

DINAMICA DEL CRECIMIENTO, FENOLOGIA Y REPARTICION DE BIOMASA GRAMINEAS NATIVAS E INTRODUCIDAS DE UNA SABANA NEOTROPICAL

GROWTH DYNAMICS, PHENOLOGY AND BIOMASS ALLOCATION IN NATIVE AND INTRODUCED GRASSES IN A NEOTROPICAL SAVANNA

Zdravko Baruch, Ana B. Hernández R. y Miguel G. Montilla

Universidad Simón Bolívar. Departamento de Estudios Ambientales. Apartado 89000, Caracas 1086-A. Venezuela.

RESUMEN

El desplazamiento de las gramíneas nativas por otras de origen africano es característico de algunas sabanas neotropicales. En las sabanas antropógenas de la Cordillera de la Costa en Venezuela, *Melinis minutiflora* tiende a desplazar a las comunidades nativas dominadas por *Trachypogon plumosus*.

Como parcialmente responsables de este mayor poder competitivo de *M. minutiflora* se encontró una mayor tasa de crecimiento y una mayor proporción de asimilados dedicados a la síntesis de biomasa y área foliar. Estas y otras características permiten a *M. minutiflora* desplazar a *T. plumosus* y a la mayoría de las especies herbáceas nativas en los habitats más favorecidos hídrica y nutricionalmente. Por otra parte, las bajas tasas de crecimiento y los altos índices raíz/vástago, entre otras características, permiten a *T. plumosus* sobrevivir en los habitats menos favorables donde posiblemente sea competitivamente superior a la especie introducida.

PALABRAS CLAVES: Crecimiento, fenología, repartición de biomasa, *Melinis*, *Trachypogon*, gramíneas, sabanas, Venezuela.

ABSTRACT

The displacement of native grasses by others introduced from Africa is common in many neotropical savannas. In the derived savannas of the Coastal Cordillera in Venezuela, *Melinis minutiflora* is displacing the native plants in the communities dominated by *Trachypogon plumosus*. The higher competitive capacity of the former is due partially to its higher growth rate and allocation of assimilates for synthesis of leaf biomass and area. These and other characteristics allow *M. minutiflora* to displace *T. plumosus* only in the habitats with better water and nutrient availability. The slower growth rate and higher root/shoot ratio in *T. plumosus* might explain the survival of this grass in the less favourable habitats of the savanna where it seems to be competitively superior to the introduced species.

KEY WORDS: Growth, phenology, biomass allocation, *Melinis*, *Trachypogon*, grasses, savannas, Venezuela.

INTRODUCCION

Extensas áreas de la Cordillera de la Costa en Venezuela (entre los 600 y los 1500 m) se encuentran cubiertas por comunidades sabaneras que son el resultado de deforestaciones y quemas recurrentes desde el tiempo de la Colonia (Tamayo 1943; Beard 1953; Blydenstein 1967; Vareschi 1969). Al igual que en las sabanas llaneras, la estacionalidad de la precipitación, la oligotrofia de los suelos y las quemas anuales son las limitantes más importantes para la vida de las plantas en las sabanas de la Cordillera de la Costa. La flora nativa de estas sabanas es, en parte, el resultado de fuerzas selectivas relacionadas con las limitantes antes mencionadas por lo que las estrategias de supervivencia y reproducción de las especies presentes deben tener un claro valor adaptativo bajo estas condiciones ambientales.

Desde la Colonia estas comunidades han sido invadidas por gramíneas forrajeras de origen africano que fueron introducidas originariamente para mejorar la producción animal (Parsons 1972). Frecuentemente, las especies africanas desplazan parcial o totalmente a las gramíneas nativas lo que parece ser una característica común en sabanas neotropicales (Parsons 1972; Baker 1978). Un ejemplo de lo anterior es el desplazamiento de la gramínea nativa *Trachypogon plumosus* (Humb. & Bonpl.) Nees por *Melinis minutiflora* Beauv. (capim melao ó "molasses grass") en las sabanas de la Cordillera de la Costa.

Una comunidad natural se mantiene en equilibrio dinámico gracias a los procesos competitivos intra e interespecí-

ficos que determinan el nicho de cada especie. Para que una nueva especie invada una comunidad establecida es necesario que se cumplan, al menos, tres condiciones: (i) que ocurra una apertura en la comunidad permitiendo la entrada de la especie invasora; (ii) que la especie invasora se encuentre preadaptada a las condiciones de su nuevo habitat y, (iii) que una vez establecida, la especie invasora compita exitosamente desplazando a las especies nativas.

En el caso de las especies africanas se cumplen las dos primeras condiciones ya que, a causa del fuego, existen frecuentes aperturas en la comunidad nativa. También, la mayoría de las especies invasoras están adaptadas a la sequía estacional, al fuego y a una considerable presión de herbivoría (McNaughton 1985). En cuanto a la tercera condición, los mecanismos de competencia interespecífica pueden ser fenológicos (uso del tiempo), fisiológicos (eficiencia en la obtención y repartición de recursos como carbono, agua y nutrientes) y de estrategias reproductivas. Todos estos mecanismos están determinados genéticamente pero pueden variar, dentro de cierto margen, de acuerdo a la plasticidad fenotípica de la especie y a las presiones bióticas y abióticas del ambiente.

