

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTRADO DE ECOLOGIA TROPICAL



COMPETENCIA POR EL ESPACIO EN TRES GRAMINEAS DE UNA SABANA
ESTACIONAL

JOSE RAVENTOS BONVEHI

Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como
requisito parcial para optar al grado de MAGISTER SCIENTIAE

EN ECOLOGIA TROPICAL

MERIDA, Marzo 1986

VENEZUELA

VEREDICTO

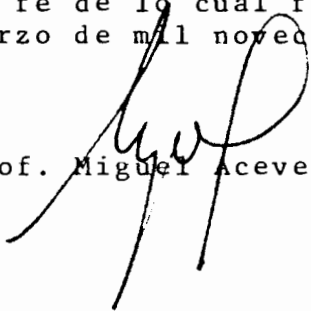
Quienes suscriben integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha, 28-02-86, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por JOSE RAVENTOS BONVEHI para optar al Título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:


"COMPETENCIA POR EL ESPACIO EN TRES GRAMINEAS DE UNA SABANA ESTACIONAL"

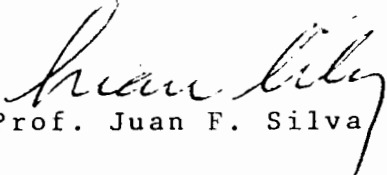
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 07-03-86, a las 4 pm. nos constituimos como Jurado en el salón de Reuniones del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Prof. Miguel Acevedo. 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 5pm. de este mismo día, el Jurado se reunió en el salón del Postgrado de Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Tesis presentado a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre 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 LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

En fé de lo cual firman en Mérida, a los siete días del mes de marzo de mil novecientos ochenta y seis.


Prof. Miguel Acevedo


Prof. Carlos Domingo


Prof. Juan F. Silva

Vivir es peligroso
João Guimerães Rosa

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

ESTE TRABAJO FUE REALIZADO MEDIANTE SUBSIDIO OTORGADO POR EL CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y TECNOLOGICAS A TRAVES DE LA DIVISION DE PROYECTOS INSTITUCIONALES DE LA DIRECCION DE EDUCACION AL PROGRAMA: ECOLOGIA EVOLUTIVA DE POBLACIONES DE PLANTAS TROPICALES EN HABITATS CONTRASTANTES, CUYOS RESPONSABLES SON EL DR. JUAN F. SILVA Y LA DRA. MAXIMINA MONASTERIO.

AGRADECIMIENTOS

Estoy altamente agradecido a:

Juan F. Silva por introducirme en el pensamiento ecológico.

Miguel Acevedo y Cristina Trevisan por el asesoramiento y el tiempo que me han dedicado.

Oscar Zabala por sus magníficos programas para el procesamiento y análisis de la información.

Osman Rossell por su ayuda en la interpretación de los análisis estadísticos.

Luis Nieto por su invaluable ayuda en la toma de datos.

Sra. Ana A. de Moreno por su excelencia en el mecanografiado de las tablas.

Ari y Jaime por su ayuda y compañerismo que ha hecho posible que se acabe ésta tesis.

Sra. Isa Mata, dueña del Hato Palma Sola, por su desinteresada colaboración.

Guillermo Goldstein por sus oportunos comentarios.

Al Grupo de Ecología Vegetal por su apoyo logístico en la realización de éste trabajo.

A todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo

C O N T E N I D O

	PAG.
1. <u>INTRODUCCION</u>	1
2. <u>AREA DE ESTUDIO.</u>	3
3. <u>MATERIALES Y METODOS</u>	3
3.1. EXPERIMENTO DE BIOMASA AEREA.	4
3.2. EXPERIMENTO DE COBERTURA.	5
4. <u>PROCESAMIENTO DE LA INFORMACION.</u>	5
4.1. <u>MODELO DE ANALISIS.</u>	5
4.1.1. <u>Amplitud de nicho.</u>	6
4.1.2. <u>Solapamiento entre 2 especies.</u>	7
4.1.2.1. Solapamiento espacial	7
4.1.2.2. Solapamiento temporal	7
4.1.3. <u>Amplitud y solapamiento medio para N especies.</u>	8
4.1.4. <u>Forma final de las curvas de cobertura</u>	10
4.1.5. <u>Tasa de crecimiento relativo</u>	10
4.1.6. <u>Interferencia competitiva.</u>	10
4.1.7. <u>Coefficientes de competencia.</u>	11
4.1.8. <u>Estabilidad.</u>	11
4.2. <u>TECNICAS DE ANALISIS.</u>	13
4.2.1. <u>Tests estadisticos</u>	13
4.2.2. <u>Programas en la computadora.</u>	13
5. <u>RESULTADOS</u>	14
5.1. BIOMASA	14
5.2. COBERTURA	14
5.3. TEORIA DE NICHOS	47
5.3.1. <u>Amplitud de nicho.</u>	46
5.3.2. <u>Solapamiento de nicho.</u>	57
5.3.2.1. Solapamiento espacial de nicho.	57
5.3.2.2. Solapamiento temporal de nicho.	59
5.3.2.3. Producto del solapamiento espacial y temporal	62
5.4. COEFICIENTES DE COMPETENCIA	62
5.4.1. <u>Coefficientes de competencia globales</u>	62
5.4.2. <u>Coefficientes de competencia restringidos</u>	65
5.5. CALCULO DE LAS TASAS INTRINSECAS DE CRECIMIENTO "r"	71
5.6. MODELO DE COMPETENCIA DE 3 ESPECIES CRECIENDO A LA VEZ EN UN MEDIO SIN DISTURBIO.	71

