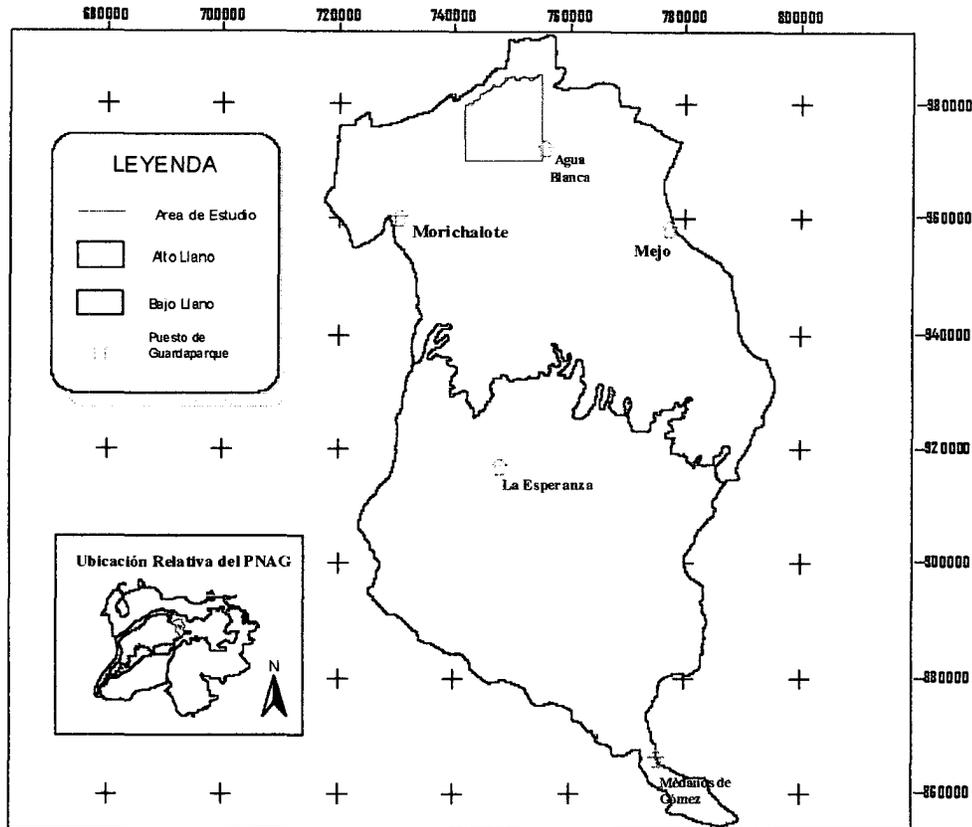


Figura II.1. Ubicación del área de estudio con relación al PNAG y las unidades geográficas presentes. Coordenadas en UTM (Huso 19).

II.2.2. Métodos

II.2.2.1. Criterios para el establecimiento del Área de Estudio

Previa a la selección de la ubicación definitiva del área de estudio se consideraron dos premisas esenciales: en primer lugar, éste debía disponer de cobertura aerofotográfica para una secuencia de tiempo lo más amplia posible; y luego, el área debía ser lo suficientemente extensa que permitiera la expresión de la mayor diversidad de fitofisonomías, así como de variables ambientales posibles; esto sin perjuicio de las implicaciones logísticas y técnicas

inherentes al protocolo de trabajo. En un primer reconocimiento, se estableció un *área preliminar de trabajo* de aproximadamente 50.000 ha, cuyas fronteras Sur, Este y Oeste quedan comprendidas entre los ejes de coordenadas LAT 970.000-985.000³ y LON 720.000-760.000. Al Norte, el borde de mesa funciona como frontera natural (ver Figura II.2).



Figura II.2. Ubicación del área de estudio con relación al *área preliminar*, al PNAG y a Calabozo. Imagen satelital base cortesía del Instituto de Ingeniería, USB-Caracas, a través de la Dra. Tania Zambrano.