Mediante el análisis comparativo de las tasas de crecimiento, fenología y repartición de biomasa, que son algunos de los componentes del nicho relevantes en las relaciones de competencia interespecífica (Harper 1977), nos proponemos obtener algunas respuestas a la pregunta "¿Porqué *M. minutiflora* desplaza a *T. plumosus* en las sabanas de la Cordillera de la Costa?"

AREA Y ESPECIES ESTUDIADAS

El área de estudio está ubicada en las colinas que rodean el Parque Zoológico de Caricuao en Caracas (10° 22' N y 66° 69' O) a 1100 m sobre suelos poco profundos, rocosos y de pH ácido con un bajo contenido de los principales nutrientes minerales en los primeros 20 cm de profundidad. Sin embargo, es posible encontrar cierta variación en los suelos dependiendo de la pendiente y del grado de erosión (Tabla 1).

El clima es biestacional con respecto a la precipitación con la época de lluvias entre Mayo y Noviembre. Sin embargo, la variación en la cantidad y distribución de la precipitación es alta. Por ejemplo, Febrero es, generalmente, un mes seco pero durante 1981 recibió aproximadamente 100 mm de lluvia con las consecuencias que se discuten más adelante. La variación en los promedios mensuales de temperatura del aire es baja. Una estación climatológica cercana a la zona de estudio (El Caribe, Zona I - MARÑR) reporta una temperatura mínima promedio de 18,7° C en Enero y una temperatura máxima promedio de 22,9° C en Mayo.

En las sabanas estudiadas la cobertura vegetal disminuye a medida que la profundidad de los suelos disminuye y aumenta la pendiente. La comunidad vegetal nativa, que hasta hace pocos años era quemada durante la sequía, está compuesta por una 50 especies de gramínoideas, hierbas y arbustos de las familias Graminae, Cyperaceae, Compositae, Labiatae, Fabaceae y Melastomataceae, principalmente (Baruch 1984). En esta comunidad *T. plumosus* es

dominante formando macollas densas y perennes de 30 a 100 cm de altura. Se cree que esta especie sea de origen neotropical aunque también se ha reportado de Suráfrica y su valor forrajero es bajo (Bogdan 1977). Su metabolismo fotosintético es de tipo C4 y su rango de distribución altitudinal abarca desde los 100 m. en los Llanos hasta los 1500 m. en la Cordillera de la Costa. Es posible, sin embargo, que las poblaciones altitudinales de esta especie sean ecotipos.

Melinis minutiflora es también una gramínea perenne de tipo C4 originaria de Africa que fué introducida en Venezuela como forraje a través de Brasil y Colombia (Mondolfi 1956). Sus hojas son pubescentes y secretan una sustancia aromática de olor rancio. Crece formando masas densas de vástagos entremezclados que alcanzan hasta 1 m de espesor. Este tipo de crecimiento cerrado excluye a otras especies resultando en asociaciones prácticamente mono-específicas. En Venezuela, *M. minutiflora* se encuentra por encima de los 600 m y tiende a ocupar los habitats con suelos marginalmente más fértiles y profundos en la Cordillera de la Costa (Hernández et al. 1984).

MATERIALES Y METODOS

Se realizaron cosechas mensuales entre Julio 1980 y Agosto 1981 de 25 individuos de *T. plumosus* y 50 de *M. minutiflora* lo que permitió obtener un coeficiente de variación cercano a 15 % en el peso seco de la biomasa total. Las muestras fueron llevadas al laboratorio donde las raíces y rizomas (biomasa subterránea) se cortaron y lavaron y el

vástago fué separado en hojas verdes, estructuras secas, culmos (tallos), y estructuras reproductivas. Las muestras separadas fueron secadas en estufa a 80° C por 24 horas y pesadas. El área foliar fué calculada mediante el trazado de 20 hojas por especie sobre papel relacionando luego el peso y el área del papel. Esta relación se extrapoló a la masa total de hojas verdes. La inversión anual en reproducción se estimó como el índice entre el peso de las estructuras reproductivas y el peso total del individuo.

Los parámetros del crecimiento como la tasa de crecimiento relativo de la biomasa total (TCR), del peso foliar (TCRPF), del área foliar (TCRAF) y la tasa asimilatoria neta (TAN) fueron calculados para cada período mensual empleando las ecuaciones en Kvet et al. (1972).

Para las determinaciones fenológicas se marcaron 30 individuos por especie de

diámetros basales y alturas similares. El registro fenológico se realizó quincenalmente en base a las fases de gemación (aparición de los brotes reproductivos), floración, fructificación y dispersión de semillas.

En los casos pertinentes los análisis estadísticos se realizaron con una prueba de t (Sokal y Rohlf 1969) considerandose significativos aquellas comparaciones donde $p < 0,05$.

RESULTADOS

Un ecotono muy marcado separa la comunidad de la sabana nativa de la asociación de *M. minutiflora* que forma manchas densas en los lugares de menor pendiente, suelos más profundos y marginalmente mejores en cuanto al contenido de materia orgánica, N y P (Tabla 1). Cuando el área es compartida con *M. minutiflora*, *T. plumosus* (y otras especies nativas) se encuentra generalmente sobre

TABLA 1.- Análisis fisicoquímico de los suelos debajo de la asociación de *M. minutiflora* y debajo de la comunidad nativa de las sabanas estudiadas (*T. plumosus*). La profundidad del muestreo, realizado en Diciembre 1980, fue entre 10 y 20 cm. Para el pH, materia orgánica y nutrientes minerales se presentan los valores correspondientes a dos muestreos. Datos de Hernández (1981) y Montilla (1981).

