

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGÍA TROPICAL
PROGRAMA DE MAESTRÍA

ESTUDIO DEMOGRÁFICO DE
Hiptys suaveolens Poit.
UNA MALEZA DE LAS SABANAS

Lic. Teresa Schwarzkopf

Mérida, Venezuela

1992

ESTUDIO DEMOGRÁFICO DE
Hiptys suaveolens Poit.
UNA MALEZA DE LAS SABANAS

Lic. Teresa Schwarzkopf
Tutor: Juan F. Silva, Ph. D.

Tesis de Maestría, presentada como requisito parcial para la obtención del título de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical.

VEREDICTO

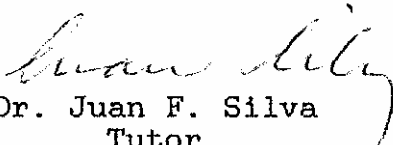
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 02-11-92, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por SCHWARZKOPF K., TERESA para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

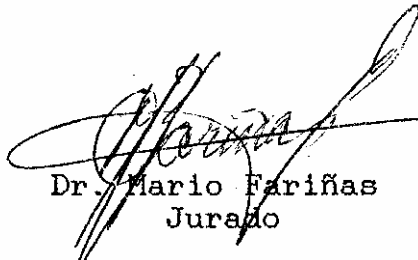
ESTUDIO DEMOGRAFICO DE Hyptis suaveolens, UNA MALEZA DE LA SABANAS.

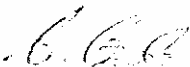
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy, 09-11-92, a las 4:00 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Dr. Juan F. Silva. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:30 p.m. de este mismo día, se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado, a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRIA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACION.**

En fe de lo cual firman en Mérida, a los nueve días del mes de noviembre de mil novecientos noventa y dos.


Dr. Juan F. Silva
Tutor


Dr. Mario Farías
Jurado


Prof. Carlos Estrada
Jurado

Este trabajo se llevó a cabo con el apoyo financiero del CONICIT, a través del proyecto S1-1968, del CDCHT de la Universidad de Los Andes, a través del proyecto C-41, de la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho, a través de un beca de maestría, y con el apoyo logístico del Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT) y el Postgrado de Ecología Tropical de la ULA. El trabajo de campo se realizó en los terrenos de la empresa SEMBRA, en el Edo. Cojedes, y el trabajo de laboratorio se realizó en las instalaciones del CIELAT.

Agradecimientos

Quiero dejar constancia de mi más sincero agradecimiento a las siguientes personas:

Al Prof. Juan Silva, por su apoyo, paciencia y estímulo, y por sus valiosas observaciones como tutor de este trabajo.

Al Prof. Mario Fariñas. por su orientación en los análisis estadísticos.

Al Sr. Luis Nieto, por su invaluable colaboración en el trabajo de campo.

A Josune Canales, por su constante solidaridad y apoyo en el trabajo de campo.

A José Raventós, por su desinteresada ayuda en la realización de los experimentos de campo.

A Omar Ruíz, por su incondicional apoyo e incontables horas de trabajo dedicadas a la edición de este texto.

A mi familia, por su paciencia.

Contenido

RESUMEN	viii
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	10
1. Área de estudio	10
2. Procedimientos de campo y de laboratorio	11
2.1. Relacionados con el efecto de los disturbios sobre los parámetros poblacionales de <i>H. suaveolens</i>	12
2.2. Dirigidos a conocer el impacto de la densidad sobre la dinámica poblacional de <i>H. suaveolens</i>	15
2.3. Experimentos orientados a conocer la dinámica de supervivencia en el suelo de las semillas de <i>H. suaveolens</i>	18
3. Tratamiento de los datos	20
RESULTADOS	22
1. Experimento con disturbios	22
2. Experimento sobre densidad	27

3. Resultados sobre la dinámica de las semillas de *H. suaveolens* en el suelo **41**

DISCUSIÓN 43

1. Sobre el tipo de disturbio que favorece la invasión de *Hyptis suaveolens* . **43**

2. Las respuestas de *H. suaveolens* a los efectos de la densidad **47**

3. Sobre la dinámica de supervivencia de las semillas de *H. suaveolens* . . **54**

4. Sobre las características de *Hyptis suaveolens* que favorecen su presencia
en la sabana **56**

CONCLUSIONES 60

BIBLIOGRAFÍA 62

Lista de Figuras

Figura 1	13
Figura 2	23
Figura 3	25
Figura 4	26
Figura 5	28
Figura 6	29
Figura 7	30
Figura 8	31
Figura 9	32
Figura 10	33
Figura 11	35
Figura 12	36
Figura 13	37
Figura 14	39
Figura 15	40

Lista de tablas

Tabla 1	24
Tabla 2	38
Tabla 3	42

RESUMEN

Hyptis suaveolens es una hierba anual común en las sabanas de Venezuela, donde representa una maleza de gran éxito en los terrenos cultivados. El conocimiento de la historia de vida de esta especie permitiría no sólo explicar su presencia en las comunidades de sabana, sino encontrar estrategias de control más eficientes y menos costosas, en términos económicos y ambientales y, eventualmente, predecir su respuesta a cambios bióticos y abióticos en su entorno. Con el objeto de acercarnos a estas metas, hemos llevado a cabo los siguientes experimentos:

- Una serie de parcelas sometidas a distintos tipos de disturbios: (1) sabana intacta, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) disgregación del suelo, (5) remoción de las plantas de otras especies y (6) aplicación simultánea de los tratamientos 4 y 5.
- Un grupo de parcelas monoespecíficas sometidas a clareo después del establecimiento de las plántulas, obteniendo las siguientes densidades: 5, 25, 100, 200 y 600 plantas.m⁻².
- Determinación de la supervivencia de semillas, colocadas en el campo en bolsas de malla, en enero de 1989, a profundidades de 0 y 5 cm, y recuperadas unas en marzo del mismo año y otras en enero del año siguiente.

Los resultados mostraron lo siguiente:

1. En base a los valores de biomasa, fecundidad y supervivencia encontrados al final de la fase de crecimiento, la presencia de *H. suaveolens* se favorece notablemente bajo condiciones de disturbio que implican el volteado del suelo, teniendo mayor éxito en el tratamiento que incluye, además la remoción de la vegetación.
2. Las altas densidades encontradas en el campo tienen efectos negativos sobre la fecundidad, la supervivencia y la acumulación de biomasa de los individuos.
3. En el campo, las semillas presentan una supervivencia relativamente elevada, incluso un año después de su dispersión, sugiriendo la presencia de un banco de semillas en el suelo.

Basados en estos resultados y en los de otros autores, podemos afirmar que la implantación de esta especie se ve favorecida por la presencia de disturbios como arado y extracción de las plantas competidoras, permitiéndole crecer a altas densidades, las cuales pueden afectar la representación de los individuos en las generaciones siguientes. Ante este compromiso la especie tiene dos vías de escape: (1) semillas polimórficas, las cuales tienen diferentes requerimientos de luz para germinar y, en consecuencia, germinan en condiciones ambientales distintas y (2) las semillas más pequeñas, las cuales son también más abundantes, permanecen latentes hasta tanto no sean expuestas a condiciones de ausencia de sombreo, permitiendo su dispersión en el tiempo. Tanto el polimorfismo como la latencia de semillas han sido descritos como mecanismos que se seleccionan bajo condiciones variables e impredecibles espacial y temporalmente. Para comprender la estrategia global de la

especie en las comunidades de sabana, quedan algunas interrogantes importantes por responder, tales como el papel de posibles depredadores y dispersores de semillas así como la dinámica de la supervivencia de las plántulas.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, la Ecología de Poblaciones ha comenzado a **hacer** importantes aportes a ramas del conocimiento como el control biológico de plagas, el manejo de poblaciones naturales, la Epidemiología, etc. A su vez, estas ramas **han** suministrado nuevos enfoques y datos concretos que le han permitido **enriquecerse** y madurar. Es en realidad, de la estrecha relación entre la práctica y la **teoría** de donde surge el conocimiento más sólido y sustentable, el cual además no **sólo** favorece el desarrollo de la teoría, sino que permite resolver problemas concretos mediante la aplicación de la teoría en el campo de disciplinas como la Agronomía, la Conservación y el manejo de recursos (Mack, 1985; Mortimer, 1984; Simberloff, 1988; White y Pickett, 1985).

Ante esta convicción se ha realizado la presente investigación, en la **cual** pretendemos principalmente mediante herramientas de la Ecología de Poblaciones y Comunidades, conocer las condiciones necesarias para la ocupación exitosa del espacio por parte de *Hyptis suaveolens*, una maleza de las sabanas.

El conocimiento de la dinámica poblacional y en general de la biología de las malezas es fundamental para lograr su control adecuado (Snaydon, 1980). Además, esta alternativa permitiría reducir los costos de control que implican los métodos

tradicionales de combate de malezas, tales como el uso de sustancias químicas y la remoción mecánica, los cuales pueden resultar muy costosos desde el punto de vista económico y ambiental (Mortimer, 1984; Trenbath, 1985).

Concretamente, se estudió la dinámica de *H. suaveolens* bajo diferentes condiciones de disturbios posibles en la sabana, entendiendo por disturbio "... cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que modifica la estructura del ecosistema, comunidad o población y cambia los recursos y la disponibilidad de sustrato o de ambiente físico..." (White y Pickett, 1985). Los resultados se analizaron en el contexto de los compromisos y restricciones de la especie (Tilman, 1990; Venable y Brown, 1988), considerando que la misma está enmarcada en un sistema dinámico (Sousa, 1984; White y Bratton, en White y Pickett, 1985), caracterizado por la presencia aleatoria de condiciones locales favorables, capaces de generar procesos densodependientes en la población.

H. suaveolens Poit. es una hierba anual, perteneciente a la familia Labiatae, común en la sabanas de Venezuela, donde se le conoce vulgarmente como "mas-tranto" y su distribución es tropical y subtropical (Wulff y Medina, 1971; Sarmiento, 1984). Ésta constituye una maleza de gran éxito en los terrenos cultivados, compitiendo con las especies de cultivo por los recursos, algunos muy escasos en estos ecosistemas (Sarmiento, 1984; Medina y Silva, 1990), lo cual hace necesario grandes inversiones para combatirla, afectando por lo tanto el rendimiento económico de la actividad agrícola.

Por otra parte, *H. suaveolens* es una planta anual que produce un gran número de semillas y puede encontrarse en altas densidades (Wulff, 1985). Estas características le confieren la propiedad de ser un sistema adecuado para realizar estudios

a nivel poblacional, con la posibilidad de aportar generalizaciones importantes a corto plazo (Harper, 1984). Además, el conocimiento de la historia de vida de las especies de la sabana y su respuesta a los disturbios, puede contribuir a comprender la dinámica de dichas especies a nivel de la comunidad (Silva y Mentis, 1988), tal como ha sido propuesto en el programa de "Responses of Savannas to Stress and Disturbance" promovido por el convenio IUBS-UNESCO-MAB, cuya meta es poder predecir la respuesta de los ecosistemas de sabana a determinadas intervenciones y manejos.

Sobre la dinámica poblacional de *H. suaveolens* se conoce muy poco, sin embargo, se han estudiado algunos aspectos ecológicos y fisiológicos de la germinación, el crecimiento y la fotosíntesis, los cuales se resumen en los dos puntos siguientes:

1. González (1967) probó el efecto del fuego sobre la germinación de esta especie y obtuvo como resultado un porcentaje casi siete veces inferior en las semillas quemadas. Van Rooden y col. (1970) obtuvieron 60% de germinación bajo luz blanca, contra 0% en oscuridad, así como un incremento en dicho porcentaje durante los meses posteriores a la cosecha de las semillas. Wulff y Medina (1971) estudiaron: (a) el efecto de distintos regímenes de luz y temperatura sobre la germinación, encontrando que la misma está controlada por los fitocromos, y (b) el porcentaje de germinación en función del tiempo de almacenamiento, mostrando que las semillas de esta especie presentan un proceso de maduración posterior a la dispersión. Wulff (1973) encuentra que semillas de diferentes tamaños provenientes de la misma población, muestran respuestas distintas a los regímenes de luz, tanto en los porcentajes totales como en las tasas de germinación, y que las áreas fotosintéticas y los pesos

secos de las plántulas provenientes de semillas pequeñas son **significativamente** menores que en las de mayor tamaño. Wulff (1985) agregó, que las semillas más pequeñas bajo un régimen de alta temperatura y luz roja, requieren para la máxima germinación, al menos diez veces más energía que las semillas más grandes. Sin embargo, no existe información en la literatura acerca de la existencia de bancos de semillas en el suelo, así como tampoco sobre la existencia y magnitud de depredación de semillas, ni sobre los mecanismos de dispersión. El hecho de que las semillas presenten un proceso de maduración posterior a la dispersión, representa varias ventajas potenciales en las condiciones de las sabanas: (a) evadir depredadores en las infrutescencias, las cuales quedan muy expuestas, (b) evadir la quema en las infrutescencias, las cuales una vez secas son altamente inflamables, (c) garantizar que la germinación no ocurra antes de que las condiciones de humedad sean las apropiadas o mínimas, reduciéndose así el riesgo de mortalidad por desecación y (d) favorecer la dispersión, ya que al aumentar el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo aumenta la probabilidad de ser encontradas y transportadas por animales que se desplazan sobre éste.

2. El crecimiento de *H. suaveolens* fue estudiado por Wulff (1987), en particular los efectos de la radiación, la temperatura y las condiciones hídricas sobre éste y sobre la capacidad fotosintética, observando que la especie presenta (1) un importante potencial de aclimatación a la sombra y a la temperatura y (2) una baja tolerancia a la sequía. La primera característica le confiere, al menos parcialmente, su capacidad para colonizar terrenos y la segunda restringe su período de crecimiento a la época de lluvias. Fenológicamente se

ubica en el grupo definido por Monasterio y Sarmiento (1976) como “**anuales** con ciclo de vida largo”, las cuales germinan al principio del período de **lluvias**, crecen rápidamente y dispersan sus semillas al inicio del siguiente período **seco**, en el cual mueren. A pesar de que Holmes (1969) establece que el **pastoreo** selectivo favorece la dominancia de *H. suaveolens* por su baja palatabilidad, no está claro si ésto ocurre gracias a la disminución de la competencia con otras especies por la luz o a una mayor disponibilidad de recursos en el suelo.

En cuanto a los procesos que parecen gobernar la dinámica de ocupación del espacio de esta especie, distintos autores la han descrito en forma diferente: (a) una planta cuyo establecimiento está favorecido en áreas que han sido perturbadas por la remoción de la vegetación mediante fuego, sobrepastoreo o arado (González, 1967), (b) una maleza anual agresiva restringida a lugares con profundos disturbios en el suelo (Wulff y Medina, 1971), (c) una maleza nociva no palatable para el ganado que compite con especies más palatables (Holmes, 1969) y (d) una especie con capacidad para germinar en distintas condiciones microambientales, con capacidad de aclimatación a la sombra y a la temperatura y baja tolerancia a la sequía (Wulff, 1987).

En estas proposiciones y conclusiones encontradas en la literatura, destaca el desconocimiento de las condiciones reales y precisas en las cuales la especie puede dominar temporalmente un terreno, por lo que nos hemos trazado los siguientes objetivos generales:

1. Conocer las respuestas de la especie a diferentes tipos de disturbio, en términos del éxito en el establecimiento, el crecimiento y la producción de propágulos.

2. Estudiar el efecto de la densidad poblacional sobre la supervivencia y la fecundidad.
3. Comprender la dinámica de la germinación y la supervivencia de las semillas con relación a la alternancia de estaciones seca y húmeda de la sabana.

Analizando las causas generales que se han considerado determinantes en el dominio local de la especie (arado, pastoreo, fuego), trataremos de extraer las causas directas:

1. La disminución de la competencia por luz, la cual puede ocurrir por eliminación de la biomasa aérea de las especies concurrentes (perennes o anuales), a través de pastoreo selectivo, fuego, arado, corte o aplicación de herbicidas. Este efecto puede actuar en dos etapas:
 - (a) Durante la fase de semilla o la germinación, ya que, como se dijo, la disponibilidad de luz juega un papel determinante en la germinación de *H. suaveolens*.
 - (b) Durante el establecimiento y desarrollo de la planta, período en el cual la ocupación del espacio es determinante en el establecimiento de la competencia por luz, aunque la planta tenga una gran capacidad de aclimatación a la sombra, en estas condiciones su asimilación pudiera verse reducida si el sombreado se incrementa demasiado.
2. Alteración de las condiciones del suelo, las cuales también pueden actuar de manera diferente en distintas etapas:

- (a) Durante la fase de semilla o de germinación, mediante el arado, el cual expone a la superficie semillas enterradas y descompacta la capa superficial del suelo, favoreciendo la germinación de *H. suaveolens*.
- (b) Durante el establecimiento y desarrollo de la planta, a través de: (i) la quema, la cual deja residuos de ceniza aumentando la disponibilidad de algunos nutrientes, al menos en un lapso breve; (ii) el pastoreo, el cual suministra materia orgánica y nutrientes al suelo a través de las heces del ganado, pero compacta el suelo; (iii) el arado, con el cual aumenta la disponibilidad de nutrientes, de oxígeno y de espacio apropiado para el desarrollo de las raíces, pudiendo afectar negativamente a las competidoras perennes.
3. Disminución de la actividad de depredadores de semillas, los cuales podrían sufrir una reducción de su tamaño poblacional y con ello su impacto sobre la especie o preferir semillas de otras especies, como por ejemplo, semillas de gramíneas, como ha sido propuesto por Inouye y col. (1980) y Risch y Carroll (1986).

Nuestra hipótesis general es que *H. suaveolens* es favorecida en su establecimiento por disturbios que afectan al suelo y a la cobertura vegetal presente, haciendo posible la germinación de las semillas y el crecimiento de los individuos. Bajo estas circunstancias, su rápido crecimiento le permitiría sombrear a las competidoras perennes que logren establecerse, quedando parches casi puros de *H. suaveolens*, donde prevalecería la competencia intraespecífica, produciéndose un autoclareo cuya intensidad dependerá de la densidad inicial, es decir, su establecimiento exitoso probablemente se debe a la presencia simultánea de varios factores.

