

INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES. PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER:

MIREN JOSUNE CANALES

EN MERIDA A LOS TRES DIAS DEL MES DE DICIEMBRE DE MIL NOVECIEN OS OCHENTA Y DOS. SE REUNIERON LOS PROFESORES: JUAN SILVA, GUILLERMO GOLDSTEIN y GUILLERMO SARMIENTO, DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ASIGNADOS AL GRUPO DE ECOLOGIA VEGETAL.

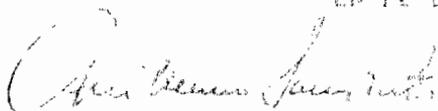
QUIENES FORMAN EL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE FACULTAD PARA REVISAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO QUE SOBRE EL TEMA:

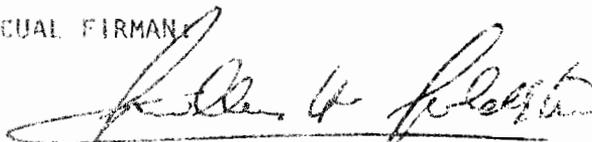
"EFECTOS DEL FUEGO SOBRE EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO DE SPOROBOLUS CUBENSIS Hitchc., GRAMINEA PRECOZ DE LA SABANA"

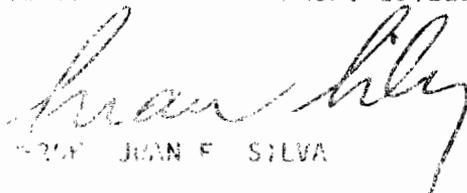
PRESENTO LA Br: MIREN JOSUNE CANALES, PARA OPTAR AL TITULO DE LICENCIADA EN BIOLOGIA

EN LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES ACTA SEGUIDA SE PROCEDE A OIR LA EXPOSICION QUE SOBRE EL TEMA ARRIBA MENCIONADO HIZO LA Br MIREN JOSUNE CANALES. DESPUES DEL CO RRESPONDIENTE INTERROGATORIO, EL JURADO PROCEDE A DELIBERAR SOBRE LA CALIFICACION DEL TRABAJO SOMETIDO A SU CONSIDERACION. FINALMENTE EL JURADO LO DECLARO APROBADO Y RECOMENDADO PARA SU PUBLICACION.

EN FE DE LO CUAL FIRMAN:

  
PROF. GUILLERMO SARMIENTO

  
PROF. GUILLERMO GOLDSTEIN

  
PROF. JUAN F. SILVA

EFFECTO DEL FUEGO SOBRE EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y REPRODUCTIVO DE  
SPOROBOLUS cubensis Hitchc., GRAMINEA PRECOZ DE LA SABANA.

JOSUNE CANALES

Trabajo presentado ante  
la Ilustre Universidad  
de Los Andes como re-  
quisito parcial para  
optar al Grado de  
Licenciado en Biología.

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 SILVA.

## A G R A D E C I M I E N T O S

Al Doctor Juan Silva por su constante asesoramiento, las sugerencias aportadas y el apoyo brindado.

A la Señora Isabel Mata e hijos, por permitirmos trabajar en el Hato "Palma Sola" y por su incondicional ayuda.

A mis compañeras, Iraida y Marisol, sin cuya colaboración no hubiese sido posible realizar este trabajo.

A Michell Ataroff y al Doctor Guillermo Goldstein por las ideas sugeridas y a todas aquellas personas que colaboraron de una u otra forma.

I N D I C E

## AGRADECIMIENTOS

## INDICE

I.	INTRODUCCION .....	1
II.	AREA DE ESTUDIO .....	5
	Ubicación .....	5
	Geología y Suelos .....	5
	Clima .....	5
	Vegetación .....	6
III.	DESCRIPCION DE LA ESPECIE .....	7
IV.	MATERIALES Y METODOS .....	8
V.	RESULTADOS .....	11
	Fitomasa Aérea .....	11
	Fitomasa Subterránea .....	12
	Partición de la Fitomasa.....	13
	Vástagos Vivos .....	13
	Tasa de Producción de Vástagos .....	14
	Tasa de Mortalidad de Vástagos .....	15
	Cohortes de Vástagos .....	16
	Floración .....	17
	Análisis de Correlación .....	18
	Variación de las Muestras .....	19
VI.	DISCUSION .....	22
	Vástagos Vivos .....	23
	Producción de Vástagos .....	24
	Mortalidad de Vástagos .....	28
	Dinámica de los Cohortes de Vástagos .....	30
	Floración .....	32
	Fitomasa Aérea .....	34
	Fitomasa Subterránea .....	36
	Partición de la Fitomasa .....	37
VII.	CONCLUSIONES .....	39
VIII.	RESUMEN .....	41

Pag.

BIBLIOGRAFIA .....	43
APENDICE	

## I. INTRODUCCION

Gran cantidad de estudios sobre dinámica de poblaciones se han realizado en organismos en que el cigoto se desarrolla en un individuo unitario, pero en la mayor parte de las plantas y en muchos animales, el cigoto se desarrolla en un organismo modular, en el cual una unidad estructural se reitera (Harper and Bell, 1979). Esta idea de la planta como una población de unidades se ha manejado desde hace mucho tiempo: Bradley, 1721; Goethe, 1790; Darwin, 1800 (en White, 1980) y este tipo de construcción es tan fundamental, que los elementos taxonómicos importantes en las descripciones de las plantas están basados en las formas de las unidades, no de las plantas (Harper and White, 1974).

White (1979) hizo una revisión sobre la literatura existente del tema y sugiere el término "metapoblación" para referirse a la población de unidades dentro de un organismo modular, ya que "meta" expresa la noción de compartir e implicaría los elementos compartidos que son la base de la estructura de un organismo genético.

Las unidades de la metapoblación, tienen sus propias tasas de formación y muerte, tasas que dependen del medio ambiente y que determinan la forma y tamaño del genet. El hecho de que los módulos tengan su propia dinámica, determina que las poblaciones de organismos modulares sea necesario estudiarlas a dos niveles:

- a. El número de genets que están presentes en la población.
- b. El número de ramets dentro de un genet.

Para poder reconstruir generalidades demográficas básicas (Harper and Bell, 1979).

No se puede olvidar que los resultados encontrados por Sagar y Marshall (1966) y Marshall y Sagar (1965) muestran que el sistema de vástagos de Lolium multiflorum no es simplemente una colección de ellos, sino que existe un balance entre competencia y colaboración entre las distintas unidades.

Esto no invalida el hecho de que se deban hacer estudios en el nivel de metapoblaciones, porque siempre van a existir diferencias entre los módulos, particularmente en el tiempo de los fenómenos rítmicos (Monasterio y Sarmiento, 1.976). Esto implica que se van a producir cambios constantemente dentro de una planta, cambios que pueden poner en evidencia sucesos que si no se tomara a la planta como una subpoblación, no serían notados.

Hasta el presente, se han realizado diversos estudios en los que se ha tratado a los diferentes módulos de una planta como miembros de una población, estudios que se han hecho con muy diferentes objetivos.

Algunos autores han elucidado los patrones de crecimiento de distintas plantas, entre los que se puede nombrar a Langer, quien realizó varios trabajos en la década del 50 sobre este tema; a Robson (1.968 a y b), a Noble y colaboradores (1.979) quienes realizaron análisis demográficos en una hierba perenne que crecía en condiciones naturales; otros compararon la respuesta de una especie en habitats contrastantes (Doust, 1.981) o vieron el efecto de los patrones de crecimiento de diferentes especies en la estructura de la vegetación y en la composición de sus especies (Al-Mufti et.al., 1.977).

Muchos de los estudios que se han realizado a nivel de metapoblaciones, han sido hechos para analizar los efectos de diferentes factores sobre la producción y mortalidad de vástagos, como por ejemplo: Fotoperfodo e intensidad de luz (Koller and Kigel, 1.972) temperatura y nutrición (Ketellaper, 1.960; Aspinall, 1.961; respectivamente; en Laude, 1972).

El fuego, factor que tiene gran importancia en diferentes comunidades herbáceas, ha sido muy analizado para ver sus efectos en diferentes especies. Algunos de los trabajos en que se ha estudiado su efecto sobre las unidades modulares son los de Hadley and Kiechefer, 1.963 y Aikman, 1.966: (en Daubenmire, 1.968). Este tipo de contribución no se conoce para especies de las sabanas.

La sabana estacional, ecosistema que ocupa importantes regiones de Venezuela se caracteriza por tener una estacionalidad marcada en cuanto al régimen de precipitaciones, factor que es el más importante a la hora de determinar la fenología de las especies. Dentro de los límites impuestos por la estacionalidad hídrica, las especies que se encuentran en este ecosistema presentan divergencias en sus estrategias fenológicas. Monasterio y Sarmiento (1.976) han encontrado 6 estrategias diferentes en los llanos de Calabozo. Sporobolus cubensis se encuentra dentro de "las plantas perennes con una fase de semireposo", grupo que engloba a las gramíneas más dominantes dentro de este ecosistema. Estas especies se caracterizan por crecer activamente en la época de lluvias y tener una fase de semireposo en la estación seca. Aún las especies que se encuentran dentro de este grupo, presentan divergencias entre sí. Las especies precoces desarrollan primero sus órganos reproductivos, tras lo cual comienzan a crecer vegetativamente (dentro de este grupo se encuentra Sporobolus cubensis). Las especies intermedias, como Trachypogon plumosus y T. vestitus, tienen en los primeros meses de la estación de lluvias un activo crecimiento vegetativo y florecen a mediados de esa estación. Las especies tardías, como Andropogon semiberbis, crecen vegetativamente hasta finales de la estación de lluvias, cuando desarrollan sus órganos reproductivos (Silva y Ataroff, 1.982).

Otro factor que tiene gran importancia en este ecosistema debido a su periodicidad es el fuego, que muchas veces suele ocurrir anualmente. Dos de los trabajos realizados sobre el efecto del fuego en comunidades de sabanas son el de Blydenstein (1.963) y el de San José y Medina (1975). En el primero se toman las variaciones de fitomasa en pie en la estación de crecimiento con quemaduras ocurridas en diferentes momentos del año, pero sin diferenciar las respuestas de las diversas especies. En el segundo se observan las variaciones en la fitomasa en pie, pero de tres especies intermedias dominantes.

En este trabajo se pretende estudiar el efecto del fuego no sólo sobre las

variaciones que ocurren en la fitomasa, sino también en cuanto a la producción y mortalidad de vástagos, ya que tomar en cuenta sólo las variaciones de peso seco puede ocultar información importante acerca de las respuestas que las especies tienen ante diferentes condiciones.

Para lograr estos objetivos se seleccionó a Sporobolus cubensis, ya que además de ser una gramínea codominante en la sabana en estudio, presenta floración precoz y es importante conocer el efecto del fuego en estas especies; los datos existentes sobre este punto son de especies intermedias: Trachypogon plumosus y T. montufari y Axonopus canescens (San José y Medina 1975). Por otra parte, esta especie crece formando macollas bien definidas y con vástagos fácilmente diferenciables entre sí, lo que facilita el control de la dinámica de vástagos.

En base a los antecedentes que se tienen sobre el efecto del fuego para otras especies, se podría esperar que éste determine por una parte un aumento en la cantidad de material reproductivo y por otra parte un aumento en la cantidad de material vegetativo en la estación de crecimiento.

## II. AREA DE ESTUDIO

### Ubicación:

El área donde se realizó el estudio, es una colina del piedemonte andino que se encuentra ubicada entre  $8^{\circ} 38' N$  y  $70^{\circ} 12' O$  a pocos kilometros de la ciudad de Barinas.

### Geología y Suelos:

Esta colina se caracteriza por ser una acumulación  $T_{IV}$  ó  $Q_{IV}$ , que es la deposición más antigua del pleistoceno y forma parte del piedemonte andino que limita las regiones planas (Silva, 1.972; Ataroff, 1.975). Esta acumulación se encuentra depositada sobre la formación Rio Yuca y ha sido sometida a numerosos procesos tectónicos, siendo el principal una gran falla longitudinal que corre paralela al eje andino y que basculó el conjunto hacia el SE.

Los materiales de este depósito son gruesos y heterométricos compuestos por cantos y bloques rodados de areniscas y cuarcitas. Los procesos pedogenéticos más importantes que han originado los suelos sobre la acumulación  $Q_{IV}$  son la ferruginización y la lixiviación. Estos suelos son de textura franco arenosa-Francoarcillosa y tienen una capacidad baja de retención de agua (Silva, 1.972).

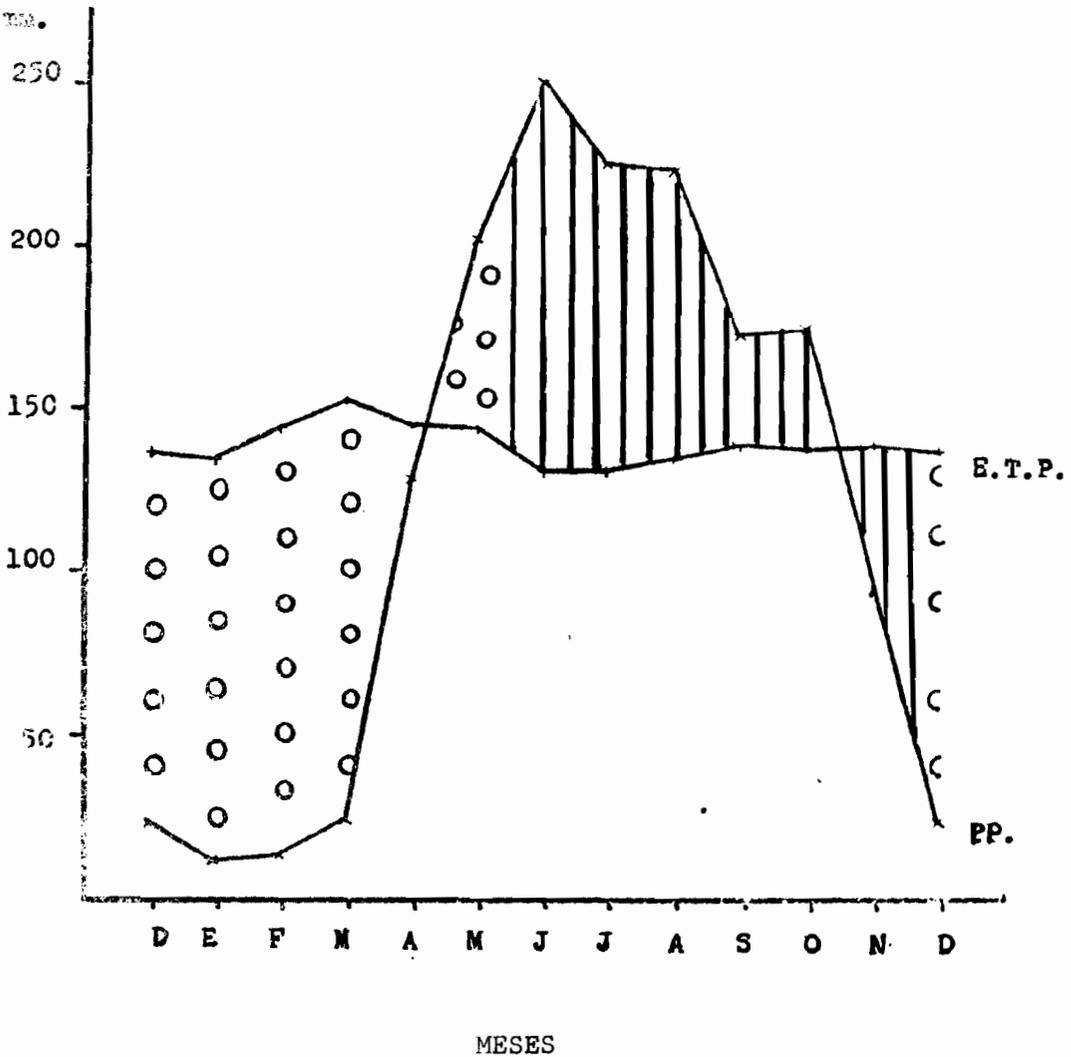
### Clima:

Como se puede ver en el climadiagrama realizado en base al método Thornthwaite (figura N° 1 tomado de Ataroff, 1.975) el clima del área de estudio se caracteriza por tener un régimen biestacional, ya que presenta una estación húmeda y una estación seca bien definidas.

Las variaciones interanuales en las precipitaciones son bastantes marca-

FIGURA N° 1

CLIMADIAGRAMA SEGUN THORNTHWAITTE  
BARINAS SOCONY - 8°37'N-70°13'W - 125 m.  
E.V.P.: promedio de 1954-60  
pp. : promedio de 1941-74  
(1552,6 mm.)



LAS AREAS CON PUNTOS CORRESPONDEN A EPOCAS DE DEFICIT HIDRICO PARA LAS PLANTAS.

LAS AREAS RAYADAS A EPOCAS CON DISPONIBILIDAD DE AGUA.

das y se encuentran diferencias de hasta 1.000 mm entre el año más húmedo y más seco (Zinck y Stagno, 1966; en Silva, 1972). Como es señalado por Silva (1972) un análisis más detallado del régimen de precipitaciones pone en evidencia un descenso de éstas a mediados de la estación húmeda. Esto se puede notar en la curva correspondiente a la marcha de precipitaciones de 1981, (Figura N° 2), donde se produjo un mínimo de considerable importancia en el mes de julio. Esto determina que el régimen de precipitaciones tenga un patrón tetraestacional en el año en que se realizaron las mediciones (fuente de datos de precipitación 1981: MARNR, Dirección General de Información e Investigación del Ambiente).

Con respecto al régimen térmico, se puede decir que no hay grandes variaciones a lo largo del año. La temperatura media es de 27°C, las máximas medias no sobrepasan los 35°C y las mínimas no descienden de 19°C (Silva, 1972). Estas características han sido también encontradas en otras regiones de los Llanos de Venezuela (ver Monasterio, 1971). El clima del área de estudio, se puede por lo tanto resumir como un clima llanero con megatermia, isoterma anual y estacionalidad hídrica marcada.

#### Vegetación:

La vegetación del área de estudio es una sabana parque ya que en ellas se encuentran islotes de bosques decídúos llamados "matas". En esta sabana se presentan tres estratos. El primero de árboles bajos, de 1,5 a 6 m de altura, dominados por Bowdichia virgilioides, Palicourea rigida y Casearia sylvestris. Los otros dos estratos son herbáceos, en los que los elementos principales son las especies de gramíneas. El segundo estrato se encuentra entre 60-160 cm aproximadamente y las especies más importantes son Trachypogon plumosus, Andropogon semiberbis y Leptocoryphium lanatum. En el tercer estrato se encuentran Elyonurus adustus, Axonopus canescens, Sporobolus cubensis y varias especies de leguminosas y ciperáceas. Es esta cubierta herbácea la dominante en este ecosistema y la que regula y condiciona los procesos ecológicos fundamentales, como son: La probabilidad de quemas, el balance hídrico, la producción anual etc. (Sarmiento, 1978).



### III. DESCRIPCION DE LA ESPECIE

Sporobolus cubensis fue descrita por Hitchcock en 1909 (Contr. U.S. Nat. Herb. 12:37). La figura N<sup>o</sup> 3 muestra dos fotografías de esta especie. Es una gramínea perenne muy común en algunas sabanas estacionales Venezolanas y que puede ser incluida en el patrón fenológico de plantas perennes con una fase de semireposo (Monasterio y Sarmiento, 1976). Se caracteriza por ser una especie con floración precoz (Sarmiento y Monasterio, 1981), ya que desarrolla sus órganos reproductivos poco tiempo después del comienzo de las lluvias.

El vástago consta de una parte aérea representada por las hojas cuando se encuentra en estado vegetativo y de estructuras subterráneas constituidas por el rizoma. Forma macollas muy cerradas debido a que los rizomas no presentan elongación de los entrenudos (ver figura N<sup>o</sup> 4 y 5). Los vástagos formados a partir de yemas axilares son iteraciones del módulo (ver figura N<sup>o</sup> 6). que es reproducido formandose así la macolla. Las vainas son densamente ciliadas en las márgenes. Las láminas erectas, planas o involutas, de 30 - 50 cm de altura, con márgenes escábridas y con 0,2 - 0,5cm de ancho.

El culmo de la inflorescencia, de 50 a 80 cm de altura, tiene 2 ó 3 entrenudos desarrollados. La germinación de las semillas ovales, planas y de 2 mm de largo ocurre en los primeros meses de la estación lluviosa. A los 7 meses una plántula consta de un vástago con 11 ó 15 hojas de 5 - 6 cm de largo e igual número de raíces (ver figura N<sup>o</sup> 7).