5.7. MODELO DE COMPETENCIA DE 3 ESPECIES INCLUYENDO DISTURBIO.	74
6. <u>DISCUSION.</u>	76
6.1. HIPOTESIS	76
6.2. COMPETENCIA Y TEORIA DE NICHOS	78
7. <u>MODELOS.</u>	83
7.1. SISTEMAS CERRADOS EN EQUILIBRIO	84
7.2. SISTEMAS ABIERTOS EN EQUILIBRIO	86
7.3. SISTEMAS CERRADOS EN NO-EQUILIBRIO.	86
7.4. SISTEMAS ABIERTOS EN NO-EQUILIBRIO.	88
8. <u>CONCLUSIONES</u>	89
9. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	91
10. <u>ANEXOS.</u>	96

LISTA DE FIGURAS

FIG.		Pagina
1a.	VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS EN <u>E. adustus</u> Y COMBINACIONES	15
1b.	VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS EN <u>A. semiberbis</u> Y COMBINACIONES.	16
1c.	VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS EN <u>L. lanatum</u> Y COMBINACIONES	17
2a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 1 EN <u>E. adustus</u>	19
2b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 2 EN <u>E. adustus</u>	19
2c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 3 EN <u>E. adustus</u>	20
2d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 4 EN <u>E. adustus</u>	20
2e.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 5 EN <u>E. adustus</u>	20
3a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 1 EN <u>L. lanatum</u>	22
3b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 2 EN <u>L. lanatum</u>	22
3c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 3 EN <u>L. lanatum</u>	23
3d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 4 EN <u>L. lanatum</u>	23
3e.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 5 EN <u>L. lanatum</u>	24
3f.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 6 EN <u>L. lanatum</u>	24
3g.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 7 EN <u>L. lanatum</u>	24
4a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 1 EN <u>A. semiberbis</u>	25
4b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 2 EN <u>A. semiberbis</u>	25
4c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 4 EN <u>A. semiberbis</u>	26
4d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 4 EN <u>A. semiberbis</u>	26
4e.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 5 EN <u>A. semiberbis</u>	26
4f.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 6 EN <u>A. semiberbis</u>	26
4g.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 7 EN <u>A. semiberbis</u>	27
4h.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 8 EN <u>A. semiberbis</u>	27
4i.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 9 EN <u>A. semiberbis</u>	27
4j.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL NIVEL 10 EN <u>A. semiberbis</u>	27
5.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN <u>E. adustus</u>	29
6.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN <u>L. lanatum</u>	29
7.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN <u>A. semiberbis</u>	30
8.	VARIACION ANUAL DE LA TASA RALTIVA DE CRECIMIENTO EN ESPECIES SOLAS	32
9.	VARIACION ANUAL DE LA TASA RALTIVA DE CRECIMIENTO EN <u>E. adustus</u>	33
10.	VARIACION ANUAL DE LA TASA RALTIVA DE CRECIMIENTO EN <u>L. lanatum</u>	34
11.	VARIACION ANUAL DE LA TASA RALTIVA DE CRECIMIENTO EN <u>A. semiberbis</u>	35
12a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN E.	37
12b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN E-L.	37

12c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN E-A.	38
12d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN E-L-A.	38
13a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN L.	39
13b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN L-E.	39
13c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN L-A.	40
13d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN L-E-A.	40
14a.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN A.	41
14b.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN A-E.	41
14c.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN A-L.	42
14d.	VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES EN A-E-L.	42
15.	REPRESENTACION GRAFICA DE LOS VALORES DE IC NOVIEMBRE	46
16a.	VARIACION ANUAL DE LA IC sobre <u>E. adustus</u>	48
16b.	VARIACION ANUAL DE LA IC sobre <u>L. lanatum</u>	48
16c.	VARIACION ANUAL DE LA IC sobre <u>A. semiberbis</u>	49
17a.	VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS SEGUN PIELOU.	51
17b.	VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS SEGUN SCHOENER.	51
18a.	COMPARACION ANUAL ENTRE PIELOU Y SCHOENER DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>E. adustus</u>	53
18b.	COMPARACION ANUAL ENTRE PIELOU Y SCHOENER DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>L. lanatum</u>	54
18c.	COMPARACION ANUAL ENTRE PIELOU Y SCHOENER DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>A. semiberbis</u>	54
19a.	COMPARACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>E. adustus</u>	55
19b.	COMPARACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>L. lanatum</u>	55
19c.	COMPARACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS EN <u>A. semiberbis</u>	56
20a.	VARIACION ANUAL DEL SOLAPAMIENTO ESPACIAL PIELOU.	58
20b.	VARIACION ANUAL DEL SOLAPAMIENTO ESPACIAL SCHOENER.	58
21.	VARIACION ANUAL SOLAPAMIENTO TEMPORAL	60
22a.	PRODUCTO DEL SOLAPAMIENTO ESPACIO-TEMPORAL PIELOU-SCHOENER.	63
22b.	PRODUCTO DEL SOLAPAMIENTO ESPACIO-TEMPORAL SCHOENER-SCHOENER.	63
23.	VARIACION ANUAL DE COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES	66
24a.	COMPARACION ANUAL DE COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES : AL-LA	67
24b.	COMPARACION ANUAL DE COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES : AE-EA	67
24c.	COMPARACION ANUAL DE COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES : LE-EL	68
25.	VARIACION ANUAL DE COEFICIENTES DE COMPETENCIA RESTRINGIDOS	70
26.	COMPORTAMIENTO E-L-A CRECIENDO EN UN MEDIO CON STRESS	75

