

## Pérdida de nutrientes por la quema de la vegetación en una sabana de *Trachypogon*

Ismael Hernández-Valencia y Danilo López-Hernández

Instituto de Zoología Tropical. Universidad Central de Venezuela. Apdo. Postal 47058. Caracas 1041. A. Venezuela;  
ihernand@strix.ciens.ucv.ve

Recibido 27-X-2000. Corregido 15-XI-2001. Aceptado 28-II-2002.

**Abstract:** The losses of nutrients by fire were assessed in a *Trachypogon* savanna located in Calabozo, Venezuela. About 95% of the biomass, 97% of N, 61% of P, 76% of K and 65% of Ca and Mg were transferred to the atmosphere. Ash deposition returned between 21-34% of Mg, Ca, K and P and 0.2% of N. Previous data indicated that precipitation and atmospheric fixation (in the case of N) could replace the rest of N, Ca, K and Mg transferred to the atmosphere. As a consequence of frequent burning (annual or biannual), the soil of the savanna showed lower organic matter and available P and K content when it is compared with a 32 year protected savanna.

**Key words:** savanna, *Trachypogon*, burning, nutrient losses, ashes, soils, Venezuela.

La quema de vegetación es una práctica muy extendida en los trópicos, en donde se usa como herramienta de manejo agrícola para la eliminación de la cobertura vegetal, control de plagas y malezas, remoción del material seco y adición de nutrientes al suelo, entre otros. Se considera que en los trópicos la quema de las sabanas es más importante que la quema de la vegetación leñosa (Hao *et al.* 1990). Este hecho merece evaluaciones más exhaustivas, ya que por su extensión y gran productividad, las sabanas pueden jugar un papel importante en los ciclos biogeoquímicos globales, a través de la producción de materia orgánica y por el efecto de la quema sobre los procesos productivos y la emisión de partículas y gases (Crutzen y Andrade 1990).

En las sabanas bajo quemadas, la rápida combustión de la materia orgánica junto con la dispersión de cenizas y la volatilización de los nutrientes de ciclo gaseoso, disminuyen los aportes efectivos de materia orgánica y elementos al suelo. Así, el proceso repetido puede

convertir a las sabanas con este manejo, en exportadores de nutrientes, si las salidas no son compensadas por los aportes de la precipitación u otra vía de incorporación como la fijación atmosférica y deposición de material alóctono. Por el contrario, en las sabanas que no son sometidas a quema, la permanencia de los nutrientes en la materia orgánica es mayor, ya que éstos son liberados por procesos más lentos de descomposición que permiten su posterior incorporación al suelo y la biota. En este último caso, las salidas de nutrientes hacia la atmósfera serán menores y el sistema tendrá mayor posibilidad de alcanzar un balance nutricional estable.

En las sabanas de *Trachypogon*, la quema de vegetación se aplica para eliminar el material seco y lignificado y estimular la producción de forraje con mayor contenido nutritivo y más aceptable para el ganado (Medina *et al.* 1978). Además de su valor práctico, la quema ha sido considerada como un factor ecológico determinante en la estructura, composición

florística, productividad y ciclaje de nutrientes, de estos ecosistemas (Medina *et al.* 1978, San José y Fariñas 1983, Hernández-Valencia y López-Hernández 1999).

Pese a la extensión e importancia económica de las sabanas de *Trachypogon*, los estudios de los efectos de la quema sobre su balance nutricional son escasos; aunque útiles para determinar la sustentabilidad ecológica de esta práctica. Por esta razón, el presente trabajo evalúa las pérdidas de nutrientes provocadas por la quema de la vegetación herbácea en una sabana de *Trachypogon* sometida a quema y bajo pastoreo de bovinos, el cual es el uso más común de estas sabanas ampliamente distribuidas en las planicies no inundables de Venezuela y Colombia.