Variable		<i>T. plumosus</i>	<i>M. minutiflora</i>
Arcna	(%)	51,1	48,0
Limo	(%)	21,9	27,5
Arcilla	(%)	27,0	24,5
pH		5,1 - 5,3	5,1 - 5,3
Mat. Org.	(%)	1,1 - 1,8	2,6 - 2,9
N	(%)	0,06 - 0,07	0,07 - 0,08
P	(ppm)	10,5 - 10,5	17,5 - 17,5
Ca	(ppm)	100 - 310	125 - 180
Mg	(ppm)	13 - 41	22 - 26
K	(ppm)	40 - 80	25 - 35

suelos rocosos, poco profundos y con un contenido menor de materia orgánica, N y P. Este patrón de distribución se repite en varios lugares de la Cordillera de la Costa (Baruch 1984).

Tanto el desarrollo vegetativo como el reproductivo están relacionados con el ciclo local de precipitación. La floración en *T. plumosus* ocurrió a mediados de la época de lluvias (Fig. 1) y su fase reproductiva fué relativamente larga comenzando en Julio y en Diciembre el 25 % de los individuos marcados estaban aún en fase de dispersión de semillas. Con el adelanto de las lluvias en 1981, el comienzo de la fase reproductiva también se adelantó un mes aproximadamente. Un adelanto similar fué observado en otras gramíneas nativas (Hernández 1981).

Melinis minutiflora floreció más tardíamente, en Octubre 1980 comenzó el proceso y a mediados de Noviembre todos los individuos marcados se encontraban en fase reproductiva (Fig. 1). En esta especie se observó un segundo evento reproductivo después de las lluvias de Febrero 1981. Sin embargo, aunque el 100% de los individuos muestreados florecieron, la biomasa de las estructuras reproductivas fué bastante menor que durante el evento reproductivo principal. *Panicum maximum*, otra gramínea introducida en el área de estudio tuvo un comportamiento reproductivo similar (Montilla 1981). El período reproductivo de *M. minutiflora* fué más corto que el de *T. plumosus* y la sincronización de cada uno de los eventos fué también más uniforme en la gramínea introducida ya que casi la totalidad de la población se

encontraba simultáneamente en una fase reproductiva determinada.

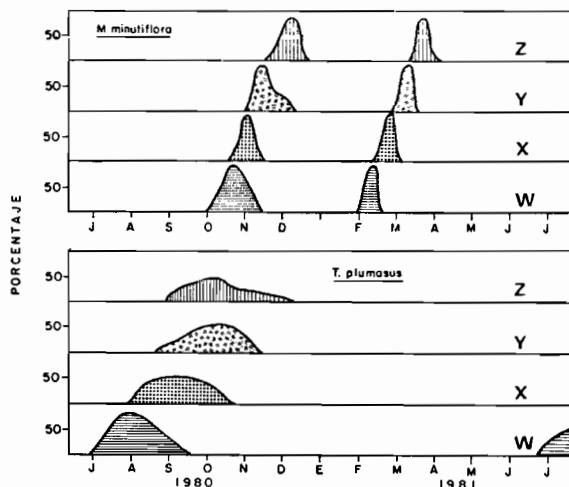


FIGURA 1. Fenofases reproductivas de las especies estudiadas. W= gemación o aparición de los brotes reproductivos; X= floración; Y= fructificación; Z= dispersión de semillas. El eje Y indica el porcentaje de la población marcada en cada etapa reproductiva.

Ambas especies tuvieron una biomasa total similar cuyas fluctuaciones estuvieron asociadas al ciclo anual de precipitación (Fig. 2). En 1980, el pico de biomasa en ambas especies coincidió en Noviembre mientras que en 1981 el crecimiento comenzó casi dos meses antes en *M. minutiflora* debido al adelanto de las lluvias durante ese año. Posiblemente esta haya sido la razón por la cual la biomasa total de *M. minutiflora* superó ampliamente a la de *T. plumosus* durante el comienzo de la verdadera temporada de lluvias de 1981 ($p < 0,001$). Debido a que 1981 fué un año húmedo, los picos de biomasa en ambas especies fueron mayores que el año anterior. Sin embargo, es necesario considerar el crecimiento acumulativo en las gramíneas perennes.