LISTA DE TABLAS

TABLA

X	ESTIMACION DE LOS NIVELES MAS SIGNIFICATIVOS	43
XI	VALORES EL INDICE DE INTERFERENCIA COMPETITIVA (IC)	45
XII	DIFERENCIAS EN LAS TASAS RELATIVAS DE INCREMENTO DE LA COBERTURA	61
XIII	COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES	64
XIV	COEFICIENTES DE COMPETENCIA RESTRINGIDOS	69
XV	VALORES USADOS EN LA SIMULACION DE LA COMPETENCIA CON STRESS	72

LISTA DE APENDICES

APENDICE A : TABLAS DE PESO SECO EN LA BIOMASA AEREA.	96
TABLA 1a: PESO SECO DE TOOS LOS PARES DE (E,L,A) A 0 CMS. JUNIO 1984.	97
TABLA 1b: PESO SECO DE TOOS LOS PARES DE (E,L,A) A 2 CMS. JUNIO 1984.	98
TABLA 1c: PESO SECO DE TOOS LOS PARES DE (E,L,A) A 4 CMS. JUNIO 1984.	99
TABLA 1d: PESO SECO DE TOOS LOS PARES DE (E,L,A) A 6 CMS. JUNIO 1984.	100
TABLA 1e: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) CRECIENDO SOLOS JUNIO 1984.	101
TABLA IIa: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) A 0 CMS. ENERO 1985.	102
TABLA IIb: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) A 2 CMS. ENERO 1985.	103
TABLA IIc: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) A 4 CMS. ENERO 1985.	104
TABLA IIId: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) A 6 CMS. ENERO 1985.	105
TABLA IIe: PESO SECO DE TODOS LOS PARES DE (E,L,A) CRECIENDO SOLOS ENERO 1985	106
APENDICE B: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA.	107
TABLA IIIa: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA (W) A 0 CM.	108
TABLA IIIb: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA (W) A 2 CM.	109
TABLA IIIc: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA (W) A 4 CM.	110
TABLA IIId: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA (W) A 6 CM.	111
TABLA IIIe: INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA (W) CRECIENDO SOLOS	112
APENDICE C: ANALISIS DE VARIANZA DE 1 VIA DE TAMAÑOS IGUALES.	113
TABLA IV ANALISIS DE VARIANZA DE 1 VIA PARA <u>A.semiberbis</u>	114
TABLA V ANALISIS DE VARIANZA DE 1 VIA PARA <u>L.lanatum</u>	115
TABLA VI ANALISIS DE VARIANZA DE 1 VIA PARA <u>E.adustus</u>	116
APENDICE D: ANALISIS DE VARIANZA DE 2 VIAS DE TAMAÑOS DESIGUALES.	117
TABLA VII: ANOVA 2 VIAS TAMAÑOS DESIGUALES EN <u>A.semiberbis</u>	118
TABLA VIII: ANOVA 2 VIAS TAMAÑOS DESIGUALES EN <u>L.lanatum</u>	119
TABLA IX: ANOVA 2 VIAS TAMAÑOS DESIGUALES EN <u>E.adustus</u>	120
APENDICE E: VALORES DE LOS NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS	121
TABLA 5: NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS EN E,L,A. CRECIENDO SOLAS	122
TABLA 6: NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS EN <u>E.adustus</u> EN TODAS LAS COMBINACIONES	123
TABLA 7: NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS EN <u>L.lanatum</u> PARA TODAS LAS COMBINACIONES	124
TABLA 8: NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS EN <u>A.semiberbis</u> PARA TODAS LAS COMBINACIONES.	125

