

SB 197  
C35

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

EL EFECTO DEL FUEGO Y OTROS DISTURBIOS SOBRE UNA POBLACION  
DE UNA GRAMINEA ANUAL DE LAS SABANAS (*Andropogon brevifolius*  
Swartz)

www.bdigital.ula.ve

MIREN JOSUNE CANALES G.

TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO  
REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL TITULO DE MAGISTER SCIENTIAE  
EN ECOLOGIA TROPICAL

MERIDA - VENEZUELA

SEPTIEMBRE 1992

*Adquirido por biblioteca*

Fecha: 15 FEB 1993

SERVICIOS BIBLIOTECARIOS GENERALES  
"TULLIO FEDERES CORDEIRO"  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES

Atribución - No Comercial - Compartir Igual 3.0 Venezuela  
(CC BY - NC - SA 3.0 VE)

Este trabajo fue realizado en el Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, bajo la Tutoría del Dr. Juan Silva y la cotutoría de la Dra. Cristina Trevisan.

Se reconoce el apoyo financiero al:

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (Proyecto S1-1968).

Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de los Andes (Proyecto C-441-90).

Fundación Gran Mariscal de Ayacucho (Beca de Maestría).

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y Fundación Polar (Pasantía en el Instituto Oceanográfico de Woods Hole, Mass.).

## AGRADECIMIENTOS

Al Doctor Juan Silva, tutor de esta tesis, por la manera constante y esclarecedora en que guió el desarrollo de la presente investigación.

A la Doctora Cristina Trevisán, por su invaluable y permanente ayuda en la elaboración del modelo demográfico.

Al Profesor José Luis Peña, por su incondicional apoyo en el análisis estadístico de los datos.

Al Señor Luis Nieto y a mis compañeros José Raventós y Teresa Schwarzkopf por su paciente colaboración en el trabajo de campo. También a Carlos García y a Pedro Jimenez, por el apoyo brindado.

Al Doctor Hal Caswell, por las valiosas sugerencias aportadas.

LISTA DE TABLAS .....	I
LISTA DE FIGURAS .....	III
LISTA DE TABLAS DEL ANEXO .....	IV
RESUMEN .....	V
1. INTRODUCCION .....	1
2. MATERIALES Y METODOS .....	13
2.1 Area de Estudio .....	13
2.1.1 Ubicación .....	13
2.1.2 Geología y Suelos .....	13
2.1.3 Clima .....	14
2.1.4 Vegetación .....	15
2.2 Descripción de la Especie .....	16
2.3 El Fuego y el Comportamiento de <i>A.brevifolius</i> .....	17
2.3.1 Trabajo de Campo .....	17
2.3.2 Análisis de los Datos .....	19
2.4 Los Disturbios, sus Interacciones y <i>A.brevifolius</i> ...	20
2.4.1 Diseño Experimental .....	20
2.4.2 Variables Medidas .....	22
2.4.3 Análisis Estadístico .....	23
2.5 Semillas: Presencia o Ausencia de un Banco permanente .....	28
2.5.1 Experimento de Campo .....	28
2.5.2 Datos de Laboratorio .....	28

3. MODELO .....	30
3.1 Introducción .....	30
3.2 Nuestro Modelo .....	33
3.2.1 Distribución Estable .....	34
3.2.2 Sensibilidades y Elasticidades .....	37
3.2.2.1 Sensibilidades .....	37
3.2.2.2 Elasticidades .....	39
3.2.3. Análisis Comparativos entre Poblaciones ..	40
3.2.3.1 Test de Aleatorización Modificado .....	41
3.2.3.2 Experimentos de Simulación Demográfica	43
3.2.3.3 Modelos Determinístico y Estocástico ..	44
4. RESULTADOS .....	46
4.1 El Fuego y el Comportamiento Demográfico de <i>A.brevifolius</i> .....	46
4.1.1 Coeficientes de Transición .....	46
4.1.2 Tasas de Crecimiento .....	48
4.1.3 Frecuencia del Fuego .....	50
4.1.4 Distribución Estable de Edades y Valor Reproductivo .....	53
4.1.4.1 Distribución Estable de Edades .....	53
4.1.4.2 Valor Reproductivo .....	54
4.1.5 Sensibilidades y Elasticidades .....	56
4.1.6 Experimentos de Simulación Demográfica .....	57
4.2 Los Disturbios, sus Interacciones y <i>A.brevifolius</i>	60
4.2.1 Número de Plántulas .....	60

4.2.2	Supervivencia .....	62
4.2.3	Biomasa Aérea por Planta .....	67
4.2.4	Fecundidad por Planta .....	70
4.2.5	Relación Fecundidad-Biomasa .....	76
4.2.6	Biomasa Aérea por Parcela .....	78
4.3	¿ Banco Permantente o Transitorio de Semillas ? ...	83
5.	DISCUSION .....	88
5.1	El Fuego y el Comportamiento Demográfico de <i>A.brevifolius</i> .....	88
5.1.1	El Porqué de los Modelos Matriciales .....	88
5.1.2	Las Anuales y los Modelos Matriciales .....	91
5.1.3	El Fuego y <i>A.brevifolius</i> .....	92
5.1.3.1	Tasas de Crecimiento .....	92
5.1.3.2	Fuego, Efectos y Causas .....	94
5.1.3.3	El Fuego y los Distintos Estadios del Ciclo de Vida .....	98
5.1.3.4	Estructura Estable de Edades y Valor Reproductivo .....	100
5.1.3.5	Sensibilidades y Elasticidades .....	101
5.1.3.6	La Población del Area Quemada y su Regulación .....	106
5.2	Los Disturbios, sus Interacciones y <i>A.brevifolius</i> .....	108
5.2.1	Número de Plántulas .....	108
5.2.2	Supervivencia .....	111
5.2.3	Biomasa Aérea y Fecundidad por Planta .....	115
5.2.3.1	Biomasa Aérea .....	115

5.2.3.2 Fecundidad	119
5.2.4. Biomasa Aérea por Parcela	121
5.2.5 Generalizando Sobre los Disturbios	124
5.3 Semillas: Tamaño, Dispersión y Banco	126
5.4 Consideraciones Finales	132
6. CONCLUSIONES	136
7. BIBLIOGRAFIA	139
8. ANEXO	154

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

## LISTA DE TABLAS

TABLA		PAGINA
1	Precipitaciones mensuales de 1982 a 1989	..15
2	Supervivencias de la fase vegetativa en la población del área quemada y la de la sin quemar. ....	46
3	Análisis de varianza (3x2x2) del ln del n° de plántulas. ....	61
4	Promedios del n° de plántulas en suelos intactos y modificados. ....	61
5	Análisis de varianza (3x2x2) de la supervivencia. ....	63
6	Promedios de la supervivencia en las combinaciones de los tratamientos de suelo y vegetación. ....	63
7	Test de Tukey para la supervivencia entre los tres tratamientos de vegetación en suelos intactos. ....	66
8	Análisis de varianza (3x2x2) del ln de la biomasa aérea por planta. ....	69
9	Promedios de la biomasa aérea por planta para los distintos tratamientos de suelo vegetación y quema. ....	69
10	Análisis de varianza (3x2x2) del ln de la fecundidad por planta. ....	73
11	Promedios de la fecundidad por planta en las distintas combinaciones de los tratamientos de suelo y vegetación. ....	73
12	Test de Tukey para la fecundidad por planta entre los tres tratamientos de vegetación en suelos intactos y modificados. ....	75
13	Promedios de la fecundidad por planta en ausencia y presencia de fuego. ....	75
14	Análisis de varianza (3x2x2) del ln de la biomasa aérea por parcela. ....	79

15	Promedios de la biomasa aérea por parcela en las combinaciones de los distintos tratamientos de suelo y vegetación. ....	79
16	Test de Tukey para la biomasa aérea por parcela entre los tres tratamientos de vegetación en suelos intactos y modificados ....	82
17	Número de plántulas en parcelas aisladas y sin aislar de la lluvia de espiguillas .....	84
18	Porcentaje de espiguillas de enero de 1989 y 1990 con y sin arista .....	84
19	Número de espiguillas aristadas de 1989 vacías o con semillas y el estado de éstas ....	86
20	Número de espiguillas aristadas de 1990 vacías o con semillas y el estado de éstas ....	86

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA		PAGINA
1	Tasa de crecimiento poblacional ( $\log \lambda$ ) de <i>A. brevifolius</i> como función de la frecuencia de fuego, en un medioambiente periódico y determinístico. ....	52
2	Tasa de crecimiento poblacional ( $\log \lambda$ ) estocástica, como función de una frecuencia de fuego media en un medioambiente estocástico autocorrelacionado. ....	52
3	Logaritmo de la Distribución Estable de Edades de la población del área quemada y la de la sin quemar. ....	55
4	Valores Reproductivos de las distintas clases de edad de la población de la parcela quemada y la de la sin quemar. ....	55
5	Sensibilidades de los $\lambda$ de la población del área quemada y la de la sin quemar a cambios en los coeficientes de transición. ....	59
6	Contribuciones de las distintas transiciones en la diferencia encontrada entre los $\lambda$ de la población del área quemada y la de la sin quemar. ....	59
7	Supervivencia de los suelos intactos y modificados bajo los tres tratamientos de vegetación. ....	66
8	Fecundidad por planta en suelos intactos y modificados bajo los tres tratamientos de vegetación. ....	74
9	Regresión lineal entre la fecundidad por planta versus biomasa aérea vegetativa por planta. ....	77
10	Fecundidad por planta versus biomasa aérea vegetativa por planta. ....	77
11	Biomasa aérea por parcela de los suelos intactos y modificados bajo los tres tratamientos de vegetación. ....	82

LISTA DE TABLAS DEL ANEXO

TABLA		PAGINA
I	Promedios del ln del n° de plántulas para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	154
II	Promedios del n° de plántulas para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	155
III	Promedios de la supervivencia para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	156
IV	Promedios del ln de la biomasa aérea por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	157
V	Promedios de la biomasa aérea por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	158
VI	Promedios del ln de la fecundidad por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	159
VII	Promedios de la fecundidad por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	160
VIII	Promedios del ln de la biomasa aérea por parcela para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	161
IX	Promedios de la biomasa aérea por parcela para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema. ....	162

## RESUMEN

Los tres objetivos de este trabajo han sido:

a) Determinar cómo influyen la quema, la modificación del suelo (ambas a finales de la época seca), el corte de las competidoras y las interacciones de estos disturbios, en la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *Andropogon brevifolius*. Para ello se realizó un experimento factorial 3x2x2, ya que se consideraron 3 tratamientos a la vegetación (intacta, con 1 corte de las competidoras y con corte mensual de las competidoras), 2 tratamientos de quema (con y sin quema) y 2 tratamientos al suelo (intacto y modificado). Se utilizaron 3 réplicas para cada combinación y el área de las parcelas era de 1,75 m<sup>2</sup>.

b) Comparar el comportamiento demográfico de dos poblaciones, una en un área quemada a finales de la época seca y la otra en una sin quemar, mediante un modelo matemático. Para ello se siguieron 2 cohortes de 1.000 plantas desde julio a diciembre de 1989; una en un área que se quemó en abril y la otra en una parcela protegida.

c) Determinar si esta especie posee banco de semillas permanente. Para esto se marcaron 20 parcelas de 0,25 m<sup>2</sup>; 10 se aislaron del entorno, previa eliminación de los individuos de *A.brevifolius*, antes de la dispersión y 10 no.

Los resultados muestran que:

a) Reducir la competencia interespecífica, cortando mensualmente las competidoras, es el tratamiento más favorable, ya que determina un incremento notable de la supervivencia, crecimiento y fecundidad en relación a la sabana intacta. Este resultado es el mismo en suelos intactos o perturbados. En el primer caso se obtiene con muchas plantas pequeñas y en el segundo con pocas grandes. Modificar el suelo es superior a dejarlo intacto cuando se combina con la vegetación intacta o el corte de las competidoras, ya que se reduce la competencia interespecífica. La quema a finales de la época seca es favorable para la especie.

b) La población del área quemada crece rápidamente ( $\lambda_{\text{anual}}=2,8105$ ;  $r=1,03$ ), mientras que la de la sin quemar decrece ( $\lambda_{\text{anual}}=0,6635$ ;  $r=-0,41$ ). Los modelos determinístico y estocástico revelan que esta especie requiere una quema cada 3 años ( $Q-SQ-SQ$ ) para persistir ( $\lambda=1$ ). La diferencia en los  $\lambda$  de ambas poblaciones se debe principalmente a cambios en la fecundidad. El análisis de sensibilidad muestra que la transición crítica para el  $\lambda$  de estas poblaciones es la de semillas y plántulas.

c) Esta especie parece tener solamente un banco transitorio de semillas, desde su dispersión, a fines del año, hasta su germinación en junio-julio del año siguiente.

## 1. INTRODUCCION

Como plantean McConnaughay & Bazzaz (1987), hoy en día es ampliamente aceptado que los disturbios tienen importantes implicaciones en la estructura y dinámica de la comunidad, las propiedades de los ecosistemas y la evolución de las especies. A pesar de esto, no hay un acuerdo general acerca de lo que es un disturbio (Peart 1989c). La concepción de los disturbios ha estado ligada a la teoría de sucesiones de Clements (1916. en Pickett & White 1985), quien postuló que las comunidades eran supraorganismos y la sucesión el proceso de cambio de estos supraorganismos, hasta llegar a una comunidad clímax que se mantiene indefinidamente. Dentro de esta concepción, los disturbios eran considerados como eventos que modifican el clímax, o la marcha hacia él, (Pickett & White 1985) o meros detonantes de la sucesión (Pickett et al. 1987). Esta ha sido la visión, explícita o implícita, de diversos autores (Harper 1977; Noble & Slatyer 1980; Godron & Forman 1983; Loucks et al. 1985; Begon et al. 1986), para quienes los disturbios son, por lo tanto, eventos raros, que rompen la normalidad, alejando a las

comunidades de su condición estable, cercana al equilibrio. Esta definición ha sido duramente criticada (Sousa 1984; White & Pickett 1985), ya que plantea el problema de establecer los límites entre lo normal y lo anormal. Es un hecho que las condiciones medioambientales no presentan constancia (May 1974; Grubb 1977), pudiendo ocurrir fluctuaciones diarias, estacionales, interanuales; de baja, mediana y alta intensidad. Estas a su vez producen cambios en las comunidades, poblaciones e individuos (Vance 1990). Como ha sugerido Grubb (1977), si las comunidades están en equilibrio, entonces éste es altamente dinámico.

La otra visión de los disturbios se ha desarrollado en torno a la competencia ("una de las espinas dorsales del pensamiento ecológico", Turkington 1989a), en lo que constituye el paradigma del no-equilibrio (Levin & Paine 1974; Acevedo 1981; Kautsky & Kautsky 1989). Este paradigma se basa en la teoría de exclusión competitiva de Gause. Aceptada ésta, se ha señalado que la explicación para la coexistencia interespecífica radica en que los disturbios son fuerzas que se oponen a la competencia e impiden que la exclusión competitiva opere (Acevedo 1981; Dethier 1984; Aarssen 1985; Kautsky & Kautsky 1989). En este paradigma, los disturbios mantienen a los sistemas alejados del

equilibrio, pero de un equilibrio único, ya que pueden existir múltiples equilibrios (Acevedo 1981). Las definiciones que se sustentan en esta concepción (Grime 1979; Witman 1985; Runkle 1985; Dethier 1984; Sousa 1984; Mortimer 1987; Peart 1989c) y que establecen que los disturbios son eventos que desocupan áreas, no niegan, por lo tanto, la existencia del equilibrio, pero no se plantean en base a éste, sino a la liberación del espacio. Ahora bien, esto implica que las críticas de Sousa (1984) se aplican a algunas de estas definiciones, ya que se puede abarcar desde un individuo hasta toda la comunidad y nuevamente cabría preguntarse cuál es la barrera entre lo que es y lo que no es disturbio. Sousa (1984) considera que lo más adecuado es adoptar el punto de vista de que:

*" disturbance lies near one extreme of the continuum of natural perturbations that affect organisms. In the context of this review, a disturbance is a discrete, punctuated killing, displacement or damaging of one or more individuals that directly or indirectly creates an opportunity for new individuals to become established".*

Este es también el criterio de autores como Runkle (1985), Mortimer (1987) y Peart (1989c) y que adoptaremos en este trabajo. Tal tipo de definición está ligado a los

procesos a gran escala, cruciales para el entendimiento de las dinámicas de las comunidades y de las poblaciones. El planteamiento "Gleasoniano" de que los cambios en las comunidades se producen individuo a individuo y que se requiere un entendimiento en este nivel de integración es apoyado por diversos autores (Drury & Nisbet 1973; en Peet & Christensen 1980; Pickett et al. 1987; Smith & Huston 1989). Es evidente que la muerte de un único individuo puede ser irrelevante, aunque no sólo hay que pensar cuántos, sino también en cuánto tiempo. En general, la relación entre el tamaño y la frecuencia de los disturbios parece ser inversa (Coffin & Lauenroth 1988) y los disturbios de pequeña escala pueden jugar un rol tan importante como los que rara vez suceden (Dethier 1984).

Mención especial merecen los disturbios recurrentes, ya que en general existe gran confusión en si hay que considerarlos disturbios o no. Es bien conocido el hecho de que los disturbios, especialmente los crónicos, pueden actuar como una fuerza selectiva sobre los organismos (Martinsen et al. 1990). Bajo estas condiciones se generan comunidades tolerantes (Milchunas et al., 1989), con escaso o ningún reemplazamiento de especies (Daubenmaire 1968;

Trabaud & Chanterac 1985; Bergeron & Dubuc 1989). Es evidente que para los que adoptan el criterio de que los disturbios son eventos que rompen el equilibrio, los eventos recurrentes no serían por lo tanto disturbios (Noble & Slatyer 1980; Milchunas et al. 1988). En este caso, el problema radica en establecer en qué momento el disturbio pasa a ser una condición normal. Habría que considerar además, que un evento recurrente varía en intensidad, por lo que en un tiempo  $t$  puede no producir cambios en la comunidad (y no se consideraría un disturbio) y en uno  $t+x$ , sí. En relación a la visión de los disturbios como causantes de la destrucción de uno o más individuos, tanto la presencia como la ausencia de un evento recurrente se podría considerar disturbio, lo que resulta paradójico, pero no por eso menos cierto. Un buen ejemplo es el de las sabanas, ya que por un lado la ausencia de fuego tiene un efecto muy desfavorable sobre las especies dominantes del estrato herbáceo, determinando un cambio hacia una vegetación más boscosa (San José & Fariñas 1991) y por otro, las quemadas, aun cuando ocurran durante la época seca, pueden ser una importante fuente de mortalidad para las gramíneas, especialmente durante las primeras fases del crecimiento (Silva et al. 1990).

La concepción de los disturbios como fuerzas que liberan espacios y que por lo tanto se oponen a la competencia, ha llevado al desarrollo del Modelo del Disturbio Intermedio (Grime 1973; Connell 1978). Este plantea que la diversidad es reducida cuando las intensidades de disturbios son altas o bajas y que es máxima en las intermedias. Tal variación en diversidad estaría relacionada con la habilidad competitiva diferencial que presentan las especies; en un extremo las de menor habilidad competitiva, que requerirían de disturbios para su existencia, y en el otro las muy competitivas. Este modelo predice que un incremento en las intensidades de los disturbios, entre ciertos rangos al menos, promovería el crecimiento de las especies poco competitivas. Los problemas que se presentan con el modelo del Disturbio Intermedio y por ende con este planteamiento, están relacionados con: a) la imposibilidad de hacer comparaciones de intensidad entre distintos tipos de disturbios (Reiners 1983), máxime si hay varios interactuando (Collins 1987); b) los disturbios recurrentes, que pueden determinar que se generen comunidades de especies tolerantes (Noble & Slatyer 1980; Milchunas et al. 1988; Martinsen et al. 1990;). Esto, en cualquier caso, no niega que una disminución de la competencia interespecífica sea beneficiosa para una especie "poco competitiva", aunque sea difícil predecir el impacto

(severidad) de distintos disturbios en una comunidad o aun de un disturbio en distintas comunidades.

Una de las características que más se ha asociado a la habilidad competitiva, es la longitud del ciclo de vida, atribuyéndose a las especies de vida corta una mayor vulnerabilidad a la competencia. Esto implica, por lo tanto, que dichas especies estarían ligadas a la presencia de disturbios. Las razones para estos planteamientos provienen de una deducción teórica y de conocimientos empíricos. En el primer caso, la idea que prevalece es que las anuales invierten una menor proporción de recursos en el crecimiento vegetativo y en funciones que promueven la supervivencia, la adquisición de recursos y la habilidad competitiva, y más en la reproducción (Pitelka 1977). En el segundo, se ha encontrado que las especies que aparecen inicialmente y dominan en los primeros estadios de las sucesiones secundarias son generalmente las especies de vida corta (Noble & Slatyer 1980; Biondini et al. 1985; Brown & Southwood 1987; De Jong et al. 1987; Myster & Pickett 1988), que son progresivamente desplazadas, y que la presencia de disturbios en pequeña escala favorece o es imprescindible para las anuales (Inouye et al. 1987; Korn & Korn 1989; Hobbs & Mooney 1991; McConnaughay & Bazzaz 1987).

La hipótesis de que las especies anuales tienen menor habilidad competitiva ha generado cierta controversia. Fone (1989a), por ejemplo, no encontró diferencias en la habilidad para competir por recursos, entre una especie anual y una perenne de *Hypochoeris*. Huston & Smith (1987) plantean que la noción existente de habilidad competitiva ignora las posibles estrategias adaptativas a través de distintas combinaciones de características del ciclo de vida y que se consideran como únicos indicadores de una superior habilidad competitiva, rasgos que confieren éxito en estadios sucesionales tardíos. Esta afirmación concuerda con hipótesis alternativas como la planteada por Tilman (Tilman & Wedin 1991). Habría que tener en cuenta, por lo tanto, que no existen ni una habilidad competitiva absoluta (Aarssen 1984; Huston & Smith 1987), ni características que determinen superioridad competitiva en todas las situaciones (Huston & Smith 1987). Resultados como los de Hillier et al. (1982, 1984; en Watt & Gibson 1988), Cowling & Pierce (1988), Carson & Barret (1988) y Collins & Pinder III (1990) o los presentados por Grubb (1987), apuntan en esta dirección. Cabría considerar también que el efecto de los disturbios es relativo, por lo que pueden existir disturbios que por características como el momento del año en que ocurren (Hoobs & Mooney 1985) o por la selectividad, tengan

efectos negativos sobre especies anuales. Además, como ha sido sugerido por Grime (1987), pueden existir especies subordinadas que, en virtud de su morfología o fenología escapen del efecto de las dominantes y otras que estén adaptadas a tolerarlo. Ahora bien, aunque haya excepciones, el hecho de que las anuales tienen que implantarse cada año a partir de semillas, determina que sufran una competencia asimétrica, ya que deben competir con individuos establecidos. Esto representa una desventaja frente a las perennes y es la razón por la que frecuentemente las anuales no pueden establecerse en áreas con densa cobertura (Rydin & Borggard 1991).

Las sabanas, ecosistemas tropicales caracterizados por una fuerte estacionalidad hídrica, una cubierta herbácea dominante (con predominio de gramíneas y ciperáceas) y la eventual presencia de una cubierta arbórea discontinua (Sarmiento 1984, Frost et al. 1986), no se sustraen a la presencia de disturbios. Los fundamentales son el fuego y la herbivoría, como se pone de manifiesto en los distintos modelos de funcionamiento de sabanas (Walker 1985), y los asociados al hombre, como el pastoreo (que entraría en la herbivoría) y la agricultura. Dentro de la cubierta herbácea, la contribución de las especies anuales es

generalmente poco sobresaliente, aunque su representación es altamente variable (Sarmiento & Monasterio 1983). En las sabanas venezolanas se encuentran asociadas a habitats disturbados o muy secos (Sarmiento & Monasterio 1983) o restringidas a los parches desocupados que existen entre las perennes (Medina & Silva 1990).

El objetivo general de este trabajo es determinar si las anuales que se encuentran en la sabana son favorecidas por los disturbios, siendo *Andropogon brevifolius* la especie seleccionada para llevarlo a cabo. Como objetivos específicos nos planteamos establecer:

a) Cuál es el efecto que sobre la supervivencia, crecimiento y fecundidad de esta especie, tienen tres tipos de disturbios que ocurren normalmente en este ecosistema: fuego, pastoreo (simulado con corte) y la disgregación del suelo, que ocurre cuando se acondiciona un terreno para fines agrícolas.

b) Cuál es el efecto cuando los distintos disturbios interactúan.

c) Si la disminución en la competencia interespecífica determina un incremento en la supervivencia y crecimiento de la especie.

El logro de estos objetivos permitiría además incrementar el conocimiento en torno a las respuestas de las sabanas ante distintos factores. En este sentido, Medina & Silva (1990) señalan que se requieren tanto estudios poblacionales como fisiológicos de las especies anuales, para entender la dinámica de las estrategias anuales y perennes en una comunidad.

Cabe destacar que tenemos un especial interés en conocer el efecto de las quemadas al final de la época seca sobre *Andropogon brevifolius*. Hasta el momento, el interés en las sabanas venezolanas en relación al fuego se ha concentrado en las gramíneas perennes (Silva & Ataroff 1985; Canales & Silva 1987; Silva & Castro 1989; Silva et al. 1991), que conforman el elemento dominante de la vegetación. Este parece ser también el caso de otras comunidades herbáceas, como los pastizales de Estados Unidos (Biondini et al. 1989). Para cumplir este objetivo procedimos a realizar un seguimiento detallado del ciclo de vida de *Andropogon brevifolius* y a construir con esta información un modelo matemático, para comparar el efecto de la presencia y ausencia del fuego a finales de la época seca. Otros objetivos de esta tesis son, por lo tanto:

d) comparar las dinámicas demográficas de dos poblaciones,

una en un área quemada y la otra en una sin quemar;

e) construir el modelo matemático;

f) determinar si las especies anuales de sabana presentan un banco de semillas, característica que se ha asociado a habitats disturbados.