Pensamos, además, que en la medida en que se restablecen las **condiciones** iniciales, el crecimiento de *H. suaveolens* es cada vez mas difícil, haciendo **posible el** establecimiento y finalmente la dominancia de las especies perennes de la **sabana**, con la consiguiente extinción local del *H. suaveolens*. Sobre estas bases es **necesario** desarrollar hipótesis específicas y susceptibles de ser sometidas a prueba a **corto** plazo, las cuales hemos dividido en dos grupos:

- Relacionadas con las condiciones del terreno y la vegetación:

1. La ocurrencia de quemadas anuales durante la estación seca no es suficiente para promover la invasión de un terreno por *H. suaveolens*, sino que más bien favorece el control por las gramíneas perennes (Sarmiento y Monasterio, 1975; Silva y col., 1990), a pesar del posible efecto favorable de la incorporación de nutrientes de las cenizas (Daubenmire, 1968), porque las especies perennes probablemente son más competitivas y eficientes en la absorción de los nutrientes.
2. El pastoreo o corte, cuyo efecto principal es la reducción de la biomasa aérea de la vegetación es también insuficiente para promover la invasión, toda vez que cabe esperar un efecto positivo sobre las tasas de crecimiento de las plantas sometidas a corte (McNaughton, 1983; Hodgkinson y col., 1989).
3. La invasión por *H. suaveolens* requiere que se produzcan dos eventos o disturbios importantes: la disgregación del suelo y la disminución de la cobertura vegetal existente. Uno solo de estos disturbios no da como resultado el establecimiento exitoso de la especie.

● Relacionada con la dinámica demográfica de *H. suaveolens* y sus interacciones:

1. La producción de biomasa, la supervivencia y, en consecuencia, la fecundidad son afectadas por la densidad de las plántulas que se establecen en un terreno (Antonovics y Levin, 1980; Harper, 1977; Watkinson, 1985), lo cual probablemente es de particular interés en el caso de *H. suaveolens*, pues ella se presenta con frecuencia en las sabanas en forma de parches monoespecíficos muy densos.
2. Dada la gran cantidad de semillas producidas y el carácter de maleza de esta especie, la existencia de un banco duradero de semillas en el suelo superficial es altamente probable (Harper, 1977; Cook, 1980).

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

Los experimentos de campo correspondientes a este trabajo fueron llevados a cabo en la Estación SEMBRA del Hato Paraima, ubicado en el Municipio de El Pao del Estado Cojedes. Las coordenadas geográficas del área experimental son: 68° 15' longitud Oeste y 9° 25' latitud Norte y su altitud es de 120 m s.n.m.

La vegetación natural del área de estudio corresponde a una "sabana parque" (Sarmiento y Monasterio, 1971), la cual consiste en mosaicos de bosque y sabana con inclusiones de islas boscosas (matas) en la última. De estos tres tipos fisonómicos predomina la sabana, cuya presencia parece estar condicionada por factores edáfico-climáticos, así como por la eventual presencia del fuego durante la estación seca (Sarmiento, 1984; Medina y Silva, 1990).

El clima se caracteriza por una fuerte estacionalidad hídrica determinada por un período (desde noviembre hasta abril) en el cual las precipitaciones son muy bajas o están ausentes, y un período (desde mayo hasta octubre) en el cual se concentran alrededor del 80% de las precipitaciones anuales, basado en el promedio mensual del período 1982-1988, para el cual tienen un valor promedio anual de 1.404 mm. Las temperaturas medias anuales varían entre 26 y 27°C (Bilbao, 1988).

Los suelos se han desarrollado sobre depósitos aluviales cuaternarios y corresponden al gran grupo de los Haplustults, los cuales se caracterizan por su baja saturación de bases, bajo pH, alta toxicidad de aluminio, bajo contenido de nutrientes y de materia orgánica y texturas medias a livianas (Bilbao, 1988).

Áreas adyacentes, algunas con condiciones edáficas ligeramente mejores, son explotadas de manera más o menos continua, como pastizales para pastoreo de ganado vacuno o de corte. El terreno donde se establecieron las parcelas experimentales estaba excluido del pastoreo y protegido por cortafuegos durante la marcha de los experimentos, aunque en años anteriores estuvo sometido a intervenciones de la vegetación como deforestación menor, quema y apertura de cortafuegos, así como a pastoreo extensivo.

2. Procedimientos de campo y de laboratorio

Las características conocidas y de interés para el estudio de la dinámica demográfica de *H. suaveolens* se han destacado en la introducción. Su característica fenológica de planta anual que germina a comienzos de la época de lluvias y dispersa sus semillas una vez entrada la estación seca, marcó el establecimiento de los experimentos en el campo en determinados lapsos durante el período comprendido entre enero de 1989 y enero de 1990.

De acuerdo con los objetivos planteados en esta investigación, los experimentos han sido divididos en tres grupos, cada uno de los cuales será descrito por separado: (2.1) relacionados con el efecto de los disturbios sobre los parámetros poblacionales, (2.2) dirigidos a conocer el impacto de la densidad en la dinámica

poblacional, y (2.3) orientados a conocer la dinámica de supervivencia de las semillas en el suelo.

2.1. Relacionados con el efecto de los disturbios sobre los parámetros poblacionales de *H. suaveolens*

Estos experimentos fueron diseñados para someter a prueba las tres primeras hipótesis planteadas, es decir, las relacionadas con las condiciones del terreno y la vegetación. Los mismos consistieron en 60 parcelas de 1,5 m x 1,5 m establecidas en un área de sabana de gramíneas ubicada al borde de un área boscosa (mata) muy disturbada, donde *H. suaveolens* creció en altas densidades el año anterior y, en consecuencia, se podía esperar una lluvia de semillas abundante. En marzo de 1989 fueron demarcadas seis bandas de parcelas alrededor de la mencionada mata, cuyo diámetro aproximado era de 22 m (Figura 1).

Dentro de cada parcela de 1,5 m x 1,5 m se demarcó una parcela de 1,0 m x 1,0 m la cual estaba separada de ésta por una banda de 25 cm de ancho. La demarcación de estas parcelas se hizo con estacas metálicas (cabillas) y alambre. Sobre la parcela mayor se aplicó el tratamiento correspondiente y de la parcela interna se extrajeron las plantas de *H. suaveolens* sobre las que se tomaron las respectivas mediciones. Todo ésto se hizo con la finalidad de eliminar posibles efectos de borde.

Se hicieron diez réplicas de cada uno de los siguientes tratamientos, los cuales fueron asignados aleatoriamente en el terreno y fueron aplicados a fines del mes de mayo de 1989:

1. Control: la parcela se dejó intacta.

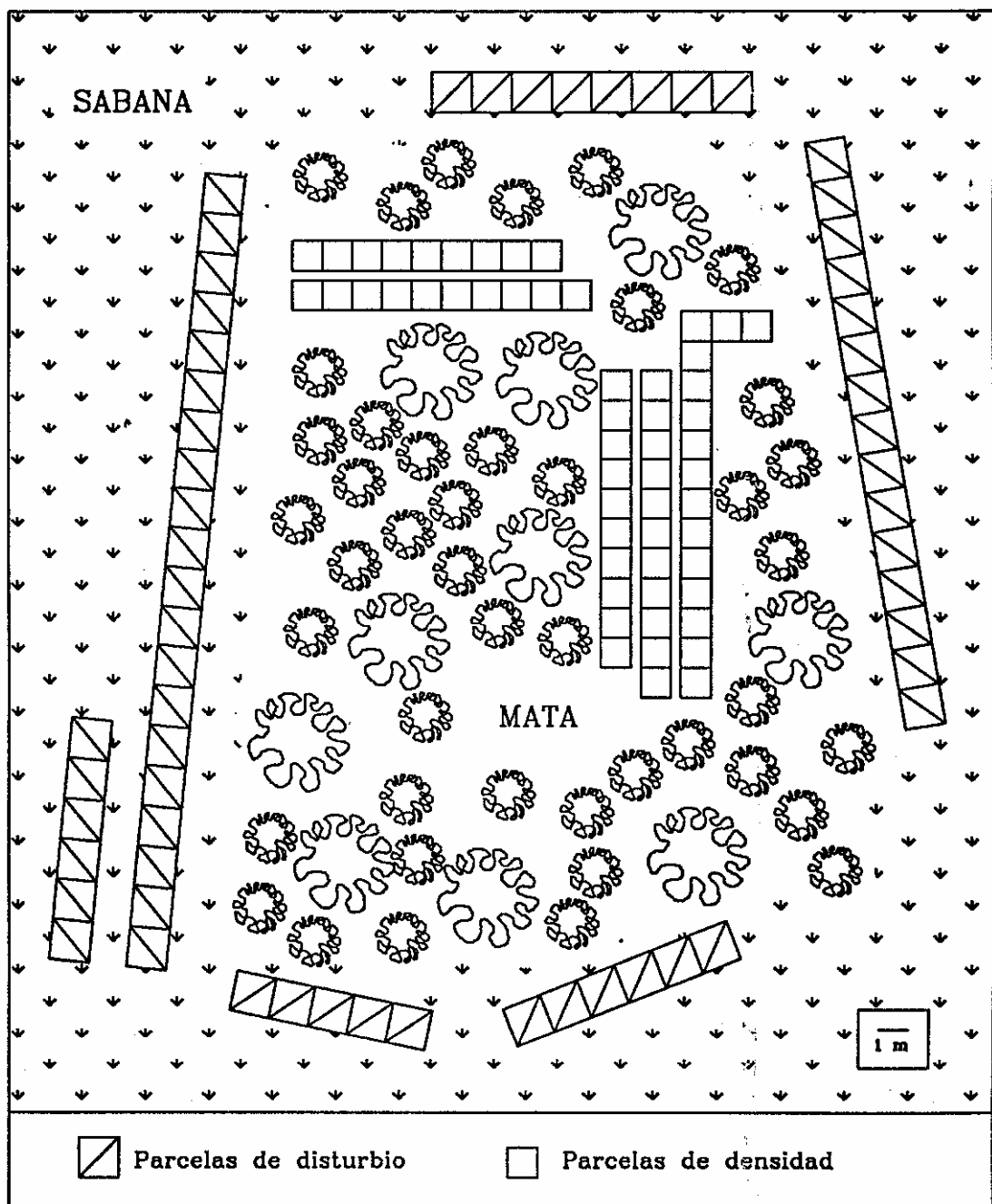


Figura 1. Plano de ubicación y distribución de las parcelas de los experimentos sobre disturbios y sobre densidad.

2. Quema: el 24 de mayo se realizó una quema controlada rodeando las parcelas con un cortafuego y con láminas de zinc, para evitar la propagación del fuego sobre parcelas vecinas. Por razones ajenas a nuestra voluntad, este tratamiento fue llevado a cabo con cierto retardo, al igual que los demás tratamientos, pues ya había comenzado la temporada de lluvias (129 mm acumulados en el año) y la especie en estudio comenzaba a germinar aisladamente.
3. Corte: se cortó la vegetación manualmente y al ras del suelo, excepto los individuos de *H. suaveolens* que eventualmente habían germinado precozmente, y se eliminaron los residuos de dicho tratamiento procurando causar la menor perturbación al suelo.
4. Eliminación de la vegetación: se realizó la remoción manual y selectiva de todas las plantas diferentes a *H. suaveolens*, procurando perturbar el suelo en el menor grado posible.
5. Disgregación del suelo: con herramientas manuales se realizó una ruptura y disgregación de la capa superficial del suelo (aproximadamente los primeros 10 cm), sin remover las plantas.
6. Disgregación del suelo y remoción de la vegetación: se aplicó el mismo tratamiento anterior, con la diferencia de que fueron extraídas las plantas como en el cuarto tratamiento.

Al final del experimento el número de réplicas por tratamiento osciló entre 9 y 5, debido a la pérdida accidental de las muestras correspondientes a 16 parcelas.

A partir del establecimiento de las parcelas, se contaron las plántulas de *H. suaveolens* y se hizo el mantenimiento de cada parcela con remoción o corte

de las otras plantas, según correspondiera. A partir de julio no se registró nueva germinación y se suspendió el mantenimiento de las parcelas.

Se continuaron visitas mensuales, con el objeto de observar la marcha de los experimentos y en enero, una vez producidas las semillas y antes de que comenzara su dispersión se cosecharon todas las plantas de *H. suaveolens* sobrevivientes de cada parcela efectiva (1,0 m x 1,0 m) en una bolsa plástica con su respectiva identificación. De esta manera fueron trasladadas al laboratorio del CIELAT en Mérida, donde se contó el número de individuos por parcela, se colocó cada muestra en bolsas de papel hasta peso constante, debidamente identificada, en estufa a 70°C. Posteriormente fueron separadas las cabezuelas con las inflorescencias y las semillas del resto de la biomasa aérea de cada parcela, identificándolas como biomasa reproductiva y biomasa no reproductiva, respectivamente. La primera fue pesada en balanza digital con apreciación de 0,01 g y la segunda en balanza electrónica con apreciación de 0,1 g.

La comparación de los tratamientos de este experimento se basa en la presunción de que el número de semillas dispersadas que llegan a cada parcela no es estadísticamente distinto, dada la proximidad a la fuente de semillas y la asignación aleatoria de los tratamientos en las parcelas.

2.2. Dirigidos a conocer el impacto de la densidad sobre la dinámica poblacional de *H. suaveolens*

En vista de que la especie en estudio se puede presentar en parches a altas densidades, establecimos el siguiente experimento, en el cual se somete a prueba nuestra cuarta hipótesis.

En un área donde la germinación de *H. suaveolens* fue muy densa y bas-

tante uniforme, concretamente dentro de la mata antes mencionada, establecimos cinco bandas de parcelas de 1 m de ancho, separadas entre ellas en al menos 0,5 m (Figura 1). Las parcelas eran cuadrados de 1,0 m x 1,0 m, con un cuadrado interno de 0,5 m x 0,5 m, separado del borde externo en 0,25 m, todos demarcados con estacas de acero y alambre. Los tratamientos se realizaron uniformemente en toda la parcela de 1,0 m², pero para efectos de los resultados del experimento, sólo se tomó en cuenta la parcela interna, quedando una banda perimetral de 0,25 m de ancho para evitar el efecto de borde.

Dentro de las parcelas se eliminaron todas las plantas excepto las de *H. suaveolens* y en los caminos entre las bandas de parcelas se eliminó totalmente la vegetación. Los distintos tratamientos de densidad, los cuales se explican más adelante, fueron aplicados mediante aclareo de las densidades ya existentes y fueron establecidos de la manera más aleatoria posible. Sólo aquellas parcelas donde la densidad original era inferior a la que le correspondía de acuerdo al sorteo aleatorio, fueron intercambiadas por otras de mayor densidad.

Los distintos tratamientos de densidad se llevaron a cabo una vez establecidas las plantas y culminada la fase de incorporación de nuevos individuos por germinación, lo cual ocurrió al final del mes de junio de 1989. Se establecieron parcelas con 5, 25, 100, 200 y 600 plantas·m⁻² con 15 réplicas para el primer tratamiento, 10 para el segundo y 5 para los tres restantes. En los diferentes tratamientos se procuró que la distribución de los individuos fuese lo más uniforme posible, para ello se utilizaron rejillas con cuadrículas de 10 cm x 10 cm para las densidades de 100, 200 y 600 individuos·m⁻², dejando en cada cuadrícula 1, 2 o 6 plantas, respectivamente.

En los meses subsiguientes se hicieron visitas al campo con el objeto de

extraer plantas invasoras que pudiesen interferir en el experimento y hacer el correspondiente mantenimiento a las caminerías. En enero de 1990 fueron cosechadas todas las plantas de las parcelas internas (0,5 m x 0,5 m) por separado, colocadas en bolsas plásticas y trasladadas al laboratorio, donde recibieron exactamente el mismo tratamiento que el material del experimento anterior.

Adicionalmente, con la finalidad de determinar y cuantificar el posible efecto de insectos herbívoros, particularmente en función de las crecientes densidades de *H. suaveolens*, las cuales podrían ser atractivas para éstos, aplicamos el insecticida sistémico PERFECTION, cuya sustancia activa es el Dimethoate, a algunas parcelas adicionales, protegiendo las parcelas vecinas del insecticida mediante la colocación de una lámina de zinc entre las parcelas durante la fumigación. Esto se aplicó a 5 parcelas con 5 ind·m⁻² y 5 parcelas con 100 ind·m⁻², mensualmente, desde el mes siguiente a su establecimiento (julio), hasta iniciarse la formación de las inflorescencias (octubre). La ubicación de estas parcelas y su tratamiento tanto en campo como en el laboratorio fue idéntico al resto del experimento con densidades, excepto por la aplicación del insecticida de acuerdo a las indicaciones de uso del mismo.

Con el objeto de determinar el número de semillas a partir de la biomasa reproductiva en los experimentos de densidad y los de disturbios, se seleccionaron aleatoriamente diez muestras de biomasa reproductiva de ambos grupos de experimentos y se determinó para cada una de ellas el correspondiente número de semillas. Se calcularon los coeficientes de regresión entre el peso y el número de semillas y a través de éstos se determinó el número de semillas en las parcelas restantes. Con el objeto de detectar errores o sesgos en la anterior estimación, debidos a variaciones

en el peso de las semillas como respuesta a los tratamientos, se seleccionaron aleatoriamente entre 6 y 3 muestras de 100 semillas cada una, pertenecientes a diferentes parcelas seleccionadas al azar entre los tratamientos de densidad de 5, 25 y 600 individuos·m⁻², resultando un total de 11, 12 y 15 réplicas, respectivamente. Se determinó el peso de cada una de las 38 muestras y los resultados se sometieron a un análisis de varianza para determinar si el peso individual de las semillas varía con los tratamientos. Para este fin, se tomaron sólo muestras del experimento de densidad, ya que en éste el rango de densidad abarcado es más amplio y pensamos que la densidad podría ser el factor de mayor influencia en el tamaño de la semilla.

2.3 Experimentos orientados a conocer la dinámica de supervivencia en el suelo de las semillas de *H. suaveolens*

Estos experimentos se refieren a la quinta hipótesis, es decir, a probar la posible existencia de un banco duradero de semillas de *H. suaveolens*, para lo cual diseñamos tres experimentos separados: uno para detectar la existencia de dicho banco, otro para determinar la dinámica de supervivencia y germinabilidad de las semillas en el suelo y un tercer experimento para detectar la posible actividad de depredadores y/o dispersores.

