

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

ECOLOGIA DE LA SUPERVIVENCIA DE  
Andropogon semiberbis (Ness) Kunth.

Mérida, Junio 1986.

TRABAJO PRESENTADO POR EL BR.  
JESUS FERNANDO CASTRO R. ANTE  
LA ILUSTRE UNIVERSIDAD DE LOS  
ANDES COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OPTAR AL GRADO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA.

EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL  
LABORATORIO DE ECOLOGIA VEGETAL DEL DEPARTAMENTO DE  
BIOLOGIA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS BAJO LA DIRECCION  
DEL DOCTOR JUAN F. SILVA

ESTE TRABAJO FUE PARCIALMENTE FINANCIADO POR EL  
CONSEJO DE DESARROLLO CIENTIFICO, HUMANISTICO Y  
TECNOLOGICO (CDCHT-ULA) BAJO EL PROYECTO C-233-84 Y  
POR EL CONICIT MEDIANTE EL CONVENIO DE APOYO AL  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL DE LA UNIVERSIDAD DE  
LOS ANDES.

A Eladia, Roan, Gabriela

A Don Teo, Doña Rosario y Eleazar

## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

INTRODUCCION. . . . .	pag. 1
MATERIALES Y METODOS. . . . .	pag. 6
1. AREA DE ESTUDIO. . . . .	pag. 6
2. DESCRIPCION DE LA ESPECIE ESTUDIADA. . . . .	pag. 7
3. METODOLOGIA EMPLEADA . . . . .	pag. 8
3.1 CURVA DE SUPERVIVENCIA . . . . .	pag. 8
3.2 EXPERIMENTO DE QUEMA . . . . .	pag. 9
3.3 DESECACION Y RESPUESTA FISIOLOGICA . . . . .	pag. 9
3.3.1 PARAMETROS MICROCLIMATICOS . . . . .	pag. 10
3.3.2 MEDICIONES EN LAS PLANTAS. . . . .	pag. 11
4. DETERMINACION DE ALGUNAS RELACIONES DE INTERFERENCIA . . . . .	pag. 13
4.1 VARIACION DE LAS DISTANCIAS. . . . .	pag. 14
4.2 FORMAS DE EXCLUSION A DISTANCIA CONSTANTE. . . . .	pag. 14
RESULTADOS. . . . .	pag. 17
1. CURVA DE SUPERVIVENCIA . . . . .	pag. 17
2. EXPERIMENTO DE QUEMA . . . . .	pag. 17
3. RESPUESTA FISIOLOGICA DE <u>A. semiberbis</u> A DISTINTAS VELOCIDADES DE DESECACION . . . . .	pag. 18
3.1 TRATAMIENTO EN EL SOL. . . . .	pag. 18
3.2 TRATAMIENTO EN LA SOMBRA. . . . .	pag. 19
3.3 COMPARACION ENTRE LOS TRATAMIENTOS DE SOL Y SOMBRA . . . . .	pag. 19
4. CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS Y LA INTERFERENCIA DE MACOLLAS ADULTAS. . . . .	pag. 20
4.1 VARIACION DE LAS DISTANCIAS. . . . .	pag. 20
4.1.1 ANALISIS DE REGRESION Y CORRELACION . . . . .	pag. 21

4.2 FORMAS DE EXCLUSION. . . . .	pag. 22
DISCUSION . . . . .	pag. 23
CONCLUSIONES. . . . .	pag. 38
BIBLIOGRAFIA. . . . .	pag. 40

## AGRADECIMIENTOS

- Al Dr. Juan Silva por sus multiples ideas. El concurso de su valioso asesoramiento y sus conocimientos hicieron posible la realización del presente trabajo.
- Al Tec. Luis Nieto quiero agradecerle particularmente su invaluable ayuda y compañerismo en las arduas salidas de campo.
- Al Prof. Edgar Decena y al MSc. Jose Raventos por sus oportunas sugerencias; pero sobre todo por distinguirme con su amistad.
- A los Profs. Ciro Davila y Jose Suniaga por su colaboración en los análisis estadísticos.
- A los Drs. G. Golstein y M. Fariñas por sus importantes sugerencias y correcciones del manuscrito.
- Al Dr. Humberto Gimenez Gonzalez, Rector de la UNELLEZ, por habernos facilitado las instalaciones del Jardín Botánico; así como al resto del personal por su amplia y desinteresada colaboración.
- A la Sra. Isabel Mata e hijos por habernos permitido tan gentilmente realizar los experimentos de campo en su hato Palma Sola.
- A mis compañeros del IIAP y del Grupo de Ecología Vegetal quienes con su estímulo y solidaridad hicieron posible el presente logro.

## RESUMEN

En el presente trabajo se estudiaron algunos aspectos de la dinámica poblacional de Andropogon semiberbis una gramínea codominante de la sabana estacional. El estudio se realizó en el Hato Palma Sola (8° 38' N 70° 12' W). Se marcó y siguió una cohorte de 493 plántulas durante dos años. Además se recogió una serie de información complementaria: distancia al adulto más cercano, tamaño del individuo, intensidad del daño por la quema. Paralelamente se realizaron experimentos para determinar el efecto del fuego como factor de mortalidad, el efecto de la interferencia radical/aérea de los adultos de tres especies de gramíneas y la respuesta fisiológica y supervivencia a distintos tratamientos de desecación.

La curva de supervivencia presenta una combinación de los tipos II y III de Deevey (1947). Los valores de la mortalidad relativa (M.R.) fueron similares durante la estación de crecimiento (24% y 26% respectivamente). Sin embargo durante la estación seca la M.R. fue alta (81%) posiblemente por efecto de la quema.

La mortalidad está positivamente relacionada con el daño por el fuego. Además, la supervivencia después de la primera estación de crecimiento está positivamente relacionada con el crecimiento. También se detectó una influencia significativa de la distancia al adulto más cercano sobre la supervivencia después de la primera quema.

Los experimentos de interferencia mostraron que para todas las variables analizadas, la exclusión aérea + radical (E.A.R.) y radical (E.R.) fueron estadísticamente similares y superiores que las exclusiones aérea y el control. El efecto de la especie acompañante fue significativamente distinto para las variables analizadas: Biomasa total, B. aérea, Número de vástagos y la relación V/R. Por su parte la B. radical no mostró diferencias significativas.

Los resultados de regresión y correlación señalan que el crecimiento de las plántulas y la distancia al adulto más cercano mostraron una correlación positiva, donde L. lanatum afectó en menor grado que E. adustus.

El experimento de desecación bajo condiciones semicontroladas no mostró diferencias en la mortalidad debido a las velocidades de desecación, pero sí a las condiciones de baja iluminación.

En conclusión, la supervivencia de A. semiberbis es afectada por las interacciones con individuos adultos, su probabilidad de supervivencia varía con la distancia a la macolla del individuo adulto, a través de la intensidad del grado de daño por la quema. A su vez, la desecación y el fuego pueden variar con la condición del micrositio y del ambiente.

## INTRODUCCION

Los estudios sobre dinámica poblacional en los estados de plántulas son muy interesantes, no sólo desde el punto de vista ecológico, ya que por ser el periodo más frágil, permite identificar los factores ambientales de mayor impacto en la vida de las poblaciones, sino evolutivo ya que hace posible el conocimiento de las principales fuerzas selectivas que modelan las poblaciones. En particular, los factores estudiados son la desecación (stress hídrico) y el fuego. Además de la información demográfica que recoge la curva de supervivencia, se exploran algunos elementos de la interacción adulto-plántula en A. semiberbis.

Se conoce muy poco sobre la naturaleza de la sequía como factor de mortalidad, a pesar de que en la actualidad se tiene un buen nivel de conocimiento de los procesos fisiológicos en particular en lo que se refiere a las relaciones hídricas. Un buen ejemplo de ello, es la revisión de Hsiao (1973) sobre las respuestas de las plantas al stress hídrico. El crecimiento de los tejidos vegetales es un proceso complejo en los cuales están involucrados muchos factores como la presión de turgor, las propiedades estructurales de las paredes celulares, el arreglo de las células en el tejido, la energía metabólica y el control hormonal (Roberts y Knoerr, 1977).

Es de esperar que las diferentes especies de gramíneas respondan de una manera diferente al stress hídrico. En este sentido, Ludlow (1980) las clasifica como especies que evaden o toleran el stress hídrico. Las plantas pueden tolerar el stress hídrico manteniendo el turgor y por lo tanto la expansión celular; siendo uno de los mecanismos para mantener el turgor, el ajuste osmótico. Jones y Turner (1978) y Knapp (1985) presentan evidencias del ajuste osmótico. Los primeros autores en dos variedades de sorgo (Sorghum bicolor L.) sometidos al stress hídrico y el segundo en Andropogon gerardii y Panicum virgatum.

Uno de los mecanismos de evasión al stress hídrico es un sensible control estomático. Este ha sido evidenciado por Biscoe et. al. (1976) en condiciones de bajo potencial hídrico del suelo, en trigo y en cebada. Torres (1985) en L. lanatum especie temprana de la sabana

estacional. También se puede pensar que existen diferencias en la respuesta de los procesos fisiológicos mediante control genético. Ackerson (1983) trabajando con dos híbridos de Zea mays proporciona evidencias en este sentido.

El fuego es un factor ecológico muy importante en las sabanas tropicales (Coutinho, 1982; Sarmiento, 1983) el cual parece ser un factor coadyuvante a una de las características más notables del ecosistema de sabana como es la diversidad fenológica y de especies (Sarmiento, 1983).

Vareschi (1962) considera el efecto del fuego como un factor de mortalidad en semillas. Blydenstein (1963) observó las diferencias en la producción de la biomasa aérea en parcelas quemadas y sin quemar. También se ha estudiado el efecto del fuego sobre el comportamiento reproductivo y vegetativo en la gramínea precoz Sporobolus cubensis. (Canales, 1982). A pesar de estos y otros esfuerzos, no se conoce el efecto del fuego como factor de mortalidad en plántulas de A. semiberbis, una especie de floración tardía (Monasterio y Sarmiento 1976, Sarmiento 1978) y la cual depende exclusivamente de la reproducción sexual como mecanismo de reemplazo de la población.

Si bien la información demográfica concentrada en la curva de supervivencia es muy importante, ya que indica el número de individuos sobrevivientes para cada edad en particular, también es interesante la forma de dicha curva la cual puede resumir una serie de episodios que tiene lugar durante una parte del ciclo total de una población en un determinado periodo.

Deveey (1947) simplifica las formas de las curvas de supervivencia en 3 tipos. El tipo I ( la mortalidad ocurre en la senescencia) se asocia al caso extremo de las especies con estrategia 'K' y el tipo III ( alta mortalidad inicial) se asocia al caso extremo de las especies con estrategias 'R'. El tipo II implica una probabilidad constante de muerte. Sin embargo las formas de las curvas de las poblaciones en la naturaleza son muy variadas y en muchos casos no se encuentra un solo tipo, sino más bien una combinación de ellas, tal es el caso de la especie bianual Melilotus alba estudiada por Klemow y Raynal (1981) quienes encuentran dos patrones de supervivencia lineal y concava (tipo

II y III de Deveey), en donde la supervivencia de la cohorte y el desarrollo de las plantas fue influenciado además de la temperatura y las precipitaciones durante el primer año de crecimiento, por las condiciones del sitio y las fechas de emergencia.

Parece ser un patrón muy común para varias especies una alta mortalidad, tipo III de Deveey (Williams, 1970; Sarukhan y Harper 1973; West, 1979) sin embargo, en el caso de la especie anual Phlox drummondii presenta durante la fase de latencia de la semillas una curva de supervivencia de tipo II y durante el crecimiento vegetativo de tipo I (Leverich y Levin, 1979).

A pesar de que se ha acumulado una apreciable información sobre el comportamiento demográfico en zonas templadas, en la sabana tropical por el contrario es muy escaso. Silva (1983) en su estudio sobre la ecología reproductiva de 6 gramíneas codominantes de una sabana estacional, encontró que la especie que invierte más en diásporas fue precisamente A. semiberbis.

Otro aspecto importante en la biología poblacional, es la interacción inter o intraespecífica entre las plantas. Donald (1963) discute el tema ampliamente y utiliza el término competencia para considerar dichas interacciones, por su parte Harper (1977) prefiere utilizar el término interferencia.

La hipótesis de Hairston et. al. (1960) señala como puede variar la importancia de la competencia de acuerdo a los niveles tróficos. En particular, las plantas (productores) muestran una competencia más intensa que los herbívoros. Recientemente Connell (1983) y Schoener (1983) presentan una síntesis de los resultados de analizar un gran número de experimentos de campo detectando competencia en un 40% y 90% de casos respectivamente.

Donald (1958) fue el primero en utilizar una técnica que le permitió estudiar la competencia por la luz y nutrientes entre especies de Lolium y Phalaris. Por medio de dicha técnica obtuvo 4 modos de competencia: radical, aérea, aérea más radical y no competencia. Willey y Reddy (1981) aplicaron la técnica a situaciones de campo, para separar las interacciones aérea y radical en cultivos intercalados. Por su parte,

Cook y Ratcliff (1984) aplicaron apropiadamente la técnica con tubos de acero para evitar la competencia radical de las especies establecidas con las plántulas de Panicum maximum.

A pesar de la posible importancia de las interacciones competitivas en la sabana estacional, solo recientemente Raventos (1986) estimó los efectos de la competencia espacial en tres gramíneas codominantes. A. semiberbis fue la especie menos afectada; L. lanatum la más afectada y E. adustus afecta más a L. lanatum que a A. semiberbis. Estos resultados se reflejan en un estudio de Ataroff (comunicación personal, 1986) considerando las distancias a que se encuentran en el campo estas tres especies además de Trachypogon, de acuerdo a los 10 vecinos más cercanos. A. semiberbis y E. adustus están más cerca de individuos de otras especies que de la propia, por lo que debe ser más importante la interferencia intraespecífica que la interespecífica. En el caso de L. lanatum no hay tales diferencias, siendo ésta precisamente la especie más afectada en el estudio mencionado anteriormente.

La presente investigación forma parte de un proyecto más amplio conducido por el Dr. Juan F. Silva, cuyo objetivo general es la caracterización demográfica de las especies codominantes en el estrato herbáceo de algunas comunidades de sabanas. Este trabajo pretende indagar varios aspectos poblacionales y fisiológicos en plántulas de Andropogon semiberbis, a través de la naturaleza e importancia de los factores de mortalidad que operan en una sabana estacional. Los objetivos específicos del presente trabajo son:

- 1) Seguir la supervivencia de una cohorte de 500 individuos de A. semiberbis desde su germinación hasta el segundo año de vida.
- 2) Averiguar como varía la mortalidad de acuerdo al tamaño del individuo, la distancia al adulto más cercano y otras características medidas en la cohorte en estudio.
- 3) Determinar el efecto del fuego como factor de mortalidad medido a través de la supervivencia en dos parcelas vecinas, una sometida al fuego y la otra protegida.

- 4) Determinar la importancia relativa de la interferencia aérea y radical de individuos adultos de tres especies, sobre el crecimiento de las plántulas de A. semiberbis.
- 5) Caracterizar la respuesta fisiológica de las plántulas de A. semiberbis sometidas a distintas velocidades de desecación y relacionar dicha respuesta con la supervivencia de las plántulas bajo cada tratamiento.

## MATERIALES Y METODOS.

### 1. AREA DE ESTUDIO

La zona donde se realizó el estudio se encuentra ubicada en Hato Palma Sola, propiedad de la Sra. Isabel Mata, situado a unos 10 Kms. de la Ciudad de Barinas (8° 38' N, 70° 12' W). Geológicamente, la zona corresponde a una Colina del piedemonte andino formada por los afloramientos de la formación Rio Yuca y se caracteriza por ser una acumulación Qiv, que es la deposición más antigua del Pleistoceno (Silva, 1972).

Los suelos son de textura franco-arenosa a franco-arcillosa, de baja retención de agua y deficientes en nutrientes. Ricos en concreciones férricas y manganeso, con rodados y fracciones gruesas en todo el perfil (Silva, 1972).

El clima del área se caracteriza por el de una sabana estacional (Sarmiento, 1978). El patrón de precipitación es marcadamente estacional. La estación húmeda es de 7 a 8 meses (Abril a Noviembre) y la estación seca es de 4 a 5 meses (Diciembre- Abril) cuando casi no se registran precipitaciones (Silva, 1983). El promedio anual de precipitaciones para el periodo 1975 -1982 es de 1720.6 mm., de acuerdo a los datos obtenidos en la Estación Meteorológica de Barinas (Fig.1a).

El régimen térmico presenta una media de 26.5 °C con una máxima media de 31.3 °C y una mínima media de 22.3 °C (Torres, 1985). Sin embargo, los cursos diarios de temperatura experimentan fluctuaciones relativamente grandes (Ataroff, 1980)

La fisionomía que presenta la vegetación es una sabana parque, con islotes de bosques deciduos llamados "matas" y con arboles dispersos (Silva y Sarmiento, 1976). La

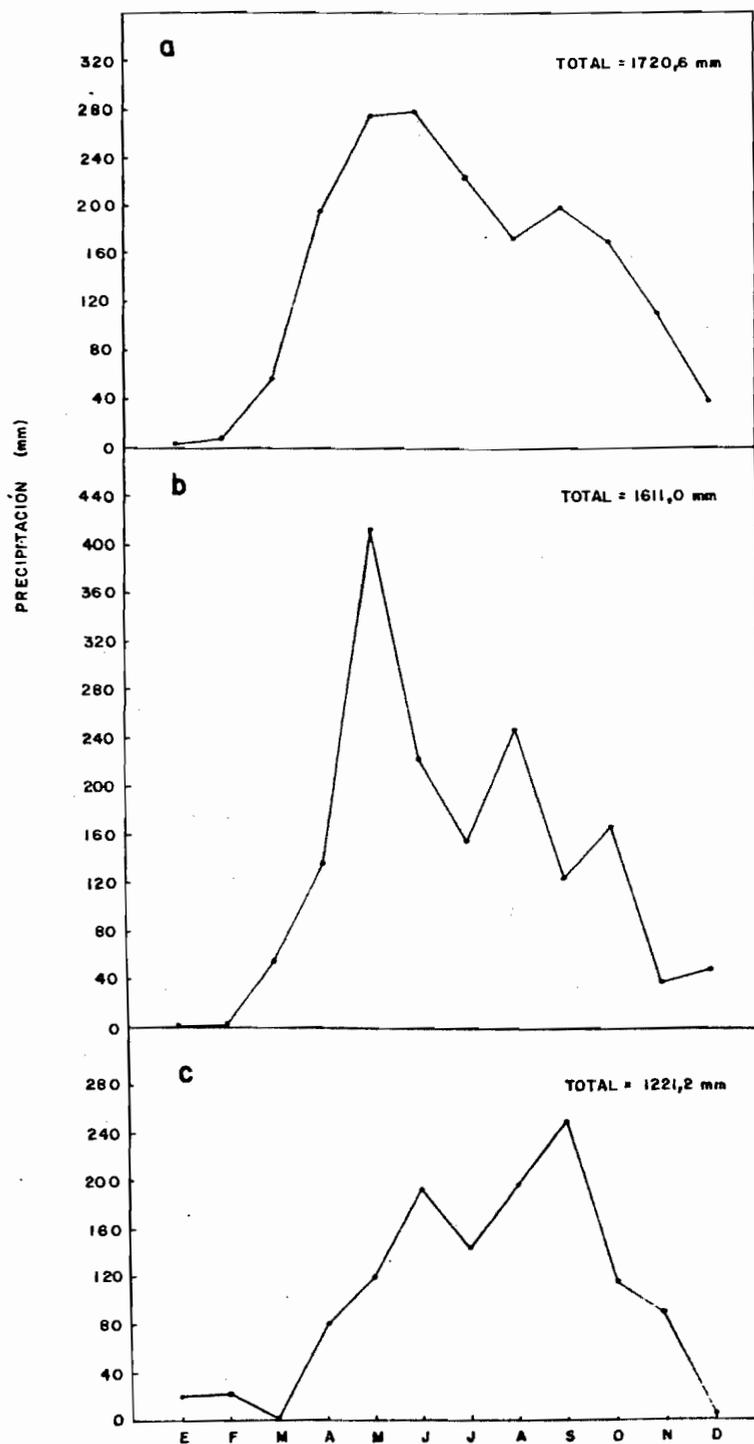


FIG. 1 Totales mensuales de precipitaciones en la ciudad de Barinas. a) promedio del período 1975-1982, b) año 1983, c) año 1984. Fuente de datos M.A.R.N.R. Dirección General de Información e Investigación del Ambiente.

estructura vertical lo forman 3 estratos, el primero dominado por las especies arbóreas: Bowdichia virgilioides, Palicourea rigida, y Casearia silvestris alcanzando una altura aproximada de 1.5 a 6 m. El segundo estrato está dominado por las especies herbáceas de porte más o menos alto como son Andropogon semiberbis, Leptocoryphium lanatum, Trachypogon plumosus y el tercero por Elyonurus adustus, Axonopus canescens y Sporobolus cubensis, además de algunas ciperáceas y leguminosas.