Nuestras hipótesis de trabajo son :

1) Los disturbios que estamos considerando favorecen la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *A. brevifolius*.

2) Las interacciones entre los disturbios son de naturaleza no lineal, es decir, el efecto de un disturbio cuando actúa aisladamente, difiere del efecto que produce cuando se combina con otro disturbio.

3) Una disminución en la competencia interespecifica determina un incremento en la supervivencia, crecimiento y fecundidad de *A. brevifolius*.

4) Esta especie, al igual que otras especies anuales de sabanas australianas (Andrew & Mott 1983), no presenta banco de semillas.

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1 AREA DE ESTUDIO

#### 2.1.1 UBICACION

El área donde se realizó el trabajo de campo está ubicada en la Estación SEMBRA (Semillas Branger), en el Hato Paraima, Estado Cojedes, cuyas coordenadas geográficas son 9° 25' N y 68° 15' O.

#### 2.1.2 GEOLOGIA Y SUELOS

Se encuentra en una planicie que es una acumulación  $Q_3$  (deposición del pleistoceno) y se originó a partir del levantamiento y subsecuente erosión de las galeras del Pao (formación Quebradon). Esta deposición se ubica sobre la formación Roblecito, que aflora en algunas áreas. La

formación Quebradon consiste básicamente en lodolitas y lutitas, y la de Roblecito en lutitas.

Los suelos son Ultisoles y Haplustults a nivel de gran grupo, y se caracterizan por presentar un drenaje lento, con texturas medias a livianas y con baja saturación de bases, bajo pH, alta toxicidad de Al, bajo contenido de nutrientes y de materia orgánica. Cabe señalar que existe una capa de litoplinita de profundidad variable (Bilbao 1988).

### 2.1.3 CLIMA

El clima se caracteriza por tener un régimen de precipitaciones biestacional, con una estación húmeda y una seca bien definidas. La época húmeda se extiende aproximadamente desde mayo hasta octubre, aunque se puede observar (tabla 1) que existen variaciones interanuales en las precipitaciones correspondientes a abril y noviembre.

El régimen térmico presenta pocas variaciones a lo largo del año, con temperaturas medias entre 26° y 27° C, por lo que es un clima megatérmico, con isoterminia anual.

#### 2.1.4 VEGETACION

La vegetación del área de estudio presenta tres formaciones distintas: sabanas arboladas, matas y bosques, aunque con predominio de la sabana, conformando lo que Sarmiento y Monasterio (1971) denominan "sabana parque". La distribución de las tres formaciones se relaciona con la profundidad de la capa de litoplinita. En la sabana, las especies dominantes del estrato herbáceo son *Trachypogon plumosus* y *Thrasya petrosa*, y las del arbóreo *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiloides*.

www.bdigital.ula.ve

TABLA 1. Precipitaciones mensuales en el área de estudio, desde 1982 hasta 1989

MES	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
E	17	13	26	0	0	59	0	0
F	0	0	15	9	9	0	5	0
M	13	0	0	0	13	35	0	0
A	237	148	108	58	71	0	0	41
M	195	236	60	169	295	322	135	109
J	170	292	229	110	176	260	244	209
J	61	190	258	307	182	163	200	178
A	170	145	247	119	229	172	279	143
S	168	90	148	239	186	168	132	151
O	100	173	75	157	343	69	122	135
N	1	69	164	91	83	75	42	34
D	2	21	25	27	43	12	46	0

## 2.2 DESCRIPCION DE LA ESPECIE

*Andropogon brevifolius* Swartz es una hierba anual, decumbente, baja, de hojas pequeñas y la inflorescencia está formada por pocos racimos, cada uno incluido en una bráctea (Ramia 1974).

Desde el punto de vista fenológico, Monasterio (1968) la incluye en el grupo de especies efímeras, ya que completa las fases vegetativas y reproductivas de su ciclo de vida en pocos meses. En el año de estudio, la mayor parte de las semillas germinaron entre mediados de junio y julio. El crecimiento vegetativo se extendió aproximadamente hasta finales de octubre - principios de noviembre, cuando comenzó el proceso reproductivo, y entre diciembre y enero se dispersaron las espiguillas. En esta especie los individuos comienzan a secarse después de la floración, aunque quedan muertos en pie, sin descomponerse, hasta el mes de abril (Monasterio 1968).

## 2.3 EL FUEGO Y EL COMPORTAMIENTO DEMOGRAFICO DE

### *A.brevifolius*

#### 2.3.1 TRABAJO DE CAMPO

Para estudiar el efecto que tienen la presencia y ausencia del fuego a finales de la época seca sobre el comportamiento demográfico de *Andropogon brevifolius*, se procedió a numerar en el mes de julio de 1989, 1.000 plántulas en un área que se había quemado en abril del mismo año y 1.000 en una protegida del fuego. Estas dos áreas eran adyacentes, estando sólo separadas por un cortafuegos de aproximadamente 3m. Cabe señalar que aunque se encontraron algunas plántulas a mediados del mes de junio, el reclutamiento de individuos fue mayoritario entre la segunda quincena de junio y la primera de julio. Posteriormente se realizó un seguimiento mensual de los individuos de ambas poblaciones hasta diciembre, momento en que las espiguillas estaban siendo dispersadas y las plantas comenzaban a secarse, con el fin de determinar los coeficientes de supervivencia durante la fase vegetativa.

Para estimar la fecundidad, número de semillas producidas por individuo, se aislaron mediante bolsas de tul las quince primeras plantas de cada población. Esto se realizó en el mes de noviembre, cuando las espiguillas aún no habían sido dispersadas. En diciembre se cosecharon estos individuos y se contó el número de espiguillas por planta. Dado que en el género *Andropogon* las espiguillas sin arista no son fértiles, el valor de fecundidad para cada población se calculó como el 50% (estimado del % de espiguillas con arista en base a una muestra de 2.000) de las espiguillas promedio producidas por planta.

Para obtener los coeficientes correspondientes a la transición de semillas, desde que son dispersadas hasta plántulas, se recogieron espiguillas en enero de 1989. En abril se seleccionaron dentro del área de estudio, dos parcelas (0,6 x 1,5 m cada una) adyacentes y sin presencia de macollas, para evitar la existencia de variaciones microclimáticas que afectasen de manera diferencial la posibilidad de germinación de las semillas. En cada una de ellas se enterraron 1.000 alambres (equidistantes 3 cm), colocando junto a cada uno y en la superficie del suelo (tal como se encuentran en condiciones naturales), una espiguilla

con arista. Para prodecer a la quema de una de las parcelas, y no generar una diferencia adicional entre ellas, se dispersó sobre cada una la biomasa y necromasa colectada en áreas adyacentes y de las mismas dimensiones. La quema se llevó a cabo dos días después de la siembra de las espiguillas.

Para la construcción del ciclo de vida de una especie se requiere también información acerca de la posible existencia de un banco de semillas permanente, punto que abordaremos posteriormente.

### *2.3.2 ANALISIS DE LOS DATOS*

El análisis de los datos se realizó a través de un modelo matricial, aunque se utilizó para desarrollarlo la metodología alternativa de la "z-transformada". Una breve introducción sobre este tipo de modelo, el modelo desarrollado por nosotros y los análisis adicionales llevados a cabo para comparar ambas poblaciones, se encuentran en una sección adicional (MODELO).

## 2.4 LOS DISTURBIOS, SUS INTERACCIONES Y *A.brevifolius*

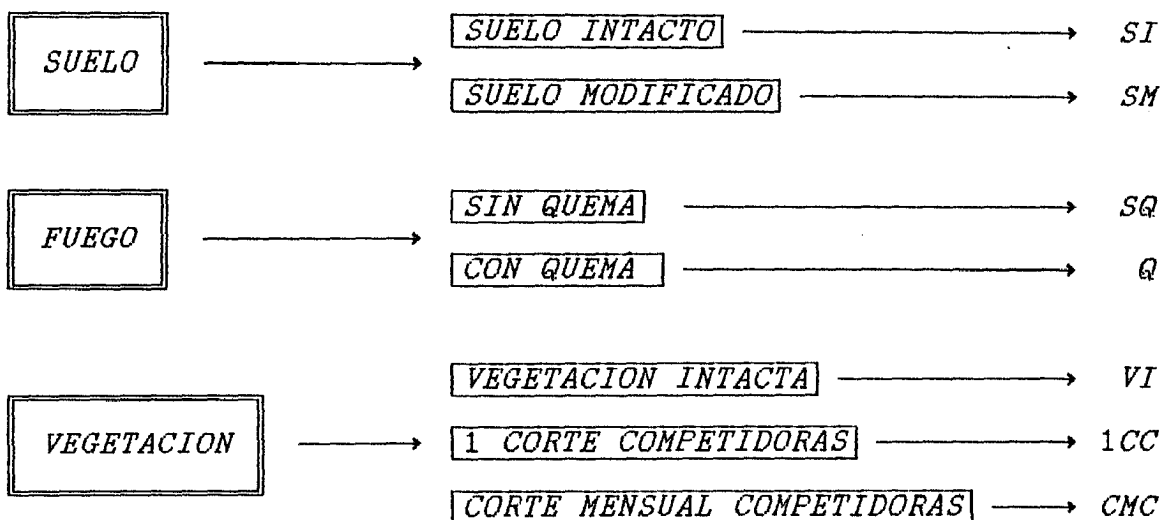
### 2.4.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

Para investigar cuál es el efecto sobre esta anual de:

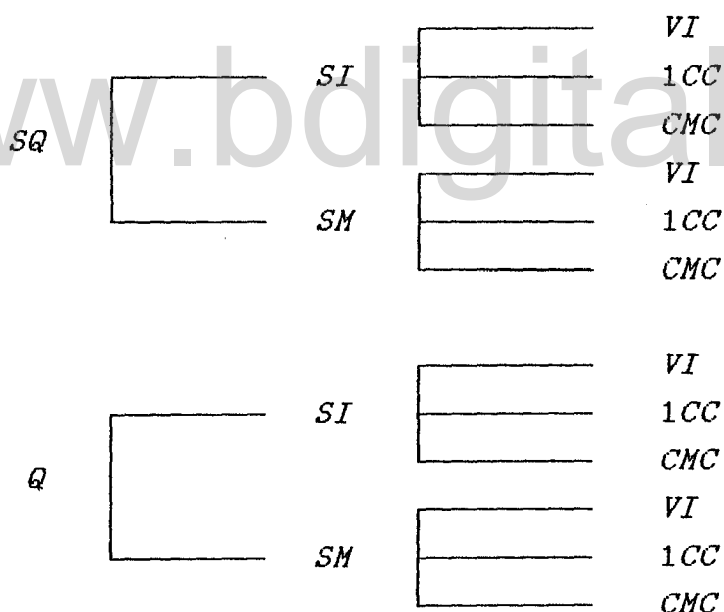
a) tres disturbios en la sabana: quema a finales de la época seca, corte del follaje de las demás especies presentes y la perturbación del suelo;

b) las interacciones de estos disturbios;

c) la disminución de la competencia interespecífica;  
seleccionamos los siguientes tratamientos:



Para la ubicación de las parcelas experimentales se escogió un área de sabana homogénea, desde el punto de vista de cobertura y composición de especies, y sin presencia de árboles. Las especies más importantes en este área, y por ende las principales competidoras de *A.brevifolius*, son dos gramíneas perennes, *Trachypogon plumosus* y *Thrasya petrosa*. En abril de 1989 se crearon dentro de esta área 36 parcelas de 4 x 1 m, para tener 3 réplicas de todas las combinaciones posibles (12) de los tratamientos:



Cabe señalar que para evitar el efecto de borde se tomó sólo el área central (1,75 m<sup>2</sup>) de cada parcela.

Dado que se está estudiando simultáneamente el efecto de 3 tipos de tratamientos (de vegetación, suelo y quema), dos de ellos con dos tratamientos (Q,SQ y SI,SM) y el otro con tres (VI, ICC, CMC), esto constituye un experimento factorial 3x2x2. Las distintas combinaciones de los tratamientos fueron distribuidas en el terreno de una manera aleatoria. En el mismo mes de abril se procedió, en las parcelas asignadas para ello, a: quemar y/o cortar a ras del suelo la vegetación y/o modificar el suelo. La perturbación del suelo consistió en removerlo con una azada, a una profundidad aproximada de 10 cm. Posteriormente se cortaron a ras del suelo las competidoras: mensualmente (CMC) o en septiembre (ICC).

#### 2.4.2 VARIABLES MEDIDAS

En julio de 1989 marcamos y contamos las *plántulas* de cada área experimental, variable a la que eventualmente denominaremos individuos iniciales. En diciembre se contó el número de individuos vivos, y en base a éstos y al número de plántulas calculamos la *supervivencia*.

Para estimar la *fecundidad por planta*, se aislaron en el

mes de noviembre de 1989, por medio de bolsas de tul, los 5 primeros individuos marcados de cada parcela y se procedió a cosecharlos en diciembre. Posteriormente se contó el número de espiguillas producidas por planta.

Con el fin de determinar la *biomasa aérea por planta*, se cosecharon en diciembre de 1989 los primeros 15 individuos marcados de cada parcela y se secaron hasta peso seco constante. En el caso de la *biomasa aérea por parcela* (que a veces llamaremos biomasa total), se cosechó en el mismo mes el resto de las plantas vivas existentes en cada unidad experimental y se llevó a peso seco constante. A esta cantidad se le sumó el peso de los 5 individuos de fecundidad y los 15 de biomasa aérea por planta.

#### 2.4.3 ANALISIS ESTADISTICO

Para analizar los datos obtenidos sobre el efecto de los tratamientos en *A.brevifolius*, se realizó un análisis de varianza de tres vías (dado que tenemos 3 tipos de tratamientos). Este análisis multivariado permite obtener información sobre los siguientes efectos:

- Efectos principales, que son los que se obtienen para

uno de los disturbios, en promedio de los tratamientos de los otros dos. Por ejemplo, el efecto principal del fuego se evalúa comparando 18 parcelas quemadas y 18 protegidas (recordar que en total son 36), lo que implica promediar los efectos de los distintos tratamientos a la vegetación y al suelo. Una de las ventajas de los experimentos factoriales radica precisamente en el hecho de que los efectos principales se calculan con la misma precisión que si todo el experimento se hubiera dedicado a un solo tipo de tratamiento, por ejemplo, el fuego.

- Efectos simples, que son los efectos de uno de los disturbios en cada uno de los tratamientos de otro. Por ejemplo, analizar el efecto de la presencia o ausencia del fuego, en los suelos intactos y en los perturbados.

- Efectos de interacción, que determinan si los distintos tipos de disturbios están actuando independientemente o no.

Las pautas para deducir conclusiones de estos análisis son:

- Si no hay interacción entre los distintos tipos de disturbios, solamente se considerarán sus efectos principales.

- Si sólo resulta significativa la interacción de dos

tipos de disturbios, las conclusiones más importantes serán las que se deduzcan del análisis de varianza que evalúe los efectos simples de esos disturbios.

- Si tanto los efectos principales como la interacción resultan significativos, la atención se fijará en los efectos simples.

Para mayor información sobre los experimentos factoriales se recomiendan los siguientes textos: Steel & Torrie (1990), Snedecor & Cochran (1967) y Cochran y Cox (1957).

La aplicación válida de las pruebas de significación en el análisis de varianza exige ciertos supuestos, a saber: que los efectos de los tratamientos y del ambiente sean aditivos y que los errores experimentales se distribuyan normal e independientemente en torno a una media de cero y con una varianza común (Steel & Torrie 1990; Snedecor & Cochran 1967; Cochran & Cox 1957). El incumplimiento de algunos de estos supuestos, puede afectar tanto a los niveles de significación, como a la sensibilidad del test de F, siendo esencial que el muestreo sea al azar y particularmente importante la igualdad de las varianzas (Day & Quinn 1989; Cochran & Cox 1957). En nuestro caso el diseño experimental es totalmente aleatorio, por lo que se puede esperar que los errores no estén correlacionados; pero con excepción de la

supervivencia, fue necesario realizar transformaciones logarítmicas (utilizamos el logaritmo neperiano) de las variables. De hecho, se ha encontrado que "las variables biológicas tienen por lo general distribuciones lognormales, presumiblemente debido a procesos multiplicativos subyacentes" (Day & Quinn 1989).

En el texto se presentan las tablas de:

- Los resultados de los efectos principales y de las interacciones calculados con las variables transformadas (con excepción de la supervivencia). En ninguno de los casos se presenta la interacción triple (vegetación-suelo-quema), ya que nunca fue significativa, por lo cual es permisible eliminar esta interacción y agregar la suma de sus cuadrados y los grados de libertad a la suma de cuadrados y grados de libertad del error.

- Los promedios de los distintos tratamientos de uno o más disturbios, cuando muestren efectos principales sin interacciones.

- Los efectos de dos disturbios, cuando la existencia de interacción nos remita a su análisis; en estas tablas se presentan las medias sin transformar de las combinaciones de los distintos tratamientos y el nivel de significación (5% -\* o 1% -\*\*) para diferencias que resulten significativas

según el análisis simple (realizado con los datos transformados).

- Test de Tukey para comparación de medias, cuando haya diferencias significativas en el análisis simple entre los 3 tratamientos de vegetación.

Tablas más detalladas de los promedios de las variables transformadas y sin transformar, se encuentran en el anexo. Cabe señalar que en los gráficos se presentan los promedios y errores estándar sin transformar, por lo que no es permisible sacar conclusiones de las diferencias observadas y es necesario remitirse a las tablas correspondientes (más específicamente, a los niveles de significación resultantes del análisis de varianza).

## 2.5 SEMILLAS: PRESENCIA O AUSENCIA DE UN BANCO PERMANENTE

### 2.5.1 EXPERIMENTO DE CAMPO

Para establecer si *A.brevifolius* presenta un banco permanente de semillas, o solamente transitorio, procedimos a marcar veinte parcelas de 0,5 x 0,5 m antes de la dispersión de las espiguillas (noviembre de 1989), en un área en donde la especie era muy abundante. Diez de ellas se aislaron del entorno por medio de plástico resistente en los laterales y tul en la parte superior, tras eliminar todas las plantas de *A.brevifolius* presentes. Las otras diez parcelas se dejaron intactas y abiertas. En julio de 1990 se hizo el conteo del número de plántulas de cada parcela.

### 2.5.2 DATOS DE LABORATORIO

Con espiguillas recolectadas en enero de 1989 y 1990 procedimos a determinar, en 5 muestras de 200 espiguillas,

el porcentaje con y sin arista. Esto se realizó en abril de los años respectivos.

En junio de 1989 y de 1990 se contaron, en cinco muestras de 200 espiguillas recolectadas en enero de los años respectivos, el número de espiguillas con arista que tenían semillas: a) con hongos; b) secas o sin desarrollar; c) en buen estado; o que d) estaban vacías. Cabe señalar que en 1990 se procedió a separar las semillas secas de las sin desarrollar. Se escogió el mes de junio para realizar estas determinaciones, porque es el momento en que las semillas comienzan a germinar bajo condiciones naturales.

En junio de 1990 se analizó, en 5 grupos de 100 espiguillas recolectadas en enero del mismo año, el porcentaje de semillas en buen estado que eran viables.

### 3. MODELO

#### 3.1 INTRODUCCION

Si consideramos una población dividida en clases de edades o estadios, el modelo de Leslie-Lefkovitch describe el comportamiento poblacional a través de la siguiente ecuación matricial:

$$n(t+1) = An(t) \quad (1)$$

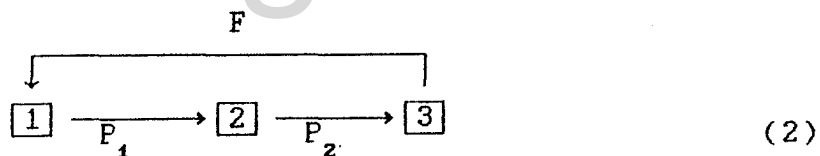
donde:

-  $n(t)$  es un vector de dimensión  $n$ , cuya componente  $n_i(t)$  representa el número de individuos en la clase  $i$  en el tiempo  $t$ ;

-  $A$  es la matriz de proyección de la población, de dimensión  $n \times n$  y cuyos elementos  $a_{ij}$  son las contribuciones de la clase  $j$  a la  $i$  en una unidad de tiempo. La estructura de esta matriz nos permite conocer la dinámica de la población. Si tiene un autovalor dominante, éste representa la tasa de crecimiento  $\lambda$  ( $\ln \lambda = r$ ) de la población, la cual

convergería a una estructura estable, definida por el autovector derecho ( $W$ ) asociado al  $\lambda$ . Sus valores reproductivos estarían dados por el autovector izquierdo ( $V$ ) asociado al  $\lambda$ .

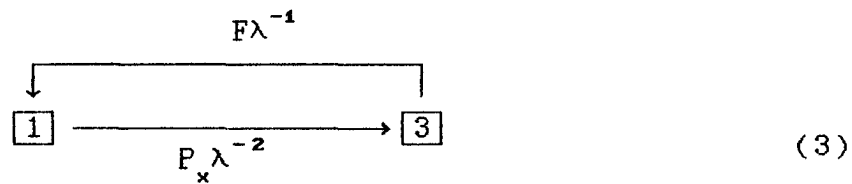
Una manera visual de representar estas ecuaciones, es asociar a la matriz un grafo conocido como el grafo del ciclo de vida. Este se construye definiendo un nodo por cada grupo de edad o estadio y un arco dirigido del nodo  $i$  al nodo  $j$ , siempre que haya contribución de individuos del grupo  $i$  al grupo  $j$ . Por ejemplo, si tenemos una población clasificada en tres clases de edades, con una sola fecundidad, el grafo sería:



$P_i$  representa el coeficiente de supervivencia de cada grupo  $i$  y  $F$  es el coeficiente de fecundidad.

Cuando se conoce el coeficiente de transición de la clase  $i$  a la  $i+x$  (con  $x > 1$ ), pero no el de las transiciones intermedias, existe una técnica conocida como el "grafo  $z$ -transformado" (Caswell, 1989), que permite determinar  $\lambda$ ,  $W$

y  $V$  sin necesidad de un conocimiento explícito de la matriz poblacional. Además, es posible incluir transiciones que requieren más de una unidad de tiempo. Por ejemplo, si en (2) conocemos  $P_x$  (con  $P_x = P_1 P_2$ ), pero no conocemos  $P_1$  y  $P_2$ , el "grafo z-transformado" correspondiente es:



en donde el valor absoluto del exponente de  $\lambda$ , representa el tiempo requerido para cada transición.

Cabe destacar que el método del "grafo z-transformado" presenta dos ventajas importantes:

- Permite realizar ciertas reducciones del ciclo de vida sin que el nuevo grafo pierda ninguna de las propiedades dinámicas del original.

- Conduce a fórmulas generales con las que se puede explorar las consecuencias generales de la estructura de un ciclo de vida, sin que sea necesario conocer valores específicos de los coeficientes de transición.

### 3.2 NUESTRO MODELO

Las premisas en que se fundamenta nuestro modelo son las siguientes:

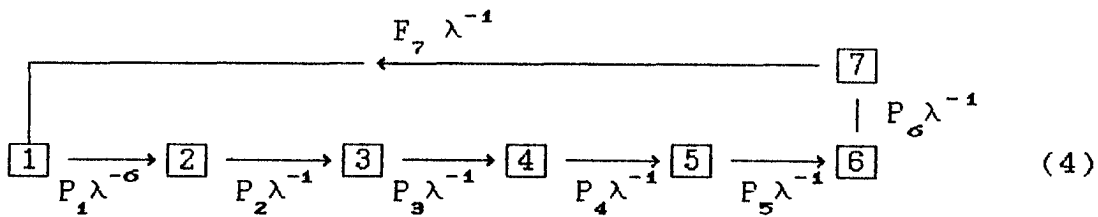
1- La variable de estado de los individuos de esta especie es la edad. En anuales, ésta determina los aspectos demográficamente relevantes (fecundidad y mortalidad) del desarrollo de los individuos.

2- La supervivencia y fecundidad son constantes en el tiempo y denso-independientes.

3- La especie no presenta banco de semillas. Nuestros datos, aunque no concluyentes, indican que *A.brevifolius* tiene solamente banco transitorio de semillas.

4- Hay un único evento reproductivo durante el ciclo de vida y éste es sincrónico en todos los individuos.

Dividiendo nuestra población de *A.brevifolius* en siete clases de edades, con una unidad de tiempo mensual, el grafo z-transformado del ciclo de vida sería:



La transición de la clase 1 a la 2 corresponde al banco transitorio de semillas, desde que éstas han sido dispersadas hasta el estadio de plántulas, por lo que incluye el proceso de germinación-implantación.

### 3.2.1 DISTRIBUCION ESTABLE

La ecuación característica asociada al grafo es:

$$\lambda^{12} - \left[ \prod_{i=1}^6 P_i \right] F_7 = 0 \quad (5)$$

y por lo tanto todos los autovalores son iguales en magnitud:

$$\lambda = \lambda_1 = \left[ \left[ \prod_{i=1}^6 P_i \right] F_7 \right]^{1/12} \quad (6)$$

$$\lambda_{j+1} = \lambda \left( \cos \frac{\pi j}{6} + i \operatorname{sen} \frac{\pi j}{6} \right) \quad j=1, \dots, 11 \quad (7)$$

Los autovectores derecho (w) e izquierdo (v) correspondientes a  $\lambda$  están dados por:

$$\begin{aligned}
 w_1 &= 1 & v_1 &= 1 \\
 w_i &= \left( \prod_{j=1}^{i-1} P_j \right) \lambda^{-4-i} & v_i &= \left( \prod_{j=i}^6 P_j \right) F_7 \lambda^{-8+i}
 \end{aligned}
 \tag{8}$$

para  $i=2, \dots, 7$

Si se calcula la razón entre  $w_{i+1}$  y  $w_i$  y entre  $v_{i+1}$  y  $v_i$  obtenemos:

$$\frac{w_{i+1}}{w_i} = \frac{P_i}{\lambda} \qquad \frac{v_{i+1}}{v_i} = \frac{\lambda}{P_i}$$

En consecuencia, si todos los  $P_i$  son  $\leq \lambda$ , la distribución de la estructura de edades y el valor reproductivo son monótonamente decreciente y creciente respectivamente.