El experimento para determinar la posible existencia de un banco duradero de semillas de *H. suaveolens* en el suelo, se realizó cuando las plantas aún no habían dispersado sus semillas (diciembre de 1989). Para ello se seleccionaron dos sectores de la sabana, uno donde *H. suaveolens* estaba presente en densidades intermedias y otro donde estaba ausente. En cada uno de estos sectores se delimitó un área de 10 m x 10 m dentro de la cual se extrajeron diez muestras de suelo de

15 cm x 15 cm de superficie a dos profundidades de 0-5 y de 5-10 cm . Las cuarenta muestras de suelo fueron colocadas en bolsas plásticas, identificadas y trasladadas al laboratorio, donde fueron cuidadosamente lavadas para extraer las semillas de *H. suaveolens*. Éstas se contaron y colocaron en cajas de Petri sobre papel de filtro y algodón previamente humedecidos con 10 ml de agua destilada, y se introdujeron en cámaras de germinación con luz blanca y a una temperatura de 25°C, rectificando periódicamente la humedad de las cajas. Al cabo de una semana se contaron las semillas que habían germinado, y las que no lo habían logrado se colocaron en una solución de cloruro de tetrazolio al 0,5% durante 24 horas, previa realización de un pequeño corte en la testa para facilitar la penetración de la solución, con el objeto de determinar su viabilidad.

Con el objeto de estudiar la dinámica de supervivencia en el suelo de las semillas de *H. suaveolens*, se colectaron semillas recientes, una vez iniciada su dispersión (enero de 1989), y se colocaron 100 de ellas en cada una de 40 bolsas de malla plástica de 1 mm de luz. La mitad de estas bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo y la otra mitad a una profundidad de 5 cm. Al final de la época seca, es decir marzo del mismo año, se retiraron veinte bolsas (diez de cada profundidad), y las 20 restantes al final de la estación de lluvias (enero de 1990). Las bolsas colectadas se trasladaron al laboratorio donde se extrajeron las semillas de cada una de ellas y se procedió, como en el experimento anterior, a determinar el porcentaje de germinabilidad y viabilidad de las semillas.

El tercer experimento consistió en colocar 100 semillas sobre una capa de suelo de aproximadamente 0,5 cm de espesor, en una caja de Petri destapada y cubierta con una fina capa de hojarasca. En enero de 1989, diez réplicas de éstas

fueron colocadas en un lugar que había sido disturbado por la apertura de un corta-fuego y diez en un lugar no disturbado. Estas fueron recogidas en abril del mismo año y llevadas al laboratorio para ser observadas y contadas.

3. Tratamiento de los datos

Con el objeto de analizar los datos obtenidos en los diferentes experimentos se procedió de la siguiente manera y en el siguiente orden:

1. Como ya se indicó anteriormente, la fecundidad para los dos primeros grupos de experimentos se determinó mediante regresión lineal calculada a partir de un grupo de pares de datos relacionando el peso de la biomasa reproductiva con el correspondiente número de semillas. En vista de que estas dos variables presentan una buena correlación ($r^2 = 0,99$), los valores de la fecundidad para cada parcela se calcularon usando la fórmula $y = -232,65 + 218,03x$. La fecundidad individual se calculó dividiendo la fecundidad por parcela entre el número final de individuo por parcela.
2. Se calcularon los promedios y correspondientes errores de las siguientes variables: biomasa·individuo⁻¹ y biomasa·m⁻², biomasa reproductiva·m⁻² y fecundidad·m⁻², fecundidad individual, supervivencia y la relación fecundidad·biomasa⁻¹ para los diferentes tratamientos de disturbios y densidad. Para efectos del cálculo de estas variables por individuo, se tomó el valor de la variable para el área de cada muestra y ésta se dividió entre el número final de individuos. Sin embargo, los tratamientos de densidad, es decir la variable independiente, se refiere a las densidades establecidas inicialmente.

RESULTADOS

Los resultados de este estudio pueden presentarse en tres apartados, de acuerdo al tipo de experimentos que los produjo. Así tendremos un primer grupo de resultados relacionados con los experimentos con disturbios, un segundo grupo de resultados referentes a los tratamientos de densidad y por último un apartado dedicado a los resultados de las pruebas sobre supervivencia de semillas.

1. Experimento con disturbios

Dado que en este experimento hemos partido de la presunción de que el número de semillas presentes en cada parcela es aleatorio e independiente del tratamiento, hemos comprobado al agrupar por tratamiento los números iniciales de plántulas en cada parcela, que los mismos no son significativamente diferentes ($P < 0,05$). Los valores medios de reclutamiento inicial y del número de sobrevivientes al final del experimento se presentan en la Tabla 1.

La supervivencia, la cual representa la supervivencia de las plantas una vez establecidas con al menos cuatro hojas desplegadas, no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, a pesar de que la media del control es aproximadamente 0,5 y las de los tres últimos tratamientos (remoción de

Tabla 1. Medias y errores del número inicial y final de individuos en los distintos tratamientos de disturbio^a.

Tratamientos	Número de Individuos	
	Inicial	Final
1. Control	30,33 ± 6,12	17,89 ± 4,87
2. Quema al final de la estación seca	12,00 ± 5,68	11,60 ± 5,71
3. Corte de la vegetación	31,86 ± 6,94	20,29 ± 5,40
4. Remoción de la vegetación	39,11 ± 12,82	26,00 ± 7,87
5. Disgregación del suelo	14,29 ± 3,43	12,14 ± 2,80
6. Tratamientos 4 y 5 simultáneamente	19,43 ± 3,44	16,29 ± 3,00

^a El análisis de varianza no muestra diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a ninguna de las dos variables ($P < 0,05$)

la vegetación, disgregación del suelo y la combinación de ambos) oscilan alrededor de 0,8 (Figura 2).

Por otra parte, la biomasa individual sólo presenta valores significativamente mayores (Figura 3), con respecto al control, en los dos últimos tratamientos (disgregación del suelo y el que combina éste con la remoción de la vegetación). Sin embargo, estos dos tratamientos no son estadísticamente diferentes entre sí, a pesar de que la media del último casi duplica la que corresponde a disgregación del suelo. La biomasa por parcela muestra un patrón similar a la variable anterior, sólo que en este caso los dos últimos tratamientos sí son estadísticamente diferentes entre sí (Figura 4).

En cuanto a la respuesta de la fecundidad a los disturbios, se observan resultados semejantes para dicha variable calculada por individuo y por parcela (Figuras 5 y 6). Sólo los dos últimos tratamientos (disgregación del suelo y aplicación simultánea de remoción de la vegetación y disgregación del suelo) son significativa-

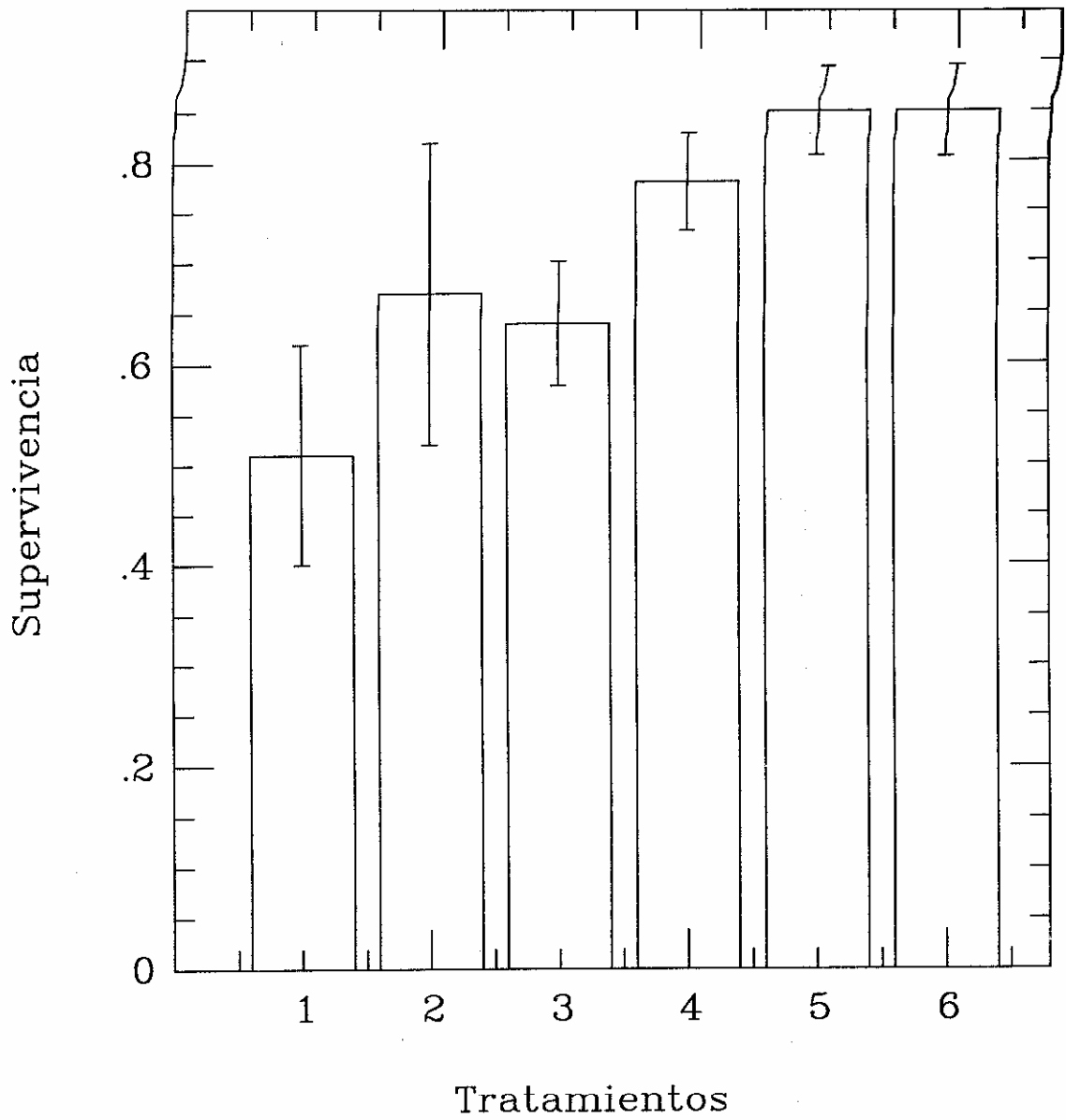


Figura 2. Valores medios y respectivos errores de la supervivencia de *H. suaveolens* para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza no arroja diferencias significativas entre los tratamientos para esta variable.

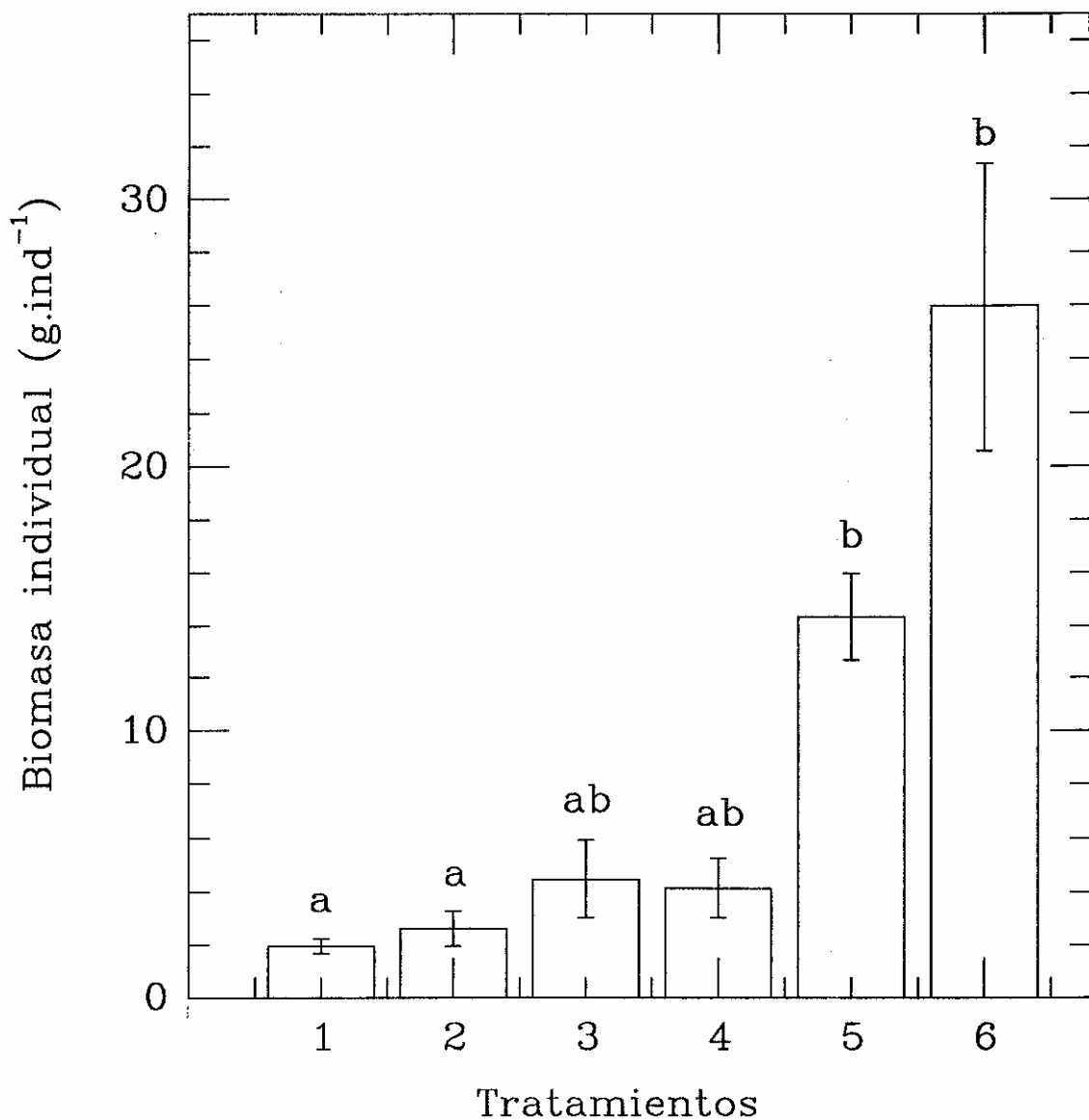


Figura 3. Medias y respectivos errores de la biomasa individual de *H. suaveolens*, medida en gramos de peso seco, para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P > 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

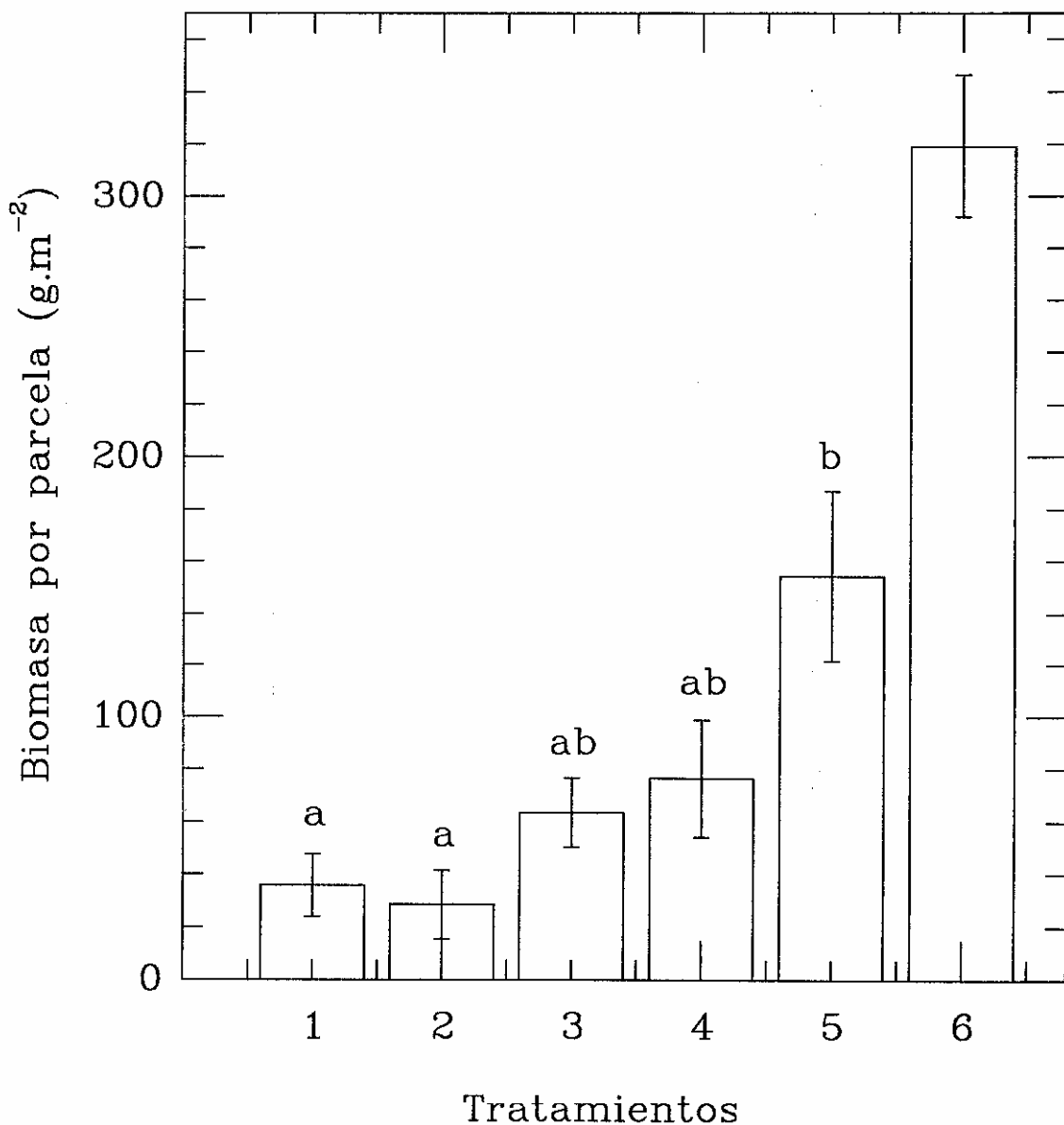


Figura 4. Medias y respectivos errores de la biomasa por parcela de *H. suaveolens*, medida en gramos de peso seco, para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

mente diferentes del control. Sin embargo, es importante notar que la **fecundidad** individual de los dos últimos tratamientos es 8 y 15 veces mayor, **respectivamente**, con relación al control, mientras que la fecundidad por parcela lo es de apenas 4 y 8 veces.

Si bien la relación $\text{fecundidad} \cdot \text{biomasa}^{-1}$ de los últimos cuatro tratamientos tiene valores medios calculados superiores a los de control y quema, solamente la correspondiente a la remoción de la vegetación es significativamente mayor (Figura 7).

2. Experimento sobre densidad

En las Figuras 8 a la 15 se muestran los resultados correspondientes a las parcelas monoespecíficas de *H. suaveolens* sometidas a clareo para obtener diferentes densidades iniciales.