El estudio fue realizado en una parcela experimental de 1 ha, ubicada a 8 km al sur de la población de Calabozo, Venezuela (8°56' N, 67°25' O), perteneciente a la subregión natural de los llanos altos centrales de Venezuela (Berroterán 1988). La vegetación del área corresponde a una sabana abierta en donde *Trachypogon plumosus* es la especie herbácea dominante (90% de la biomasa herbácea a la fecha de máxima cosecha en pie), mientras que el componente leñoso es muy disperso y está representado por especies pirófilas como *Curtella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgilioides*. La temperatura media anual es de 27.5°C. La precipitación es marcadamente estacional con un promedio anual de 1 360 mm y en donde más del 75% se concentra entre los meses de mayo a septiembre. Los suelos han sido identificados como haplustox, planos, bien drenados, moderadamente ácidos, con baja capacidad de intercambio catiónico, bajo porcentaje de saturación de bases y bajo contenido de materia orgánica (Hernández-Valencia 1996).

En los alrededores de Calabozo, la quema de vegetación se realiza durante la época seca (noviembre-abril). En el presente trabajo, se estudió un evento de quema producido por los lugareños el 16 de febrero de 1991, lo que representó una oportunidad para evaluar su impacto en el balance nutricional. Para estimar

las salidas de nutrientes por quema, un día antes del evento se recolectaron al azar 10 muestras de vegetación herbácea y 10 muestras del material remanente después de la misma, donde cada muestra provenía de una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup>. Las muestras obtenidas en ambos casos, se separaron de las porciones de material verde en pie, el seco en pie y la hojarasca sobre el suelo, posteriormente fueron secadas en una estufa a 80°C por 3 días y finalmente se determinó su masa. Tres alícuotas de 200 mg provenientes de cada una de tres muestras compuestas, fueron tomadas para la determinación de fósforo (P), nitrógeno (N), calcio (Ca), magnesio (Mg) y potasio (K) en cada fracción vegetal, según la metodología descrita por Anderson e Ingram (1992).

Para estimar la incorporación de nutrientes al suelo a través de las cenizas, se colocaron sobre el suelo, previo al paso del fuego, 25 bandejas de aluminio con un diámetro 13.5 cm y un ligero borde de 0.3 cm de alto. Las bandejas fueron ubicadas al azar y retiradas inmediatamente después de que terminó el fuego. Las muestras fueron pesadas y posteriormente mezcladas para obtener 5 alícuotas de 50 mg, en donde cada alícuota provenía de cinco muestras compuestas. En estas alícuotas se hicieron determinaciones de P, N, Ca, Mg y K, mientras que el contenido de materia orgánica fue determinado por ignición en una mufla a 600°C por dos horas (Anderson e Ingram 1992).

Aledaña al área de quema (50 m aproximadamente) se encuentra la Estación Biológica de Los Llanos, la cual ha sido protegida de la quema de vegetación en los últimos 32 años, siendo la oportunidad propicia para determinar los cambios en el contenido nutricional de los suelos de sabanas con y sin protección a la quema y el pastoreo. Con este fin, se tomaron 5 muestras de suelos superficiales (0-5 cm) al azar, en el área protegida y su área vecina no protegida, en donde se determinaron los contenidos de materia orgánica, P disponible, N total, bases cambiables (K, Mg y Ca), así como el pH, textura, densidad aparente, capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE),

porcentaje de saturación de bases (PSB) y aluminio intercambiable (Anderson e Ingram 1992).

### Distribución de la materia orgánica y los nutrimentos en la vegetación herbácea antes y después de la quema

Previo a la quema, la biomasa seca en pie, presentó la mayor cantidad de materia orgánica de la vegetación herbácea y a su vez el de mayor contenido de N, Ca, Mg, K y P (Cuadro 1). La eficiencia de la combustión fue alta, ya que consumió más del 96% de la biomasa vegetal y liberó hacia la atmósfera más del 92% de N, Ca, Mg, K y P contenidos en ésta. La combustión fue más intensa sobre el material verde y el seco en pie, hecho que pudo estar relacionado con la acumulación de hojas secas en pie a esta altura y la propagación del fuego por las hojas en contacto. Por el contrario, la hojarasca de estas sabanas no se distribuye como un manto continuo sobre el suelo y ello hace que la propagación del fuego sea interrumpida y la combustión de la hojarasca no sea tan eficiente.