En principio, como el autovalor  $\lambda$  de Perron-Frobenius no es estrictamente dominante, la población no converge a una distribución estable de edades, sino que oscila con un período igual a 12 unidades de tiempo y el vector promedio de la población, en donde el promedio se toma con respecto al período de oscilaciones, converge a  $w$  y crece con una tasa  $\lambda$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{12} \sum_{j=1}^{12} \frac{n(t+j)}{\lambda^{t+j}} = cw \tag{9}$$

siendo  $c = v'n(o)$  (Cull and Vogt, 1973).

Ahora bien, si no existe superposición generacional, las condiciones iniciales presentan individuos en un único grupo y por lo tanto, en el tiempo  $t$  la distribución poblacional  $n(t)$  mostrará una sola componente no nula. Suponiendo que inicialmente sólo hay individuos del primer grupo, la expresión (9) se reduce a la siguiente:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{12} \frac{n_j(12t+j)}{\lambda^{12t+j}} = cw_j \quad j=1,2,\dots,7$$

Esto significa que asintóticamente:

$$n_j(12t+j) \cong Cw_j \lambda^{12t+j}$$

para  $j=1,2,\dots,7$ , o bien que la razón entre el número de individuos del grupo  $j$  en el mes  $j$  de cada año y el número de individuos del mismo grupo en el mismo mes del año anterior es:

$$\frac{n_j(12(t+1)+j)}{n_j(12t+j)} \cong \lambda^{12}$$

y por lo tanto la población está creciendo anualmente con una tasa igual a  $\lambda^{12}$  dada en (5). Podemos decir, entonces, que cuando la unidad de tiempo es anual, la población converge a una distribución estable de edades.

### 3.2.2 SENSIBILIDADES Y ELASTICIDADES

Hasta este punto hemos presentado una serie de índices demográficos, como son la tasa de crecimiento de la población, la distribución estable de edades y el valor reproductivo, que pueden ser calculados a partir de la matriz de proyección o directamente del grafo z-transformado del ciclo de vida, ya que son funciones implícitas de éstos. Pero existe la posibilidad de investigar cuáles son los efectos en los resultados encontrados, debido a variaciones en los distintos parámetros de transición. Una manera de explorar esto es a través de los análisis de sensibilidades y de elasticidades.

#### 3.2.2.1 Sensibilidades:

La sensibilidad de  $\lambda$  a un cambio en la supervivencia  $P_i$  o en la fecundidad  $F_j$ , la determinamos a partir de la fórmula (6):

$$S_{P_1} = \frac{\partial \lambda}{\partial P_1} = \sum_{i=1}^6 \frac{\partial \lambda}{\partial \rho_i} \frac{\partial \rho_i}{\partial P_1} = \frac{1}{2} \frac{\lambda}{P_1} ,$$

$$S_{P_i} = \frac{\partial \lambda}{\partial P_i} = \frac{1}{12} \lambda^{-11} F_7 \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^6 P_j = \frac{1}{12} \frac{\lambda}{P_i} \quad i=2, \dots, 6$$

$$S_{F_7} = \frac{\partial \lambda}{\partial F_7} = \frac{1}{12} \lambda^{-11} \prod_{j=1}^6 P_j = \frac{1}{12} \frac{\lambda}{F_7}$$

La primera sensibilidad corresponde a los cambios en los estadios de semillas y  $\rho_i$  representa el coeficiente de transición de estadios intermedios, con la condición:

$$\prod_{i=1}^6 \rho_i = P_1$$

Para examinar la variación en la sensibilidad con la edad, comparamos sensibilidades sucesivas y observamos que la razón entre la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en los coeficientes de los estadios de semillas y las supervivencias de la fase vegetativa es:

$$\frac{\partial \lambda / \partial P_1}{\partial \lambda / \partial P_i} = \frac{6 P_i}{P_1} \quad \text{para } i=2, \dots, 6$$

por lo que si  $6P_i \leq P_1$ ,  $\lambda$  es más sensible a cambios en las supervivencias. Si comparamos la relación entre las sensibilidades de  $\lambda$  a cambios en supervivencias sucesivas, tenemos que:

$$\frac{\partial \lambda / \partial P_i}{\partial \lambda / \partial P_{i+1}} = \frac{P_{i+1}}{P_i} \quad \text{para } i=2, \dots, 5$$

esto es, la razón inversa de las supervivencias independientemente del valor de  $\lambda$ . En el caso de la razón

entre los cambios de  $\lambda$  a variaciones en los estadios de semillas y en la fecundidad, se tiene que:

$$\frac{\partial\lambda/\partial P_1}{\partial\lambda/\partial F_7} = \frac{6 F_7}{P_1}$$

Como  $F_7$  es el número de semillas producidas y  $P_1 \leq 1$ , se puede esperar en términos generales que  $\lambda$  sea más sensible a cambios en los estadios de semillas que a cambios en la fecundidad. Por último, el cociente entre supervivencias y fecundidad, está dado por:

$$\frac{\partial\lambda/\partial P_i}{\partial\lambda/\partial F_7} = \frac{F_7}{P_i} \quad \text{para } i=2, \dots, 6$$

Por la misma razón que en la relación anterior, se puede esperar que la sensibilidad de  $\lambda$  sea mayor a cambios en la supervivencia de la fase vegetativa, que a cambios en la fecundidad.

### 3.2.2.2 Elasticidades:

El hecho de que las probabilidades de transición y la fecundidad se midan en escalas distintas, dificulta la comparación de sus sensibilidades. Esto ha llevado a desarrollar el concepto de elasticidad, que es una medida de la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios proporcionales en los distintos coeficientes. El cálculo de las elasticidades da como resultado:

$$E_{P_1} = \frac{P_1}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial P_1} = \frac{1}{2}$$

$$E_{P_i} = \frac{P_i}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial P_i} = \frac{1}{12} \quad \text{para } i=2, \dots, 6$$

$$E_{F_7} = \frac{F_7}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial F_7} = \frac{1}{12}$$

Por lo tanto, la elasticidad del estadio de semillas es seis veces mayor que la elasticidad de cualquier supervivencia o de la fecundidad. Siendo:

$$\lambda = \lambda E_{P_1} + \sum_{i=2}^6 \lambda E_{P_i} + \lambda E_{F_7}$$

la elasticidad se puede interpretar como el aporte que hace cada uno de los estadios al crecimiento poblacional y en consecuencia, evaluar la importancia relativa de las diferentes transiciones del ciclo de vida.

### 3.2.3 ANALISIS COMPARATIVOS ENTRE POBLACIONES

En los diversos análisis que hemos visto hasta el momento, todos los índices calculados se refieren al comportamiento de una sola población. En esta parte vamos a presentar cuatro análisis:

- Test de Aleatorización Modificado

- Experimentos de Simulación Demográfica
- Modelo Determinístico
- Modelo Estocástico

en los que se comparan resultados de las dos poblaciones, de áreas quemadas y sin quemar, analizadas por nosotros.

### 3.2.3.1 Test de Aleatorización Modificado

Mediante este test, un test de aleatorización de Fisher (Snedecor & Cochran 1967) modificado, vamos a estimar si la diferencia que existe entre los  $\lambda$  de nuestras dos poblaciones, quemada ( $\lambda_q$ ) y sin quemar ( $\lambda_{sq}$ ), es significativa o no. La hipótesis nula es que no existen diferencias entre ambas poblaciones.

Sea  $\Delta\lambda$  ( $\lambda_q - \lambda_{sq}$ ) la diferencia encontrada entre las dos poblaciones. Los lambdas, como vimos, se calcularon en base a las probabilidades de transición de:

- dos muestras de 1.000 semillas;
- dos muestras de 1.000 individuos en su fase vegetativa;
- dos muestras de 15 plantas reproductivas quemadas y sin quemar.

El test de aleatorización consiste en agrupar los datos de las 2.000 semillas, realizar combinaciones al azar, dividir este vector en dos vectores de 1.000 y obtener un

coeficiente de transición promedio para cada uno de ellos. Con dos muestras independientes de tamaño  $n$ , existen  $i$  posibles combinaciones, siendo  $i = (2n!)/(n!)^2$  (Snedecor & Cochran 1967) . Haciendo lo mismo con la supervivencia de la fase vegetativa y los valores de fecundidad, podemos calcular  $\Delta\lambda_1, \dots, \Delta\lambda_i$ . Por último se contabilizan cuántos  $\Delta\lambda_i$  son mayores o iguales (en valor absoluto para un test de dos colas) que el  $\Delta\lambda$  de los datos reales; llamemos  $S$  a este valor. La probabilidad de significación viene dada por  $P = S/i$ .

Para los casos de la transición de la fase vegetativa y del banco transitorio de semillas, dado que no pudimos realizar las combinaciones (por limitaciones de la computadora), hicimos una modificación del test. En vez de combinar, se generó una distribución binomial  $\text{Bin}(\hat{p}, 1.000)$  donde  $\hat{p}$  es el promedio de los dos estimados de probabilidad de sobrevivir la fase vegetativa, por ejemplo. Para ello se utilizó la aproximación normal, generando  $N(1.000\hat{p}, 1.000\hat{p}(1-\hat{p}))$ . A partir de la distribución binomial, se generaron dos muestras de 1.000 al azar. La razón para esta modificación, es que debe ser similar combinar 2.000 individuos en dos grupos de 1.000, a generar dos muestras al azar de 1.000 a partir de la distribución binomial adecuada.

### 3.2.3.2 Experimentos de Simulación Demográfica

Estos análisis, conocidos como Life Table Response Experiments (LTREs), evalúan las respuestas de la población a los factores medioambientales, lo que se ha hecho generalmente a través de  $\lambda$ , ya que éste resume los resultados al integrar la información de todo el ciclo de vida. En nuestro caso, hemos estudiado el efecto que tiene la presencia o ausencia del fuego a finales de la época seca sobre la tasa de crecimiento, pero Caswell (1989) ha desarrollado un modo de descomponer el efecto del factor sobre  $\lambda$ , en las contribuciones de las distintas tasas vitales. Con este método vamos a analizar, por lo tanto, la importancia que tienen las distintas transiciones en la diferencia entre los  $\lambda$  de las poblaciones quemada y sin quemar. Sea  $\Delta\lambda$  la diferencia entre las tasas de crecimiento de ambas poblaciones, que mide el efecto del fuego sobre la tasa de crecimiento y puede ser aproximado mediante:

$$\Delta\lambda \approx (P_1^a - P_1^{sa}) \frac{\partial\lambda}{\partial P_1} \bigg|_{\frac{A^a + A^{sa}}{2}} + \sum_{i=2}^6 (P_i^a - P_i^{sa}) \frac{\partial\lambda}{\partial P_i} \bigg|_{\frac{A^a + A^{sa}}{2}}$$

$$+ (F_7^a - F_7^{sa}) \frac{\partial\lambda}{\partial F_7} \bigg|_{\frac{A^a + A^{sa}}{2}}$$

donde, como se vio anteriormente, en  $P_1$  están integradas las seis transiciones correspondientes a los estadios de semillas. Cada término es la diferencia entre los valores que asume un parámetro demográfico en las dos poblaciones, multiplicado por la sensibilidad del  $\lambda$  a cambios en dicho parámetro, y estima las contribuciones de estas diferencias al efecto del fuego sobre el crecimiento de la población, evaluada en una matriz promedio de las dos matrices que se están comparando.

### 3.2.3.3 Modelos determinístico y estocástico

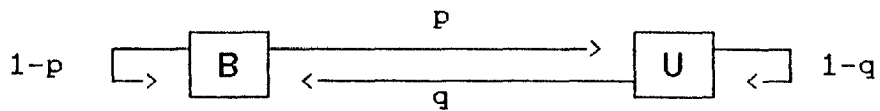
Con el fin de establecer cada cuántos años se tendría que quemar la sabana para que esta especie presente un crecimiento positivo, procedimos a aplicar dos modelos, uno determinístico y otro estocástico (Silva et al. 1991). Llamemos  $Q$  y  $P$  a las matrices de proyección para las poblaciones quemada y sin quemar respectivamente. Un modelo determinístico de un ambiente que se quemó una vez cada  $\alpha$  años, viene dado por:

$$n(t+\alpha) = BU^{\alpha-1}n(t)$$

donde:

$$B = Q^{12} \quad \text{y} \quad U = P^{12}$$

Pero en términos generales, siendo el fuego un proceso estocástico, es posible utilizar un modelo en el que la quema es una variable aleatoria. Este modelo usa para ello una cadena simple de Markov de primer orden:



donde:

-p es la probabilidad de que un año sin quema ocurra a continuación de uno con quema;

-q es la probabilidad de que un año con quema siga a un año sin quemar.

Este modelo puede ser caracterizado por la frecuencia  $\alpha$  del fuego y un valor de autocorrelación  $\rho$ . Para más detalles, dirigirse al trabajo de Silva et al. antes mencionado.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 EL FUEGO Y EL COMPORTAMIENTO DEMOGRAFICO DE *A.brevifolius*

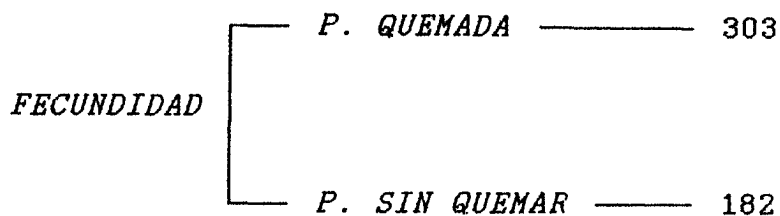
#### 4.1.1 COEFICIENTES DE TRANSICION

Las supervivencias de los individuos de ambas poblaciones de *A.brevifolius* a lo largo de su período vegetativo se presentan a continuación (tabla 2):

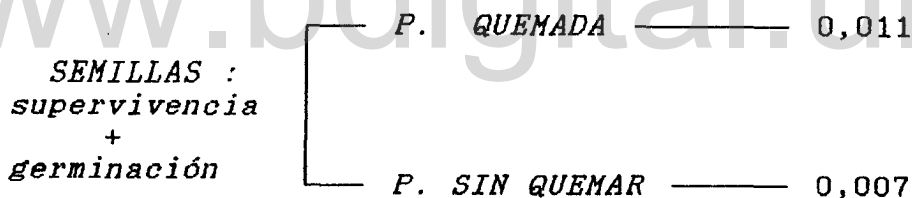
TABLA 2. Supervivencias (proporción de individuos) de *A.brevifolius* en las parcelas quemada y sin quemar.

POBLACION	MESES				
	AGOS.	SEPT.	OCT.	NOV.	DIC.
QUEMADA	0,98	0,97	0,98	0,96	0,95
SIN QUEMAR	0,87	0,86	0,86	0,93	0,87

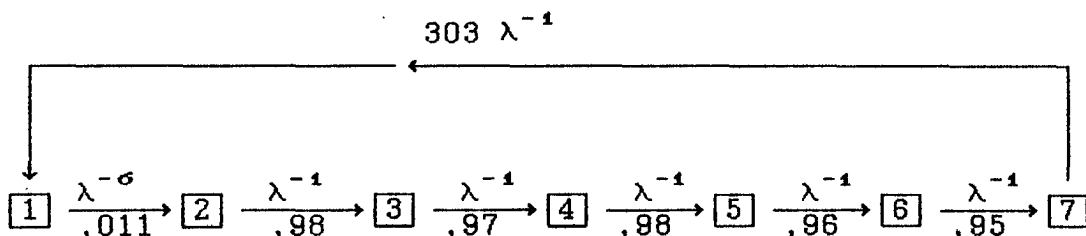
Los valores de fecundidad por planta, son:



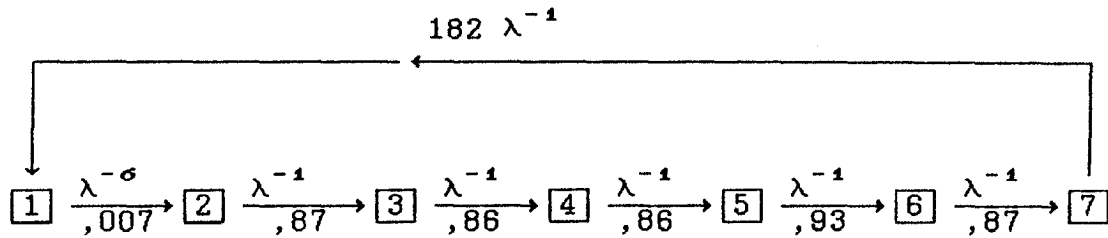
Los coeficientes de transición de semillas a plántulas de las dos poblaciones son:



El grafo para la población quemada es, por lo tanto:



y el grafo de la sin quemar:



#### 4.1.2 TASAS DE CRECIMIENTO

Como se puede ver, todos los coeficientes de transición de la población de la parcela quemada son superiores a los de la no quemada. Esto se refleja en las tasas de crecimiento de ambas poblaciones, cuyos valores son:

$\lambda$ mensual	P. QUEMADA	1,0899
	P. SIN QUEMAR	0,9664

Estos valores, como se vio en el modelo, representan la tasa de crecimiento mensual, que corresponde a la unidad de

tiempo de proyección. La tasa de crecimiento anual, que viene dada por  $\lambda^{12}$  y cuyo logaritmo neperiano es igual a  $r$  (la tasa intrínseca de crecimiento correspondiente a la ecuación de Lotka) tiene los siguientes valores:

$\lambda$	P. QUEMADA	2,8105 ( $r = 1,03$ )
	P. SIN QUEMAR	0,6635 ( $r = -0,41$ )

Nuestro primer punto de interés es saber si la diferencia entre los  $\lambda$  de ambas poblaciones es significativa. Para ello aplicamos el test de aleatorización de Fisher modificado, descrito con anterioridad. Realizando 4.000 combinaciones del mismo, se encontró que en éstas, solamente 15 de los  $\Delta\lambda$  presentan un valor igual o superior al  $\Delta\lambda$  (2,1470) real. Cabe señalar que para determinar esta cifra se tomaron los valores absolutos de los  $\Delta\lambda_i$ , por lo que este es un test de dos colas. La probabilidad obtenida es:

$$P = \frac{16}{4.001} = 0,0040$$

donde tanto en el numerador como en el denominador se está incluyendo la combinación correspondiente al  $\Delta\lambda$  original.

Este resultado implica que la hipótesis nula se rechaza, ya que la diferencia entre nuestras dos poblaciones es altamente significativa, al existir una probabilidad inferior al 0,4% de encontrar un  $\Delta\lambda$  tan grande como el observado.

En base a estos resultados podemos decir que la dinámica de ambas poblaciones es sustancialmente distinta. La población quemada presenta un rápido crecimiento, mientras que la protegida del fuego decrece. *A.brevifolius* requeriría, por lo tanto, de quemas a finales de la época seca, o de un disturbio con efectos equivalentes, para su crecimiento en esta sabana.

#### 4.1.3 FRECUENCIA DEL FUEGO

Conocido el hecho de que esta especie es dependiente del fuego para su crecimiento, o de un disturbio equivalente en sus efectos, quedaría por responder cuál es la frecuencia de quemas necesarias para que no descienda, dado que en las sabanas la frecuencia de quemas, aunque muchas veces es anual, puede variar.

Los resultados de los modelos estocástico y determinístico, realizados para analizar este punto, se presentan en las figuras 1 y 2, respectivamente. Podemos ver que:

- En ambos modelos la tasa de crecimiento poblacional,  $\lambda$ , está positivamente correlacionada con la frecuencia del fuego.

- El punto crítico de la frecuencia de quema que predicen ambos modelos es prácticamente el mismo, aproximadamente 0,29. Esto significa que para que la población no disminuya, debe producirse una quema por lo menos cada tres años ( $Q-SQ-SQ$ ).

- En el modelo estocástico el efecto de la frecuencia del fuego es el mismo, independientemente del valor de la autocorrelación (-,05 , 0 , 0,5) que se utilice.

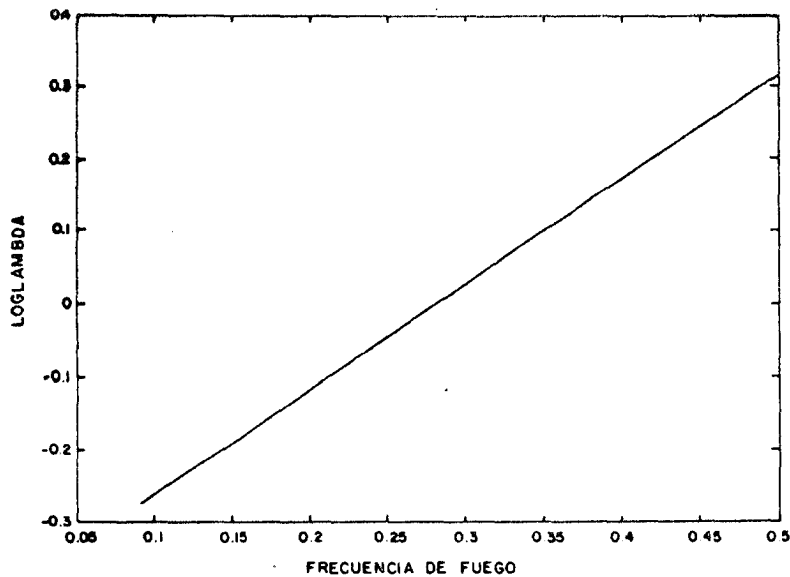


Figura 1. Tasa de crecimiento poblacional ( $\log \lambda$ ) de *A. brevifolius* como función de la frecuencia de fuego, en un ambiente periódico y determinístico.

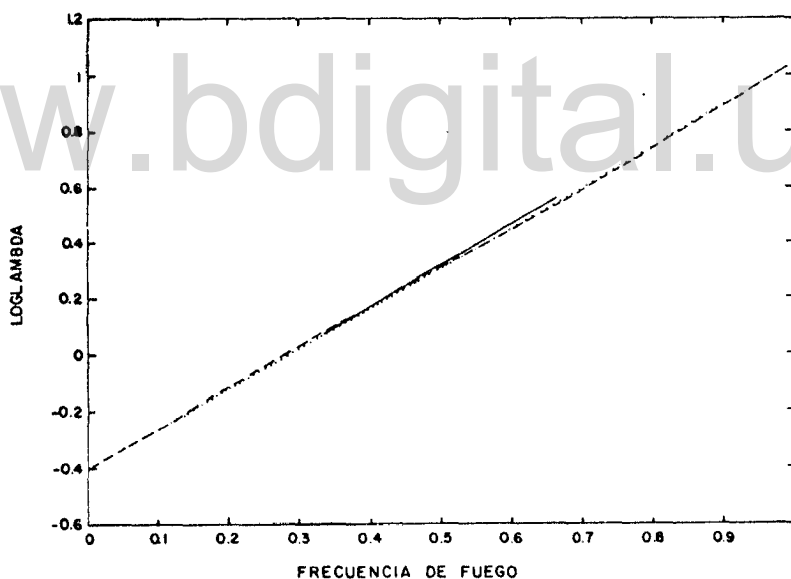


Figura 2. Tasa de crecimiento poblacional ( $\log \lambda$ ) estocástica, como función de una frecuencia de fuego promedio en un ambiente estocástico autocorrelacionado. Autocorrelaciones medioambientales: - 0,5 (—); 0 (---); 0,5 (···). La línea para - 0,5 es truncada porque las frecuencias de fuego fuera de ese rango, no son posibles con esta autocorrelación.

#### 4.1.4 DISTRIBUCION ESTABLE DE EDADES Y VALOR REPRODUCTIVO

##### 4.1.4.1 Distribución Estable de Edades

Como se sabe, la distribución estable de edades es la proporción de individuos de cada categoría de edad, a la cual tenderá cualquier población siempre que se asuma que los distintos coeficientes de transición son constantes (Vandermeer, 1981). Es un concepto extremadamente importante en demografía, que es independiente del número de individuos de la población (la población puede crecer, decrecer o permanecer constante) y de la distribución de edades iniciales  $n(0)$ .

Las distribuciones estables de las dos poblaciones se presentan en la figura 3. Aunque la presencia o ausencia del fuego determinan tasas de crecimiento poblacional muy distintas, no afectan la distribución estable de edades. Se observa una disminución marcada en la transición de semillas a plántulas (clases 1 a 2), mientras que durante la fase vegetativa, la proporción de individuos permanece prácticamente constante.

#### 4.1.4.2 Valor Reproductivo

El valor reproductivo es un parámetro poblacional que ha tenido y tiene importantes implicaciones para la ecología y la evolución. Fue definido por Fisher (1930) y representa la contribución relativa, en número de descendientes promedio, que hará un individuo determinado a la generación siguiente, entre su edad actual y el momento de su muerte.

Las curvas correspondientes a los valores reproductivos de las poblaciones quemada y sin quemar de *A.brevifolius* se encuentran en la figura 4. Nuevamente la tendencia de ambas es la misma, pero en este caso existen diferencias de magnitud entre ambas poblaciones, ya que la quemada presenta valores reproductivos superiores durante todo el ciclo de vida. Estas diferencias se acentúan levemente a partir de la clase 5.