La mortalidad en función de la densidad de siembra se muestra en la Figura 8, donde se observa una curva de saturación cuya máxima pendiente se observa en densidades intermedias (entre 25 y 200 ind.m⁻²).

Por otra parte, la biomasa por planta (Figura 9) desciende en dos órdenes de magnitud bajo los incrementos de densidad del experimento y más del 90% de dicho descenso se registra en un reducido intervalo de la variable independiente (entre 5 y 100 ind.m⁻²). La producción individual de semillas sigue el mismo patrón que la biomasa por planta, es decir, los mayores descensos en la producción se registran entre las densidades inferiores (Figura 10).

Considerando que la densidad podría tener efectos estimulantes o represores

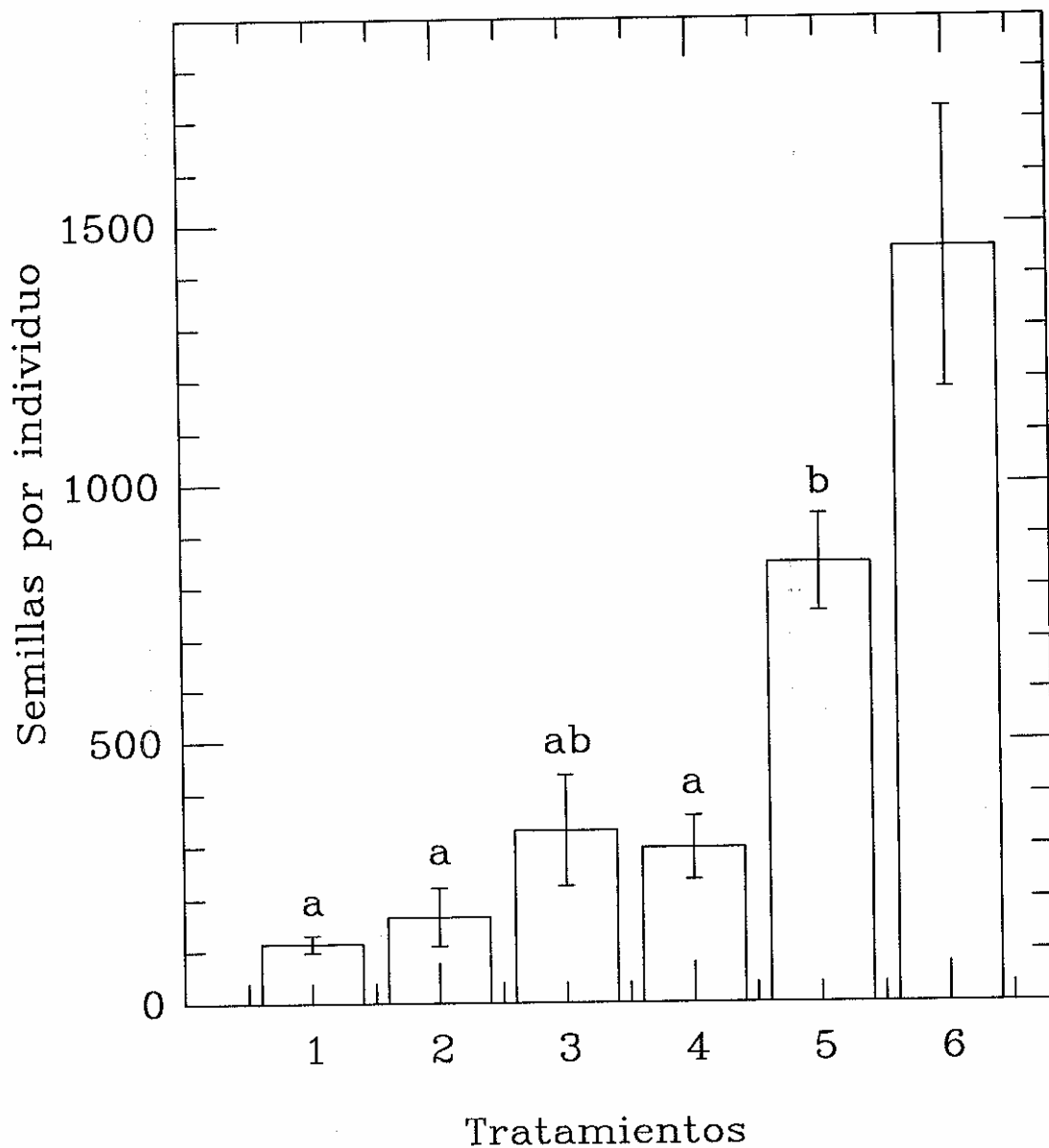


Figura 5. Valores medios y respectivos errores de la fecundidad individual de *H. suaveolens*, para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

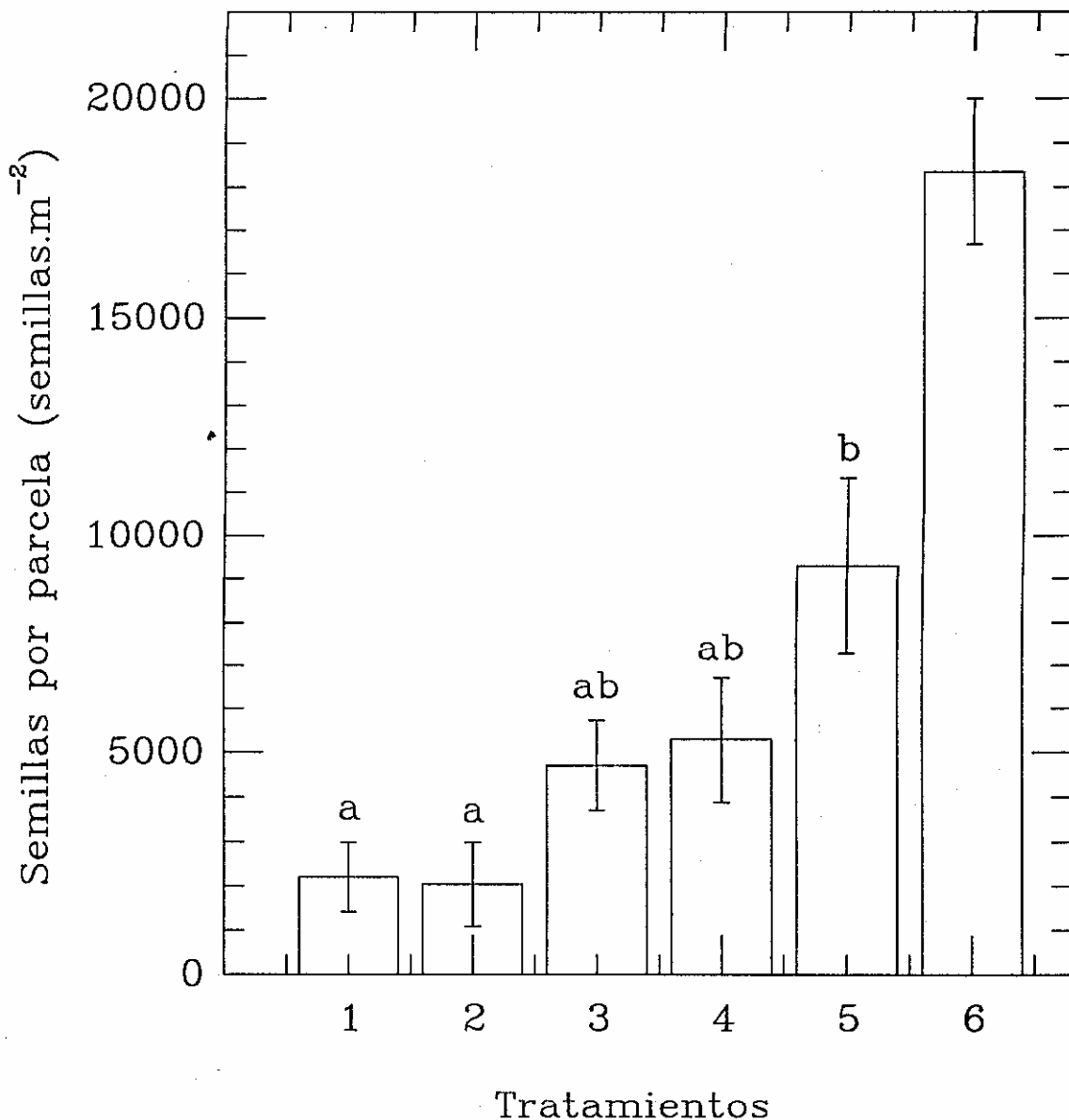


Figura 6. Medias, y respectivos errores de la fecundidad por parcela de *H. suaveolens* para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

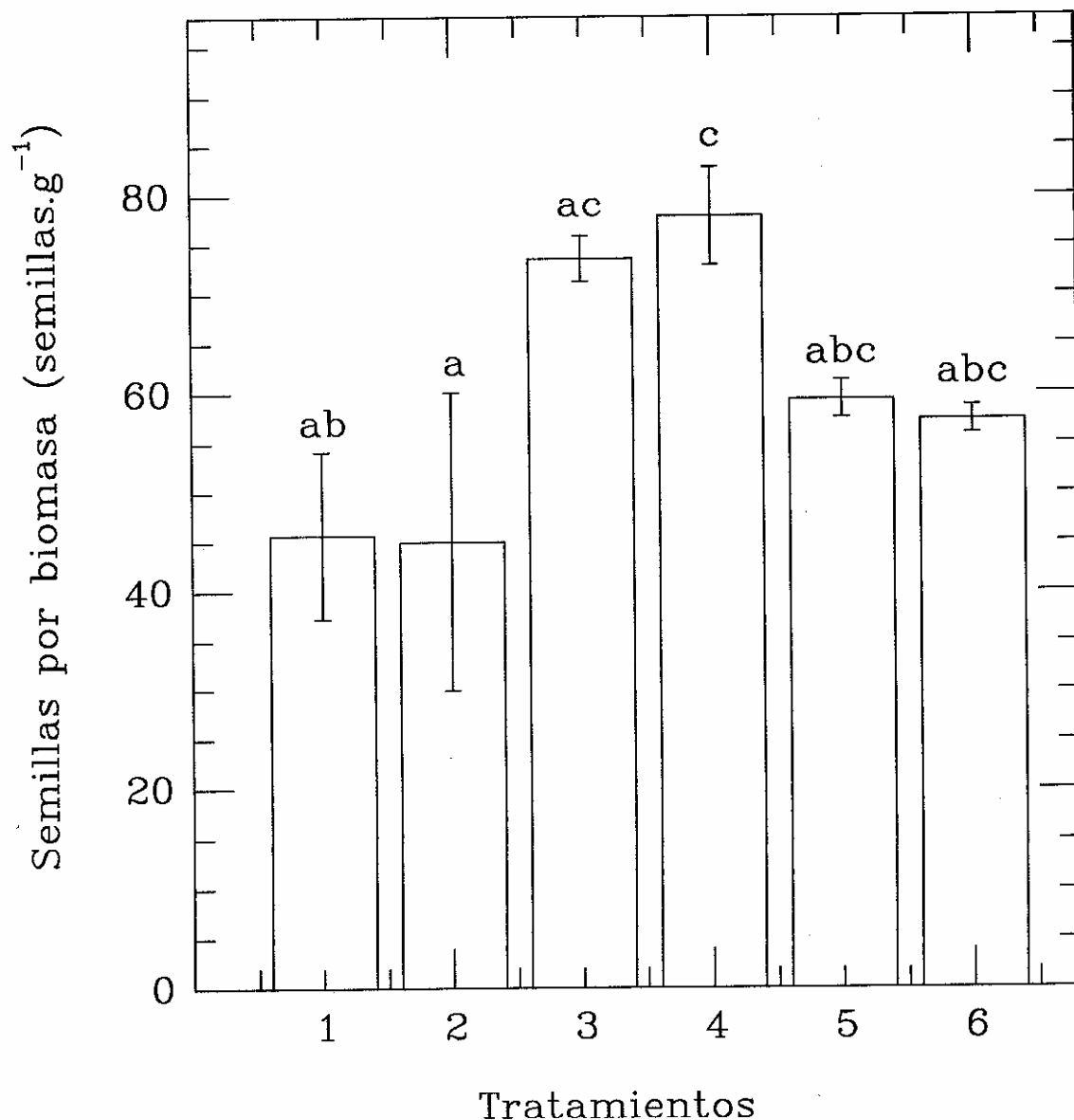


Figura 7. Valores medios y respectivos errores de la fecundidad con respecto a la biomasa de *H. suaveolens*, para distintos tratamientos de disturbio: (1) control, (2) quema al final de la estación seca, (3) corte de la vegetación, (4) remoción de la vegetación, (5) disgregación del suelo y (6) tratamientos 4 y 5 simultáneamente. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P = 0,0059$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

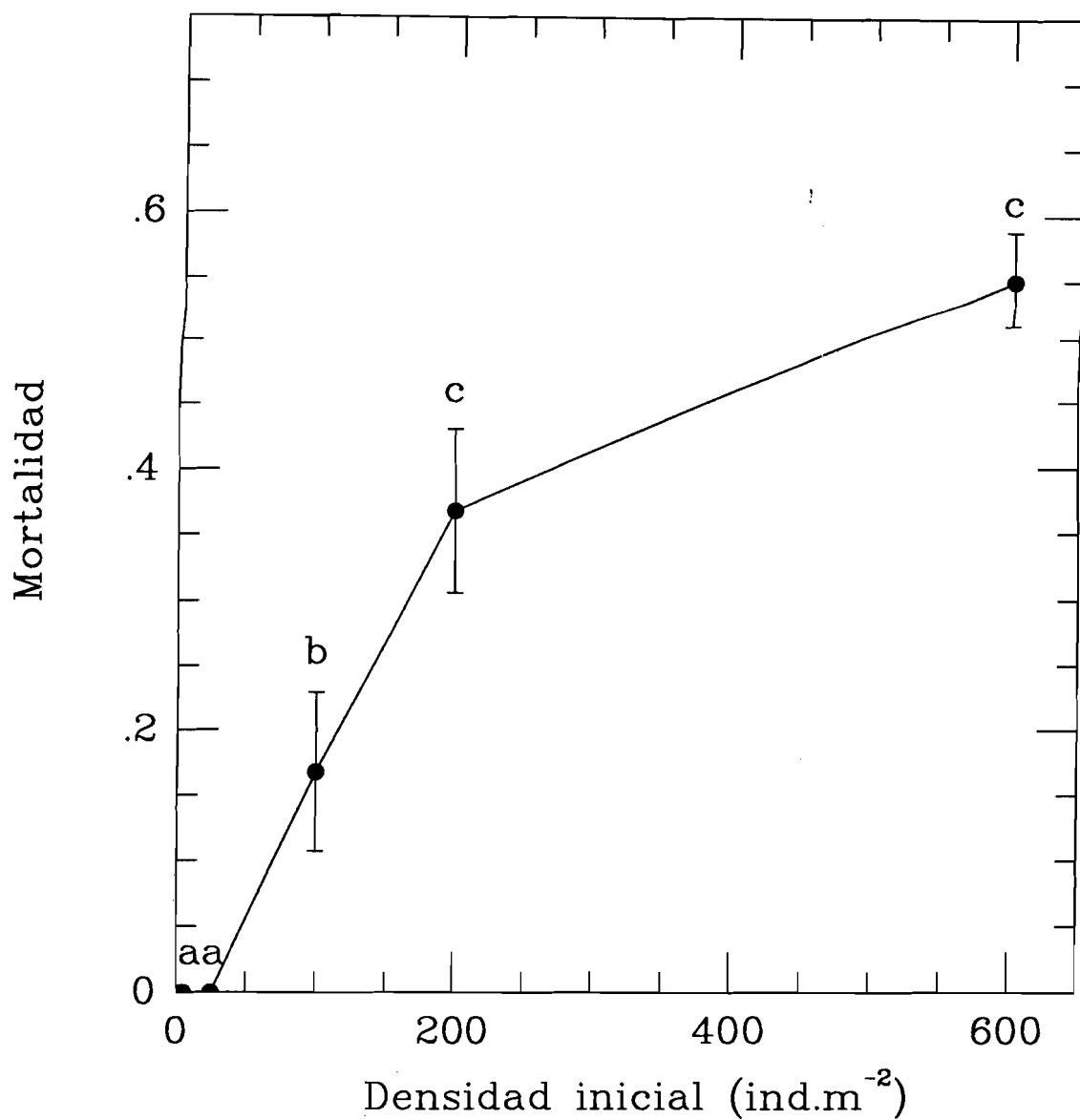


Figura 8. Medias y respectivos errores de la mortalidad de *H. suaveolens* a distintas densidades iniciales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