A partir de fotografías aéreas de escala 1:60.000 de fecha 1997 (Misión 0305149 del IVGSB-MARN⁴) y de mapas cartográficos 1:100.000 y 1:25.000, también del IVGSB-MARN, realizamos una caracterización o interpretación cualitativa del área en lo que respecta a la altimetría, a las unidades de relieve (dinámica hídrica superficial de escorrentía o de deposición: *run-on* ó *run-off*) y a la abundancia de leñosas. De igual forma, realizamos visitas al área para calibrar en campo las observaciones anteriores así como para considerar la accesibilidad y otras implicaciones logísticas. Las Figuras II.3 y II.4 resumen la distribución espacial de las diferentes unidades de relieve y la cobertura de leñosas correspondiente. El

³ Unidades en UTM, Huso 19.

⁴ Instituto Geográfico de Venezuela “Simón Bolívar” – Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales

análisis de estas figuras permitió identificar aquella zona que presentaba una mayor diversidad de situaciones o variables.

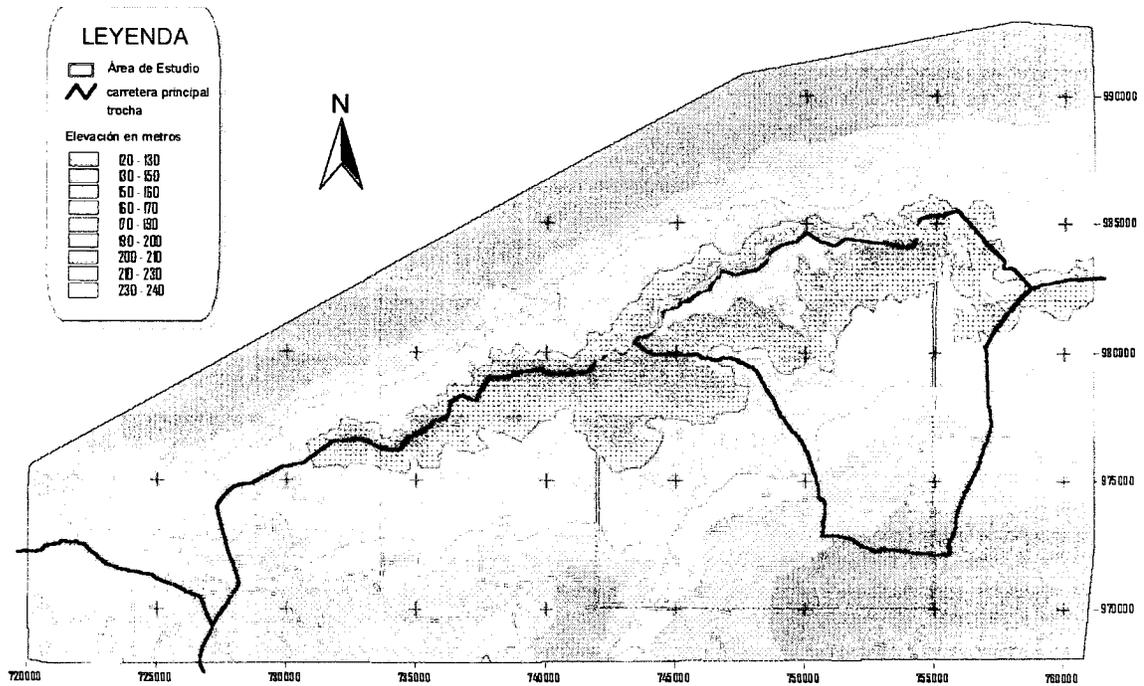


Figura II.3. Altimetría y vialidad presente en el área preliminar de trabajo.



Figura II.4. Unidades de dinámica hídrica superficial y de abundancia de leñosas presentes en el área preliminar de trabajo.

Para el presente trabajo, nuestra *Área de Estudio* quedó entonces definida como aquella comprendida entre los Paralelos 970.000-985.000 y los Meridianos 720.000-760.000, donde el borde de mesa funciona como frontera al Norte. El área resultante es de 17.227,9 ha y su

centro geométrico, coordenadas 748500-977500, se ubica a 72 km de la ciudad de Calabozo. En las figuras anteriores de este capítulo, el área de estudio aparece delimitada por líneas rojas.