## 2. DESCRIPCION DE LA ESPECIE ESTUDIADA.

El estudio se realizó en plántulas de la gramínea C4, Andropogon semiberbis. En la Fig. 2 se observa la morfología del vástago y la raíz de la especie de unos 5 meses de edad.

A. semiberbis en el estado adulto, crece formando macollas bien definidas y es una de las especies más importantes del estrato herbáceo. Esta especie se encuentra además como un componente común de sabanas estacionales, sobretodo muy bien drenadas, en todos los Llanos de Venezuela (Sarmiento, 1983, Sarmiento y Monasterios, 1971, Silva y Sarmiento, 1976). Es una planta perenne con una fase de semireposo durante la estación seca (Sarmiento, 1978). Se caracteriza por presentar una floración tardía al final del periodo de lluvias y principios de la estación seca, cuando produce gran cantidad de semillas en cada cosecha anual. (Silva, 1983). Las semillas permanecen en el suelo por varios meses durante el periodo de sequía y germinan en Mayo y Junio siguiente, cuando se reinicia la estación de lluvias (Silva y Ataroff, 1985).

La diáspora está formada por una espiguilla sécil de aproximadamente 6 mm. de largo, la primera gluma es lisa o rugosa, la arista es de 10 a 15 mm de largo, la espiguilla pediculada mucho más reducida, de arista corta, el pedicelo más o menos ciliado en el margen.

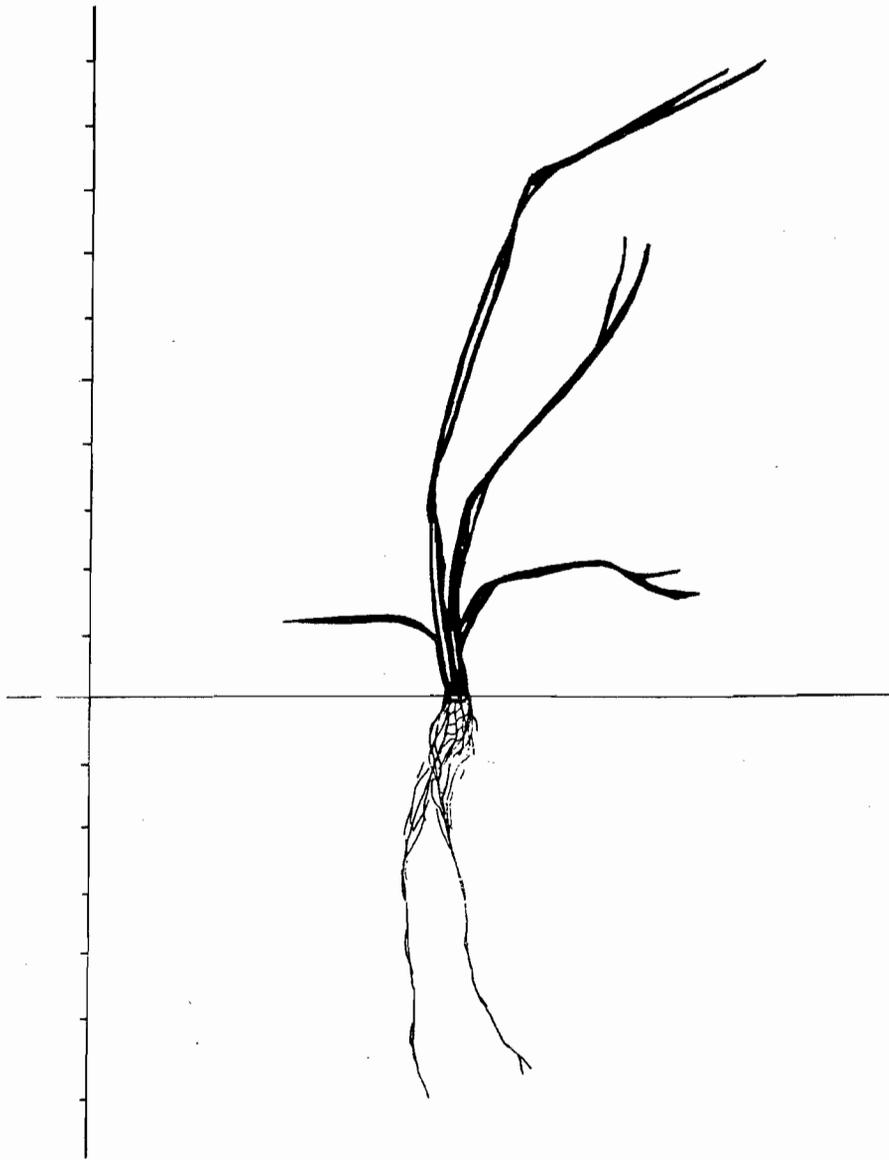


FIG. 2 Plántula de A. semiberbis de unos 5 meses de edad.

No existen estudios sobre las características de esta especie como pastura nativa, pero es probable que tanto su contenido nutritivo como palatabilidad sean aceptables al menos durante los primeros meses de la estación de crecimiento cuando todavía no se han desarrollado los culmos.

### 3. METODOLOGIA.

3.1. La construcción de la curva de supervivencia se realizó con la información experimental recabada en el Hato "Palma Sola", Estado Barinas. La disposición del experimento en el campo se hizo, marcando una cohorte de 500 plántulas de A. semiberbis germinadas durante el mes de Mayo (1983), distribuidas en una parcela protegida del pastoreo. Durante el lapso de mediciones se extraviaron 7 plántulas, por lo que el número se redujo a 493. La identificación y ubicación exacta de cada individuo se realizó con un alambre unido a una "bandera metálica" numerada.

El seguimiento de la supervivencia se llevó a cabo por revisiones periódicas realizadas durante el año en las siguientes fechas: 4 de Agosto y 10 de Noviembre del año (1983); 13 de Enero, 3 y 16 de Febrero, 10 y 29 de Mayo, 20 de Junio, 16 de Agosto, 20 de Septiembre y 28 de Noviembre del año (1984).

Debido a que la sabana donde se efectuó este estudio se quemó a finales de febrero (1984) no fue posible realizar las observaciones durante Marzo y Abril de ese año, ya que no se podía determinar si una plántula estaba viva o muerta. Para reanudar las observaciones fue necesario esperar el inicio de las lluvias cuando se produjeron los rebrotes.

Además del experimento antes mencionado, se realizaron las siguientes observaciones adicionales:

1- Altura de cada planta ,tomada a la base de la hoja más alta (4 de Agosto 1983) .

2-Número de vástagos de cada planta ( 28 de Noviembre 1984)

3-Distancia al adulto más cercano ( 13 de Enero 1984).

4-Grado de daño por la quema ( 15 de Marzo 1984).

En particular, en la observacion del grado de daño por quema se consideró la siguiente escala arbitraria:

Grado	Especificacion
1	Se queman las puntas de las hojas.
2	Se queman todas las hoja, pero la base de los vástagos queda intacta.
3	Se quema la base de los vástagos.
4	Se quema toda la planta sólo se distingue el muñon de la base.

3.2. Para determinar el efecto de la quema sobre la supervivencia de A. semiberbis, se delimitaron dos parcelas de aproximadamente 100 mts. cuadrados cada una, separadas por un "corta fuego" de dos metros de ancho. Los individuos sobre los que se hicieron las mediciones se marcaron el 20 de Diciembre (1983) utilizando "banderas de metal" numeradas, quedando las parcelas con 190 cada una.

Al iniciar las observaciones se determinó el nivel de supervivencia (el día 12 de Abril (1984)), en cada parcela; a continuación se procedió a quemar una de las parcelas. El 29 de Mayo (1984) se realizaron nuevamente las observaciones sobre la supervivencia en cada uno de los tratamientos.

3.3. Los estudios de desecación y respuesta fisiológica bajo condiciones semi-controladas se realizaron en el jardín

botánico de la UNELLEZ. Se utilizó una población inicial de 250 plántulas de A. semiberbis, las cuales se transplantaron al final del periodo de lluvias entre el 10 y el 15 de Noviembre (1983). La colección de este material se realizó en la sabana utilizando un cilindro de 10,7 cm. de diámetro, colectando cada individuo por separado con introducciones de 10 cms. de profundidad cada vez. El transplante se hizo en seis cajones de madera de 70 x 70 x 22 cms. conteniendo suelo de la misma sabana.

Las plántulas se sembraron según un arreglo espacial que permitió una distancia de separación de 11 cm aproximadamente entre ellas. Los almácigos así preparados se mantuvieron con riego hasta saturación interdiario hasta el inicio del experimento el 28 de Enero (1984).

Los tratamientos utilizados fueron los siguientes:

Tratamiento	Descripción	N.de Plántulas.
I	Desección rápida sol	27
II	Desección rápida sombra	35
III	Desección lenta sol	37
IV	Desección lenta sombra	39
V	Control sol	35
VI	Control sombra	34

La desecación lenta se simuló colocando sobre el suelo descubierto tiras de plástico de 5 cms. x 70 cms. entre las plántulas. El efecto de la sombra se logro ubicando los almácigos respectivos, (II, IV y VI) bajo un árbol. Esta sombra presento un valor promedio de intersección de la radiación de 67% am y 86% pm.

3.3.1 La medición de los parámetros microclimáticos se obtuvo a través del montaje de una torre micrometeorológica colocada en el espacio intermedio de los tratamientos de sol y sombra, instalándose a la altura entre 25 a 50 cms. del suelo.

Las mediciones se realizaron los primeros 13 días de una manera interdiaria y luego cada 7 días aproximadamente, hasta completar 35 días, realizándose dos veces diarias, a las 7 a.m. y a las 12 p.m. Los parámetros medidos fueron los siguientes:

- a) La temperatura se obtuvo a través de una termocupla de cobre constantan, calibre 36 Omega Co. y un microvoltímetro Data-Precision, modelo 25B, utilizándose para la conversión de microvoltios a °C una tabla de conversión del Laboratorio de Ecofisiología del Postgrado de Ecología Tropical, ULA.
- b) La humedad se midió a una altura de 50 cms. del suelo con un psicrómetro, obteniéndose el porcentaje de humedad con la ayuda de las tablas psicrométricas del servicio de Meteorología y Comunicación de la F.A.V.
- c) La radiación solar global se midió con un radiómetro y un sensor Piranómetro Li-170 LAMBDA. Las mediciones se hicieron tomando en cuenta valores puntuales de 4 días distintos, a plena exposición solar y en la sombra. La relación de ambos valores permitió cuantificar la intersección de luz para los tratamientos bajo sombra.

### 3.3.2 Mediciones en las plantas:

La frecuencia y la hora de las mediciones de estos parámetros fueron las mismas que las del microclima. Las hojas que se utilizaron para determinar la conductancia, el potencial hídrico y la temperatura foliar fueron la primera o la segunda completamente expandidas.

- a) Conductancia Foliar: Ks. Para el cálculo de esta variable, se utilizó un porómetro de estado estable construido en el Laboratorio de Ecofisiología del Postgrado de Ecología Tropical, ULA. La obtención de los valores se logró de la forma siguiente: antes de hacer la medición se abre la cámara, que contiene un sensor de

humedad, otro de temperatura y un ventilador. Después de introducir la hoja, la humedad empieza a aumentar y la manera de alcanzar el estado estable es inyectando un flujo de aire seco en la cámara hasta que la humedad sea aproximadamente igual a la humedad ambiental medida antes de introducir la hoja, esto representa el punto de balance o punto nulo. En ese momento se registra la lectura de la humedad relativa, la temperatura y el flujo.

Los cálculos se realizaron con el supuesto que las condiciones dentro de la cámara son isotérmicas, a través de la sustitución de los valores obtenidos en la siguiente fórmula:

$$R = (100/HR - 1) * A/F.$$

Ec. 1

Donde HR : Humedad Relativa.

A : Area Foliar.

F : Flujo.

El flujo se calcula a través de la siguiente ecuación:

$$F = (0.0016 \times \text{Lectura}^{1.3056}) + 0.03$$

Ec.2

Al sustituir estos valores en la Ec. 1, se obtiene la resistencia y su inverso es la conductancia (1/R), el cual es una medida de la facilidad con que el vapor de agua difunde desde el interior de la hoja hasta el aire que lo rodea.

b) Potencial Hídrico Foliar:

La medición de este parámetro se obtuvo con una bomba de Scholander, PMS Inst. Co. de 70 bars. El procesamiento consistió en cortar 2-4 hojas de diferentes plántulas, las cuales se introducían en una bolsa plástica identificada con el número del tratamiento, para procesarlas después de medir las variables.

Cada hoja se introducía en la cámara con la ayuda de un tapón de goma para evitar la salida del nitrógeno, regulándose el paso de dicho gas con una llave. Con la ayuda de una lupa se determinaba la aparición de la columna de agua en la superficie expuesta a la presión atmosférica; en ese momento se leía el manómetro y ese valor representa el Potencial Hídrico Foliar.

c) Temperatura Foliar.

Se obtuvo colocando en dos plántulas, por cada tratamiento, dos termocuplas iguales a las utilizadas en las mediciones de la temperatura del microclima en el envés de la primera o segunda hoja completamente expandida. El valor en °C se obtuvo de la misma manera que en 3.2.a.

d) Diferencia de Presión de Vapor entre la hoja y el aire (DPV).

El DPV se calcula utilizando la siguiente ecuación:

$$DPV = Ph - (Pa \times HR/100).$$

Ec. 3

Donde:

Ph: Presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (Kpa).

Pa: Presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (Kpa).

HR: Humedad relativa (%).

4. La determinación de algunas relaciones de interferencia se realizó en el fundo ya mencionado y el diseño experimental consistió en transplantar plántulas de A. semiberbis al lado de individuos adultos de la especie A. semiberbis, L. lanatum y E. adustus de acuerdo a dos modalidades:

#### 4.1) Variación de las distancias.

#### 4.2) Formas de exclusión a distancias constantes.

A continuación detallamos los procedimientos de cada experimento:

1) Variación de las distancias: se transplantaron plántulas germinadas en el mes de Mayo a tres distancias consecutivas de la macolla adulta, orientando los individuos transplantados en dirección Sureste. Este arreglo fue repetido cinco veces. Las fechas de montaje fueron las siguientes: 29 Junio (1984) para A. semiberbis y el 5 de Julio para E. adustus y L. lanatum.

Las distancias promedio a las cuales quedaron las plántulas de la base de las macollas de las especies adultas A. semiberbis, E. adustus y L. lanatum fueron respectivamente:

D1: 0.8 +/- 0.34 cm, 0.4 +/- 0.24 y 1.4 +/- 0.75 cm.

D2: 6.5 +/- 0.45, 5.7 +/- 0.26 y 6.75 +/- 0.43 cm.

D3: 15.0 +/- 0.16, 14.8 +/- 0.56 y 15.0 +/- 0.42 cm.

La cosecha se realizó el 11 de Enero (1985) recogiendo el material junto con el suelo en un cuadro de 7 x 10 x 6.5 cm. transportándose en bolsas de plástico hasta el laboratorio donde se separó la biomasa radical y la aérea; se seco a 70 °C. hasta peso constante y luego se pesó en una balanza electrónica. El diseño del experimento en el campo se observa en la Fig. 3a.

Los resultados se analizaron estadísticamente con un análisis de regresión y correlación lineal entre las diferentes variables: Biomasa aérea, biomasa radical, biomasa total (aérea + radical), número de vástagos y distancia a la macolla adulta.

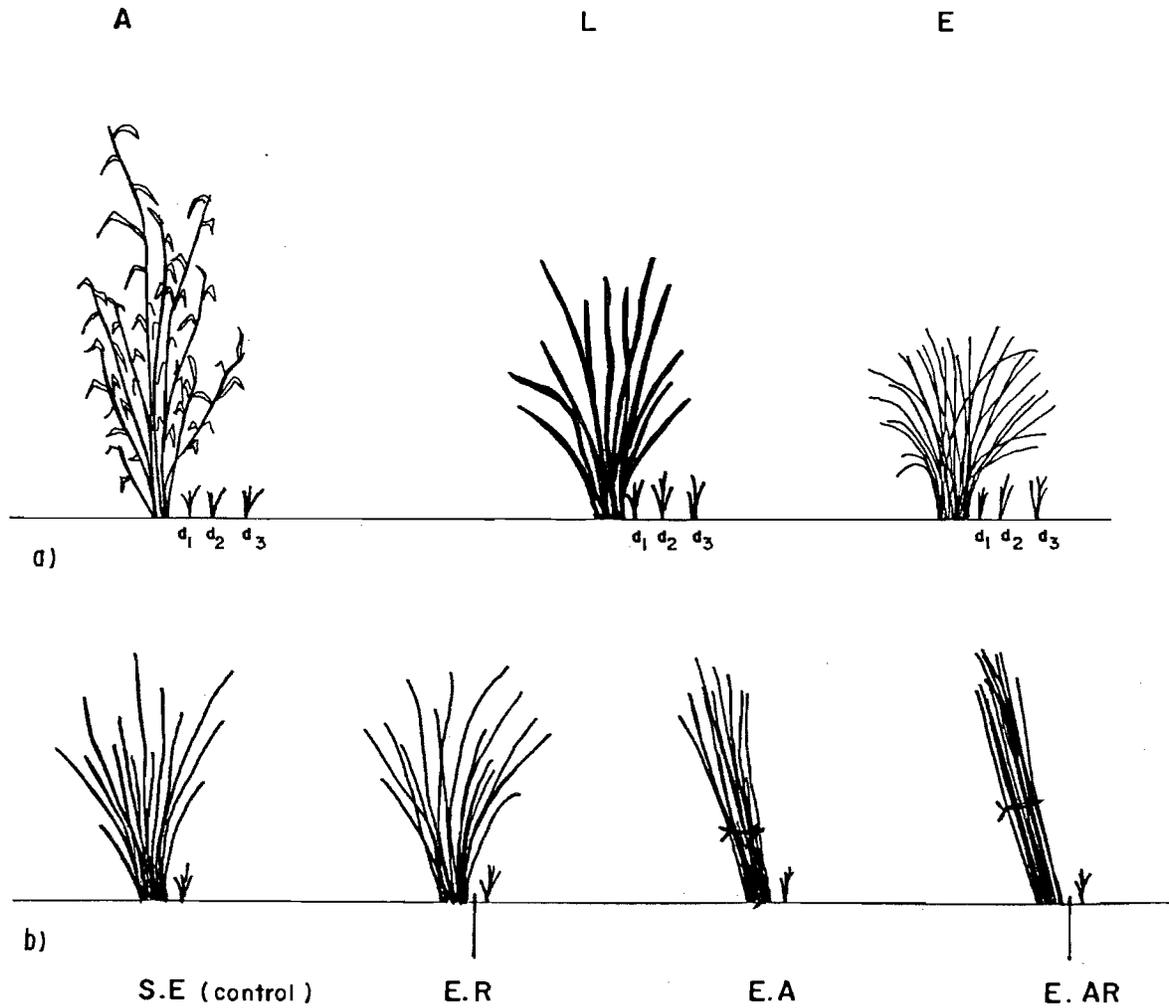


FIG. 3 Diseño de los experimentos en el campo: a) Variación de las distancias ( $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$ ) de las plántulas de *A. semiberbis* al adulto: *A. semiberbis* (A), *L. lanatum* (L) y *E. adustus* (E). b) Tratamientos de exclusión: sin exclusión (S.E.), exclusión radical (E.R.), exclusión aérea (E.A.) y exclusión aérea y radical (E.AR).