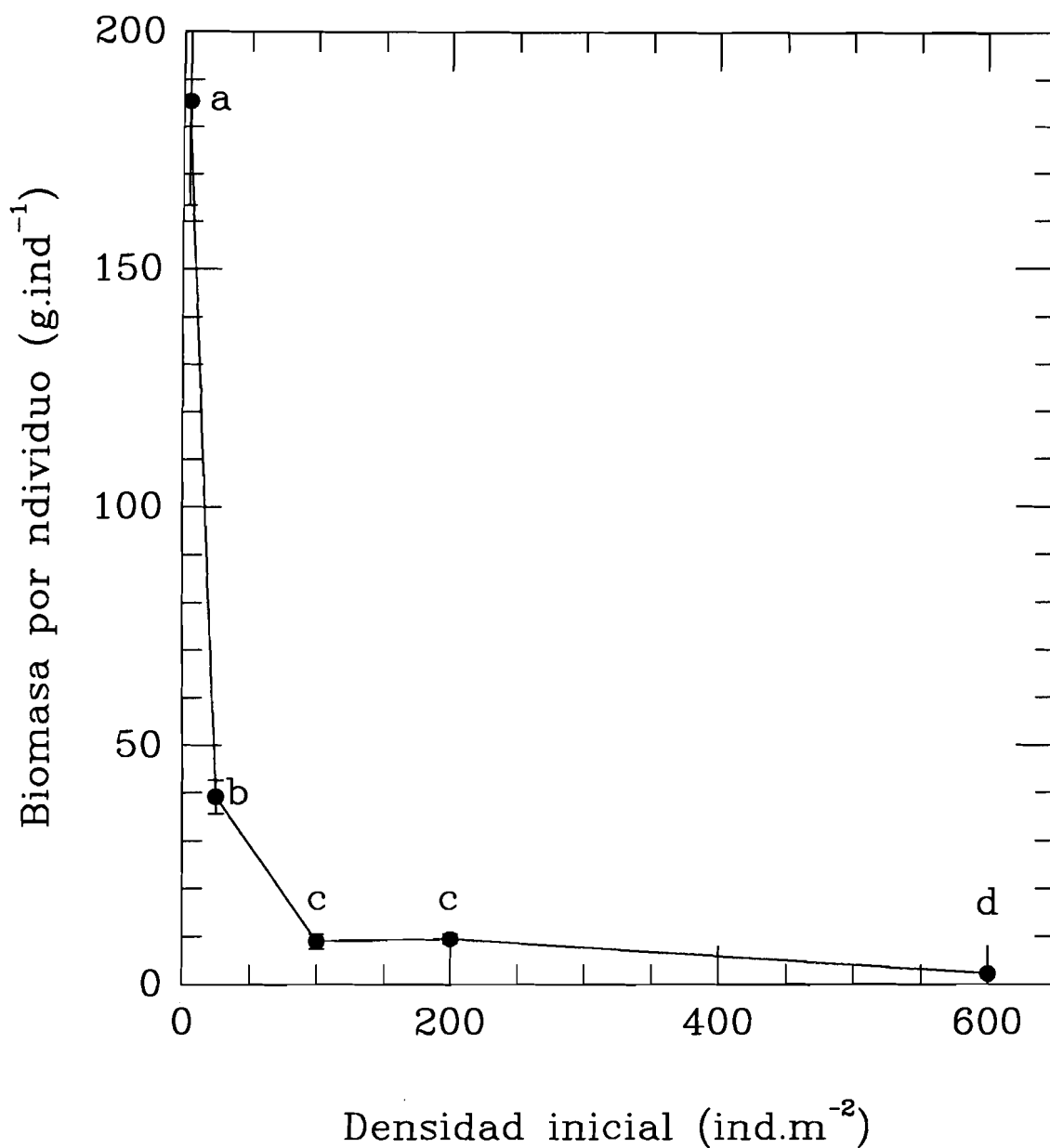


Figura 9. Medias y respectivos errores de la biomasa individual de *H. suaveolens*, medida en gramos de peso seco, a distintas densidades iniciales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

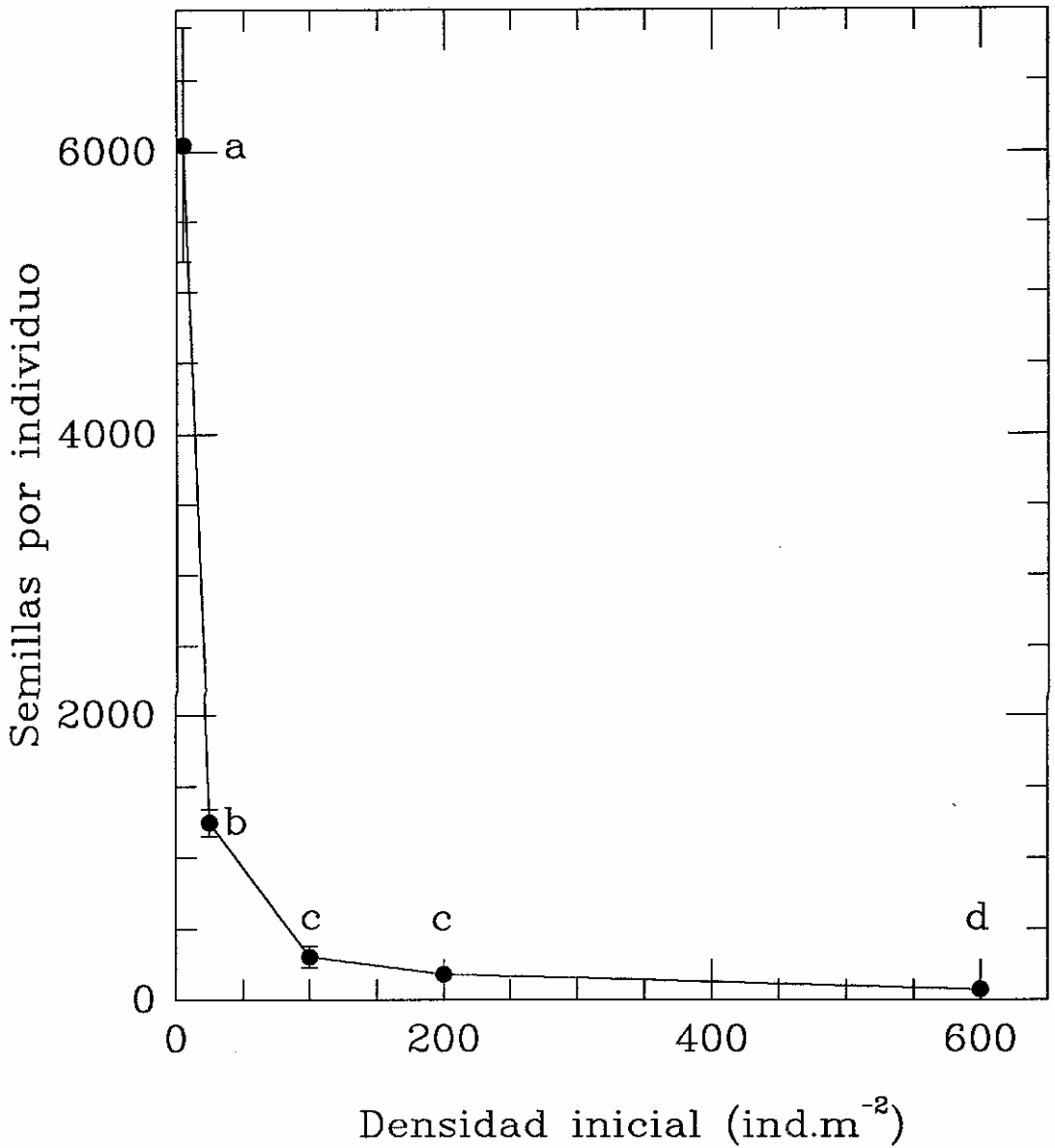


Figura 10. Medias y respectivos errores de la fecundidad individual de *H. suaveolens* a distintas densidades iniciales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

de la iniciación del proceso reproductivo y/o de la ubicación de fotosintetatos o biomasa en general, en estructuras reproductivas o vegetativas, se calculó la relación $\text{fecundidad} \cdot \text{biomasa}^{-1}$ para cada muestra. Las medias resultantes de este cálculo se presentan en la Figura 11, donde se puede observar que no existen diferencias significativas entre los tratamientos de densidad estudiados, según el respectivo análisis de varianza.

Dado que las densidades establecidas inicialmente no se mantienen a lo largo del experimento, debido principalmente a la mortalidad densodependiente, y ya que la fecundidad y la biomasa tienen una relación no lineal con la densidad, hemos expresado tanto las variables dependientes como la variable independiente en forma logarítmica, representando en la última la densidad final en lugar de la densidad establecida inicialmente (Figuras 12 y 13), observándose una relación lineal entre las variables con un alto grado de correlación.

Como no existe acuerdo en la literatura sobre la densidad a partir de la cual se considera que una población comienza un proceso de autoclareo (Lonsdale, 1990; Osawa y Sugita, 1989; Westoby, 1984; Weller, 1990, 1991), hemos calculado una serie de regresiones log-log entre la densidad final y la biomasa por parcela. La primera regresión se calculó incluyendo los cinco tratamientos de densidad, la segunda con los cuatro tratamientos de mayor densidad y así sucesivamente hasta los dos tratamientos de mayor densidad. Los resultados de estos cálculos se muestran en la Tabla 2, donde podemos observar un incremento de la pendiente a medida que la regresión se calcula con los datos de las densidades mayores, encontrándose que para los valores correspondientes a las dos densidades superiores la pendiente supera el valor de -1.5 establecido por la regla de autoclareo o regla de $-\frac{3}{2}$, revisada

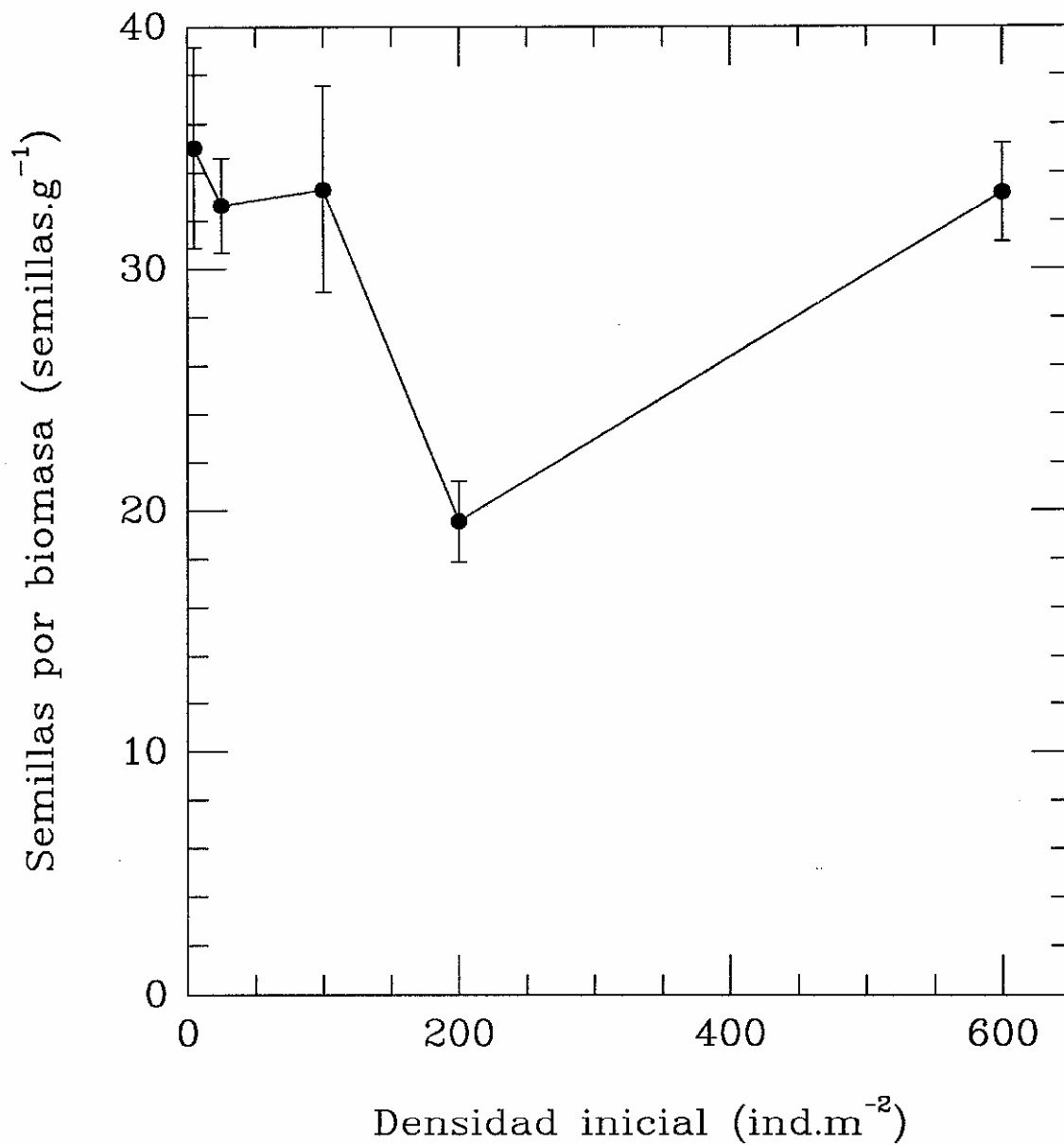


Figura 11. Medias y respectivos errores de la fecundidad con respecto a la biomasa de *H. suaveolens* a distintas densidades iniciales. En el análisis de varianza no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos.

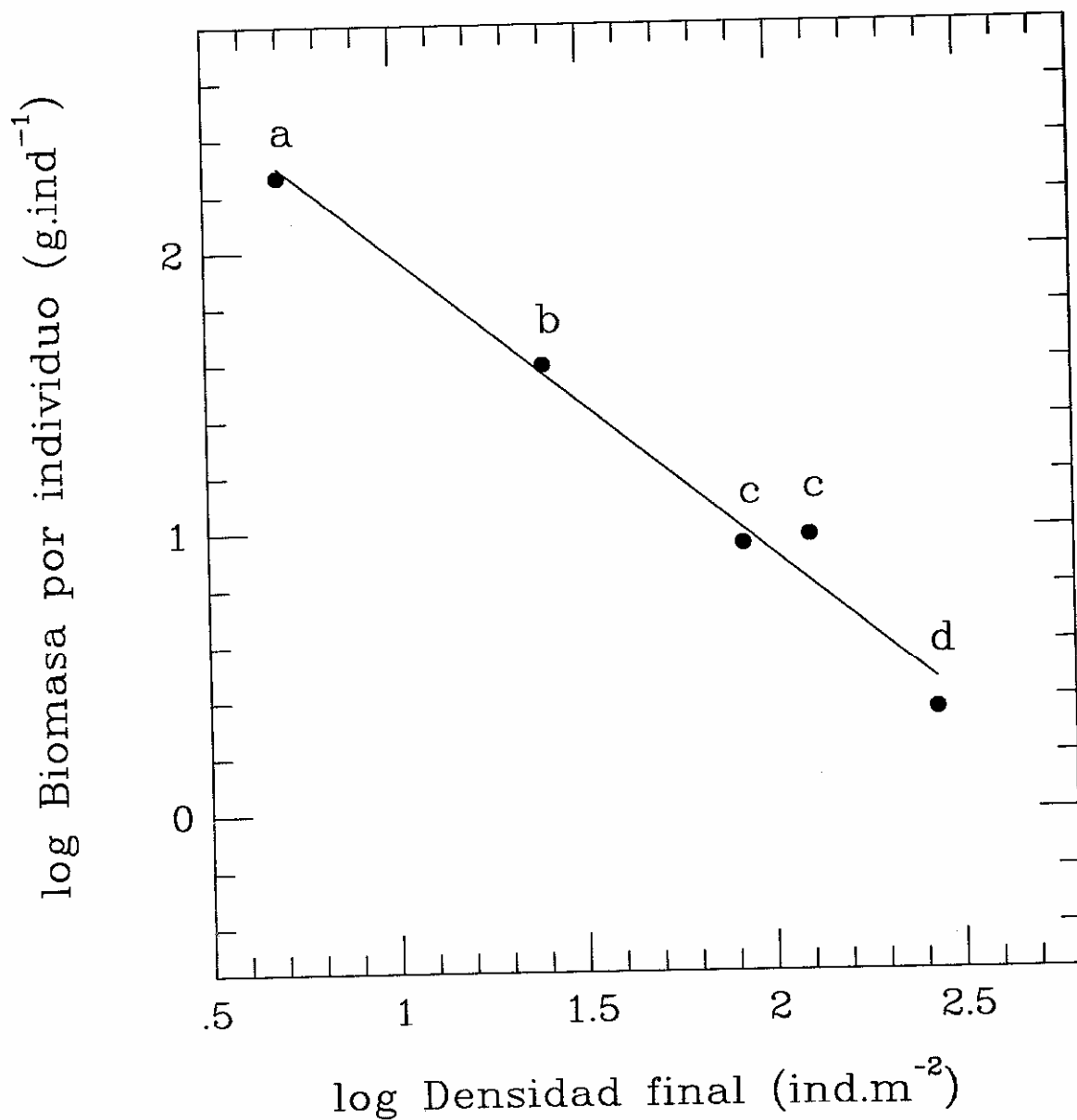


Figura 12. Medias de la biomasa individual de *H. suaveolens* a distintas densidades finales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí. La correlación entre ambas variables presenta un $r^2 = 0,93$.

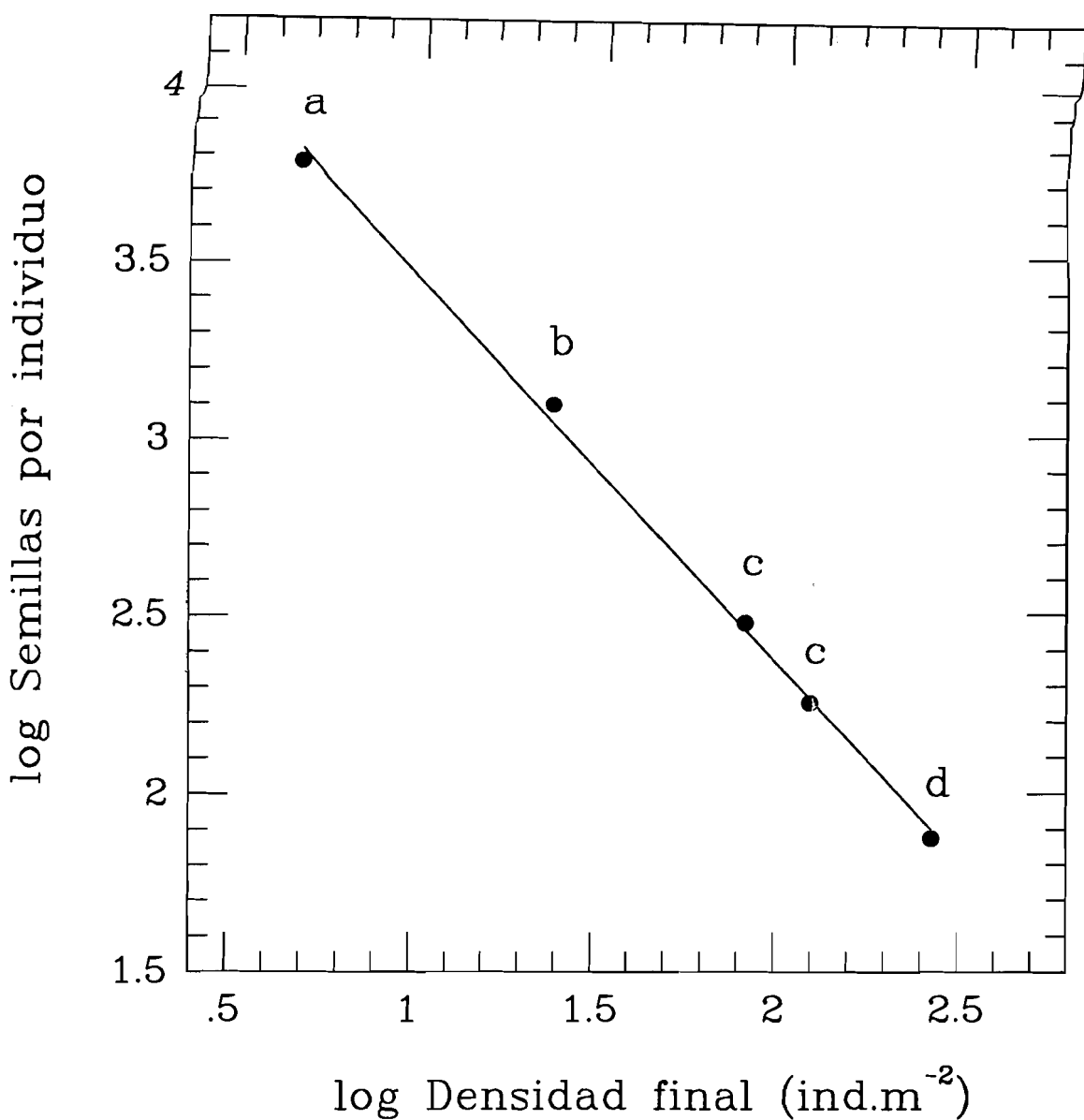


Figura 13. Medias de la fecundidad individual de *H. suaveolens* a distintas densidades finales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P < 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí. La correlación entre ambas variables presenta un $r^2 = 094$.