Usando la nomenclatura de Sarmiento y Monasterio (1971) sobre los sistemas y formas de relieve presentes en la región donde está comprendida la sección Norte del PNAG, observamos que, tanto en el campo como en las aerofotografías, la primera mitad (dirección N-S) del paisaje de llanura fuertemente ondulada está dominado por componentes que caracterizan al *Sistema de Relieve Las Piñas*, y que según la nomenclatura usada por estos autores corresponden a: *cerritos* de cantos rodados; *intercerritos* donde una delgada coluvial cubre los cantos rodados; *amplias cañadas* con sabana pastizal, pantano estacional y morichal; *caños encauzados* bordeados por una angosta selva en galería. Al Sur del área de estudio se presentan otras formas de relieve que fueron descritas por estos autores en otro sistema de relieve del área denominado por ellos *El Alcornocal*⁵. El relieve chato dominante en esta zona establece una dinámica hídrica superficial de deposición, *run-on*, formándose así extensas *llanuras coluviales* y *llanuras de erosión*. La erosión hídrica en las mesas, de carácter predominantemente laminar, arrastró los sedimentos superficiales más finos, depositándolos hacia sus bordes meridionales, para formar así una franja de redepósitos de tipo coluvial, de extensión variable en cada una de las mesas y que puede alcanzar hasta un par de metros de espesor. En estas zonas los suelos son por lo tanto más profundos, por no existir la barrera laterítica. Pero también más pesados y de drenaje más lento debido a la granulometría más fina de los redepósitos. En ellos se mantiene una sabana diferente a la que existe sobre los sedimentos originales.

II.2.2.2. Metodología para la identificación de las *Formas de Relieve*

La metodología parte de una interpretación detallada de las fotografías aéreas de todo el área de estudio, para lo cual se utilizaron fotos de la Misión 0305149 del IVGSB-MARN del año 1997. Tomando en cuenta que la escala original de estas fotos era muy pequeña (1:60.000), se trabajó con copias que fueron previamente ampliadas al doble de su formato original (23 cm x 23 cm). Estas copias fueron luego digitalizadas a una resolución de 600 dpi

⁵ Si bien Sarmiento y Monasterio (1971) ubican a *El Alcornocal* al Norte de *Las Piñas*: en vertiente distinta y opuesta a la que se presenta en el área de estudio; se observa que algunas de las formas de relieve pueden compartirse.

con un *scanner* y georeferenciadas con un sistema de información geográfico (SIG). La interpretación de los elementos geomorfológicos o formas de relieve se llevó a cabo directamente sobre las imágenes con la ayuda del SIG *Ihwis 3.1* a una escala constante de 1:5.000. Para cada forma de relieve y en la totalidad de la extensión del área de estudio (17.227,9 ha), fueron identificados y delimitados los bordes; el SIG empleado permitió expresar los resultados en polígonos de cobertura de área y perímetro conocido.

Luego de diferenciar y considerar la diversidad de formas de relieve presentes en el área de estudio, y de consultar la bibliografía disponible sobre la geomorfología de la zona, se decidió adoptar, con algunas modificaciones, la clasificación propuesta por Sarmiento y Monasterio (1971) en su análisis macroecológico de la región natural donde está comprendida el área de este estudio. En su trabajo original, estos autores identifican, según un gradiente altimétrico, las formas: *cerrito*, *intercerrito*, *cañada amplia*, *llanura coluvial* y *llanura de erosión*; en el sistema también están presentes los *caños encauzados*, pudiendo extenderse a lo largo de las demás formas geomorfológicas. Para el presente estudio, se decidió renombrar algunas de estas formas de relieve de acuerdo a una nomenclatura geomorfológica más acorde, así como se realizó una subdivisión de algunas de las formas en respuesta a la resolución del presente trabajo. La Tabla II.1 resume los resultados de estas clasificaciones y consideraciones.

Tabla II.1. Formas de relieve presentes en el área de estudio.

A_I	afloramientos altos	<i>cerritos</i>	<i>run-off</i>	Se tratan de afloramientos de granzón basal de la Formación Mesa. Tienen una altura entre 130 y 240 msnm, pero sus alturas relativas con respecto a los niveles inferiores oscilan entre 10 y 15 m. Sus contornos son redondeados y suaves, como corresponde a la naturaleza de sus sedimentos superficiales: una capa de grava de cuarzo, suelta, formada por rodados bien trabajados, de hasta 10 cm de largo. Los afloramientos de mayor altura tienen un espesor de varios metros, mientras que en los más bajos y desgastados por la erosión se reduce a una capa delgada de menos de 1 m.
A_{II}	afloramientos medios	<i>cerritos</i>	<i>run-off</i>	Afloramientos de la Formación Mesa con aluviones menos gruesos que A_I . De altura variable e insertos en los abanicos de explayamiento (LL_{II}), pueden ser considerados como remanentes de los A_I . Se ubican como zona de transición entre el paisaje de mesa y el paisaje de llanura coluvial.