APENDICE F: VALORES MEDIOS DE LA COBERTURA TOTAL.	126
TABLA 1: COBERTURA TOTAL MEDIA DE 3 REPLICAS EN E,L Y A CRECIENDO SOLAS	127
TABLA 2: COBERTURA TOTAL MEDIA DE 3 REPLICAS EN <u>E.adustus</u> EN TODAS LAS COMBINACIONES.	128
TABLA 3: COBERTURA TOTAL MEDIA DE 3 REPLICAS EN <u>L.lanatum</u> EN TODAS LAS COMBINACIONES.	129
TABLA 4: COBERTURA TOTAL MEDIA DE 3 REPLICAS EN <u>A.semiberbis</u> EN TODAS LAS COMBINACIONES	130
APENDICE G: COBERTURA MEDIA POR NIVELES	131
TABLA 9: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>E.adustus</u> CRECIENDO SOLA.	132
TABLA 10: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON A. semiberbis.	133
TABLA 11: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON L.lanatum.	134
TABLA 12: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON L Y A.	135
TABLA 13: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>L.lanatum</u> CRECIENDO SOLA	136
TABLA 14: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>L.lanatum</u> CON A.semiberbis	137
TABLA 15: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>L.lanatum</u> CON E.adustus.	138
TABLA 16: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>L.lanatum</u> CON E Y A.	139
TABLA 17: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>A.semiberbis</u> CRECIENDO SOLA.	140
TABLA 18: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>A.semiberbis</u> CON E.adustus	141
TABLA 19: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>A.semiberbis</u> CON L.lanatum	142
TABLA 20: COBERTURA MEDIA POR NIVELES EN <u>A.semiberbis</u> CON E Y L	143
APENDICE H: ECUACIONES DE REGRESION CUBICA PARA LA COBERTURA POR NIVELES.	144
TABLA 21: REGRESION CUBICA PARA <u>E.adustus</u> CRECIENDO SOLA.	145
TABLA 22: REGRESION CUBICA PARA <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON A.semiberbis.	146
TABLA 23: REGRESION CUBICA PARA <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON L.lanatum	147
TABLA 24: REGRESION CUBICA PARA <u>E.adustus</u> CRECIENDO CON A Y L	148
TABLA 25: REGRESION CUBICA PARA <u>L.lanatum</u> CRECIENDO SOLA.	149
TABLA 26: REGRESION CUBICA PARA <u>L.lanatum</u> CRECIENDO CON A.semiberbis.	150
TABLA 27: REGRESION CUBICA PARA <u>L.lanatum</u> CRECIENDO CON E.adustus	151
TABLA 28: REGRESION CUBICA PARA <u>L.lanatum</u> CRECIENDO CON A Y E	152
TABLA 29: REGRESION CUBICA PARA <u>A.semiberbis</u> CRECIENDO SOLA	153
TABLA 30: REGRESION CUBICA PARA <u>A.semiberbis</u> CRECIENDO CON E.adustus.	154
TABLA 31: REGRESION CUBICA PARA <u>A.semiberbis</u> CRECIENDO CON L.lanatum.	155
TABLA 32: REGRESION CUBICA PARA <u>A.semiberbis</u> CRECIENDO CON L Y E.	156
APENDICE I: ECUACIONES DE REGRESION CUBICA PARA LA COBERTURA TOTAL.	157
TABLA 33: REGRESION CUBICA COBERTURA TOTAL TODAS LAS COMBINACIONES DE E. adustus.	158

TABLA 34: REGRESION CUBICA COBERTURA TOTAL TODAS LAS COMBINACIONES DE <u>L. lanatum</u>	159
TABLA 35: REGRESION CUBICA COBERTURA TOTAL TODAS LAS COMBINACIONES DE <u>A. semiberbis</u>	160

RESUMEN

LA HIPOTESIS ORIGINAL DE LA TESIS SUPONIA UNA MAYOR INTERFERENCIA COMPETITIVA ENTRE ESPECIES FENOLOGICAMENTE MAS PARECIDAS, ES DECIR, ENTRE E. adustus Y L. lanatum QUE LA QUE EXISTIRIA ENTRE CUALQUIERA DE ESTAS DOS Y A. semiberbis ESTA HIPOTESIS SE PUSO A PRUEBA AL ANALIZAR EL CAMBIO DE COBERTURA CUANDO ESTAS ESPECIES CRECEN SOLAS, EN MEZCLAS DE DOS Y TRES. PARA ESTE ANALISIS SE DISEÑO UNA ESTRUCTURA TRIDIMENSIONAL QUE PERMITIA SEGUIR EL DESARROLLO DE LA COBERTURA A LO LARGO DEL AÑO SITUANDO CADA PUNTO EN UN EJE DE 3 COORDENADAS. LOS RESULTADOS OBTENIDOS INDICAN QUE AUNQUE HAY UNA FUERTE INTERFERENCIA COMPETITIVA ENTRE ESPECIES FENOLOGICAMENTE SIMILARES TAMBIEN EXISTE UNA FUERTE INTERACCION ENTRE ESPECIES DE FENOLOGIA DISTINTA. SIENDO A. semiberbis LA ESPECIE QUE AFECTA MAS A LAS DEMAS Y L. lanatum LA MAS AFECTADA. POSTERIORMENTE ESTOS RESULTADOS FUERON INTERPRETADOS EN EL CONTEXTO DE LA TEORIA DE NICHOS. AL COMPARAR LOS RESULTADOS DE FENOLOGIA, TASAS DE CRECIMIENTO, SOLAPAMIENTO ESPACIAL Y TEMPORAL E INTERACCIONES COMPETITIVAS SE OBSERVARON CLARAMENTE 3 PATRONES DISTINTOS EN LA OCUPACION DEL ESPACIO. ES DECIR QUE LA PARTICION ESPACIO-TEMPORAL ESTA MEDIADA POR PROCESOS COMPETITIVOS. A LA VISTA DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS SUGERIMOS QUE LA FORMA ARQUITECTURAL DE LA BIOMASA AEREA DE LAS GRAMINEAS ESTA FUERTEMENTE RELACIONADA CON LA PARTICION ESPACIO-TEMPORAL DEL NICHOS Y LOS PROCESOS COMPETITIVOS. FINALMENTE SE ANALIZO NUMERICAMENTE LOS DATOS DE COBERTURA EN UN MODELO DE COMPETENCIA PARA TRES ESPECIES EN EL QUE SE HABIA INCLUIDO EL "STRESS" MEDIANTE UNA FUNCION DE DIRAC.

1. INTRODUCCION

La presencia de una especie cambia el ambiente de sus vecinos, pudiendo alterar tanto sus tasas de crecimiento como sus formas. Este fenómeno a sido llamado INTERFERENCIA (Harper, 1977). La coexistencia entre plantas es un fenómeno complejo ya que ellas comparten esencialmente los mismos recursos (Grubb, 1976). Varios autores han intentado explicar la coexistencia en las plantas por una partición temporal del nicho en relación a su fenología (Medway, 1972; Frankie et al., 1974) en comunidades de Bosques Húmedos Tropicales y en comunidades de pastizales (Rabinowitz et al., 1981).