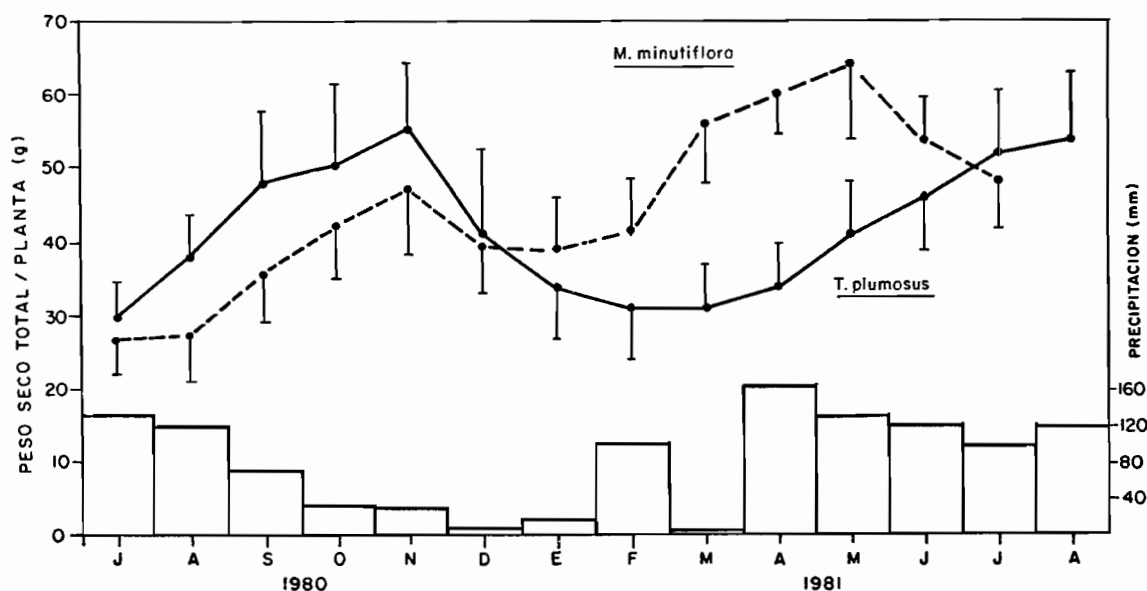


FIGURA 2. Variación anual de la biomasa total por individuo (g peso seco) de *M. minutiflora* (línea punteada) y de *T. plumosus* (línea continua). Las barras verticales indican una desviación standard. El histograma representa la precipitación mensual (mm) durante el período de estudio. (Los datos corresponden a la Estación El Caribe del Ministerio del Ambiente).

Los culmos y las estructuras secas que permanecen adheridas a la planta representaron los mayores compartimientos en el inventario de la biomasa total en ambas especies (Figs. 3 y 4). Durante la sequía los vástagos secos alcanzaron valores entre 40 y 50 % de la biomasa total. La proporción de culmos presentó pocas fluctuaciones a lo largo del año en ambas especies.

La inversión en biomasa foliar durante la época de lluvias fué significativamente mayor en *M. minutiflora* llegando a valores cercanos al 35 % mientras que en *T. plumosus* apenas llegó a 20 % ($p < 0,001$). Sin embargo, las fluctuaciones de biomasa foliar fueron proporcionalmente menores en la gramínea nativa ya que durante la sequía esta se redujo al 10 % mientras que en *M. minutiflora* la biomasa foliar llegó a solo el 5 % de la biomasa total. Durante la

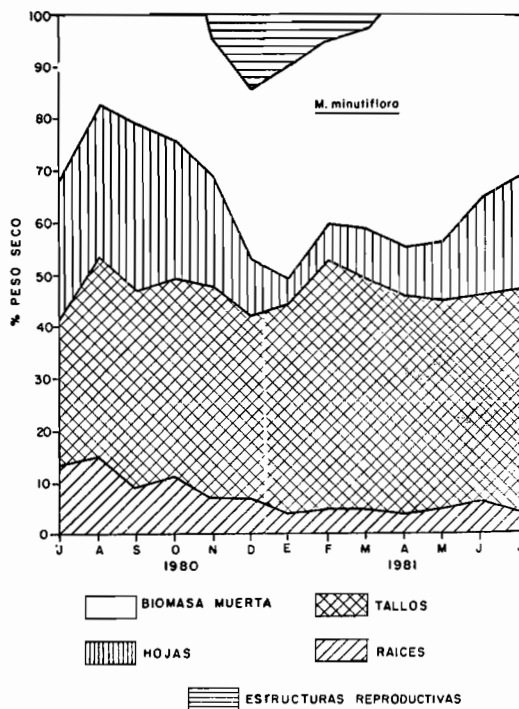


FIGURA 3. Variación anual del porcentaje del peso seco total de las diferentes estructuras de la planta de *M. minutiflora*. Bajo el rubro de raíces se incluyen todas las estructuras subterráneas.

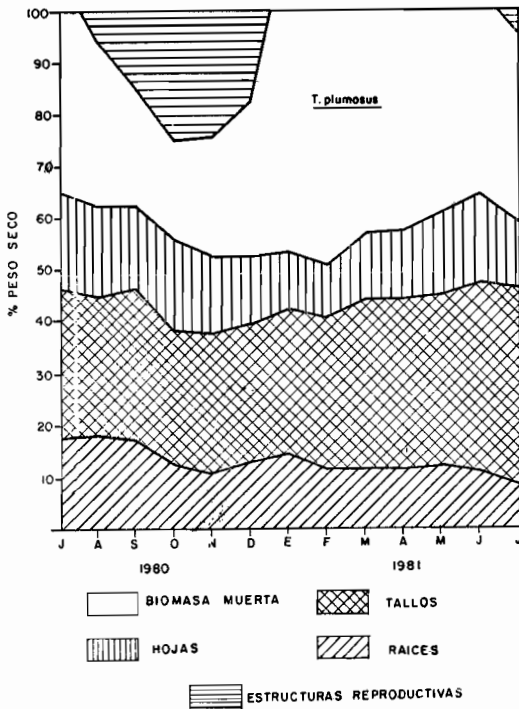


FIGURA 4. Variación anual del porcentaje del peso seco total de las diferentes estructuras de la planta de *T. plumosus*. Bajo el rubro de raíces se incluyen todas las estructuras subterráneas.

mayor parte del período de muestreo la proporción de biomasa dedicada a estructuras subterráneas (raíces y rizomas) fue significativamente mayor en *T. plumosus* que en *M. minutiflora*. Esto resultó en un índice de biomasa subterránea / aérea muy superior en *T. plumosus* que aumentó aún más durante la sequía ($p < 0,001$) (Fig. 5).