<i>A_{III}</i>	aforamientos bajos	<i>cerritos</i>	<i>run-off</i>	Son similares a los <i>A_{II}</i> , sólo que aquí son mucho más bajos y desgastados por la erosión, presentándose en muchos casos como pequeños afloramientos de rodados. Pueden ser considerados como los últimos remanentes del escalón alto adyacente que quedaron aislados en medio de un relieve muy desgastado.
<i>LL_I</i>	canales de explayamiento	<i>intercerritos</i>	<i>run-on</i>	Son áreas planas o ligeramente cóncavas, situadas entre los <i>A_I</i> o entre éstos y los <i>LL_{II}</i> . Los canales de explayamiento, aunque producto de la erosión, presentan por encima del estrato de grava una delgada capa de sedimentos arenosos, de hasta 20 cm de espesor, arrastrados y depositados por las aguas que bajan de los <i>A_I</i> adyacentes. A veces el canal es tan estrecho que se reduce a una línea de drenaje; a estos los consideramos como componentes integrales de <i>A_I</i> . Si bien los <i>LL_I</i> pueden superar los 200 m de ancho, son por lo general más estrechos. En las partes más amplias presentan una gama mayor de condiciones de humedad edáfica, de manera que en el fondo de la cubeta formada por el canal se produce un anegamiento temporal del suelo.
<i>LL_{II}</i>	abanicos de explayamiento	<i>cañadas amplias</i>	<i>run-on</i>	Los abanicos de explayamiento son cauces chatos que drenan el sistema hacia el Sur. Nacen muy cerca del borde Norte y forman en conjunto una red de drenaje casi paralela, de depresiones poco profundas, pero que llegan a alcanzar hasta 1 km de ancho. Los sedimentos aluvionales recientes, son arenosos y profundos, manteniéndose húmedos durante todo el año. Por el centro o por uno de sus bordes, corre un pequeño curso de agua estacional que en la temporada de lluvias desborda inundándola totalmente, mientras que en la estación seca su caudal disminuye hasta desaparecer a finales de la misma.
<i>LL_{III}</i>	llanuras coluviales	<i>llanuras coluviales</i>	<i>run-on</i>	Estas llanuras pueden ser asimiladas a <i>LL_I</i> o <i>LL_{II}</i> , muy amplios y casi planos, cubiertas por una variedad de sedimentos coluviales originados en el escalón alto vecino, que granulométricamente va desde limos y arenas finas hasta gravas, formando un intrincado micromosaico. En otras partes la llanura es más uniforme, apareciendo vastas extensiones cubiertas por arena casi pura, muy suelta.
<i>LL_{II}</i>	llanuras de erosión	<i>llanuras de erosión</i>	<i>run-on</i>	Aquí afloran los estratos subyacentes a la Formación Mesa. Es una forma de relieve cuyo rasgo más característico es la microtopografía sumamente irregular, constituida por depresiones circulares de hasta 5 m de diámetro, unidas entre sí por grietas profundas, originando una trama que en las fotos aéreas a escala 1:20.000 aparece como si fueran huellas digitales. Este microrelieve se ha formado sobre areniscas localmente calcáreas que

			
<p>se encuentran en la base de la Formación Mesa y que en esta unidad han quedado expuestas por la erosión local de los estratos que las recubrían. Por las típicas depresiones circulares que la componen, esta microtopografía aparece “viruelada”, patrón ocasionado por la naturaleza calcárea del substrato. En los espacios más o menos planos situados entre las depresiones circulares o “viruelas” son frecuentes pequeñas lentes de rodados.</p>			
CÑE	caños encauzados	<i>caños encauzados</i>	<i>run-on</i>
<p>La última forma de relieve, muy poco importante en extensión pero de gran interés por su papel en la formación del relieve, está constituida por las cabeceras de los caños embarrancados. Estos ríos de mayor poder erosivo que las cañadas, van por erosión retrogradante formando profundas cárcavas que carcomen la franja de cerritos marginales accentuando así su relieve.</p>			