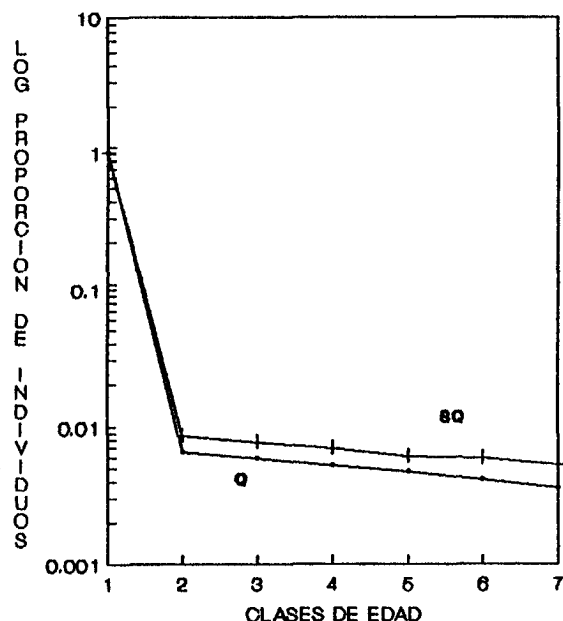


Figura 3. Logaritmo de la Distribución Estable de Edades de las poblaciones del área quemada (Q) y sin quemar (SQ).

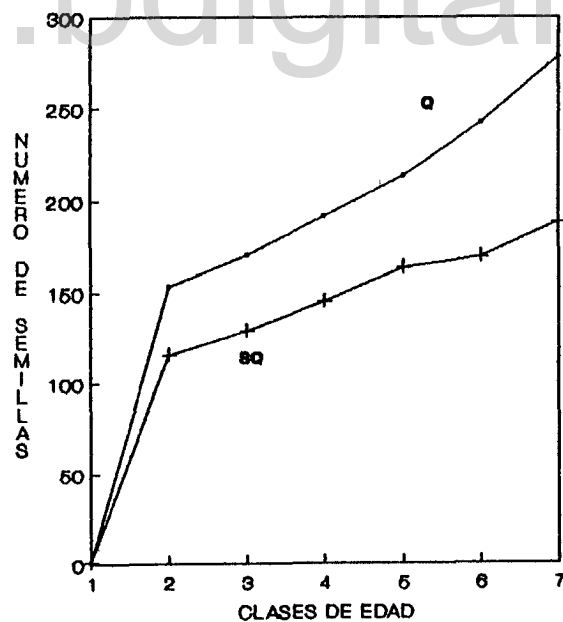


Figura 4. Valores Reproductivos de las distintas clases de edad de las poblaciones del área quemada (Q) y sin quemar (SQ).

#### 4.1.5 SENSIBILIDADES Y ELASTICIDADES

La sensibilidad, que como ya vimos es un índice que analiza la respuesta de la tasa de crecimiento a variaciones en los coeficientes de transición, es una manera de estimar qué transiciones son las más críticas en un ciclo de vida. En la figura 5, en la que se grafican las sensibilidades de las dos poblaciones estudiadas, se pone en evidencia que:

- La transición crítica es la de semillas a plántulas, ya que  $\lambda$  es mucho más sensible a variaciones en ella.

- $\lambda$  presenta las mismas sensibilidades a cambios en cualquiera de las transiciones de la fase vegetativa, con valores intermedios al de la transición de semillas a plántulas y al de fecundidad.

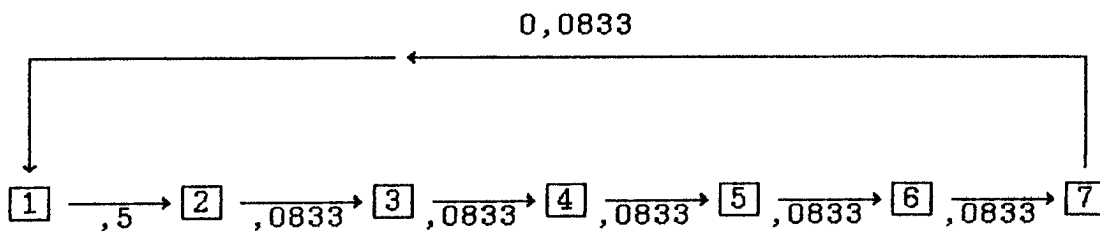
- $\lambda$  presenta una sensibilidad extremadamente baja a variaciones en la fecundidad.

- Ambas poblaciones tienen prácticamente las mismas sensibilidades.

En lo que respecta a las elasticidades, ya vimos anteriormente (pag. 40) que el resultado es independiente de

los valores que presenten los distintos coeficientes de transición. Esto implica que:

- Las elasticidades vienen determinadas por la estructura del ciclo de vida.
- Las elasticidades son iguales para las dos poblaciones:



Podemos observar que la elasticidad de la primera transición es 6 veces mayor que las elasticidades de las supervivencias o de la fecundidad. Si pensamos que en ella están incluidas 6 transiciones y la desglosamos, tenemos que todas las elasticidades son iguales entre sí.

#### 4.1.6 EXPERIMENTOS DE SIMULACION DEMOGRAFICA

Los resultados de este análisis se presentan en la figura 6. Dado que la transición de semillas a plántulas ( $P_1$ ) abarca un período de 6 meses, procedimos a calcular las

contribuciones de las distintas transiciones ( $\rho_1 \dots \rho_6$ ) incluidas en  $P_1$ , suponiendo que  $\rho_1 = \rho_2 = \dots = \rho_6$ . Se puede observar que la diferencia entre las tasas de crecimiento ambas poblaciones se debe principalmente a cambios en la fecundidad. Las contribuciones a esta diferencia de la transición de semillas a plántulas y de las supervivencias son muy inferiores y similares entre sí. La protección de la quema afecta en primer término, por lo tanto, a la fecundidad por individuo.

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

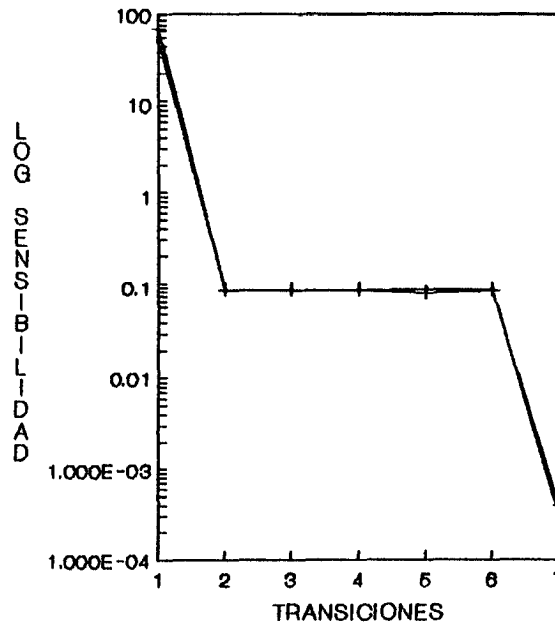


Figura 5. Sensibilidades de los lambda de las poblaciones del área quemada y sin quemar a cambios en los coeficientes de transición.

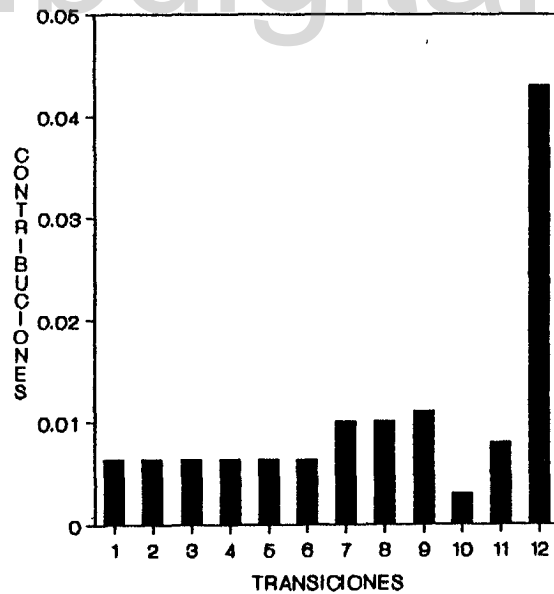


Figura 6. Contribuciones de las distintas transiciones en la diferencia encontrada entre los lambdas de la población del área quemada y las sin quemar.

## 4.2 LOS DISTURBIOS, SUS INTERACCIONES Y *A.brevifolius*

### 4.2.1 NUMERO DE PLANTULAS

Si observamos los resultados del análisis de varianza 3x2x2 (tabla 3), podemos ver que:

- La perturbación del suelo es el único disturbio que presenta efectos principales, y altamente significativos, sobre el número de plántulas.

- No hay interacción entre los tratamientos al suelo y los de quema o vegetación.

En la tabla 4 se puede observar que:

- Disgregar el suelo produce una disminución muy pronunciada en el número de plántulas (29 contra 121 en suelos intactos). El efecto es el mismo en cualquiera de los tratamientos de quema y vegetación.

- Ni la quema a finales de la época seca, ni los cambios en la cantidad de biomasa existente, influyen sobre esta variable.

TABLA 3. Analisis de Varianza (3x2x2) del Logaritmo Neperiano del N° de Plántulas. No se presenta la interacción triple, ya que no fue significativa. La suma de cuadrados correspondiente se agregó a la del error. (\*):p <0,05; (\*\*):p <0,01.

TRATAMIENTOS A	GL	F	NIVEL DE SIGNIFICACION
<i>EFFECTOS PRINCIPALES</i>	4	8,33	,0002
<i>VEGETACION</i>	2	2,28	,1223
<i>SUELO</i>	1	25,80	,0000 **
<i>QUEMA</i>	1	2,97	,0965
<i>INTERACCION</i>	5	,88	,5081
<i>VEG. -SUELO</i>	2	,21	,8101
<i>VEG. -FUEGO</i>	2	1,60	,2215
<i>SUE. -FUEGO</i>	1	,78	,3945
<i>RESIDUO</i>	26	-	-
<i>TOTAL(CORR.)</i>	35	-	-

TABLA 4. Promedio del N° de Plántulas en suelos intactos y modificados.

TRATAMIENTO	REPLICAS	$\bar{X}$ N° PLANTULAS
<i>SUELO INTACTO</i>	18	121
<i>SUELO MODIFICADO</i>	18	29

Simbólicamente se podría resumir lo concerniente al número de plántulas de la siguiente manera:

<i>Nº DE PLANTULAS</i>		
-----		
<i>SM &lt; SI</i>		
<i>VI</i>	<i>= 1CC</i>	<i>= CMC</i>
<i>Q = SQ</i>		

#### 4.2.2 SUPERVIVENCIA

En la tabla 5, correspondiente a los efectos principales e interacciones de los distintos disturbios sobre la supervivencia, podemos observar que:

- El fuego no presenta ni efectos principales, ni interacciones con los dos tratamientos al suelo y los tres de vegetación.

- Tanto los cambios en la vegetación, como la modificación del suelo, tienen efectos principales altamente significativos sobre esta variable.

- Existe una interacción altamente significativa entre los tratamientos a la vegetación y al suelo. Esto implica que el efecto de los tratamientos al suelo, depende del tratamiento aplicado a la vegetación y viceversa.

TABLA 5. Análisis de Varianza (3x2x2) de la Supervivencia. No se presenta la interacción triple ya que no fue significativa. La suma de cuadrados correspondiente se agregó a la del error. (\*):p <0,05; (\*\*):p <0,01.

TRATAMIENTOS A	GL	F	NIVEL DE SIGNIFICACION
<i>EFECTOS PRINCIPALES</i>	4	24,61	,0000
<i>VEGETACION</i>	2	19,28	,0000 **
<i>SUELO</i>	1	58,73	,0000 **
<i>QUEMA</i>	1	1,15	,2938
<i>INTERACCION</i>	5	4,67	,0035
<i>VEG. -SUELO</i>	2	10,15	,0006 **
<i>VEG. -FUEGO</i>	2	,80	,4579
<i>SUE. -FUEGO</i>	1	1,46	,2382
<i>RESIDUO</i>	26	-	-
<i>TOTAL (CORR.)</i>	35	-	-

TABLA 6. Promedios de la Supervivencia en las combinaciones de los tratamientos al suelo y la vegetación. En el margen inferior y derecho se presentan los niveles de significación resultantes del Analisis de Varianza que evalua los efectos simples de estos dos tipos de tratamientos. (\*):p <0,05; (\*\*):p <0,01.

$\bar{X}$ SUPERVIVENCIA (PROPORCION DE INDIVIDUOS)			
	S. INTACTO	S. MODIFICADO	
<i>V. INTACTA</i>	0,3283	0,8217	**
<i>1C COMPET.</i>	0,4783	0,8667	**
<i>CM COMPET.</i>	0,8500	0,9100	

\*\*

Se hace necesario, por lo tanto, realizar el análisis de varianza para estudiar los efectos simples de estos tratamientos. Los resultados de la tabla 6 muestran que:

- Perturbar el suelo produce un incremento altamente significativo de la supervivencia cuando se combina con VI o con 1CC, pero no existen diferencias entre los SI y SM cuando se cortan mensualmente las competidoras.

- Hay diferencias altamente significativas entre VI, 1CC y CMC cuando el suelo no se altera, pero cuando se modifica éste, la supervivencia es la misma en los tres tratamientos de vegetación. El análisis de Tukey (tabla 7) muestra que en los SI no existen diferencias entre VI y 1CM, mientras que CMC se diferencia de ambas.

Si relacionamos estos hechos (ver figura 7 y tabla 6), podemos decir que:

- Tanto perturbar el suelo, como reducir al máximo la competencia interespecífica (CMC), tienen el mismo efecto sobre la supervivencia: incrementarla en aproximadamente 2,56 veces, con respecto a la comunidad intacta.

- Cuando se combinan ambos tratamientos, su efecto es el mismo que cuando actúa cada uno por separado.

- Un solo corte a las competidoras no determina

variaciones en la supervivencia con respecto a la comunidad intacta.

Además, la presencia o ausencia del fuego a finales de la época seca no produce ningún efecto, sea cual sea el tratamiento, sobre la supervivencia. En resumen tenemos que:

<i>SUPERVIVENCIA</i>	
$CMC + SI =$	$\frac{VI}{CMC} + SM > SI + \frac{VI}{1CC}$
$Q =$	$SQ$

TABLA 7. Test de Tukey para comparación de medias de la Supervivencia, entre los tres tratamientos a la vegetación en suelos intactos. Cuando los \* se encuentran en la misma columna, no hay diferencias significativas ( $p=0,05$ ) entre los promedios correspondientes.

<i>SUELO INTACTO</i>	
<i>V. INTACTA</i>	*
<i>1C COMPET.</i>	*
<i>CM COMPET.</i>	*

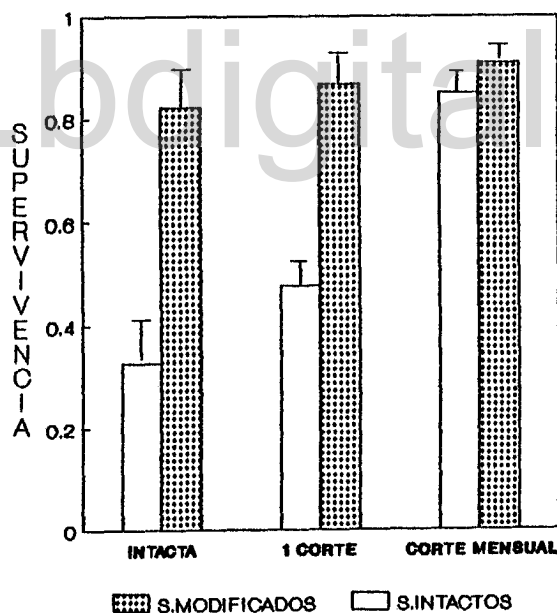


Figura 7. Supervivencia (media + ES) de los suelos intactos y modificados bajo los tres tratamientos de vegetación.

#### 4.2.3 BIOMASA AEREA POR PLANTA

En lo que respecta a la biomasa por planta, se puede ver en la tabla 8 que :

- Los efectos principales de los tratamientos a la vegetación y al suelo son altamente significativos.

- La quema presenta efectos significativos.

- No hay interacción entre los distintos tratamientos de vegetación, suelo, y quema.

En la tabla 9 se pone en evidencia que:

- Cortar mensualmente las competidoras determina un incremento de gran magnitud en el peso seco por planta con respecto a la vegetación intacta, mientras que ICC produce un aumento moderado.

- Disgregar el suelo se muestra muy superior a dejarlo intacto en términos de la biomasa por individuo; el incremento que genera es similar al de CMC.

- En las áreas quemadas, las plantas de *A.brevifolius* alcanzan un mayor tamaño que en las áreas sin quemar.

Dado que no hay interacción, los efectos de cada factor son los mismos en los niveles de los otros factores. Por ejemplo, cuando se combinan SM y CMC, la biomasa es mayor que en SI con CMC o que en SM con VI.

*BIOMASA POR PLANTA*

*CMC > 1CC > VI*

*SM > SI*

*Q > SQ*

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

TABLA 8. Análisis de Varianza (3x2x2) del Logaritmo Neperiano de la Biomasa por Aérea Planta. No se presenta la interacción triple ya que no fue significativa. La suma de cuadrados correspondiente se agregó a la del error. (\*): $p < 0,05$ ; (\*\*): $p < 0,01$ .

TRATAMIENTOS A	GL	F	NIVEL DE SIGNIFICACION
<i>EFFECTOS PRINCIPALES</i>	4	33,80	,0000
VEGETACION	2	23,58	,0000 **
SUELO	1	83,71	,0000 **
QUEMA	1	4,67	,0400 *
<i>INTERACCION</i>	5	1,64	,1852
VEG. -SUELO	2	2,77	,0810
VEG. -FUEGO	2	1,30	,2884
SUE. -FUEGO	1	,04	,8529
RESIDUO	28	-	-
TOTAL (CORR.)	35	-	-

TABLA 9. Promedios de la Biomasa Aérea por Planta para los distintos tratamientos de vegetación, suelo y quema.

TRATAMIENTO	REPLICAS	$\bar{X}$ BIOMASA AEREA POR PLANTA (GR.)
V. INTACTA	12	1,3350
1C COMPET.	12	2,4250
CM COMPET.	12	4,1317
S. INTACTO	18	0,8661
S. MODIFICADO	18	4,3950
CON QUEMA	18	3,0089
SIN QUEMA	18	2,2722

#### 4.2.4 FECUNDIDAD POR PLANTA

Los resultados del análisis de los efectos principales para esta variable, son similares (tabla 10) a los encontrados para la biomasa por planta, ya que :

- El fuego tiene efectos principales significativos.
- Los tratamientos a la vegetación y la modificación del suelo tienen efectos altamente significativos.

La diferencia entre las dos variables estriba en el hecho de que en la fecundidad se presenta interacción entre los tratamientos a la vegetación y al suelo, por lo que hay que analizar estos dos tipos de disturbios. Si observamos los resultados (tabla 11), podemos notar que:

- Disgregar el suelo produce un incremento altamente significativo en dos de los tratamientos a la vegetación, VI y ICC, pero no existen diferencias entre los dos tipos de suelo cuando se cortan mensualmente las competidoras.

- Hay diferencias altamente significativas entre los tres tratamientos a la vegetación en SI y el análisis de Tukey (tabla 12) muestra que los tres difieren entre sí. En la tabla 11 y en la figura 8, se puede ver claramente que

CMC produce un aumento considerable en el número de espiguillas con respecto a VI, mientras que ICC determina un incremento intermedio al de CMC.

- Hay diferencias significativas entre los tres tratamientos de vegetación en los suelos modificados, aunque el test de Tukey no encuentra diferencias en sus medias. En la figura 8 se puede ver que la mayor diferencia se halla nuevamente entre VI y CMC y ésta debe ser la que detecta el análisis de varianza.

En resumen, se puede decir que:

- Tanto modificar el suelo como cortar mensualmente las competidoras produce un incremento comparable en la fecundidad por planta con respecto a la comunidad intacta.

- Cuando se combinan estos dos tratamientos el efecto es superior a cuando actúan separadamente, lo que determina que SM-CMC se diferencie de SM-VI, pero no de SM-ICC y SI-CMC.

- Un corte de las competidoras determina un aumento moderado de esta variable. Ello se pone en evidencia solamente en los suelos intactos, ya que cuando se perturba el suelo, el efecto de éste anula el de ICC.

- El fuego es favorable en términos de fecundidad independientemente del resto de los factores (ver tabla 10 y 13).

<i>FECUNDIDAD POR PLANTA</i>	
$CMC + SI > 1CC + SI > VI + SI$	
$CMC + SM$	$= \boxed{1CC + SM}$
	$> \boxed{VI + SM}$
	$Q > SQ$

www.bdigital.ula.ve

TABLA 10. Análisis de Varianza (3x2x2) del Logaritmo Neperiano de la Fecundidad por Planta. No se presenta la interacción triple ya que no fue significativa. La suma de cuadrados correspondiente se agregó a la del error. (\*):p <0,05%; (\*\*):p <0,01.

TRATAMIENTO A	GL	F	NIVEL DE SIGNIFICACION
<i>EFECTOS PRINCIPALES</i>	4	28,31	,0000
VEGETACION	2	26,18	,0000 **
SUELO	1	54,55	,0000 **
QUEMA	1	6,32	,0185 *
<i>INTERACCION</i>	5	2,62	,0477
VEG. -SUELO	2	4,96	,0149 *
VEG. -FUEGO	2	1,11	,3437
SUE. -FUEGO	1	,95	,3486
RESIDUO	26	-	-
TOTAL(CORR.)	35	-	-

TABLA 11. Promedios de la Fecundidad por Planta en las distintas combinaciones de los tratamientos al suelo y a la vegetación. En el margen inferior y derecho se presentan los niveles de significación resultantes del Análisis de Varianza que evalúa los efectos simples de estos dos tipos de tratamientos. (\*):p<0,05;(\*\*):p <0,01.

$\bar{X}$ FECUNDIDAD POR PLANTA (N° ESPIGUILLAS)			
	S. INTACTO	S. MODIFICADO	
V. INTACTA	203,00	1.859,33	**
1C COMPET.	618,17	2.307,67	**
CM COMPET.	1.983,17	3.544,83	
	**	*	

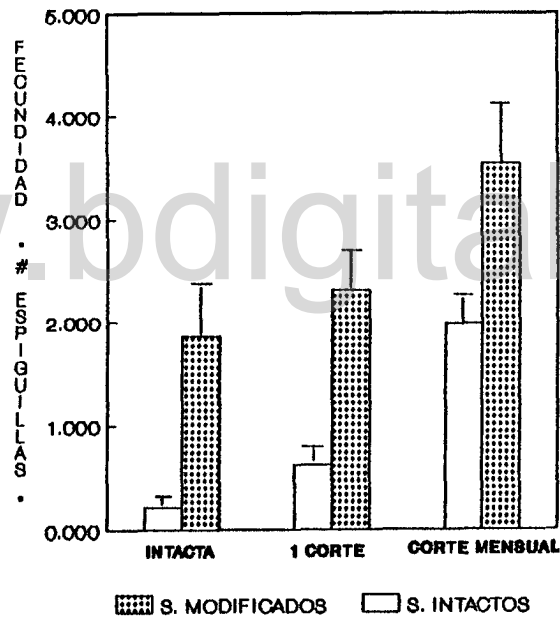


Figura 8. Fecundidad por planta (media + ES) en suelos intactos y perturbados bajo los tres tratamientos de vegetación.

TABLA 12. Test de Tukey para comparación de medias de la Fecundidad por Planta, entre los tres tratamientos a la vegetación en suelos intactos y modificados. Cuando los \* se encuentran en la misma columna, no hay diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los promedios correspondientes.

	<i>SUELO INTACTO</i>	<i>SUELO MODIFICADO</i>
<i>V. INTACTA</i>	*	*
<i>1C COMPET.</i>	*	*
<i>CM COMPET.</i>	*	*

www.bdigital.ula.ve

TABLA 13. Promedios de la Fecundidad por Planta en ausencia y presencia de fuego a finales de la época seca.

	<i>REPLICAS</i>	$\bar{X}$ <i>FECUNDIDAD POR PLANTA</i> ( <i>N° ESPIGUILLAS</i> )
<i>CON QUEMA</i>	18	2.094,67
<i>SIN QUEMA</i>	18	1.410,72

#### 4.2.5 RELACION FECUNDIDAD-BIOMASA

El hecho de encontrar diferencias entre fecundidad y biomasa, cuando lo esperado era que estas dos variables estuviesen altamente correlacionadas y por ende se obtuviesen los mismos resultados en el análisis factorial, nos lleva a indagar cuál es la relación de la fecundidad con respecto a la biomasa. Los resultados de las regresiones entre ambas variables son:

$$\begin{aligned}y &= 447 + 496x & (r &= 0,805) \\y &= 387 + 569x - 0,018x^2 & (r &= 0,807) \\y &= 764x - 0,038x^2 & (r &= 0,781)\end{aligned}$$

Como se puede ver, los coeficientes de los términos de segundo grado resultan despreciables, lo que implica que estas regresiones son prácticamente lineales. Además, los coeficientes de correlación son iguales y significativos a un nivel del 1% (0,01). Podemos decir, por lo tanto, que ambas variables están altamente correlacionadas, siendo el número de espiguillas linealmente dependiente de la biomasa por planta (ver figura 9).

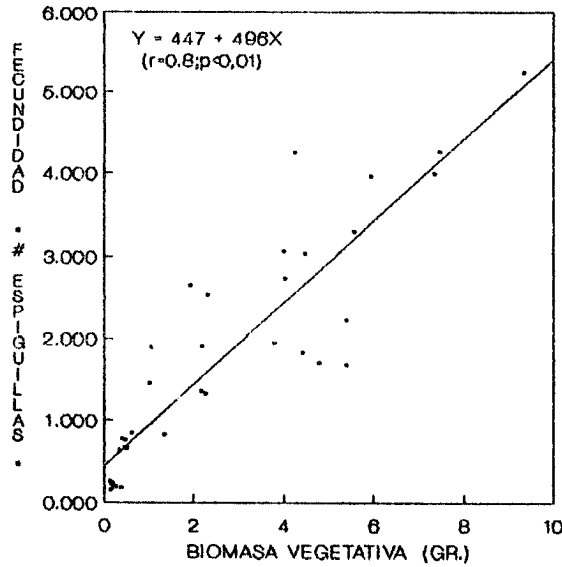


Figura 9. Fecundidad por planta versus Biomasa vegetativa aérea por planta. Datos obtenidos (°); ajustados (-). r=coeficiente de correlación.