Tabla 2. Resultados de regresión y correlación de logaritmos de la biomasa individual con respecto a los logaritmos de las densidades finales para los tratamientos de densidad, indicándose en cada caso los rangos de densidad incluidos.

Densidad ^a	Constante	Pendiente	n	r ²
5-270	2,95	-1,02	40	0,93
25-270	3,13	-1,11	25	0,91
84-270	3,18	-1,13	15	0,73
126-270	4,18	-1,56	10	0,86

^a la densidad se expresa en ind·m⁻²

extensamente por Westoby (1984) .

Algunos autores han recomendado la presentación de la regla de autoclareao en términos de la biomasa·área⁻¹ en lugar de la biomasa promedio individual, la cual es matemáticamente equivalente y tiene una pendiente de $-\frac{1}{2}$ (Westoby, 1984). Estas recomendaciones se basan en las siguientes observaciones: (1) la biomasa individual promedio no es representativa de la distribución de tamaños y jerarquías que se establecen en la población (Westoby, 1984) y (2) el uso de la biomasa individual es estadísticamente inválido ya que una vez que comienza la mortalidad densodependiente, se viola el requisito de independencia de variables de la regresión (Firbank y Watkinson, 1987; Weller, 1987a). Sin embargo, estudiaremos nuestros resultados en términos de la biomasa promedio individual, puesto que no conocemos la distribución de tamaños y porque de este modo se obtiene una mejor correlación que con la biomasa por parcela. La biomasa por parcela (Figura 14) no varía significativamente con la densidad, a excepción de las parcelas a 25 ind·m⁻², las cuales dieron valores significativamente inferiores, excepto para la densidad de 200 ind·m⁻². La fecundidad por parcela también presenta un patrón similar a la biomasa por parcela, siendo significativamente superior para la densidad de 25 ind·m⁻² (Figura 15).

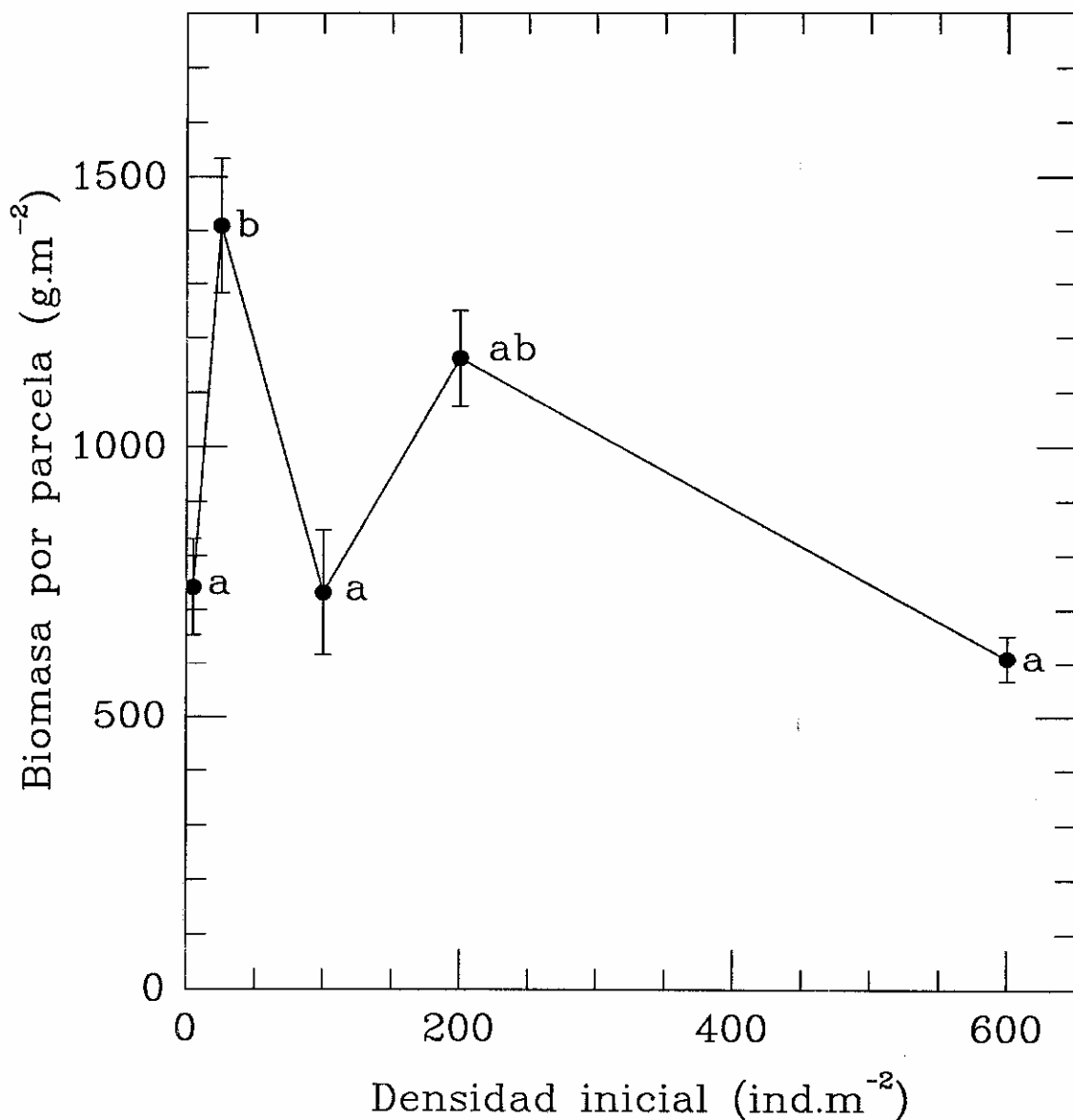


Figura 14. Medias y respectivos errores de la biomasa por parcela de *H. suaveolens*, medida en gramos de peso seco, a distintas densidades iniciales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P = 0,0001$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

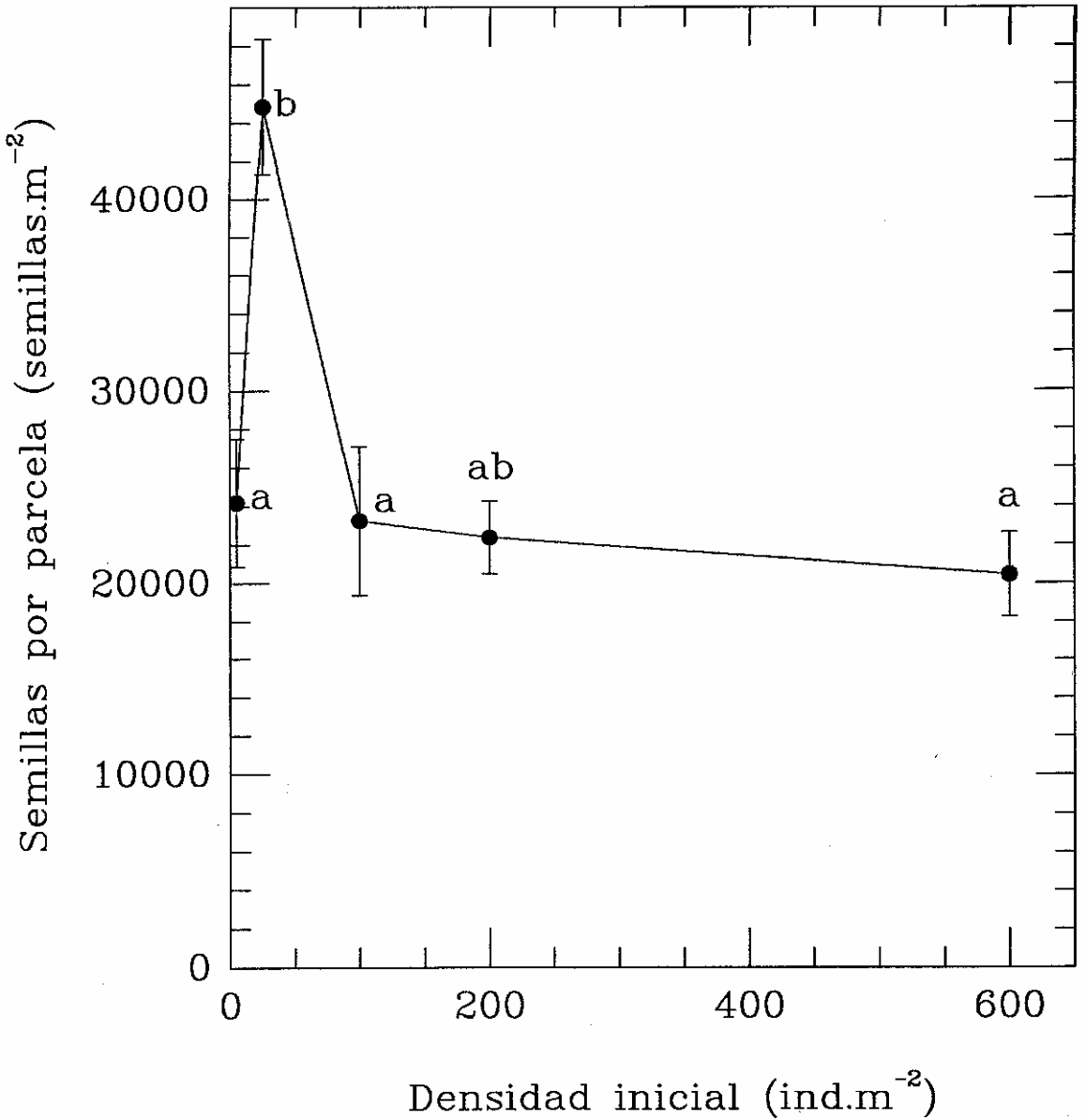


Figura 15. Medias y respectivos errores de la fecundidad por parcela de *H. suaveolens* a distintas densidades iniciales. El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los tratamientos ($P = 0,0002$). Medias con las mismas letras no difieren significativamente entre sí.

Finalmente, la prueba del posible efecto de insectos depredadores en el experimento de densidades, dió como resultado que las parcelas tratadas y no tratadas no presentan diferencias significativas en cuanto a las variables de biomasa total y reproductiva por parcela.

3. Resultados sobre la dinámica de las semillas de *H. suaveolens* en el suelo

En las 40 muestras de suelo tomadas en el campo y procesadas en el laboratorio según el procedimiento ya descrito, sólo se encontraron algunos restos de semillas aparentemente comidas por insectos y semillas en apariencia enteras, pero sin embrión ni cotiledones. Con el objeto de evadir posibles errores en el hallazgo de las semillas en las muestras de suelo, ya que una mínima fracción de semillas sobrevivientes en el suelo de un año a otro puede ser determinante en la dinámica demográfica de una especie anual (Caswell, 1989), se procedió a colocar la fracción lavada y tamizada de cada muestra, que de acuerdo al tamaño de la malla del tamiz podía contener semillas de *H. suaveolens*, en la cámara de germinación tal como se describió en materiales y métodos. El resultado fue una germinación abundante de especies, particularmente de gramíneas, pero ausencia total de ejemplares de *H. suaveolens*.

Los resultados del experimento sobre supervivencia de semillas en el suelo a lo largo del año, se pueden observar en la Tabla 3. El análisis de varianza de dos vías (fecha y profundidad) mostró que la mortalidad en el tratamiento de marzo de 1989 en superficie es significativamente inferior a las demás ($P = 0,002$).

El tercero de estos experimentos, relacionado con la determinación de la

Tabla 3. Valores medios de los porcentajes de semillas que germinaron, de semillas que no germinaron pero permanecían viables y de semillas muertas al final de la época seca (marzo de 1989) y al final de la época de lluvias (enero de 1990).

Fecha	Profundidad ^a	n ^b	%Germinabilidad	%Viabilidad	%Mortalidad
03/89	0	10	57,22 ± 4,10	7,08 ± 2,59	35,70 ± 2,55
03/89	5	8	34,29 ± 3,48	10,35 ± 1,83	55,37 ± 3,66
01/90	0	8	32,90 ± 6,57	0,93 ± 0,46	66,17 ± 6,64
01/90	5	9	33,12 ± 4,86	2,06 ± 1,38	64,81 ± 5,40

^a la profundidad se expresa en cm.

^b n representa el número de réplicas de cada tratamiento.

posible actividad de depredadores y/o dispersores, no tuvo resultado útil, pues para el momento en que las muestras debían ser llevadas del campo al laboratorio, éstas mostraban signos de perturbación como remoción de la hojarasca, pérdida importante del suelo contenido en las cajas de Petri en algunos casos y deterioro de las mismas en otros, probablemente causado por ganado o pequeños mamíferos. Las muestras que se encontraron en mejor estado fueron llevadas al laboratorio, pero en las mismas no se encontraron rastros de semillas.

DISCUSIÓN

1. Sobre el tipo de disturbio que favorece la invasión de *Hyptis suaveolens*

Nuestra primera hipótesis, referente al fuego como factor insuficiente para promover el dominio local de la especie, se confirmó a través de los experimentos que llevamos a cabo, contrariamente a lo sugerido por González (1967). De hecho, no se detectaron diferencias significativas con respecto al control para ninguna de las variables consideradas, por lo que se puede afirmar que ni la incorporación de nutrientes a través de las cenizas ni la eliminación de la biomasa epígea de las demás especies favorecen sustancialmente la presencia de *H. suaveolens*.

Por otra parte, el posible efecto negativo del fuego sobre depredadores de semillas no se manifestó en los resultados, pues no hubo un incremento en el número inicial de semillas que germinaron, con respecto al control, lo cual indica que dicho efecto, si existe, no es suficiente para superar significativamente los daños que la quema puede ocasionar a semillas y/o plántulas.

La segunda hipótesis planteada, relacionada con el efecto del corte de la vegetación sobre la ocupación exitosa del espacio por parte de *H. suaveolens*, también se confirmó con los resultados obtenidos. En otras palabras, la eliminación de la

biomasa epígea mediante corte no representa un disturbio que incrementa de manera significativa la supervivencia, la biomasa o la fecundidad de *H. suaveolens*.

Los resultados de los tratamientos de quema y corte permiten afirmar que si bien la eliminación de la biomasa epígea podría favorecer la germinación, el establecimiento y el crecimiento de *H. suaveolens* gracias a la disminución de la competencia por la luz (Wulff, 1973, 1987), la quema (Sarmiento y Monasterio, 1975; Silva y col., 1990) y/o el corte (McNaughton, 1983; Hodgkinson y col., 1989), pueden estimular el crecimiento de las especies perennes de la sabana, representando un obstáculo para el establecimiento y desarrollo de *H. suaveolens*, contrarrestando los posibles efectos positivos de estos tratamientos sobre ésta.

El tratamiento de remoción de la vegetación tampoco mostró diferencias significativas con respecto al control con ninguna de las variables consideradas, a pesar de que cabría esperar una respuesta cuantitativa superior a la de los tratamientos de quema y corte de la vegetación, debido a la reducción de la competencia radicular y la ausencia de tratamientos estimulantes del crecimiento de las especies perennes (quema y corte). Ésto nos permite concluir que: (1) la competencia a nivel del suelo no parece ser muy importante y que (2) al menos para las condiciones del experimento, el estímulo al crecimiento de las especies perennes mediante el corte o la quema no representa una desventaja adicional para el establecimiento y desarrollo de *H. suaveolens*.

En la tercera hipótesis hemos propuesto que *H. suaveolens* requiere para la invasión exitosa del espacio, la presencia simultánea de dos eventos: la disgregación del suelo y la remoción de la vegetación. Las evidencias encontradas apoyan esta hipótesis, aunque ella debe ser analizada con más detalle:

Tanto el tratamiento de disgregación del suelo como el de disgregación del suelo y remoción de la vegetación presentan valores estadísticamente diferentes al control y entre ellos, para todas las variables, excepto para la supervivencia y la relación fecundidad·biomasa⁻¹, lo cual nos permite afinar la mencionada hipótesis: la disgregación del suelo es el disturbio necesario para incrementar significativamente el éxito de *H. suaveolens* en comunidades de sabana, pero su efecto puede ser incrementado de manera importante cuando este disturbio es acompañado por la remoción de las demás especies presentes, siendo dicha remoción por sí sola insuficiente para favorecer el dominio local de esta especie.

Las observaciones anteriores nos permiten afirmar que prácticas agronómicas como el arado y extracción de la vegetación al final de la época seca son las más favorables a la invasión de la maleza en estudio. Las causas de este hecho apuntan en dos direcciones no excluyentes: (1) la exposición a la superficie del suelo de semillas enterradas, provenientes de un banco de semillas transitorio o duradero, las cuales reciben los requerimientos mínimos de luz para germinar y (2) la descompactación y aireación del suelo, las cuales favorecen el establecimiento y desarrollo de *H. suaveolens*, gracias a la presencia de condiciones más favorables a la penetración de las raíces y, probablemente, una mayor disponibilidad de nutrientes gracias a la eliminación de las especies competidoras y/o al aumento de la actividad de la microflora debido a la oxigenación del suelo. La primera de las causas parece menos probable, al menos para las condiciones de nuestros experimentos (ubicados cerca de una mata, donde la lluvia de semillas debió ser abundante y por ello su disponibilidad no limitante), pues no se observó un incremento en el número inicial de individuos, con respecto al control, como puede constatarse en la Tabla 1.