En las sabanas de Venezuela se ha detectado la existencia de una importante diversidad específica y fenológica (Sarmiento, 1983; Monasterio y Sarmiento, 1976; Ramia, 1977,1978). En base a la similaridad en forma biológica de las gramíneas codominantes en el estrato herbáceo de la sabana se puede predecir la existencia de un cierto grado de interferencia competitiva entre individuos creciendo juntos. Esta interferencia ya ha sido detectada en plántulas de A.semiberbis por adultos de varias especies de gramíneas (Silva y Castro, 1985). No existe sin embargo ningún antecedente sobre la interferencia entre adultos. En esta tesis se estudió la interferencia entre individuos adultos de E.adustus, L.lanatum y A.semiberbis, tres gramíneas codominantes de una sabana estacional del Edo. Barinas, Venezuela. Como hipótesis de trabajo, se planteó que la interferencia sería mayor cuanto mayor sea la similaridad fenológica entre las especies.

Existe una dificultad importante para estudiar los efectos de la competencia sobre la dinámica de la población cuando se trata de especies perennes de ciclos más o menos largos, ya que habría que esperar varios años para tener un estimado de los cambios ocurridos en los parámetros demográficos. Por ello, es conveniente enfocar el estudio sobre un aspecto particular del comportamiento de los individuos en la población. En nuestro caso, hemos estudiado el efecto de la competencia sobre el crecimiento anual de la biomasa de las tres especies. Para ello consideramos que la planta es una metapoblación, en el sentido de White (1979). La noción de considerar los individuos como una población

proviene de los estudios de raíces de Braun (1853), quien discute ésta cuestión mas desde un punto de vista filosófico que empírico (White, 1980).

Recientemente ha sido usado este mismo concepto (que una planta es una conjunto de unidades: module (ingles), article (frances)) para interpretar algunos aspecto de la demografía de plantas (Harper y White, 1974; White, 1980; Noble, Bell y Harper, 1979). Este enfoque de módulos ha sido aplicado al estudio de la dinámica de hojas por Bazzaz y Harper, (1977) y de tallos por Langer et. al, (1964).

En nuestro caso la planta se ha considerado como una población de vástagos, los cuales compiten entre si.

A su vez estos datos ha sido interpretados dentro del contexto de la teoría de nicho. Este término enunciado por Grinnell (1917) fué desarrollado por Elton (1927) como los distintos habitos alimenticios de las especies. Posteriormente Hutchinson (1957a) formalizó esta noción de nicho como un hipervolumen de N dimensiones que engloba la gama completa de condiciones bajo las cuales el organismo puede sustituirse con exito. Ultimamente esta formalización ha recibido algunas modificaciones; pero solo a partir de los trabajos de Levins (1968) y Colwell y Futuyma (1970) se ha podido establecer medidas de nicho en la naturaleza.

2. AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los Llanos Occidentales Venezolanos, en el Hato Palma Sola, (8° 38' N 70° 12' O), Edo. Barinas. Los datos de campo fueron tomados de una terraza fluvial descrita cronológicamente como QIV (Zing y Stagno 1965, Sarmiento y Vera 1979). Esta unidad fisiográfica constituye el depósito cuaternario y la forma de relieve más antigua de los Llanos Occidentales (Sarmiento et al, 1971).

La comunidad es una sabana estacional abierta (Sarmiento, 1978), dominada por un estrato arbóreo de Bowdichia virgilioides y Palicourea rigida y en el estrato herbáceo por gramíneas codominantes: Leptocoryphium lanatum, Elyonurus adustus, Trachypogon plumosus, Andropogon semiberbis, Sporobolus cubensis y Axonopus canescens (Ataroff, 1983).

Climáticamente estas sabanas se encuentran bajo un régimen biestacional bien marcado. La época lluviosa se concentra entre Abril y Noviembre, y la época seca entre Diciembre y Marzo. El total anual de pp es aproximadamente 1.500 mm. Para las gramíneas el suministro de agua depende exclusivamente de las precipitaciones.

La temperatura media anual es de 27 °C, las máximas medias oscilan en 35 °C y las mínimas medias 19 °C. En resumen el clima llanero se caracteriza por megatermia, isotermia anual y estacionalidad hídrica. (Silva 1972).

Además de la marcada estacionalidad hídrica, las sabanas se ven sometidas a quemadas periódicas. Esta quema comúnmente ocurre una vez al año, entre Febrero y Marzo, al final de la época seca. Esta sabana está sometida a ganadería vacuna extensiva (Ataroff, 1983).

3. MATERIALES Y METODOS

Para la obtención de los datos experimentales se seleccionaron 3 especies: Elyonurus adustus (Trin) Ekman, Leptocoryphium lanatum (H.B.K) Ness y Andropogon semiberbis (Ness) Kunth.