La mayor biomasa foliar de *M. minutiflora* durante la época de lluvias y su menor índice peso / área foliar originaron valores significativamente mayores de área foliar por planta en esta especie ($p < 0.001$) (Fig. 6). Sin embargo, las fluctuaciones de área foliar también fueron mayores en *M. minutiflora*.

A pesar que los valores máximos de TCR fueron similares en ambas especies, los máximos valores de TCRPF y TCRAF fueron mayores y ocurrieron más temprano en *M. minutiflora* que en *T. plumosus* (Tabla 2). Lo anterior es causa que los máximos de TAN hayan

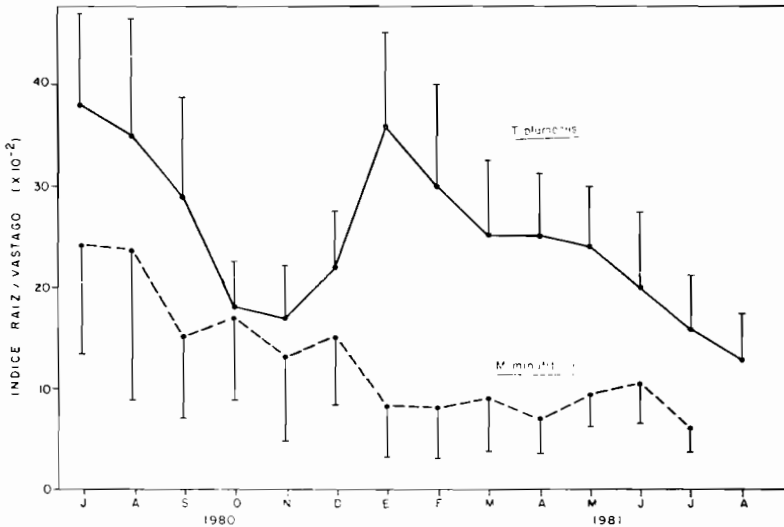


FIGURA 5. Variación anual del índice raíz / vástago ($\times 10^{-2}$) en *M. minutiflora* (línea punteada) y en *T. plumosus* (línea continua). Las barras verticales indican una desviación standard. Bajo el rubro de raíz se incluyen todas las estructuras subterráneas de la planta.

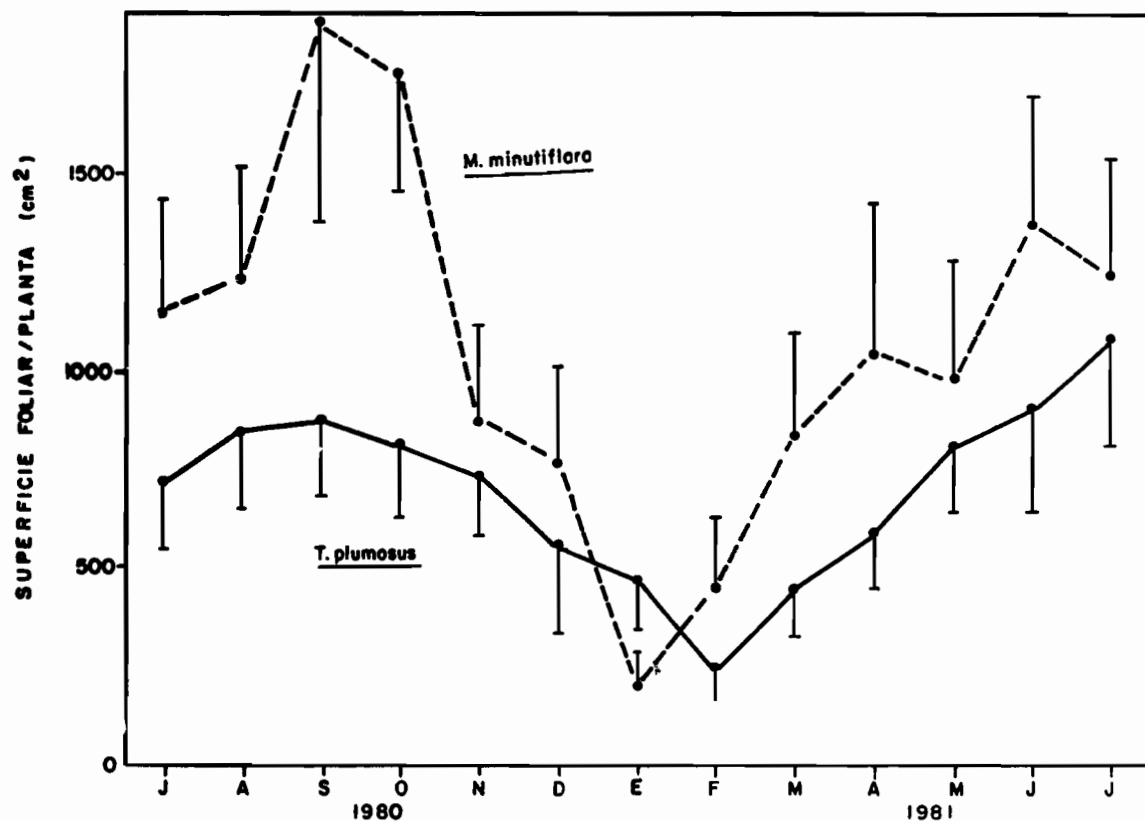


FIGURA 6. Variación anual de la superficie foliar por individuo (cm^2) en *M. minutiflora* (línea punteada) y en *T. plumosus* (línea continua). Las barras verticales indican una desviación standard.