4.2) Formas de exclusión a distancias constantes: se procedió igualmente a transplantar plántulas de A. semiberbis al lado de individuos adultos de las especies ya señaladas, pero en este caso las distancias fueron aproximadamente constantes. A. semiberbis (2.03 +/- 0,51 cm); E. adustus (1.65 +/- 0.45 cm) y L. lanatum (2.45 +/- 0.56 cm). El diseño fue de un experimento completamente al azar con 5 repeticiones, de acuerdo a lo siguiente:

- I) Control (Sin Exclusión): La plántula se sembró directamente sin ninguna exclusión, al lado del individuo adulto.
- II) Exclusión aérea (Competencia radical): El follaje del individuo adulto se recogió con una cuerda y se dispuso del lado contrario de la plántula.
- III) Exclusión Radical (Competencia aérea): En este caso se introdujo en el suelo una lámina de metal de 18 x 25 cm, justo al lado de la macolla adulta, de manera de separar el sistema radical de ambos individuos.
- IV) Ambas exclusiones (Sin competencia): Se combinaron los tratamientos II y III.

El 16 de Agosto (1984) y el 6 Septiembre (1984) se repusieron aquellas plántulas muertas como aparente consecuencia del trasplante, para un total de 33 individuos reemplazados. Estos reemplazos estuvieron proporcionalmente distribuidos entre los distintos tratamientos y distancias, con excepción del experimento de exclusión aérea, donde se registraron un total de 12 reemplazos, seis de los cuales fueron en el par con L. lanatum. El diseño del experimento en campo se observa en la Fig. 3.b

El procedimiento de cosecha, toma de observaciones, transporte, etc; fue el mismo del experimento anterior. Los

resultados se analizaron estadísticamente como un diseño completamente al azar y los tratamientos que resultaron significativos se les siguió la prueba de media de Tukey (Steel y Torrie, 1980).

## RESULTADOS

## 1. CURVA DE SUPERVIVENCIA.

La figura 4 representa la curva de supervivencia para el periodo 83-84, de un cohorte de 493 individuos nacidos en mayo (1983); y en la cual los Lx estan graficados a escalas logarítmica y los números entre paréntesis representan las tasas de mortalidad relativa para cada periodo (MR).

Durante la primera estación de crecimiento la MR fue del 24% y durante la primera estación seca esta fue mucho más alta, ya que en ella mueren el 81% de los individuos que se encontraban vivos para fines de estación lluviosa.

Durante enero y febrero la pendiente de la curva es muy similar a la del periodo húmedo y el cambio brusco de pendiente se produce después de la quema que ocurrió a mediados de febrero.

En el segundo período de lluvias la MR fué sólo del 26%. Estos resultados indican que la quema juega un papel importante en la supervivencia de las plantas durante el periodo seco.

## 2. EXPERIMENTO DE QUEMA:

La hipótesis preliminar plantea, al fuego como posible factor de mortalidad, además de la desecación y el resultado del seguimiento de la cohorte, verifica en parte dicha hipótesis.

En la tabla I se encuentran los valores de la proporción de supervivientes (Lx), en ambas parcelas: quemada y sin quemar.

Se puede observar como al final de la estación seca ( el 12 de Abril-1984), la supervivencia era aproximadamente del 50% en ambas parcelas; para el 29 de Mayo, cuando las plantas ya habian rebrotado, registramos una supervivencia de 48 % en la parcela protegida y de 5% en la parcela quemada , lo que representa una MR del 90.3% a causa del fuego, mientras que la MR en la parcela protegida fue del 10.7% muy posiblemente debido a la desecación.

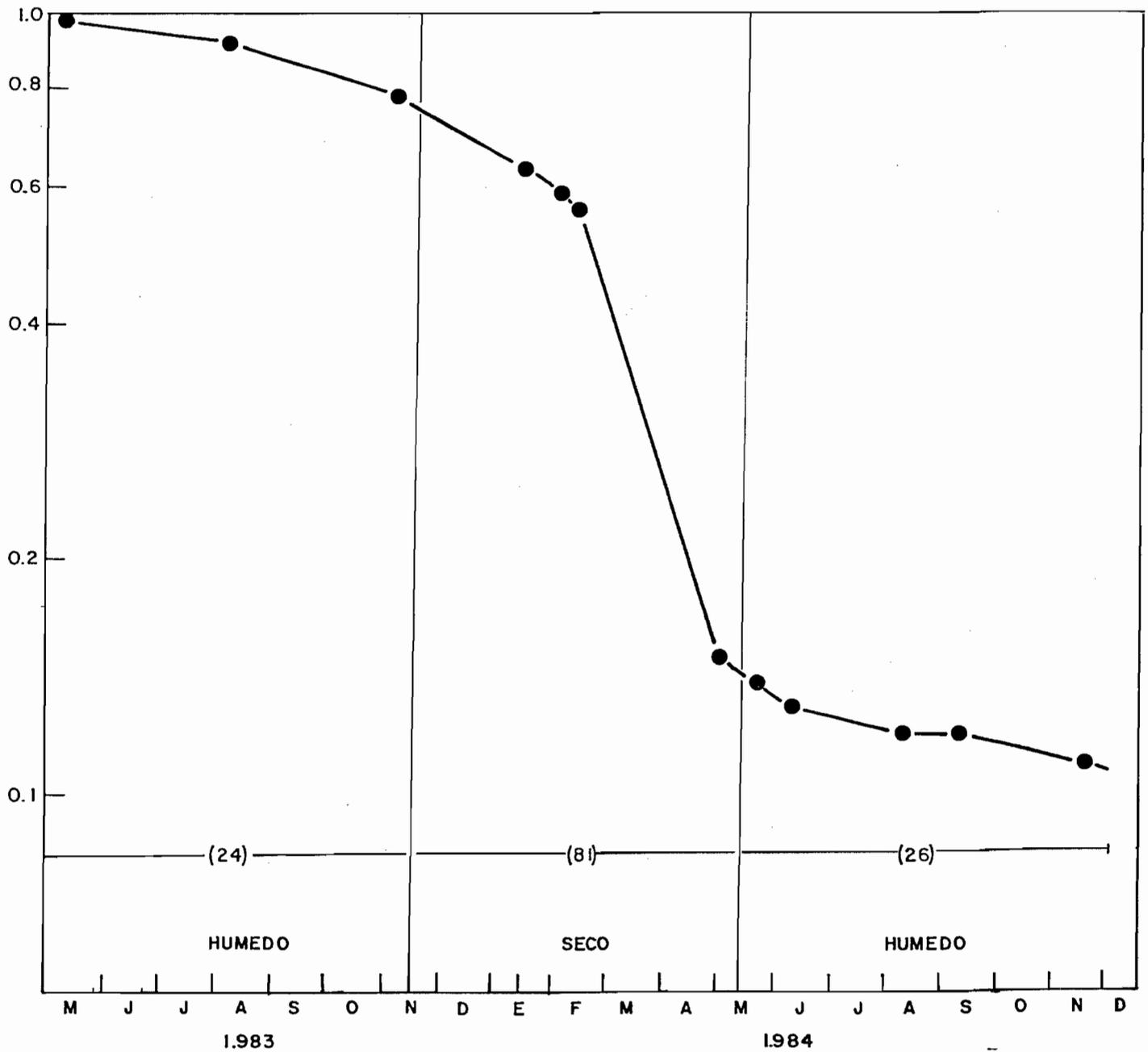


Fig. 4. CURVA DE SUPERVIVENCIA DE *Andropogon semiberbis*  
(COHORTE DE 1983)

TABLA N° I Valores de supervivencia (Lx) para plántulas de A. semiberbis. La parcela 1 en su oportunidad fue quemada mientras que a la 2 no se le siguió este tratamiento.

FECHA	PARCELA 1		PARCELA 2	
	Nv	Lx	Nv	Lx
20-12-83	190	1.00	190	1.00
12-4-84	93	0.49	103	0.54
	QUEMADA		PROTEGIDA	
29-5-84	9	0.05	92	0.48

### 3. RESPUESTA FISIOLÓGICA DE A. semiberbis A DISTINTAS VELOCIDADES DE DESECACION .

Las Figuras 5 y 6 representan el curso de la variación de la conductancia foliar (Ks), potencial hídrico foliar, y la diferencia de presión de vapor de hoja-aire (DPV) en los tratamientos de sol rápido / lento; sombra rápida / lenta y control en las lecturas de la madrugada(am) y del mediodía(pm). Los valores promedio se encuentran resumidos en las tablas 12,13 y 14.

#### 3.1 Tratamiento en el sol:

La conductancia foliar (Ks) muestra poca variación en las lecturas de la madrugada por lo menos hasta el día 13 y es posiblemente a partir del día 20 cuando hay una diferenciación entre los distintos tratamientos en el sol.

Por su parte en las lecturas del mediodía, durante los primeros 13 días de desecación, la Ks fue mayor en la velocidad de desecación rápida, alcanzando el día 9 el valor máximo de 0.62 cm/s; la excepción, lo representa la lectura del día 7 cuando la conductancia estomática aumenta significativamente. Al inicio de las observaciones, lo más notable son las diferencias entre los valores de la madrugada y del mediodía; al final de ellas, la conductancia estomática cae a "0" en las lecturas del mediodía y 9 días más tarde lo hacen las lecturas de la madrugada.

El potencial hídrico foliar se encuentra nitidamente diferenciado en los valores de la madrugada y del mediodía, comportándose la respuesta de las plántulas a las velocidades de desecación rápida, lenta y control de una manera similar hasta el día 13.

Las plántulas sujetas al tratamiento lento en las lecturas de la madrugada, logran recobrar su potencial hasta valores cercanos a los del control el día 26. Por su parte, las plántulas sujetas al tratamiento rápido presentan valores inferiores a - 3.8 Mpa (Tabla N° 13 ).

En las lecturas del mediodía, el potencial oscila alrededor de -2.0 Mpa hasta el día 13, presentando el valor menos negativo las plántulas sujetas al tratamiento lento (-1.33 Mpa) el día 5.

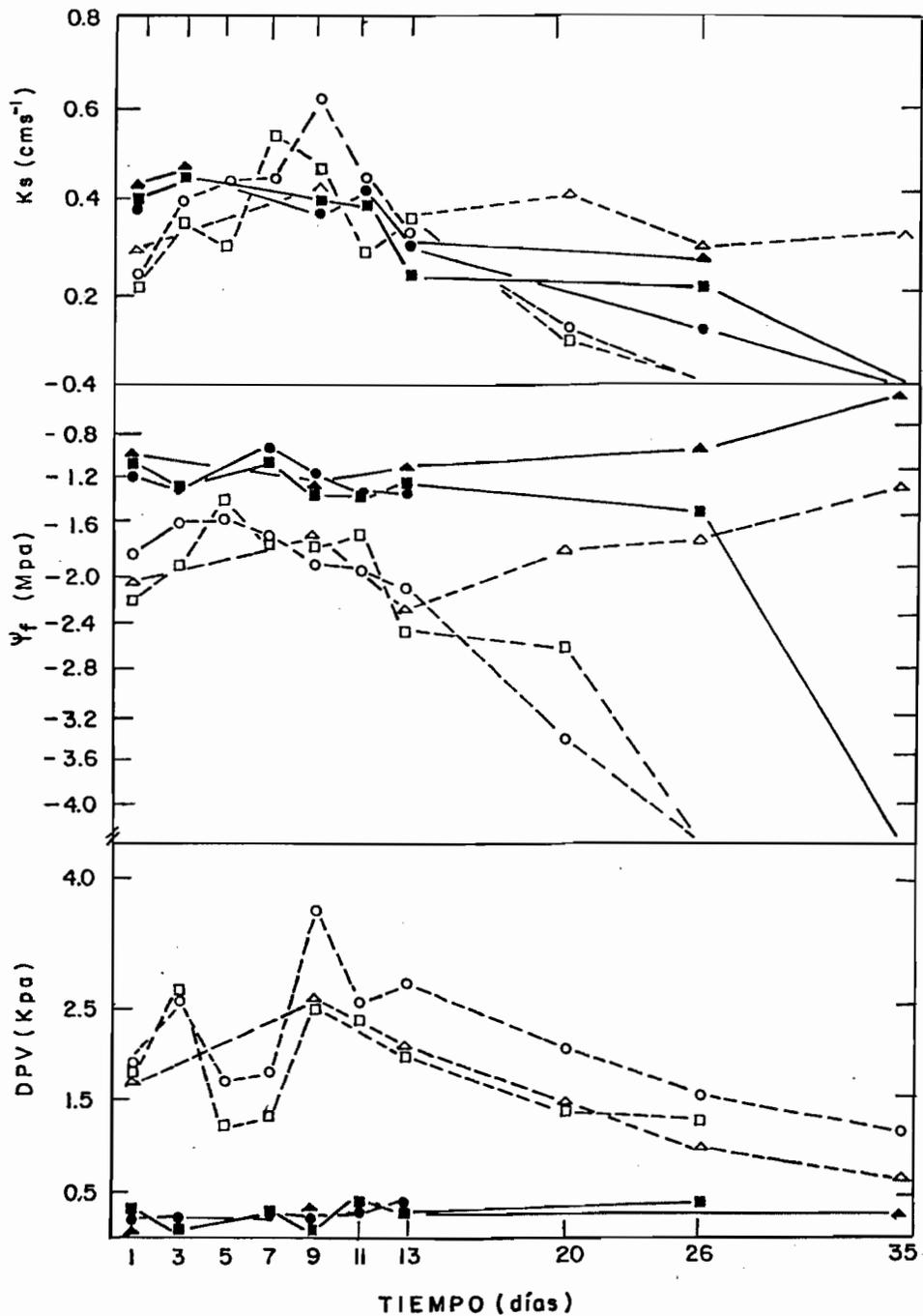


FIG. 5. Curso promedio durante los 35 días del experimento de la conductancia foliar ( $K_s$ ), potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) y de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), bajo condiciones de sol y 3 velocidades de desecación: rápida (●, ○); lenta (■, □); control (▲, △). Lecturas madrugada (figuras llenas). Lecturas mediodía (figuras vacías).

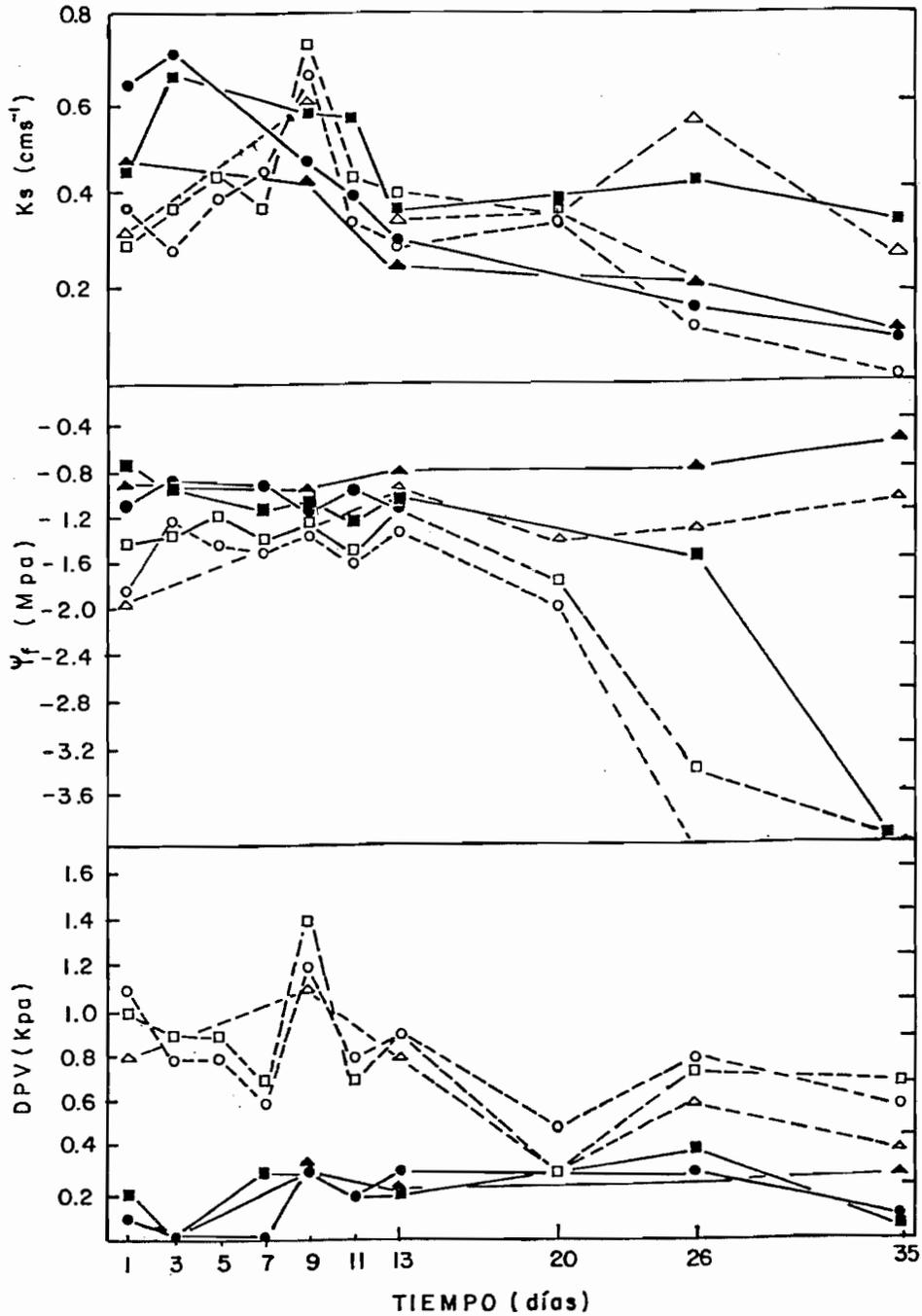


FIG. 6. Curso promedio durante los 35 días del experimento de la conductancia foliar ( $K_s$ ), potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) y de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), bajo condiciones de sombra y 3 velocidades de desecación: rápida(●, ○); lenta (■, □); control (▲, △) lecturas madrugada (figuras llenas). Lecturas mediodía (figuras vacías).

Para el día 20, los individuos sujetos a las velocidades de desecación lenta presenta un valor de  $-2.5$  Mpa en contra de  $-3.3$  Mpa de la condición rápida; 6 días después ambos tratamientos caen a potenciales inferiores a  $-3.8$  Mpa.

La diferencia de presión de vapor entre el aire y la hojas (DPV) en el tratamiento rápido, muestra a partir del día 5 valores mayores a los tratamientos lento y Control. El valor máximo de  $3.560$  Kpa se produjo el día 9, coincidiendo con el de la conductancia y posteriormente la curva desciende progresivamente, manteniendose la diferencia entre las velocidades de desecación rápida y lenta hasta el día 35.

### 3.2. Tratamiento en la sombra.

Al inicio del experimento, la conductancia estomática presenta los valores más altos en la lectura de la madrugada, con excepcion del día 9 cuando aumenta significativamente la lectura del mediodía. Posteriormente a esa fecha las diferencias entre las lecturas son menores, siendo lo más notable la tendencia lineal del descenso de dichos valores hasta el día 35, el valor máximo en la madrugada es de  $0.72$  cm/s el día 3 y en el mediodía de  $0.74$  cm/s. el día 9 El potencial hídrico foliar durante los primeros 13 días permanece relativamente constante; posteriormente, la curva desciende de una manera aproximadamente lineal. Para el día 26, la velocidad de desecación rápida presenta un valor inferior  $-3.6$ Kpa; por su parte, la velocidad de desecación lenta lo obtiene 9 días después.

La diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) presenta su pico máximo el día 9 con un valor de  $1.360$  Kpa, posteriormente dichos valores descienden y oscilan de una manera irregular.

### 3.3. Comparación entre los tratamientos de sol y sombra

La conductancia estomática presenta una mayor oscilación y valores en la condición de sombra; además en dicha condición la apertura estomática se prolonga hasta el día 35.

El potencial hídrico foliar de las plántulas en el tratamiento de sol muestra una clara diferenciación entre las lecturas de madrugada y del mediodía.

Por su parte, los valores en los individuos sujetos al tratamiento de sombra, tienden a ser menos negativos y la caída del potencial hídrico foliar mas suave. Los valores y las diferencias en las lecturas madrugada/mediodía de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) son menores en la condición de sombra en comparación con las de sol.

#### 4. CRECIMIENTO DE PLANTULAS Y LA INTERFERENCIA DE MACOLLAS ADULTAS.

4.1. En esta sección se presentan los resultados de la variación de las distancias de las plántulas de A. semiberbis a la macolla adulta.

Las gráficas 7,8,9,10 y 11 representan el valor promedio de la biomasa total, aérea y radical (todas expresadas en mg), la relación vástago/raíz y el número de vástagos por individuos respectivamente de plántulas de A. semiberbis.

En el eje de las abscisas se encuentran las tres especies adultas al lado de las cuales crecieron las plántulas de A. semiberbis.

La distancia (d1) es de 2.04 +/- 0.16 cm. y a la cual se le realizaron cuatro tratamientos de exclusión, denominados en las cinco gráficas como sigue:

d1 = Control (sin exclusión)

R = Exclusión Radical.

A = Exclusión Aérea

A.R.= Exclusión Aérea + Radical

d2 = Distancia Promedio de 6.29 +/- cm. (Sin Exclusión).

d3 = Distancia Promedio de 14.93 +/- 0.22 cm. (Sin Exclusión)

A 'd2' y 'd3' no se les realizo ningun de los tratamientos anteriores.

La exclusión radical y ambas exclusiones (radical + aérea) ejercen sobre A. semiberbis aproximadamente el mismo efecto cuando crecen al lado de L. lanatum o de E. adustus, presentando los mayor valores de biomasa total (fig.7). La misma tendencia ocurre con la biomasa aérea (Fig. 8).

En condiciones de competencia intraespecífica se observa un cierto efecto aditivo al comparar los efectos por separado de la exclusión aérea, radical y el tratamiento con ambas exclusiones. Fig. 7,8 y 11.

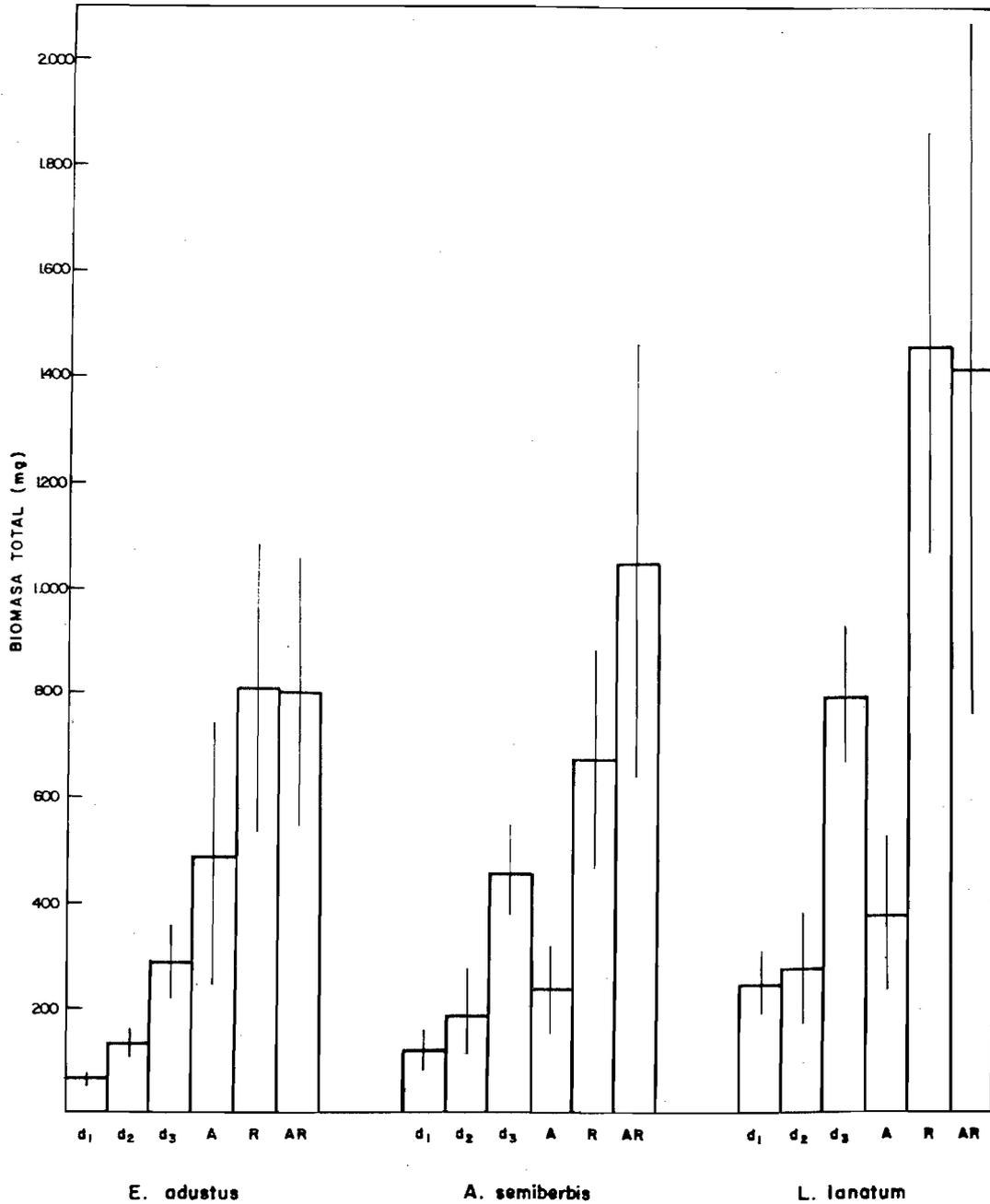


FIG. 7. Distribución de la biomasa total (mg) de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas de acuerdo a los tratamientos: exclusión aérea (A), exclusión radical (R), exclusión aérea+radical (AR) y sin exclusión a tres distancias ( $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$ )  $d_1$  = control.

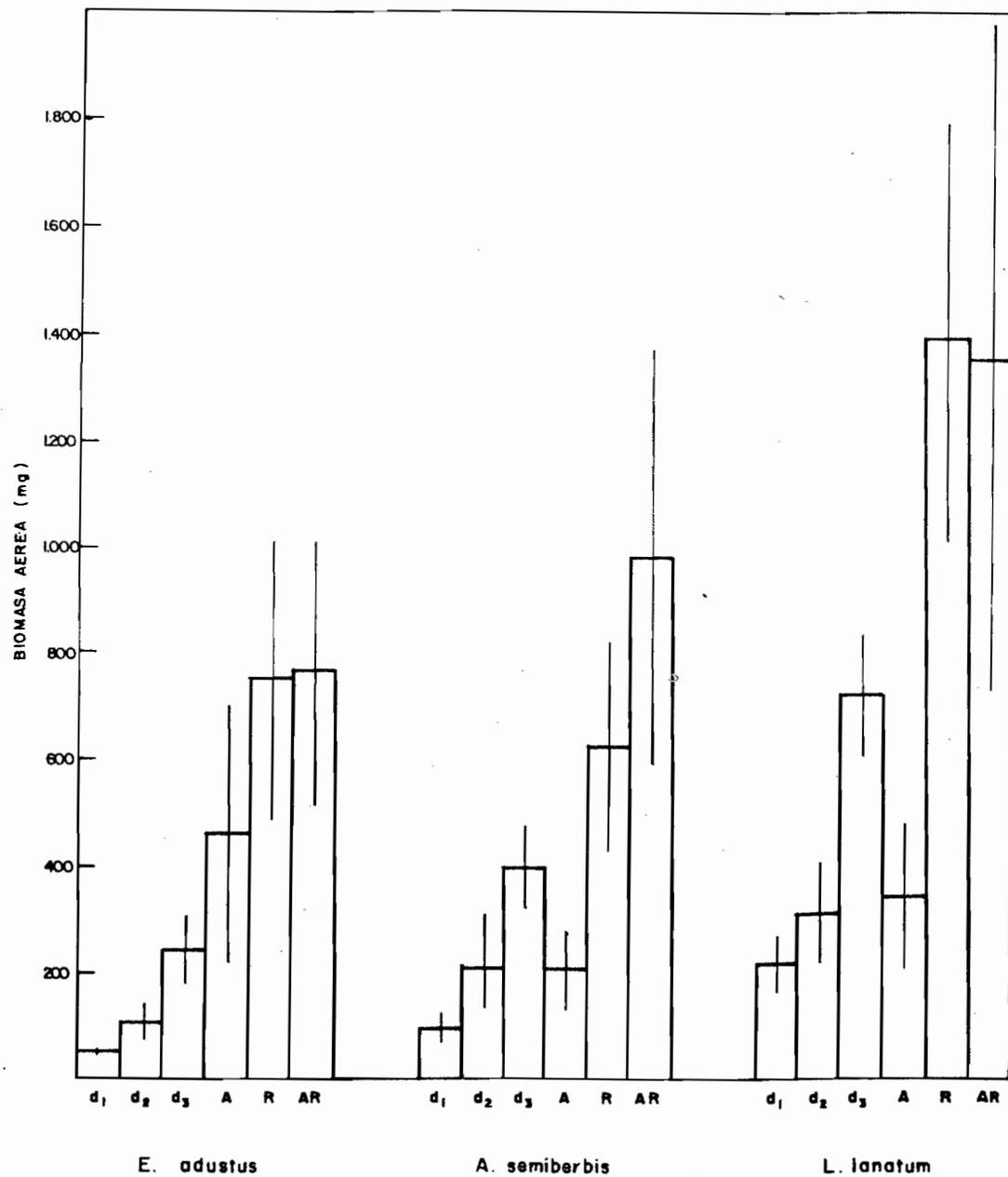


FIG. 8. Distribución de la biomasa aérea (mg) de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas de acuerdo a los tratamientos: exclusión aérea (A), exclusión radical (R), exclusión aérea+radical (AR) y sin exclusión a tres distancias ( $d_1, d_2, d_3$ )  $d_1$  = control.

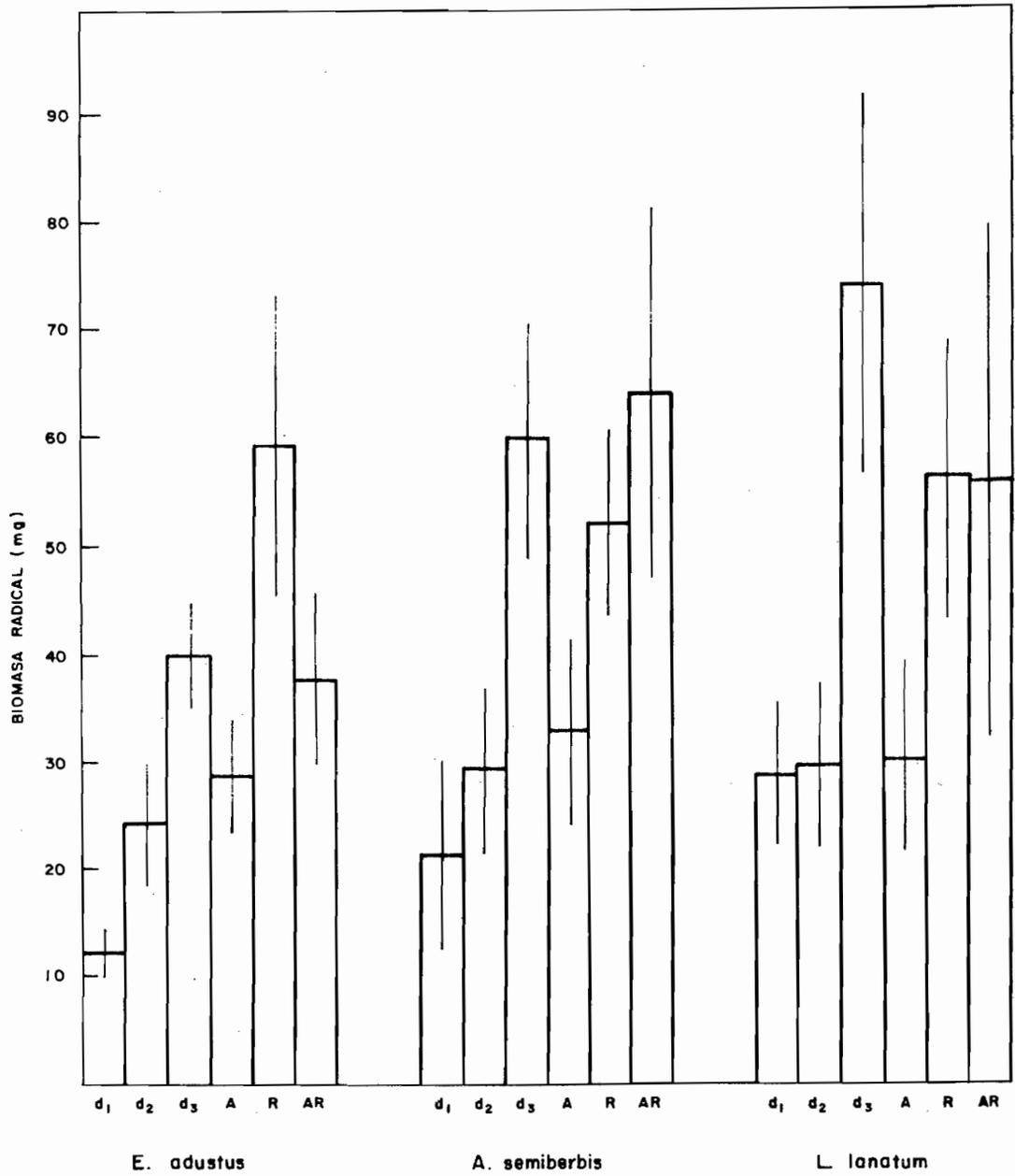


FIG. 9. Distribución de la biomasa radical (mg) de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas de acuerdo a los tratamientos: exclusión aérea (A), exclusión radical (R), exclusión aérea+radical (AR) y sin exclusión a tres distancias ( $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$ )  $d_1$  = control.

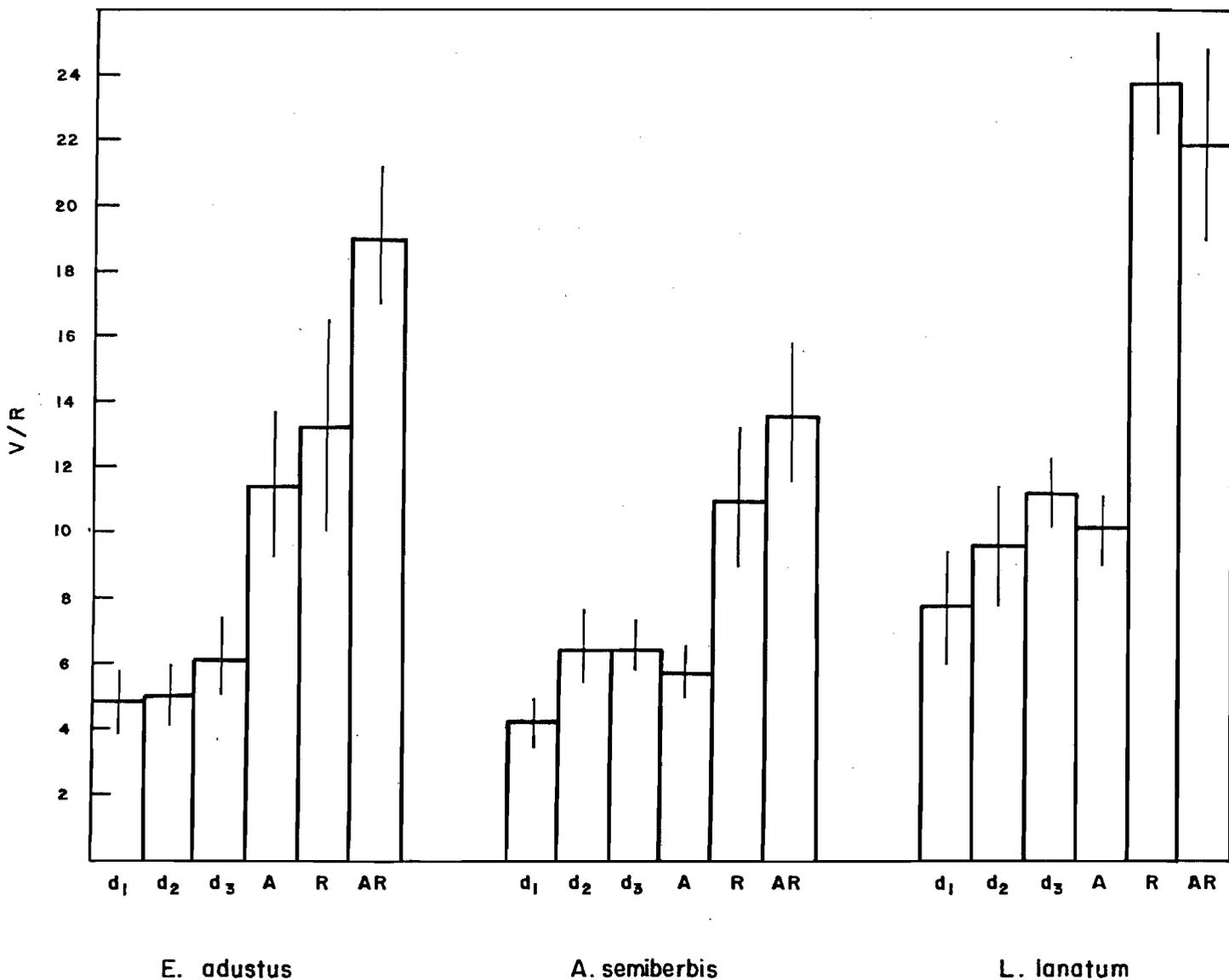


FIG. 10 Distribución de la relación vástago/raíz (V/R) de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas de acuerdo a los tratamientos: exclusión aérea (A), exclusión radical (R), exclusión aérea+radical (AR) y sin exclusión a tres distancias ( $d_1$ ,  $d_2$ ,  $d_3$ )  $d_1$  = control.