### Composición química de las cenizas

La cantidad de cenizas depositadas en el suelo después de la quema fue de 65 kg/ha (Cuadro 2), con una desviación estándar de 40 kg/ha. Este último valor muestra la alta heterogeneidad espacial (CV = 61.5%) en la deposi-

ción de cenizas debido a la acción del viento y a las corrientes de convección. El contenido de materia orgánica en las cenizas fue de 28%, mientras que la suma del contenido de nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio alcanzó menos del 6% (Cuadro 2). La combustión produjo una fuerte concentración en las cenizas, de los elementos de ciclo sedimentarios, lo cual se evidencia cuando se calcula el factor de concentración (Cuadro 2). Así, las concentraciones de Ca, Mg, P y K fueron de 8 a 15 veces superiores en las cenizas respecto a las concentraciones del material vegetal previo a la quema, mientras que el nitrógeno (ciclo gaseoso) presentó una concentración inferior.

Con base en la masa de cenizas que se depositaron en el suelo y su contenido nutricional, se estimaron los aportes de nutrimentos al suelo, los cuales fueron de 0.58 kg/ha de P, 1.21 kg/ha de Ca, 0.90 kg/ha de Mg, 1.05 kg/ha de K y 0.01 kg/ha de N (Cuadro 2). Para los nutrimentos de ciclo sedimentario hay una reincorporación entre el 21 al 34 % del material perdido por la quema, mientras que en el caso de la materia orgánica y el nitrógeno se reincorporó hasta un 2%. Con la caída de cenizas al suelo retornaron al sistema parte de los nutrimentos; así la pérdida neta del sitio estudiado fue de 94.7% de materia orgánica, 97% de N, 61% de P, 65% de Ca y Mg y 76% de K.

El principal inconveniente de este balance post-quema, es la incertidumbre sobre el aporte real de las cenizas, ya que estas pueden

CUADRO 1

*Biomasa y contenido de nutrimentos (kg/ha) en la vegetación herbácea antes y después de la quema*

TABLE 1

*Biomass and nutrient content (kg/ha) in the herbaceous vegetation before and after burning*

	Antes				Después				Salida
	Verde	Seco	Hojarasca	Total	Verde	Seco	Hojarasca	Total	
Biomasa	532	2 249	243	3 024	8	40	56	104	2 920
Fósforo	0.43	0.96	0.46	1.85	0.01	0.02	0.11	0.14	1.71
Nitrógeno	1.46	4.12	0.47	6.05	0.02	0.07	0.11	0.2	5.85
Calcio	0.81	2.62	0.35	3.78	0.01	0.04	0.08	0.13	3.65
Magnesio	0.65	1.97	0.33	2.95	0.01	0.03	0.08	0.12	2.83
Potasio	1.64	3.06	0.41	5.11	0.02	0.05	0.09	0.16	4.95

CUADRO 2  
*Aportes de cenizas al suelo*

TABLE 2  
*Ashes contribution to soil*

	Aporte al suelo (kg/ha)	Concentración de nutrimentos en las cenizas (mg/g)	Valores presentados en la literatura (mg/g)	Factor de concentración (*)
Materia orgánica	65	213	28-38 [a]	
Fósforo	0.58	8.9	0.004-31 [c]	9.90
Nitrógeno	0.01	0.1	0.003-1.7 [b, c]	0.05
Calcio	1.21	18.6	0.54-41.1 [c]	15.24
Magnesio	0.90	13.9	0.43-15.4 [c]	14.57
Potasio	1.05	16.2	0.30-3.65 [c]	8.55

(\*) = Concentración del nutriente en las cenizas/concentración ponderada del nutriente en la biomasa epígea.

a: Christensen 1973, Pulido 1987.

b: Lloyd 1971.

c: Raison 1979, Christensen, 1973, Pulido 1987, Marion *et al.* 1991, Cook 1994.

ser nuevamente suspendidas por el viento o por el agua y transportadas fuera del ecosistema. Adicionalmente, debe considerarse la alta variabilidad en la cantidad del material captado en las bandejas. Respecto a esto último, si consideramos los límites del intervalo de confianza de los aportes de cenizas ( $p < 0,05$ ) y la concentración promedio de nutrientes en ellas, las pérdidas oscilan entre 55-71% de P, 97-98% de N, 57-73% de Ca, 59-72% de Mg y 71-81% de K. En un escenario extremo, si la mayor parte de las cenizas son suspendidas y trasladadas fuera del sitio de emisión, las pérdidas son las estimadas en el cuadro 1.