E. adustus es una hierba perenne, en macolla, con hojas alargadas, haz piloso principalmente en la base. Se encuentra en los médanos de

Apure, en el piedemonte pedregoso barinés y en las sabanas arenosas de Monagas. L. lanatum es una hierba perenne, en macolla, de hojas rígidas y frecuentemente involutas; la panícula tiene pelos sedosos. Común en los bancos y sabanas altas, también puede propagarse en los bajíos. A. semiberbis, hierba de porte mediano a alto, los tallos tiesos con los nudos azulosos, hojas lineales e inflorescencia formada por varios racimos con cortas aristas torcidas. Se encuentra en sabanas altas; es muy parecida a A. hirtiflorus, de la cuál sólo se diferencia en los detalles de las espiguillas. (Ramia, 1974)

Con relación al tiempo de floración después de la quema, las especies se clasifican en precoz (E. adustus), temprana (L. lanatum) y tardía (A. semiberbis) (Sarmiento, 1984).

La hipótesis formulada, fué sometida a prueba mediante dos tipos de experimentos.

3.1. EXPERIMENTO BIOMASA AEREA.

Se comparó el aumento relativo de la biomasa aérea de todos los posibles pares de estas tres especies, creciendo a distinta distancia (0, 2, 4 y 6 cm) contra controles donde cada especie crecía aislada de las demás, durante un periodo de 7 meses (Julio a Enero).

Para lo cual el procedimiento seguido fue el siguiente:

- 1) Selección de cinco replicas, para cada una de las distancias, en cada uno de los tres pares (E-L, E-A y L-A).
- 2) Para los controles se dispuso también de cinco replicas.
- 3) A principios de Julio se cortó la biomasa aérea de todos los pares y controles.
- 4) Se obtuvo el peso seco de los pares y los controles (W_j)
- 5) Posteriormente se dejaron crecer sin ningún otro tratamiento. A finales de Enero se volvió a cortar la biomasa aérea de los pares y los controles.
- 6) Se obtuvo el peso seco de los pares y controles (W_e).

- 7) Se comparó el aumento relativo de la biomasa aérea entre Julio y Enero, mediante el siguiente Índice:

$$W = \frac{W_E}{W_J}$$

Este índice no tiene unidades.

3.2. EXPERIMENTO COBERTURA.

Durante un año (Septiembre de 1984 a Agosto de 1985) se midieron la cobertura total, por niveles y los cambios de estas en individuos creciendo solos y en mezclas de dos y tres especies.

La metodología seguida fué la siguiente:

- 1) Selección de tres replicas, a una distancia de 2 cms, tanto para los controles (E,L y A), para las mezclas de dos especies (E-L, E-A y L-A) y para las mezclas de tres especies (E-L-A).
- 2) Para medir los cambios de cobertura a distintos niveles, tanto en los controles, mezclas de dos especies y de tres, se diseñó una estructura tridimensional de 100 x 80 x 80 cms. En ésta, a intervalos de 10 cms. se podía armar una parrilla que dividía cada plano (nivel) en 196 cuadrados de 5 x 5 cm. Cada uno de los datos obtenidos fué caracterizado por un eje de tres coordenadas. En número de intersecciones de las hojas de las distintas especies en cada cuadrado se considera la cobertura. Esta estructura cúbica se arma y desarma en cada nivel para evitar errores de muestreo. En cada medición se ubica en el mismo sitio mediante marcas de posición en el suelo.
- 3) Se midió la COBERTURA TOTAL, COBERTURA POR NIVEL Y CAMBIOS DE LA COBERTURA en los controles, mezclas de dos y tres especies, durante 1 año, una vez al mes.

4. PROCESAMIENTO DE LA INFORMACION

4.1. MODELOS DE ANALISIS

Los datos de cobertura obtenidos mediante el "cubo" han sido caracterizados por distintos parámetros de la Teoría de Nicho.

Al dividir por S se normalizan los datos, escalonandose de 0 a 1; donde:

$B_i = 0$ --> Es la mínima amplitud del nicho, es decir que todos los individuos de la especie i estan asociados a un recurso (nivel); esto implica una máxima especialización.

$B_i = 1$ --> Indica la máxima amplitud del nicho, es decir cuando un número igual de individuos de la especie i está asociado a cada altura. Esto representa una mínima especialización.

4.1.2. Solapamiento entre 2 especies.

4.1.2.1. Solapamiento Espacial

El solapamiento de nicho se puede usar como una medida de la similaridad ecológica (Schoener, 1970). Este solapamiento se puede calcular usando una matriz de recursos, en nuestro caso seria la cobertura de cada especie en cada nivel.

Se formaliza como:

$$PS_{IJ} = 1 - 1/2 \sum_{I=1}^S |P_{IH} - P_{JH}| \quad (6)$$

Esta medida esta normalizada y varia en un rango de 0 a 1.

$PS_{IJ} = 0$ --> Indica que no hay solapamiento. Las especies son distintas ecológicamente, es decir sus nichos no coinciden.

$PS_{IJ} = 1$ --> La coincidencia ecológica es máxima, expresandose en un solapamiento total del nicho.

4.1.2.2. Solapamiento Temporal.

Lo hemos calculado a partir de una modificación de la fórmula propuesta por Schoener, (1970), para medir el solapamiento entre especies.

$$PST_{i,j} = 1 - 1/2 |PT_i - PT_j| \quad (7)$$

PT_i --> Es la cobertura total de la especie i en el tiempo t con respecto a la sumatoria de la cobertura de la especie i en el tiempo $t = 1, 2, \dots, 12$.

Esta clase de solapamiento nos indica como co-evolucionan las tasas relativa de incremento de la cobertura en cada uno de los pares considerados, a lo largo de todo el año.