TABLA 2. Algunos parámetros del análisis de crecimiento en *M. minutiflora* y en *T. plumosus* indicando el período cuando ocurrieron los valores máximos y mínimos.

Parametro		<i>M. minutiflora</i>	<i>T. plumosus</i>
Crecimiento relativo peso total (TCR)	max.	(Feb-Mar) 0,0088	(Abr-May) 0,0085
($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)	min.	(Nov-Dic) -0,0087	(Dic-Ene) -0,0154
Crecimiento relativo biomasa foliar (TCRBF)	max.	(Feb-Mar) 0,0236	(Abr-May) 0,0132
($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)	min.	(Nov-Dic) -0,0297	(Nov-Dic) -0,0153
Crecimiento relativo área foliar (TCRAF)	max.	(Ene-Feb) 0,0284	(Feb-Mar) 0,0209
($\text{cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$)	min.	(Dic-Ene) -0,0459	(Ene-Feb) -0,0224

sido aproximadamente el doble en la especie introducida que en la nativa (4,71 vs. 2,72 g m² día⁻¹). Los valores mínimos de las diferentes tasas de crecimiento relativo fueron menores en *M. minutiflora* y ocurrieron entre Noviembre 1980 y Enero 1981.

Durante el mes pico (Octubre 1980) la inversión anual en reproducción de *T. plumosus* fué de 24 ± 7 % de la biomasa total mientras que *M. minutiflora* dedicó una proporción significativamente menor a la reproducción, 14 ± 3 % en Diciembre 1980 ($p < 0,001$).

DISCUSION

La reproducción de *T. plumosus*, a mediados de la época de lluvias, es característica de muchas gramíneas de la sabana (Sarmiento y Monasterio 1983) y está relacionada con la presencia de suficientes recursos para la reproducción además de poseer claras ventajas adaptativas en cuanto aleja a los propágulos de la sequía y de los efectos del fuego. Cierta grado de flexibilidad en la reproducción fué observado en esta especie ya que el adelanto de las lluvias en 1981 adelantó también la floración. Es posible que la acumulación de biomasa, que también se adelantó, haya mediado esta respuesta reproductiva. Lo anterior parece ser una característica en común con las gramíneas de zonas templadas (Dickinson y Todd 1976) y representa un mecanismo adaptativo ya que integra el ciclo reproductivo con las variaciones ambientales.

El comportamiento reproductivo en *M. minutiflora* es diferente al de la mayo-

ría de las especies nativas ya que florece a finales de la época de lluvias al igual que otras gramíneas introducidas de origen africano como *Hyparrhenia rufa* y *Andropogon gayanus*. En *H. rufa* se ha asociado la floración con fotoperíodos cortos (Daubenmire 1972) por lo que cabe la posibilidad que *M. minutiflora* también sea una planta de días cortos. La irregularidad de las lluvias en 1981 puso en evidencia el "oportunismo" con que *M. minutiflora* respondió a ese pulso adicional de agua con un pico reproductivo secundario ausente en *T. plumosus*. Esto permite inferir la existencia de reservas utilizables para la reproducción aún en la temporada más desfavorable del año. Es posible que el fotoperíodo también haya jugado un papel importante en esta segunda floración de *M. minutiflora* ya que este es similar durante los meses de Noviembre y Febrero a los 10° de latitud Norte.

Debido a que la sequía ocurre inmediatamente después del período reproductivo de *M. minutiflora* permite inferir la existencia de mecanismos de latencia que retarden la germinación de la semilla hasta el comienzo de las lluvias de manera similar a lo observado por Silva y Ataroff (1985) en varias gramíneas de los Llanos Occidentales en Venezuela.

La relativamente corta duración del período reproductivo en *M. minutiflora* podría estar asociada a una reducción de la predación y a la ventaja de culminar la reproducción antes de la sequía. Por otra parte, los 5 - 6 meses que dura el período reproductivo en *T. plumosus* son característicos de las gramíneas dominantes en los Llanos (Sarmiento y Monasterio 1983). Sin embargo, las implicaciones

ecológicas de la duración del período reproductivo no han sido aún establecidas.

Si bien el crecimiento de las especies estudiadas es continuo, la magnitud del mismo varía con el ciclo de precipitación. La reducción de la biomasa viva y la productividad durante la sequía es una característica común de las gramíneas perennes de la sabana (Walter 1969; Monasterio y Sarmiento 1976; San José y Medina 1977; Bourliere y Hadley 1983). Esto representa un período de latencia o semidescanso cuando solo algunas hojas jóvenes y los meristemas permanecen vivos sobre el suelo. Debido a que la sequía no es tan intensa ni larga en las sabanas de la Cordillera de la Costa, la reducción de biomasa foliar no es tan evidente y severa como en los Llanos, al menos en *T. plumosus*.

La reducción de la biomasa aérea y de la tasa de crecimiento relativo de la biomasa y área foliar fué mayor en *M. minutiflora* que en *T. plumosus*. Esto pudo haber sido causado por un uso más rápido e intensivo del agua disponible en el suelo como consecuencia de la mayor conductividad estomática y área foliar y del mayor potencial hídrico al que cesa la asimilación de carbono en *M. minutiflora* (Baruch et al. 1985). Un caso similar ocurre al comparar *T. plumosus* con la gramínea introducida *H. rufa* en los Llanos. En esta última la biomasa foliar también disminuye muy rápidamente al comienzo de la sequía (Baruch datos no publicados).