FIGURA N° 3a

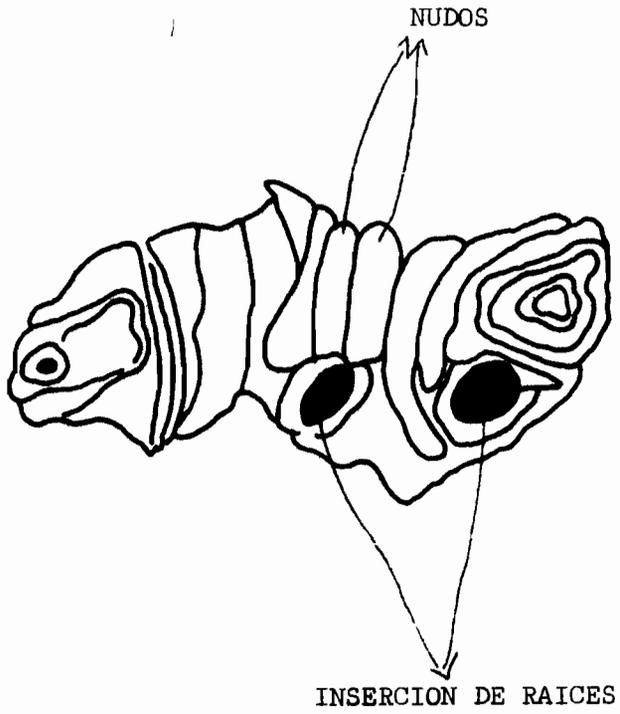
PLANTA DE SPOROBOLUS cubensis CRECIENDO EN CONDICIONES NATURALES



FIGURA N° 3b

PLANTA DE SPOROBOLUS cubensis CON ESTRUCTURAS EPIGEAS E HIPGEAS

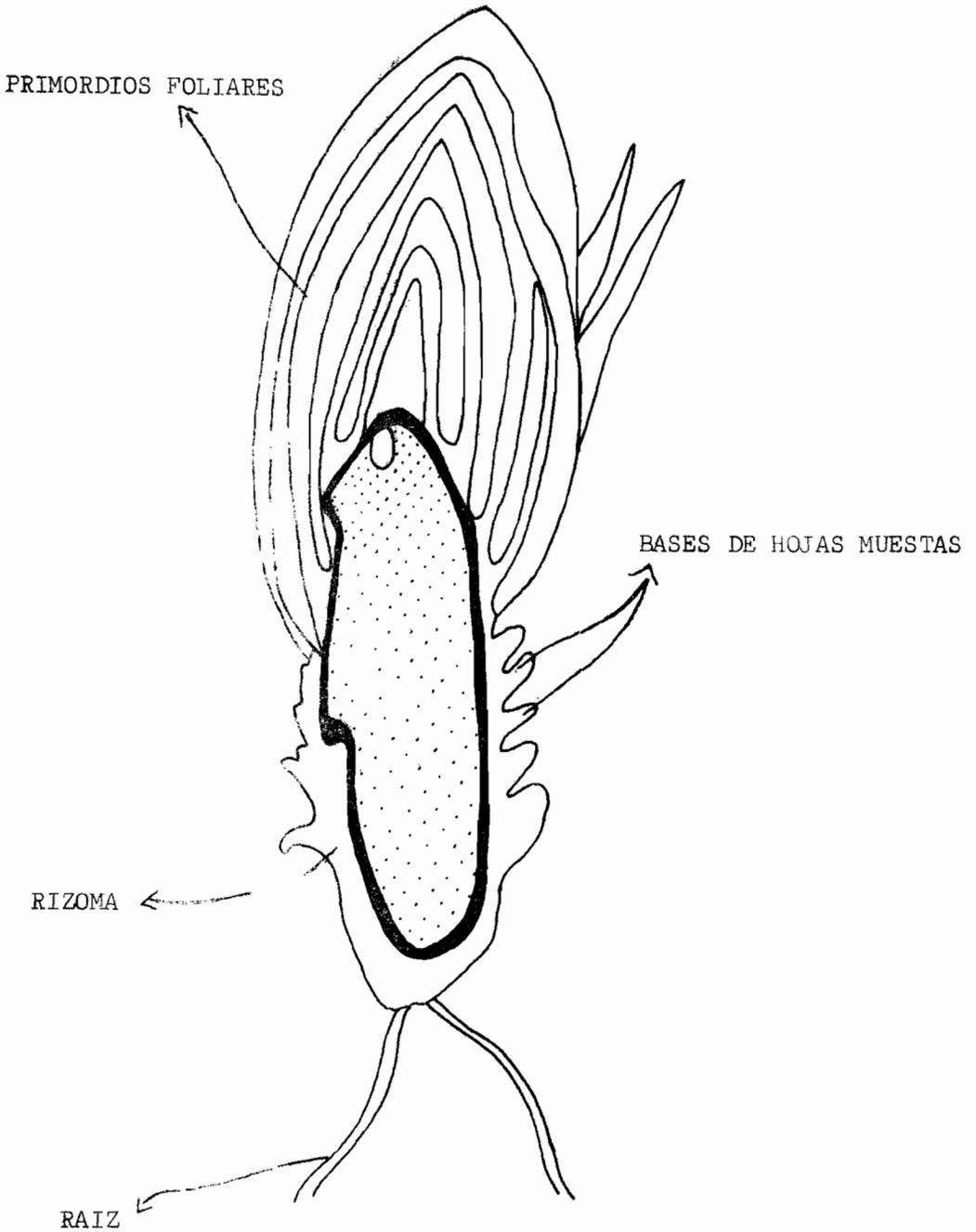
FIGURA N<sup>o</sup> 4



RIZOMA DE SPOROBOLUS cubensis

AUMENTADO APROXIMADAMENTE 16 VECES.

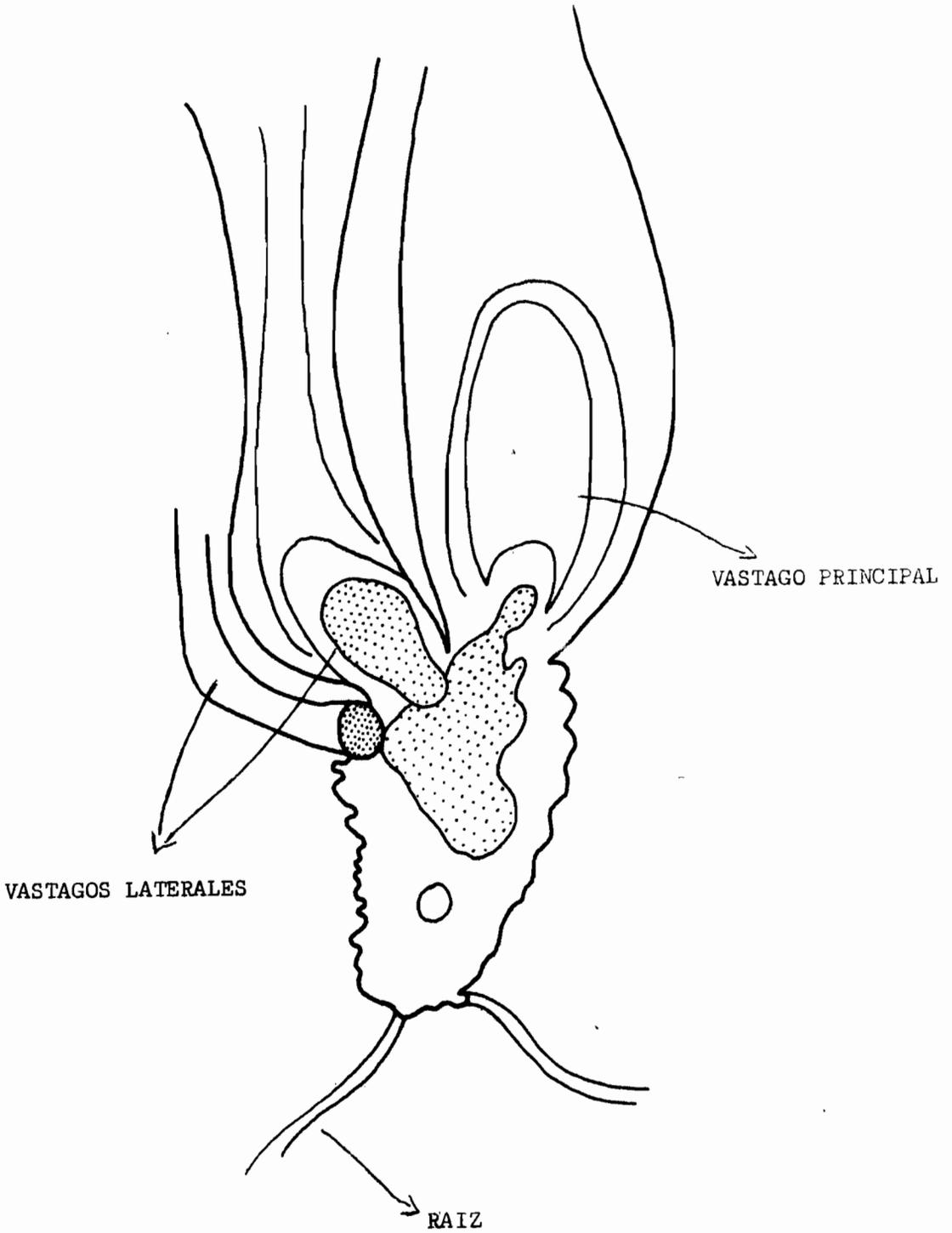
FIGURA Nº 5



CORTE LONGITUDINAL DE UN VASTAGO DE SPOROBOLUS cubensis

AUMENTADO APROXIMADAMENTE 7 VECES.

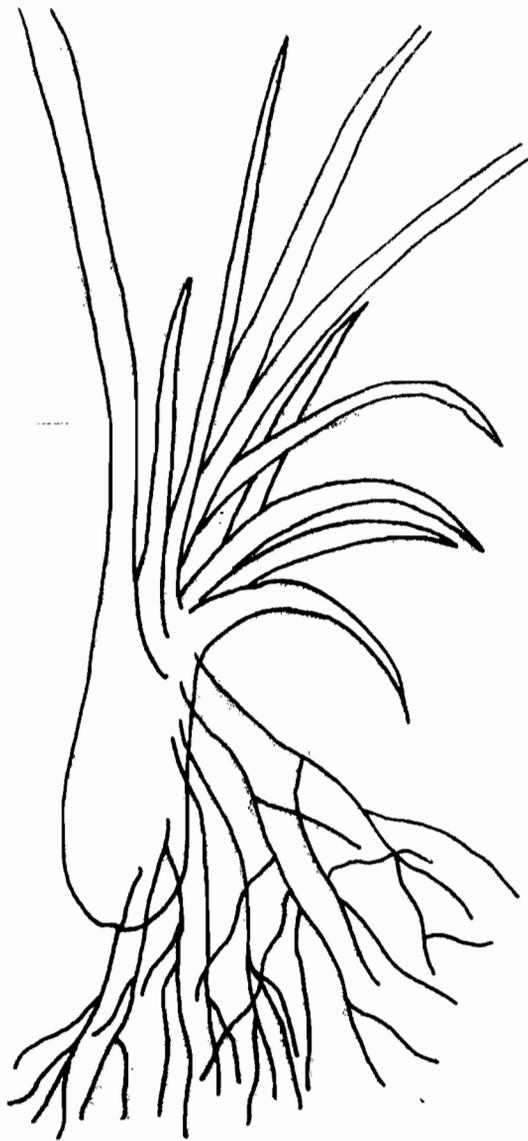
FIGURA N<sup>o</sup> 6



CORTE LONGITUDINAL DE VARIOS VASTAGOS DE SPOROBOLUS cubensis

AUMENTADO APROXIMADAMENTE 8 VECES.

FIGURA N<sup>o</sup> 7



PLANTULA DE SPOROBOLUS cubensis A LOS 7 MESES DE VIDA.

AUMENTADO APROXIMADAMENTE 3 VECES.

#### IV. MATERIALES Y METODOS

##### Dinámica de vástagos:

Para poder analizar la dinámica de vástagos, se escogieron el 27.1.81, 25 macollas de Sporobolus cubensis dentro de una parcela protegida del fuego por un cortafuegos de 1m y medio de ancho y 25 macollas en un área sin proteger. Todas las macollas seleccionadas tenían un perímetro de 8 - 10 cm, ya que aparte de ser difícil determinar la edad en una especie como ésta, Werner (1.975 b; en Abrahamson, 1.980) ha encontrado que el tamaño es un criterio más útil para determinar la supervivencia, muerte o reproducción de los individuos que su edad. Esto también ha sido hallado por la escuela de Rabotnov (White, 1.980).

Del 13 al 15 de febrero del mismo año, se marcaron todos los vástagos vivos de cada macolla utilizando arandelas de presión numeradas (ver figura Nº 8), ya que los anillos plásticos utilizados por otros autores (Robson, 1.968 b) hubieran sido eliminados por el fuego.

El número promedio de vástagos de las 50 macollas fue de 12,24 con un error standard de 0,51, por lo que se puede decir que la selección de las plantas de esta especie por su circunferencia es adecuada, ya que minimiza la variabilidad en el número de vástagos entre los individuos. Después de marcados los vástagos, se procedió a anotar los que se murieron y los que florecieron y se marcaron y anotaron los vástagos nuevos en las siguientes fechas: 11 de marzo; 3 y 26 de abril; 16 de mayo; 4 y 21 de junio; 8 y 23 de julio; 10 de octubre y 14 de noviembre.

El fuego, factor muy común en estas sabanas, ocurrió a finales de la estación seca (última semana de marzo) y es necesario aclarar que no se produjo experimentalmente. Debido a que sólo 6 de las macollas seleccionadas en un inicio, no se quemaron, se hizo necesario escoger el 3 de abril, 18 macollas para el grupo sin quemar. Las macollas nuevas se encontraban dentro del rango de circunferencia seleccionado anteriormente.



FIGURA N° 8

SISTEMA UTILIZADO EN EL MARCAJE DE VASTAGOS

### Fitomasa:

Para obtener los datos de Fitomasa, se realizaron varias cosechas escogiendo 10 macollas (dentro del mismo rango de circunferencia) antes de que ocurriera la quema. Esto se hizo en las siguientes fechas: 27 de enero y 11 de marzo. Después del paso del fuego se tomaron 10 macollas quemadas y 5 sin quemar en los días: 24 de abril; 4 de junio; 8 de julio; 10 de octubre y 14 de noviembre.

El hecho de que no se hayan escogido más de 5 plantas para el grupo sin quemar se debe a que el área que no se quemó era muy restringida y por lo tanto el número de macollas disponible con un perímetro de 8 - 10 cm muy limitado.

El valor correspondiente al 9 de octubre aparece muy desviado de la tendencia general y no se tomó en cuenta. La causa puede ser que las macollas seleccionadas eran un poco más pequeñas de lo habitual.

Las plantas se extraían con bastante cantidad de suelo, para evitar pérdida de raíces, se colocaban en bolsas plásticas y se llevaban al laboratorio donde se procedía a separar las macollas en sus varios componentes (raíces, rizomas, hojas etc.) para luego secar las muestras. Las raíces y los rizomas se colocaban en la estufa a 80°C por dos días y la fitomasa aérea y otros órganos *subterráneos* se secaban a la misma temperatura pero sólo por un día.

### Separación de la Fitomasa:

En un principio se trató de fraccionar las macollas en:

1. Biomasa aérea.
2. Necromasa aérea.
3. Raíces.

4. Rizomas.
5. Biomasa hipógea de vástagos.
6. Necromasa hipógea de vástagos (incluyendo las bases de las hojasmuertas de vástagos vivos).

Debido a que esta separación es un tanto arbitraria y además se presentaron dificultades prácticas en realizarlas adecuadamente, se resolvió separar la biomasa hipógea en dos únicas fracciones: Raíces y otros órganos subterráneos.

La fracción de raíces se separó lavando las muestras de suelos y tamizándolas hasta eliminar completamente la tierra. Se intentó dividir las raíces vivas y muertas, al igual que otros autores (Jacques and Schwass , 1.965; Aimi and Fujikami, 1.958; en Chapman, 1.976) por el método de tetraxolio, pero fueron tantas las dificultades metodológicas y tanto el tiempo requerido que se prefirió desistir de este aspecto.

## V. RESULTADOS

### Fitomasa Aérea:

En las figuras 9 y 10 se encuentran representados los datos de fitomasa aérea (que es la suma de biomasa y necromasa aérea), la biomasa y necromasa aérea por planta, para las macollas quemadas y sin quemar respectivamente. Si se observan las curvas se puede ver que:

1. El comportamiento de ambos grupos, quemados y sin quemar, fue muy similar con respecto a las curvas de fitomasa y biomasa aérea. En la fitomasa aérea hay una fase de incremento entre finales de marzo principios de julio, seguidos de una fase estacionaria hasta la última medición. La biomasa aérea, al igual que la fitomasa, presenta un incremento de fines de marzo hasta principios de julio, pero después se produce un descenso, descenso que es más marcado en las sin quemar. En el grupo de las macollas quemadas, el incremento fue a partir de cero puesto que la quema a finales de marzo destruyó en su totalidad la fitomasa aérea presente.
2. La fitomasa aérea por macolla, así como la biomasa aérea fue siempre mayor en las plantas sin quemar. El valor máximo alcanzado por ambos compartimientos es el doble en las macollas que no se quemaron.
3. En cuanto a la variación en necromasa en pie (aérea), hubo una primera fase de incremento pronunciado y una segunda fase, durante la cual, la necromasa siguió aumentando pero a una tasa menor. Es en esta fase, donde los grupos exhiben mayores diferencias. En las plantas quemadas la tasa de acumulación de la necromasa en pie fue muy reducida entre junio y noviembre, mientras que en las macollas sin quemar, sólo se produjo una ligera disminución con respecto a la primera fase. Al igual que en la fitomasa y biomasa aérea, la necromasa aérea de las macollas sin quemar fue mayor que la necromasa de las quemadas.

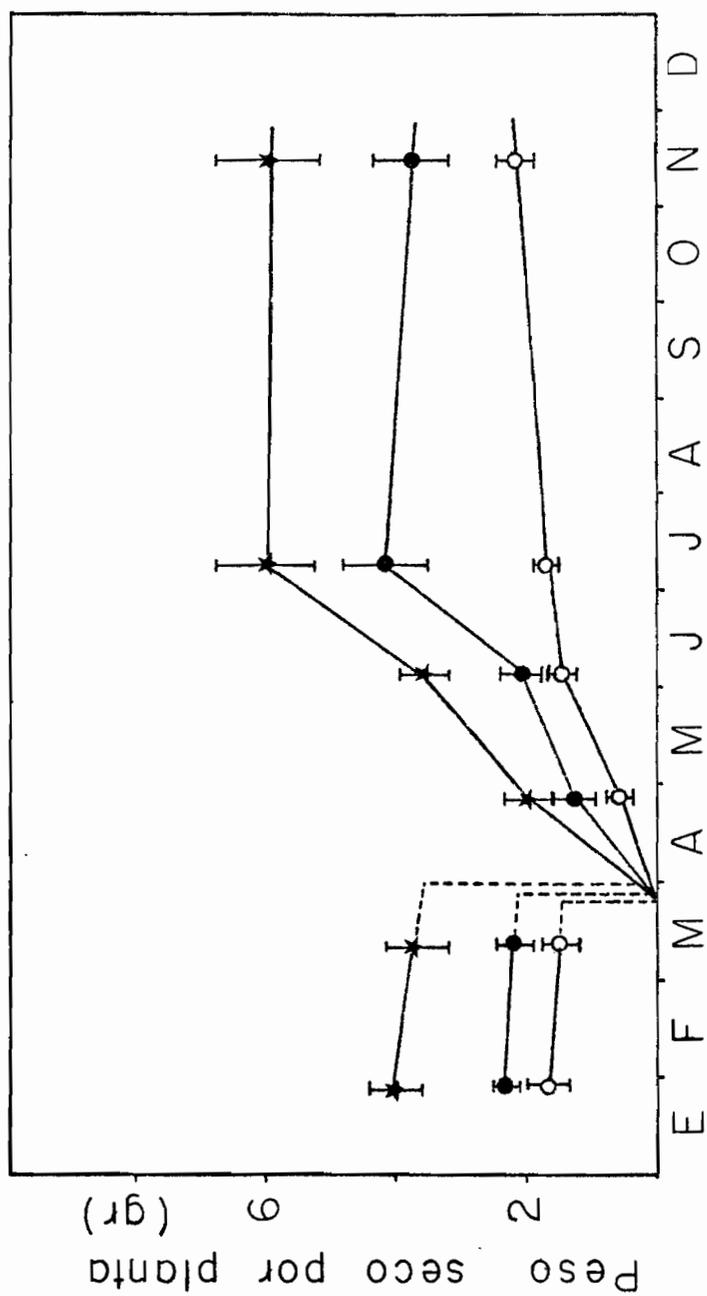
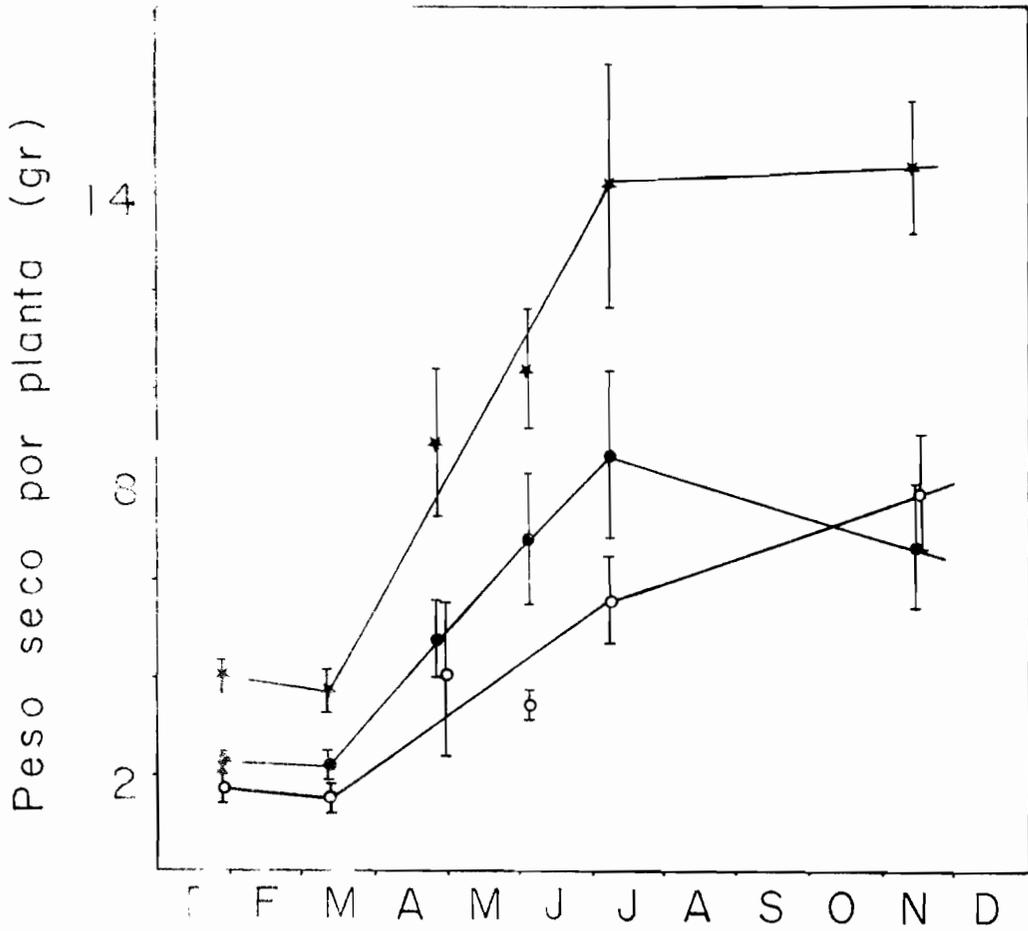


FIGURA N° 9

VARIACION EN EL PESO SECO POR MACOLLA DE PLANTAS QUEMADAS DE *SPOROBOLUS cubensis*

FITOMASA AEREA ★ BIOMASA AEREA ● NECROMASA AEREA ○

FIGURA N° 10



VARIACION EN EL PESO SECO POR MACOLLA DE PLANTAS SIN QUEMAR SPOROBOLUS cubensis  
 FITOMASA AEREA \*                      BIOMASA AEREA ●                      NECROMASA AEREA ○

4. La biomasa aérea, por lo general, fue mayor que la necromasa en pie en ambos grupos. En las macollas sin quemar la biomasa aérea representó alrededor del 60 % de la fitomasa aérea, a excepción de la cosecha realizada en noviembre, donde sólo representó el 46 %. En las macollas quemadas la biomasa aérea representó entre el 60 y 70 % de la fitomasa.