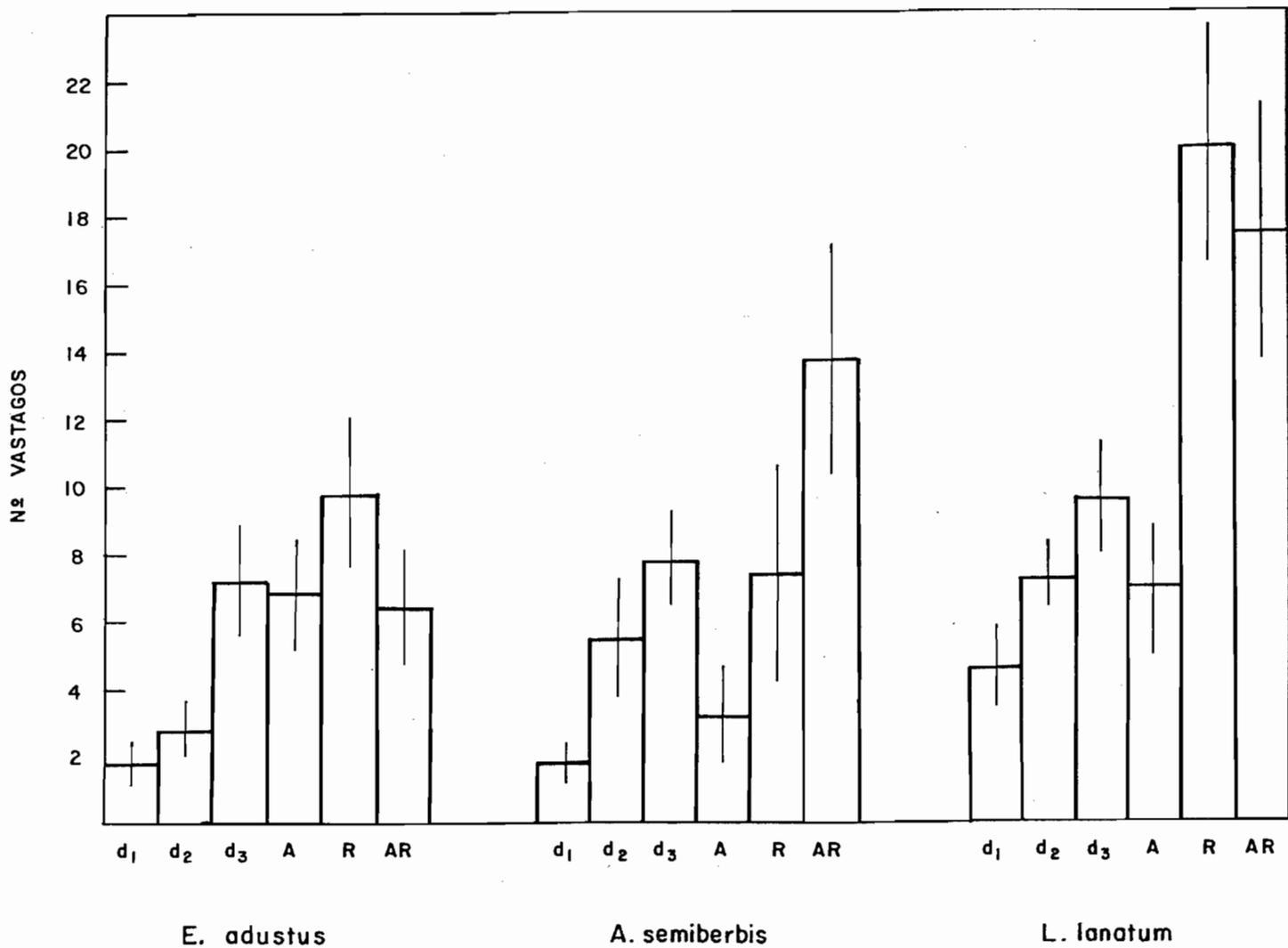


FIG. 11 Distribución del número de vástagos de A. semiberbis en crecimiento junto a tres especies adultas de acuerdo a los tratamientos: exclusión aérea (A), exclusión radical (R), exclusión aérea+radical (AR) y sin exclusión a tres distancias ( $d_1, d_2, d_3$ )  $d_1$  = control.

En general, todas las variables analizadas presentan una tendencia bien definida:

1. La condición de competencia total, a una d1 (Control) presenta siempre un valor menor.
2. La exclusión aérea un valor intermedio.
3. La exclusión radical y ambas exclusiones un valor mayor.

Al comparar todos los tratamientos se puede observar lo siguiente:

1. En condiciones intraespecíficas (A. semiberbis/ A. semiberbis), la exclusión de la interferencia aérea equivale a alejarse a uno 6.3 cm de la macolla y por su parte al alejarse 15 cm mejora la condición anterior, pero no iguala el tratamiento E.R. o A.E., con la excepción de la biomasa radical (fig. 9).
2. En condiciones interespecíficas (E. adustus/ A. semiberbis) al alejarse hasta 15 cm mejora la condición de competencia total (control) pero no supera el crecimiento de las plántulas en los experimentos de exclusiones, como lo muestran los valores de biomasa total (fig. 7), biomasa aérea (fig. 8) y la relación V/R. Sin embargo, en el caso de la Biomasa radical (fig. 9) y el número de vástagos (fig. 11) el efecto de las exclusiones equivalen a alejarse unos 15 cm de la base de la macolla.
3. En L. lanatum el patrón es más consistente, la exclusión de la interferencia aérea en todos los casos equivale a alejarse unos 6.3 cm. de la macolla.

#### 4.1.1. Análisis de regresión y correlación:

En la tabla (1) se presentan un resumen de los datos estadísticos  $R$ ,  $R^2$  y  $F$  para cada una de las variables analizadas en función de la distancia a la macolla adulta.

Se puede observar como todos los valores de  $F$  son significativos a varios niveles, desde 0.05 hasta el 0.001; al considerar la biomasa total y la biomasa aérea se observa una mejor significancia para el par: plántula de A. semiberbis con adultos de L. lanatum. Si la variable es

Biomasa radical, la significancia es mayor con E. adustus y si la variable es el número de vástagos es con A. semiberbis.

La representación gráfica del análisis anterior de regresión y correlación se muestra en las fig. 12, 13 y 14.

4.2. En esta última sección, se analizan estadísticamente solamente los resultados de los modos de competencia, con un diseño completamente al azar.

En las tablas 2,3,4,5 y 6 se presentan los resultados del análisis de varianza. El parámetro número de vástagos fue transformado a raíz cuadrada de  $x + 1/2$ . En un primer análisis de varianza usando los demás parámetros sin transformación, obtuvimos diferencias significativas para las exclusiones en todos los casos y también para las especies solamente en los parámetros: número de vástagos y la relación vástago / raíz (V/R). Tomando en cuenta que se registró una elevada desviación estandar, ligada a la variación de la media, optamos por una transformación logarítmica de los parámetros no transformados en el primer análisis. En este caso, el análisis de varianza resulto significativo tanto para las especies como para las exclusiones en todos los parámetros considerados. No se detecto interacción Especie x Exclusión en ninguna de las variables analizadas.

Con estos resultados se procedió a realizar a las fuentes de variación que resultaron significativas, la prueba de media de Tukey. Los valores medios de la variable analizada se presentan en la tabla 7.

A. SEMIBERBIS

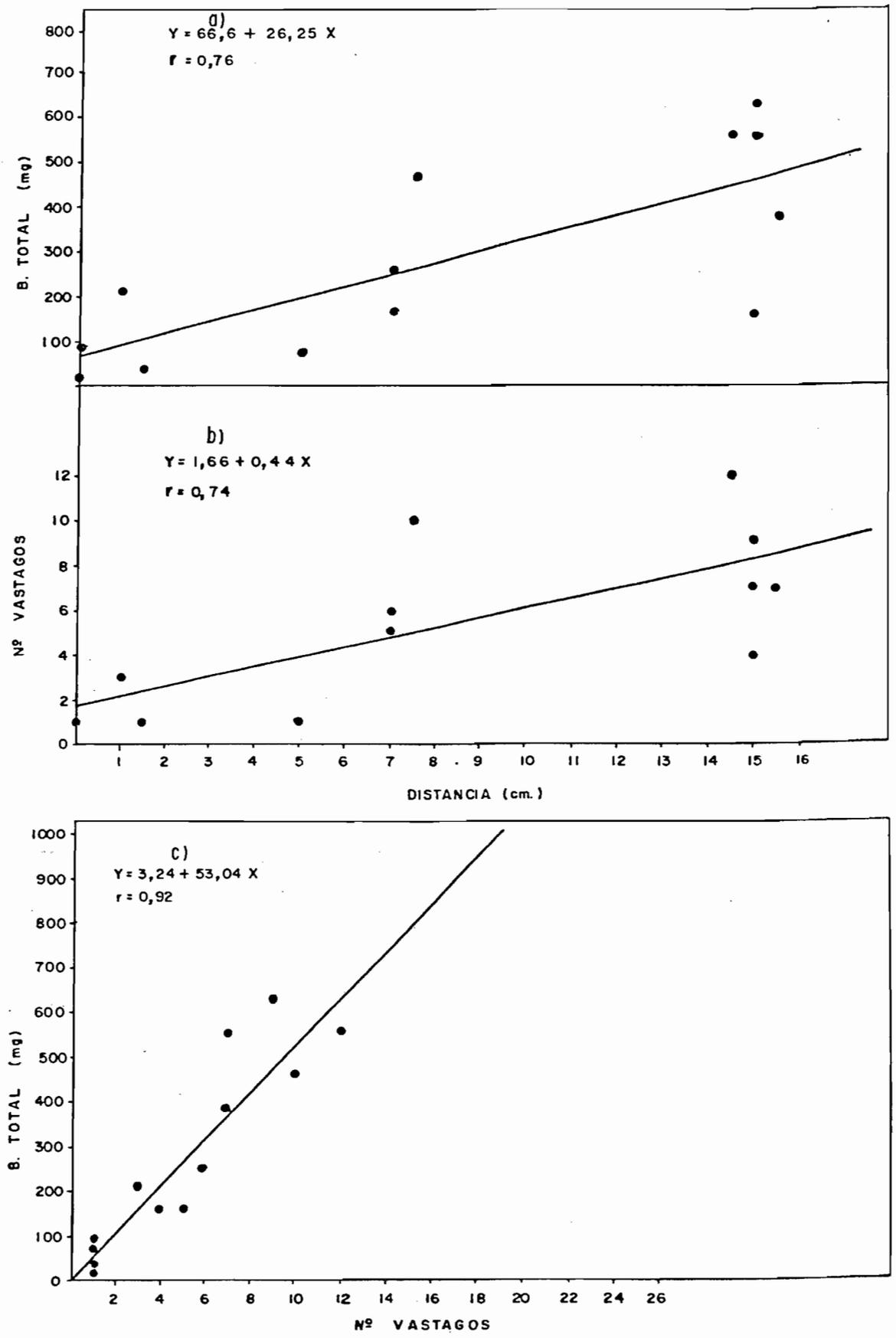


FIG. 12 Análisis de regresión para plántulas de A. semiberbis en crecimiento junto a la especie adulta A. semiberbis para los siguientes parámetros: a) distancia vs la biomasa total (mg) b) distancia vs el número de vástagos c) número de vástagos vs la biomasa total (mg).

E. ADUSTUS

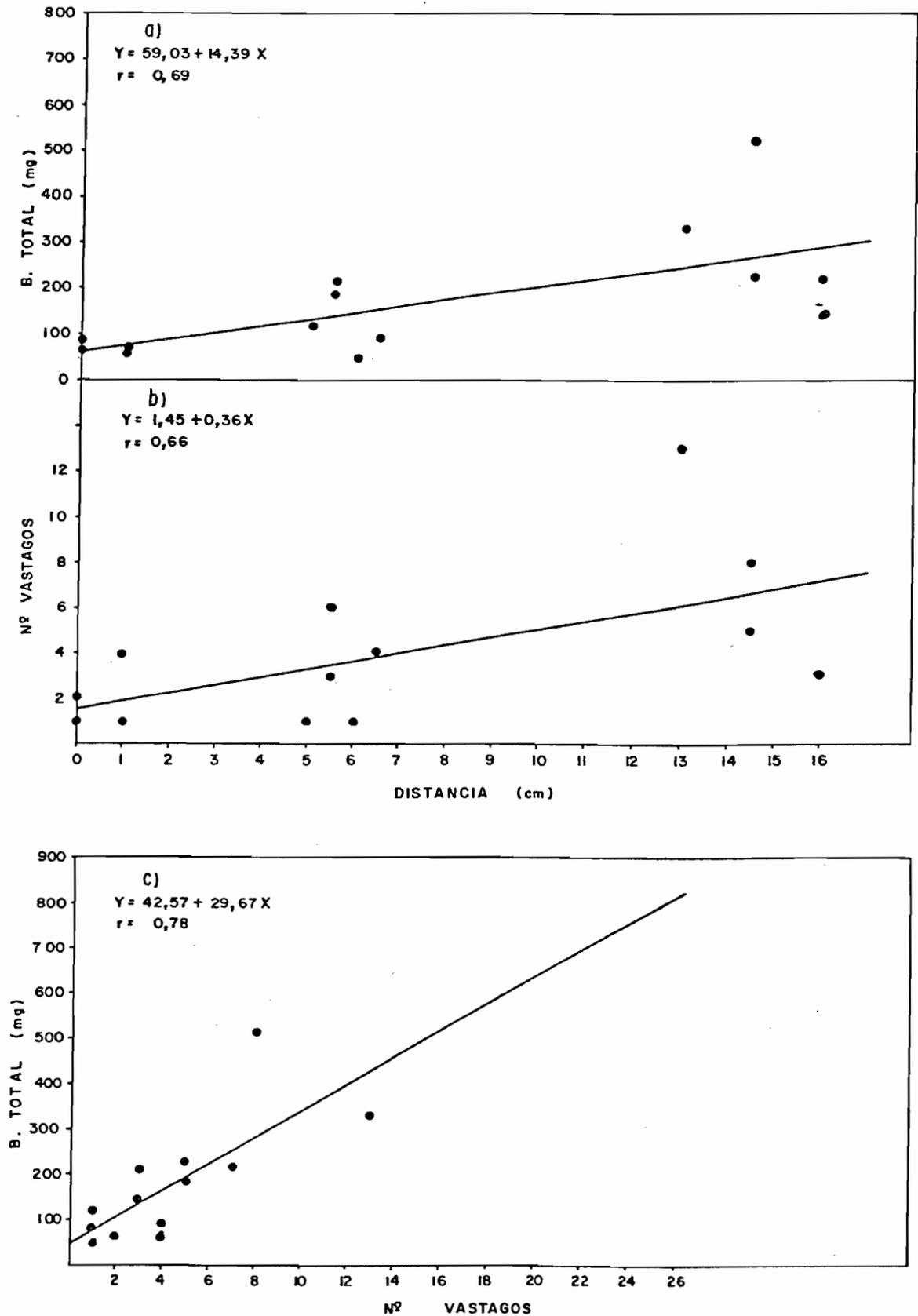


FIG. 13 Análisis de regresión para plántulas de *A. semiberbis* en crecimiento junto a la especie adulta *E. adustus* para los siguientes parámetros: a) distancia vs la biomasa total (mg) b) distancia vs el número de vástagos c) número de vástagos vs la biomasa total (mg).

L. LANATUM

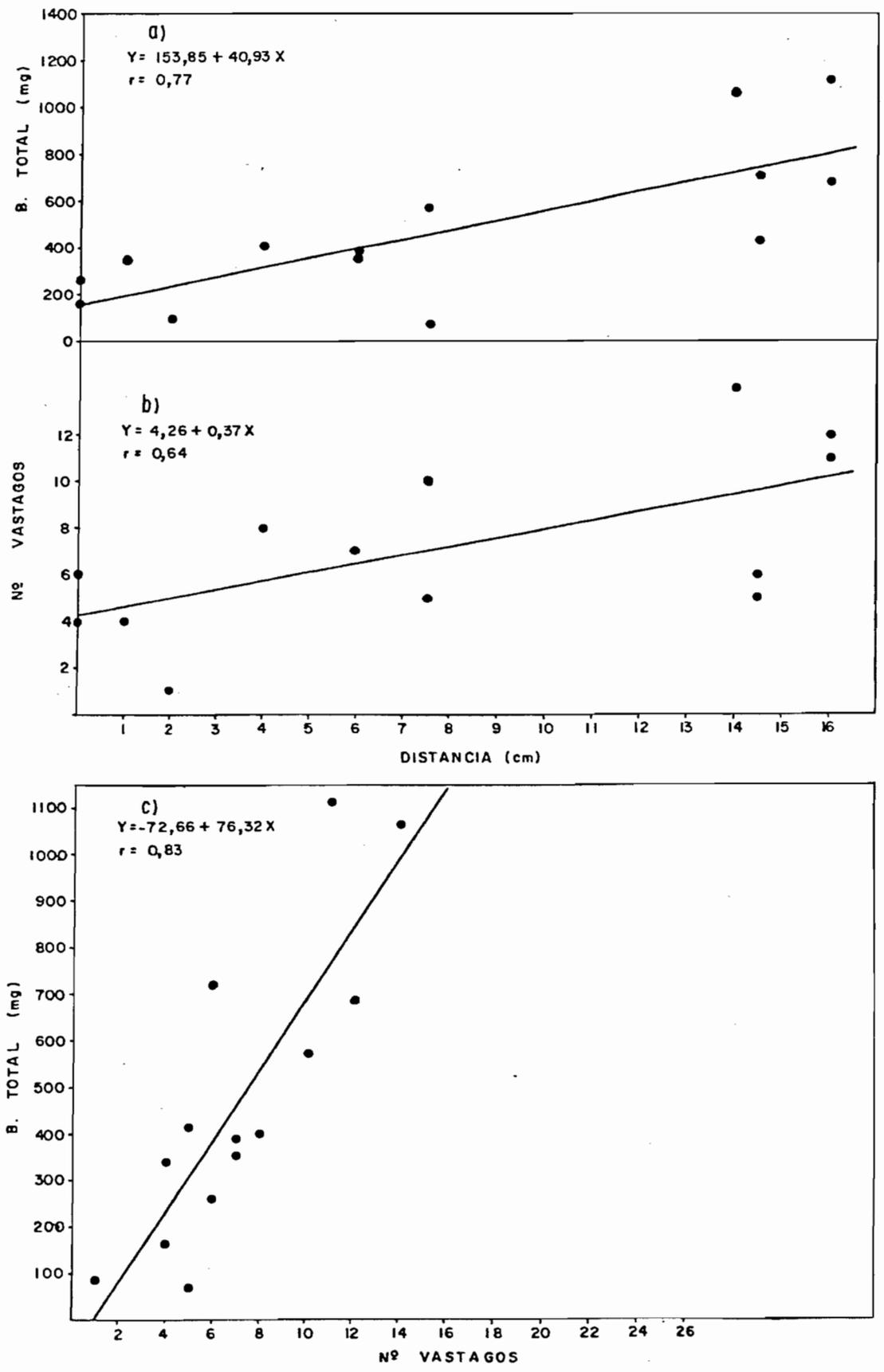


FIG. 14 Análisis de regresión para plántulas de *A. semiberbis* en crecimiento junto a la especie adulta *L. lanatum* para los siguientes parámetros: a) distancia vs la biomasa total (mg) b) distancia vs el número de vástagos c) número de vástagos vs la biomasa total (mg).

## DISCUSION

La curva de supervivencia de A. semiberbis obtenida en el presente estudio, muestra durante la primera estación de crecimiento y mediado de la estación seca una forma aproximadamente diagonal de pendiente suave, la cual corresponde al tipo II de Deevey, implicando esto una tasa o un riesgo de mortalidad constante, Harper y White (1974) sugieren que en este tipo de casos la variación ambiental fue insignificante.

Es importante señalar que aunque en nuestro caso la competencia y la predación no parecen jugar ningun papel como factores de mortalidad de plántulas, algunos autores han encontrado una mayor mortalidad en el periodo de crecimiento y la han relacionado con la competencia (Sarukhan y Harper, 1973 con Ranunculus repens, R. bulbosus y R. acris) y con pastoreo (Hawthorn y Cavers, 1976 con Plantago mayor y P. rugelii).

Esta primera fase lineal de la curva de supervivencia, ha sido reportada en distintas especies, y estadios. Antonovics (1972) en Anthoxanthum odoratum cuando no incluye la mortalidad de semillas y plántulas, Sarukhan y Harper (1973) y Hawthorn y Cavers (1976) en las especies arriba señaladas; Leverich y Levin (1979) en la especie anual Phlox drummondii durante la fase de latencia de las semillas; West (1979) en 6 distintas especies de arbustos, después que han alcanzado los 2-3 años.