#### **Cambios en los contenidos nutricionales en suelos de sabanas protegidas y no protegidas de la quema**

En los suelos protegidos, los contenidos de materia orgánica, P y K disponible y CICE fueron superiores (Cuadro 3). La ausencia de diferencias para Mg, Ca y N, pueden estar relacionadas con el bajo contenido de estos elementos en la vegetación y en consecuencia lo insignificante que representan sus pérdidas por esta vía, en comparación al capital del suelo. Adicionalmente, las pérdidas pueden ser compensadas por las entradas por precipitación y/o

el aporte de nutrientes disponibles a través de la meteorización del material parental.

La rápida mineralización de la materia orgánica junto con la salida hacia la atmósfera de una importante fracción de los nutrientes contenidos en la vegetación, es la consecuencia más evidente de la quema en el ciclaje de nutrientes de las sabanas bajo este manejo. La alta eficiencia de combustión encontrada en este trabajo en comparación con otros resultados obtenidos para diferentes sabanas en el mundo (ver revisión de Bilbao y Medina 1996), pudo estar relacionado con factores tan diversos como la heterogeneidad material combustible (Menaut *et al.* 1993), densidad de la biomasa (Stronach y McNaughton 1989), humedad del material combustible, relación verde/seco, velocidad del viento y difusión del oxígeno hacia las zonas de combustión (Bilbao y Medina 1996). En este estudio, las sabanas presentaron una alta proporción de material seco acumulado (Cuadro 1), baja diversidad florística y de densidad de árboles, factores todos que favorecen la combustión del material vegetal. La deposición de cenizas puede atenuar estas salidas, incorporando potencialmente al suelo entre el 21 al 34% del Ca, Mg, K y P y menos del 2% del nitrógeno y la materia orgánica (Cuadro 2); pero la precisión de los

CUADRO 3

*Características físico-químicas en los suelos (0-5cm) de sabanas protegidas y no protegidas de la quema y el pastoreo.*TABLE 3  
*Physical and chemical characteristics in soils of protected and unprotected savanna of burning and grazing*

Parámetro	Sabana protegida	Sabana no protegida
Textura	Franco arenoso	Franco arenoso
Densidad aparente (g/cm <sup>3</sup> )	1.64 (0.06)a	1.69 (0.04)a
pH-agua (1:5)	5.90 (0.25)a	5.79 (0.10)b
Materia orgánica (%)	1.63 (0.14)a	1.32 (0.13)b
CICE (cmol/kg de suelo)	1.52 (0.04) a	1.33 (0.06)b
PSB (%)	28.2 (2.3) a	23.3 (4.6) a
Ca <sup>++</sup> disponible (cmol/kg de suelo)	0.20 (0.02)a	0.18 (0.06)a
Mg <sup>++</sup> disponible (cmol/kg de suelo)	0.12 (0.03) a	0.09 (0.02) a
K <sup>+</sup> disponible (cmol/kg de suelo)	0.11 (0.01) a	0.04 (0.01) b
P disponible (ppm)	3.9 (0.5) a	2.3 (0.3) b
N total (mg/kg suelo)	583.4 (43.3) a	580.2 (51.4) a
Al intercambiable (cmol/kg de suelo)	0.59 (0.06) a	0.65 (0.03) a

En las dos últimas columnas, las letras diferentes significan medias diferentes (U-Mann Whitney  $p < 0.05$ ).

resultados está condicionado a las limitaciones metodológicas antes mencionadas en la determinación de los aportes efectivos al suelo.

En una primera aproximación, los datos sugieren que la quema genera una reducción en el contenido de nutrientes del ecosistema, aunque en el suelo solo se refleja para la materia orgánica, P y K (Cuadro 3). La ausencia de diferencias significativas para N, Ca y Mg, puede estar relacionado con otras entradas como la precipitación, deposición de material alóctono (sedimentos, material vegetal, etc) y fijación de N atmosférico entre otros. A este respecto, Montes y San José (1987) evaluaron las entradas de nutrientes a través de la precipitación (seca y húmeda) durante tres años en esta localidad. De acuerdo a sus datos, los aportes por esta vía retornan entre el 22-40% del N, 27-46% del P, 87-189% del Ca, 69-131% del K y 308-789% del Mg que según este estudio son transferidos a la atmósfera por la quema de la vegetación. Por otro lado, el déficit de N puede cubrirse a través de la fijación atmosférica, que ha sido estimada entre 9-12 kg/ha año (Santaella 1987), cantidad suficiente para restituir las pérdidas por quema. El balance preliminar presentado explica en buena medida la ausencia de diferencias significati-