#### Fitomasa Subterránea:

##### Raíces:

Las curvas de variación en peso seco de raíces para las plantas quemadas y sin quemar, se encuentran en la figura N° 11. Es interesante que a diferencia de los otros compartimientos analizados anteriormente, la fase de incremento en peso seco de raíces comenzó más temprano, durante la época seca.

En las macollas sin quemar la forma de la curva es bastante similar a las de Fitomasa aérea, con una fase de incremento y un plateau que se alcanza en julio. En las macollas quemadas se produjeron oscilaciones bastante marcadas hasta julio, momento en que se alcanza una fase estacionaria. Al igual que para los otros compartimientos, los valores máximos fueron mayores en las macollas que no se quemaron. En las macollas sin quemar el valor inicial fue casi triplicado, mientras que en las quemadas sólo se duplicó.

##### Organos hipógeos:

Las curvas correspondientes se encuentran en la figura N° 12. Se puede observar que hubo un descenso de enero a marzo, puntos que corresponden a ambas curvas, ya que la quema ocurrió a finales de marzo, momento desde el cual se puede hablar de tratamientos en sí.

En las macollas sin quemar hubo un incremento constante desde el 11 de

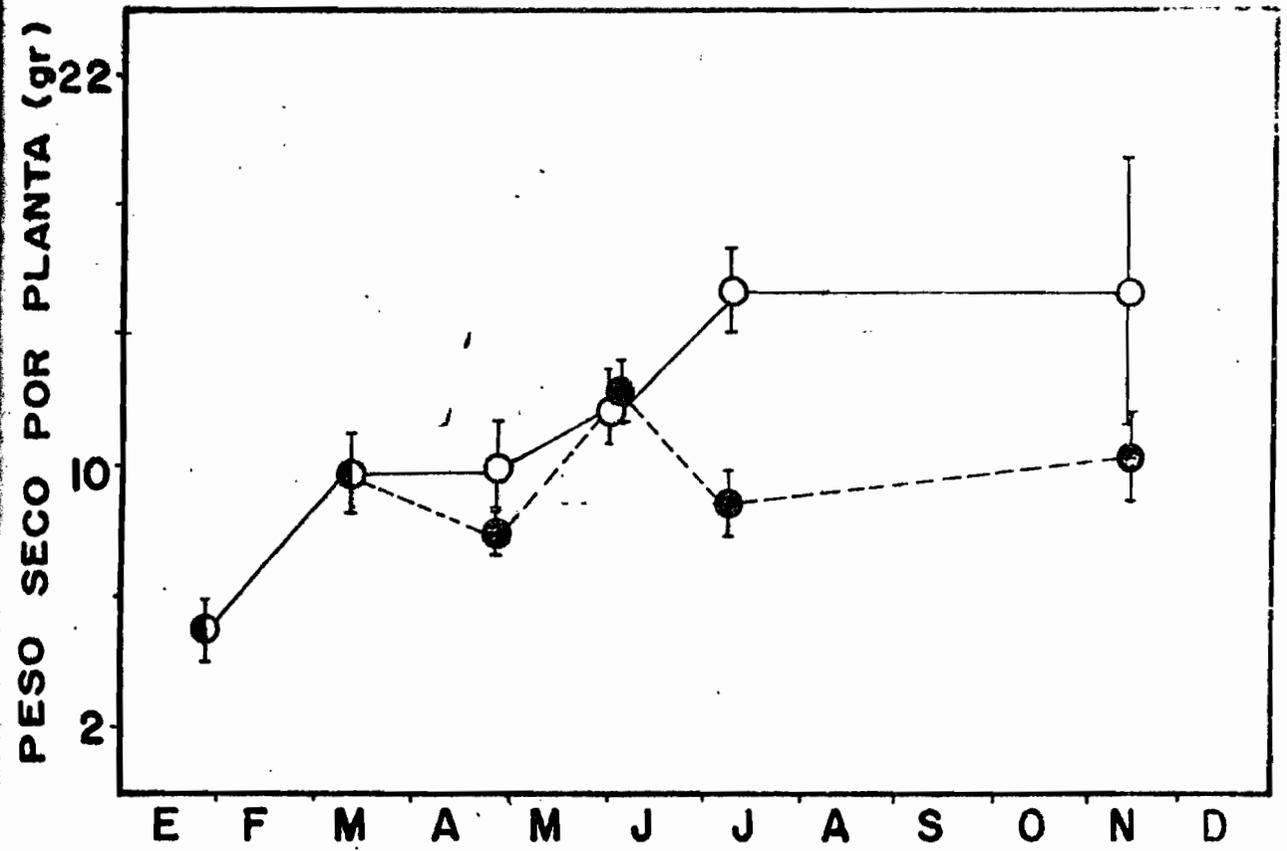


FIGURA N° 11

VARIACION EN EL PESO SECO DE RAICES POR MACOLLA

MACOLLAS QUEMADAS ●

MACOLLAS SIN QUEMAR ○

PESO SECO POR PLANTA (gr)

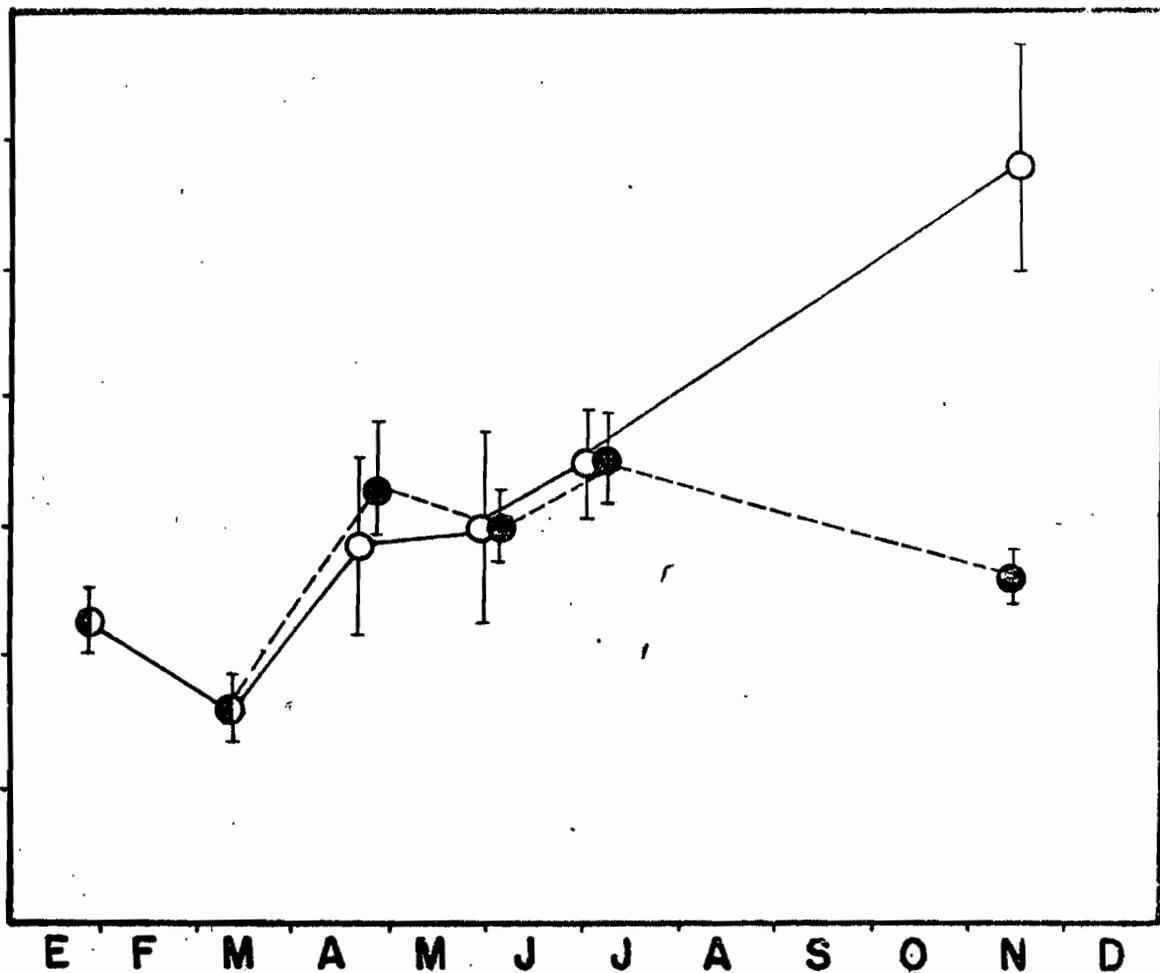


FIGURA N° 12

VARIACION EN EL PESO DE ORGANOS HIPOGEOS POR MACOLLA

MACOLLAS QUEMADAS ●

MACOLLAS SIN QUEMAR ○

marzo hasta el 14 de noviembre, mientras que en las quemadas, la fase de incrementos es mucho más corta (del 11-03-81 hasta el 08-07-81), tras lo cual se produjo un ligero descenso en la cantidad de peso seco de este compartimiento. El valor final en las macollas quemadas casi se igualó al valor inicial. En las plantas sin quemar el valor inicial fue triplicado.

#### Partición de la Biomasa:

En las figuras N<sup>o</sup> 13 y 14, se presenta la partición relativa de la fitomasa en los distintos compartimientos para los dos grupos de macollas. La representación usada es la utilizada por Noble et.al., (1979). En los gráficos se observa que en ambos tratamientos la proporción de masa radical (subestimada por el problema del muestreo) total fue superior a la de otros compartimientos y que no varía mucho a lo largo del año. En el grupo de las quemadas, la fitomasa total subterránea oscila alrededor del 75%. En el de las sin quemar, alrededor del 65%. La diferencia es debida a una disminución en el tamaño de los compartimientos de biomasa y necromasa aérea, como obvia consecuencia de la presencia del fuego. La diferencia fue más notable a principios de la estación lluviosa.

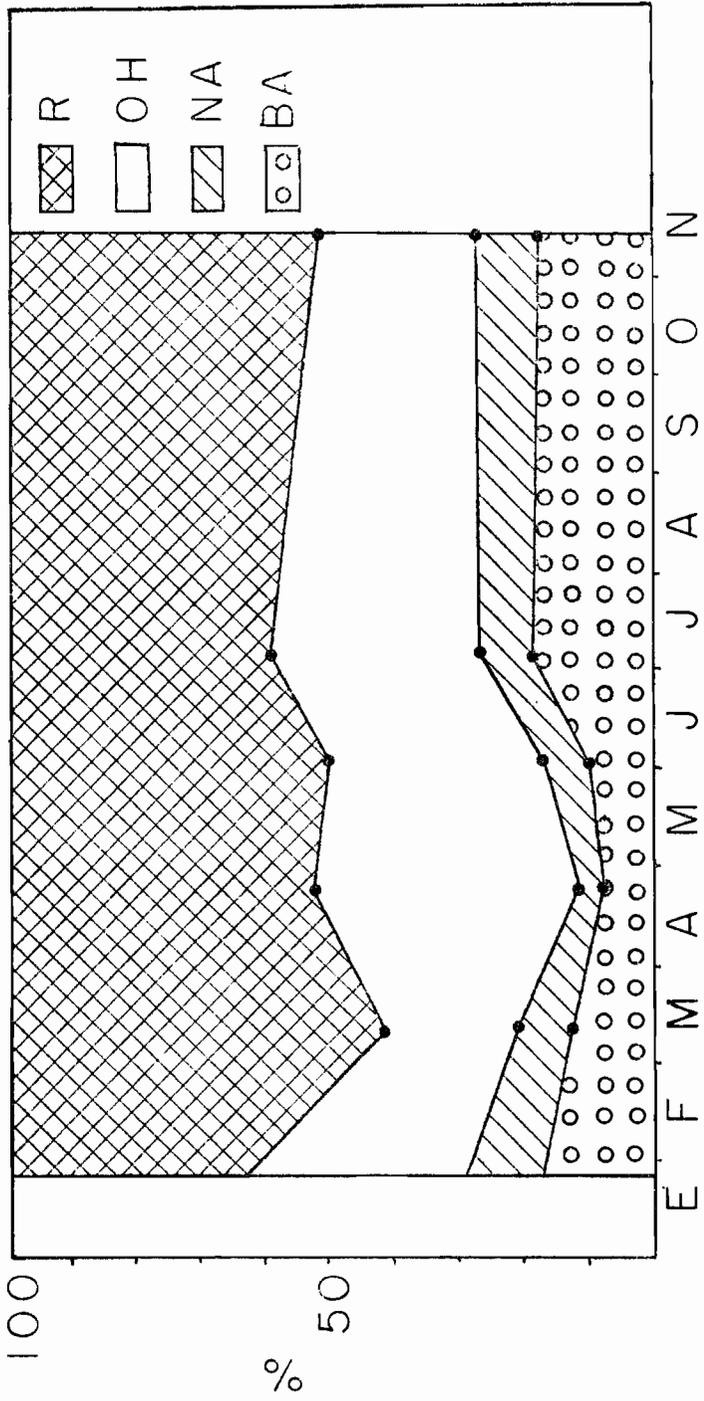
Se puede observar también, que no hubo gran variación de biomasa y necromasa aérea en los dos grupos, exceptuando el período posterior al paso del fuego para las macollas quemadas, en las que se produjo una reducción importante en la proporción de estos compartimientos. En las macollas sin quemar, la proporción de biomasa y necromasa aérea fue por lo general mayor que en las quemadas.

#### Dinámica de la población de Vástagos:

##### Vástagos vivos:

Los datos de vástagos vivos promedios para las macollas quemadas y sin quemar

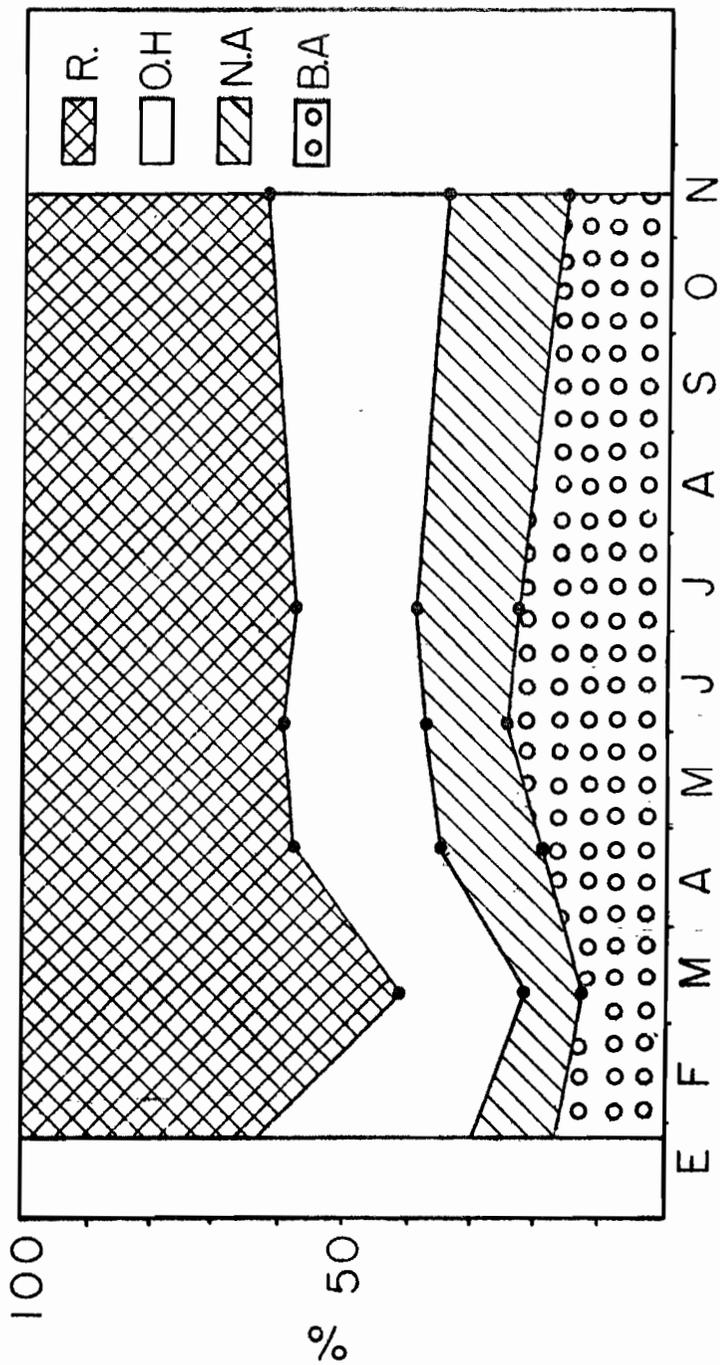
FIGURA Nº 13



VARIACIONES EN LA PARTICION DE FITOMASA DE LAS MACOLLAS QUEMADAS DE SPOROBOLUS cubensis.

R = Raíces; OH = Organos hipógeos; NA = Necromasa aérea; B.A. = Biomasa aérea.

FIGURA Nº 14



VARIACIONES EN LA PARTICION DE LA FITOMASA DE LAS MACOLLAS SIN QUEMAR DE SPOROBOLUS cubensis.

R = Raíces; OH = Organos hipógeos; N.A = Necromasa aérea; B.A. = Biomasa aérea.

mar se encuentran en las tablas N<sup>o</sup> 11 y 12 (ver Apéndice) y están graficados en la figura N<sup>o</sup> 15. Si se observan las curvas, se puede ver cómo en un inicio, el número de vástagos fue casi igual para ambos grupos, pero después de la quema se produjo una diferencia substancial. En las macollas quemadas hubo un ligero descenso del número de vástagos hasta finales de mayo y luego un incremento entre junio y julio. En las macollas sin quemar hubo un incremento constante entre marzo y junio, luego se produjo un "plateau" y un nuevo aumento entre julio y octubre para descender levemente entre este mes y noviembre.

Los análisis de varianza (model T-Sokal and Rohlf, 1966) realizados entre el número de vástagos de las macollas quemadas y sin quemar para julio y noviembre, muestran que la diferencia entre los dos grupos es significativa ( $p < 0,05$ ), siendo mayor, como se puede ver en la gráfica, el número de vástagos de las macollas que no se quemaron.

#### Tasas de Producción de Vástagos:

La figura N<sup>o</sup> 16 presenta las variaciones en las tasas de producción de vástagos para ambos grupos a lo largo del período de mediciones. Se puede notar, en términos generales, que las curvas de las macollas quemadas y sin quemar son similares en su forma. En las macollas sin quemar, se produjo un incremento a finales de abril, época en que comenzó la estación lluviosa. En las macollas quemadas hubo un desplazamiento, ya que el aumento en las tasas de producción ocurrió entre finales de mayo y principios de junio. En ambos casos, las tasas se mantuvieron altas por un lapso de dos meses y disminuyeron de julio en adelante hacia los niveles iniciales.

Otra diferencia importante entre ambos grupos es que la producción fue mucho mayor en las macollas sin quemar.