II.2.2.3. Establecimiento de las *Unidades de Muestreo*

El ejercicio de identificación de *Formas de Relieve*, expuesto en la sección anterior, nos planteó la necesidad de aumentar la escala de trabajo para adecuarla al gradiente de formaciones de leñosas presentes en las imágenes. Se observó que, si bien en algunas situaciones la cobertura de leñosas se presentaba en grandes unidades o extensiones, eran muy frecuentes los casos donde la cobertura no excedía de unos pocos metros cuadrados. La experiencia señala que, hasta para un área de 1 km², es posible aumentar la escala de trabajo de las imágenes hasta 1:2.000, permitiendo diferenciar coberturas de leñosas de hasta 1,0 m². Se decidió, entonces, el establecimiento de 10 *unidades de muestreo* (UM) de 1.000 m x 1.000 m cada una. Partiendo que existe la posibilidad dentro del área de 155 de coordenadas UTM exactas (eg. 748.000-975.000), se sorteó la ubicación del centro geométrico de cada UM entre las opciones. La Figura II.5 muestra la posición definitiva de las 10 UM *colocadas al azar*.

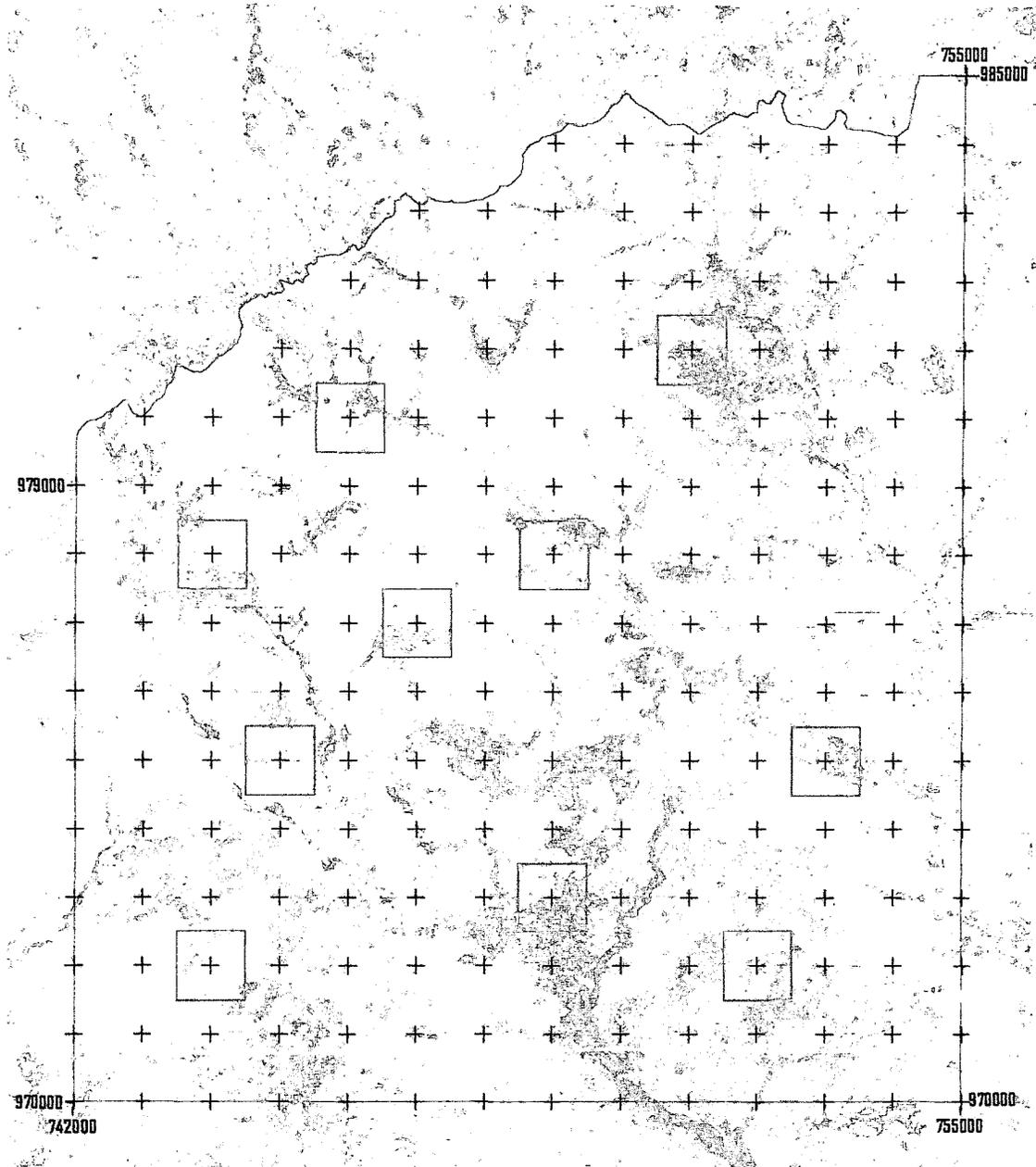


Figura II.5. En azul, ubicación de las 10 *unidades de muestreo* (UM) dentro del área de estudio (en rojo). Los números amarillos identifican cada UM. Imagen base: fotomosaico de la Misión 0305149 del año 1997.

II.2.2.4. Fotointerpretación de la cobertura de leñosas en las *unidades de muestreo*

Para el área de estudio, y específicamente para los 10 UM's, se disponía de cobertura aerofotográfica para una serie de 59 años en cuatro misiones distintas, a saber: 1938, 1961, 1978 y 1997. En la Tabla II.2 se resumen algunas de las características más relevantes de estas misiones.

Tabla II.2. Información aerofotográfica de las misiones empleadas en la fotointerpretación.

1938	0305-M-48	1:20.000	pancromática	IGVSB-MARN