vas en los contenidos de N total, de Ca y Mg disponibles en el suelo de sabanas protegidas y no protegidas de la quema, aunque se requiere profundizar las investigaciones sobre otros flujos no considerados en este trabajo como la lixiviación, erosión y emisión de N por volatilización, nitrificación y denitrificación.

Para el caso de la materia orgánica, el mayor contenido en el suelo superficial en la sabana protegida estaría relacionado no solo por los mayores aportes provenientes del material epigeo, sino también de las raíces. En ausencia de quema, una mayor cantidad de asimilados pueden ser transportados para contribuir al desarrollo radical y no a la formación de nuevos tejidos fotosintéticos consumidos por la quema (San José *et al.* 1982). En el caso del P, la quema produce pérdidas que no son compensadas con las entradas por precipitación u otras fuentes; situación que se refleja en menores cantidades de P disponible en el suelo y que también ha sido reportada para el P orgánico y el P total (Hernández-Valencia y López-Hernández 1999). Para el K, la precipitación eventualmente contrarresta las pérdidas por quemaduras, sin embargo el K es muy móvil y pudiera ser lixiviado con mayor fuerza en sabanas con menor cobertura de vegetación que intercepte la

precipitación y disminuya el flujo de agua hacia el suelo. En las sabanas protegidas con mayor cobertura arbórea, la hojarasca de estos árboles puede enriquecer el suelo (Kellman 1979, Susach 1984). Adicionalmente, la presencia de árboles favorece el desarrollo de la macrofauna del suelo, sobre todo si hay leguminosas arbóreas como *Bowdichia virgilioi* - *des*, que tienen el potencial para fijar N atmosférico (Mboukou-Kimbatsa *et al.* 1998). En todo caso, las variaciones absolutas observadas de aquellos parámetros que mostraron diferencias estadísticas significativas fueron muy pequeñas y posiblemente no producen cambios biológicos importantes.

La periodicidad de las quemadas es un factor que podría regular las pérdidas de nutrientes. Como muestra este trabajo, si las quemadas ocurren en forma anual, puede producirse una reducción en el capital de nutrientes del suelo, especialmente de materia orgánica, P y K, pero si estas ocurren en forma bianual o trianual se reducen las pérdidas o se puede alcanzar un balance estable. Coutinho (1988) observó en el cerrado brasileño, que los lugareños practican la quema cada tres años y que la precipitación restituye durante este período, los nutrientes que se pierden por la combustión de la vegetación. Ello favorece el uso de la quema como una práctica rápida y económica para el manejo de los pastizales nativos y que además procura un balance nutricional estable.

## RESUMEN

Se estudió la pérdida de nutrientes provocada por el fuego en una sabana de *Trachypogon* localizada en Calbozo, Venezuela. Alrededor del 95% de la biomasa, 97% del N, 61% del P, 76% del K y 65% de Ca y Mg fueron transferidos a la atmósfera. La deposición de ceniza devolvió entre 21-34% de Mg, Ca, K y Py 0.2% de N. Los datos previos indicaron que la precipitación y la fijación atmosférica (en el caso del N) podrían remplazar el resto de N, K y Mg transferido a la atmósfera. Como consecuencia de las quemadas frecuentes (anuales o bianuales), el suelo de la sabana mostró menor contenido de materia orgánica y menor disponibilidad de Py K cuando se le compara con una sabana protegida durante 32 años.