4.1.3. Amplitud y Solapamiento Medio para N especies.

El método modificado de Levins sólo está definido para medir la amplitud de nicho de una especie y las medidas de solapamiento antes definidas solo lo están para dos especies. En nuestro caso tenemos 3 especies y el cálculo de sus amplitudes y solapamientos lo hemos realizado siguiendo a Pielou (1972), que partir de la fórmula de Brillouin para medir la diversidad (Pielou, 1969 y Margalef, 1974) la descompone en dos elementos de dos maneras distintas.

La primera forma de presentar Brillouin es:

$$H_T = \frac{1}{N} (\log N! - \sum \log x_{i,j}!) + \sum_j \frac{x_{i,j}}{N} \left(\frac{1}{x_{i,j}} \log x_{i,j}! - \frac{1}{x_{i,j}} \sum_i \log x_{i,j}! \right) \quad (8)$$

donde :

- $x_{i,j}$ --> Es el número de veces que se encuentra la especie i ($i=1,2,3,\dots,r$), en el habitat j ($j=1,2,3,\dots,c$).
- $x_{i.}$ --> Es la frecuencia de la especie i en todos los c habitats.
- $x_{.j}$ --> Es la frecuencia de todas la especies r en el habitat j .
- $N = \sum \sum x_{i,j}$ --> Es el número total de las especies en todos los habitats.

Las dos partes en que se la fragmentado HT se pueden interpretar como:

- HA --> Es la diversidad de especies.
 $H_I(B)$ --> Es la diversidad de habitat de la especie i.
 $U_I = x_{I,}/N$ --> Es la frecuencia que se encuentra la especie i con respecto al total.

entonces:

- $\sum U_I H_I(B)$ --> Es la media ponderada de la diversidad de habitat de todas las especies. Lo cual puede ser pensado como una medida de la AMPLITUD PROMEDIO DEL NICHU.

La segunda manera de presentar la formula de Brillouin:

$$H_T = \frac{1}{N} (\log N! - \sum_I \log x_{I,}!) + \sum_I \frac{x_{I,}}{N} \left(\frac{1}{x_{I,}} \log x_{I,}! - \frac{1}{x_{I,}} \sum_j \log x_{I,j}! \right) \quad (9)$$

- HB --> Diversidad de habitats.
 $H_j(A)$ --> Es la diversidad de especies en el habitat j.
 $V_j = x_{.,j}/N$ --> Es la frecuencia en que se encuentra el habitat j con respecto al total.

entonces:

- $\sum V_j H_j(A)$ --> Es la media ponderada de la diversidad de especies en los distintos habitats. Se puede pensar como una medida del SOLAPAMIENTO PROMEDIO DEL NICHU.

Estas dos medidas se han de estandarizar, Para la AMPLITUD PROMEDIO DE NICHU:

$$W = \sum U_I B_I(B) / HA \quad 0 < W < 1$$

De forma análoga el SOLAPAMIENTO PROMEDIO DE NICHU se estandariza como:

$$L = \sum V_I h_I(A) / HA \quad 0 < L < 1$$

Posteriormente aunque no está definido para 2 y 3 especies se calculó el solapamiento y amplitud promedio de nicho según el método de Levins y se comparó con los datos obtenidos por el método de Pielou.

4.1.4. Forma final de las curvas de cobertura.

Para discriminar la importancia relativa de los distintos niveles de las plantas en cuanto a su aporte final a la cobertura total se aplicó a los datos de cobertura el análisis de Varley y Gradwell (1960).

4.1.5. Tasa de crecimiento relativa.

Se calculó la tasa de crecimiento relativo, tanto de las especies creciendo solas como en mezclas de 2 y 3 especies, mediante la fórmula propuesta por Medina (1977).

$$R = (L_N C_N - L_N C_{N-1}) / (T_N T_{N-1}) \quad (10)$$

C_N --> Cobertura en el mes n.

T_N --> Tomando 1 mes como unidad de tiempo.

4.1.6. Interferencia Competitiva

Para poder comparar de una forma cuantitativa el efecto de una especie sobre el crecimiento de otra especie cuando crecen en mezclas, se elaboró un Índice que compara la cobertura de la especie creciendo en mezclas con respecto a la cobertura de esta misma especie creciendo sola.

$$I_c = 1 - \sum_{c=1}^s (C_{1j} / C_1) \quad (11)$$

C_{1j} --> Cobertura de la especie i cuando esta con la especie j.

C_1 --> Cobertura de la especie i creciendo sola.

Este índice está estandarizado:

$I_c = 1$ --> No hay competencia.

$I_c = 0$ --> La competencia es máxima.

4.1.7. Coefficientes de Competencia.

Se calcularon mediante la fórmula de Levins (1968).

$$\alpha_{IJ} = \frac{\sum_{H=1}^S P_{IH} * P_{JH}}{\sum_{H=1}^S (P_{IH})^2} \quad (12)$$

También se puede expresar como una función de la Amplitud de Nicho:

$$\alpha_{IJ} = B_I * \sum_{H=1}^S (P_{IH} * P_{JH}) \quad (13)$$

Se calculó de la varianza de los α_{IJ} para saber la dimensionalidad del nicho. Cuando la comunidad tiene una baja dimensionalidad de nicho muchos α_{IJ} están cercanos a cero y la varianza y covarianza son altas (Vandermeer, 1968).

El cálculo de estos coeficientes de competencia se ha hecho en dos aproximaciones distintas:

- 1) Tomando como punto de referencia cada nivel de la planta.
- 2) Tomando solo como referencia los cuadrados de 5 x 5 cm. de cada nivel en que están juntos las dos especies que compiten.