En general se afirma que la mayoría de las curvas de supervivencia de las plantas herbáceas es de tipo II de Deevey, sin embargo este resultado puede variar de una cohorte a otra dependiendo de las condiciones microclimáticas, (Klemow y Raynol 1981), de acuerdo a características del sitio tales como densidad, drenaje, presión de pastoreo, etc. (Sarukhan y Harper, 1973) Las variaciones de mortalidad encontradas de año a año en las cohortes de Plantago rugelii (Hawthorn y Cavers, 1976) son interpretadas en el sentido de que un año con el verano menos seco probablemente causa una mayor germinación y crecimiento, por lo que hubo una mayor competencia y consecuentemente una alta mortalidad; por el contrario en un año con un verano más seco habría una menor germinación y crecimiento de las plántulas, la competencia seria menos intensa y por lo tanto la mortalidad menor.

La curva de supervivencia de A. semiberbis sólo es válida para las condiciones de ese año específico y no se puede señalar como la curva patron de la especie.

Del resultado de las observaciones en el seguimiento de dicha cohorte, se encontraron como las principales causa de mortalidad durante el periodo húmedo: la desecación debido probablemente a la distribuciones irregulares de las precipitaciones y la erosión laminar la cual causa la remoción de las raíces, la mortalidad a causa de este factor estuvo en el orden del 7%, cuantificada a través del número de individuos ausentes para el 10/11/83, esto en parte se explica por la fuerte precipitación caída en el mes de Mayo 83 y la cual estuvo sobre los 400 mm, aproximadamente 140 mm superior al valor promedio (ver Fig. 1b). Es conveniente hacer notar que la erosión laminar pudo afectar indirectamente la supervivencia de A. semiberbis al descubrir las raíces, lo cual lo hace más sensible a la desecación, sin llegar a eliminar la plántula directamente. este último factor lo señalan Sharitz y McCormick (1973) como una de las principales causas de mortalidad en plántulas y semillas de las especies Sedum smallii y Minuartia uniflora.

Esto nos hace pensar, la posible relación entre las plantas que sobreviven en esta primera etapa de establecimiento y la calidad del micrositio. En este sentido, Harper et al (1965) en un estudio sobre las respuestas de las semillas a las variaciones microtopográficas de la superficie del suelo, demostraron que los tratamientos tuvieron un efecto selectivo sobre el establecimiento de las distintas especies a través de la disponibilidad de micrositios adecuados, denominando a tales condiciones que dispone el ambiente físico como el sitio de seguridad; obviamente su identificación sólo es posible después de ocupado con éxito.

Una manera indirecta de identificarlo a priori serie conociendo los requerimientos y factores de germinación y establecimiento de la especie en estudio, entre ellos: respuesta a diferentes temperaturas, contenido de humedad, profundidad de siembra, diferentes tipos de sustratos, etc. por lo que se puede inferir de una manera previa las características del micrositio favorables para la especie, se pueden identificar algunos de

los elementos de mortalidad y podría explicar en cierto grado de patrón de distribución de las especies.

Esencialmente, hay que considerar al micrositio como algo dinámico, ya que puede cambiar de un momento a otro, de una estación a otra y con las especies, ya que no necesariamente dos especies de habitat semejante, tienen requisitos semejantes.

Estas consideraciones de indole físico-ambiental pueden estar interactuando con las características químicas del suelo. Snaydon (1962) encontro una correlación positiva que varió de acuerdo al tipo de muestras entre el pH y el calcio del suelo y en menor grado entre el fofato y el calcio, con respecto a la distribución de Trifolium repens.

Trompiz (1985) caracteriza algunos micrositios en una sabana estacional, en la cual encuentra diferencias entre los micrositios estudiados, principalmente en sus condiciones térmicas.

Por lo tanto, no es de extrañar que la supervivencia de A. semiberbis en esta etapa inicial esta relacionada con una combinación de dichos factores, los cuales cambian con el tiempo y el espacio.

Es interesante conocer a que se debe que algunos individuos logran sobrevivir, pudiendose explicar posiblemente al examinar la relación entre el tamaño que alcanza un individuo y la mortalidad. Como puede observarse en la tabla (8.b) la mortalidad es menor en plántulas que alcanzan mayor tamaño y se concentra en los individuos más pequeños ( $P < 0.005$ ). Estos resultados coinciden con los de Cook (1980) en Viola blanda, quien encontró que la mortalidad era tamaño dependiente y que los tamaños de las plántulas de la cohorte que germinó más tarde fueron considerablemente más pequeños, que en la cohorte temprana. En este caso las diferencias en tamaño se explican como resultados de germinar antes o después. Sin embargo, hay casos, en que el germinar antes no es ventajoso. Baskin y Baskin (1972) encontraron en Leavenworthia stylosa, una crucífera anual que las plántulas que germinaron más tarde tuvieron una supervivencia mayor que la de las que germinaron más temprano, y aunque estas produjeron más frutos y semillas por planta no compensaron la alta mortalidad.

Las causas de que un individuos de las misma cohorte crezcan a distintas tasas no son todavía claras. En algunos casos ha sido explicado como consecuencia de las diferencias en el tamaño de las semillas, (Black (1957) con Trifolium repens), pero esta no parece ser la causa en Rumex crispus aunque en R. obtusifolius el crecimiento inicial es más lento en semillas más pequeñas sin embargo, al final de la estación de crecimiento las diferencias no son detectables (Cideciyan y Malloch, 1982).

En el caso de A. semiberbis es poco probable pensar que las diferencias en los tamaños de los individuos se deba a las diferencias de los tamaños de las cariopsis, es más probable que tales diferencias se deban a las siguientes causas:

- I) Distintas profundidades que quedan las semillas, como una consecuencia de la maduración y dispersión diferencial de las semillas, las cuales pasan toda la estación seca en estado latente hasta el inicio de la siguiente estación de lluvias para poder germinar.
- II) A factores ambientales, a través de las condiciones favorables del micrositio (Solbrig, 1981) en Viola sororia explica que la variación encontrada en las tasas de crecimiento y el tamaño de las plantas bajo condiciones de campo, se deben en gran parte a los factores ambientales y en menor grado a los factores genéticos.
- III) Una combinación de factores ambientales y biológicos, a través de mecanismos de interferencia competitiva y/o calidad del sitio el cual puede afectar positiva o negativamente el desarrollo del individuo. La supervivencia al final de la época de crecimiento, no muestra relación significativa con la distancia al adulto más cercano ( $X^2 = 0.56$ , Tabla 9) Este hecho contrasta con los resultados del experimento de crecimiento vs. distancia, aunque en este caso no se relacionó con la mortalidad. Además en las mediciones de distancia en la cohorte no determinamos la especie de adulto en cada caso. Friedman y Orshan (1975), en plántulas de la especie Artemisa herba-alba, encontraron que la mayor mortalidad ocurría entre 10 y 50 cm del centro del individuo más

cercano, coincidiendo dicha mortalidad con la mayor actividad radical, posiblemente a la competencia por agua.

El periodo realmente crítico en la supervivencia de A. semiberbis es la primera estación seca, en la cual la mortalidad se concentra y opera como el cuello de botella en la etapa de establecimiento.

Si se observa la curva de supervivencia (fig. 4) se puede notar como después del fuego dicha curva cambia de pendiente bruscamente, estando involucrado como factor de mortalidad el fuego. En resumen durante el primer año de vida de A. semiberbis el fuego y probablemente la desecación son los elementos que dividen en dos fases la curva de supervivencia, una de tasa de mortalidad constante (durante las lluvias) otra de muerte catastrófica (el fuego).

El fuego es considerado como un factor operativo muy importante en varios ecosistemas como es el caso de las sabanas tropicales (Coutinho, 1982 ;Sarmiento, 1983), también se puede considerar en su aspecto aplicado como una herramienta de manejo de pastizales (Wikeem y Strang (1983), Wright (1974), White y Currie (1983)). A pesar de ello, se conoce muy poco sobre su efecto como factor de mortalidad. Wright y Klemmedson (1965) en las especies Stipa comata y Stipa thurberiana, encontraron que el principal determinante de la mortalidad fue la estación en que ocurrió la quema. Scifres y Duncan (1982) en Paspalum plicatulum utilizando un quemador portátil encontraron que la mortalidad después del fuego varió más con la estación en que esta ocurre, la máximas temperaturas alcanzadas y el contenidos hídrico del suelo que con el tiempo de exposición al calor. La importancia de esos últimos factores son discutidos por Daubenmire (1968).

El fuego parece aumentar la producción de biomasa en comunidades de sabana estacional (San José y Medina 1975) y en comunidades de Andropogon scoparius de la zona templada (Swan, 1970). En otros casos parece ocurrir lo contrario, de acuerdo a los resultados de Launchbangh (1964), McMurphy y Anderson (1965), Trlica y Schuster (1969). Existe poca información sobre como afecta el fuego en las distintas etapas del ciclo de vida. Canales (1982) trabajando con S. cubensis, gramínea de la sabana estacional, encontró que el fuego disminuye la producción de vástagos de las plantas adultas y es un factor de mortalidad a

principios de la estación de crecimiento, mientras que tiene un factor opuesto en relación a la actividad reproductiva ya que las plantas quemadas florecieron en mayor proporción que las protegidas del fuego. Como puede observarse en la tabla (I) la mortalidad relativa (M.R.) entre el 12/4/84 y el 29/5/84 en la parcela protegida fue del 10.7% mientras que la quemada fue del 90.3%.

Si se comparan estos resultados con los valores de la curva de supervivencia (81%) nos damos cuenta que el valor de M.R. en la parcela quemada es ligeramente superior. Esta diferencia puede estar relacionada con el hecho de que el año anterior la parcela del experimento no se quemó por lo que presentaba una mayor cantidad de biomasa seca y por lo tanto el fuego fue más intenso. Además, la dirección del viento en el momento de la quema y las diferencias en la humedad del suelo pueden haber sido diferentes, afectando la intensidad de la quema. Daubenmire (1968), comenta que los fuegos que se mueven en contra del viento producen temperaturas mucho más elevadas cerca del suelo, que los fuegos en favor del viento.

Por lo tanto se puede pensar que las temperaturas alcanzadas sean letales para las plántulas de Andropogon semiberbis. Encontramos una relación significativa entre la distancia a la macolla adulta más cercana y la mortalidad por fuego (Tabla 9b  $\chi^2 = 15,59$ ) La mortalidad tiende a ser mayor al acercarse a la macolla adulta. Estas diferencias pueden ser el resultado de las distintas intensidades del fuego, el cual obviamente es mayor a distancias más cortas, operando posiblemente como se vera a continuación a través del grado de daño por la quema.

Se pudo evaluar el efecto de la intensidad de la quema sobre la supervivencia. En la tabla (11) se observa como la supervivencia aumenta a medida que el daño es menor, variando del 1.2% cuando se quema toda la planta hasta el 42.9% cuando sólo se quema ligeramente las puntas del follaje. Al comparar las clases de daño con la supervivencia en la cohorte, encontramos una relación significativa entre el grado de daño y la mortalidad lo cual demuestra la sensibilidad en esta etapa de plántulas a la intensidad de la quema. Este efecto se explica en gran parte por el limitado tamaño y capacidad de su pequeño rizoma que actúa como órgano de reserva y el cual es superficial. Las diferencias en la

ubicación de las yemas respecto a la superficie del suelo, son consideradas importantes para la sobrevivencia de los individuos tanto plántulas como adultos, como lo muestran Conrad y Poulton (1966): la especie Festuca idahoensis fue severamente dañada en comparación con Agropyron spicatum la cual presenta rizomas que producen yemas bajo la superficie del suelo.

Es de esperar que la alta inversión reproductiva en diásporas por planta permite a A. semiberbis compensar el alto riesgo de mortalidad por el fuego en los estados de plántulas, aunado al riesgo adicional de pasar durante el verano las semillas en el suelo, en estado latente.

Estos resultados demuestran en parte, que la supervivencia de A. semiberbis depende de la intensidad de la quema. Resultados similares en Artemisa cana encontraron White y Currie (1983) al evaluar los efectos del fuego y llegaron a la conclusión de que la supervivencia dependió de la intensidad de la quema y de la estación del año cuando fue realizada. Conrad y Poulton (1966) también encontraron lo mismo, en la especie Festuca idahoensis, donde la supervivencia varió del 100 al 21% de acuerdo a la severidad del daño de la planta.

Faltaría por conocer la correlación múltiple entre las diferentes variables: tamaño, intensidad de la quema, distancia al adulto más cercano, época de quema, etc., y la supervivencia de las plántulas de A. semiberbis, ya que en el presente análisis se consideran cada uno por separado.

Las plantas por ser organismos sésiles pueden influenciar a sus vecinos en menor o mayor grado a través de interacciones competitivas intra o interespecíficas. Dicha interacción ocurre entre los componentes aéreos y subterráneos (Harper, 1977) y puede variar considerablemente de acuerdo a la edad y el tamaño como lo señala Werner (1979) en Solidago spp. quien encontró que en una interacción plántula-adulto irremediamente morirá la plántula, sin embargo en una interacción plántula-plántula el individuo más exitoso es el que crece más rápidamente.

El presente experimento es una modificación y adaptación de las técnicas de Donald (1958), la cual permite el estudio de los efectos

separando la competencia aérea y radical. Los resultados del análisis de varianza (Tabla 2 a 6 ) señalan una diferencia altamente significativa de las formas o modos de exclusiones para todas las variables analizadas, a saber: biomasa total, aérea + radical y aérea y radical, número de vástagos por plántula y la relación V/R. De igual manera estas variables mostraron diferencias significativas o altamente significativas respecto a las especies acompañantes. Una de las características biológicas más sobresalientes, en cuanto al comportamiento de las variables analizadas, es por una parte la gran variabilidad de la biomasa total, aérea y radical. Esto se puede considerar como una respuesta plástica que puede ser de alto valor adaptativo en este tipo de situaciones; y por otra parte, la poca variabilidad del número de vástagos y la relación vástagos/raíz nos hace pensar que esos caracteres están poco sujetos a variaciones en respuesta al ambiente y que sólo cambian de acuerdo a la especie acompañante.

La prueba de Tukey permite comparar las medias de los tratamientos que resultaron significativos. En general de una manera simplificada los tratamientos de las formas o modos de exclusión se pueden separar en dos grupos estadísticamente diferentes:

- 1ª Exclusión aérea y radical / Exclusión radical.
- 2ª Exclusión aérea / Sin exclusión (control) siendo los resultados del primero superiores a los del segundo.

De estas consideraciones se pone de manifiesto la importancia de la competencia radical en plántulas de A. semiberbis al establecerse cerca de individuos adultos de las especies A. semiberbis, L. lanatum y E. adustus.

Si tomamos en cuenta que la sabana estacional donde se realizó el estudio es muy pobre en nitrógeno, posiblemente la competencia radical es más intensa por dicho nutriente que por el agua, ya que el estudio se llevo a cabo durante la época de lluvias, aunque no se descarta la posibilidad de un stress hídrico en ciertos periodos debido a la irregularidad en la distribución de las precipitaciones.

Además, el análisis de varianza puso de manifiesto diferencias significativas en el tratamiento de acuerdo a las especies acompañantes

para todas las variables analizadas, con excepción de la biomasa radical. Esto aparentemente indica que la biomasa radical de A. semiberbis se desarrolla independientemente de la especie adulta acompañante. Resulta interesante que la relación V/R varía con dicha especie acompañante como se señaló anteriormente, cabría esperar que la variable más afectada sea la biomasa aérea. Del análisis de las figs. 7 a 11, es importante señalar una cierta importancia de la exclusión aérea en E. adustus posiblemente debido a su denso follaje. Nuestras mediciones de la intersección de la radiación, realizadas al medio día, mostraron valores mayores para A. semiberbis (86.5%) que para E. adustus (80%) y L. lanatum (60%). Sin embargo, la mayor altura del follaje de A. semiberbis puede facilitar el acceso a la luz durante las horas de la mañana y de la tarde, aunque no realizamos mediciones para corroborar esta posibilidad. Por lo tanto, cuando A. semiberbis compite por la luz es susceptible al denso sombreado que le ocasiona E. adustus, ya que posiblemente le restringe su actividad fotosintética la cual se cuantifica indirectamente a través de los valores de biomasa. Esto coincide además con los resultados de los experimentos de desecación en sol y sombra discutidos antes.

Los efectos del sombreado en gramíneas C4 han sido considerados ampliamente, Ludlow (1976) señala que el crecimiento de las gramíneas C4 es reducido por el sombreado a pesar del incremento en el tamaño relativo del sistema fotosintético, el cual compensa parcialmente la menor tasa de asimilación neta. Además hay un cierto número de características del follaje y las condiciones ambientales que influye sobre la competencia por la luz, la cual puede disminuir cuando el grado de penetración de la luz en el follaje incrementa ya sea debido al ángulo solar, proporción de radiación directa, disposición de las hojas, etc.

La interferencia competitiva por la luz tiene efectos importantes, pero la radical es aún mayor. Nuestros resultados coinciden con los de Donald (1958), Snaydon (1971), Eagle (1972), Raynal y Bazzaz (1975) y Cook y Ratchiff (1984). Existen interacciones importantes entre los efectos directos e indirectos en la competencia por la luz y nutrientes tal como lo señala Donald (1958), esto trae como consecuencia que no se

encuentre un efecto aditivo cuando se evaluar los efectos por separado y en conjunto de los modos de competencia.

Obviando ese problema se puede pensar que la tolerancia varia con el estado de desarrollo, siendo el estado de plántula el menos sensible a las condiciones de sombra, tornandose más importante la competencia radical en la interacción planta-plántula en un suelo de baja fertilidad; por el contrario en ambientes fértiles es más importante la competencia por la luz.

Si comparamos los resultados de exclusión con los de crecimiento de plántulas a distancias variables de la planta adulta, observamos que aún a 15 cm, la máxima distancia probada, las plántulas no alcanzan los tamaños promedios de la exclusión radical. Aun cuando estos resultados no se analizan estadísticamente, sugieren que a esta distancia persiste el efecto de interferencia radical por parte de los individuos adultos de las tres especies.

El valor del coeficiente de regresión obtenido para las plántulas de A. semiberbis se puede ordenar en forma decreciente de acuerdo al individuo adulto que tenga como vecino, de la siguiente manera: L. lanatum, A. semiberbis y E. adustus. A manera de ejemplo, se puede observar como la biomasa total de las plántulas de A. semiberbis incrementa respectivamente a razón de 40.9, 26.2 y 14.0 mg. por cada cm que se aleja de la macolla adulta de las especies antes mencionadas.

Como se señaló anteriormente, en el experimento de exclusión encontramos que la interferencia radical es más importante que la interferencia por la luz, cabría esperar que la estructura de la rizósfera de estas tres especies sea distinta. Por ejemplo, la densidad de raíces decrecería más rápidamente con la distancia a la base de la planta en el caso de L. lanatum y menos rápidamente en E. adustus.

La experiencia de Friedman (1971) pone de manifiesto como varia el efecto de la competencia radical de los individuos de la especie Zygophyllum dumosum sobre plántulas de Artemisia herba-alba transplantadas a varias distancias de Z. dumosum. Encontró que la zona de actividad más intensa de las raíces fue en un radio de 100 a 200 cm en donde el crecimiento de las plántulas fue reprimido.

Como una consideración final se puede destacar el papel importante que juegan las relaciones competitivas sobre la estructura de esta comunidad.

En este sentido se puede pensar que la estructura actual de la sabana estacional esta influenciada por los procesos competitivos que ocurren principalmente en la fase de establecimiento.

La presencia en la sabana estacional de una estación seca de 4 a 5 meses (diciembre-abril) en donde las precipitaciones son muy escasas, trae como consecuencia la importancia del stress hídrico.

Nuestros experimentos tratan de relacionar la respuesta de alguno de los parámetros como DPV,  $\Psi_f$ ,  $K_s$  con la supervivencia de plántulas de A. semiberbis sometidas a diferentes velocidades de desecación, sin entrar a realizar un estudio de relaciones hídricas propiamente dicho.

Si se comparan los gráficos 5 y 6 correspondientes a los tratamientos de sol y sombra, se observa como los  $K_s$  al comienzo del experimento, cuando habia suficiente humedad en el suelo, el valor es mayor en am que pm, en ambas situaciones; sin embargo, al cabo de 7 días de desecación las respuestas se invierten, aparentemente como una respuesta al aumento del DPV. También se observa como la  $K_s$  en la condición de sombra es ligeramente superior a la del sol.