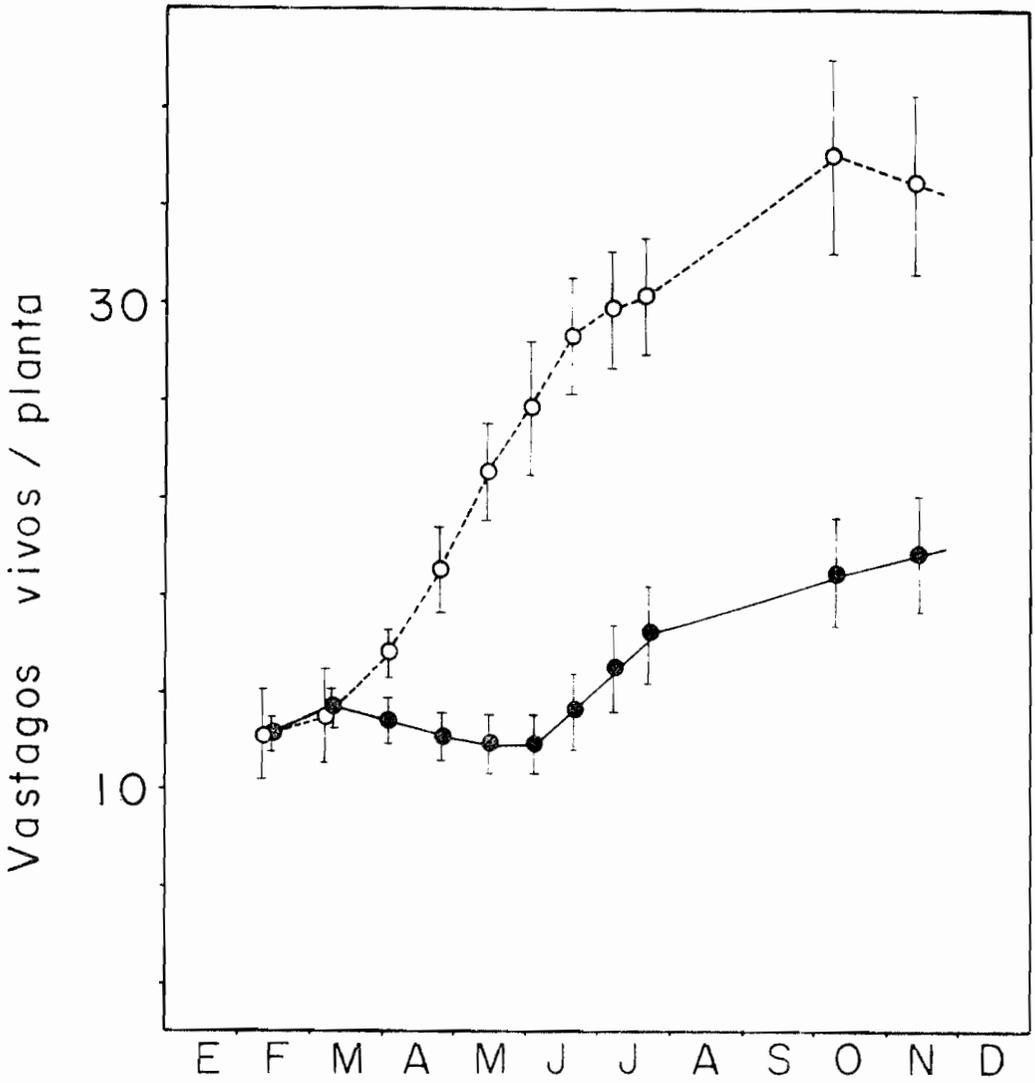
Si se observan los resultados del análisis de varianza de dos vías (ver tabla N<sup>o</sup> 14 en Apéndice) que compara las tasas de producción entre tratamientos y fechas, se puede ver que:

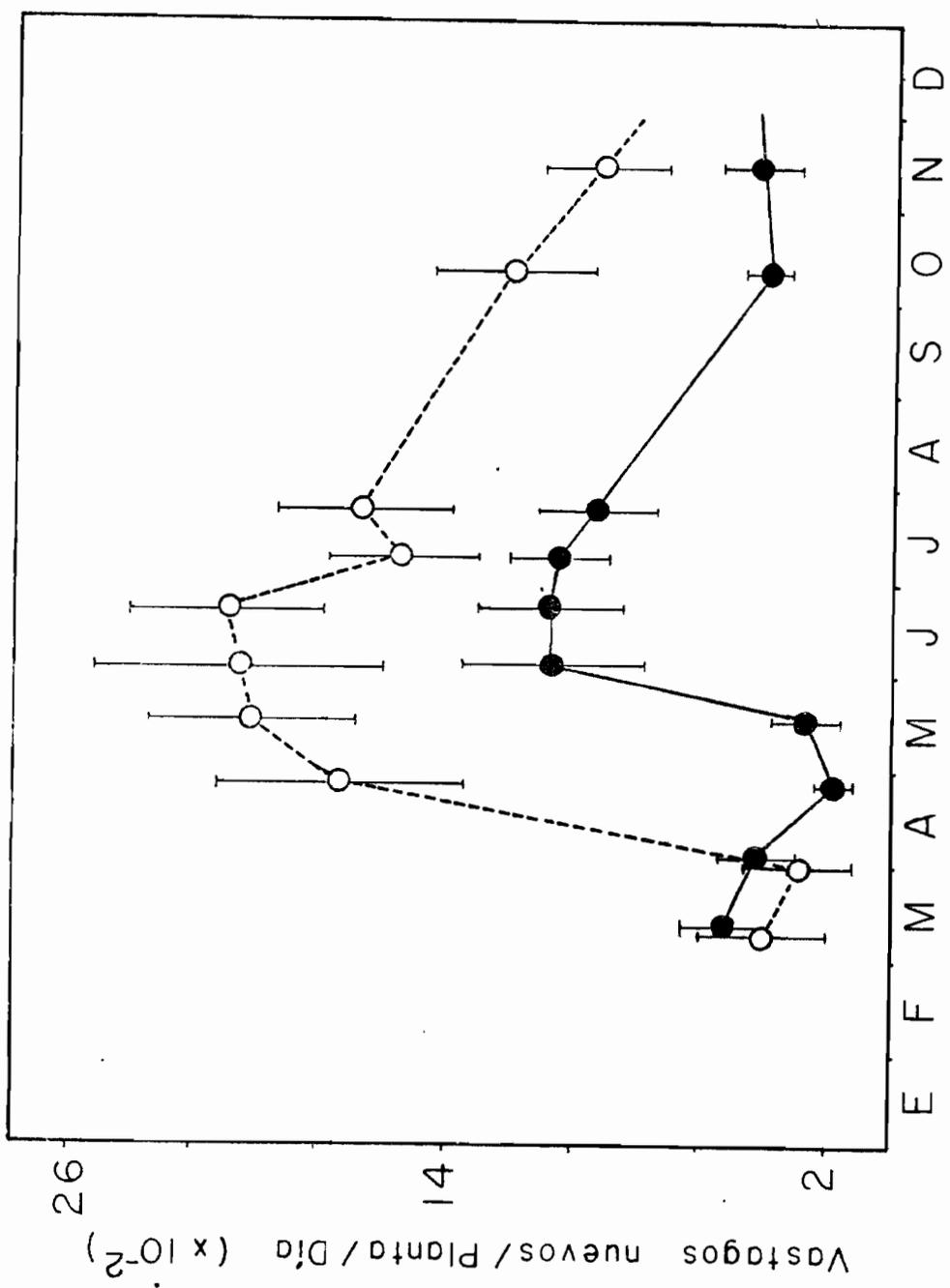
FIGURA N° 10

VARIACION EN EL NUMERO DE VASTAGOS VIVOS DE SPOROBOLUS cubensis.

MACOLLAS QUEMADAS ●

MACOLLAS SIN QUEMAR ○





VARIACION EN LAS TASAS DE PRODUCCION DE VASTAGOS DE SPOROBOLUS cubensis.

MACOLLAS QUEMADAS ● MACOLLAS SIN QUEMAR ○

1. El valor de F obtenido entre grupos (columnas) es mayor que el tabulado, lo que significa que la diferencia observada entre las curvas de las macollas quemadas y sin quemar es significativa y puede ser imputada al factor fuego.
2. Las diferencias entre las tasas de producción en diferentes momentos del año son significativas, ya que el F observado para las filas (fechas) es mayor que el tabulado.
3. No hay interacción entre las fechas y los tratamientos (grupos) lo que significa que los efectos de ambos factores son aditivos y se manifiesta en la gráfica como un paralelismo entre las dos curvas.

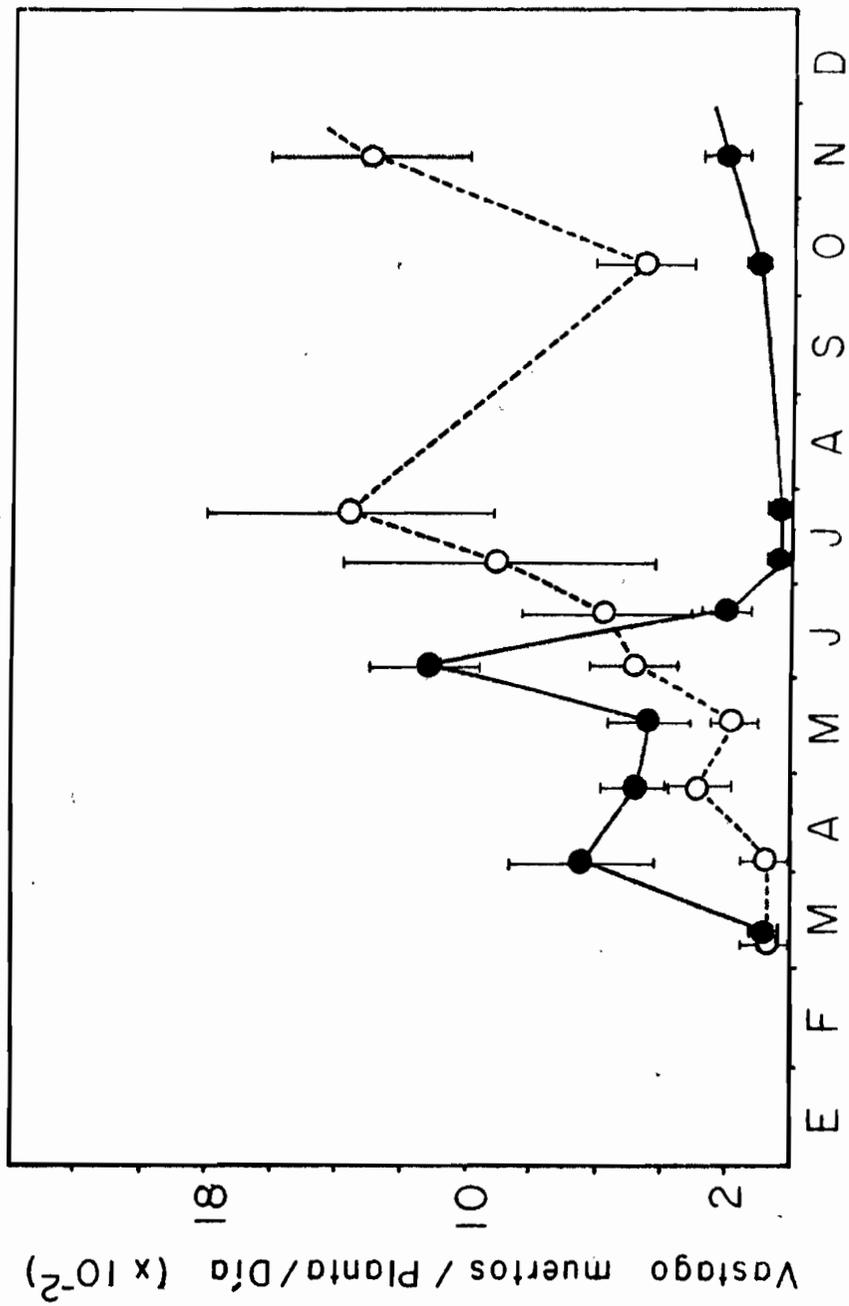
#### Tasas de mortalidad de Vástagos:

Los datos correspondientes a las tasas de mortalidad se encuentran en las tablas N<sup>o</sup> 11 y 12 (ver Apéndice) y en la figura N<sup>o</sup> 17. En las curvas de tasas de mortalidad de vástagos, se puede notar que las dos tienen un comportamiento totalmente diferente. En un inicio, las tasas de mortalidad de las macollas sin quemar fueron bajas, mientras que en las quemadas fueron altas y alcanzaron su máximo el 4 de junio. A finales de julio se produjo una inversión, descendiendo a niveles muy bajos las tasas de mortalidad de las macollas quemadas y aumentando las de las sin quemar. Estas presentaron un máximo a finales de julio, un pronunciado descenso en octubre y su segundo máximo en noviembre.

Los resultados obtenidos por el análisis de varianza de dos vías (ver tabla N<sup>o</sup> 15, Apéndice) ponen en evidencia que:

1. Las diferencias entre tratamientos son significativas, siendo mayor la mortalidad de las macollas sin quemar.
2. Las diferencias observadas entre distintas fechas no son significativ

FIGURA Nº 17



VARIACION EN LAS TASAS DE MORTALIDAD DE VASTAGOS DE SPOROBOLUS cubensis.

MACOLLAS QUEMADAS ●

MACOLLAS SIN QUEMAR ○

vas, lo que es lógico, ya que cuando se producen los máximos en las quemadas ocurren los mínimos en las sin quemar y a la inversa.

3. Hay interacción entre fechas y tratamientos, lo que significa (en este caso) que en diferentes épocas los tratamientos tienen efectos contrarios. La interacción se observa gráficamente como un cruce de las dos curvas.

#### Cohortes de Vástagos:

Para conocer mejor la dinámica de los vástagos dentro de una macolla, es necesario conocer la supervivencia de los vástagos aparecidos en diferentes momentos del año. Por esta razón se agruparon los vástagos en cohortes y se les siguió su historia de vida.

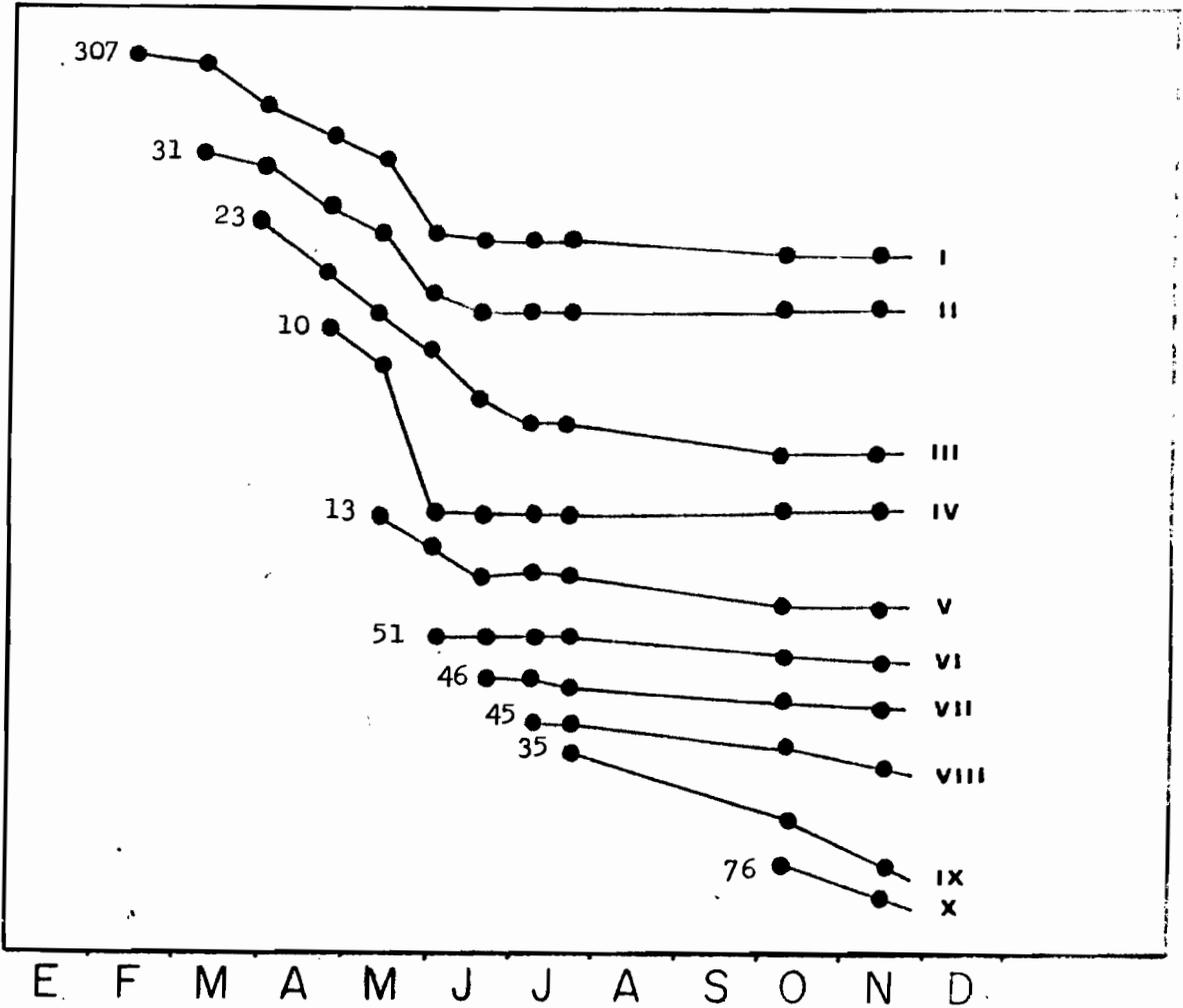
Los datos del número de vástagos iniciales y el número de sobrevivientes para cada cohorte y momento del año aparecen en las tablas N<sup>o</sup> 16 y 17 (Apéndice). En las figuras 18 y 19 se muestran las curvas de supervivencia de las diferentes cohortes. Los datos correspondientes se encuentran en las tablas N<sup>o</sup> 18 y 19 (Apéndice). Para eliminar confusiones que se pueden crear por la diferencia en el número de vástagos con que parte cada cohorte, los datos están expresados en porcentaje con respecto al número inicial de vástagos. La escala en que están graficados los lx en la ordenada es logarítmica en vez de aritmética, porque en la primera, la tasa de mortalidad en cualquier lapso puede ser leída directamente en el gráfico.

Si se observan los resultados se puede ver que:

1. En la cohorte I de ambos grupos, el número de vástagos iniciales fue mayor que para las otras cohortes. Esto se debe a que están incluidos todos los vástagos existentes al comienzo del estudio y por lo tanto hay vástagos de diferentes edades.
2. Debido a que no se tomaron datos desde finales de julio hasta octu-

FIGURA N° 18

CURVAS DE SUPERVIVENCIA DE 10 COHORTES DE LAS MACOLLAS QUEMADAS.

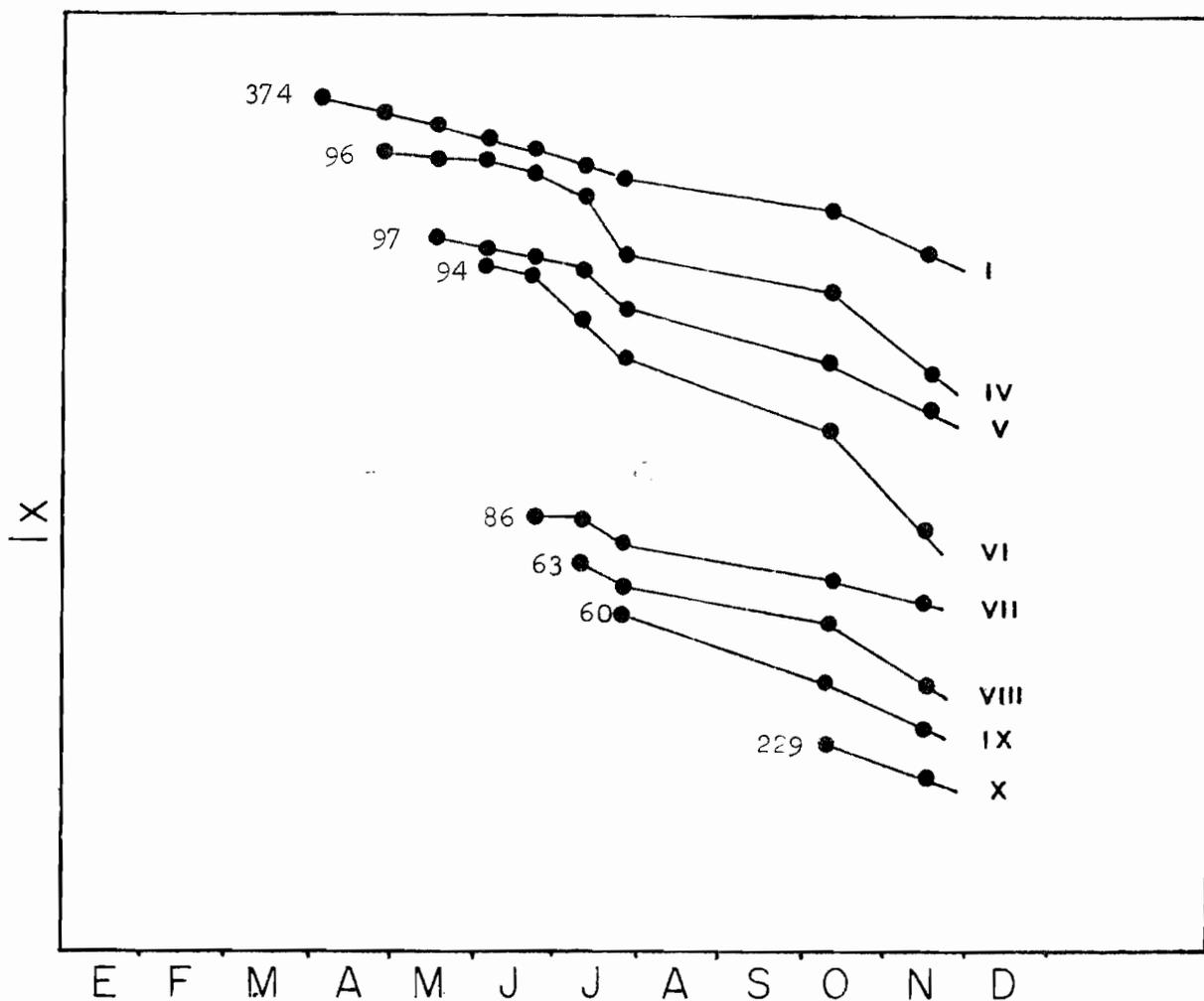


lx: Proporción de supervivientes con respecto al N° inicial de vástagos de cada cohorte.

Los datos de lx estan graficados en escala logarítmica.

FIGURA N° 19

CURVAS DE SUPERVIVENCIA DE 8 COHORTES DE LAS MACOLLAS SIN QUEMAR



lx: Proporción de supervivientes con respecto al N° inicial de vástagos de cada cohorte.

Los datos de lx están graficados en escala logarítmica.

bre, en las cohortes X de ambos grupos, el número de vástagos iniciales fue mayor que en otras cohortes exceptuando por supuesto las cohortes I y I'.