En un intento de profundizar en la comprensión de los mecanismos que le permiten a *H. suaveolens* estar siempre presente en la sabana y dominar en presencia de ciertas condiciones de disturbio, se determinó la relación fecundidad·biomasa⁻¹ para cada uno de los tratamientos (Figura 7). Llama la atención que el máximo valor de este coeficiente, el cual representa el reparto de recursos en reproducción, se obtuvo para el tratamiento de remoción de la vegetación, y que además, éste sólo es significativamente diferente del control y del tratamiento de quema. La explicación a este hecho no luce sencilla, pero podría estar relacionada con la disponibilidad de los nutrientes en el suelo, los cuales en el control y los tratamientos de quema y corte son objeto de competencia con otras especies. Esta proposición adquiere más sentido si se considera el marcado oligotrofismo que caracteriza los suelos de las sabanas, producto de la volatilización del nitrógeno causada por el fuego y la baja solubilidad del fósforo debido a la saturación del complejo absorbente por aluminio (Sarmiento, 1984).

La explicación propuesta anteriormente no es satisfactoria, pero podría ser, al menos parcialmente, responsable del fenómeno pues coincide con los resultados de Huennecke y col. (1990), quienes observaron que la composición específica de un pastizal después de un disturbio dependía directamente de la disponibilidad de nutrientes, independientemente del disturbio físico. De modo similar Tripathi (1985) encontró que malezas del género *Galinsoga* son reguladas por factores como la textura, humedad y contenido de nitrógeno del suelo. Además, se sabe que las especies asociadas a etapas sucesionales avanzadas son perennes con un buen desarrollo radicular y, por lo tanto, compiten eficientemente por los nutrientes (Gleeson y Tilman, 1990), en consecuencia, la eliminación de las especies perennes probablemente crea

condiciones de mayor disponibilidad de nutrientes para *H. suaveolens*.

En base a los análisis precedentes, podemos concluir que cualquier estrategia de control de *H. suaveolens* debe tomar en consideración los siguientes aspectos:

- El arado o disgregación del suelo es el principal factor que favorece la invasión exitosa de esta maleza, aumentando su perfil en el ciclo de crecimiento que sigue a dicho disturbio y en ciclos posteriores, a través del sensible aumento de la fecundidad.
- Si al anterior disturbio se agrega la remoción de las especies perennes, la respuesta en términos de biomasa y fecundidad es aún mayor, por lo tanto la interferencia en las especies de cultivo es probablemente más importante.
- Como la causa de fondo del primer punto parece estar relacionada con la disponibilidad de nutrientes en el suelo, se podría esperar que *H. suaveolens* aumente su importancia en terrenos sometidos a fertilización, lo cual es característico en malezas de cultivo (National Academy of Sciences, 1982).
- Aunque el papel del balance de nutrientes en el suelo con relación a la asignación de biomasa a la reproducción no esté claro, es probable que la fórmula de fertilización afecte este parámetro.

2. Las respuestas de *H. suaveolens* a los efectos de la densidad

Hemos visto que *H. suaveolens* presenta un desarrollo óptimo bajo disturbios que incluyen arado o disgregación del suelo y eliminación de especies competidoras,

situación en la cual la especie tiene el máximo desarrollo individual en términos de biomasa y producción de semillas, sin cambios significativos en la supervivencia. La consecuencia de ello es que bajo estas condiciones favorables, la especie estará sometida a control por la competencia intraespecífica debido al aumento del número de individuos por área. En este sentido, discutiremos nuestros resultados en el marco de la cuarta hipótesis, la cual propone que la biomasa y los parámetros demográficos son afectados por las densidades de los parches monoespecíficos.

La importancia de la mortalidad densodependiente en plantas anuales es muy diversa. En algunos casos ésta no se manifiesta o es poco importante (Ellison, 1987; Shaw, 1987; Smith, 1983; Watkinson y col., 1989) y en otros es determinante en la dinámica de las poblaciones (Bazzaz y Harper, 1976; Schmitt y col., 1987; White y Harper, 1970). *H. suaveolens* pertenece al segundo grupo, dado que la mortalidad supera el 50% bajo las máximas densidades del experimento y, fundamentalmente, porque la respuesta de esta variable a la densidad no es lineal (Figura 8), manifestándose la densodependencia (Begon y Mortimer, 1981), la cual detectamos a partir de los 100 ind·m⁻².

Los cambios en la pendiente observados en la Figura 8 merecen atención, puesto que muestran que a densidades intermedias la tasa de mortalidad es mayor, lo cual no tiene explicación a la luz de lo que se conoce sobre el tema. Más aún, se esperaría que la pendiente aumente con la densidad, porque de lo contrario no estarían actuando los mecanismos de regulación que impiden la superpoblación (Begon y Mortimer, 1981; Watkinson y col., 1989). Una posible causa del fenómeno de reducción de la pendiente a altas densidades es que por encima de 200 ind·m⁻², se acentúan o aparecen nuevos mecanismos de plasticidad. Ésto no ha sido reportado,

habiéndose reconocido sólo la mortalidad y la plasticidad, en forma general, como mecanismos de respuesta a los efectos de la competencia intraespecífica en plantas (Antonovics y Levin, 1980; Begon y Mortimer, 1981).

La fecundidad individual presenta una relación logarítmica (inversa y convexa) (Figura 10), lo cual indica que la fecundidad es severamente afectada por la densidad, similar a lo obtenido por Matthies (1990), Watkinson (1990) y Watkinson y Harper (1978). A diferencia de Watkinson y col. (1989), quienes muestran que la dinámica de una planta anual de las sabanas australianas está gobernada por la fecundidad densodependiente y la mortalidad densoindependiente. La dinámica de *H. suaveolens* depende tanto de la mortalidad como defecundidad densodependientes y quizás también de la mortalidad densoindependiente, aunque hemos podido comprobar que al menos la herbívora por parte de insectos durante la fase de crecimiento no es importante.

La biomasa·individuo⁻¹ muestra un patrón semejante al de la fecundidad individual (Figura 9) y una tendencia similar a las reportadas en la literatura (Snaydon, 1980; Thrall y col., 1989; Westoby, 1984; White, 1985), es decir, una relación inversa y convexa. Wulff (1987) encuentra que *H. suaveolens* tiene una gran capacidad de aclimatación a la sombra, sin embargo ésta reduce el peso seco total de la planta, por lo que presumimos que el sombreo entre plantas en los tratamientos de mayor densidad juega un papel importante en la reducción del peso seco individual. Basándonos en lo anterior, y en los resultados mostrados en la Figura 11, donde se observa que la relación fecundidad·biomasa⁻¹ no presenta cambios significativos con la densidad, podemos afirmar que la fecundidad de la población está determinada por la acumulación de biomasa y que ésta a su vez depende de la densidad. Ésto

coincide con los resultados de Farris y Lechowicz (1990) para una especie anual, en la cual la producción de frutos está altamente correlacionada con la biomasa vegetativa de la planta, pero en este caso la producción de mayor número de frutos trajo consigo la producción de frutos más pequeños, lo cual no ocurrió en nuestro caso.

A las observaciones anteriores podemos agregar que, la relación entre la densidad final y la biomasa o la fecundidad individuales guardan una relación logarítmica bastante precisa, como puede observarse en las Figuras 13 y 14, lo cual se confirma con los respectivos valores de r^2 cercanos a 1, semejante a lo observado por Watkinson (1985) y diferente de lo reportado por Smith (1983), quien encontró que densidades intermedias de *Floerkea proserpinacoides* no afectan la producción individual de semillas. El resultado obtenido para *H. suaveolens* es de notable utilidad práctica, puesto que permite predecir la biomasa y la fecundidad de la población, al menos para las condiciones de luz y fertilidad del experimento.

Como mencionamos anteriormente, los procesos densodependientes en plantas se caracterizan por la presencia de dos tipos de respuestas: la plasticidad y la mortalidad (Watkinson y Harper, 1978). La importancia relativa de cada una depende de la capacidad de la especie para responder con mecanismos de plasticidad y del grado de superpoblación o densidad a la que crece la población (Antonovics y Levin, 1980; Westoby, 1984). En este sentido, la regla de $-\frac{3}{2}$, propuesta por Yoda y colaboradores (Westoby, 1984), establece que una vez que la mortalidad densodependiente o autoclereo se manifiesta, la población inicia una trayectoria recta con pendiente $-\frac{3}{2}$ en un diagrama de log biomasa individual vs. log densidad. Esta conceptualización cuantifica los dos tipos de efectos que sobre las plantas tiene la densidad durante el crecimiento de una cohorte: (1) un efecto negativo sobre el tamaño

individual y (2) un incremento de la mortalidad (Watkinson, 1985). Como hemos visto, ambos efectos fueron observados en la población estudiada de *H. suaveolens*, por lo que intentamos analizar estos resultados en el contexto de dicha regla.

En los resultados presentados en la Tabla 2, podemos observar que con el aumento de la pendiente asociado a las densidades superiores, se incrementa el valor del término independiente, lo cual probablemente sólo es consecuencia de los cambios de dicha pendiente. La reducción en los valores de r^2 podría estar determinada por una menor correlación real entre las variables, pero también podría explicarse por la reducción en el número de observaciones. Por otra parte, la posición de los puntos medios en el diagrama de log biomasa vs. log densidad con los que se calcularon las mencionadas regresiones (Figura 12) no presentan una trayectoria parabólica, como muestran Begon y Mortimer (1980), basados en el modelo propuesto por Watkinson (1980). Estos resultados sólo nos permiten hacer las siguientes afirmaciones:

- La regla de autoclareao presenta serias dificultades para ser contrastada y comprobada con datos experimentales, debido a que la selección de los rangos de densidades a considerar para el cálculo de la regresión es totalmente arbitraria. En el mejor de los casos se podría obtener una pendiente máxima a partir de cierta densidad, determinada empíricamente para cada población, tal como proponen Osawa y Sugita (1989).
- El corte con las ordenadas ($a = 4,18$), para la recta de máxima pendiente ($b = -1,56$), es relativamente bajo comparado con los datos recopilados por White (1980) para 30 especies herbáceas y arbóreas, en los cuales dicho corte se encuentra en un rango de 6-7. Westoby (1984) y Duarte y Kalff (1987), han

propuesto que el sombreado o la disminución en la disponibilidad de luz puede disminuir la constante sin cambios asociados de pendiente. Sin embargo, no podemos afirmar nada al respecto ya que no conocemos las características fisiológicas ni morfológicas de las especies a comparar, así como tampoco conocemos las condiciones lumínicas en las que se obtuvieron los valores de biomasa de estas especies, puesto que la longitud del fotoperíodo y la presencia de doses pueden modificar sensiblemente los resultados.

- Es probable que la regla de autoclareao no sea más que un descubrimiento empírico de una relación geométrica-espacial que se aleja o se acerca a la recta teórica (con pendiente $-\frac{3}{2}$) en la medida en que cambia la morfología de las plantas y la luz es aprovechada con mayor o menor eficiencia (Norberg, 1988; Weller, 1987b, 1989), razón por la cual el problema del autoclareao debe ser interpretado enfocando las variaciones en torno a la recta teórica con relación a los cambios en la cantidad de biomasa por espacio y con ello a las respuestas plásticas de la especie. En nuestro caso, sin duda, el aprovechamiento del espacio por parte de las plantas de *H. suaveolens* se hace más eficiente a medida que aumenta la densidad, puesto que la pendiente se incrementa con ésta. Sin embargo, la ausencia de una teoría y de una estandarización de las condiciones de los experimentos que contribuyan al entendimiento de estas variaciones, limita las posibilidades de interpretación de nuestros resultados.

El impacto de la especie desde el punto de vista de la ocupación del espacio con respecto a la densidad muestra un óptimo alrededor de los 25 ind·m⁻², como puede observarse en las gráficas de biomasa y fecundidad por parcela (Figuras 14 y 15). Este hecho tiene tres posibles explicaciones no excluyentes:

1. Para densidades mayores que la óptima, la colocación de biomasa en la planta, en general, y en especial en tejidos reproductivos, se hace menos eficiente, debido, probablemente, al autosombreo y/o a los cambios morfológicos inducidos por éste (Ballaré y col., 1988; Barnes y col., 1990; Schmitt y col., 1987 y Weiner y col., 1990). En las densidades inferiores al óptimo la radiación incidente por superficie no es aprovechada totalmente y, en las densidades superiores al óptimo, el autosombreo causa la muerte de las hojas en la parte inferior del tallo, en detrimento de la biomasa reproductiva y de las medidas de biomasa total. Estos resultados coinciden con los presentados por Snaydon (1980), según los cuales la biomasa total de maíz por área alcanza un máximo a cierta densidad, el cual se mantiene aún con densidades muy superiores, mientras la cosecha de granos presenta un valor máximo alrededor de un rango de densidad relativamente pequeño. En este caso probablemente se cuantificó toda la biomasa, bien sea porque el autosombreo no causa la muerte de las hojas, o porque se incluyó la biomasa de estas hojas.
2. La población sufre un proceso de sobrecompensación, como lo explica Watkinson (Begon y Mortimer, 1980), según el cual la biomasa-área⁻¹ de algunas poblaciones responde a la densidad no mediante una curva de saturación, como podría esperarse, sino que a partir de una cierta densidad la biomasa por área se reduce siguiendo una trayectoria con pendiente negativa.
3. La reducción en la duración de la fase de producción de semillas con el aumento de la densidad, puede traer consigo una reducción de la biomasa destinada a la reproducción (Antonovics y Levin, 1980; McConnaughay y Bazzaz, 1991; Schmitt y col., 1987; Smith, 1983).

3. Sobre la dinámica de supervivencia de las semillas de *H. suaveolens*

Los resultados de la búsqueda de semillas de *H. suaveolens* en las muestras de suelo parecen mostrar que ésta no presenta banco duradero de semillas. Sin embargo, en el experimento de supervivencia, un año después de la dispersión, la supervivencia de las semillas fue cercana al 35% (Tabla 3). Esto coincide con los resultados de Wulff y Medina (1971), quienes reportan una supervivencia cercana al 50% al cabo de un año en semillas de la misma especie almacenadas en el laboratorio. En el caso de nuestros resultados, se trata probablemente de un muestreo insuficiente o inadecuado, dado que la densidad de semillas por área probablemente es muy baja, especialmente si la dispersión y/o la depredación de semillas son importantes. Aunque no conocemos la magnitud de la depredación de semillas, al menos por parte de animales cuyo tamaño les impide atravesar la malla de las bolsas utilizadas en el segundo experimento, es probable que al menos una pequeña fracción sobreviva y represente cantidades significativas para la formación de un banco duradero de semillas.

La reducción en el tiempo de la fracción de semillas vivas que no germinan (viabilidad) se explica por el proceso de postmaduración de las semillas reportado por Wulff y Medina (1971), el cual probablemente tiene un importante valor adaptativo en el medio ambiente de la sabana pues: (1) previene a las plántulas de la desecación al principio de la estación de lluvias, cuando éstas son más irregulares, (2) podría jugar un papel importante en la evasión de las semillas a depredadores y quema en los frutos, los cuales están muy expuestos y son altamente inflamables, y (3) favorecer a la dispersión en el suelo por parte de animales.

En general, la mortalidad de las semillas en el suelo, para las distintas profundidades y fechas, no varía demasiado y sólo significativamente inferior en la superficie pocos meses después de su dispersión. Aparentemente, la profundidad y el tiempo aumentan la probabilidad de ataque por parte de hongos y/o depredadores de semillas, a pesar de que el efecto de depredadores podría estar subestimado ya que la malla donde fueron colocadas las semillas excluye a los de mayor tamaño. Ésto es semejante a lo encontrado para malezas del género *Eupatorium*, en las cuales la supervivencia de semillas enterradas decreció con el tiempo (Tripathi, 1985).

Por otra parte, Wulff (1973, 1985) reporta un rango de distribución de tamaños en semillas de *H. suaveolens* entre 0,5 y 5 mg, incluso dentro de una misma planta y diferentes requerimientos de luz para la germinación, de acuerdo al tamaño. Esto sugiere, como la misma autora lo ha propuesto, una estrategia que le permite a la especie colonizar nuevos ambientes (con semillas pequeñas) y competir cerca de la planta madre (con semillas grandes), confirmándose lo expresado por Janzen (1977), según el cual no existe un tamaño óptimo sino un rango óptimo en el tamaño de las semillas, el cual depende del hábitat.

En el primer caso, las semillas pequeñas tienen una mayor probabilidad de dispersión en el espacio debido a su tamaño (McConnaghay y Bazzaz, 1987; Symonides, 1988; Venable y Brown, 1988; Zammit y Zedler, 1990), y en el tiempo debido a sus requerimientos de luz para germinar (Symonides, 1988; Venable y Brown, 1988; Wulff, 1973, 1985). Además, las semillas pequeñas en el caso de la especie en estudio, son más abundantes (Wulff, 1973), lo cual posiblemente se ha seleccionado a causa de su menor probabilidad de supervivencia, su mayor exposición a patógenos y depredadores como consecuencia de la dispersión espacio-temporal y a la incon-

veniencia de densidades de germinación muy altas alrededor de la planta madre (Symonides, 1988). En el segundo caso, las semillas grandes son menos susceptibles a la dispersión (McConnaghay y Bazzaz, 1987), poseen menores requerimientos de luz para germinar y producen plántulas más grandes y más competitivas (McConnaghay y Bazzaz, 1987; Zammit y Zedler, 1990; Wulff, 1973, 1985), lo cual implica una mayor densidad de germinación alrededor de la planta madre, requiriendo una mayor habilidad competitiva de las plantas a establecerse.

Dado que Wulff (1973) observa grandes rangos de variación tanto poblacionales como individuales en el tamaño de las semillas y dado que las diferencias en el peso promedio de las semillas producidas bajo los distintos tratamientos de disturbio y densidad aplicados en nuestros experimentos, es probable que el polimorfismo de las semillas de *H. suaveolens* esté determinado genéticamente, como ha sido comprobado para otras especies (Kromer y Gross, 1987).

Las características de las semillas de *H. suaveolens* corresponden a las que de manera general se asocian con malezas, especialmente la latencia, el polimorfismo y la cosecha numerosa de semillas pequeñas (Cavers y Bough, 1985).

4. Sobre las características de *Hyptis suaveolens* que favorecen su presencia en la sabana

La latencia y la policarpiya han sido consideradas características de especies adaptadas a ambientes impredecibles (Cohen y Levin, 1991). *H. suaveolens* es una especie monocárpica con latencia, lo cual parece contradictorio, pero ambas características podrían obedecer a presiones selectivas diferentes. Probablemente la especie es monocárpica y anual porque crece bajo un clima bastante predecible

(estacional), y es poco tolerante al estrés hídrico (Wulff, 1987), por lo que la fase de desarrollo se restringe al período húmedo y sobrevive al período seco en forma de semilla. Por otra parte, la latencia de semillas sugiere un proceso de selección en ambientes impredecibles, lo cual no parece estar asociado al clima sino a la presencia de disturbios impredecibles espacial y temporalmente. Sin embargo, Symonides (1988) manifiesta que es altamente probable que el ciclo de vida corto de las anuales se seleccionara bajo condiciones de disturbios.