1961	0305-M-172	1:25.000	pancromática	IGVSB-MARN
1978	0305112	1:50.000	pancromática	IGVSB-MARN
1997	0305149	1:60.000	pancromática	IGVSB-MARN

Previa a la digitalización y georeferenciación de las imágenes, se adquirieron del IGVSB-MARN ampliaciones al doble de las fotos cuya escala original fuera superior a 1:20.000, esto para lograr una uniformidad, en todo el material aerofotográfico, en lo que respecta escala y resolución de trabajo. La digitalización se llevo a cabo con un *scanner* a una resolución de 600 dpi. El uso del SIG, además de permitir la georeferenciación, garantizó que la interpretación fuera realizada en una escala de trabajo constante de 1:2.000. Con una apreciación de 1 m², esta escala permitió calcular tanto el área como el perímetro de los polígonos que resultaban de la delineación de la cobertura de leñosas. La delineación se llevó a cabo en la totalidad del área de cada uno de los 10 UM's y en cada una de las misiones. Este esfuerzo implicó la fotointerpretación de 10 km² por misión y de 40 km² para la totalidad de la serie considerada.

II.2.2.5. Fotointerpretación de la cobertura de leñosas en configuración de *galería*

Partiendo del mismo material aerofotográfico empleado para las UM, y de una escala de trabajo también de 1:2.000, se fotointerpretó la dinámica espacio-temporal de cobertura de leñosas a lo largo del cauce de la Qda. Calabocito y sus tributarios; desde sus nacientes hasta las coordenadas LAT 750.448 LON 970.000, punto donde abandona el área de estudio (ver Figura II.6). Representando el 66,7 % de la red hidrológica del *Área de Estudio* y con una extensión total de 43 km de cauce con aguas permanentes, la Qda. Calabocito y sus tributarios recorren 7 de las 8 formas de relieve presentes en el área de estudio, todas excepto las *llanuras de erosión (LLIV)*.