En las macollas sin quemar, la cohorte I, que como dijimos antes no es una cohorte verdadera, mostró un comportamiento distinto a las demás cohortes con una tasa de mortalidad constante (exceptuando el lapso de octubre noviembre; ver figura 19). Además puede observarse en la tabla N<sup>o</sup> 17 (Apéndice), que en todas las cohortes de este grupo el número inicial de vástagos fue mayor que en el grupo de las quemadas.

En las macollas quemadas se puede **notar** que hubo un lapso de alta tasa de mortalidad de marzo a junio. Esta se produjo no sólo en las cohortes presentes en el momento en que ocurrió el fuego, sino también en las cohortes III, IV y V que aparecieron después de la quema. En la tabla N<sup>o</sup> 16 (Apéndice) puede verse además, que los tamaños iniciales de estas cohortes fueron pequeños con respecto a las demás. De julio en adelante las tasas de mortalidad son muy bajas en casi todas las cohortes y en muchos casos llegaron a ser cero. Sólo en las cohortes VIII, IX y X se observa un comportamiento diferente, ya que en ellas se produjo un aumento en las tasas de mortalidad entre finales de julio y noviembre.

#### Floración:

Estos datos no se graficaron porque la floración se produjo en un mismo momento en todos los vástagos, pero se encuentran en la tabla N<sup>o</sup> 13 del Apéndice. Se puede **notar** que la diferencia en la floración entre las macollas quemadas y sin quemar es significativa ( $p < 0,05$ ), ya que el F encontrado es de 6,19 mientras que el tabulado (para los grados de libertad correspondientes) es de 4,26. Esta diferencia se debe a que en las macollas quemadas florecieron 21 vástagos, mientras que en las sin quemar sólo 2 lo hicieron.

### Análisis de Correlación:

Para tratar de ver si existe relación entre las tasas de producción o entre el número de vástagos y las tasas de mortalidad, se realizaron varios análisis de correlación.

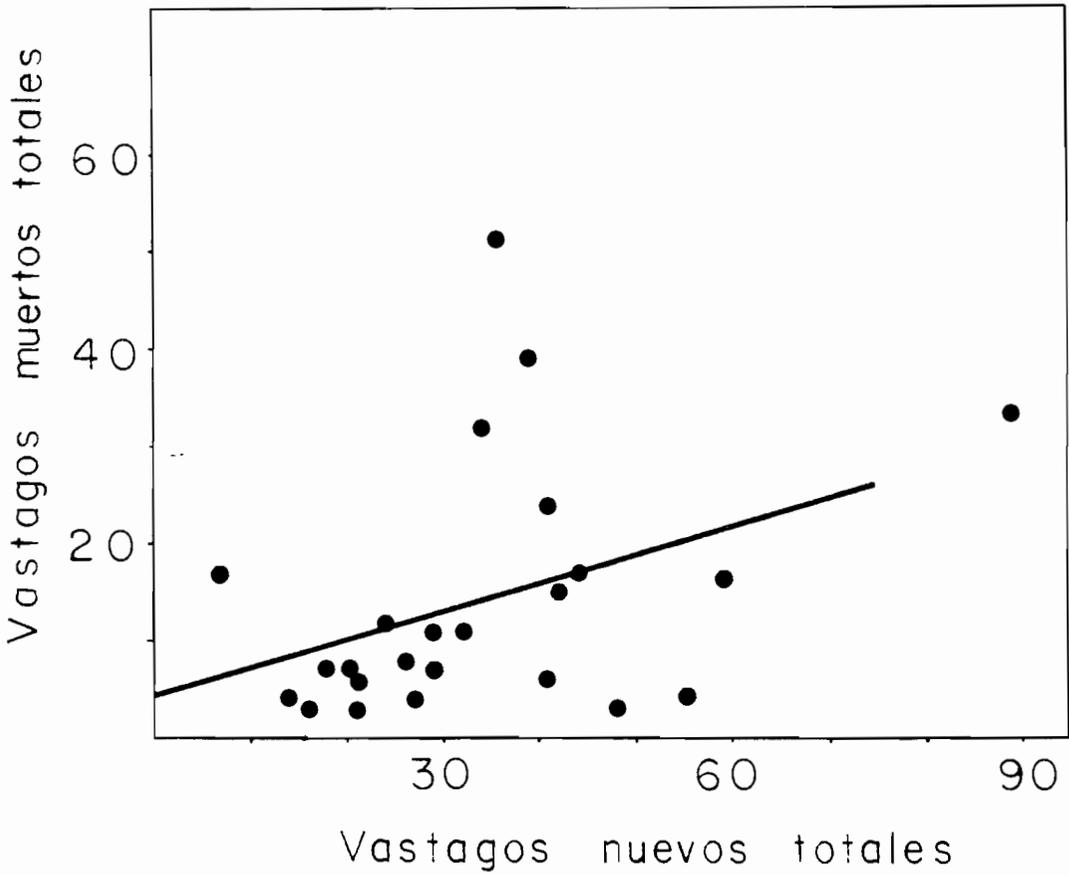
- a. En un primer análisis se exploró la relación entre el total de vástagos nuevos producidos por cada macolla y el total de sus vástagos muertos durante todo el período de mediciones. El análisis no fue significativo para las plantas quemadas, pero fue significativo para las sin quemar ( $r=0,4$ ;  $p < 0,05$  ver figura N° 20).
- b. Al correlacionar las tasas de producción con las tasas de mortalidad para cada lapso (tiempo entre fechas de medición) no se encontró una correlación significativa para ninguno de los dos grupos ( $p > 0,05$ ).
- c. Considerando la posibilidad de que el número de vástagos en un lapso afectara la mortalidad del lapso inmediato siguiente, se analizó la correlación entre el número de vástagos en tx versus la tasa de mortalidad en tx+1 para todos los lapsos. No se encontró correlación significativa ni para las macollas quemadas ni para las sin quemar.

Es posible que esta falta de correlación entre las tasas de mortalidad y el número de vástagos, no niegue la naturaleza densodependiente de la mortalidad de los vástagos. Esto puede ser así, si pensamos que la densidad de los vástagos sólo sería un factor crítico en ciertos períodos. Es decir, los picos de mortalidad, que sólo se producen durante ciertos lapsos pueden estar correlacionados positivamente con la densidad, mientras que la mortalidad de otros lapsos no mostraría ninguna correlación con la densidad.

Para someter esta hipótesis a prueba, se realizaron análisis de correlación entre tasas de mortalidad de cada macolla en cada lapso (tx, tx+1) y

FIGURA N- 20

VASTAGOS NUEVOS TOTALES VERSUS VASTAGOS MUERTOS TOTALES POR MACOLLAS EN  
LAS PLANTAS SIN CUENAR ( $r=0.40$ ;  $y=4.44 + 0.29x$ )  
- 0.05



el número de vástagos existentes en ese lapso, que sería igual al número de vástagos en  $tx$  más los vástagos producidos entre  $tx$  y  $tx+1$ . En base al comportamiento de las respectivas curvas de mortalidad, se establecieron 5 lapsos para el grupo de las macollas sin quemar y 8 lapsos para el grupo de las quemadas, a saber:

Abril - mayo; mayo - junio; junio - julio; julio - octubre y octubre - noviembre para las macollas sin quemar.

**Fébrero** - marzo; marzo - abril,3; abril,3 - mayo; mayo - junio,4; junio,4 junio,24; junio, 24 - julio; julio - octubre para las macollas quemadas.

Los resultados de este análisis se presentan en las figuras N° 21 y 22. Los puntos representan macollas. Sólo se han ajustado las correspondientes rectas por mínimos cuadrados en los lapsos donde la correlación resultó ser significativa. En los períodos de mayo - junio y junio - julio para las macollas sin quemar, se eliminaron los valores correspondientes a una macolla por presentar una tasa de mortalidad muy elevada con respecto al resto de los individuos. Cuando se incluye esta macolla en el lapso de junio - julio, el coeficiente de correlación deja de ser significativo, pero se acerca mucho al valor tabulado para los grados de libertad correspondientes.

**Nota:** Las tasas de mortalidad de los períodos abril - mayo; mayo - junio y junio - julio para las macollas sin quemar y abril, 3 - mayo; junio, 21 - julio para las macollas quemadas, fueron calculadas **sumando las** tasas de mortalidad de los dos lapsos que están incluidos dentro de cada uno de estos períodos. Esto determina que estas tasas sean aproximadamente el doble del valor real, variación que no influye en el resultado del coeficiente de correlación.

Variación de las muestras:

Uno de los rasgos más importantes de cualquier población es su heteroge-

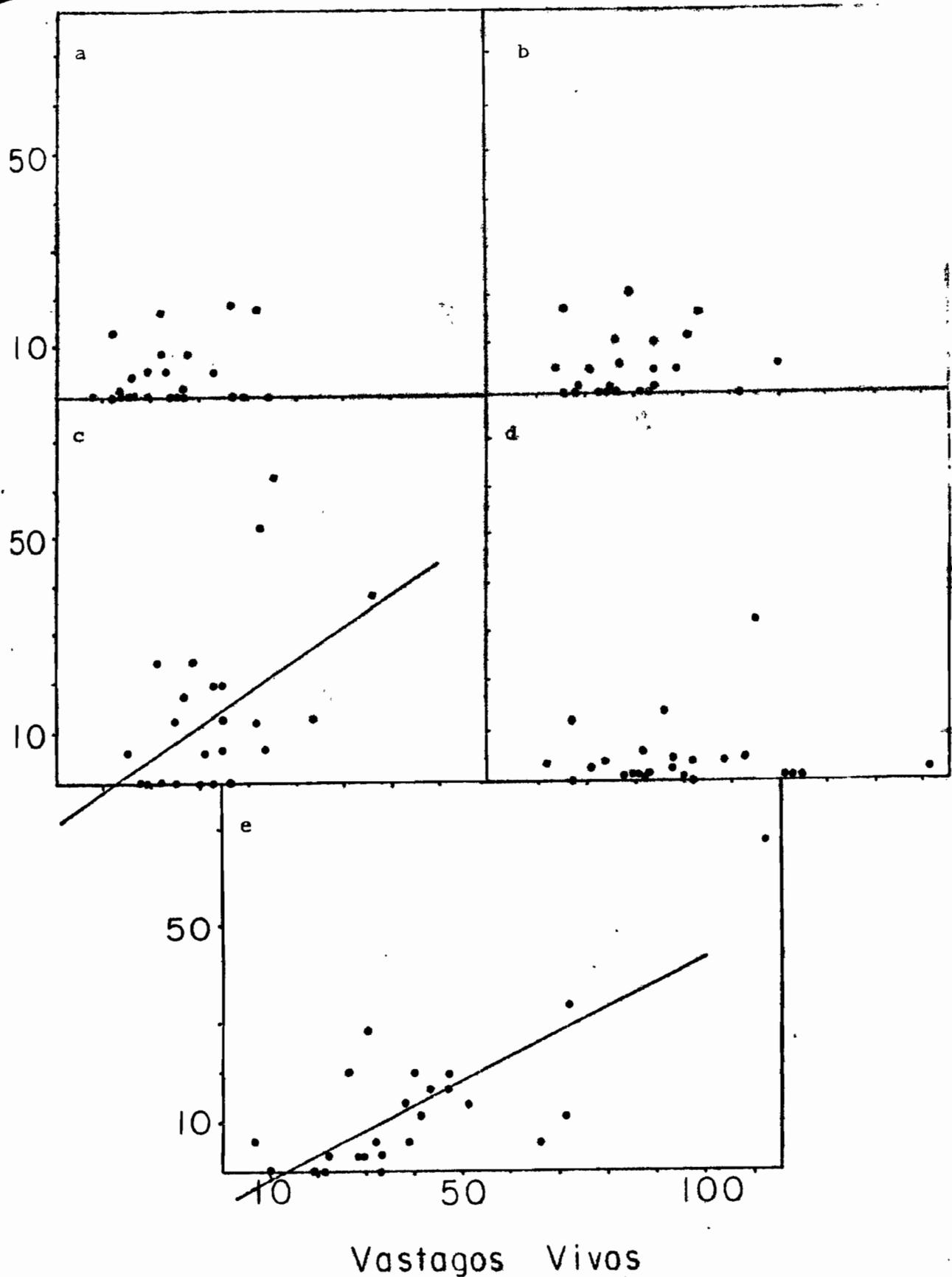


FIGURA Nº 21

Vástagos vivos en tx versus tasas de mortalidad en tx+1 por macolla en las plantas sin quemar

a) abril-mayo b) mayo-junio c) junio-julio ( $r=0.50$ ;  $y=-8.58 + 0.70x$ ;  $p = 0.05$ )

d) julio-octubre e) octubre-noviembre ( $r=0.77$ ;  $y=-7.34 + 0.5x$ ;  $p = 0.05$ )

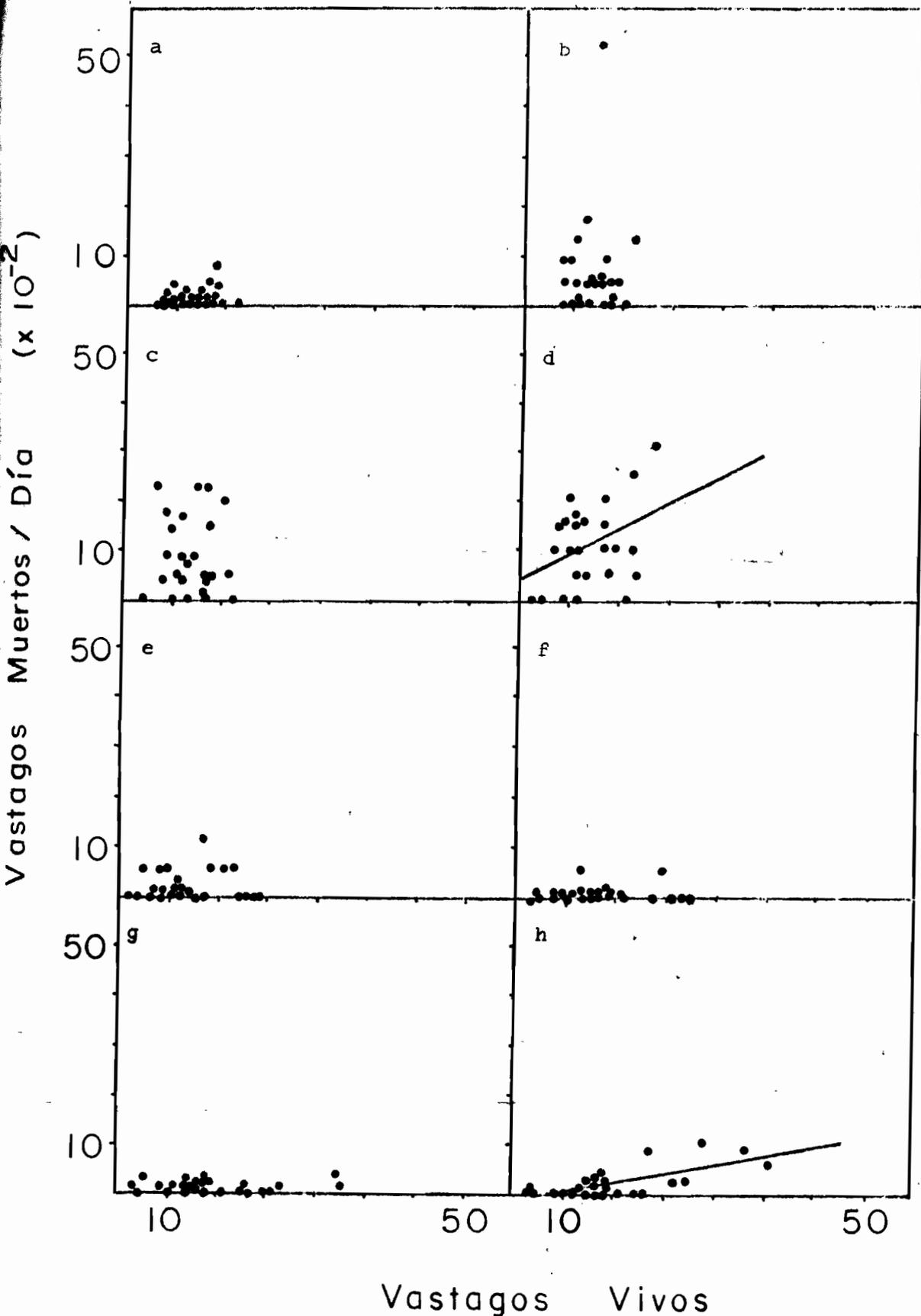


FIGURA N<sup>o</sup> 22

Vástagos vivos en tx versus tasas de mortalidad en tx+1 por macolla para las plantas quemadas

- a) febrero-marzo b) marzo-abril, 3 c) abril, 3-mayo d) mayo-junio, 4 ( $r=0.41$ ;  $y=3.64 + 0.54x$ ) e) junio, 4-junio, 21 f) junio, 21-julio g) julio-octubre h) octubre-noviembre ( $r=0.71$ ;  $y=-1.85 + 0.19x$ )

neidad, que puede ser o no determinada por el medio ambiente. Es decir, dos individuos no pueden tener respuestas idénticas, ya que además de ser genéticamente diferentes, hay variaciones ambientales (inclusive a cortas distancias) que pueden determinar diversas reacciones (Silva, et al., 1982). Por esta razón es necesario seleccionar las muestras lo suficientemente grandes y de una manera aleatoria para tener una gama de las variaciones existentes para las características en estudio y así poder extrapolar de los datos muestrales generalizaciones lo suficientemente válidos para las poblaciones.

Hasta ahora, todos los datos analizados de número y tasas de producción son promedio de las macollas de cada grupo (quemadas y sin quemar), ya que las fenofases pueden variar de un individuo a otro y la caracterización de una fenofase necesita tratamiento estadístico (Monasterio y Sarmiento, 1976).

Si se observan los datos obtenidos para cada macolla (ver tablas N° 20 a la 25) se puede notar que en las macollas quemadas, las curvas de las tasas de producción y mortalidad de vástagos en cada planta se acercan a las curvas promedios, por lo que se puede decir, que éstas reflejan las tendencias generales dentro de esta muestra. Hay que tener en cuenta, de todas maneras, que los individuos en algunos momentos no presentan respuestas generalizadas. Un ejemplo, podría ser la macolla 14, que tiene una muy alta tasa de mortalidad (con respecto al resto de los individuos) entre el 11 de marzo y el 3 de abril.

En las macollas sin quemar, por el contrario, no se puede hablar de un compartimiento generalizado, ni para el número final de vástagos con respecto al inicial (crecimiento neto), ni para las tasas de producción y mortalidad de vástagos. En las tasas de mortalidad los promedio reflejan el comportamiento de la mayor parte de las macollas, pero sólo hasta el 21 de junio. Después de este momento, las tasas mucho más altas que presentan algunas macollas, determinan que se produzcan varianzas muy grandes.

En cuanto a las tasas de producción, no existe un comportamiento similar en casi ningún lapso, ya que desde el 26 de abril en adelante, casi todas las macollas producen vástagos, pero lo hacen muy asincrónicamente.

## VI. DISCUSION

Hasta el presente se han realizado numerosos estudios sobre el efecto de fuego en diferentes comunidades y especies. La comunidad de gramíneas es una en la que más se han enfatizado estos estudios y los resultados encontrados son muy diversos (ver Daubenmire, 1968) debido a la influencia de varias variables sobre el efecto final de una quema. Algunas de estas variables son la frecuencia y estación de la quema (West, 1965, en Afolayan, 1978; Hover and Bragg, 1981), la cantidad de materia acumulada en el momento en que se produce el fuego (Daubenmire, 1968; West, 1965, en Afolayan, 1978), la topografía (Zedler and Loucks, 1969; Daubenmire, 1968), la humedad del suelo (Coutinho, 1980; Daubenmire, 1968) y la especie en estudio (Hadley, 1970; Zedler and Loucks, 1969; Old, 1969).

En Venezuela este tipo de estudio ha sido realizado por San José y Medina (1975) y Blydenstein (1963).

En Sporobolus cubensis, especie que como ya se dijo anteriormente es dominante en algunas sabanas estacionales Venezolanas, la quema que se produjo naturalmente a finales de la estación seca (finales de marzo) tuvo un efecto negativo sobre la producción de materia orgánica. Esto ha sido también hallado para otras especies. Old (1969) encontró en una pradera de Illinois, que Poa pratensis, gramínea que comenzaba su crecimiento vegetativo a principios de abril, era totalmente eliminada por un fuego que se produjo el 27 de este mes, mientras que Bromus inermis, que comenzaba a crecer a mediados de abril, solamente era inhibida por la misma quema.

Sin embargo, San José y Medina (1975) trabajando en una sabana de Trachypogon encontraron que en T. montufari no se producían diferencias sustanciales en la biomasa aérea entre la parcela quemada en diciembre y la parcela sin quemar, mientras que en T. plumosus y Axonopus canescens se produjo un incremento en las parcelas quemadas (con respecto a las sin quemar) de 36 g./m<sup>2</sup> y 52 g./m<sup>2</sup> respectivamente. Esto difiere de lo encon

trado en el presente trabajo y probablemente se debe a que las especies en estudio y la época de la quema son diferentes. Elydenstein (1963) trabajando en una sabana de Trachypogon encontró que en parcelas quemadas en marzo el incremento de peso seco en el siguiente período de crecimiento era muy similar a las parcelas sin quemar, mientras que un fuego en diciembre aumentaba la tasa de producción de materia orgánica.

¿A que se debe que en Sporobolus cubensis disminuya la producción de materia orgánica tras una quema a finales de la época seca?

Los datos de peso seco son insuficientes para explicar este comportamiento, ya que lo que se observa es la resultante de nacimiento y muerte dentro de la planta (Harper, 1977). De esta manera, dos plantas, podrían tener la misma tasa de crecimiento relativo, pero alcanzarlo por flujos diferentes en la producción y muerte de sus estructuras (Noble et.al., 1979). Esta pregunta se puede contestar en parte con los estudios comparativos de la dinámica de población de vástagos en dos grupos de macollas (quemadas y sin quemar).