## REFERENCIAS

- Anderson, J. & J. Ingram. 1992. Tropical Soil Biology and Fertility: A handbook of methods. C.A.B. International. Wallingford. Reino Unido. 221 p.
- Berroterán, J.L. 1988. Paisajes ecológicos de sabanas en los Llanos Altos Centrales de Venezuela. *Ecotrópicos* 1: 92-107.
- Bilbao, B. & E. Medina. 1996. Types of grassland fires and nitrogen volatilization in tropical savannas of Calabozo, Venezuela. p. 569-574. *In* J. Levine (ed.). Biomass burning and global change. MIT. Cambridge. Massachusets.
- Christensen, N.J. 1973. Fire and the nitrogen cycle in California chaparral. *Science* 181: 66-68.
- Cook, G.D. 1994. The fate of nutrients during fires in a tropical savanna. *Austr. J. Ecol.* 19: 359-365.
- Coutinho, L.M. 1988. Influencia del fuego en el cerrado del Brazil. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 145: 61-83.
- Crutzen, P.J. & M.O. Andrade. 1990. Biomass burning in the tropics: Impact on atmospheric chemistry and biogeochemical cycles. *Science* 250: 1699-1678.
- Hao, W.M., M.H. Liu & P. Crutzen. 1990. Estimates of annual and regional releases of CO<sub>2</sub> and other trace gases to the atmosphere from fires in the tropics. p. 440-462. *In* J.G. Goldammer (ed.). Fire in the tropical biota. Verlag. Berlín.
- Hernández-Valencia, I. 1996. Dinámica del fósforo en una sabana de *Trachypogon* de los Llanos Altos Centrales Venezolanos. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. 179 p.
- Hernández-Valencia, I. & D. López-Hernández 1999. Efectos de la quema sobre el ciclo del fósforo en una sabana de *Trachypogon*. *Ecotrópicos* 12: 3-7.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical trees. *J. Ecol.* 67: 565-577.
- Lloyd, P.S. 1971. Effects of fire on the chemical status of herbaceous communities of the Derbyshire Dales. *J. Ecol.* 59: 261-273.
- Marion, G.M., J.M. Moreno & W.C. Oechel. 1991. Fire severity, ash deposition and clipping effects on soil nutrients in chaparral. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55: 235-240.

- Menaut, J.C., L. Abbadie, F. Lavenu, P. Loudjani & A. Po-daire. 1993. Biomass burning in West African savan-nas. p. 133-142. In J. Levine (ed.). Global biomass burning: Atmospheric, climatic and biospheric impli-cations. MIT. Cambridge. Massachusets.
- Mboukou-Kimbatsa, I.M.C., F. Bernhard-Reversat & J.J. Loumeto. 1998. Change in soil macrofauna and ve-getation when fast growing trees are planted on sa-vanna soils. For. Ecol. Manage. 110: 1-12.
- Montes, R. & J.J. San José. 1987. Flujo de nutrientes en un bosque de la sabana de *Trachypogon* de los Lla-nos del Orinoco: Precipitación y lavado foliar. p. 254-279. In J.J. San José & R. Montes (eds.). La ca-pacidad bioproductiva de sabanas. Centro Interna-cional de Ecología Tropical. Unesco/CIET. Caracas.
- Pulido, R. 1987. Mineralización de nitrógeno y pérdidas de nutrientes por quema en un campo de caña de azú-car. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. 113 p.
- Raison, R.J. 1979. Modification of the soil enviroment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: A review. Plant. Soil 51: 73-108.
- San José, J.J., F. Berrade & J. Ramirez. 1982. Seasonal changes of growth mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* sa-vanna grass. Acta Oecol. Ecol. Plant. 3: 347-358.
- San José, J.J. & M.R. Fariñas. 1983. Changes in tree den-sity and species composition in protected *Trachypo-gon* savanna, Venezuela. Ecology 64: 447-453.
- Santaella, S. 1987. Fijación biológica de nitrógeno en sa-banas de *Trachypogon spp.* Trabajo Especial de Gra-do. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Ve-nezuela. 83 p.
- Stronach, N.R.H. & S.J. McNaughton 1989. Grassland fi-re dynamics in the Serengetti ecosystem, and a po-tential method of retrospectively estimating fire energy. J. Appl. Ecol. 26: 1025-1053.
- Susach, F. 1984. Caracterización ecológica de las sabanas de un sector de los Llanos Centrales bajos de Vene-zuela. Tesis Doctoral. Universidad Central de Vene-zuela. Caracas. Venezuela. 769 p.
- Tamayo, F. 1971. Notas sobre la ecología de la sabana. Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 119/120 (29): 158-178.