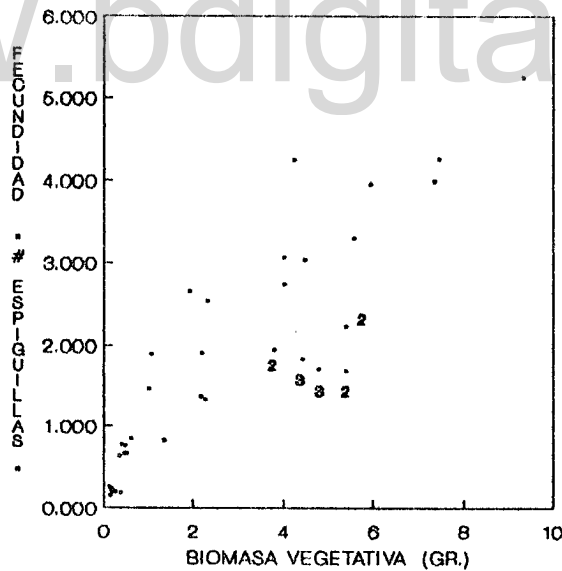


Figura 10. Fecundidad por planta versus Biomasa vegetativa aérea por planta. Se señalan dos de los tres tratamientos de suelo modificado + 1 Corte Competidoras (3) y los tres de suelo perturbado + Corte Mensual Competidoras (2).

Por otro lado, un análisis detallado del gráfico de fecundidad por planta versus biomasa por planta (figura 10), pone en evidencia que hay 5 puntos que presentan valores de fecundidad menores en relación a la biomasa por individuo. Estos puntos corresponden a SM-1CC (2) y SM-CMC (3) y son los que deben estar determinando que en la fecundidad por planta:

- No haya diferencias significativas entre corte mensual de las competidoras de suelos intactos y modificados.

- Solamente existan diferencias significativas entre CMC y VI en los suelos modificados.

#### 4.2.6 BIOMASA POR PARCELA

Con respecto a la Biomasa total, se puede ver en la tabla 14 que:

- Los tratamientos a la vegetación y al suelo determinan diferencias altamente significativas en esta variable.

- Hay una interacción altamente significativa entre ambos tipos de tratamientos.

- El fuego no presenta ni efectos principales, ni interacciones.

TABLA 14. Análisis de Varianza (3x2x2) del Logaritmo Neperiano de la Biomasa Aérea por Parcela. No se presenta la interacción triple ya que no fue significativa. La suma de cuadrados correspondiente se agregó a la del error. (\*):p <0,05%; (\*\*):p <0,01.

TRATAMIENTO A	GL	F	NIVEL DE SIGNIFICACION
<i>EFFECTOS PRINCIPALES</i>			
VEGETACION	2	41,82	,0000 **
SUELO	1	35,41	,0000 **
QUEMA	1	0,09	,7757
<i>INTERACCION</i>			
VEG.-SUELO	2	7,32	,0030 **
VEG.-FUEGO	2	2,81	,0786
SUE.-FUEGO	1	2,15	,1543
RESIDUO	26	-	-
TOTAL(CORR.)	35	-	-

TABLA 15. Promedios de la Biomasa Aérea por Parcela en las combinaciones de los distintos tratamientos al suelo y a la vegetación. En el margen inferior y derecho, se presentan los niveles de significación resultantes del Análisis de Varianza que evalúa los efectos simples de estos dos tipos de tratamientos. (\*):p<0,05; (\*\*):p <0,01.

$\bar{X}$ BIOMASA AEREA POR PLANTA (GR.)			
	S. INTACTO	S. MODIFICADO	
V. INTACTA	17,08	62,66	**
1C COMPET.	22,30	119,28	**
CM COMPET.	236,76	265,97	
	**	**	

En el análisis simple de los tratamientos a la vegetación y al suelo, los resultados muestran (tabla 15) que:

- Los suelos perturbados producen un incremento altamente significativo de la biomasa total en dos condiciones de vegetación, VI y 1CC, pero no hay diferencias entre SI Y SM cuando se cortan mensualmente las competidoras.

- Hay diferencias altamente significativas entre los tres tratamientos de vegetación en ambas condiciones de suelo. El análisis para comparación de medias (tabla 16) encuentra que en los suelos modificados, VI, 1CC y CMC difieren entre sí (CMC es quien determina un mayor incremento de la biomasa y 1CC un aumento intermedio). En los intactos, VI y 1CC son iguales y CMC superior a ellos.

En base a estos resultados (ver también figura 11), se puede decir, por lo tanto, que:

- Cortar las competidoras mensualmente es muy favorable, en términos de la biomasa que puede alcanzar una población de *A.brevifolius*.

- Disgregar el suelo también favorece la biomasa total, pero no en la misma medida que CMC.

- Cuando se combinan estos dos tratamientos, se logra el mismo efecto que cuando sólo se cortan mensualmente las competidoras.

- Un único corte de las competidoras no determina un incremento de esta variable, a menos que además se modifique el suelo. El efecto de esta última combinación es intermedio entre SM-VI y SM-CMC.

- No hay diferencias entre las biomasaas totales de parcelas quemadas y sin quemar.

Podemos resumir lo relativo a la biomasa por parcela de la siguiente manera:

<i>BIOMASA POR PARCELA</i>	
<i>CMC + SI</i>	<i>&gt; 1CC + SI = VI + SI</i>
	^
<i>CMC + SM</i>	<i>&gt; 1CC + SM &gt; VI + SM</i>
<i>Q</i>	<i>= SQ</i>

TABLA 16 Test de Tukey para comparación de medias de la Biomasa Aérea por Parcela, entre los tres tratamientos a la vegetación en suelos intactos y modificados. Cuando los \* se encuentran en la misma columna, no hay diferencias significativas entre los promedios correspondientes.

	SUELO INTACTO	SUELO MODIFICADO
V. INTACTA	*	*
1C COMPET.	*	*
CM COMPET.	*	*

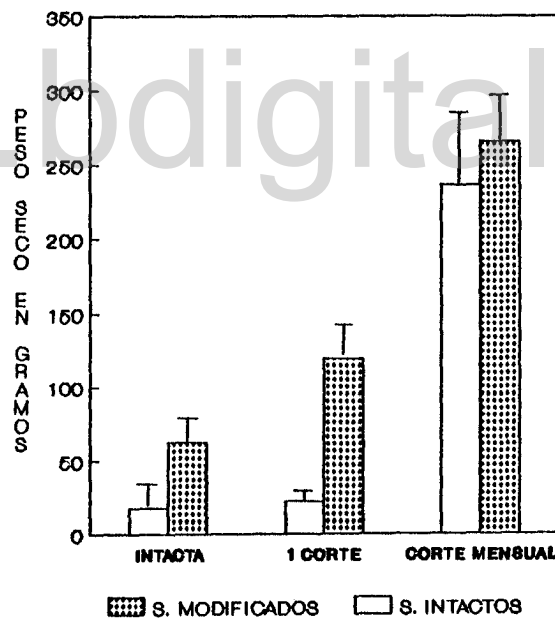


Figura 11. Biomasa aérea por planta (media + ES) de los suelos intactos y modificados bajo los tres tratamientos de vegetación.

#### 4.3 ¿ BANCO PERMANENTE O TRANSITORIO DE SEMILLAS ?

En base a los resultados que se presentan en la tabla 17, podría pensarse que la especie presenta un banco permanente de semillas. Ahora bien, debemos señalar que entre diciembre de 1989 y julio de 1990 (momento en que se contó el número de plántulas), entró el ganado en el área de trabajo a pesar de que estaba cercada, destruyendo las 10 parcelas aisladas. Ello implica que, eventualmente, las plántulas que se encontraron en las parcelas "aisladas" pudieron germinar de semillas procedentes de áreas adyacentes. De hecho, la mayoría de las plántulas en estas parcelas se encontraban en sus márgenes. Esto, aunado al bajo número de plántulas que presentan en relación a las de las parcelas sin aislar, nos hace pensar que *Andropogon brevifolius* sólo tiene un banco transitorio (desde diciembre hasta junio-julio).

Con respecto al porcentaje de espiguillas con y sin arista, podemos ver (tabla 18) que la diferencia es bastante marcada, invirtiéndose los resultados. El promedio de ambos años es prácticamente de 50%.

TABLA 17. Número de Plántulas encontradas (julio 1990) en áreas que fueron aisladas (noviembre de 1989) y en áreas sin aislar de la lluvia de espiguillas.

<i>PARCELAS</i>	<i>N° DE PLANTULAS</i>									
	1	2	1	2	1	0	2	10	2	1
<i>AISLADAS</i>	1	2	1	2	1	0	2	10	2	1
<i>SIN AISLAR</i>	9	12	6	18	15	9	16	18	13	10

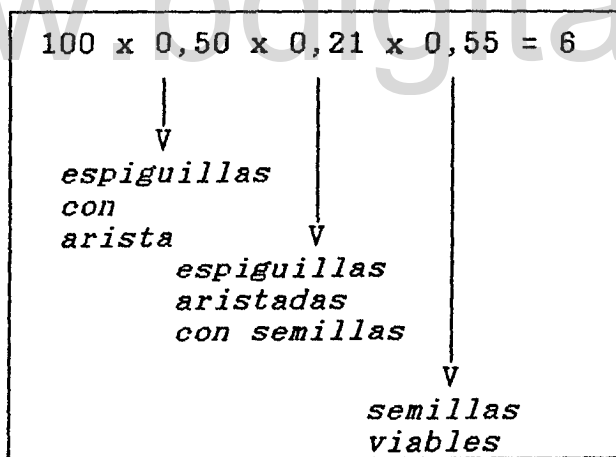
www.bdigital.ula.ve

TABLA 18. Porcentaje de espiguillas colectadas en enero de 1989 y 1990, con y sin arista. El conteo se realizó en los meses de abril respectivos, en cinco grupos de 200 espiguillas.

		<i>%</i>					$\bar{X}$
1989	<i>CON ARISTA</i>	63	67	52	55	60	59
	<i>SIN ARISTA</i>	37	33	48	45	40	41
1990	<i>CON ARISTA</i>	40	35	39	38	33	37
	<i>SIN ARISTA</i>	60	65	61	62	67	63

En el caso de espiguillas con arista (tabla 19 y 20), el porcentaje de semillas en buen estado para 1989 es, aproximadamente, del 35% . Para las espiguillas de 1990 éste desciende drásticamente, ya que es inferior al 10% . Esto se debe a un incremento en el grupo de semillas secas o sin desarrollar. El promedio para ambos años es del 21% . De las semillas en buen estado, el 55 % son viables.

Si calculamos, por lo tanto, el destino de 100 espiguillas, tendríamos:



Es decir, solamente 6 podrían germinar.

TABLA 19. N° de espiguillas con arista que presentan semillas y el estado de éstas. Promedios en base a cinco muestras de 200 espiguillas de enero de 1989. El conteo se llevó a cabo en junio del mismo año.

	<i>N° DE ESPIGUILLAS</i>				
<i>BUEN ESTADO</i>	73	67	72	63	70
<i>CON HIFAS</i>	55	48	53	65	60
<i>SECAS O</i>					
<i>SIN DESARROLLAR</i>	21	31	20	12	17
<i>VACIAS</i>	51	54	55	60	53

TABLA 20. N° de espiguillas con arista que presentan semillas y el estado de éstas. Promedios en base a cinco muestras de 200 espiguillas de enero de 1990. El conteo se llevó a cabo en junio del mismo año.

	<i>N° DE ESPIGUILLAS</i>				
<i>BUEN ESTADO</i>	21	14	12	15	18
<i>CON HIFAS</i>	59	54	53	59	41
<i>SECAS</i>	25	23	24	25	28
<i>SIN DESARROLLAR</i>	53	47	67	56	62
<i>VACIAS</i>	42	62	44	45	51

Quisiéramos señalar, finalmente, que las espiguillas de *A.brevifolius* no parecen ser dispersadas a grandes distancias. Aunque no tenemos datos que avalen esta afirmación, la observación personal nos indica que la mayoría de las espiguillas caen debajo o cerca de la planta madre y una vez en el suelo permanecen allí.

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

## 5. DISCUSION

### 5.1 EL FUEGO Y EL COMPORTAMIENTO DEMOGRAFICO DE *A.brevifolius*

#### 5.1.1 EL PORQUE DE LOS MODELOS MATRICIALES

Dado que los modelos matemáticos describen nuestra concepción de la naturaleza, su requerimiento básico es que sean realistas (Streifer 1974). En este sentido, se podría argumentar que como no existe una unidad de tiempo básica, porque el tiempo y los eventos son infinitamente divisibles, un modelo de una población real debería ser de tiempo continuo, con ecuaciones diferenciales e integrales (Cull 1980). Visto así, un modelo discreto, como el matricial de Leslie, sería sólo una aproximación al modelo real. Cull (1980) plantea que este argumento puede "sostenerse" si se consideran poblaciones que se reproducen de una manera continua, pero existen muchas poblaciones (incluida la

estudiada por nosotros) que se reproducen sólo una vez en el año y de una manera sincronizada. Por otra parte, las ecuaciones diferenciales presuponen que el número de variaciones en cada tiempo  $t$ , depende solamente de los valores instantáneos en ese mismo tiempo y en la mayoría de las poblaciones naturales los efectos retardados son importantes (Svirezhev 1983). Por lo tanto, la presentación de la población en la forma de una variable discreta ( $N_t$ ) es más realista, máxime si se considera que esto refleja la manera de hacer los censos de las poblaciones. Este mismo autor piensa que la idea de aplicar ecuaciones en diferencia, es más tentadora cuando el número de cada generación  $N_{t+1}$  depende solamente del número de individuos de la generación previa  $N_t$ , lo que sucede en poblaciones sin superposición generacional durante la fase vegetativa, ni banco de semillas, como es el caso de *Andropogon brevifolius*. Además, los modelos matriciales, y por ende el método de la z-transformada usada en nuestro modelo, aunque más complicados, dado que toman en cuenta la estructura de edad de la población, ofrecen muchas simplificaciones comparados con los modelos continuos (Usher 1972). En este sentido, la utilización de tablas de vida y las ecuaciones de la teoría demográfica clásica para el análisis de las poblaciones, como hacen Leverich & Levin's (1979) con la

anual *Phlox drummondii*, sería una vía menos simple para calcular los cambios en el número de individuos en los distintos estadios (Emlen 1977). Esto, según él, ha llevado a los ecólogos a usar las técnicas desarrolladas por Leslie. La falta de simplicidad a la que se refiere Emlen, se pone también en evidencia en el hecho de que a través del análisis de Leverich & Levin's (1979) "se incurre en el error de predecir que *Phlox drummondii* alcanza una distribución de edades estable, con todas las edades presentes en todos los momentos del año" (Caswell 1989), lo que no es posible ya que esta especie no presenta superposición generacional. La construcción del grafo del ciclo de vida y su matriz asociada, son una expresión intuitiva de la estructura del ciclo de vida (Caswell 1986), que permite una representación clara de la población bajo estudio y por ende puede evitar un error en el análisis. Además, en la actualidad existen análisis de sensibilidad y elasticidad para modelos matriciales, que permiten indagar en los efectos que producen modificaciones en las diferentes transiciones del ciclo de vida, en la tasa de crecimiento de la población.

### 5.1.2 LAS ANUALES Y LOS MODELOS MATRICIALES

Hasta el presente, los modelos matriciales de Leslie aplicados a especies anuales son los de Law (1975, en Begon & Mortimer 1986), Fone (1989b) y Schmidt & Lawlor (1983). En el primer caso, el modelo desarrollado es para una población anual de *Poa annua*, que tiene la característica de presentar superposición generacional, puesto que el proceso de germinación puede ocurrir a lo largo de todo el año (Law 1981; Lush 1988a) y por lo tanto pueden encontrarse individuos de todos los grupos de edades en un momento dado. Es evidente que este modelo no es adecuado para nuestra especie, ya que ésta no presenta superposición generacional. Los modelos de Fone y Schmidt & Lawlor, son para anuales que presentan banco de semillas y utilizan una unidad de proyección de un año. Esto conlleva, en el caso de Schmidt & Lawlor, que en la estructura de edad de la población sólo se encuentren representados los estadios de semillas y en el de Fone a que exista un único estadio en el que se engloban las fases vegetativas y reproductivas. Si en el caso de *Andropogon brevifolius* adoptásemos el criterio de utilizar una unidad de proyección de un año y de no considerar efectos densodependientes, la matriz se reduciría a una sola

ecuación ( $N_{t+1} = \lambda N_t$ ), ya que los resultados no muestran indicio de la existencia de un banco de semillas permanente en nuestra especie. Este modelo implicaría desconocer que los individuos difieren en muchas características a medida que transcurre su ciclo de vida y adquirir, por lo tanto, el grado mínimo de conocimiento del comportamiento demográfico de una población. Finalmente se puede decir, como bien lo señala Streifer (1974), que:

*"El proceso de construir un modelo matemático es en sí mismo instructivo, ya que de alguna manera nos obliga a establecer los conocimientos claramente y puede indicar áreas en las que se requiere mayor información básica".*

### *5.1.3 EL FUEGO Y *Andropogon brevifolius**

#### *5.1.3.1 Tasas de Crecimiento*

Como vimos, los resultados de nuestro modelo nos muestran que el fuego al final de la época seca, o algún factor equivalente, es necesario desde el punto de vista de permanencia de la especie en esta sabana. La población en áreas sin quema, con un  $\lambda < 1$  tendería a extinguirse, mientras que la del área quemada crecería rápidamente

(presenta un  $\lambda$  muy superior a 1). Cabe señalar que aunque las espiguillas de ambas poblaciones hayan estado almacenadas en el laboratorio desde enero hasta abril, esto no debe cambiar las tendencias observadas. En condiciones naturales, en donde las espiguillas se encuentran en la superficie del suelo, se podría esperar eventualmente, una mayor mortalidad de semillas, lo que determinaría un crecimiento menos acelerado en la población del área quemada y una disminución más rápida de la población del área sin quemar.

Tenemos, entonces, que la ausencia del fuego es perjudicial para *Andropogon brevifolius*, y los modelos estocástico y determinístico predicen que si no ocurre un fuego cada tres años (por lo menos), la población de este área disminuiría. Es evidente que esta información no es más que un indicio, ya que la existencia de áreas refugios podría determinar la permanencia de la especie en el área. Un punto de discusión es el hecho de que el valor del  $\lambda_{\text{mensual}}$  de la población sin quemar está prácticamente en el límite (muy cercano a 1) de persistencia, lo que implica que una población de esta especie podría, eventualmente, mantenerse en un área sin quemar. Esto bajo el supuesto de que el efecto de la ausencia del fuego sea igual en 1, 2, 3

etc. años, lo que en principio no parece muy probable. Pero veamos cuáles pueden ser las causas por las que el fuego no sólo es favorable, sino necesario para la especie.

#### *5.1.3.2 Fuego, Efectos y Causas*

En 1968 Daubenmire, en una revisión exhaustiva de los efectos del fuego sobre comunidades herbáceas, señalaba que a pesar de que este factor juega un papel predominante en la determinación de la distribución y forma de las plantas, así como también en la composición de la vegetación, su rol no fue reconocido hasta 1947. Hoy en día la cantidad de información existente sobre el tema es sin duda alguna notable e incluye el conocimiento del efecto de este factor sobre una especie (Cheplick & Quinn 1987; Swamy & Ramakrishnan 1988), sobre la competencia de dos o tres especies (Melgoza et al. 1990) o sobre las comunidades (Biondini et al. 1989; Allen & Partridge 1988).

Uno de los cambios más importantes que produce el fuego es la liberación de espacio, bien sea a través de la mortalidad de plantas (o de parte de éstas) o de la eliminación de la hojarasca, necromasa muerta en pie y biomasa (Daubenmire 1968; Hulbert 1988; Old 1969; Melgoza et

al. 1990). Es evidente que no se pueden olvidar otros efectos, como el de cambios en la actividad biológica del suelo (Old 1969; Maltby et al. 1990), volatilización de N y S (Daubenmire 1968), mortalidad de las semillas (Hassan & West 1986; Collins 1987) y estimulación de la germinación (Hodgkinson 1990). Además, conviene recordar que el panorama de los efectos del fuego (u otro disturbio) sobre las poblaciones o comunidades es sumamente complejo (Maltby et al. 1990), ya que éstos dependen de las características de las especies y del fuego (v.g., momento del año en que ocurre e intensidad; Biondini et al. 1989; Allen & Partridge 1988), y de otros factores como cantidad de biomasa y necromasa acumulada, condiciones climáticas (v.g., humedad del suelo y velocidad del viento) y topografía (Daubenmire 1968; Cowling & Shirley 1988), e inclusive de disturbios previos (que influyen sobre la cantidad de biomasa acumulada) y de condiciones posteriores, como por ejemplo la cantidad de precipitaciones, que pueden determinar la erosión de los suelos (Maltby et al. 1990).

Ahora bien, parece que los efectos del fuego sobre los pastizales se deben en gran medida a la eliminación de hojarasca, necromasa en pie y biomasa, ya que hay estudios que indican que los tratamientos de corte determinan

resultados equiparables a los de la quema (Old 1969; Hulbert 1988). Carson & Peterson (1990) afirman que la acumulación de hojarasca es una de las fuerzas principales en la estructuración de los pastizales y que diversos resultados muestran que su eliminación incrementa la producción y altera la diversidad y composición. En este mismo sentido, Facelli & Pickett (1991) plantean que las variaciones generadas por la acumulación de la hojarasca, afectan (de manera diferencial) la germinación y el establecimiento de las distintas especies en una comunidad. El cambio fundamental es el incremento en la cantidad de radiación, que genera un aumento en la temperatura y reducción en el contenido hídrico del suelo (Daubenmire 1968). Estos, a su vez, pueden determinar cambios en otros factores, como estimular la fijación de nitrógeno (Hulbert 1988) o reducir la cantidad de patógenos (Pierson & Mack 1990). Aunque se podría esperar que el incremento en la cantidad de luz resultase beneficioso para las especies perennes (Hulbert 1988; Carson & Peterson 1990; Fowler 1990), ya que estimularía el crecimiento, para las anuales quizás sería imprescindible dado que necesitan implantarse cada año a partir de semillas. Es decir, estas especies estarían ligadas a la existencia de claros para su implantación y crecimiento (Facelli & Pickett 1991). Algunos ejemplos son:

especies de *Sorghum* australianas (Andrew & Mott 1983), *Erodium brachycarpum* (Rice 1987), *Bromus tectorum* (Pierson & Mack 1990), *Setaria faberii* y *Panicum dichotomiflorum* (Facelli & Picket 1991), anuales que presentarían un mayor éxito en la colonización en áreas con poca cantidad o sin hojarasca. Ahora bien, es obvio que el panorama no es siempre tan simple y es necesario tener en cuenta la especie y comunidad en consideración:

- Las especies pueden tener capacidades diferenciales en aclimatación fotosintética a bajas intensidades de luz (Pierson et al. 1990).

- En comunidades herbáceas más secas y menos productivas, la hojarasca puede ser beneficiosa en vez de perjudicial. *Amphicarpum purshii*, por ejemplo, presenta crecimiento y emergencias superiores en áreas con hojarasca (Carson & Peterson 1990).

- Hay especies perennes para las que la ausencia del fuego es más dañina que para las anuales. Un ejemplo es el de *Andropogon semiberbis*, una gramínea perenne de las sabanas venezolanas, que requiere (de acuerdo a los modelos utilizados) de una frecuencia de quema prácticamente anual para su persistencia (Silva et al. 1991), mientras que *A. brevifolius*, la anual estudiada por nosotros, requiere una quema cada tres años.

### 5.1.3.3 El Fuego y los Distintos Estadios del Ciclo de Vida

Los experimentos de simulación demográfica ponen en evidencia que la variación en las tasas de crecimiento de ambas poblaciones, se debe prácticamente a la diferencia en las fecundidades. El aporte de las mortalidades de la fase vegetativa es menos importante, y aun en menor grado el de los estadios de semillas, lo que no resulta extraño si tenemos en cuenta que de 1.000 semillas, la relación de las germinadas es de 11 (Q) a 7 (SQ). En este sentido, no podemos saber si el fuego es a la vez un factor de mortalidad de las semillas y de estímulo para su germinación, como es el caso de especies de *Sorghum* de sabanas australianas (Andrew & Mott 1983), o si no tiene ningún efecto. Igualmente desconocemos cuáles son los efectos de la ausencia de fuego sobre la germinación e implantación.

Podemos decir, por lo tanto, que los individuos de la población sin quemar contrarrestan en gran medida los efectos antes mencionados generados por la ausencia del fuego, a través de un crecimiento plástico, una de las características más resaltantes de las plantas (Palmbad 1968). La reducción en el crecimiento se traduce en una

menor capacidad reproductiva (Marshall & Jain 1969). Si consideramos que esta especie es una gramínea de sabanas y probablemente  $C_4$  (con una baja habilidad para aclimatarse a la sombra), parece lógico pensar que la menor tasa de crecimiento de la población sin quemar se debe en gran medida a una menor disponibilidad lumínica, que sugieren los resultados de competencia. Esta pudo ser también la causa de muerte de algunos individuos.

Un resultado interesante es la constancia en las tasas de mortalidad durante la fase vegetativa de ambas poblaciones. Este comportamiento fue también encontrado en *Phlox drummondii* por Leverich & Levin (1979), quienes plantean que difiere notablemente del de otras especies anuales, reflejando la naturaleza más estable del hábitat. Ahora bien, es lógico que ambientes variables determinen supervivencias heterogéneas, pero esto no implica que un ambiente constante determine supervivencias homogéneas. La distinta vulnerabilidad de los diferentes estadios a características (por ejemplo, competencia interespecífica) de ese ambiente "constante", puede determinar tasas de mortalidad distintas. Por lo tanto, ¿cómo explicar la constancia en estas tasas? Una posible respuesta es que, si existen varios factores como causantes de mortalidad, éstos

se conjuguen de tal manera que la mortalidad global de cada transición sea la misma.