#### Vástagos Vivos:

Como se puede ver en los resultados correspondientes, la cantidad de vástagos vivos fue considerablemente mayor en las macollas sin quemar y ésta podría ser una causa para explicar la diferencia substancial en la fitomasa entre las plantas quemadas y sin quemar. Es decir, el fuego que se produjo a finales de la estación seca afectó el tamaño de las macollas. En noviembre, final del período de mediciones y de la época de crecimiento, el número de vástagos de las macollas sin quemar fue el doble del de las macollas quemadas, ya que las plantas que no fueron afectadas por el fuego triplicaron su tamaño (en N° de vástagos), mientras que las macollas quemadas no lo llegaron a duplicar. Esto significaría que Sporobolus cubensis sería mucho más competitiva, desde el punto de vista de utilización del espacio, en una parcela protegida del fuego, por lo menos de un fuego a finales del período desfavorable.

El hecho de que en una gramínea se produce una continua muerte y floración de vástagos, determina que se encuentre permanentemente en un estado dinámico de continuo cambio (Langer, 1956) razón por la cual el número de vástagos vivos no da una indicación de la tasa de recambio (Robson, 1968 a). Por esta causa se llevó un control de la producción y mortalidad de los vástagos.

#### Tasa de Producción de Vástagos:

Si se observan los resultados de las tasas de producción de vástagos (ver gráfico N° 9) se puede notar, que cuando Sporobolus cubensis no se quemó, comenzó a producir vástagos a altas tasas con el inicio de la época lluviosa. Este comportamiento ha sido encontrado en diversas gramíneas (Whalley and Davidson, 1969; Aspinall et.al. 1964. En Laude, 1972) y es un mecanismo que presentan muchas plantas que se encuentran en lugares donde hay un período desfavorable. Ellas cesan o disminuyen su crecimiento bajo condiciones adversas, pero los rizomas y meristemas enterrados se encuentran vivos y la acumulación de yemas latentes forma un banco que confiere a la planta la habilidad de regenerarse después del daño (Noble et.al., 1979) o con la llegada de condiciones favorables (Whalley and Davidson, 1969).

En las macollas quemadas el comportamiento no fue igual en un principio, ya que se produjo un desplazamiento en el inicio de la producción de vástagos (ver figura N° 16). Este desplazamiento puede deberse al hecho de que en las macollas quemadas se produce una mayor floración (ver resultados). Laude et. al. (1972) encontraron en Phalaris tuberosa, que en las plantas reproductivas cesaba el crecimiento vegetativo y este no recomenzaba hasta dos semanas después de la aparición de los botones florales. La hipótesis planteada para explicar este cese en el crecimiento es la masiva movilización de recursos hacia los órganos florales. Aunque esta puede ser una causa para el retardo de la producción de vástagos, no puede ser la única, ya que hubo varias macollas que no produjeron in-

Florescencias y sí presentaron retardo en la aparición de nuevos vástagos. Otras de las razones que podrían estar implicadas son:

- a. El aumento de las temperaturas después del paso del fuego.
- b. La eliminación de la biomasa aérea viva.

Se sabe que la eliminación del mantillo y la biomasa en pie aumenta considerablemente la radiación que llega al suelo y aumenta por lo tanto la temperatura de su superficie (Daubenmire, 1968; Vareschi y Hubert, 1971). Kettlaper, 1960 (en Laude, 1972) encontró que en un lapso de cuatro semanas, se reducía el número de vástagos de Phalaris tuberosa cuando aumentaba la temperatura del suelo de 20 a 30 °C. Otros autores (Hadley y Kieckhefer, 1963; Koelling y Kucera, 1965; en Daubenmire, 1968) han encontrado que la producción de nuevos vástagos se adelanta a su estación de crecimiento después del paso del fuego y Ehrenreich (1959; en Daubenmire, 1968) afirma que esta precocidad está relacionada a suelos más calientes. Mitchell (1953 b; en Laude et.al., 1972) encontró que un aumento en la temperatura, disminución en la cantidad de radiación o la defoliación parcial pueden producir inhibición en las yemas.

En el presente trabajo no se tiene la información necesaria para afirmar o negar la hipótesis planteada.

Antes de pasar a discutir como afectaría la eliminación de la biomasa en las macollas quemadas sobre el inicio de la masiva producción de vástagos, habría que mencionar la gran diferencia existente en cuanto a los valores de tasas de producción alcanzados por ambos grupos. Como se puede ver en el gráfico, la curva correspondiente a las macollas sin quemar se encuentra siempre por encima de la quemada y el análisis de varianza de dos vías demuestra que esta diferencia es significativa. Es decir, el fuego no sólo retardó el gran despliegue de vástagos, sino que redujo considerablemente el número de vástagos aparecidos.

Tres hipótesis pueden ser planteadas para explicar la gran diferencia en la producción de vástagos entre las macollas quemadas y sin quemar.

- a) el daño ocasionado por elevadas temperaturas a yemas axilares
- b) la eliminación de la biomasa aérea
- c) la disminución en el número de vástagos después del paso del fuego (que será discutido cuando se hable de las tasas de mortalidad).

a) Byram (1948; en Daubenmire, 1968) cree que  $60^{\circ}\text{C}$  puede ser la temperatura letal mínima para los tejidos de las plantas; otros autores afirman que una temperatura de  $45^{\circ}\text{C}$  ya es letal. Daubenmire (1968) plantea que no sólo hay que tener en cuenta la temperatura que se desarrolla durante una quema, sino también el tiempo de duración de ésta. Aunque en este trabajo no se tomaron datos de las temperaturas que se desarrollan durante una quema en superficie y a diferentes profundidades del suelo, existen datos al respecto.

Vareschi (1962, en Coutinho, 1980) encontró en una sabana Venezolana, que la temperatura de la superficie del suelo durante una quema estaba entre  $70$  y  $90^{\circ}\text{C}$  y que a dos cm de profundidad el incremento de temperatura era de pocos grados.

Coutinho (1978) midió en una comunidad de cerrado en Brasil, la temperatura del suelo en superficie y a diferentes profundidades durante dos quemas, una que realizó en marzo y otra en julio. Sus resultados muestran que:

- las temperaturas en superficie eran de  $74^{\circ}\text{C}$  en marzo y de  $64^{\circ}\text{C}$  en julio.
- las temperaturas a 1 cm de profundidad en julio y en marzo fueron en  $74^{\circ}\text{C}$  y  $38^{\circ}\text{C}$  respectivamente. Esta diferencia parece que se debe a que el suelo estaba más húmedo en julio por efecto de alguna precipitación en los días precedentes a las mediciones.
- las temperaturas máximas a 2 y 5 cm de profundidad fueron de 33 y  $25^{\circ}\text{C}$

en julio y de 35 y 32 °C en marzo.

-las temperaturas máximas duraron apenas unos minutos.

Por estos resultados se podría esperar que los meristemas de S. cubensis no debieron de sufrir grandes daños, ya que se encuentran enterrados y las temperaturas que se alcanzan en profundidad parecen ser tolerables para las plantas.

b) la eliminación de toda la biomasa aérea en las plantas quemadas pudo ser una de las causas principales en las diferencias observadas entre los dos grupos.

En las plantas con meristemas enterrados (como Sporobolus cubensis) la eliminación de toda la biomasa aérea reduce la asimilación de carbono y esto trae como consecuencia un retardo en el comienzo de la producción de vástagos (Youngner, 1972), ya que los recursos almacenados son alocados a la producción de nuevas hojas de los vástagos existentes. Ryle (1970) encontró que cuando se produce una reducción en la cantidad de asimilados, la proporción alocada al meristema terminal es mantenida a expensas del carbono que cuando existen recursos suficientes, son traslocados a raíces y yemas laterales.

Después del fuego, las macollas sin quemar, por el contrario, tenían una mayor aérea foliar, lo que les pudo permitir una mayor tasa de fotosíntesis que implicaría una mayor disponibilidad de recursos para el crecimiento de los vástagos existentes y para producir nuevos vástagos a tasas proporcionales al excedente (Dayan et.al., 1981).

Esta, además de ser una de las posibles causas por la cual hubo un retraso en el comienzo de la producción de vástagos en las macollas quemadas, puede ser una posible explicación para las menores tasas observadas en todo el período de mediciones en este grupo. Las plantas sin quemar tienen una ventaja inicial, dado que pueden desplegar una mayor cantidad de bio-

masa en un principio, lo que a la vez redundaría en un incremento de esta (se produciría un "feed back" positivo).

Después de julio, en ambos grupos se produjo un descenso en la producción de vástagos. Robson (1968 b) observó una disminución similar en Festuca arundinacea y la interpretó como una consecuencia de la disminución en la proporción de yemas axilares que se desarrollan en vástagos a medida que las plantas se hacen más grandes. Esta no parece ser la razón en este caso, ya que ocurre también en las macollas quemadas que son más pequeñas que las sin quemar.

Troughton (1961) piensa que las condiciones ambientales son en gran medida las responsables del crecimiento y variaciones en el número de vástagos. En este caso no hay, aparentemente, una relación muy marcada entre la disminución de las tasas de producción y las precipitaciones (uno de los factores más importantes en este ecosistema), pero esto no invalida lo formulado por Troughton (1961), ya que sólo se está tomando en cuenta un factor y según Singh y Yadava (1974) sólo un 5 % de las variaciones en la biomasa aérea pueden ser explicadas por las precipitaciones y 78 % se tiene en cuenta la temperatura del aire, la radiación y la humedad.

#### Mortalidad de Vástagos

Como se ve en la gráfica correspondiente, las curvas de tasas de mortalidad de vástagos de las macollas quemadas y sin quemar son muy diferentes, pero es interesante notar que en ninguno de los dos casos las mortalidades parecen estar altamente sincronizadas con las tasas de producción de vástagos. Este comportamiento difiere del que se ha encontrado en otras plantas perennes (Langer, 1956; Noble et.al., 1979).

En las macollas quemadas se produjo la máxima mortalidad entre abril y junio. Primero debido a la muerte de varios vástagos por efecto de la quemadura, ya que se puede apreciar ocurre entre el momento del fuego y la si

guiente fecha de medición. Esta baja en el número de vástagos se puede notar también en la curva correspondiente a vástagos vivos. El segundo pico es debido en parte a una mortalidad post-reproductiva, ya que casi todos los vástagos que florecieron se murieron entre el 16 de mayo y el 4 de junio. Pero debe de existir otra causa que esté determinando la muerte de algunos vástagos en esa fecha, ya que la desaparición de los vástagos que florecieron, no explica por sí sola la mortalidad detectada el 4 de junio. Dos posibilidades para explicar un aumento en la mortalidad serían:

1. Algún cambio en una variable ambiental
2. Que el fuego puede tener, además de un efecto inmediato, un efecto retardado.

Es también factible que haya una combinación de estas dos posibilidades.

Aunque los datos reportados por otros autores (ver página 26) indican que las temperaturas que se desarrollan durante una quema no son lo suficientemente altas como para causar daños a las plantas y aunque en este trabajo, como ya se dijo anteriormente, no se tienen datos al respecto, por observaciones personales se sabe que algunas macollas sufrieron una mortalidad excesiva justo después de la quema. Esto parece indicar que los meristemas laterales y apicales si pudieron ser dañados por altas temperaturas. Un buen ejemplo de esto es la macolla N° 14, que contaba con 18 vástagos antes de la quema y sólo le sobrevivieron 4, N° que nunca se vió incrementado a lo largo de todo el periodo de mediciones. Es posible que las temperaturas que se desarrollaron durante esta quema hayan sido más altas que las reportadas por otros autores o que haya plantas más sensibles a los incrementos de temperatura.

Esta mortalidad inicial tendría un efecto muy negativo sobre las macollas quemadas, ya que por una parte se reduce el número de hojas que pueden ser desarrolladas y por otra el número de yemas axilares que pueden convertirse en vástagos.

A pesar de la gran mortalidad que se observó en las plantas quemadas en

los primeros meses de la estación lluviosa, llama la atención el hecho de que la mortalidad total en las macollas sin quemar sea significativamente mayor.

Es probable que los picos de mortalidad que se produjeron en las macollas que no se quemaron en julio y noviembre estén en directa relación con un incremento en la competencia entre vástagos. Esta posibilidad es apoyada por las correlaciones significativas obtenidas entre el número de vástagos en julio y noviembre con las tasas de mortalidad de estos meses ( $r=0,50$  y  $r=0,77$  respectivamente;  $p < 0,05$ ). También es probable que estos picos guarden relación con deficiencias hídricas, ya que esos lapsos (julio y noviembre) son de menor pluviosidad (ver figura N° 2). Esta segunda posibilidad no contradice la primera, pudiendo muy bien producirse un efecto coadyuvante.

Las poblaciones de plantas superiores pueden reaccionar al stress hídrico por variaciones en las tasas de crecimiento o en la mortalidad (Harper, 1961; en Kays and Harper, 1974). El hecho de que en las macollas quemadas la mortalidad sea muy baja en épocas de stress hídrico, no es de extrañar, si se tiene en cuenta que la población de vástagos en estas macollas es mucho menor que en las sin quemar y por lo tanto la competencia es mucho más baja. Bradbury (1981) encontró en Solidago canadensis, que una disminución en la mortalidad se debía en parte a la baja densidad dentro de las plantas.

#### Dinámica de las Cohortes de Vástagos

Es interesante el hecho de que las 2/3 partes de los vástagos producidos el año anterior (1980 - cohorte I) a la realización de las mediciones estaban vivos en noviembre (1981); esto implica que algunos vástagos tenían más de un año de vida al finalizar el estudio. Este resultado se obtuvo tanto para las macollas quemadas como para las sin quemar. Esto indica que no hay diferencias en el número de vástagos sobrevivientes para las

cohortes I de las macollas quemadas y sin quemar, pero si las hay en el comportamiento de las dos curvas. En las quemadas hubo altas tasas de mortalidad desde abril hasta principios de junio, después de esta fecha, la supervivencia fue casi del 100 %. En la cohorte I' de las sin quemar, la mortalidad fue más o menos constante a lo largo de todo el período de mediciones, pero algo más acentuada en noviembre.

En el caso de las macollas quemadas, la mortalidad que se produjo en la cohorte I, parece ser debida al fuego y además la quema no sólo influyó inmediatamente sobre los vástagos, sino que parece haber tenido un efecto retardado por más de dos meses. En las cohortes II a V, se observó también una mortalidad acentuada hasta finales de junio y después la supervivencia fue alta. En las cohortes II y III se entiende este comportamiento, ya que ellas estaban presentes cuando ocurrió la quema, pero la IV y la V no se quemaron. Es posible que la muerte que ocurre en estas cohortes, se deba a que sus vástagos parentales se murieron y ellos no estaban lo suficientemente independizados como para poder sobrevivir. Tampoco se puede desechar un daño ocasionado a las yemas axilares presentes cuando ocurrió el fuego. Independientemente de las causas, es interesante el hecho de que el fuego haya afectado negativamente a vástagos que aún no se habían desarrollado, determinando que su probabilidad de supervivencia fue se menor. Las cohortes VI a X no parecen haber sido afectadas por el fuego, pero sin embargo si se observó en ellas un aumento en la mortalidad entre octubre y noviembre. Esto puede deberse a que los vástagos más nuevos son más sensibles a los efectos de competencia (en noviembre la correlación entre N° de vástagos y mortalidad fue significativa), determinada tal vez por falta de agua o por que los vástagos parentales dejaron de mantener a sus vástagos hijos (Sagar and Marshall, 1966).

En las macollas sin quemar, la mortalidad que se produjo en la cohorte I' podría ser debida a la senescencia de los vástagos o a efectos de competencia. El aumento en la mortalidad entre octubre y noviembre se puede deber a una intensificación de esta por falta de agua.

El comportamiento parecido que se observó entre las cohortes IV y X indica que los vástagos aparecidos en un mismo año tienen aproximadamente la misma probabilidad de supervivencia, pero si parece existir una diferencia entre vástagos de distintos años. En general, las mortalidades parecen ser más bajas en la cohorte I' y especialmente en el primer lapso de julio (una de las épocas de mayor mortalidad). Esto se puede deber en algunos casos a que según Sagar y Marshall (1966) el vástago deja de mantener a sus vástagos hijos, en otros, porque vástagos que ya son independientes no poseen suficientes recursos (o un recurso que se encuentra en cantidades limitadas) y no puede obtener suministros de otros vástagos (Robson, 1968 b). Este tipo de transporte de materiales entre vástagos ya independientes ha sido encontrado por Dungan, 1931; Smith, 1933 y otros (en Robson, 1968 b) en cereales y por Marshall y Sagar (1965) en otra gramínea. Sagar y Marshall (1966) concluyen por lo tanto que una gramínea no es simplemente una colección de vástagos y que la planta como un todo tiene reacciones que le permite balancear en parte las diferencias que se producen dentro de los vástagos. De aquí se deduce también, que nunca podría existir un vástago que llegara a dominar dentro de una macolla. Robson (1968 b) plantea que aunque un vástago no pueda dominar una macolla (en el sentido del tamaño) si puede hacerlo a través de su descendencia, ya que si obtiene una mayor cantidad de recursos, puede producir una mayor cantidad de vástagos.

### Floración

Aparte de conocer, con el estudio de la historia de los vástagos, el flujo dentro de las macollas, se sabe también cuando estos florecen.

Como se vió en resultados, la diferencia entre el número de vástagos que florecen en las macollas quemadas y sin quemar es significativa, siendo mayor el número de inflorescencias en las plantas quemadas. Este efecto del fuego ha sido encontrado por diversos autores (Strunnell and Piggott, 1978; Hover and Bragg, 1981; Old, 1969) inclusive en especies que

no son gramíneas (Gill and Ingwersen, 1976). Las razones dadas por diversos autores para explicar la inducción de la floración por el fuego son varias. Old (1969), por ejemplo plantea que es debido a una mayor disponibilidad de nitrógeno, otros dicen que es debido al incremento de la temperatura del suelo tras la quema o al aumento de radiación (ver Daubenmire, 1968).

En este trabajo no se puede saber a través de que factor el fuego aumenta la floración de Sporobolus cubensis.

Otras preguntas de interes que surge son:

¿Por qué sólo algunos vástagos de las macollas quemadas florecen?

¿Qué efectos a largo plazo puede producir la presencia o ausencia del fuego?

Sporobolus cubensis, se caracteriza por una floración precoz (Sarmiento y Monasterio, 1981) y por lo tanto, puede pensarse que todos los vástagos que llegan a florecer son vástagos que fueron producidos en la previa estación favorable.<sup>4</sup> Es interesante que de 300 vástagos (aproximadamente) marcados inicialmente, sólo 21 florecieron ese año.

Langer (1956) trabajando en Phleum pratense encontró que la oportunidad para que un vástago florezca, no sólo depende del momento en que se originó, sino también de la posición que tenga en el eje parental y la edad de este último. En este sentido, se puede pensar que los vástagos dentro de una planta constituyen una población muy heterogénea, con grandes diferencias morfológicas y fisiológicas (Langer, 1956) y de ahí la diferencia en la respuesta a las condiciones que determinan la floración. Según Robson (1968 a) las diferencias que son producidas por el momento de aparición y posición en la planta de los vástagos, determinan que algunos sean inhibidos en su crecimiento y por lo tanto menos capaces de competir por luz y nutrientes y de florecer. Pero el hecho de que no todos los vástagos florezcan, no es una desventaja, ya que los que permanecen

en estado vegetativo (que tal vez podrían llegar a florecer en el siguiente período de crecimiento) sobreviven de una estación favorable a la siguiente; es decir el hábito perenne depende de la inhabilidad de muchos vástagos para florecer (Langer, 1957).

¿Que efectos pueden tener las quemaduras recurrentes sobre Sporobolus cubensis? Como se ha podido ver por los resultados presentados, el fuego de termina por una parte un mayor vigor vegetativo y por otra un incremento en la producción en las macollas de Sporobolus. Una hipótesis preliminar que surge al ver estos resultados es que en áreas quemadas el ciclo de vida de las plantas de esta especie sería más corto y por lo tanto la producción de semillas por año sería mayor, permitiendo el reemplazo de los individuos que se mueren en esa comunidad. Por el contrario, en áreas sin quemar, las macollas de Sporobolus serían más longevas y la producción anual de semillas sería menor, lo suficiente para reemplazar a las macollas que se mueren. El disturbio recurrente de las quemaduras favorecería entonces una estrategia con énfasis en la reproducción, mientras que la ausencia del fuego favorecería un mayor vigor vegetativo y una vida más larga. Este argumento engrana bien en el del eje r-K de estrategias reproductivas.

En lo discutido hasta ahora, sólo hemos visto las posibles causas por las cuales se han podido producir las disminuciones en la fitomasa total y las divergencias en la floración, pero no hemos estudiado las diferencias que se presentan en los distintos compartimientos y la repartición de la fitomasa en una macolla entre plantas quemadas y sin quemar.

#### Fitomasa Aérea

En la fitomasa aérea, se puede ver que el tipo de comportamiento de las curvas, es el que presentan muchas especies. Independientemente de la presencia o ausencia del fuego, se produce un aumento en la cantidad de materia a través de la época húmeda hasta alcanzar un "plateau". Este "plateau" es el máximo en un período de crecimiento, pero no significa que sea el máximo durante la vida de una planta.

Si se observan las curvas de biomasa aérea, se puede ver que hubo un aumento de este compartimiento tanto en las macollas quemadas como en las sin quemar. Este incremento estaría relacionado al aumento en el número de vástagos y probablemente al crecimiento de estos.

Entre julio y noviembre la biomasa aérea sufrió un descenso que puede deberse a condiciones poco favorables (Heady, 1960; Watson, 1974; en Singh y Yadava, 1974). En este caso a un déficit hídrico, ya que en julio se produjo un descenso en las precipitaciones y noviembre es un período de transición entre la época húmeda y la seca. Este descenso en la biomasa se podría deber a:

1. Una disminución en la producción de la biomasa unido a una tasa de mortalidad más o menos constante.
2. Un aumento en la mortalidad y una tasa de producción de biomasa constante.
3. Una disminución tanto en la producción de biomasa como en su mortalidad.