Por otra parte, con la llegada de las lluvias la tasa de crecimiento fué también mayor en *M. minutiflora*, especial-

mente en el compartimiento foliar. Esto puede ser atribuido a la mayor tasa fotosintética en esta especie que (bajo condiciones óptimas) es un 13 % mayor que en *T. plumosus* (Baruch et al. 1985). Además, la mayor dedicación de asimilados para la formación de superficie foliar sin duda contribuye positivamente a las mayores tasas de crecimiento en *M. minutiflora*. Sin embargo, la superioridad de la gramínea introducida solo se manifiesta bajo condiciones óptimas de suministro de agua (Cabrera y Baruch 1984) lo que parece ser una característica común en gramíneas de origen africano (Christie 1975; Baker 1978).

La alta tasa de crecimiento de *M. minutiflora* solo bajo el mejor estado hídrico (y posiblemente nutricional) puede ser una de las causas que esta gramínea desplaza a las nativas solo en los habitats más favorables de la Cordillera de Costa como se evidencia por los suelos más profundos y fértiles ocupados por esta especie y que no lo haga en los Llanos donde la sequía es más pronunciada y los suelos son más pobres en nutrientes. Por otra parte, la menor tasa de crecimiento de *T. plumosus* ofrece la ventaja relativa de no imponer severas demandas nutricionales a los suelos de su habitat lo que es considerado como parte de un complejo de adaptaciones a suelos poco fértiles (Chapin 1980).

La proporción de biomasa seca (ó necromasa) es alta en ambas gramíneas y se ha propuesto que la retención de ese material seco representa una estrategia de conservación de nutrientes importante en suelos oligotróficos (Monasterio y Sarmiento 1976). Sin embargo, la retranslocación de nutrientes de los órga-

nos muertos aún adheridos a la planta a los tejidos vivos no ha sido comprobada experimentalmente en gramíneas tropicales. Por otra parte, la considerable cantidad de materia orgánica muerta en descomposición presente sobre el suelo debajo de la asociación de *M. minutiflora* puede representar una fuente importante de nutrientes y permite retener más agua en el suelo (Baruch datos no publicados).

Los culmos constituyen otra de las estructuras importantes por su contribución a la biomasa total en ambas gramíneas y presentaron pocas variaciones anuales como corresponde a una estructura de sostén. La proporción de culmos es mayor en *M. minutiflora* lo que podría ser interpretado como el resultado de una mayor competencia intraespecífica para la ocupación del espacio disponible en la densa asociación que forma esta especie (Gaines et al. 1974).

En los ambientes donde la sequía es periódica, la biomasa subterránea y su relación con la superficie transpiratoria son parámetros importantes en la supervivencia de la planta. Proporcionalmente, la biomasa subterránea de *T. plumosus* es mayor que en la especie introducida lo que puede incidir en el aprovechamiento de un mayor volumen de suelo por unidad de biomasa aérea. Lo anterior se refleja en el mayor índice de biomasa subterránea / biomasa aérea en *T. plumosus* especialmente durante la sequía. Valores elevados de este índice son comunes en gramíneas de la sabana tropical (Sarmiento y Monasterio 1983) y, además de su importancia en la economía hídrica, está relacionado con la retranslocación de sustancias de reserva y nutrientes a los órganos subterráneos

durante la sequía (Baruch datos no publicados).

Otras especies introducidas como *P. maximum* e *H. rufa* tienen valores del índice de biomasa subterránea / aérea relativamente bajos y similares a los de *M. minutiflora* (Montilla 1981; Gallardo 1983; Marín 1985) mientras que la gramínea nativa *Axonopus canescens* tiene índices elevados similares a los de *T. plumosus* (Hernández 1981). Esto último parece caracterizar a las especies nativas que tienden a mantener una mayor proporción de recursos en estructuras subterráneas lo que es común en plantas de ambientes donde la temperatura, agua o nutrientes son limitantes (Chapin 1980) y se ha propuesto como estrategia de conservación de recursos (Grime 1979). Por otra parte, especies de alta productividad como las gramíneas introducidas tienen mayores balances de biomasa aérea lo que ha sido considerado como estrategia de tipo competitivo (Grime 1979).

Existen divergencias respecto al significado exacto de la inversión anual en reproducción en especies perennes con reproducción sexual y vegetativa siendo, sin embargo, el más aceptado el que se emplea en este trabajo (Thompson y Steward 1981). La alta inversión anual en reproducción de *T. plumosus* (24 %) no parece ser justificada ya que los porcentajes de germinación en esta especie son sumamente bajos y resulta muy difícil encontrar plántulas de esta gramínea en el campo, observación corroborada por otros autores (Silva y Ataroff 1985). La reproducción en *T. plumosus* es principalmente asexual en base a rizomas subterráneos que se parten y originan individuos separados.

La inversión anual en reproducción de *M. minutiflora* es significativamente menor que la de la especie nativa (14 %) pero el porcentaje de germinación de sus semillas es mucho mayor (Baruch datos no publicados). Esto, junto al menor peso de la semilla de la gramínea introducida contribuye al alto potencial de invasión y al rápido establecimiento de *M. minutiflora*. Igualmente, es importante considerar la actividad alelopática de los extractos de hoja de *M. minutiflora* (Baruch datos no publicados) para explicar el alto potencial competitivo de esta gramínea y la baja diversidad de sus asociaciones.