La dispersión temporal y la dispersión espacial de semillas se han considerado complementarias o alternativas (Cohen y Levin, 1991; Silvertown, 1988), y se ha sugerido que podrían seleccionarse en ambientes constantes bajo competencia intraespecífica (Cohen y Levin, 1991; Ellner, 1987; Silvertown, 1988; Venable y Brown, 1988) o en ambientes impredecibles (Cohen y Levin, 1991; Symonides, 1988; Zammit y Zedler, 1990).

De acuerdo a lo expresado anteriormente, podemos afirmar que *H. suaveolens* es una especie exitosa en áreas de la sabana sometidas al arado o a la disgregación del suelo, donde su perfil se incrementa sensiblemente, más aún si se remueven las plantas competidoras. Ésto favorece el aumento de la supervivencia y la fecundidad de la especie, y con ello la densidad local. Las altas densidades, a su vez, reducen la fecundidad individual y por área, así como la supervivencia de la población, hecho frente al cual tiene la capacidad de escapar mediante la dispersión temporal (latencia), y quizás espacial (dispersión), a través de las semillas pequeñas y competir mediante el establecimiento de individuos más grandes y más precoces en la germinación y con menores requerimientos de luz, a través de semillas de mayor tamaño.

En la actualidad se conocen una serie de factores que afectan sensiblemente y, por lo tanto, determinan la dinámica poblacional de *H. suaveolens*, sin embargo, para lograr una mejor comprensión se requiere conocer además: (1) los mecanismos de dispersión de las semillas, los cuales podrían ir desde epizooecoria, mediante adhesión a vertebrados a través del mucílago que emiten las semillas hidratadas, hasta mecanismos de lanzamiento por hidratación de los cálices que contienen las semillas (Van der Pijl, 1982), o de epizooecoria por adhesión de los cálices a la piel de animales o al transporte por parte de invertebrados como hormigas, como ha sido reportado para especies arbóreas en las sabanas (Farji, 1992), (2) la magnitud de la depredación de semillas y (3) la dinámica de supervivencia de las plántulas, sobre la cual también se ha dicho que la emisión de mucílago de las semillas juega un papel importante (Van der Pijl, 1982).

Las consideraciones hechas en esta sección también pueden ser de utilidad para el manejo de *H. suaveolens*, pues si bien es una maleza de cultivos, también puede ser de interés como especie de cultivo, debido al uso de sus semillas, de sus flores para la producción de miel, y de su contenido de aceites esenciales, como en el caso de *Echium plantaginifolium*, para la cual Trenbath (1985) propone un manejo racional dirigido a conseguir el nivel óptimo de presencia de la "maleza" en la comunidad.

Resulta difícil determinar, con la información disponible, si las características de la historia de vida de *H. suaveolens* fueron seleccionadas en las condiciones actuales de clima e intervención humana o bajo condiciones distintas. Debido a que se ha comprobado que disturbios de origen antrópico han ocasionado cambios rápidos en las características de la historia de vida de las plantas (Symonides, 1988), y que

un disturbio semejante al arado favorece sustancialmente el perfil de la especie, es difícil imaginar tal disturbio en la sabana sin la presencia del hombre, por lo que no podemos descartar la posibilidad de que al menos algunas características de la historia de vida de la especie estudiada hayan sido seleccionadas bajo las actuales condiciones de intervención humana de la sabana. Además, las malezas suelen tener adaptaciones características de ambientes predecibles, ya que tienden a ajustar su ciclo vital al de los cultivos (Mortimer, 1984). Sin embargo, en el caso de *H. suaveolens* es difícil distinguir si la causa que determina su fenología es la intolerancia al déficit hídrico o la asociación con los períodos de crecimiento de los cultivos, debido a que se superpone su fase de crecimiento con la de las especies de cultivo y la estación de lluvias.

CONCLUSIONES

En la dinámica poblacional de especies sésiles, es indispensable la consideración de la variable espacial o la superficie, pues el número de individuos es insuficiente, ya que no refleja la densidad ni la distribución espacial (Pacala y Silander, 1985; Silander y Pacala, 1985). Esto se hace especialmente evidente cuando se trata de conocer la dinámica demográfica de una especie que se distribuye en parches, los cuales tienen una ubicación variable en el espacio y su aparición depende de la presencia de ciertos eventos poco predecibles en el espacio y en el tiempo, como en el caso de la especie estudiada.

H. suaveolens se establece con éxito en terrenos sometidos al arado, debido, aparentemente, a la aireación del suelo y a una mayor disponibilidad de nutrientes, situación en la cual la remoción de las plantas tiene un efecto positivo adicional para la especie. Es decir, la extracción, el corte o la quema de la vegetación, son insuficientes para aumentar sensiblemente el perfil de la especie en la comunidad.

Las características de la historia de vida de las especies no sólo permiten predecir su destino dentro de la comunidad donde crecen, sino también, eventualmente, inferir sobre las características del ambiente donde éstas se seleccionaron. En tal sentido, hemos visto que *H. suaveolens*, la cual es una especie monocárpica

y de ciclo corto, presenta características propias de ambientes impredecibles como la latencia y el polimorfismo de semillas, aunque la monocarpia parece ser propia de ambientes predecibles y el ciclo corto de ambientes disturbados. Pensamos que, probablemente, en esta especie la mayoría de las características de su historia de vida han sido seleccionadas en ambientes de sabana natural, las cuales le suministran una alta competitividad en las actuales condiciones de intervención humana (agricultura y ganadería extensiva).

El polimorfismo de las semillas le permite a la especie explorar los diferentes hábitats disponibles, en consecuencia, tener más oportunidades de establecerse en diferentes hábitats de la sabana (Wulff, 1973). Por otra parte las semillas pequeñas y la latencia probablemente se han seleccionado como vías de escape a la superpoblación (Venable y Brown, 1988), la cual afecta la fecundidad y supervivencia de la especie, y las semillas grandes son una alternativa para enfrentar las altas densidades, debido a su mayor competitividad. Sin embargo, para tener una visión completa de la historia de vida de la especie y su papel en la dinámica de la comunidad, es necesario conocer la importancia de la dispersión y depredación de semillas y la supervivencia de plántulas. Esto coincide con lo expresado por Sousa (1984), según el cual la conjunción entre los disturbios, la depredación y la competencia parece ser la responsable de gran parte de la organización y patrones espaciales de comunidades naturales.

BIBLIOGRAFÍA

- Antonovics, J. y Levin, D. A.** 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 411-452.
- Ballaré, C. L., R. A. Sánchez, A. L. Scopel y C. M. Ghersa.** 1988. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. Their relationships with canopy microclimate. *Oecologia* **76**: 288-293.
- Barnes, P. W., W. Beyschlag, R. Ryel, S. D. Flint y M. M. Caldwell.** 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. III. Influence of canopy structure in mixtures and monocultures of wheat and wild oat. *Oecologia* **82**: 560-566.
- Bazzaz, F. A. y J. L. Harper.** 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of *Sinapsis alba* L. and *Lepidium Sativum* L. *J. Appl. Ecol.* **13**: 211-216.
- Begon, M. y A. M. Mortimer.** 1981. Population Ecology: A United Study of Animals and Plants. 2a ed. Blackwell Sc. Publ., Oxford.
- Bilbao, B. A.** 1988. Eficiencia de uso de nitrógeno por una especie nativa: *Paspalum plicatulum* y una africana: *Andropogon gallanum*. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela.

- Biondini, M. E., C. D. Bonham y E. F. Redente.** 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* **60**:25-36.
- Caswell, H.** 1989. Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. Massachussets.
- Cavers, P. B. y M. A. Bough** 1980. Proso millet (*Panicum miliaceum*: A crop and a weed. *En*: J. White (ed). Studies on plant demography: A Festschrift for J. L. Harper. pp. 143-155. Academic Press, London.
- Cohen, D. y S. A. Levin.** 1991. Dispersal in patchy environments: The effect of temporal and spatial structure. *Theor. Popul. Biol.* **39**: 63-99.
- Cook, R.** 1980. The biology of seeds in the soil. *En*: O. T. Solbrig (ed). Demography and Evolution in Plant Populations. pp. 1076-1129. Blackwell Sci. Publi., Oxford.
- Daubenmire, R.** 1968. Ecology of fire in grasslands. *Adv. Ecol. Res.* **5**: 209-266.
- Duarte, C. M. y J. Kalff.** 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes. The importance of light and plant geometry. *Oecologia* **72**: 612-617.
- Ellison, A.** 1987. Density-dependent dynamics of *Salicornia europaea* monocultures. *Ecology* **68**: 737-741.
- Ellner, S.** 1987. Competition and dormancy: A reanalysis and review. *Am. Nat.* **130**: 798-803.
- Farji, A. G.** 1992. Dinámica de islas boscosas en una sabana-parque: La actividad de las Attíni (Hymenoptera, Formicidae) y su relación con la invasión de leñosas. Tesis de Maestría, Universidad de Los Andes, Mérida.

- Farris, M. A. y M. J. Lechowicz. 1990. Functional interactions among traits that determine reproductive success in a native annual plant. *Ecology* 7: 548-557.
- Firbank, L. G. y A. R. Watkinson. 1987. On the analysis of competition at the level of the individual plant. *Oecologia* 71: 308-317.
- Gleeson, S. K. y D. Tilman. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession in poor soils. *Ecology*, 7: 1144-1155.
- González, V. C. 1967. Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los Llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 27: 70-103.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harper, J. L. 1984. An apophrasis of plant population biology. En: R. Dirzo R y J. Sarukán (ed). Perspectives on Plant Ecology. pp 435-452. Sinauer, Massachusetts.
- Hodgkinson, K. C., M. M. Ludlow, J.J. Mott y Z. Baruch. 1989. Comparative responses of the savanna grasses *Cenchrus ciliaris* and *Themeda triandra* to defoliation. *Oecologia* 79: 45-52.
- Holmes, J. E. 1969. Noxious weeds: *Hyptis*. *Turnoff* 1: 94-95.
- Huennecke, L. F., S. P. Hamburg, R. Koide, H. A. Mooney y P. M. Vitousek. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in californian serpentine grassland. *Ecology* 7: 478-491.
- Inouye, R. S., G. S. Byers y J. H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Janzen, D. H. 1977. Promising direction of study in tropical plant animal interactions. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 61: 706-736.

- Kromer, M. y K. L. Gross. 1987. Seed mass, genotype and density effects in growth and yield of *Oenothera biennis* L. *Oecologia* **73**: 207-212.
- Lonsdale, W. M. 1990. The self-thinning rule: Dead or alive? *Ecology* **71**: 1373-1388.
- Mack, R. N. 1985. Invading plants: Their potential contribution to population biology. En: J. White (ed). *Studies on Plant Demography: A Festschrift for J. L. Harper*. pp. 127-142. Academic Press, London.
- Matthies, D. 1990. Plasticity of reproductive components at different stages of development in the annual plant *Thlaspi arvense* L. *Oecologia* **83**: 105-116.
- McConnaughay, K. D. M. y F. A. Bazzaz. 1987. The relationship between gap size and performance on several colonizing annuals. *Ecology* **68**: 411-416.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* **40**: 329-336.
- McCounnaughay, K. D. M. y F. A. Bazzaz. 1991. Is physical space a soil resource? *Ecology* **72**: 94-103.
- Medina, E. y J. F. Silva. 1990. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on the background of low nutrient availability. *J. Biogeogr.* **17**: 403-413.
- Monasterio, M. y G. Sarmiento. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* **3**: 325-356.
- Mortimer, A. M. 1984. Population ecology and weed science. En : R. Dirzo y J. Sarukán (ed). *Perspectives on Plant Ecology*. pp. 363-388. Sinauer, Massachusetts.

National Academy of Sciences (ed) (ed). 1982. Control de Plagas de palantas y animales: Plantas nocivas y como combatirlas. Vol. 2. Limusa, México.

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

Osawa, A. y S. Sugita. 1989. The self-thinning rule: Another interpretation of Weller's results. *Ecology* **70**: 279-283.

Pacala, S. W. y J. A. Silander. 1985. Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single-species models of annuals. *Am. Nat.* **125**: 385-411.

Reeves, B. F., D. Wagner, T. Moorman y J. Kiel. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *Amer. J. Bot.* **66**: 6-13.

Risch, S. J. y C. R. Carroll. 1986. Effects of seed predation by a tropical ant on competition among weeds. *Ecology* **67**: 1319-1327.

Sarmiento, G. 1984. The Ecology of Neotropical Savannas. Harvard Univ. Press, Cambridge.

Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of Savanna Ecosystems in Tropical America. *En*: F. B. Golley y E. Medina (ed). Tropical Ecological Systems. Springer Verlag, New York.

Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1983. Life forms and phenology. *En*: F. Bourlière (ed). Tropical Savannas. pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.

- Schmitt, J., J. Eccleston y D. W. Ehrhardt. 1987. Dominance and suppression, size-dependent growth and self-thinning in a natural *Impatiens capensis* population. *J. Ecol.* **75**: 661-665.
- Shaw, R. G. 1987. Density-dependence in *Salvia lyrata*: Experimental alteration of density of established plants. *J. Ecol.* **75**: 1049-1063.
- Silander, J. A. y S. W. Pacala. 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* **66**: 256-263.
- Silva, J. F. y M. T. Mentis. 1988. Species life histories and population dynamics of selected species in savanna communities. *En*: B. H. Walker y J. C. Menaut (ed). Research Procedure and Experimental Design for Savanna Ecology and Management, pp.44-52. Publ. # 1. IUBS-UNESCO-MAB, RSSD, Australia.
- Silva, J. F., J. Raventos y H. Caswell. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* **11**: 783-800.
- Silvertown, J. 1988. The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy. *En*: A. J. Davy, M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (ed). Plant Population Ecology. pp. 205-219. Blackwell, London.
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 473-511.
- Smith, B. H. 1983. Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest floor-annual. Density-dependent growth and mortality. *J. Ecol.* **71**: 391-404.
- Snaydon, R. W. 1980. Plant demography in agricultural systems. *En*: O. T. Solbrig (ed). Demography and Evolution in Plant Populations. pp. 131-160. Blackwell Sci. Publi., Oxford.

- Sousa, W. P.**, 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 353-391.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie.** 1990. Bioestadística: Principios y Fundamentos. 2a ed. McGraw-Hill, México.
- Symonides, E.** 1988. On the ecology and evolution of annual plants in disturbed environments. *Vegetatio* **77**: 21-31.
- Thrall, P. H., S. W. Pacala y J. A. Silander.** 1989. Oscillatory dynamics in populations of an annual weed species *Abutilon theophrasti*. *J. Ecol.* **77**: 1135-1149.
- Tilman, D.** 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* **58**: 3-15.
- Trenbath, B. R.** 1985. Weeds in agriculture: A question of balance. *En*: J. White (ed). Studies on plant demography: A Festschrift for J. L. Harper, pp 171-183. Academic Press, London.
- Tripathi, R. S.** 1985. Population dynamics of a few exotic weeds in North-east India. *En*: J. White (ed). Studies on plant demography: A Festschrift for J. L. Harper, pp 1157-170. Academic Press, London.
- Van der Pijl, V.** 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3a ed. Springer Verlag, Berlin.
- Van Rooden, J., M. A. Akkermans y R. Van Der Veen.** 1970. A study on photoblastism in seeds of some tropical weeds. *Acta Bot. Neerl.* **19**: 257-264.
- Venable, D. L. y J. S. Brown.** 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* **1**:360-384.

- Watkinson, A. R. 1980. Density-dependence in single-species populations of plants. *J. Theor. Biol.* **83**: 345-357.
- Watkinson, A. R. 1985. Plant responses to crowding. *En*: J. White (ed). Studies on Plant Demography: A Festschrift for J. L. Harper, pp. 275-289. Academic Press, London.
- Watkinson, A. R. 1990. The population dynamics of *Vulpia fasciculata*: A nine-year study. *J. Ecol.* **78**: 196-209.
- Watkinson, A. R. y J. L. Harper. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. 1. The natural regulation of populations. *J. Ecol.* **66**: 15-33.
- Watkinson, A. R., W. M. Lonsdale y M. H. Andrew. 1989. Modelling the population dynamics of an annual plant *Sorghum intrans* in the wet-dry tropics. *J. Ecol.* **77**: 162-181.
- Weiner, J., G. M. Berntson y S. C. Thomas. 1990. Competition and growth form in a woodland annual. *J. Ecol.* **78**: 459-469.
- Weller, D. E. 1987a. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.* **57**: 23-43.
- Weller, D. E. 1987b. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. *Ecology* **68**: 813-821.
- Weller, D. E. 1989. The intraespecific size-density relationship among crowded plants and its implications for the $-3/2$ power rule of self-thinning. *Am. Nat.* **133**:20-41.
- Weller, D. E. 1990. Will the real self-thinning rule please stand up? A reply to

Osawa and Sugita. *Ecology* **71**: 1205-1207.

Weller, D. E. 1991. The self-thinning rule: Dead or unsupported? A reply to Lonsdale. *Ecology* **72**: 747-750.

Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. *Adv. in Eco. Res.* **14**: 167-225.

White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. *En*: O. T. Solbrig (ed). *Demography and Evolution in Plant Populations*. pp. 21-48. Univ. of California Press.

White, J. 1985. The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. *En*: *Studies on Plant Demography: A Festschrift for J. L. Harper*. pp. 291-309. Academic Press, London.

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

White, P. S. y S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. *En*: S. T. A. Pickett y P. S. White (ed). *The Ecology of Natural disturbance and Patch Dynamics*. pp. 3-13. Academic Press, London.

Wulff, R. 1973. Intrapopulation variation in the germination of seeds in *Hyptis suaveolens*. *Ecology* **54**: 646-649.

Wulff, R. 1985. Germination of seeds of different sizes in *Hyptis suaveolens*: The response to irradiance and mixed red-far-red sources. *Cann. J. Bot.* **63**: 885-888.

Wulff, R. 1987. Effects of irradiance, temperature and water status in growth and photosynthetic capacity in *Hyptis suaveolens* Poit. *Plant & Cell Physiol.* **12**: 567-579.

Wulff, R. y E. Medina. 1971. Germination of seeds in *Hyptis suaveolens* Poit. *Plant & Cell Physiol.* **12**: 567-579.

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