El hecho de que el descenso en las macollas sin quemar fue más pronunciado, puede estar relacionado con la mayor tasa de mortalidad de vástagos que ocurre en este grupo entre julio y noviembre. Esta diferencia entre los dos grupos se pone también de manifiesto en las curvas de necromasa aérea, ya que en las plantas sin quemar, el aumento de este compartimiento en este período es más acentuado.

Aunque faltan datos después de noviembre, se puede pensar que la biomasa aérea podría seguir descendiendo hasta un mínimo y por ende la fitomasa y necromasa aérea tendrían el mismo compartimiento.

Como se puede ver en los gráficos, tanto la curva de fitomasa como las de necromasa y biomasa aérea correspondientes a las macollas quemadas se encuentran por debajo de las sin quemar. Esto se puede deber a la menor producción de vástagos que presentan las macollas quemadas durante el período

do de crecimiento, unido al descenso sufrido por el número de vástagos en este grupo después del paso de fuego.

#### Fitomasa Subterránea:

##### Raíces

Como se vió en los resultados, el incremento en el peso seco de raíces comenzó en la época seca. Esto hace pensar que ocurre a expensas de los recursos almacenados en los órganos subterráneos. De todas maneras, no se puede olvidar que Sporobolus cubensis no pierde, en la época seca, toda su biomasa aérea. Este tipo de estrategia puede ser muy útil, ya que permitiría una mayor y más rápida utilización de los recursos con el comienzo de la estación lluviosa.

En las plantas quemadas las oscilaciones que se produjeron hasta julio, momento en que se alcanza un plateau, pueden ser debidos a problemas de muestreo, ya que estas macollas se encontraban a veces en lugares muy pedregosos, donde se hacía difícil la extracción de raíces. En las macollas sin quemar los datos muestran un comportamiento más coherente, ya que el incremento es bastante constante hasta julio, cuando se alcanza la fase estacionaria. En ambas curvas el "plateau" se produce en el mismo momento que en la fitomasa aérea y que coincide con una cierta estabilización en el número de vástagos vivos.

#### Organos hipógeos:

En el caso de los órganos hipógeos, se observó un incremento constante en las macollas sin quemar. En las quemadas hubo un aumento hasta el 8 de julio y luego se produjo un ligero descenso.

El comportamiento observado en las sin quemar es lógico, ya que en este grupo se produjo una gran cantidad de vástagos y probablemente estos incrementaron su tamaño a medida que transcurrió la estación favorable. Es posible también que ocurra una translocación de recursos de los órganos e pígeos a los hipógeos.

El comportamiento de las macollas quemadas no parece ser tan lógico, ya que aparentemente no existe una razón para explicar el ligero descenso que se produjo después de junio. El peso seco de este compartimiento en este grupo casi alcanzó el valor de enero a pesar del aumento en el número de vástagos que se produjo.

#### Partición de la Fitomasa

Las variaciones en las condiciones medioambientales o inclusive en un sólo **f**actor, pueden producir diferencias en la distribución de materia entre dos individuos de la misma especie. Doust (1981) en un trabajo realizado en Inglaterra, encontró que cuando Ranunculus repens crecía en bosques, tenía una gran parte de su peso presente en los estolones; si crecía en praderas, el mayor aporte de peso seco era de los compartimientos de raíces y tallos. Harper y Odgen (1970) encontraron que en condiciones de alto stress, determinado por el tamaño del envase donde crecían las plantas de Senecio vulgaris, se reducía la cantidad de energía alocada a semillas.

En este trabajo, la variable que determinó diferencias entre dos grupos de plantas de Sporobolus cubensis es el fuego. Como se pudo ver en los resultados, después de la quema, se produjeron diferencias entre las macollas quemadas y sin quemar. La proporción de fitomasa aérea/subterránea es siempre más elevada en las macollas sin quemar. En este grupo esta relación oscila entre 0,54 y 0,64. En las plantas quemadas entre 0,14 y 0,37.

Se puede ver que la producción de raíces es muy similar en ambos grupos, y que las diferencias se encuentran en órganos hipógeos, Biomasa y necromasa aérea. Estas diferencias fueron muy marcadas entre abril y mayo, lo que parece lógico si se tiene en cuenta que el fuego eliminó toda la fitomasa aérea existente hasta el momento. Además determinó que se murieran vástagos en las macollas quemadas, pero las partes enterradas de estos no fueron destruidas. A pesar de que las divergencias disminuyeron a medida que transcurrió la estación de crecimiento, ese efecto del fuego tiene repercusiones hasta en el mes de noviembre, que se ponen de manifiesto principalmente en el compartimiento de necromasa aérea. En ese momento, la diferencia en órganos hipógeos es muy pequeñas y la proporción de biomasa aérea es igual para ambos grupos.

## VII. CONCLUSIONES

Por los resultados encontrados en este trabajo, se puede ver que el fuego a finales de la estación seca afectó tanto la floración como el crecimiento vegetativo de Sporobolus cubensis.

En las macollas quemadas se produjo un retraso y una disminución en la producción de vástagos, tal vez como consecuencia de la eliminación de la biomasa aérea, un posible daño a las yemas laterales, una disminución en el número de vástagos después del paso del fuego y un aumento en la floración. En este grupo se observó además, una mayor mortalidad a principios de la estación de crecimiento, mortalidad que se produce en las primeras cohortes marcadas y que puede ser imputada al fuego.

En las macollas sin quemar se produjo un mayor mortalidad a finales de la estación lluviosa. Esta mortalidad puede estar relacionada a una mayor competencia entre los vástagos determinada por un stress hídrico, y se observó en casi todas las cohortes marcadas.

El menor número de vástagos en las macollas quemadas, como consecuencia de un retraso y disminución en la producción de vástagos y una mayor mortalidad inicial, determinó que en este grupo se observara una menor cantidad de peso en todos los compartimientos de la fitomasa. Esto a su vez implica que las macollas quemadas sean más pequeñas que las sin quemar.

Esta quema tuvo por lo tanto, un efecto negativo sobre el crecimiento vegetativo, pero favoreció la reproducción sexual, ya que produjo un aumento en el número de vástagos que florecieron en este año.

Sería interesante realizar otros estudios, para saber por una parte que efecto tiene sobre esta especie una quema que ocurra en otra época del año y por otra comparar las respuestas de plantas totalmente defoliadas y de plantas quemadas, para ver si la respuestas de estas últimas es sólo una

consecuencia de la eliminación de la fitomasa aérea o si el fuego produce otros efectos adicionales.

## VIII. RESUMEN

Este trabajo se realizó con el fin de estudiar el crecimiento de una graminéa perenne, codominante en la sabana en estudio, Sporobolus cubensis y ver el efecto que una quema que se produjo naturalmente a finales de la estación seca tienen sobre esta especie.

Para ello se usaron dos metodologías:

- a) Cosecha y separación de los distintos compartimientos de la fitomasa
- b) Demografía de vástagos mediante un control periódico.

Las cosechas se realizaron mensualmente desde enero a julio y se tomaron dos adicionales: Octubre y noviembre. Para esto se seleccionaron 10 macollas antes de que ocurriera la quema (finales de marzo) y luego de ocurrida esta se tomaron 10 macollas quemadas y 5 macollas sin quemar. Todas las plantas tenían un perímetro de 8 - 10 cm en su base.

Para el estudio de demografía de vástagos se escogieron en el mes de enero 25 individuos quemados y 24 sin quemar (con el mismo perímetro señalado anteriormente) en parcelas adyacentes. En febrero se marcaron todos los vástagos, tras lo cual se llevó un control periódico de muerte, aparición y floración de vástagos. Cada 20 días aproximadamente de febrero a finales de julio y dos controles posteriores: Uno en octubre y otro en noviembre.

Los resultados muestran que en las macollas quemadas se produjo un retardo y una disminución en la producción de vástagos en la estación de crecimiento que siguió a la quema con respecto a las sin quemar. En estas últimas, la mortalidad fue significativamente mayor, presentando sus picos de mortalidad a finales del período de crecimiento. En las quemadas las tasas de mortalidad más altas se produjeron poco tiempo después del paso del fuego.

El análisis de las cohortes de vástagos pone en evidencia que en las macollas quemadas el riesgo de muerte es mayor en los primeros meses de la estación lluviosa; esto es válido inclusive para algunas cohortes que aparecieron después de la quema. En las últimas cohortes se produjo una disminución en la supervivencia a finales del período de mediciones.

En las macollas sin quemar, la mayor parte de las cohortes tienen el mismo comportamiento, con un riesgo mayor de muerte en julio y noviembre, épocas que coinciden con una baja en las precipitaciones.

Con respecto a la fitomasa total los resultados muestran que las plantas quemadas tienen máximos inferiores a las plantas sin quemar en todos los compartimientos separados.

Además, la quema produjo un aumento en el número de vástagos que florecieron y la diferencia encontrada fue significativa.

Las conclusiones que se pueden sacar por estos resultados son que la quema que se produjo a finales de la estación seca redujo el crecimiento vegetativo pero favoreció la reproducción sexual.

El efecto negativo que tuvo la quema sobre el crecimiento vegetativo se debió principalmente al retraso y menor producción de vástagos que se observó durante todo el período de mediciones.

B I B L I O G R A F I A

1. Abrahamson, W.G 1980. Demography and vegetative reproduction. En: O. Solbrig (Ed.). Demography and Evolution in plant populations. Blackwell Sci. Pub. London.
2. Afolayan, T. A. 1978. The effects of fires on the vegetation in Kainji Lake National Park, Nigeria. *Oikos* 31 : 376 - 383.
3. Al-Mufti, M.M., C.L.Sydes, S.B.Furness, J.P.Grime & S.R.Band. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65: 759-791.
4. Ataroff. M. 1975. Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabanas de los Llanos. Tesis U.L.A. Fac. de Ciencias Mérida. Venezuela.
5. Blydenstein, J. 1962. La Sabana de Trachypogon del Alto Llanó. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 102 :139-206.
6. Bradbury, I.K. 1981. Dynamics, structure and performance of shoot populations of the rhizomatous herb Solidago canadensis L. in abandoned pastures. *Oecol. (Berl.)* 48 : 271-276.
7. Coutinho, L.M. 1978. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. I. A temperatura do solo durante as queimadas. *Rev. Bra. Bot.* 1: 93-96.
8. Coutinho, L. M. 1980 As queimadas e seu papel ecológico. *Brasil Floresta.* 44: 7-23.
9. Chapman, S. 1976. Methods in plant Ecology. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
10. Daubenmire, R. 1968. Ecology of fire in grasslands. *Adv. ecol. Re* :5: 209- 265.
11. Dayan, E., H. Van Keulen, & A. Dovrat. 1981. Tiller dynamics and growth of Rhodes grass after defoliation : a model named Tildyn. *Agro. Ecosys.* 7: 101-112.

12. Doust, L.L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I. the dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-775.
13. Gill, A.M. & F. Igwersen. 1976. Growth of Xanthorrhoea australis R. Br. in relation to fire. *J. appl. Ecol.* 13:205-210.
14. Hadley, E. B. 1970. Net productivity and burning response of native eastern North Dakota prairie communities. *Am. Midl. Nat.* 84:121-135.
15. Harper, J.L. 1977. The population biology of plants. Academic press. London.
16. Harper, J.L. & A.D. Bell. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *En* : R.L. Anderson; B. D. Turner & L.P. Taylor (Eds.). *Populations Dynamics*. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
17. Harper, J.L. & J. Odgen. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to Senecio vulgaris L. *J. Ecol.* 58: 681-698.
18. Harper, J.L. & J. White. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:419-463.
19. Hover, I.E. and T.B. Bragg. 1981. Effect of season of burning and mowing on an eastern Nebraska Stipa-Andropogon prairie. *Am. Midl. Nat.* 105: 13-18.
20. Kays, S. & J.L. Harper. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 62: 97-105.
21. Koller, D. & J. Kigel. 1972. The growth of leaves and tillers. *En*: Yougner, V. B. & C. M. McKell (Eds.). *The biology and utilization of grasses*. Academic Press. New York.

22. Langer, R.H.M. 1959. Growth and nutrition of timothy (Phleum pratense). I. The life history of individual tillers. Ann. appl. Biol. 44:166-187.
23. Langer, R.H.M. 1957. Growth and nutrition of timothy (Phleum pratense) II. Growth of the plant in relation to tiller development. Ann. appl. Biol. 45: 528-541.
24. Laude, H, M. 1972. External factor affecting tiller development. En: Yougner, V. B. & C. M. McKell (Eds.): The biology and utilization of grasses. Academic Press. New York.
25. Marshall, C. & G. R. Sagar. 1965. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in Lolium multiflorum Lam. Ann. Bot. N.S. 29: 365-370.
26. Monasterio, M. 1971. Ecología de las sabanas de America Tropical. II. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo. Venezuela. Rev. Geogr. 21 : 5-38.
27. Monasterio, M. & G. Sarmiento 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuela Llanos. J. Biogeogr. 3:325-355.
28. Noble, J.C., A.D. Bell & J. L. Harper. 1979. The population dynamics of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of Carex arenaria. J. Ecol. 67: 983-1008.
29. Old, S.M. 1969. Microclimates, fire and plant production in a Illinois prairie. Ecol. Monogr. 39: 355-384.
30. Robson. M. J. 1968a. A comparison of british and North African varieties of tall fescue (Festuca arundinacea) IV. Tiller production in single plants. J. appl. Ecol. 5:431-443.
31. Robson, M. J. 1968b. The changing tiller populations of spaced plants of S. 170 tall fescue (Festuca arundinacea). J. appl. Ecol. 5:575-590.

32. Ryle, G.J.A. 1970. Assimilate partitioning in annual and perennial grass. *J. appl. Ecol.* 7: 217-227.
33. Sagar, G.R. & C. Marshall. 1966. The grass plant as an integrated unit—some studies of assimilate distribution in Lolium multiflorum Lam. Proc. 9th. Int. Grassland. Congr. Sect. 3, 493-497.
34. San José, J. J. & E. Medina. 1975. Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. En: F. B. Golley & E. Medina (Eds.). *Tropical Ecological Systems*. Springer Verlag. New York.
35. Sarmiento, G. 1978. Estructura y funcionamiento de las sabanas Neotropicales. Trabajo de Ascenso. U.L.A. Fac. de Ciencias. Mérida. Venezuela.
36. Sarmiento, G. & M. Monasterio. 1981. Life forms and phenology. En: F. Bourliere. (Ed.). *Tropical savanna Ecosystems*. Ekevier. Amsterdam.
37. Silva, J.F. 1972. Influencia de los procesos pedogenéticos en la diferenciación de comunidades y en el comportamiento de las especies en los Llanos Occidentales de Venezuela. Trabajo de Ascenso. U.L.A. Fac. de Ciencias. Mérida. Venezuela.
38. Silva, J. F. & M. Ataroff. 1982. Temporal Niche differentiation in six coexisting grass species from a tropical savanna (manuscrito para publicación).
39. Silva, J. F., T. M. Kana & O. Solbrig. 1982. Shoot demography in New England populations of Maianthemum canadense Def. *Oecol. (Berl.)* 52: 181-186.
40. Singh, J. S. & P. S. Yadava. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra. India. *Ecol. Monogr.* 44: 351-376.
41. Sokal. R.R. & J. Rohlf. 1966. *Introduction to biostatistics*. W.H. Freeman & Company. San Francisco.

42. M. Buell, R.G. & C.D. Figott. 1978. Biomass, shoot-production and grazing of two grassland in the Rwenzori National Park, Uganda. *J. Ecol.* 66:73-96.
43. Troughton, A. 1971. The relationship between the relative growth rates of the shoot system, number of tillers and mean tiller size in Lolium perenne. *Ann. appl. Biol.* 68 : 193-202.
- 44.- Vareschi, V. & O. Hubert. 1971. La radiación solar y las estaciones anuales en los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 119: 50-135.
45. Whalley, R.D.B. & A.A. Davidson. 1968. Drought dormancy in Astrebla lappacea, Chloris acicularis and Stipa aristiglumis. *Aust. J. agric. Res.* 20: 1035-1042.
46. White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:109-145.
- 47.- White. J. 1980. Demographic factor in population of plants. En O. Solbrig (Ed.). *Demography and evolution in plant population*. Blackwell Sci. Pub. London.
48. Yougner. Y. B. 1972. Phisiology and defoliation on regrowth. En: Yougner. V. B. & C. M. Mckell (Eds.). *The biology and utilization of grasses*. Academic Press. New York.
49. Zedler, J. & O.L. Loucks. 1969. Differential burning response of Poa pratensis fields and Andropogon scoparius prairies in Central Wisconsin. *Am. Midl. Nat.* 81: 341-352.

A P P E N D I C E

TABLA N° 1

DATOS DE FITOMASA AEREA PARA LAS MACOLLAS SIN QUEMAR

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	3.995	1.271	0.424
11-03-81	3.710	1.338	0.446
26-04-81	8.798	3.106	1.553
04-06-81	10.262	2.500	1.250
08-07-81	14.211	5.177	2.589
10-10-81	10.161	1.192	0.596
14-11-81	14.454	2.776	1.388

TABLA N° 2

BIOMASA Y NECROMASA AEREA DE MACOLLAS SIN QUEMAR

BIOMASA AEREA				NECROMASA AEREA		
Cosecha	$\bar{x}$ (grs.P.S.)	S	Error Standar	$\bar{x}$ (grs.P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	2.279	0.677	0.226	1.716	0.846	0.282
11-03-81	2.210	0.800	0.267	1.500	0.817	0.290
26-04-81	4.815	1.615	0.808	3.983	3.245	1.622
04-06-81	6.855	2.768	1.384	3.408	0.638	0.319
08-07-81	8.590	3.550	1.775	5.621	1.862	0.931
10-10-81	6.163	1.533	0.766	3.998	1.483	0.741
14-11-81	6.652	2.598	1.299	7.802	2.394	1.197

TABLA N° 3

BIOMASA AEREA DE LAS MACOLLAS QUEMADAS

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	3.995	1.271	0.424
11-03-81	3.710	1.338	0.446
26-04-81	1.904	1.281	0.427
04-06-81	3.579	1.127	0.376
08-07-81	5.889	2.376	0.792
10-10-81	4.054	2.197	0.732
14-11-81	5.946	2.523	0.841

TABLA N° 4

BIOMASA Y NECROMASA AEREA DE MACOLLAS QUEMADAS

BIOMASA AEREA				NECROMASA AEREA		
Cosecha	$\bar{x}$ (grs.P.S.)	S	Error Standar	$\bar{x}$ (grs.P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	2.279	0.677	0.226	1.716	0.846	0.282
11-03-81	2.210	0.800	0.267	1.500	0.871	0.290
26-04-81	1.295	0.875	0.292	0.609	0.468	0.156
04-06-81	2.129	0.885	0.295	1.450	0.535	0.178
08-07-81	4.239	1.949	0.650	1.649	0.579	0.193
10-10-81	2.700	1.340	0.447	1.352	0.874	0.291
14-11-81	3.770	1.738	0.579	2.176	1.003	0.334

TABLA N° 5

PESO SECO DE RAICES DE MACOLLAS SIN QUEMAR

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	5.125	2.822	0.941
11-03-81	9.836	3.988	1.329
26-04-81	10.111	3.061	1.530
04-06-81	10.853	2.073	1.037
08-07-81	15.498	2.672	1.336
10-10-81	6.164	1.849	0.924
14-11-81	15.427	7.475	3.738

TABLA N° 6

PESO SECO DE ORGANOS HIPOGEOS DE MACOLLAS SIN QUEMAR

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	4.479	1.582	0.527
11-03-81	3.176	1.499	0.500
26-04-81	5.727	3.103	1.388
04-06-81	6.072	3.383	1.513
08-07-81	6.932	1.678	0.751
10-10-81	5.387	0.974	0.435
14-11-81	11.741	4.025	1.800

TABLA N° 7

## PESO SECO DE RAICES DE MACOLLAS QUEMADAS

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P.S.)	S	Error Standar
27-01-81	5.125	2.822	0.941
11-03-81	9.836	3.988	1.329
26-04-81	7.973	1.786	0.595
04-06-81	11.419	3.261	1.087
08-07-81	9.001	3.334	1.111
10-10-81	2.152	1.233	0.411
14-11-81	10.425	4.247	1.416

TABLA N° 8

## DATOS DE PESO SECO DE ORGANOS HIPOGEOS PARA LAS MACOLLAS QUEMADAS

Cosecha	$\bar{x}$ (grs. P. S.)	S	Error Standar
27-01-81	4.479	1.582	0.527
11-03-81	3.176	1.499	0.500
26-04-81	6.642	3.373	1.124
04-03-81	5.918	1.687	0.562
08-07-81	7.110	2.208	0.736
10-10-81	4.299	2.406	0.802
14-11-81	5.224	1.536	0.512

TABLA N<sup>o</sup> 9

PARTICIPACION DE LA FITOMASA PARA LAS MACOLLAS SIN QUEMAR

Cosecha	grs. de Peso seco BAV %	% grs. de Peso seco BAM	% grs. de Peso seco Org. Hipógeos	% grs. de Peso seco Raíces
27-01-81	16.760	12.62	32.94	37.69
11-03-81	13.200	8.97	18.99	58.92
26-04-81	19.55	16.17	23.25	41.04
04-06-81	25.21	12.54	22.33	39.92
08-07-81	23.44	15.34	18.92	42.30
10-10-81	28.39	18.41	24.81	28.38
14-11-81	15.98	18.75	28.21	37.07

TABLA N<sup>o</sup> 10

PARTICIPACION DE LA FITOMASA PARA LAS MACOLLAS QUEMADAS

Cosecha	% grs. de Peso seco BAV	% grs. de Peso seco BAM	% grs. de Peso seco Org. Hipógeos	% grs. de Peso seco Raíces
27-01-81	16.76	12.62	32.94	37.69
11-03-81	13.20	8.97	18.99	58.82
26-04-81	7.84	3.69	40.21	48.27
04-06-81	10.18	6.93	28.29	54.59
08-07-81	19.27	7.50	32.32	40.92
10-10-81	25.71	12.87	40.93	20.49
14-11-81	17.46	10.08	24.19	48.28