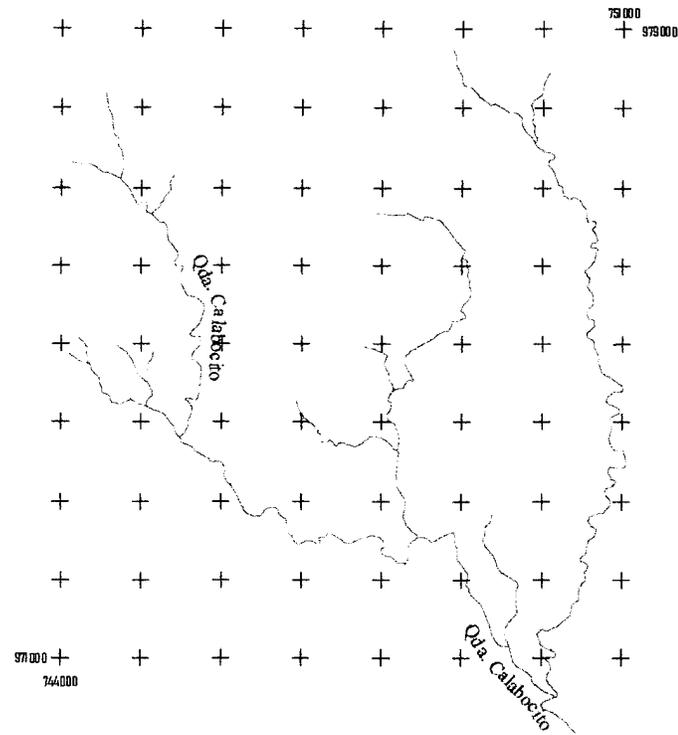


Figura II.6. Cauce de la Qda. Calabocito y sus tributarios en el área de estudio.

II.2.2.6. Análisis de los datos de cobertura de leñosas

Para simplificar el análisis espacio-temporal de la cobertura de leñosas sobre la base de diversos criterios (*e.g.* pertenencia a una forma de relieve y/o serie temporal), se realizó una agrupación de la base de datos en clases de tamaño; esto en respuesta a la variabilidad de sus valores y al gradiente de posibilidades fitomorfológicas. A partir del área mínima de cobertura diferenciable (apreciación del SIG a la escala 1:2.000) y por observaciones cualitativas en campo sobre la diversidad florística y estructural del gradiente de situaciones, dentro del espectro de posibilidades resultante de $<10 \text{ m}^2$ hasta $>10.000 \text{ m}^2$, las clases de tamaño fueron agrupadas, a su vez, en *superclases* de cobertura de leñosas con el propósito de reducir aún más la variabilidad.

Luego de esta primera clasificación y agrupación, y con el propósito de establecer la dinámica espacio-temporal de la cobertura, los datos fueron nuevamente agrupados sobre la base de diferentes criterios. En primer lugar, sobre su pertenencia a un año dentro de la serie

temporal 1938-1997; luego, sobre la base de su pertenencia a una *unidad de muestreo* o *forma de relieve* determinada, total y a un año particular.

Sobre estas bases de datos se realizaron comparaciones múltiples entre las medias de cada una de las diferentes variables a través del análisis de la varianza de dos factores (*two-way ANOVA*) y de la prueba de Tukey-Kramer. Para ajustarse a los requerimientos de estos análisis paramétricos, las bases de datos fueron sujetas a una transformación logarítmica (\log_{10}).

Con el propósito de obtener una cuantificación en la variación temporal de la cobertura de leñosas en las diferentes situaciones de agrupación de datos antes descrita, y para las series particulares: 1938-1961 (23 años), 1961-1978 (17 años), 1978-1997 (19 años); y para la serie global o total: 1938-1997 (59 años); se trabajó con un índice de *incremento relativo anual* (**IRA**), estimado a través de la fórmula: $IRA = (\text{área}_t - \text{área}_{t-1}) \times 100 / (\text{área}_{t-1} \times (t - (t-1)))$.

De igual forma, y con la ayuda del SIG, se logró estimar el porcentaje de cobertura que lograba persistir las diferentes series. Esto se obtuvo a partir de los polígonos que resultaban de la intersección de la cobertura de leñosas de una misión aerofotográfica determinada con los de otra misión. La persistencia de la cobertura, expresada como porcentaje de la cobertura inicial, se estimó para las diferentes *formas de relieve* en las series: 1938-1961, 1961-1978, 1978-1997 y 1938-1997.

En el caso de los datos generados por la interpretación de la cobertura de leñosas en configuración de *galería* (sección II.2.2.4), se aplicó el mismo proceso estadístico y de análisis descrito anteriormente.