#### *5.1.3.4 Estructura Estable de Edades y Valor Reproductivo*

Es interesante la drástica reducción durante la primera fase del ciclo de vida, de semillas a plántulas, que se pone de manifiesto en la estructura estable de edades de ambas poblaciones. Ya mencionamos la posibilidad de que se haya dado una germinación y mortalidad de plántulas sin que la hayamos detectado, pero los datos sobre el número de espiguillas con semillas y el estado de éstas, parecen indicar que gran parte de la mortalidad ocurre en el estadio de semillas. La fase vegetativa, por otro lado, muestra una muy baja mortalidad.

El comportamiento global de la estructura estable de edades, es decir, la disminución en el número de individuos con la edad, resulta obvio para una especie que no presenta superposición generacional. El hecho de que las estructuras estables de edades de ambas poblaciones sean prácticamente idénticas, se explica porque la ausencia del fuego afectó básicamente el número de semillas producidas. Con respecto al valor reproductivo, también es evidente que muestre un

incremento con la edad y alcance su máximo al final del ciclo de vida, dado que las supervivencias son decrecientes (Leverich & Levin 1979) y presenta una única reproducción antes de morir.

#### *5.1.3.5 Sensibilidades y Elasticidades*

Dos problemas fundamentales en la teoría de las historias de vida han sido: determinar la contribución de las distintas transiciones del ciclo de vida al "fitness" y escoger una medida adecuada de éste (Caswell 1982). En 1982, Lande publicó un modelo de selección en el que demostró que el  $\lambda$  era una medida adecuada del "fitness". Esto implica que las sensibilidades (variaciones en  $\lambda$  a los cambios en los parámetros del ciclo de vida) pueden ser usadas legítimamente para evaluar las presiones hipotéticas de la selección natural en distintas características del ciclo de vida (de Kroon et al. 1986; Caswell 1989). Cabe señalar que el modelo de Lande enfatiza la importancia que tienen las correlaciones genéticas entre las distintas características. Esto significa que los cambios a nivel del fenotipo en una característica determinada, no necesariamente implican presión selectiva sobre esta característica, sino sobre otras con las que estaría estrechamente relacionada (Farris

& Lechowicz 1990). Los resultados encontrados por Doyle & Hunte (1981; en Caswell 1989) ponen en evidencia este hecho. Los cambios en el fenotipo promedio (considerando todos los rasgos del ciclo de vida) dependen, por lo tanto, no solo de las presiones selectivas (que Lande incluye en un vector que denomina gradiente selectivo), sino también de los patrones de varianza y covarianza genética (Caswell 1989).

Como primer punto, habría que destacar que las sensibilidades han sido poco investigadas en poblaciones de plantas y, según Solbrig et al. (1990), uno de los factores limitantes es la escasez de datos de campo a lo largo de todo el ciclo de vida. En el caso de nuestras poblaciones de *Andropogon brevifolius*, la tasa de crecimiento es mucho más sensible a cualquier cambio en la transición de semillas a plántulas. Las altas tasas de mortalidad que se producen en esta transición, en relación a las de la fase vegetativa y a los valores de fecundidad, sin duda alguna determinan que este sea el período crítico del ciclo de vida de tales poblaciones. Cabe señalar que la fecundidad puede estar sobreestimada y el coeficiente de transición de semillas a plántulas subestimado, ya que es probable que no todas las espiguillas restantes tuviesen semilla (Felippe et al. 1983). De hecho, vimos en los resultados que algunas

espiguillas presentaban semillas sin desarrollar.

La presión selectiva sobre la transición semillas a plántulas podría ser eventualmente la causa de las fecundidades relativamente altas (180 y 300 semillas), número que, como veremos más adelante, es muy superior cuando se reduce la competencia. Esto contrasta con las semillas producidas por *Vulpia fasciculata* (1.7; Watkinson & Harper 1978), *Cerastium atrovirens* (7.3; Klemow & Raynal 1983) o algunas anuales de verano (no más de diez; Kelly 1989a). En tal sentido, se ha planteado que estas anuales son de ambientes más estables (Kelly 1989a) o predecibles (Klemow & Raynal 1983), aunque dicha generalización no es necesariamente válida. En una comunidad en la que exista un gran riesgo de predación para las semillas, aunque sea estable y predecible, una posible adaptación consiste en producir gran número de semillas. Además, conceptos como ambientes estables y predecibles son relativos, ya que la percepción de dos especies de un mismo ambiente puede ser muy distinta (Venable & Brown 1988).

Un punto que merece atención es la germinación, que ocurre entre junio-julio, cuando las lluvias comienzan en abril-mayo. Silva y Ataroff (1985) encontraron que las

semillas de seis gramíneas perennes de sabana, germinaban durante el primer mes de la época húmeda. Germinar antes para *A.brevifolius* implicaría alargar el período de crecimiento, entrar más rápidamente en la fase vegetativa donde la probabilidad de sobrevivir es mucho mayor y hacerlo en un momento en que las perennes tienen menos biomasa acumulada (esto eventualmente favorecería la implantación o el crecimiento). La razón para el retardo probablemente estriba en que esta especie ha evolucionado en condiciones en que la supervivencia de las plántulas que germinan primero es menor, debido a que encaran cambios bruscos en las condiciones físicas (Kelly 1989a). En este sentido, vimos con anterioridad que las precipitaciones correspondientes a abril y mayo (tabla 1) no son muy predecibles.

Ya vimos que uno de los problemas de las diferentes escalas en que se miden las fecundidades y las supervivencias, es que la tasa de crecimiento de la población resulta mucho menos sensible a cambios en las fecundidades (de Kroon et al. 1986; Caswell 1989). Esto llevó a la utilización de las elasticidades, que miden los cambios proporcionales en  $\lambda$  a cambios proporcionales en las transiciones.

La inexistencia de diferencias en las elasticidades entre las distintas transiciones y las dos poblaciones significa, como vimos, que las elasticidades son independientes de los valores que tomen los coeficientes de supervivencia y fecundidad y que están determinadas por la estructura del ciclo de vida. Esto implica que cualquier población de *Andropogon brevifolius* clasificada con el mismo número de clases de edades, tendría las mismas elasticidades. Es más, esto sería extensible a cualquier otra especie que se represente con el mismo ciclo de vida. Habría que señalar que dicho resultado se genera para cualquier matriz de Leslie con una sola fecundidad. Este es un resultado particular, ya que en ciclos de vida más complejos, por ejemplo *Dipsacus sylvestris* (de Kroon et al. 1986), existen diferencias tanto entre las poblaciones como entre las transiciones. La explicación estriba en que hay una sola vía de acceso entre los distintos estadios. La interpretación de este resultado es que todas las transiciones son igualmente importantes para la permanencia de la población. En una anual con banco de semillas, por ejemplo, la destrucción de los individuos adultos no conlleva la desaparición de la población. En el caso de nuestras poblaciones, sí. Esto se debe, por lo tanto, a la inexistencia de un banco permanente

de semillas y de superposición generacional en la fase vegetativa.

#### *5.1.3.6 La Población del Area Quemada y su Regulación*

"Desde los estudios pioneros de Malthus (1798) y Darwin (1859), se argumenta que todas las especies tienen la posibilidad de incrementar geoméricamente y que de hecho sus densidades fluctúan entre límites relativamente estrechos, por lo que surge la pregunta de cuáles son los posibles factores reguladores (Marshall & Jain 1969)". Esta pregunta es pertinente en relación a la población quemada, que presenta un  $\lambda$  de 2,81, tasa de crecimiento que evidentemente no puede ser permanente. Los posibles factores que determinan la abundancia son los procesos densodependientes o las fluctuaciones ambientales (Werner & Caswell 1977) y probablemente ambos factores sean importantes (Watkinson et al. 1989). El modelo que desarrollamos en este trabajo podría ser modificado para incluir efectos de densodependencia. Sin embargo, nuestros resultados muestran que las variaciones en la frecuencia de quemas, bastarían como mecanismo regulador de las densidades de esta especie. Tres puntos a considerar en relación a las variaciones medioambientales, son:

- Si en algun caso la discusión sobre las fluctuaciones ambientales es pertinente, es en el de las especies anuales. En estudios demográficos llevados a cabo por varios años se han encontrado grandes diferencias en el  $\lambda$  de estas especies (Ungar 1987; Peart 1989a; Kelly 1989a). Estas variaciones serían más marcadas en las que carecen de banco de semillas (Kelly 1989b).

- Existe un modelo que muestra que inclusive sin variaciones ambientales, las poblaciones anuales bajo competencia intraespecífica podrían tener dinámicas oscilatorias o caóticas (Thrall et al. 1989).

- Las variaciones medioambientales podrían operar también indirectamente sobre la densidad de la especie, al afectar a las especies competidoras. Rabotnov (1974; en Grubb 1977) encontró que *Agropyron repens* y *Bromus inermis* eran dominantes en los años secos, mientras que *Alopecurus pratensis* lo era en los húmedos. Esto eventualmente permitiría la coexistencia en el tiempo (McConnaughay & Bazzaz 1990).

## 5.2 LOS DISTURBIOS, SUS INTERACCIONES Y *A.brevifolius*

### 5.2.1 NUMERO DE PLANTULAS

Las posibles explicaciones para la drástica reducción en el reclutamiento de plántulas en los suelos perturbados, son la imposibilidad de emergencia de las plántulas o de germinación de las semillas. Este disturbio se produjo después de la dispersión, por lo que probablemente la mayoría de las semillas fueron enterradas a profundidades desfavorables. Weller (1989), trabajando con una especie anual de dunas, encontró que uno de los factores fundamentales en la existencia de la especie en un área dada, era la cantidad de arena que se depositaba entre el momento de la dispersión y la germinación. Sus resultados muestran que no se produce emergencia en lugares en que las semillas se encuentran por debajo de los 10 cm. Además, plantea que este disturbio favorece la evolución de un mayor peso de las semillas. En nuestro caso es factible que éstas hayan sido enterradas a distintas profundidades y aun cuando hayan germinado, sólo las plántulas provenientes de las semillas más superficiales pudieron emerger.

Cabe destacar que el tratamiento de corte mensual de las competidoras no haya tenido ningún efecto sobre el número de plántulas. No se está considerando la posibilidad de que en las áreas de vegetación intacta las plántulas hayan germinado solamente en claros, ya que vimos plántulas en áreas con densa cobertura. Este resultado es contrario a lo esperado, ya que la importancia que pueden tener los claros para la emergencia y el establecimiento de las plántulas de diversas especies en las comunidades herbáceas está bien documentada (Van der Toorn & Pons 1988; Peart 1989c; McConnaughay y Bazzaz 1987), máxime cuando las especies implicadas son anuales con semillas pequeñas (Winn 1988; McConnaughay y Bazzaz 1987). En general, las anuales se han ligado a comunidades más abiertas, como los primeros estadios sucesionales. En este sentido Peart (1989a y b) encontró que la mayor parte de la cobertura debida a especies anuales (en una pradera de la costa), estaba en áreas no ocupadas por perennes. Esto podría deberse, además de la baja germinación e implantación en sombra, a que la cobertura de las perennes tal vez impida que muchas semillas lleguen al suelo (Graham & Hutchings 1988b). Como plantea Peart (1989a), indagar sobre la disponibilidad de propágulos y las condiciones que determinan el establecimiento de las

plántulas, es crucial si se quieren entender los mecanismos que controlan la abundancia de adultos. Una posibilidad en relación a las anuales, es que la dispersión concentrada alrededor de la planta madre (hecho que es usual, Peart 1989a), sea un mecanismo por el cual algunas anuales conservasen áreas dentro de la comunidad, lo que equivaldría, en cierto modo, a ser perennes.

La flexibilidad que en principio (ya que no se excluye la posibilidad de muertes no detectadas) posee *Andropogon brevifolius* en los requerimientos para su germinación e implantación conduce a pensar que esta especie no necesita suelos desnudos para la colonización (sensu Grubb 1987) de un área. Ahora bien, es evidente que para concluir en este sentido hay que conocer también las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción en sombra. Por ejemplo, *Plantago major*, que al igual que *A. brevifolius* presenta semillas pequeñas, y cuyas plántulas son relativamente tolerantes a la sombra, no logra establecerse bajo densa cobertura (Van der Toorn & Pons 1988).

Con respecto al fuego, que no tiene una incidencia significativa sobre el número de plántulas encontradas, se requerirían experimentos adicionales para determinar si no

tiene ningún efecto o si éstos son contrarios (muerte y estimulación de la germinación) y se anulan.

### 5.2.2 SUPERVIVENCIA

El hecho de que la supervivencia sea mucho mayor en suelos modificados que en suelos intactos, cuando la vegetación se ha dejado intacta o sólo se realiza un corte a las competidoras, y que sea igual en los dos tipos de suelo cuando se cortan mensualmente las competidoras, puede indicar que:

- El efecto fundamental de la perturbación del suelo, es el de reducir la competencia interespecífica. Este disturbio, que se asemeja a las prácticas agrícolas, dañaría en gran medida a las plantas perennes, aunque probablemente no evite que rebroten de fragmentos de rizomas. La importancia de éstos para la recolonización de cultivos abandonados, es señalada por Graham & Hutchings (1988a). Este tratamiento también reduciría la eventual competencia con anuales, ya que determinaría la muerte de las plántulas o evitaría que otras emergiesen.

- La competencia interespecífica es muy perjudicial para *A.brevifolius*, ya que determina una reducción

importante de la supervivencia. Este resultado concuerda con el encontrado para diversas especies, como por ejemplo *Rumex acetosa* (Putwain & Harper 1970) o *Vulpia bromoides* (Peart 1989c) y avala planteamientos como los de Harper (1977), quien plantea que las interacciones competitivas son factores fundamentales para la supervivencia y el crecimiento. Estas interacciones involucran dos procesos: por una parte, el efecto de una especie sobre las otras que integran la comunidad y por otra, la respuesta de una especie ante las demás (Miller & Werner 1987). Esta última puede ser negativa, neutra o positiva, aunque la primera posibilidad es mucho más frecuente (Fowler 1981), lo que implica una disminución de la supervivencia, del crecimiento o de ambos (Bazzaz & Harper 1976). Ahora bien, en nuestro experimento tenemos sólo la respuesta de *A. brevifolius* ante el conjunto de especies y cabe preguntarse si ésta no varía con cada especie. En tal sentido, Miller & Werner (1987) sugieren que el efecto de un competidor es solamente función del tamaño y quizás de la forma de vida. Los resultados de Fowler (1990) y Peart (1989b) corroboran este planteamiento y Peart (1989c) encontró que el éxito en la colonización se correspondía con la intensidad de luz. Dado que *A. brevifolius* se implanta cada año, lo que implica competir con individuos ya establecidos, es probable que su respuesta

sea similar ante distintas especies (a no ser que varíen en su forma de crecimiento).

Un punto a destacar es que los experimentos de remoción producen efectos colaterales en las características del suelo (Berendse 1983), que impiden separar los efectos epígeos e hipógeos. Si la remoción sólo afecta al compartimiento aéreo, se plantean al menos dos posibilidades. La primera es que si el compartimiento subterráneo no muere, la competencia radical persiste. Un ejemplo puede ser SI-CMC, ya que el corte de las competidoras no determina la muerte de los individuos. La segunda es que la muerte y posterior descomposición de raíces y rizomas (SM-CMC, por ejemplo) determina variaciones en el status nutricional (Berendse 1983; Fowler 1990). En nuestro caso, distintos tratamientos tienen las mismas supervivencias a pesar de las diferencias que se podrían esperar en las características antes mencionadas.

El hecho de que ni ICC ni la quema determinen un aumento de la supervivencia, probablemente se debe a que son disturbios que tienen un efecto transitorio, por lo que los cambios que generan no son suficientes como para elevar la supervivencia. Es evidente que no se puede esperar que este

tipo de disturbio tenga el mismo impacto que, por ejemplo, el corte mensual de las competidoras, pero llama la atención que eliminar toda la competencia aérea en plena fase de crecimiento no redunde en un incremento de la supervivencia. No podemos pensar que la mortalidad es previa al disturbio, porque vimos en la primera parte de la discusión, que las tasas de supervivencia son constantes. Probablemente las perennes presentan un crecimiento compensatorio que les permite alcanzar rápidamente valores de biomasa previos al disturbio. La factibilidad de esta respuesta dependería de las especies implicadas (Hodgkinson et al. 1989; Olsson & Richards 1988) y el nivel de estrés en que se encuentren (Oosterheld & McNaughton 1991; Chapin & McNaughton 1989).

La ausencia de diferencias en las supervivencias entre suelos modificados e intactos con corte mensual de las competidoras, aunado al bajo número de plántulas iniciales en los primeros, indica que las densidades en condiciones naturales no fueron lo suficientemente altas como para producir un efecto de autoclareo (selfthining). Este mismo resultado ha sido encontrado para otras anuales (Watkinson & Harper 1978; Ellison 1987). De hecho, no parece muy factible que densidades por debajo de 200 plantas/m<sup>2</sup> generen mortalidad densodependiente. Los datos para otras especies

anuales, indican que es alrededor de 1.000 plantas/m<sup>2</sup> cuando se produce mortalidad densodependiente (Ellison 1987). Como señalan White & Harper (1970), la capacidad de absorber los efectos de la densidad puede ser muy alta; ellos reportan para perennes densidades límites entre 1.000 y 2.300 plantas/m<sup>2</sup>. De todas maneras no podemos olvidar que, aunque parezca paradójico, los factores densodependientes pueden operar aun en bajas densidades (Antonovics & Levin 1980), debido por ejemplo a la heterogeneidad espacial en el número de semillas. Esto no sólo es posible sino probable, por lo que quizás algunos individuos han muerto por competencia intraespecífica. En este sentido cabe señalar que características como el tamaño de la semilla, momento de la germinación y genotipo (Kromer & Gross 1987; Choe et al. 1988) son los que determinan el éxito o el fracaso de los individuos.

### 5.2.3 BIOMASA AEREA Y FECUNDIDAD POR PLANTA

#### 5.2.3.1 Biomasa Aérea

Tanto un solo corte de las competidoras como la presencia del fuego, que no tenían efecto sobre la supervivencia, determinan un incremento en el peso aéreo alcanzado por

planta. Estos disturbios, que producen variaciones que se desdibujan con el tiempo, generan sólo una mejora parcial, ya que permiten un mayor crecimiento de los individuos que sobreviven. Estos alcanzan una biomasa aérea intermedia entre los que crecen en vegetación intacta y los que lo hacen en corte mensual de las competidoras. Tenemos, por lo tanto, un efecto positivo sobre la biomasa aérea por planta a medida que se incrementa el daño a las competidoras (VI-1CC-CMC).

Si relacionamos el hecho de que el proceso de germinación e implantación de esta especie no esté ligado a suelos desnudos, con un disturbio que como 1CC ocurra a mediados de la estación de crecimiento (por ejemplo un pastoreo que no seleccione los individuos de *A.brevifolius*), resalta la ventaja que puede tener esta característica. Germinar e implantarse bajo una densa cobertura podría ser muy ventajoso si existe la posibilidad de que ocurran disturbios durante la fase vegetativa que incrementen la disponibilidad de espacio.

El hecho de que en los suelos modificados sea mayor el crecimiento cuando se incrementa el daño a las competidoras, indica que las plantas perennes logran rebrotar y compiten

con *Andropogon brevifolius* determinando una reducción en su crecimiento, a menos que ocurra un disturbio adicional.

Ahora bien, ¿podemos atribuir todos los efectos sobre el crecimiento a cambios en la competencia interespecífica? En la supervivencia vimos cómo el efecto de perturbar el suelo es superior a dejarlo intacto cuando se combinaba con VI o ICC, y la diferencia la atribuíamos al daño ocasionado a las plantas perennes. En el caso de CMC, las supervivencias son las mismas en suelos intactos o modificados, mientras que la biomasa aérea por planta es superior en los suelos modificados. ¿A qué se puede deber dicha variación? El corte mensual de las especies perennes implica que éstas tienen que recomenzar cada vez, y además la defoliación excesiva puede inhibir el crecimiento (McNaughton 1979; Hodgkinson et al. 1989). Esto implica que en CMC-SI y CMC-SM la competencia interespecífica epigea está muy reducida. Otras dos posibilidades para explicar esta diferencia son: una competencia interespecífica radical superior en los SI o una menor competencia intraespecífica en los SM. En relación a esta última, se puede recordar que la perturbación del suelo produce una disminución significativa en la cantidad de plántulas. En los suelos intactos, el mayor número de individuos determinaría efectos densodependientes que no

afectan la mortalidad, pero sí el crecimiento. Este efecto es bien conocido, ya que en todos los monocultivos el resultado de la competencia intraespecífica es una estrecha relación entre el tamaño promedio por individuo y la densidad (Firbank & Watkinson 1985) y la regla que rige esta relación es la misma (o muy similar) entre distintas poblaciones (Norberg 1988). Tendríamos, por lo tanto, muchos individuos pequeños en suelos intactos versus pocos de gran tamaño en los modificados. Sin embargo, no parece probable que esta diferencia juegue algún rol en el caso de SI-VI, SM-VI y SI-1CC, SM-1CC. Si la competencia interespecífica redujo marcadamente las supervivencias en los suelos intactos, parece lógico pensar que inhibió el crecimiento de las sobrevivientes, lo que probablemente redujo o eliminó las interferencias entre ellas.

Aparte de las diferencias de tamaño, también se observó una marcada diferencia en la forma de las plantas. En las áreas con muy poca vegetación, como suelos modificados, adoptaban un crecimiento rastrero, mientras que en las de vegetación intacta eran erectas. Esto confirma una característica fundamental de las plantas, la plasticidad tanto en el tamaño como en la forma. Aunque Weiner et al. (1990) señalan que se sabe poco acerca de los cambios que

produce la competencia en la forma de crecimiento (por ejemplo, relación entre tamaño, diámetro del tallo y peso), es bien conocido que a mayores densidades, el crecimiento se produce en una sola dimensión, la altura (Ellison 1987). Ello se debe a las variaciones en la cantidad y en la calidad de la luz (Silvertown & Gordon 1989; Weiner et al. 1990). Debajo de una cobertura fotosintéticamente activa, además de la menor disponibilidad lumínica, cambia la relación R/RF (rojo/ rojo lejano, Ballaré et al. 1988), lo que afecta el número de ramas, la longitud de los entrenudos y el área foliar (Morgan & Smith 1979; en Weiner et al. 1990). Es evidente que esta capacidad de ajustes morfológicos tiene un valor adaptativo. Por ejemplo, el desarrollo puede ser en dirección opuesta a los vecinos (Novoplansky et al. 1990) o el alargamiento de los entrenudos permite que las hojas alcancen un estrato más favorable desde el punto de vista lumínico (Ballaré et al. 1988).

#### *5.2.3.2 Fecundidad*

Con respecto a la fecundidad, ya vimos en los resultados que hay ciertas diferencias con los encontrados para la biomasa aérea y que esto no se corresponde con lo esperado;

pero también vimos que tales diferencias parecen deberse al comportamiento de 5 parcelas, que se alejan levemente del resto. Aunque no sabemos la causa, no se puede descartar un error en el conteo de espiguillas, razón por la cual vamos a asumir que el efecto de los distintos tratamientos es el mismo para la fecundidad que para la biomasa aérea, como corresponde a la relación lineal que se obtuvo entre las dos variables. El incremento en fecundidad con el de biomasa es una relación bien conocida (Schwaegerle & Levin 1990), aunque no sea directamente proporcional, como en el caso de *Abutilion theophrasti*. Dicha especie requiere un mínimo de biomasa para reproducirse exitosamente (Rees & Crawley 1991). Un punto que hay que destacar, es que hemos asumido que los tratamientos no tienen efecto en la proporción de espiguillas con semillas y en la calidad de éstas. Matthies (1990) señala que la plasticidad de los diversos caracteres reproductivos ha sido un tema controversial y que en la actualidad prima la generalización (confirmada por diversos trabajos) de Harper (1977), de que las plantas ajustan principalmente su fecundidad regulando en primer lugar el número de frutos y en segundo el número de semillas por fruto y que el peso es un rasgo más conservador. No se puede descartar, por lo tanto, que los diversos tratamientos hayan tenido algún efecto, básicamente en el número de espiguillas

con semillas. Una posibilidad a indagar en este sentido, es que los experimentos de remoción pueden afectar diferencialmente dependiendo de cuándo se elimine o reduzca la competencia (Matthies 1990; Watkinson & Harper 1978).

#### 5.2.4 BIOMASA AEREA POR PARCELA

La primera diferencia que destaca con respecto a la biomasa aérea por planta, es la de que el fuego no tiene ningún efecto sobre la biomasa aérea total. La explicación más factible involucra nuevamente el número de individuos iniciales. Aunque la diferencia en el número de plántulas reclutadas entre parcelas quemadas y sin quemar no fue significativa, las sin quemar mostraron un mayor número en promedio (ver anexo), lo que compensa el efecto del fuego sobre el crecimiento por individuo. Se podría argumentar que las plantas de las parcelas sin quemar no pudieron alcanzar un tamaño mayor por efectos de competencia intraespecífica, pero parece poco probable. Cuando se comparan Q y SQ, se engloban todas las combinaciones de suelo con vegetación (SI Y SM con VI, ICC, CMC). Esto implica que en 4 (SI y SM con VI y ICC) de las 6 combinaciones, la competencia interespecífica disminuyó el número de individuos y/o el

crecimiento, por lo que redujo o eliminó el rol jugado por la competencia intraespecífica.