TABLA N° 11

MACOLLAS SIN QUEMAR

a	Número de Vástagos Vivos		Tasa de Producción de Vástagos		Tasa de Mortalidad de Vástagos	
	$\bar{x}$	Error Standar	$\bar{x} \cdot 10^{-2}$	Error Standar $\cdot 10^{-2}$	$\bar{x} \cdot 10^{-2}$	Error Standar $\cdot 10^{-2}$
2-81	12.2	1.86	-	-	-	-
3-81	13.0	2.02	4.2	2.05	0.7	0.76
4-81	15.6	1.00	2.9	1.59	0.7	0.80
4-81	19.0	1.72	17.4	3.99	2.7	1.02
5-81	22.7	2.08	20.2	3.34	1.7	0.73
6-81	25.8	2.70	20.3	4.60	4.0	1.42
6-81	28.6	2.42	21.1	3.15	4.7	2.55
7-81	29.7	2.37	15.5	2.20	9.1	4.81
7-81	30.2	2.40	15.7	2.72	13.6	4.36
10-81	36.1	3.93	12.1	2.47	4.5	1.45
11-81	34.9	3.77	9.2	2.05	13.0	3.16

TABLA N<sup>o</sup> 12

MACOLLAS QUEMADAS

Fecha	Número de Vástagos Vivos		Tasa de Producción de Vástagos		Tasa de Mortalidad de Vástagos	
	$\bar{x}$	Error Standar	$\bar{x} \cdot 10^{-2}$	Error Standar $\cdot 10^{-2}$	$\bar{x} \cdot 10^{-2}$	Error Standar $\cdot 10^{-2}$
15-02-81	12.3	0.71	-	-	-	-
11-03-81	13.3	0.81	5.2	1.42	0.8	0.43
03-04-81	12.8	0.91	4.2	1.16	6.4	2.17
26-04-81	12.1	1.02	1.7	0.58	4.7	1.14
16-05-81	11.8	1.05	2.6	1.07	4.2	1.28
04-06-81	11.7	1.20	10.7	2.81	11.2	1.74
21-06-81	13.2	1.50	10.8	2.34	1.9	0.67
08-07-81	15.0	1.69	10.6	1.62	0.2	0.24
23-07-81	16.4	1.85	9.3	1.76	0.3	0.27
10-10-81	18.8	2.21	3.9	0.70	0.9	0.22
14-11-81	19.6	2.37	4.2	1.24	1.9	0.66

TABLA N° 13

N° de Macolla	N° de Vástagos que Florecieron		N° de Vástagos Vivos en julio		N° de Vástagos Vivos en Noviembre	
	Macollas Q	Macollas SQ	Macollas Q	Macollas SQ	Macollas Q	Macollas SQ
1	0	0	5	18	3	21
2	0	0	8	30	8	33
3	0	1	27	14	33	19
4	1	0	10	40	10	46
5	0	0	15	24	18	27
6	0	1	10	33	18	33
7	0	0	15	34	17	33
8	0	0	28	25	34	32
9	0	0	14	19	14	21
10	0	0	3	22	4	31
11	1	0	16	33	16	37
12	0	0	9	32	15	60
13	4	0	18	32	21	40
14	0	0	4	25	4	42
15	0	0	11	23	14	28
16	0	0	8	30	11	32
17	5	0	35	17	43	5
18	0	0	15	38	17	64
19	2	0	19	11	26	10
20	0	0	31	34	31	19
21	2	0	13	52	17	20
22	1	0	22	35	24	37
23	0	0	34	43	49	67
24	4	0	21	60	26	80
25	1	-	18	-	16	-
$\bar{x}$	0.84	0.08	16.36	30.17	19.56	34.79
S	1.46	0.28	9.07	11.51	11.60	17.88
F	6.19		21.84		12.62	

F 0.05 (1.24) = 4.26

TABLA N<sup>o</sup> 14

ANALISIS DE VARIANZA DE DOS VIAS  
 PARA TASAS DE PRODUCCION DE VASTAGOS  
 EN SPOROBOLUS cubensis

Fuente de Variación	df	SS	MS	MS Esperado
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}$ Subgrupos	15	16.207,26	1.080,48	-
$\bar{Y}_A - \bar{\bar{Y}}_A$ (Columnas)	1	5.857,27	5.857,27	34.36
$\bar{Y}_B - \bar{\bar{Y}}_B$ (Filas)	7	8.191,13	1.170,16	6.86
$\bar{Y}_A - \bar{\bar{Y}}_A - \bar{Y}_B - \bar{\bar{Y}}_{A,B}$ (Interacción)	7	2.158,86	308,41	1.81
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}$ Entre grupos	368	62.729,67	170,46	-
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}_{TOTAL}$	383	78.936,96		-

$F_{0.05} (1, 120) = 3.92$      $F_{0.05} (7, \alpha) = 2.01$

$F_{0.05} (1, \alpha) = 3.84$      $F_{0.05} (7, 120) = 2.09$

TABLA N° 15

ANALISIS DE VARIANZA DE DOS VIAS  
 PARA TASAS DE MORTALIDAD DE VASTAGOS  
 EN SPOROBOLUS cubensis

Fuente de Variación	df	SS	MS	MS Esperado
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}$ Subgrupos	15	6.944,93	463,0	-
$\bar{Y}_A - \bar{\bar{Y}}_A$ (Columnas)	1	1.172,86	1.172,86	11,31
$\bar{Y}_B - \bar{\bar{Y}}_B$ (Filas)	7	1.426,92	203,85	1,97
$\bar{Y} - \bar{Y}_A - \bar{Y}_B - \bar{\bar{Y}}_A \cdot B$ (Interacción)	7	4.345,15	620,74	6,00
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}$ Entre grupos	368	38.086,70	103,50	-
$\bar{Y} - \bar{\bar{Y}}$ TOTAL	383	45.031,63	117,58	-

F 0.05 (1,120) = 3,92      F 0.05 (7,α ) = 2,01

F 0.05 (1,α ) = 3,84      F 0.05 (7,120) = 2,09

TABLA N<sup>o</sup> 16

NUMERO DE VASTAGOS VIVOS PARA CADA COHORTE Y MOMENTO DEL AÑO EN  
MACOLLAS QUEMADAS

Cohorte	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
15-02-81	307	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11-03-81	302	31	-	-	-	-	-	-	-	-
03-04-81	266	30	23	-	-	-	-	-	-	-
26-04-81	245	27	20	10	-	-	-	-	-	-
16-05-81	229	25	18	9	13	-	-	-	-	-
04-06-81	187	21	16	6	12	51	-	-	-	-
21-06-81	183	20	14	6	11	51	46	-	-	-
08-07-81	183	20	13	6	11	51	46	45	-	-
23-07-81	183	20	13	6	11	51	45	45	35	-
10-10-81	176	20	12	6	10	48	43	42	35	76
14-11-81	174	20	12	6	10	47	42	39	32	69

TABLA N<sup>o</sup> 17

NUMERO DE VASTAGOS VIVOS PARA CADA COHORTE Y MOMENTO DEL AÑO EN  
MACOLLAS SIN QUEMAR

Cohorte	I	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
11-03-81	-	-	-	-	-	-	-	-		
03-04-81	-	-	374							
26-04-81	-	-	359	96						
16-05-81	-	-	353	94	97					
04-06-81	-	-	338	94	94	94				
21-06-81	-	-	327	91	92	91	86	-		
08-07-81	-	-	310	84	89	81	86	63		
23-07-81	-	-	300	72	80	73	80	59	60	
10-10-81	-	-	275	65	69	59	72	53	50	229
14-11-81	-	-	243	52	60	45	68	44	43	206

TABLA N° 18

VALORES DE lx PARA CADA COHORTE EN LAS MACOLLAS QUEMADAS

Cohorte	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
15-02-81	100	-								
11-03-81	98	100	-							
03-04-81	87	97	100	-						
26-04-81	80	87	87	100	-					
16-05-81	75	81	78	90	100	-				
04-06-81	61	68	70	60	92	100	-			
21-06-81	60	55	61	60	85	100	100	-		
08-07-81	60	65	57	60	85	100	100	100	-	
23-07-81	60	65	57	60	85	100	98	100	100	-
10-10-81	57	65	52	60	77	94	93	93	100	100
14-11-81	57	65	52	60	77	92	91	87	91	91

TABLA N° 19

VALORES DE lx PARA CADA COHORTE EN LAS MACOLLAS SIN QUEMAR

Cohorte	I'	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
11-03-81	-	-	-							
03-04-81	-	-	100	-						
26-04-81	-	-	96	100	-					
16-05-81	-	-	94	98	100	-				
04-06-81	-	-	90	98	97	100	-			
21-06-81	-	-	87	95	95	97	100	-		
08-07-81	-	-	83	88	92	86	100	100		
23-07-81	-	-	80	75	82	78	93	94	100	
10-10-81	-	-	74	68	71	63	84	84	83	100
14-11-81	-	-	65	54	62	48	79	70	72	90

TABLA N° 20

VASTAGOS VIVOS EN LAS MACOLLAS SIN QUEMAR

la	15 F	11 M	3 A	26 A	16 M	4 Jun.	21 Jun.	3 Jul.	23 Jul.	10 O.	14 N.
	8	8	F 8	8	8	10	13	15	18	19	21
10	11	F 11	12	12	14	16	24	28	30	31	33
9	11	F 11	12	12	14	13	12	14	14	17	19
19	21	F 21	20	16	18	24	33	36	40	49	46
12	12	F 12	12	11	15	19	23	20	24	27	27
15	15	F 15	17	17	19	20	25	31	33	36	33
-		F 21	21	23	25	25	26	28	34	39	33
		F 14	14	20	22	22	26	26	25	31	32
		F 8	8	9	9	9	15	17	19	21	21
		F 9	9	9	12	13	18	21	22	27	31
		F 16	16	19	24	28	33	33	33	35	37
		F 17	17	22	26	30	33	34	32	62	60
		F 13	13	15	25	25	32	34	32	45	40
		F 7	7	10	13	15	18	21	25	42	42
		F 17	17	19	20	19	20	24	23	29	28
		F 15	15	17	18	19	24	26	30	32	32
		F 14	14	14	15	15	15	15	17	7	5
		F 19	19	21	26	29	31	33	38	63	64
		F 25	25	38	44	53	43	24	11	9	10
		F 17	17	22	32	40	39	40	34	25	19
		F 19	19	31	39	51	52	53	52	29	20
		F 20	20	30	37	38	40	37	35	40	37
		F 20	20	26	32	37	38	44	43	61	67
		F 22	22	34	37	50	54	57	60	90	80

TASA DE PRODUCCION DE VASTAGOS EN LAS MACOLLAS SIN QUEMAR

Macolla	15 F	11 M	3 A	26 A	16M	4 Jun.	21 Jun.	8 Jul.	23 Jul.	10 O.	14 N.	
1		0	F	0	0	0	15.8	17.6	11.8	20.0	3.8	5.7
2		8.3	F	4.3	0.0	10.0	15.8	52.9	23.5	13.3	2.5	5.7
3		8.3	F	4.3	0.0	10.0	0.0	5.9	17.6	0.0	3.8	5.7
4		8.3	F	0.0	0.0	10.0	36.8	52.9	35.3	20.0	16.5	5.7
5		0	F	0.0	0.0	20.0	21.1	23.5	0.0	26.7	5.1	2.9
6		0	F	8.7	0.0	10.0	26.3	29.4	35.3	13.3	6.3	5.7
7			F		17.4	10.0	0.0	11.8	11.8	46.7	7.6	2.9
8			F		26.1	15.0	0.0	23.5	11.8	6.7	8.9	8.6
9			F		13.0	5.0	0.0	35.3	11.8	13.3	6.3	2.9
10			F		0.0	15.0	5.3	29.4	17.6	6.7	12.7	17.1
11			F		13.0	25.0	21.1	29.4	0	13.3	6.3	22.9
12			F		21.7	20.0	21.1	17.6	5.9	6.7	39.2	28.6
13			F		8.7	50.0	10.5	41.2	11.8	6.7	20.3	5.7
14			F		13.0	15.0	10.5	17.6	17.6	26.7	22.8	14.3
15			F		17.4	5.0	0.0	5.9	23.5	6.7	8.9	0.0
16			F		8.7	10.0	5.3	29.4	17.6	26.7	3.8	2.9
17			F		0.0	5.0	0.0	0.0	11.8	26.7	0.0	0.0
18			F		8.7	25.0	15.8	11.8	11.8	33.3	32.9	8.6
19			F		56.5	30.0	73.7	0.0	0.0	6.7	1.3	2.9
20			F		26.1	65.0	42.1	5.9	11.8	6.7	2.5	2.9
21			F		52.2	40.0	63.2	5.9	5.9	6.7	3.8	2.9
22			F		56.5	40.0	10.5	23.5	11.8	20.0	10.1	2.9
23			F		26.1	35.0	31.6	5.9	35.3	0.0	24.1	28.6
24			F		52.2	15.0	68.4	29.4	29.4	46.7	40.5	34.3

TABLA N° 22

TASA DE MORTALIDAD DE VASTAGOS EN MACOLLAS SIN QUEMAR

Macolla	15 F	11 M	3 A	26 A	16 M	4 Jun.	21 Jun.	8 Jul.	23 Jul.	10 O	14 N	
1		0.0	F	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	2.5	0.0
2		4.2	F	0.0	0.0	0.0	5.3	5.9	0.0	0.0	1.3	0.0
3		0.0	F	0.0	0.0	0.0	5.3	11.8	5.9	0.0	0.0	0.0
4		0.0	F	4.3	17.4	0.0	5.3	0.0	5.9	6.7	5.1	14.3
5		0.0	F	0.0	4.3	0.0	0.0	0.0	17.6	0.0	1.3	2.9
6		0.0	F	0.0	0.0	0.0	21.1	0.0	0.0	0.0	2.5	14.3
7			F		8.7	0.0	0.0	5.9	0.0	6.7	1.3	20.0
8			F		0.0	5.0	0.0	0.0	11.8	13.3	1.3	5.7
9			F		8.7	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	2.9
10			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	5.7
11			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.3	3.8	17.1
12			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	1.3	34.3
13			F		0.0	0.0	10.5	0.0	0.0	20.0	3.8	20.0
14			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	17.1
15			F		8.7	0.0	5.3	0.0	0.0	13.3	1.3	2.9
16			F		0.0	5.0	0.0	0.0	5.9	0.0	1.3	2.9
17			F		0.0	0.0	0.0	0.0	11.8	13.3	12.7	5.7
18			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	5.7
19			F		0.0	0.0	26.3	58.8	111.8	93.3	3.8	0.0
20			F		4.3	15.0	0.0	11.8	5.9	46.7	13.9	20.0
21			F		0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.3	32.9	28.6
22			F		13.0	5.0	5.3	11.8	29.4	33.3	3.8	11.4
23			F		0.0	5.0	5.3	0.0	0.0	6.7	1.3	11.4
24			F		0.0	0.0	0.0	5.9	11.8	26.7	2.5	68.6

TABLA N<sup>o</sup> 23

## VASTAGOS VIVOS EN LAS MACOLLAS QUEMADAS

Macollas	15 F	11 M.	3 A.	26 A.	16 M	4 Jun.	21 Jun.	8 Jul.	23 Jul.	10 O.	14 N.
1	9	10 F	8	7	7	5	4	5	5	3	3
2	11	11 F	10	10	10	6	6	7	8	8	8
3	16	23 F	20	20	16	17	22	26	27	31	33
4	9	10 F	12	11	10	8	7	10	10	10	10
5	17	16 F	15	14	10	8	10	13	15	17	18
6	11	12 F	9	6	5	9	8	10	10	14	18
7	9	9 F	12	11	11	11	12	13	15	16	17
8	17	20 F	21	22	22	21	24	26	28	30	34
9	9	10 F	12	8	8	9	10	12	14	15	14
10	9	9 F	7	4	2	2	2	2	3	4	4
11	9	10 F	10	11	10	10	12	15	16	15	16
12	13	15 F	14	12	12	9	9	9	9	14	15
13	9	13 F	18	19	21	18	17	17	18	21	21
14	18	16 F	4	4	4	4	4	4	4	4	4
15	10	9 F	8	7	7	6	9	10	11	14	14
16	8	8 F	9	8	7	6	7	7	8	10	11
17	13	16 F	17	17	17	21	26	30	35	41	43
18	18	17 F	17	13	12	12	12	14	15	16	17
19	10	11 F	11	11	13	15	15	16	19	25	26
20	16	17 F	18	18	17	21	25	28	31	32	31
21	8	9 F	8	8	11	9	12	13	13	17	17
22	13	16 F	15	15	16	17	20	22	22	26	24
23	13	13 F	13	14	14	22	28	32	34	44	49
24	16	17 F	17	17	17	13	14	17	21	26	26
25	16	16 F	15	16	16	14	16	17	18	16	16

## TASA DE PRODUCCION DE VASTAGOS EN LAS MACOLLAS QUEMADAS

Macolla	11 Mar.		3 Ab.	26 Ab.	16 Myo.	4 Jun.	21 Jun.	8 Jul.	23 Jul.	10 Oc.	14 N.
1	4.2	F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0
2	0	F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	6.7	1.3	0.0
3	29.2	F	0.0	0.0	0.0	15.8	35.3	23.5	6.7	5.1	17.1
4	4.2	F	13.0	0.0	0.0	5.3	0.0	17.6	0.0	1.3	0.0
5	0	F	4.3	0.0	0.0	0.0	11.8	17.6	13.3	5.1	2.9
6	4.2	F	4.3	0.0	0.0	21.1	0.0	11.8	0.0	5.1	11.4
7	0	F	13.0	0.0	0.0	0.0	5.9	5.9	13.3	2.5	5.7
8	12.5	F	4.3	4.3	0.0	5.3	17.6	17.6	13.3	2.5	14.3
9	4.2	F	8.7	0.0	0.0	15.8	5.9	11.8	13.3	2.5	0.0
10	0	F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.7	1.3	0.0
11	4.2	F	0.0	4.3	0.0	5.3	11.8	17.6	6.7	0.0	2.9
12	8.3	F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	2.9
13	16.7	F	21.7	4.3	15.0	10.5	0.0	0.0	6.7	3.8	0.0
14	0.0	F	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	0.0	F	0.0	4.3	0.0	10.5	17.6	5.9	6.7	3.8	0.0
16	0.0	F	4.3	0.0	5.0	10.5	5.9	0.0	6.7	2.5	2.9
17	12.5	F	8.7	0.0	0.0	52.6	29.4	23.5	33.3	11.4	14.3
18	0.0	F	0.0	0.0	0.0	5.3	0.0	11.8	6.7	2.5	2.9
19	4.2	F	0.0	0.0	10.0	21.1	11.8	5.9	20.0	7.6	2.9
20	4.2	F	8.7	0.0	0.0	21.1	23.5	17.6	20.0	2.5	0.0
21	4.2	F	8.7	8.7	15.0	5.3	17.6	5.9	6.7	5.1	0.0
22	12.5	F	0.0	4.3	5.0	10.5	23.5	11.8	0.0	5.1	2.9
23	0.0	F	4.3	4.3	15.0	47.4	35.3	23.5	13.3	13.9	20.0
24	4.2	F	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	17.6	26.7	6.3	0.0
25	0.0	F	0.0	8.7	0.0	5.3	11.8	5.9	6.7	0.0	2.9

TABLA N° 25

## TASA DE MORTALIDAD DE VASTAGOS EN LAS MACOLLAS QUEMADAS

Macolla	11 Mar.		3 Ab.	26 Ab.	16 Myo.	4 Jun.	21 Jun.	8 Jul.	23 Jul.	10 Oct.	14 N.
1	0.0	F	8.7	4.3	0.0	10.5	5.9	0.0	0.0	2.5	0.0
2	0.0	F	4.3	0.0	0.0	21.1	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0
3	0.0	F	13.0	0.0	20.0	10.5	5.9	0.0	0.0	0.0	11.4
4	0.0	F	4.3	4.3	5.0	15.8	5.9	0.0	0.0	1.3	0.0
5	4.2	F	8.7	4.3	20.0	10.5	0.0	0.0	0.0	2.5	0.0
6	0.0	F	17.4	13.0	5.0	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0	0.0
7	0.0	F	0.0	4.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	2.9
8	0.0	F	0.0	0.0	0.0	10.5	0.0	5.9	0.0	0	2.9
9	0.0	F	0.0	17.4	0.0	10.5	0.0	0.0	0.0	1.3	2.9
10	0.0	F	8.7	13.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
11	0.0	F	0.0	0.0	5.0	5.9	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0
12	0.0	F	4.3	6.7	0.0	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
13	0.0	F	0.0	0.0	5.0	26.3	5.9	0.0	0.0	0.0	0.0
14	8.3	F	52.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
15	4.2	F	4.3	6.7	0.0	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
16	0.0	F	0.0	4.3	10.0	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
17	0.0	F	4.3	0.0	0.0	31.6	0.0	0.0	0.0	3.8	8.6
18	4.2	F	0.0	17.4	5.0	5.9	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0
19	0.0	F	0.0	0.0	0.0	10.5	11.4	0.0	0.0	0.0	0.0
20	0.0	F	4.3	0.0	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	2.9
21	0.0	F	13.0	8.7	0.0	15.8	0.0	0.0	6.7	0.0	0.0
22	0.0	F	4.3	4.3	0.0	5.9	5.9	0.0	0.0	0.0	8.6
23	0.0	F	4.3	0.0	15.0	5.9	0.0	0.0	0.0	1.3	5.7
24	0.0	F	0.0	0.0	0.0	21.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
25	0.0	F	4.3	4.3	0.0	15.8	0.0	0.0	0.0	2.5	2.9