La fecha crítica para las plántulas fue a partir del día 13, en el cual la  $K_s$  y el  $\Psi_f$  disminuyen drásticamente, a pesar de la tendencia del DPV de disminuir. A partir de esta fecha se produce un paulatino cierre estomático, obteniéndose el valor del cero en el tratamiento de sol 9 días antes que en la sombra.

Esta bien definido que el flujo de agua a través de la planta es dependiente de las diferencias de potencial entre las hojas y el suelo, la apertura de los estomas y por tanto la  $K_s$  es dependiente de las diferencias de turgor entre las células guardianas y las subsidiarias.

El estudio de Turner (1974) sobre el comportamiento estomático bajo condiciones de campo a bajos potenciales hídricos del suelo, encontró que el cambio abrupto en el cierre estomático varía de acuerdo a la especie: tabaco -13 bar, maíz -17 bar y sorgo -20 bar. Surge entonces la

pregunta como afecta el  $\Psi_f$  a la conductancia foliar, en las plántulas de A. semiberbis.

Los primeros 13 días de stress, la  $K_s$ , como un medida indirecta de la apertura estomática, esta influenciada principalmente por el DPV ya que este varía muy poco, después de dicha fecha ocurre un paulatino cierre estomático independientemente del DPV y relativamente dependiente del  $\Psi_f$ .

Dicha tendencia del cierre estomático en condiciones de sol y sombra a medida que el stress hídrico se acentúa, se explica como un mecanismo de ajuste estomático en el sentido de Ludlow (1980) y el cual es reportado por Torres (1985) trabajando con las especies de L. lanatum, Trachypogon vestitus e Hyparrhenia rufa. En base a observaciones en la estación seca y húmeda y tomando en cuenta las características en la eficiencia del transporte del agua y la regulación del ajuste estomático, este autor concluye que la especie L. lanatum es la menos tolerante o más evasora al período de deficit hídrico y las otras 2 especies son las más tolerantes o resistentes.

Si tomamos en cuenta los resultados anteriores y asumimos una cierta relación entre las fenologías y las condiciones fisiológicas al stress hídrico, podemos pensar que las plántulas de A. semiberbis se comportan como una especie evasora, ya que presentan un marcado ajuste estomático, semejante a la L. lanatum. Aunque no se tienen resultados para A. semiberbis en estado adulto, existen dos posibilidades del comportamiento fisiológico ante el stress hídrico:

- 1) Si las especies tardías se comportan de manera similar frente al stress hídrico, entonces A. semiberbis adulta seria una especie resistente al stress hídrico.
- 2) Si A. semiberbis adulta se comporta al igual que las plántulas, entonces sera evasora al igual que L. lanatum, a pesar de las diferencias fenológicas.

El valor del DFT se infiere de las gráficas de DPV y  $K_s$  (Fig. 5 y 6). El DFT es el producto del DPV x  $K_s$ , por tanto las respuestas parecen indicar que las plántulas de A. semiberbis regulan la pérdida de agua por medio de los estomas, cuando el deficit hídrico es severo.

El potencial hídrico foliar es más bajo en el tratamiento de sol que en la sombra y las diferencia es mayor en las lecturas am/pm en la condición de sol.

Los valores promedios de la radiación incidente en la condición de sombra-am fue del 33% respecto al tratamiento de plena exposición y en pm solo del 14 %, por lo que se desprende que la intersección de la luz en el tratamiento de sombra fue en general alto.

Al igual que la conductancia, el potencial hídrico foliar presenta la misma fecha crítica, a partir del cual los potenciales caen bruscamente en el tratamiento de sol y más suavemente en el de sombra.

Las diferencias en las velocidades de desecación rápidas y lentas a través del  $K_s$  se observan más en las condiciones de sol que de sombra, debido a la baja demanda evaporativa, radiación, temperatura, etc., de este tratamiento.

Maxwell y Redmann (1978) señalan que la habilidad de la especie Agropyron dasystachyum, para ajustar las fluctuaciones del stress hídrico se relacionan más con los cambios en la estructura del tejido y las relaciones de turgor que con cambios del potencial osmótico.

Por lo tanto sería interesante conocer la estructura foliar por medio de cortes anatómicos en los distintos tratamientos para determinar si se producen cambios estructurales en las hojas que representen mecanismos de resistencia al stress hídrico.

Es de hacer notar que se trato de simular condiciones de desecación rápidas y lentas en sol y sombra, pensando en este tipo de situaciones puede ser común en la sabana, la extrapolación de los resultados obtenidos bajo condiciones semicontroladas, a las condiciones de campo, deben ser hechas con precaución ya que se pueden encontrar grandes diferencias, tal como lo demuestra Ludlow (1976) al comparar los valores de fotosíntesis.

Al comparar la supervivencia en cada tratamiento (Tabla II) se encontró que no hubo diferencias ni entre los valores de los tratamientos de desecación rápida y lenta al sol (15 y 19% respectivamente) ni tampoco entre los de desecación rápida y lenta en la

TABLA N° II Valores de supervivencia de acuerdo a los tra  
tamientos.

TRATAMIENTO	N°	N	%
SOMBRA RAPIDA	34	0	0
SOMBRA LENTA	36	0	0
CONTROL SOMBRA	34	28	82
SOL RAPIDO	27	4	15
SOL LENTO	36	7	19
CONTROL SOL	32	32	100

sombra (0% en ambos casos). Sin embargo, la supervivencia en el control de sol fue del 100% mientras que en el de sombra fue del 82%.

Esto probablemente tiene mucho que ver con las características fotosintéticas de la especie, la cual presenta el síndrome descrito como C4. Hojstra et al 1972 citado por Ludlow (1976) afirma que las gramíneas C4 son incapaces de sobrevivir en sombras densas.

En nuestro caso no se puede definir si las diferencias en la supervivencia son una causa de la incapacidad de A. semiberbis de sobrevivir en sombras densas o si hubo algún componente adicional como la excesiva humedad y/o la presencia de enfermedades debido a las condiciones de sombra prevaleciente (76.5 % promedio de intersección de la radiación).

Uno de los pocos estudios en plántulas que relacionan el stress hídrico con la supervivencia fue realizado por Brix (1979) en 4 coníferas: T. herophylla sobrevivió a potenciales hídricos entre -40 a -60 bars, mientras que las especies P. menziesii, P. glauca y P. contacta sobrevivieron a potenciales de -110 bars.

Cuando se relaciona la respuesta fisiológica con la supervivencia del tratamiento de sombra lento, surge un resultado contradictorio, ya que la prolongación de la actividad unos 9 días más representa una cierta ventaja en la supervivencia a pesar de que Turner y Begg (1973) indican que las plantas, en especial las gramíneas, bajo condiciones de stress pueden presentar un cambio preferencial en el desarrollo de la raíz en vez del vástago. Torres (1985) comenta que la fijación adicional de  $CO_2$  podría ser usado para producir raíces que exploren nuevos volúmenes de suelo para extraer agua. En muestras de suelo de finales de marzo, encontramos que el contenido de humedad entre 0-4 cm de profundidad era de aproximadamente 1 % y entre 5 y 8 cm. de aproximadamente 5 %. Wilson y Briske (1979), con plántulas de la gramínea Bouteloua gracilis en el cual encontraron que el crecimiento de las raíces adventicias bajo condiciones favorables de humedad del suelo y temperatura fue de 2.3 cm/día y bajo condiciones menos favorables solamente de 0.7/cm x día. Entonces, esa actividad de 9 días aparentemente es insuficiente o se anula. De acuerdo a Chu y Mc Pherson (1977) cuando las plantas pasan por los primeros estados de desecación,

las pequeñas diferencias iniciales en el  $\Psi_f$  son muy importantes, ya que tienen un gran efecto sobre el crecimiento foliar, mientras que un estado ya desecado, el crecimiento foliar es relativamente insensible a las posteriores cambios en el  $\Psi_f$ . Hsiao (1973) presenta una serie de evidencias respecto a las diferencias en la variación de la sensibilidad de acuerdo al proceso o parámetro afectado en la planta (por ej. crecimiento celular, síntesis de proteínas, apertura estomática, etc.). Además de las condiciones anteriores sobre el crecimiento radical, se encuentra el crecimiento aéreo, específicamente el número de vástagos, el cual es posiblemente el más importante, ya que de acuerdo a nuestras observaciones los individuos que sobrevivieron (rebrotaron) en este experimento fueron los que tenían el mayor número de vástagos.

## CONCLUSIONES

1. En base a la información demográfica obtenida del experimento de una cohorte de plántulas de A. semiberbis nacidas en Mayo de 1983, se puede concluir que la forma de la curva de supervivencia presenta una combinación de los tipos I y II de Deevey (1947). Los valores de Mortalidad Relativa (M.R.) durante la primera estación de crecimiento fue del 24%, mientras que en la estación seca fue del 81%, observándose un cambio brusco de la pendiente de la Curva de Supervivencia después del fuego. La M.R. en la segunda estación de crecimiento fue del 26%.
2. El experimento de quema confirmó la importancia del fuego como factor de mortalidad, ya que la M.R. en la parcela protegida fue de 10.7 %, seguramente debido a la desecación; mientras que en la parcela quemada fue del 90.3 % a causa del efecto combinado del fuego y de la desecación.
3. Las observaciones adicionales permitieron hacer una serie de relaciones entre variables, encontrándose lo siguiente: a) Una asociación significativa entre el tamaño de la plántula en Agosto/83 y la supervivencia para Enero/84. b) También fue significativa la relación entre supervivencia y intensidad del daño de la quema. c) La supervivencia para Mayo/84 de los individuos vivos para Enero/84 y la distancia al adulto más cercano. d) No hubo asociación significativa entre la densidad de plántulas y la supervivencia (tabla N° 10).
4. El experimento de desecación evidenció un cierto ajuste estomático en las plántulas de A. semiberbis sometidas a condición de sol y sombra; lo cual puede considerarse como una respuesta característica de las especies evasoras de sequía. No se detectó diferencias en la supervivencia en las velocidades de desecación Rápida y Lenta, pero hubo mayor mortalidad en los tratamientos de sombra.
5. Los experimentos de campo mostraron a través del análisis de regresión y correlación una relación significativa entre las variables biomasa total (B.T.), aérea (B.A.), radical (B.R.), el número de vástagos (N.V.) respecto a las distancia al adulto de L. lanatum, A. semiberbis y E. adustus. En general el crecimiento de la planta aumenta al alejarse de la macolla adulta, siendo esto más

notable con L. lanatum y menos con E. adustus. Por su parte el experimento de exclusión demostró que la exclusión radical (E.R.) y la aérea y radical (E.A.R.) tuvo un efecto significativamente superior a la exclusión aérea y al control (sin exclusión).

La respuesta de las plántulas medida a través de las variables biomasa total, biomasa aérea, biomasa radical, número de vástagos y relación vástago/raíz, mostraron diferencias significativas o altamente significativas respecto a la especie adulta acompañante.

Hubo un cierto efecto aditivo de las exclusiones en el caso de plántulas de A. semiberbis creciendo al lado de individuos de la misma especie. Cuando esta especie creció al lado de las otras dos especies no se detectó tal efecto.

## BIBLIOGRAFIA

- ACKERSON, R.C. 1983. Comparative physiology and water relations of two corn hybrids during water stress. *Crop Science*, 23:278-283.
- ANTONOVICS, J. 1972. Population dynamic of the grass Anthoxanthum odoratum on a zinc mine. *Journal of Ecology*, 60:351-365.
- ATAROFF, M. 1980. Arquitectura y dinámica del desarrollo de Axonopus compressus (Swartz) Beauv. Trabajo de Ascenso. Fac. de Ciencias. Mérida. Venezuela.
- BASKIN, J.M. y C.C. BASKIN 1972. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of Leavenworthia stylosa. *The American Midland Naturalist*, 88:318-323.
- BISCOE, P.V., Y. COHEN y J.S. WALLACE. 1976. Community water relations daily and personal changes of water potential in cereals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 273:565-580.
- BLACK, J.N. 1957. Seed size as a factor in the growth of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) under spaces and sward conditions. *Australian Journal of Agricultural Research*, 8:335-351.
- BLYDENSTEIN, J. 1963. Cambios en la vegetación después de protección contra el fuego. Parte I. El aumento anual en materia vegetal en varios sitios quemados y no quemados en la Estación Biológica. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 103: 233-238.
- BRIX, H. 1979. Effects of plant water stress on photosynthesis and survival of four conifers. *Can. J. For. Res.* 9:160-165.
- CANALES, J. 1982. El efecto del fuego sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo de Sporobolus cubensis Hitch., gramínea precoz de la sabana. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida.
- CHU, A.C.P. y H.G. McPHERSON 1977. Sensitivity to desiccation of leaf extension in prairie grass. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4:381-387.
- CIDECIYAN, M.A. y A.J.C. MALLOCH 1982. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of Rumex crispus and Rumex obtusifolius. *Journal of Ecology*, 70:227-232.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122:661-696.
- CONRAD, C.E. y CHARLES E. POULTON 1966. Effect of a wild fire on Idaho Fescue and blue bunch wheatgrass. *Journal of Range Management*, 19:138-141.
- COOK, R.E. 1980. Germination and size-dependent mortality in Viola blanda. *Oecologia*, 47: 115-117.

COOK, S.J. y D. RATCLIFF 1984 A study of the effects of root and shoot competition on the green panic (Panicum maximum var. Trichoglume) seedlings in an existing grassland using root exclusion tubes. *Journal of Applied Ecology*, 21:971-982.

COUTINHO, L.M. 1982. Ecological effect of fire in Brazilian Cerrado. En *Ecology of Tropical Savannas*. Editado por: B. J. Huntley y B. H. Walker. Springer-Verlag. N. Y.

DAUBENMIRE, R. 1968. Ecology of fire in grassland. *Advances in Ecological Research*, 5:209-266.

DEEVEY JR, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22:283-314.

DONALD, C.M. 1958. The interaction of competition for light and for nutrients. *Australian Journal of Agricultural Research*, 9:421-435.

DONALD, C. M. 1963. Competition among crop and pasture plant. *Advances in Agronomy*, 15:1-118.

EAGLES, C.F. 1972. Competition for light and nutrients between natural populations of Dactylis glomerata *Journal of Applied Ecology*, 9: 141-151.

FRIEDMAN, J. 1971. The effect of competition by adult Ziqophyllum dumosum Boiss on seedlings of Artemisia herba-alba in the Desert of Israel. *Journal of Ecology*, 59:775-782.

FRIEDMAN, J y G. ORSHAN. 1975. The distribution, emergence and survival of seedlings of Artemisia herba-alba Asso in the Negev desert of Israel in relation to distance from the adult plants. *Journal of Ecology*, 63: 627-632.

HAIRSTON N.G, SMITH Y SLOBOKIN, 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94: 421-425.

HARPER, J.L, J.T. WILLIAMS y G.R. SAGAR 1965. The behaviour of seed in soil I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology*, 53:273-286.

HARPER, J.L. y J. WHITE 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:419-463.

HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London. 892 p.

HAWTHORN W.R. y P.B. CAVERS 1976. Population dynamics of the perennial herbs Plantago mayor L. and P. rugelii Deene. *Journal of Ecology*, 64:511-527.

HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24:519-570

JONES, M.M. y N.C. TURNER 1978. Osmotic adjustment in leaves of Sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61:122-126.

KLEMM, K.M. y D.J. RAYNAL 1981. Population ecology of Melilotus alba in a limestone quarry. *Journal of Ecology*, 69:33-44.

KNAPP, A.K. 1985. Effect of fire and drought on the ecophysiology of Andropogon semiberbis and Panicum virgatum in a tall grass prairie. *Ecology*, 66:1309-1320.

LAUNCHBAUGH, J.L. 1964. Effects of early spring burning on yields of native vegetation. *Journal of Range Management*, 17:5-6

LEVERICH, W.J. y D.A. LEVIN 1979. Age-specific survivorship and reproduction in Phlox drummondii. *The American Naturalist*, 113:881-903.

LUDLOW, M.M. 1976. Ecophysiology of C4 grasses. En : O.L.Lange, L. Kappen, E.D. Schulze Eds. Water and plant life: problems and modern approaches. Springer verlag. Berlin 364-386.

LUDLOW, M.M. 1980. Stress physiology of tropical pasture plants. *Tropical Grasslands*, 14:136-145.

MAXWELL, J. O. y R. E. REDMANN 1978. Leaf water potential, component potentials and relative water content in a xeric grass, Agropyron dasystachym (Hook). *Scribn. Decologia*, 35:277-284.

McMURPHY, W.E. y K.L. ANDERSON 1965. Burning flint hills range. *Journal of Range Management*, 18: 265:269.

MONASTERIO, M. y G. SARMIENTO 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3:325-356.

RAVENTOS, J. 1986 . Competencia por el espacio en tres gramíneas de una sabana estacional. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de los Andes.

RAYNAL D.J. y F.A. BAZZAZ 1975. Interference of winter annuals with Ambrosia artemisiifolia in early successional fields. *Ecology*, 56:35-49.

ROBERTS, S.W. y K.R. KNOERR 1977 Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Decologia*, 28:191-202.

SAN JOSE, J.J. y E. MEDINA, 1975. Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. En F.B. Golley y E. Medina (Eds.) *Tropical Ecological Systems* Springer Verlag. N.Y.

SARMIENTO, G. 1978 Estructura y funcionamiento de las sabanas Neotropicales. Trabajo de Ascenso. Universidad de los Andes. Fac. de Ciencias. Mérida. Venezuela.

SARMIENTO, G. 1983. The savannas of Tropical America. En *Tropical Savannas*. Ed. F. Bourliere. Amsterdam.

SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO, 1971. Ecología de las sabanas de America Tropical. I. Análisis Macroecológico de Los Llanos de Calabozo, Venezuela. Cuadernos Geográficos, 4, U.L.A. Mérida, 126pp.

- SARUKHAN, J. y J.L. HARPER 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus and R. acris L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, 61:675-716.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122:240-285.
- SCIFRES, C.F. y K.W. DUNCAN 1982 Brownseed paspalum response to season of burning. *Journal of Range Management*, 35:251-253.
- SHARITZ, R.R. y J.F. McCORMICK 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*, 54:723-739.
- SILVA, J. F. 1972. Influencia de los procesos pedogenéticos en la diferenciación de comunidades y el comportamiento de las especies en Los Llanos Occidentales de Venezuela. Trabajo de Ascenso. Fac. de Ciencias. U.L.A. Mérida. Venezuela.
- SILVA, J. F. 1983. Contrastes ecológicos entre gramíneas codominantes de una sabana estacional. Trabajo de Ascenso. Fac. de Ciencias. U.L.A. Mérida. Venezuela.
- SILVA, J. F. y G. SARMIENTO, 1976. La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana*, 27:68-78.
- SILVA J.F. y M. ATAROFF, 1985. Phenology seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. *Decologia Plantarum*, 6:41-51.
- SNAYDON, R.W. 1962 Micro-distribution of Trifolium repens L., and its relation to soil factors. *Journal of Ecology*, 50:133-143.
- SNAYDON, R.W. 1971. An analysis of competition between plants of Trifolium repens L., populations collected from contrasting soils. *Journal of Applied Ecology*, 8:687-697.
- SOLBRIG, D.T. 1981. Studies on the population biology of the genus Viola II. The effects of plant size on fitness in Viola sororia. *Evolution*, 35: 1080-1093.
- STEEL, R.G.D. y J. H. TORRIE, 1980. Principles and procedures of statistics: A biometrical approach. 2ª ed. New York; Toronto: McGraw-Hill Book Company.
- SWAN, JR. F.R. 1970. Post-fire response of four plant communities in south-central New York state. *Ecology*, 51:1074-1082.
- TORRES, A. 1985. Estudios de algunos aspectos de la ecofisiología de 3 gramíneas en la sabana estacional. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. ULA.
- TROMPIZ, I. 1985. Estudio comparativo de algunos micrositios en una sabana estacional. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. Universidad de los Andes.
- TURNER, N.C. y J.E. BEGG, 1973. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. *Plant Physiology*, 51:31-36.