Un punto a señalar es que el hecho de que en este análisis se engloben distintos tratamientos para la comparación del efecto de distintos niveles de un factor, podría, por un lado, estar menospreciando la relevancia del efecto del fuego en sabanas intactas y, por otro, revelando información. Veamos por qué:

- Ya analizamos que la cobertura es perjudicial para esta especie y que uno de los efectos del fuego es el de eliminar necromasa, biomasa en pie y hojarasca. Esto implicaría que en los tratamientos en los que hay una reducción previa de la biomasa (SI-CMC y SM con VI, ICC, CMC), este efecto del fuego deje de ser operante. En tal sentido, Smith & Huston (1989) plantean que disturbios que eliminen vegetación e incrementen la disponibilidad lumínica, tendrían poco o ningún impacto en la composición de comunidades xéricas, mientras que su efecto sería importante en ambientes más mésicos. Los resultados de Milchunas et al. (1989) apoyan este planteamiento. Es evidente que el impacto depende también de cuán homogénea sea la cobertura (Collins & Pickett 1987).

- El hecho de que no haya interacción (en la biomasa aérea por planta) de la quema con la vegetación, quizás sea un indicio de que el efecto del fuego no se debe solamente a que libera espacio.

La otra gran diferencia de la biomasa aérea por parcela y por planta es que en el primer caso hay interacción entre vegetación y suelo. Las razones son:

- Que en esta variable no hay variaciones significativas entre suelos intactos y modificados cuando se combinan con CMC. Tal resultado se debe al cambio en el número de individuos iniciales, que como vimos determina muchas plantas pequeñas versus pocas plantas grandes. Se puede decir, por lo tanto, que el efecto global de ambos tratamientos es el mismo. Ahora bien, existe la posibilidad de que modificar el suelo tenga un efecto adicional que no haya sido detectado, como permitir un mayor crecimiento radicular. La razón para no detectar este efecto es que en suelos modificados el crecimiento de los individuos no haya compensado las bajas densidades iniciales.

- No hay diferencias entre SI-VI y SI-1CC, lo que es difícil de explicar, ya que no hay diferencias significativas en el número de plántulas, las supervivencias son similares y la biomasa aérea por planta es mayor en 1CC.

Lo discutido en esta sección nos conduce a señalar que, cuando se quiere estudiar el efecto de distintos tratamientos, se debería intentar en principio comenzar con parcelas que contengan el mismo número de individuos. Esto simplificaría el análisis y evitaría algunas dudas que se generan.

#### 5.2.5 GENERALIZANDO SOBRE LOS DISTURBIOS

Una de las características fundamentales para una población, o para un individuo, es cuántas semillas produce y su relevancia es identificada desde los trabajos pioneros en demografía evolutiva (Lack 1947 y Cole 1954; en Caswell 1989). Ya vimos con anterioridad que, en nuestro caso, la relación entre biomasa aérea y fecundidad es lineal, por lo que los datos de biomasa serían suficientes para saber el número de semillas producidas. La otra característica fundamental sería cuántas de estas semillas germinan y se implantan, lo que nos permitiría calcular un  $\lambda$ , valor que integra todo el ciclo de vida. Pero, aunque en esta serie de experimentos no podemos obtener tasas de crecimiento, veamos

qué efectos tendrían los distintos disturbios en base a las distintas variables analizadas:

- La reducción de la competencia interespecífica (SI-CMC) aérea es el tratamiento más favorable y redundante en altas supervivencias y crecimiento; la modificación del suelo no produce una ventaja adicional cuando se combina con CMC.

- Perturbar el suelo se muestra superior a los suelos intactos cuando se deja la vegetación intacta o se cortan las competidoras a mediados de la estación de crecimiento.

- Este último tratamiento es más favorable que dejar la vegetación intacta, pero sólo en suelos modificados.

- La quema a finales de la época seca es favorable para *A. brevifolius*.

### 5.3 SEMILLAS: TAMAÑO, DISPERSION Y BANCO

El papel que juegan distintas características de las semillas, es y ha sido uno de los focos de interés desde el punto de vista de estrategias evolutivas, debido a que, como señala Stebbins (1974; en Venable & Brown 1988), diversas funciones críticas de la historia de vida deben ser integradas en la producción de semillas. Pero aunque esto sería válido para cualquier historia de vida, es probablemente la estrategia de vida anual la que ha desencadenado más interés en torno al tema (Thompson 1987; Zammit & Zedler 1990; Levin 1990; Kalisz 1991). La razón es el hecho de que las anuales tienen que implantarse todos los años a partir de semillas. Esto implica que tal fase del ciclo de vida adquiere gran relevancia, ya que de ella depende en gran medida el éxito o el fracaso, la extinción o la permanencia.

En general, las características que mayor atención han acaparado son: la existencia de un banco permanente de semillas, la capacidad de dispersión y el tamaño de éstas.

En torno a ellas "se ha generado tanto información empírica como estudios teóricos" (Venable & Brown 1988). Estos autores señalan que las tres características están muy correlacionadas, por lo que que deben ser analizadas como una unidad, mientras que la tendencia en los modelos teóricos es la de considerar solamente dos cada vez, como el de Kadmon & Shmida (1990), o inclusive una (McGinley et al. 1987). El planteamiento de Venable & Brown es similar al del modelo de Lande (1982) comentado con anterioridad, aunque una visión reducida de éste. La necesidad de considerar el conjunto de los rasgos del ciclo de vida, si se quiere hacer modelos predictivos generales o comprender un caso específico, no impide analizar cuáles son los posibles efectos de una característica dada y las posibles correlaciones entre un subconjunto de rasgos. Veamos algunas de éstas:

- La bien conocida correlación negativa entre peso y número de semillas (McGinley et al. 1987).

- Correlación negativa entre peso y capacidad de dispersión (si se descarta dispersión por animales o agua) (Thompson & Rabinovitz 1989).

- Correlación negativa entre el peso de la semilla y la existencia de un banco, que se puede deber a su vez a una correlación positiva entre el peso y la predación (Thompson

1987)). Cabe señalar que la existencia de compuestos tóxicos en las semillas podría hacer variar el panorama.

- Correlación negativa entre la posesión de aristas y el banco permanente de semillas (Thompson 1987), que involucra a una cuarta característica que es de interés para el análisis de nuestra especie.

Tenemos, por lo tanto, que si las semillas son grandes, por ejemplo, tanto la dispersión a largas distancias, como la posibilidad de formarse un banco, se ven reducidas. Esto implica no moverse en el espacio y en el tiempo, lo que marca el eje de interés en torno a la dispersión y al banco, ya que a través de ambas se "escapa" de algo. Anteriormente, el banco de semillas se ligaba a la persistencia en ambientes impredecibles; recientemente se está considerando que puede estar relacionado con habitats con mortalidad densodependiente (Ellner 1987). La capacidad de dispersión se ha asociado a ambas condiciones (Kadmon & Shmida 1990). Estas dos características tendrían, por lo tanto, contribuciones similares:

- Estabilizar las poblaciones en ambientes fluctuantes (MacDonald & Watkinson 1981; Venable & Brown 1988; Kadmon & Shmida 1990; Kalisz 1991), lo que implica reducir el riesgo de extinción (Levin 1990).

- Evitar la competencia intra e interespecífica (Ellner 1987; Venable & Brown 1988; Kadmon & Shmida 1990; Zammit & Zedler 1990).

Hay, además, algunas diferencias, ya que el banco reduciría cambios dramáticos en la composición genética (Levin 1990; Kalisz 1991) y la dispersión permitiría la colonización de nuevas áreas y el flujo genético entre poblaciones (Kadmon & Shmida 1990).

Con respecto al tamaño, Venable & Brown (1988) le atribuyen prácticamente las mismas propiedades que al banco y a la dispersión, por lo que afirman que son parcialmente sustituibles y que si una de las características es incrementada, se verá favorecida una reducción en las otras dos. Es un hecho que, en general, se ha relacionado el tamaño de las semillas con el de las plántulas (Lush 1988) y por ende con una ventaja competitiva (Winn 1988). El mayor tamaño permitiría, por ejemplo, establecerse bajo una densa cobertura (Andersson 1990; Van der Toorn & Pons 1988). Pero ni siquiera esta relación está confirmada, ya que existe información que sugiere que la posibilidad de establecerse bajo sombra depende también de la tasa potencial relativa de crecimiento de las plántulas (Thompson 1987).

La población de *A.brevifolius* estudiada por nosotros, parece presentar, como vimos en los resultados, solamente un banco transitorio de semillas. El hecho de que las espiguillas posean aristas sería una confirmación más de esta afirmación. El mismo comportamiento lo presentan otras anuales, como especies de *Sorghum* de sabanas Australianas (Andrew & Mott 1983) y *Vulpia fasciculata* (Watkinson & Harper 1978). Se podría especular, por lo tanto, en el sentido de que esta especie ha evolucionado en ambientes predecibles y sin competencia. En relación al primer punto, puede decirse que las sabanas son ecosistemas predecibles, con: estaciones secas y húmedas definidas, quemadas que ocurren en un período del año y pocas variaciones de temperatura. Con respecto al segundo, sería necesario tomar en cuenta otras características de la especie (como tamaño de la semilla y capacidad de dispersión) y de la comunidad (existencia de claros):

- Las semillas de *A.brevifolius* son sumamente pequeñas, lo que en principio es una desventaja, máxime si hay que establecerse bajo la cobertura de las perennes. Vimos en la discusión sobre disturbios, cómo las semillas germinan y se implantan en estas condiciones, pero su crecimiento y supervivencia se ven seriamente afectados. Esto se puede

deber a la germinación tardía, junio-julio, época en que las perennes, aunque se hayan quemado, pueden tener valores de biomasa importantes, y a la ausencia de mecanismos fotosintéticos adaptados a la baja disponibilidad lumínica.

- En lo que respecta a la capacidad de dispersión, ya comentamos en los resultados que parece ser baja, lo que evidentemente necesitaría ser investigado. De todas maneras, esto ha sido reportado para diversas especies (Venable & Brown 1988). Como ejemplos, la bianual *Dipsacus sylvestris* (Caswell & Werner 1978) y las especies de *Sorghum* y *V.fasciculata*, antes mencionadas. Venable & Brown (1988) llegan a plantear que el tamaño de la semilla y la existencia de un banco son más importantes como posibles adaptaciones. En este sentido, Levin (1988) afirma que la migración entre poblaciones es una de las variables menos estudiadas.

- Sin poder dispersarse a grandes distancias y sobrevivir y crecer exitosamente bajo cobertura, la otra posibilidad que resta es la existencia de áreas disponibles para la colonización. De hecho, la sabana del área de estudio se caracteriza por presentar gran cantidad de claros.

#### 5.4 CONSIDERACIONES FINALES

Es evidente que los resultados presentados son puntuales, tanto en el espacio como en el tiempo, y entender el comportamiento de las poblaciones implica enmarcar estos datos dentro de otros niveles espacio-temporales. Sin embargo, vamos a tratar de analizar algunos aspectos en este contexto.

Hemos visto a lo largo de este trabajo que nuestra población requiere de disturbios para su persistencia, aspecto que es tomado como criterio de éxito evolutivo en modelos poblacionales (Rabinowitz et al. 1989). Por otra parte, la presencia de otras especies reduce notablemente lo que en la teoría del nicho sería su hipervolumen (Putwain & Harper 1970), ya que nuestros resultados señalan que *A.brevifolius* es una especie muy sensible a los efectos de competencia.

El hecho de que sea sensible a la presencia de competidoras, o que requiera disturbios para su existencia, podría sugerir que es una especie fugitiva, que sería excluida localmente por especies más competitivas, pero persistiría regionalmente. Es decir, se extinguirían poblaciones locales, pero no la metapoblación (sensu Levins 1969; en Lande 1987). Ahora bien, *Andropogon brevifolius* no parece poseer ninguna de las dos características esenciales para ser fugitiva en una escala regional, como son un banco de semillas o gran capacidad de dispersión. Cabe señalar que no se puede descartar la plasticidad fenotípica (Schlichting 1989; Turkington 1989 VI) o diferencias genéticas (Law et al. 1977; Turkington 1989 VI) intra o interpoblacionales e inclusive la posibilidad de que existan años en que sí se formen bancos de semillas. Pero partamos de la base de que no es así y que, por lo tanto, es poco móvil; cabe preguntarse, cómo se mantiene localmente si es tan sensible a las competidoras. Una sucesión, pensada como un cambio direccional en la composición de especies, implicaría su desaparición, como ocurre con *Abutilon theophrasti* (Rees & Crawley 1991). Una respuesta a indagar es si la presencia del fuego sería suficiente para determinar la existencia de la especie en una sabana o si se requieren otras fuerzas, disturbios o estrés, que limiten a las perennes, como los

pequeños disturbios generados por animales que cavan madrigueras en el suelo (Inouye et al. 1987; Korn & Korn 1989; Hobbs & Mooney 1991) o las fluctuaciones medioambientales (Fowler & Antonovics 1981; Namba 1984; Fagerstrom 1984, en Hobbs & Hobbs 1987).

Cuando hablamos de estrés o disturbios, está planteada la posibilidad de heterogeneidad espacial, por ejemplo, en las condiciones edáficas. Esto podría implicar la existencia de refugios (áreas donde el fitness de un organismo es superior, Pfister & Hay 1988) constantes para ésta u otra especie o de refugios móviles, que luce más factible, dentro de la matriz de las dominantes. En este contexto se podría pensar en nuestra especie como una fugitiva pero en pequeñas distancias. El hecho de que la heterogeneidad espacial puede aumentar la persistencia, ha sido ampliamente reconocido (Fahrig & Paloheimo 1988; Robinson & Quinn 1988; Collins & Glenn 1990). Esto se vería coadyuvado por la posibilidad de germinar e implantarse bajo cobertura o en claros. La plasticidad fenotípica en este rasgo sería una estrategia que determinaría una menor vulnerabilidad a las competidoras, lo que le permitiría persistir con un bajo perfil en ciertas áreas o en ciertos años y compensarlo en áreas o años favorables (Fowler & Antonovics 1981).

Una punto interesante de indagar, es cómo son las distintas poblaciones que componen la metapoblación. ¿Es una especie escasa local y globalmente (rarity suffusive, Schoener 1987) o es común en ambos casos; o bien tiene poblaciones muy numerosas y otras escasas (rarity diffusive, Schoener 1987)? ¿Hay áreas en las que está ausente? Las respuestas nos permitirían, sin duda, tener una visión mucho más clara de cuáles son las claves de su relación con el medio, máxime si abordamos aspectos fisiológicos. En este sentido, cabe señalar que aunque estas características se reflejan en los rasgos de la historia de vida, un entendimiento de los mecanismos subyacentes puede ser fundamental para una adecuada comprensión del comportamiento de una población o especie.

## 6. CONCLUSIONES

La quema de la sabana durante la época seca, cuatro meses antes del desarrollo de *A.brevifolius*, tiene un efecto positivo sobre su tasa de crecimiento poblacional. La población de la parcela quemada presenta un  $\lambda_{\text{anual}}$  de 2,8105 ( $r=1,03$ ), lo que implica un rápido crecimiento, mientras que la de la sin quemar disminuye ( $\lambda =0,6635$ ;  $r=-0,41$ ).

La presencia de la quema que a finales de la época seca no influye sobre la distribución estable de edades de *A.brevifolius*, mientras que tiene un efecto positivo sobre sus valores reproductivos. Esto se debe a que esta quema afecta básicamente al crecimiento de los individuos y por ende a su fecundidad. Es importante destacar que este resultado se obtiene tanto a partir del modelo, como del experimento llevado a cabo para investigar el efecto de los tres tipos de disturbios (fuego, corte de las competidoras y perturbación del suelo) y sus interacciones.

Según nuestro modelo, esta especie requeriría de una quema cada tres años (SQ-SQ-Q) para persistir ( $\lambda =1$ ).

Las tasas de crecimiento de las poblaciones quemadas son mucho más sensibles a cambios en la transición de semillas a plántulas, que a variaciones en la supervivencia de la fase vegetativa o en la fecundidad.

La quema a finales de la época seca no presenta interacción con los otros dos tipos de disturbios investigados, lo que implica que el efecto de esta quema es el mismo independientemente de que se corte o no a las competidoras y del tratamiento al suelo (suelo intacto o modificado)

Tentativamente se puede concluir que esta especie no presenta banco de semillas.

Las elasticidades son independientes de los valores que tomen los distintos coeficientes de transición, lo que se debe a la ausencia de un banco permanente de semillas y de superposición generacional durante la fase vegetativa. Esto implica que todas las transiciones del ciclo de vida son igualmente importantes para la existencia de la especie.

El corte mensual de las vecinas, que parecen competir con *A.brevifolius*, es el tratamiento más favorable para esta

especie, ya que incrementa su supervivencia, crecimiento y fecundidad, mientras que perturbar el suelo no produce una ventaja adicional. En los suelos intactos con corte mensual de las competidoras, el resultado es el mismo que en los suelos modificados, aunque en el primer caso se obtiene con muchas plantas pequeñas y en el segundo con pocas grandes.

La perturbación del suelo determina una disminución en el número de plántulas que se logran implantar. Esto, aunado a su efecto negativo sobre las competidoras, redonda en una mayor supervivencia, crecimiento por individuo y fecundidad, en comparación con la sabana intacta.

## 7. BIBLIOGRAFIA

Aarssen, L.W. 1984. On the distinction between niche and competitive ability: implications for coexistence theory. *Acta Biotheoretica* 33: 67-83.

Aarssen, L.W. 1985. Interpretation of the evolutionary consequences of competition in plants: an experimental approach. *Oikos* 45: 99-109.

Acevedo, M.F. 1981. Non-equilibrium ecology: chronic and impulsive disturbances. Proceeding of the Tenth Annual Conference of the Society for General Systems Research. Kentucky.

Allen, R.B. & T.R. Partridge. 1988. Effects of spring and autumn fires on the composition of *Chionochloa rigida* tussock grassland, New Zealand. *Vegetatio* 76: 37-44.

Andersson, S. 1990. The relationship between seed dormancy, seed size and weediness, in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Oecologia* 83: 277-280.

Andrew, M.H. & J.J. Mott. 1983. Annuals with transient seed banks: the population biology of indigenous *Sorghum* species of tropical north-west Australia. *Aust.J.Ecol.* 8: 265-276.

Antonovics, J. & D.A. Levin. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 11: 411-452.

Ballaré C.L., Sánchez R. A., Scopel A.L. & Ghersa C.M. 1988. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. *Oecologia* 76: 288-293.

Bazzaz F.A. & Harper J.L. 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of *Sinapsis Alba* (L.) Rabenh. and *Lepidium sativum* L. *J.Appl.Ecol.* 13: 211-216.

Begon M. & Mortimer M. 1986. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications. London.

Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1986. Ecology. Blackwell Scientific Publications. London.

Berendse F. 1983. Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. J.Ecol. 71: 379-390.

Bergeron, Y. & Dubuc M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. Vegetatio 79: 51-63.

Bilbao B.A. 1988. Eficiencia de uso de nitrógeno por una especie nativa: *Paspalum plicatulum* y una africana: *Andropogon gayanus*. Tesis de Licenciatura. UCV. Facultad de Ciencias. Caracas.

Biondini M.E., Bonham Ch.D. & Redente E.F. 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. Vegetatio 60: 25-36.

Biondini M.E., Allen A.S. & Carolyn E.G. 1989. Seasonal fire effects on the diversity patterns, spatial distribution and community structure of forbs in the Northern Mixed Prairie, USA. Vegetatio 85: 21-31.

Brown V.K. & Southwood T.R.E. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. En: Colonization, succession and stability (Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J., Eds.). Blackwell Scientific Publications. London. pp: 315-337.

Canales M.J. & Silva J.F. 1987. Efecto de una quema sobre el crecimiento y demografía de vástagos en *Sporobolus cubensis*. Acta Oecologica, Oecol.Gener. 8: 391-401.

Carson W.P. & Barret G.W. 1988. Succession in old-field plant communities: effects of contrasting types of nutrient enrichment. Ecology 69: 984-994.

Carson W.P. & Peterson Ch.J. 1990. The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. Oecologia 85: 8-13.

Caswell H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. Ecology 63: 1223-1234.

Caswell H. 1986. Life cycle models for plants. Lectures on Mathematics in the Life Sciences. 18: 171-233.

Caswell H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Mass.

Caswell H. & P.A. Werner. 1978. Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). Ecology 59: 53-66.

Cochran W. G & Cox G.M. 1966. Experimental designs. John Wiley & Sons, Inc. New York.

Coffin D.P. & Lauenroth W.K. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. Ecology 69: 1609-1617.

Collins S.L. 1987. Interactions of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. Ecology 68: 1243-1250.

Collins S.L. & Glenn S.M. 1990. A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation. Am.Nat. 135: 633-648.

Collins B.S. & S.T.A. Pickett. 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. Vegetatio 70: 3-10.

Collins B.S. & J.E. Pinder III. 1990. Spatial distribution of forbs and grasses in a south Carolina oldfield. J.Ecol. 78: 66-76.

Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199: 1302-1310.

Cowling R.M. & Pierce S.M. 1988. Secondary succession in coastal dune fynbos: variation due to site and disturbance. Vegetatio 76: 131-139.

Cull P. 1980. The problem of time unit in Leslie's population model. Bull.math.Biol. 42: 719-728.

Chapin III F.S. & McNaughton S.J. 1989. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from Serengeti plains. Oecologia 79: 551-557.

Cheplick G.P. & Quinn J.A. 1987. The role of seed depth, litter and fire in the seedling establishment of amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*). Oecologia (Berlin) 73: 459-464.

Choe H.S., Chu C., Koch, G. Gorham, J. & Mooney H.A. 1988. Seed weight and seed resources in relation to plant growth rate. *Oecologia* 76: 158-159.

Daubenmaire R. 1968. Ecology of fire in grasslands. En: *Advances in Ecological Research* (Cragg J.B., Ed.) vol V. Academic Press. New York. pp: 209-266.

Day R.W. & Quinn G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr.* 59: 433-463.

de Jong T.J., Klinkhamer G.L. & Metz J.A.J. 1987. Selection for biennial life histories in plants. *Vegetatio* 70: 149-156.

de Kroon H., Plaisier A., Van Groenendael J. & Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.

Dethier M.N. 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecol. Monogr.* 54: 99-118.

Ellison A.M. 1987. Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures. *Ecology* 68: 737-741.

Ellner S. 1987. Competition and dormancy: a reanalysis and review. *Am. Nat.* 130: 798-803.

Emlen J.M. 1977. *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company. Reading. Mass.

Facelli J.M. & Pickett S.T.A. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.

Fahrig L. & Paloheimo J. 1988. Effects of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69: 468-475.

Farris M.A. & Lechowicz M.J. 1990. Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant. *Ecology* 71: 548-557.

Felippe G.M., Silva J.C.S. & Cardoso V.J.M. 1983. Germination studies in *Andropogon gayanus* Kunth. *Revta. brasil. Bot.* 6:41-48.

Firbank L.G. & Watkinson A.R. 1985. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. *J. Appl. Ecol.* 22: 503-517.

Fone A.L. 1989a. Competition in mixtures of the annual *Hypochoeris glabra* and perennial *H. radicata*. *J. Ecol.* 77: 484-494.

Fone A.L. 1989b. A comparative demographic study of annual and perennial *Hypochoeris* (Asteraceae). *J. Ecol.* 77: 495-508.

Fowler N. 1981. Competition and coexistence in a north Carolina grassland. II. The effects of the experimental removal of species. *J. Ecol.* 69: 843-854.

Fowler N. 1990. The effects of competition and environmental heterogeneity on three coexisting grasses. *J. Ecol.* 78: 389-402.

Fowler N. & Antonovics J. 1981. Competition and coexistence in a north Carolina grassland. I. Patterns in undisturbed vegetation. *J. Ecol.* 69: 825-841.

Frost P., Medina E., Menaut J.-C., Solbrig, O., Swift M. & Walker B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research. *Biology International Special Issue 10.* International Union of Biological Sciences. Paris.

Godron M. & Forman R.T.T. 1983. Landscape modification and changing ecological characteristics. En: *Disturbance and ecosystems* (Mooney H.A. & Godron M., Eds.). Springer-Verlag. New York. pp: 12-28.

Graham D.J. & Hutchings M.J. 1988a. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25: 241-252.

Graham D.J. & Hutchings M.J. 1988b. A field investigation of germination from seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25: 253-263.

Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.

Grime J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes.* John Wiley & Sons. New York.

Grime J.P. 1987. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. En: Colonization, succession and stability (Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J., Eds.). Blackwell Scientific Publications. London. pp: 413-428.

Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107-145.

Grubb P. J. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. En : Colonization, succession and stability (Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J., Eds.). Blackwell Scientific Publications. London. pp: 81-102.

Harper J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London.

Hassan M.A. & West N.E. 1986. Dynamics of soil seed pools in burned and unburned sagebrush semi-deserts. Ecology 67: 269-272.

Hoops R.J. & Mooney H.A. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. Oecologia (Berlin) 67: 342-351.

Hobbs R.J. & Hobbs V.J. 1987. Gopher and grassland: a model of vegetation response to patchy soil disturbance. Vegetatio 69: 141-146.

Hobbs R.J. & Mooney H.A. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. Ecology 72: 59-68.

Hodgkinson K.C. 1990. Shrub recruitment response to intensity and season of fire in a semi-arid woodland. J. Appl. Ecol. 28: 60-70.

Hodgkinson K.C., Ludlow M.M., Mott J.J. & Baruch Z. 1989. Comparative responses of the Savanna grasses *Cenchrus ciliaris* and *Themeda triandra* to defoliation. Oecologia 79: 45-52.

Hulbert LL. C. 1988. Causes of fire effects in tallgrass prairie. Ecology 69: 46-58.

Huston M. & Smith T. 1987. Plant succession: life history and competition. Am. Nat. 130: 168-198.

Inouye R.S., Huntly N.J., Tilman D. & Tester J.R. 1987. Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation, and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. *Oecologia* (Berlin): 72: 178-184.