La alta tasa de crecimiento y el uso intensivo de los recursos ambientales y su alto potencial de reproducción sexual (a pesar que la inversión anual en reproducción es baja) de *M. minutiflora* permiten considerar a esta especie como poseedora de estrategia tipo -r mientras que *T. plumosus* con su baja tasa de crecimiento y de reproducción sexual efectiva sería un estratega de tipo K dentro del continuum r - K de estrategias de supervivencia y reproducción (MacArthur y Wilson 1967).

En conclusión, los resultados de este trabajo evidencian que la gramínea introducida emplea los recursos de manera "oportunistamente" mientras que la nativa hace un uso más "conservador" de los recursos de su medio. En consecuencia se origina un tipo de coexistencia con separación de habitat donde la especie nativa no es desplazada totalmente ya que encuentra refugio en los habitats menos favorables donde es competitivamente superior a la gramínea introducida.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fué financiado parcialmente por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Venezuela (CONICIT) mediante el Proyecto S1-1135 a cargo del primer autor por lo cual queremos dejar constancia de nuestro agradecimiento. Igualmente agradecemos los comentarios y observaciones de los árbitros que mejoraron la primera versión de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Baker, H. G. 1978. Invasion and replacement in californian and neotropical grasslands. p. 368-384. En: J. R. Wilson (ed.) Plant relations in pastures. CSIRO, Melbourne.
- Baruch, Z. 1984. Análisis de la vegetación sabanera en la Cordillera de la Costa. Informe Final Proyecto S1-1135. CONICIT, Caracas.
- Baruch, Z., M. M. Ludlow y R. Davis. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67: 288-293.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48: 1-15.
- Bogdan, A. V. 1977. Tropical pasture and fodder plants. Tropical Agriculture Series. Longman, London.
- Bourliere, F. y M. Hadley. 1983. Present-day savannas. An overview. p. 1-17. En: F. Bourliere (ed.) Tropical savannas. Ecosystems of the World. Vol. 13. Elsevier, Amsterdam.
- Cabrera, M. E. y Z. Baruch. 1984. Growth responses to watering regimes in native and introduced pasture grasses from the derived savannas of the Coastal Cordillera (Venezuela). Informe Final Proyecto S1-1135. CONICIT, Caracas.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Christie, E. K. y J. Moorby. 1975. Physiological responses of semiarid grasses. I.- The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. *Australian Journal of Agricultural Research* 26: 423-436.

- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* Nees in derived savannas in northeastern Costa Rica. *Journal of Applied Ecology* 9: 11-23.
- Dickinson, C. E. y J. L. Dodd. 1976 Phenological pattern in the shrtgrass prairie. *American Midland Naturalist* 96: 367-378.
- Gaines, M. S., K. S. Vogt, J. L. Hamrick y J. Caldwell. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). *American Naturalist* 108: 889-894.
- Gallardo de Maldonado, H. 1983. Patrones de crecimiento, alocaación de recursos y energía en tres gramíneas de las sabanas estacionales. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Mérida.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, New York.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London.
- Hernández, A. B. 1981. Fenología y partición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas: *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhl. y *Melinis minutiflora* Beauv. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Hernández, A. B., M. G. Montilla y Z. Baruch. 1984. Fenología y repartición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas en la Cordillera de la Costa. Informe Final Proyecto S1-1135. CONICIT. Caracas.
- Kvet, J. J. P. Ondok, J. Neces y P. G. Jarvis. 1972. Methods of growth analysis. p: 343-391. En: Z. Sestak, J. Catsky y P. G. Jarvis (eds.) Plant photosynthetic production / Manual of methods. Dr. W. Junk. The Hague.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. Theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Marín, D. 1986. Fenología y distribución de asimilados en *Panicum maximum* Jacq., *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf. y *Paspalum plicatulum*. Memorias Sociedad de Ciencias La Salle 124: 49-63.
- McNaughton, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.
- Monasterio, M. y G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Mondolfi, E. 1956. Capim melao o pasto gordura. Extensión Pecuaria, publicación No. 1, serie C. Dirección de Ganadería. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas.
- Montilla, M. G. 1981. Fenología y partición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas. Caso *Trachypogon plumosus* y *Panicum maximum*. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar. Caracas.
- Parsons, J. J. 1972. Spread of african grasses to the american tropics. *Journal of Range Management* 25: 12-17.
- San José, J. J. y E. Medina. 1977. Producción de materia orgánica en la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 134: 75-100.
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. p: 79-108. En: F. Bourliere (ed.) Tropical savannas. Ecosystems of the World Vol. 13. Elsevier. Amsterdam.
- Silva, J. F. y M. Ataroff. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Oecologia Plantarum* 6: 41-52.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1969. Biometry. W. H. Freeman. San Francisco.
- Tamayo, F. 1943. Notas de ecología venezolana. Proceso de despoblación y reposición vegetal de las colinas de Caracas. Anales Instituto Pedagógico 1. Caracas.
- Thompson, K. y A. J. A. Stewart. 1981. The measurement and meaning of reproductive effort in plants. *American Naturalist* 117: 205-211.
- Vareschi, V. 1969. Las sabanas del valle de Caracas. *Acta Botánica Venezolana* 4: 427-522.
- Walter, H. 1969. El problema de la sabana. Investigaciones ecofisiológicas en el Africa Sur-occidental en comparación con las condiciones existentes en Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 115/116: 123-144.