TURNER, N.C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field condition. II. At low soil water potential. *Plant Physiology*, 53: 360-365.

TRLICA, JR. y SCHUSTER, 1969. Effects of fire on grasses of the Texas High Plains. *Journal of Range Management*, 22:329-333.

VARESCHI, V. 1962. La quema como factor ecológico en los llanos. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 101:9-26

WERNER, P.A. 1979. Competition and coexistence of similar species. En: *Topics in plant population biology*. Ed. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y R.H. Raven. Columbia University Press, New York.

WEST, N.E. 1979. Survival patterns of major perennials in Salt Desert shrub communities of southwestern Utah. *Journal of Range Management*, 32: 442-445.

WHITE, R.S. y P.O. CURRIE 1983. The effects of prescribed burning on Silver Sagebrush. *Journal of Range Management*, 36:611-613.

WIKEEM, B.M. y R.M. STRANG 1983. Prescribed burning on B.C. Rangelands the state of the art. *Journal of Range Management*, 36:3-8.

WILLEY, R.W. y M.S. REDDY 1981. A field technique for separating above and below growth interactions in intercropping: an experiment with Pearl millet/groundnut. *Experimental Agriculture*, 17: 257-264.

WILLIAMS, O.B. 1970. Population dynamics of two perennial grasses in Australian semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, 58: 869-875.

WILSON A.M. y D.D. BRISKE 1979. Seminal and adventitious root growth of blue grama seedlings on central plains. *Journal of Range Management*, 32: 209-213.

WRIGHT, H.A. y J.O. KLEMMEDSON, 1965. Effect of fire on bunch grasses of the sagebrush-grass region in Southern Idaho. *Ecology*, 46:680-688.

WRIGHT, H.A. 1974. Range burning. *Journal of Range Management*, 27:5-11.

TABLA N° 1. Datos estadísticos del análisis de regresión y correlación

BIOMASA TOTAL (mg) (PLANTULAS DE <u>A. semiberbis</u> )				
ESPECIE ADULTA	r	r <sup>2</sup>	F	NIVEL SIGNIFICANCIA
A. semiberbis	0.76	0.58	15.37	p < 0.005
E. adustus	0.69	0.48	11.99	p < 0.01
L. lanatum	0.77	0.59	17.37	p < 0.005
BIOMASA AEREA (mg)				
A. semiberbis	0.76	0.58	15.28	p < 0.005
E. adustus	0.67	0.45	10.58	p < 0.01
L. lanatum	0.77	0.59	17.97	p < 0.001
BIOMASA RADICAL (mg)				
A. semiberbis	0.70	0.49	10.84	p < 0.01
E. adustus	0.74	0.55	16.14	p < 0.005
L. lanatum	0.59	0.35	6.26	p < 0.05
N° DE VASTAGOS				
A. semiberbis	0.74	0.55	13.02	p < 0.005
E. adustus	0.66	0.44	9.89	p < 0.01
L. lanatum	0.64	0.41	8.17	p < 0.05

TABLA No.2 Valores del peso seco de la biomasa total (mg), transformados como log X, de plántula de *A.semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas, de acuerdo a cuatro tratamientos: sin exclusión (S.E), exclusión radical(E.R), exclusión aérea (E.A) y exclusión aérea + radical (E.A.R)

	S.E CONTROL	E.R	E.A	E.A.R.	TOTAL
A. semiberbis	2,38	2,70	2,21	2,69	9,98
	2,33	3,13	2,71	3,16	11,33
	1,59	2,59	1,48	2,58	8,24
	1,93	2,96	2,45	2,64	9,98
	1,28	2,34	2,29	3,40	9,31
SUB-TOTAL	9,51	13,72	11,44	14,47	48,84
E. adustus	1,89	2,98	2,39	3,07	10,33
	1,73	2,60	3,17	2,71	10,21
	1,79	2,34	2,45	2,57	9,15
	1,76	2,84	2,32	3,21	10,13
	1,83	3,25	2,37	2,52	9,97
SUB-TOTAL	9,00	14,01	12,70	14,08	49,79
L. lanatum	1,95	2,78	2,05	3,04	9,82
	2,53	3,06	2,48	2,43	10,50
	2,60	3,44	2,55	3,59	12,18
	2,41	2,90	2,97	3,13	11,41
	2,21	3,30	2,16	2,66	10,33
SUB-TOTAL	11,70	15,48	12,21	14,85	54,24
<u>TOTAL</u>	30,21	43,21	36,05	43,40	152,87

ANALISIS DE VARIANZA A LOS VALORES DE LA BIOMASA TOTAL (mg) TRANSFORMADOS COMO Log X.

FUENTES DE VARIACION.	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F. CALCULADA
TRATAMIENTOS	11	9,53	0,87	7,25**
ESPECIES	2	0,83	0,42	3,50*
EXCLUSIONES	3	8,04	2,68	22,33**
INTERACCION E x E	6	0,66	0,11	0,92
ERROR EXPERIMENTAL	48	5,95	0,12	
TOTAL	59	15,48		

\* Significativo 5%

\*\* Significativo 1%

C.V. = 13,58%

TABLA No.3 Valores del peso seco de la biomasa aérea (mg), transformados como log X, de plántula de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas, de acuerdo a cuatro tratamientos: sin exclusión (S.E), exclusión radical (E.R), exclusión aérea (E.A) y exclusión aérea + radical (E.A.R).

ESPECIE ADULTA	S.E CONTROL	E.R.	E.A	E.A.R	TOTAL
<i>A. semiberbis</i>	2,31	2,65	2,13	2,64	9,73
	2,20	3,11	2,66	3,14	11,11
	1,48	2,53	1,38	2,55	7,94
	1,88	2,94	2,37	2,60	9,79
	1,15	2,29	2,23	3,37	9,04
SUB-TOTAL	9,02	13,52	10,77	14,30	47,61
<i>E. adustus</i>	1,76	2,94	2,36	3,05	10,11
	1,58	2,51	3,16	2,68	9,93
	1,72	3,30	2,41	2,54	8,97
	1,68	2,82	2,27	3,19	9,96
	1,77	3,23	2,31	2,50	9,81
SUB-TOTAL	8,51	13,80	12,51	13,96	48,78
<i>L. Lanatum</i>	1,87	2,76	2,00	3,02	9,65
	2,45	3,04	2,44	2,40	10,33
	2,57	3,42	2,50	3,57	12,06
	2,37	2,89	2,94	3,12	11,32
	2,14	3,28	2,11	2,63	10,16
SUB-TOTAL	11,40	15,39	11,99	14,74	53,52
TOTAL	28,93	42,71	35,27	43,00	149,91

ANALISIS DE VARIANZA A LOS VALORES DE LA BIOMASA AEREA (mg), transformados como Log. X.

FUENTE DE VARIACION	GRADO DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F. CALCULADA
TRATAMIENTOS	11	10,79	0,98	7,54 **
ESPECIES	2	0,98	0,49	3,77 *
EXCLUSIONES	3	9,05	3,02	23,23**
INTERACCION ExE	6	0,76	0,13	1,00
ERROR EXPERIMENTAL	48	6,31	0,13	
TOTAL	59	17,10		

\* significativo 5%

\*\* significativo 1%

C.V = 14,42 %

TABLA No.4 Valores del peso seco de la biomasa radical (mg), transformados como Log X, de plántulas de *A. semiberbis* en crecimiento - junto a tres especies adultas, de acuerdo a cuatro tratamientos: Sin exclusión (S.E), exclusión radical (E.R), exclusión aérea (E.A), exclusión aérea + radical (E.A.R.).

	S.E. CONTROL	E.R	E.A.	E.A.R.	TOTAL
<i>A.semiberbis</i>	1,51	1,73	1,48	1,72	6,44
	1,72	1,90	1,74	1,88	7,24
	0,95	1,69	0,78	1,45	4,87
	1,04	1,72	1,68	1,60	6,04
	0,70	1,41	2,10	5,62	
<b>SUB-TOTAL</b>	<b>5,92</b>	<b>8,45</b>	<b>7,09</b>	<b>8,75</b>	<b>30,21</b>
<i>E. adustus</i>	1,28	1,93	1,26	1,68	6,15
	1,20	1,90	1,68	1,48	6,26
	0,95	1,23	1,36	1,40	4,94
	0,95	1,54	1,38	1,81	5,68
	0,90	1,89	1,49	1,32	5,60
<b>SUB-TOTAL</b>	<b>5,28</b>	<b>8,49</b>	<b>7,17</b>	<b>7,69</b>	<b>28,63</b>
<i>L.lanatum</i>	1,18	1,46	1,04	1,59	5,27
	1,74	1,72	1,40	1,28	6,14
	1,43	1,99	1,58	2,17	7,17
	1,40	1,51	1,79	1,68	6,38
	1,38	1,85	1,20	1,40	5,83
<b>SUB-TOTAL</b>	<b>7,13</b>	<b>8,53</b>	<b>7,01</b>	<b>8,12</b>	<b>30,79</b>
<b>TOTAL</b>	<b>18,33</b>	<b>25,47</b>	<b>21,27</b>	<b>24,56</b>	<b>89,63</b>

ANALISIS DE VARIANZA A LOS VALORES DE LA BIOMASA RADICAL (mg), TRANSFORMADOS COMO LOG X.

FUENTE DE VARIACION	GRADO DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F. CALCULADA
TRATAMIENTO	11	2,60	0,24	3,00 **
ESPECIES	2	0,13	0,07	0,88
EXCLUSIONES	3	2,13	0,71	8,88 **
INTERACCION EXE	6	0,34	0,06	0,75
ERROR EXPERIMENTAL	48	3,61	0,08	
TOTAL	59	6,21		

\*\* Significativo 1%  
C.V = 18,93%

TABLA N° 5. Valores de la relación vástago/raíz de plántulas de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas, de acuerdo a cuatro tratamientos: sin exclusión (S.E), exclusión radical (E.R), exclusión aérea (E.A) y exclusión aérea + radical (E.A.R).

ESPECIE ADULTA	S.E. CONTROL	E.R.	E.A.	E.A.R	TOTAL
<i>A. semiberbis</i>	5.54	8.30	4.47	8.42	26.73
	3.08	16.03	8.40	18.16	45.67
	3.33	6.98	4.00	12.54	26.85
	6.82	16.60	4.85	9.95	38.22
	2.80	7.50	6.54	18.95	35.79
SUB-TOTAL	21.57	55.41	28.26	68.02	173.26
<i>E. adustus</i>	3.05	10.07	12.61	23.29	49.02
	2.38	4.00	19.16	18.53	44.07
	5.78	11.76	11.22	13.96	42.72
	5.33	18.94	7.71	24.38	56.36
	7.38	21.88	6.65	14.90	50.81
SUB-TOTAL	23.92	66.65	57.35	95.06	242.98
<i>L. lanatum</i>	4.93	19.62	9.18	26.82	60.55
	5.15	21.27	11.04	13.11	50.57
	13.74	26.98	8.39	25.17	74.28
	9.32	24.13	14.11	27.21	74.77
	5.75	26.89	8.13	17.12	57.89
SUB-TOTAL	38.89	118.89	50.85	109.43	318.06
TOTAL	84.38	240.95	136.46	272.51	734.30

ANALISIS DE VARIANZA A LA RELACION VASTAGO/RAIZ

FUENTES DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F. CAL CULADA
TRATAMIENTOS	11	2.315,11	210,46	11,15 **
ESPECIES	2	524,41	262,21	13,89 **
EXCLUSIONES	3	1.550,72	516,91	27,38 **
INTERACCION E x E	6	239,98	40,00	2,12
ERROR EXPERIMENTAL	48	906,37	18,88	----
TOTAL	59	3.221,48	-----	----

\* significativo 5%

\*\* significativo 1%

C<sub>1</sub> = 35.50%

TABLA N° 6. Valores del número de vástagos transformados como  $\sqrt{x + 1/2}$  de plántulas de *A. semiberbis* en crecimiento junto a tres especies adultas, de acuerdo a cuatro tratamientos: sin exclusión (S.E), exclusión radical (E.R), exclusión aérea (E.A) y exclusión aérea + radical (E.A.R).

ESPECIE ADULTA	S.E. CONTROL	E.R.	E.A.	E.A.R.	TOTAL
<i>A. semiberbis</i>	1,647	1,581	1,225	2,916	7,369
	1,871	4,528	1,225	4,743	12,367
	1,225	1,581	1,225	3,082	7,113
	1,225	2,916	2,739	2,916	9,796
	1,225	2,345	2,550	4,743	10,863
SUB - TOTAL	7,193	12,951	8,964	18,400	47,608
<i>E. adustus</i>	1,225	3,674	2,345	2,916	10,160
	1,225	2,739	3,674	1,225	8,863
	1,581	1,871	2,121	3,082	8,655
	1,225	3,937	2,345	3,240	10,747
	2,121	3,391	2,739	2,121	10,372
SUB- TOTAL	7,377	15,612	13,224	12,584	48,797
<i>L. lanatum</i>	1,225	4,062	1,225	4,183	10,695
	2,121	3,536	2,739	3,082	11,478
	2,916	5,431	2,916	5,244	16,507
	2,550	4,062	3,674	5,050	15,336
	2,121	5,244	2,550	3,082	12,997
SUB- TOTAL	10,933	22,335	13,104	20,641	67,013
TOTAL	25,503	50,898	35,292	51,625	163,318

ANALISIS DE VARIANZA AL NUMERO DE VASTAGOS TRANSFORMADOS CON  $\sqrt{x + 1/2}$

FUENTES DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADOS MEDIOS	F. CAL CULADA
TRATAMIENTOS	11	52,637	4,785	7,163**
ESPECIES	2	11,899	5,950	8,907**
EXCLUSIONES	3	32,232	10,744	16,084**
INTERACCION E x E	6	8,506	1,418	2,123
ERROR EXPERIMENTAL	48	32,041	0,668	-----
TOTAL	59	84,678	1,435	-----

\*\* significativo al 1%

CX = 30,05%

TABLA N° 7 Resultados de la prueba de Tukey para los valores medios en función de las variables analizadas:

1. Biomasa Total (mg), transformada como Log X

TRATAMIENTO DE EXCLUSION	E.A.R.	E.R.	E.A.	S.E. CONTROL
MEDIAS	2.89 a	2.88 a	2.40 b	2.10 bc

1.1. Biomasa total, (mg) transformada como Log X.

ESPECIE ACOMPAÑANTE	L.lanatum	E. adustus	A. semiberbis
MEDIAS	2.71 a	2.49ab	2.44 b

2. Biomasa Aérea (mg), transformada como Log X

TRATAMIENTO DE EXCLUSION	E.A.R.	E.R.	E.A.	S.E. CONTROL
MEDIAS	2,87 a	2.85 a	2.35 b	1.93 bc

2.1. Biomasa Aérea (mg), transformada como Log X

ESPECIE ACOMPAÑANTE	L.lanatum	E. adustus	A. semiberbis
MEDIAS	2.71 a	2.49ab	2.44 b

3. Biomasa Radical (mg), transformada como Log X.

TRATAMIENTO DE EXCLUSION	E.R.	E.A.R.	E.A.	S.E. CONTROL
MEDIAS	1.70 a	1.64ab	1.42ab	1.22 b

4. Relación vástago/raíz

ESPECIE ACOMPARANTE	L. Lanatum	E. adustus	A. semiberbis
MEDIAS	15.90a	12.15b	8,66c

4.1. Relación vástago/raíz

TRATAMIENTOS DE EXCLUSION	E.A.R.	E.R.	E.A.	E.S. CONTROL
MEDIAS	18.17a	16.06a	9.10b	5.63b

5. Número de vástagos transformados como  $\sqrt{x+1/2}$

ESPECIE ACOMPARANTE	L. lanatum	E. adustus	A. semiberbis
MEDIAS	3.351a	2.440b	2.375b

5.1. Número de vástagos transformados como  $\sqrt{x+1/2}$

TRATAMIENTOS DE EXCLUSION	E.A.R.	E.R.	E.A.	S.E. CONTROL
MEDIAS	3.442a	3.393a	2.353b	1.700b

Las medias seguidas con la misma letra son iguales Tukey p=0.05)

TABLA N° 11 Supervivencia (%) y número de plántulas de A. semi  
berbis de acuerdo a la intensidad de la quema (1 = sin daño;  
4 = daño total)

---

	GRUPOS DE INTENSIDAD DE LA QUEMA			
	1	2	3	4
PLANTULAS (N)	42	124	171	86
SUPERVIVENCIA (%)	42.9	29.8	6.4	1.2

$\chi^2 = 78.0$        $p < 0.005$

---

TABLA N° 9 Supervivencia (%) y número de plántulas de A. semiberbis a varias distancias del adulto más cercano (cm). a) supervivencia: 10-XI-83

---

	GRUPOS DE DISTANCIAS (cm)				
	0-2.9	3-5.9	6-8.9	9-11.9	≥ 12
PLANTULAS (N)	65	148	134	48	31
SUPERVIVENCIA (%)	86.2	90.5	85.1	89.6	93.6

$\chi^2 = 0.56 =$  no significativo

b) SUPERVIVENCIA: 10-V-84 DE LOS INDIVIDUOS VIVOS EL 13-I-84.

	GRUPOS DE DISTANCIAS (cm)				
	0-2.9	3.0-5.9	6.0-8.9	9.0-11.9	≥ 12
PLANTULAS (N)	38	95	80	33	28
SUPERVIVENCIA (%)	34.2	21.1	17.5	36.4	35.7

$\chi^2 = 15.59$        $0.001 > p > 0.01$

---

TABLA N° 10 Supervivencia (%) y número de plántulas de A. semiberbis de acuerdo a la densidad (número de individuos)

---

a) SUPERVIVENCIA 04-VIII-83

	GRUPOS DE DENSIDAD DE INDIVIDUOS				
	1	2	3	4	6
PLANTULAS (N)	297	124	30	20	12
SUPERVIVENCIA (%)	91.1	91.9	73.3	95.0	100

$\chi^2 = 4.54$  no significativo

b) SUPERVIVENCIA 13-I-84

	GRUPOS DE DENSIDAD DE INDIVIDUOS				
	1	2	3	4	6
PLANTULAS (N)	297	124	30	20	12
SUPERVIVENCIA (%)	64.3	58.1	70.0	65.0	50.0

$\chi^2 = 3.88$  no significativo

---

TABLA N° 12. Valores promedio de la conductancia foliar ( $\text{cm.s}^{-1}$ ) en los tratamientos de: desecación rápida (R), lenta (L) y sin desecación (C), bajo condiciones de sol (I) y sombra (S). Las lecturas (am. y pm.) representan las observaciones respectivas durante los 35 días que duró el experimento.

a) LECTURAS MADRUGADA (am.)

DIA	R.I.	L.I.	C.I.	R.S.	L.S.	C.S.
1	0.39	0.41	0.43	0.65	0.46	0.47
3	0.46	0.45	----	0.72	0.67	----
9	0.37	0.41	0.40	0.48	0.59	0.43
11	0.42	0.39	----	0.41	0.58	----
13	0.30	0.24	0.31	0.31	0.38	0.25
26	0.12	0.0	0.27	0.16	0.44	0.21
35	0.0	0.0	----	0.09	0.35	----

b) LECTURAS MEDIODIA (pm.)

1	0.24	0.22	0.29	0.38	0.30	0.32
3	0.40	0.35	----	0.31	0.38	----
5	0.44	0.30	----	0.40	0.45	----
7	0.45	0.54	----	0.46	0.38	----
9	0.62	0.47	0.43	0.67	0.74	0.59
11	0.45	0.29	----	0.35	0.45	----
13	0.32	0.36	0.36	0.30	0.41	0.36
20	0.12	0.10	0.41	0.36	0.39	0.38
26	0.0	0.0	0.30	0.12	0.21	0.57
35	0.0	0.0	0.32	0.0	0.10	0.28