Kadmon R. & Shmida A. 1990. Spatiotemporal demographic processes in plant population: an approach and a case study. *Am.Nat.* 135: 382-397.

Kalish S. 1991. Experimental determination of seed bank age structure in the winter annual *Collinsia verna*. *Ecology* 72: 575-585.

Kautsky L. & H. Kautsky. 1989. Algal species diversity and dominance along gradients of stress and disturbance in marine environments. *Vegetatio*. 83: 259-267.

Kelly D. 1989a. Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *J. Ecol.* 77: 747-769.

Kelly D. 1989b. Demography of short-lived plants in chalk grassland. III. Population stability. *J. Ecol.* 77: 785-798.

Klemow K. & Raynal D.J. 1983. Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *J. Ecol.* 71: 691-703.

Korn H. & Korn U. 1989. The effect of gerbils (*Tatera brantsii*) on primary production and plant species composition in a southern African savanna. *Oecologia* 79: 271-278.

Kromer M. & Gross K.L. 1987. Seed mass, genotype, and density effects on growth and yield of *Oenothera biennis* L. *Oecologia* (Berlin) 73: 207-212.

Lande R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.

Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am.Nat.* 130: 624-635.

Law R., Bradshaw A.D. & Putwain P.D. 1977. Life-history variation in *Poa annua*. *Evolution* 31: 233-246.

Law R. 1981. The dynamics of a colonizing population of *Poa Annua*. *Ecology* 62: 1267-1277.

Leverich W.J. & Levin D.A. 1979. Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*. *Am. Nat.* 113: 881-903.

Levin D.A. 1988. Consequences of stochastic elements in plant migration. *Am.Nat.* 132: 643-651.

Levin D.A. 1990. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *Am.Nat.* 135: 563-572.

Levin S.A. & Paine R.T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 71: 2744-2747.

Loucks O.L., Plumb-Mentjes, M.L. & Rogers D. 1985. Gap processes and large-scale disturbances in sand prairies. En: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (Pickett S.T.A. & White P.S., Eds.). Academic Press. New York. pp: 71-83.

Lush W.M. 1988a. Biology of *Poa annua* in a temperate zone golf putting green (*Agrostis stolonifera/Poa annua*). I. The above-ground population. *J.Appl.Ecol.* 25: 977-988.

Lush W.M. 1988b. Biology of *Poa annua* in a temperate zone golf putting green (*Agrostis stolonifera/Poa annua*). II. The seed bank. *J.Appl.Ecol.* 25: 989-997.

MacDonald N. & Watkinson A.R. 1981. Models of an annual plant with a seedbank. *J. theor. Biol.* 93: 643-653.

Maltby E., Legg C.J. & Proctor M.C.F. 1990. The ecology of severe moorland fire on the North York Moors: effects of the 1976 fires, and subsequent surface and vegetation development. *J.Ecol.* 78: 490-518.

Marshall D.R. & Jain S.K. 1969. Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A.barbata*. *J.Ecol.* 57: 251-270.

Martinsen G.D., Cushman J.H. & T.G. Whitman. 1990. Impact of pocket gopher disturbance on plant species diversity in shortgrass prairie community. *Oecologia* 83: 132-138.

Matthies D. 1990. Plasticity of reproductive components at different stages of development in the annual plant *Thlaspi arvense* L. *Oecologia* 83: 105-116.

May R. 1974. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. En: *Progress in Theoretical Biology* (Rosen R. & Snell F., Eds.). Vol III. Academic Press. New York. pp: 1-50.

McConnaughay K.D.M. & Bazzaz F.A. 1987. The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68: 411-416.

McConnaughay K.D.M. & F.A. Bazzaz. 1990. Interactions among colonizing annuals: is there an effect of gap size? *Ecology* 71: 1941-1951.

McConnaughay K.D.M. & F.A. Bazzaz. 1991. Is physical space a soil resource? *Ecology* 72: 94-103.

McGinley M.A., Temme D.H. & M.A. Geber. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130: 370-398.

McNaughton S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691-703.

Medina E. & J.F. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on background of low nutrient availability. *J. Biogeogr.* 17: 403-413.

Melgoza G., Nowak R.S. & Tausch R.J. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. *Oecologia* 83: 7-13.

Milchunas D.G., Sala O.E. & Lauenroth W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* 132: 87-106.

Milchunas D.G., Lauenroth W. K., Chapman P.L. & Kazempour M.K. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.

Miller T.E. & Werner P.A. 1987. Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. *Ecology* 68: 1201-1210.

Monasterio M. 1968. Observations sur le rythmes annuels de la savanes tropicales des "Llanos" du Venezuela. These Docteur de Spécialité. Montpellier.

Mortimer A.M. 1987. Contributions of plant population dynamics to understanding early succession. En: *Colonization, succession and stability* (Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. Eds.). Blackwell Scientific Publications. London. pp: 57-80.

Myster R.W. & Pickett S.T.A. 1988. Individualistic patterns of annuals and biennials in an early successional oldfields. *Vegetatio* 78: 53-60.

Namba T. 1984. Competitive Coexistence in a seasonality fluctuating environment. *J. theor. Biol.* 111: 369-386.

Noble I.R. & Slatyer R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.

Norberg R.A. 1988. Theory of growth geometry of plants and self-thinning of plant populations: geometric similarity, elastic similarity, and different growth modes of plant parts. *Am.Nat.* 131: 220-256.

Novoplansky A., Cohen D. & Sachs T. 1990. How portulaca seedlings avoid their neighbours. *Oecologia* 82: 490-493.

Oesterheld M. & McNaughton S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.

Old S.M. 1969. Microclimate, fire, and plant production in an Illinois prairie. *Ecol.Monogr.* 39: 355-384.

Olsson B.E. & Richards J.H. 1988. Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76: 1-6.

Palmbiad I.G. 1968. Competition in experimental populations on weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology* 49: 26-34.

Peart D.R. 1989a. Species interacciones in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *J. Ecol.* 77: 236-251.

Peart D.R. 1989b . Species interactions in a successional grassland. II Colonization of vegetated sites. *J.Ecol.* 77: 252-266.

Peart D.R. 1989c. Species interactions in a successional grassland. III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *J.Ecol.* 77: 267-289.

Peet R.K. & Christensen N.L. 1980.Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.

Pfister C.A. & Hay M.E. 1988. Associational plant refuges: convergent patterns in marine and terrestrial communities result from differing mechanisms. *Oecologia* 77: 118-129.

Pickett S.T.A. & White P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: The ecology of natural disturbance and patch dynamics (Pickett S.T.A. & White P.S., Eds.) Academic Press. New York. pp: 371-384.

Pickett S.T.A., Collins S.L. & Armesto J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.

Pierson E.A. & Mack R.N. 1990. The population biology of *Bromus tectorum* in forests: effect of disturbance, grazing, and litter on seedling establishment and reproduction. *Oecologia* 84: 526-533.

Pierson E.A., Mack, R.N. & Black R.A. 1990. The effect of shading on photosynthesis, growth, and regrowth following defoliation for *Bromus tectorum*. *Oecologia* 84: 534-543.

Pitelka L.F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology* 58: 1055-1065.

Putwain P.D. & Harper J.L. 1970. Studies in the dynamics of plant populations. III The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *R. acetosella* L. in grassland. *J.Ecol.* 58: 251-264.

Rabinowitz D., Rapp J.K., Cairns S. & Mayer. M. 1989. The persistence of rare prairie grasses in Missouri: environmental variation buffered by reproductive output of sparse species. *Am.Nat.* 134: 525-544.

Ramía M. 1974 Plantas de las sabanas llaneras. Monte Avila Editores. Caracas.

Rees M. & Crawley M.J. 1991. Do plants population cycle? *Functional Ecology.* 5: 580-582.

Reiners W.A. 1983. Disturbance and basic properties of ecosystem energetics. En: Disturbance and ecosystems (Mooney H.A. & Godron M., Eds.). Springer-Verlag. New York. pp: 83-98.

Rice K.J. 1987. Interaction of disturbance patch size and herbivory in *Erodium* colonization. *Ecology* 68: 1113-1115.

Robinson G.R. & Quinn J.F. 1988. Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Oecologia* 76: 71-82.

Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forest. En: The ecology of natural disturbance and patch dynamics (Pickett S.T.A. & White P.S., Eds.). Academic Press. New York. pp: 17-33.

Rydin H. & Borgegard S-O. 1991. Plant characteristics over a century of primary succession on islands: Lake Hjälmaren. *Ecology* 72: 1089-1101.

San José J.J. & Fariñas M.R. 1991. Temporal changes in the structure of *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica* 12: 237-247.

Sarmiento G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press. Cambridge. Mass.

Sarmiento G. & Monasterio M. 1983. Life forms and phenology. En: Tropical savannas (Bourliere F., Ed.). Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam.

Schlichting C.D. 1989. Phenotypic plasticity in *Phlox*. II. Plasticity of character correlations. *Oecologia* 78: 496-501.

Schmidt K.P. & Lawlor L.R. 1983. Growth rate projection and life history sensitivity for annual plants with a seed bank. *Am.Nat.* 121: 525-539.

Schoener T.W. 1987. The geographical distribution of rarity. *Oecologia* (Berlin) 74: 161-173.

Schwaegerle K.E. & Levin D.A. 1990. Environmental effects on growth and fruit production in *Phlox drummondii*. *J. Ecol.* 78: 15-26.

Silva J.F. & Ataroff M. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting species from a tropical savanna in Western Venezuela. *Acta Oecologica. Oecol.Plant.* 6: 41-51.

Silva J.F. & Castro F. 1989. Fire, growth and survivorship in a Neotropical savanna grass (*Andropogon semiberbis* (Ness) Kunth) in Venezuela. *J.Trop.Ecol.* 5: 387-400.

Silva J.F., Raventos J. & Caswell H. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11: 783-800.

Silva J.F., Raventos J., Caswell H. & Trevisan, M.C. 1991. Population responses, to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. J.Ecol. 79: 345-356.

Silvertown J. & Gordon D.M. 1989. A framework for plant behavior. Ann.Rev.Ecol.Syst. 20: 349-366.

Smith T. & M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio 83: 49-69.

Snedecor G.W. & Cochran W. G. 1967. Statistical methods. The Iowa State University Press. Ames, Iowa.

Solbrig O.T., Sarandon, R. & Bossert W. 1990. Effect of varying density and life table parameters on growth rate and population size of *Viola fimbriatula*. Acta Oecologica 11: 263-280.

Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 353-391.

Steel R.G.D. & Torrie J.H. 1990. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill. México.

Streifer W. 1974. Realistic models in population ecology. En: Advances in Ecological Research (Macfadyen A., Ed.). Vol VIII. Academic Press. New York. pp: 201-266.

Svirezhev Y.M. 1983. Stability of biological communities. Mir Publishers Moscow. Moscu.

Swamy P.S. & Ramakrishnan P.S. 1988. Effect of fire on growth and allocation strategies of *Mikania micrantha* under early successional environments. J.Appl.Ecol. 25: 653-658.

Thompson K. 1987. Seeds and seed banks. New Phytol. 106 (Suppl.): 23-34.

Thompson K. & Rabinowitz D. 1989. Do big plants have big seeds? Am.Nat. 133: 722-728.

Thrall P.H., Pacala S.W. & Silander-JR J.A. 1989. Oscillatory dynamics in populations of an annual weed species *Abutilon theophrasti*. J.Ecol. 77: 1135-1149.

Tilman D. & Wedin D. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. Ecology 72: 1038-1049.

Trabaud L. & de Chanterac B. 1985. The influence of fire on the phenological behaviour of Mediterranean plant species in Bas-Languedoc (southern France). *Vegetatio* 60: 119-130.

Turkington R. 1989a. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. V. The coevolution of competitors. *J.Ecol.* 77: 717-733.

Turkington R. 1989b. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. VI. Conditioning effects by neighbours. *J.Ecol.* 77: 734-746.

Ungar I. A. 1987. Population characteristics, growth, and survival of the Halophyte *Salicornia europaea*. *Ecology* 68: 569-575.

Usher M.B. 1972. Developments in the Leslie matrix model. En: *Mathematical models in ecology* (Jeffers J.N.R., Ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 29-60.

Vance R.R. 1990. Population growth in a time-varying environment. *Theor.Pop.Biol.* 37: 438-454.

Vandermeer, J. 1981. *Elementary mathematical ecology*. John Wiley & Sons. New York.

Van der Toorn J. & Pons T.L. 1988. Establishment of *Plantago lanceolata* L. and *Plantago major* L. *Oecologia* 76: 341-347.

Venable D.L. & Brown J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am.Nat.* 131: 360-384.

Walker B.H. 1985. A general model of savanna structure and function. En: *Determinants of tropical savannas* (Walker B.H., Ed.). International Union of Biological Sciences. Monograph Series No. 3. IRL Press. Oxford. pp: 1-12.

Watkinson A.R. & Harper J.L. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. *J.Ecol.* 66: 15-33.

Watkinson A.R., Lonsdale W.M. & Andrew M.H. 1989. Modelling the population dynamics of an annual plant *Sorghum intrans* in the wet-dry tropics. *J.Ecol.* 77: 162-181.

Watt T.A. & Gibson C.W.D. 1988. The effects of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland. *Vegetatio* 78: 91-98.

Weiner J., Berntson G.M. & Thomas S.C. 1990. Competition and growth form in a woodland annual. *J.Ecol.* 78: 459-469.

Weller S.G. 1989. The effect of disturbance scale on sand dune colonization by *Lithospermum caroliniense*. *Ecology* 70: 1244-1251.

Werner P.A. & Caswell H. 1977. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.

White J. & Harper J.L. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J.Ecol.* 58: 467-485.

White P.S. & Pickett S.T.A. 1985. Natural disturbances and patch dynamics: An introduction. En: The ecology of natural disturbance and patch dynamics (Pickett S.T.A. & White P.S., Eds.). Academic Press. New York. pp: 3-13.

Winn A.A. 1988. Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69: 1537-1544.

Witman J.D. 1985. Refuges, biological disturbance and rocky subtidal community structure in new England. *Ecol. Monogr.* 55: 421-445.

Zammit Ch. & Zedler P.H. 1990. Seed yield, seed size and germination behaviour in the annual *Pogogyne abramsii*. *Oecologia* 84: 24-28.

## 8. ANEXO

TABLA I. Promedios del ln del n° plántulas para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

TRATAMIENTO	REPLICAS	PROMEDIO	ERROR STANDAR
<i>VEGETACION</i>			
CMC	12	4,1119	0,3043
1CC	12	3,9044	0,2551
VI	12	3,4997	0,2665
<i>SUELO</i>			
SI	18	4,4432	0,2130
SM	18	3,2340	0,1337
<i>FUEGO</i>			
Q	18	3,6333	0,2372
SQ	18	4,0439	0,2122
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
CMC-SI	6	4,7494	0,4450
CMC-SM	6	3,4744	0,2163
1CC-SI	6	4,5832	0,2240
1CC-SM	6	3,2256	0,2277
VI-SI	6	3,9972	0,3901
VI-SM	6	3,0021	0,2477
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
CMC-Q	6	3,6197	0,4132
CMC-SQ	6	4,6040	0,3737
1CC-Q	6	3,7637	0,3864
1CC-SQ	6	4,0450	0,3593
VI-Q	6	3,5166	0,4974
VI-SQ	6	3,4827	0,2550
<i>SUELO-FUEGO</i>			
SI-Q	9	4,3431	0,2878
SI-SQ	9	4,5434	0,3278
SM-Q	9	2,9236	0,1739
SM-SQ	9	3,5445	0,1470

TABLA II. Promedios del n° plántulas para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	102,7500	35,1154
<i>1CC</i>	12	69,8333	17,8724
<i>VI</i>	12	53,2500	20,5316
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	121,4444	25,2821
<i>SM</i>	18	29,1111	3,3780
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	62,1667	16,4401
<i>SQ</i>	18	88,3889	24,7173
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	169,6667	59,9320
<i>CMC-SM</i>	6	35,8333	6,5290
<i>1CC-SI</i>	6	111,3333	26,1581
<i>1CC-SM</i>	6	28,3333	5,6843
<i>VI-SI</i>	6	83,3333	38,3090
<i>VI-SM</i>	6	23,1667	5,0227
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	58,6667	25,7147
<i>CMC-SQ</i>	6	146,8333	63,1429
<i>1CC-Q</i>	6	60,8333	21,8867
<i>1CC-SQ</i>	6	78,8333	29,9003
<i>VI-Q</i>	6	67,0000	40,1132
<i>VI-SQ</i>	6	39,5000	13,0429
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	103,4444	26,6688
<i>SI-SQ</i>	9	139,4444	43,8669
<i>SM-Q</i>	9	20,8889	3,3889
<i>SM-SQ</i>	9	37,3333	4,4845

TABLA III. Promedios de Supervivencia para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	0,8800	0,0217
<i>1CC</i>	12	0,6725	0,0652
<i>VI</i>	12	0,5750	0,0882
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	0,5522	0,0604
<i>SM</i>	18	0,8661	0,0272
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	0,7311	0,0554
<i>SQ</i>	18	0,6872	0,0645
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	0,8500	0,0325
<i>CMC-SM</i>	6	0,9100	0,0256
<i>1CC-SI</i>	6	0,4783	0,0385
<i>1CC-SM</i>	6	0,8666	0,0462
<i>VI-SI</i>	6	0,3283	0,0767
<i>VI-SM</i>	6	0,8217	0,0633
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	0,8950	0,0357
<i>CMC-SQ</i>	6	0,8650	0,0266
<i>1CC-Q</i>	6	0,6667	0,0806
<i>1CC-SQ</i>	6	0,6783	0,1103
<i>VI-Q</i>	6	0,6317	0,1239
<i>VI-SQ</i>	6	0,5183	0,1326
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	0,5988	0,0835
<i>SI-SQ</i>	9	0,5055	0,0895
<i>SM-Q</i>	9	0,8633	0,0413
<i>SM-SQ</i>	9	0,8689	0,0381

TABLA IV. Promedios del ln de la Biomasa aérea por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	1,1572	0,2394
<i>1CC</i>	12	0,2208	0,3844
<i>VI</i>	12	- 0,6079	0,4044
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	- 0,7041	0,2467
<i>SM</i>	18	1,2174	0,2252
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	0,4837	0,3103
<i>SQ</i>	18	0,0297	0,3433
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	0,5260	0,2728
<i>CMC-SM</i>	6	1,7884	0,1355
<i>1CC-SI</i>	6	- 1,0060	0,1628
<i>1CC-SM</i>	6	1,4476	0,1467
<i>VI-SI</i>	6	- 1,6322	0,1634
<i>VI-SM</i>	6	0,4163	0,5229
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	1,4143	0,2581
<i>CMC-SQ</i>	6	0,9002	0,3988
<i>1CC-Q</i>	6	0,2266	0,4945
<i>1CC-SQ</i>	6	0,2149	0,6368
<i>VI-Q</i>	6	- 0,1898	0,6273
<i>VI-SQ</i>	6	- 1,0260	0,5062
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	- 0,4575	0,3748
<i>SI-SQ</i>	9	- 0,9509	0,3208
<i>SM-Q</i>	9	1,4245	0,2176
<i>SM-SQ</i>	9	1,0104	0,3969

TABLA V. Promedios de la Biomasa aérea por planta (gr.) para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	4,1317	0,7943
<i>1CC</i>	12	2,4250	0,6707
<i>VI</i>	12	1,3350	0,5332
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	0,8661	0,2484
<i>SM</i>	18	4,3950	0,5628
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	3,0089	0,6411
<i>SQ</i>	18	2,2722	0,5644
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	2,0017	0,4852
<i>CMC-SM</i>	6	6,2617	0,8520
<i>1CC-SI</i>	6	0,3867	0,0490
<i>1CC-SM</i>	6	4,4633	0,5612
<i>VI-SI</i>	6	0,2100	0,0382
<i>VI-SM</i>	6	2,4600	0,8622
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	4,8350	1,2003
<i>CMC-SQ</i>	6	3,4283	1,0666
<i>1CC-Q</i>	6	2,1617	0,8723
<i>1CC-SQ</i>	6	2,6883	1,0912
<i>VI-Q</i>	6	1,9700	0,9822
<i>VI-SQ</i>	6	0,7000	0,3535
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	1,1267	0,4373
<i>SI-SQ</i>	9	0,6056	0,2324
<i>SM-Q</i>	9	4,8511	0,8299
<i>SM-SQ</i>	9	3,9389	0,7782

TABLA VI. Promedios del ln de la Fecundidad por planta para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	7,7913	0,1617
<i>1CC</i>	12	7,0199	0,2302
<i>VI</i>	12	6,2591	0,3530
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	6,3849	0,2353
<i>SM</i>	18	7,6620	0,1749
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	7,2408	0,2547
<i>SQ</i>	18	6,8061	0,2520
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	7,4970	0,2034
<i>CMC-SM</i>	6	8,0857	0,1977
<i>1CC-SI</i>	6	6,3592	0,1846
<i>1CC-SM</i>	6	7,6807	0,1566
<i>VI-SI</i>	6	5,2986	0,0767
<i>VI-SM</i>	6	7,2196	0,4164
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	8,0558	0,1954
<i>CMC-SQ</i>	6	7,5268	0,2212
<i>1CC-Q</i>	6	7,0611	0,2609
<i>1CC-SQ</i>	6	6,9788	0,4056
<i>VI-Q</i>	6	6,6055	0,5793
<i>VI-SQ</i>	6	5,9128	0,4059
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	6,5179	0,3526
<i>SI-SQ</i>	9	6,2520	0,3264
<i>SM-Q</i>	9	7,9637	0,1441
<i>SM-SQ</i>	9	7,3603	0,2942

TABLA VII. Promedios de la Fecundidad por planta (n° espiguillas para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	2764,00	405,20
<i>1CC</i>	12	1462,91	315,64
<i>VI</i>	12	1031,17	341,99
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	934,78	217,53
<i>SM</i>	18	2570,61	319,45
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	2094,67	361,68
<i>SQ</i>	18	1410,72	288,83
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	1983,17	359,12
<i>CMC-SM</i>	6	3544,83	591,24
<i>1CC-SI</i>	6	618,17	80,47
<i>1CC-SM</i>	6	2307,67	382,68
<i>VI-SI</i>	6	203,00	15,37
<i>VI-SM</i>	6	1859,33	489,95
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	3426,67	557,91
<i>CMC-SQ</i>	6	2101,33	485,28
<i>1CC-Q</i>	6	1385,17	364,76
<i>1CC-SQ</i>	6	1540,67	550,36
<i>VI-Q</i>	6	1472,17	598,10
<i>VI-SQ</i>	6	590,17	281,28
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	1081,78	358,42
<i>SI-SQ</i>	9	787,78	259,30
<i>SM-Q</i>	9	3107,56	413,91
<i>SM-SQ</i>	9	2033,67	436,24

TABLA VIII. Promedios del ln de la Biomasa aérea por parcela para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	5,4623	0,1155
<i>1CC</i>	12	3,8808	0,2695
<i>VI</i>	12	2,8626	0,4765
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	3,3726	0,4250
<i>SM</i>	18	4,7645	0,1790
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	4,1027	0,3007
<i>SQ</i>	18	4,0344	0,4231
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	5,3673	0,2120
<i>CMC-SM</i>	6	5,5573	0,1007
<i>1CC-SI</i>	6	3,0562	0,1323
<i>1CC-SM</i>	6	4,7054	0,1737
<i>VI-SI</i>	6	1,6944	0,6329
<i>VI-SM</i>	6	4,0307	0,2287
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	5,3088	0,1723
<i>CMC-SQ</i>	6	5,6158	0,1400
<i>1CC-Q</i>	6	3,7106	0,3252
<i>1CC-SQ</i>	6	4,0509	0,4498
<i>VI-Q</i>	6	3,2886	0,5770
<i>VI-SQ</i>	6	2,4365	0,7703
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	3,5784	0,5212
<i>SI-SQ</i>	9	3,1668	0,6967
<i>SM-Q</i>	9	4,6270	0,2098
<i>SM-SQ</i>	9	4,9019	0,2956

Tabla IX . Promedios de la Biomasa aérea por parcela (gr.) para los efectos principales y las interacciones de los distintos tratamientos de suelo, vegetación y quema.

<i>TRATAMIENTO</i>	<i>REPLICAS</i>	<i>PROMEDIO</i>	<i>ERROR STANDAR</i>
<i>VEGETACION</i>			
<i>CMC</i>	12	251,3625	24,8331
<i>1CC</i>	12	70,7933	17,8758
<i>VI</i>	12	39,8725	10,5326
<i>SUELO</i>			
<i>SI</i>	18	92,0478	28,5079
<i>SM</i>	18	149,3044	23,7905
<i>FUEGO</i>			
<i>Q</i>	18	104,1339	21,9877
<i>SQ</i>	18	137,2183	30,9750
<i>VEGETACION-SUELO</i>			
<i>CMC-SI</i>	6	236,7567	42,7789
<i>CMC-SM</i>	6	265,9683	28,2498
<i>1CC-SI</i>	6	22,3033	3,4457
<i>1CC-SM</i>	6	119,2833	21,2981
<i>VI-SI</i>	6	17,0833	12,7551
<i>VI-SM</i>	6	62,6617	10,8483
<i>VEGETACION-FUEGO</i>			
<i>CMC-Q</i>	6	215,0967	28,7308
<i>CMC-SQ</i>	6	287,6283	36,9035
<i>1CC-Q</i>	6	52,5100	15,4555
<i>1CC-SQ</i>	6	89,0767	32,1466
<i>VI-Q</i>	6	44,7950	12,9303
<i>VI-SQ</i>	6	34,3500	17,6418
<i>SUELO-FUEGO</i>			
<i>SI-Q</i>	9	85,6322	35,3311
<i>SI-SQ</i>	9	98,4633	46,8549
<i>SM-Q</i>	9	122,6356	26,8485
<i>SM-SQ</i>	9	175,9733	38,8175