4.1.8. Estabilidad.

La estabilidad se puede definir como la vuelta al punto de equilibrio de la población después que esta ha sufrido una pequeña perturbación (May 1973).

Como hemos calculado la matriz de competencia del modelo de Lotka-Volterra de la forma prescrita por Levins (1968) la Estabilidad Local implica Estabilidad global.

Si consideramos el modelo estandar de Lotka-Volterra para m especies:

$$dN_I/dt = r_I * N_I / K_I * (K_I - \sum_{J=1}^S \alpha_{IJ} * N_J) \quad i=1,2,3,\dots,m. \quad (14)$$

Si $K_i=1$

$$dN_i/dt = r_i * N_i \left(1 - \sum_{j=1}^s \alpha_{ij} * N_j \right) \quad i=1,2,3,\dots,m. \quad (15)$$

El punto de equilibrio es la solución de

$$1 - \sum_{j=1}^s \alpha_{ij} * N_j = 0 \quad (16)$$

Strobeck (1973) ha demostrado que una condición necesaria y suficiente para que el equilibrio sea localmente estable es:

$$\det(r_i * \bar{N}_i * \alpha_{ij} / K_i) > 0 \quad (17)$$

\bar{N}_i --> Valores de equilibrio.

Esta estabilidad local presupone:

- a) Que la comunidad está cercana al equilibrio.
- b) Que los α_{ij} son constantes.

En nuestro caso hemos usado los α_{ij} obtenidos en la competencia de 5 x 5 cms. que se pueden suponer razonablemente constantes.

Goh (1977) demostró que si la matriz de competencia es calculada mediante (12) una condición necesaria y suficiente para que la comunidad se encuentre en un EQUILIBRIO GLOBALMENTE ESTABLE es:

$$\det(\alpha) > 0 \quad (18)$$

Posteriormente el sistema fue modelizado añadiendo a las ecuaciones de Lotka y Volterra una Función de Dirac, que simulaba el disturbio debido a la quema, mediante un tren de impulsos. (Ver mas adelante).

4.2. TECNICAS DE ANALISIS.

4.2.1. Tests estadísticos.

Se usó UNA ANOVA DE 1 VIA DE TAMAÑOS DESIGUALES (Sokal y Rohlf, 1969) para evaluar si las diferencias del aumento relativo de la biomasa aérea con las distancias (0, 2, 4 y 6 cms), eran significativas para las combinaciones de plantas usadas en los experimentos.

Posteriormente se evaluó el EFECTO CONJUNTO de las distintas distancia y la clase de planta que acompañaba el par sobre el aumento relativo de la biomasa aérea. Esto se hizo con UNA ANOVA DE 2 VIAS DE TAMAÑOS DESIGUALES (Steel y Torrie, 1980).

4.2.2. Programas en la computadora

En esta tesis se han usado los siguiente programas:

- 1) Para grabar la cobertura.
- 2) De listado de datos.
- 3) De corrección de datos.

Un programa de evaluación de los datos que contenia a su vez los siguientes programas:

- 1) Amplitud de nicho para 1 especie.
- 2) Solapamiento espacial.
- 3) Amplitud y solapamiento de n especies (metodo de Pielou).
- 4) Coeficiente de competencia por nivel.
- 5) Coeficiente de competencia cada 5 x 5 cms.

Los programas fueron elaborados por Oscar Zabala en el Laboratorio de computación del Grupo de Ecología Vegetal.

5. RESULTADOS

5.1. BIOMASA

En las tablas Ia a Ie y en las tablas IIa a la IIe del apéndice A se presentan los resultados del primer experimento en el que se midió el peso seco de la biomasa aérea de todas las combinaciones de las tres especies estudiadas en el lapso de 6 meses, desde Junio de 1984 a Enero de 1985. A partir de estas tablas se elaboró un índice adimensional de aumento relativo de la biomasa aérea (Apendice B) que se presenta en las tablas IIIa a la IIIe. Los resultados de estas últimas tablas fueron evaluados mediante un análisis de varianza de una vía (Sokal y Rohlf, 1969) (Tablas IV, V y VI en el apendice C).

Para evaluar el efecto conjunto de las distancias y la especie acompañante se uso un análisis de varianza de dos vías de tamaños desiguales (Stell y Torrie, 1980) (Tablas VII, VIII y IX en el apéndice D).

No se encontraron efectos significativos de las distancias ni de las especies acompañantes sobre el incremento de la biomasa aérea.

5.2. COBERTURA

En este segundo experimento se estudian por separado las variaciones en los niveles ocupados por cada especie, la cobertura alcanzada en cada nivel y la cobertura total cuando las tres especies crecen solas, en mezclas de dos y en mezclas de tres.

La quema de 1984 ocurrió en Febrero y la sabana se volvió a quemar en el mismo mes en 1985. En las Fig. 1a, 1b y 1c se presentan los resultados del crecimiento en niveles ocupados por las especies creciendo solas, en mezclas de dos y tres.

E. adustus (Fig. 1a) es la especie que llega a ocupar menos niveles, es decir crece alcanzado una menor altura. Cuando crece sola presenta un retraso inicial de aproximadamente cuatro meses, los dos primeros correspondientes al final del período seco. Luego crece relativamente lenta hasta alcanzar un plateau de cinco niveles (50-60 cm de altura)

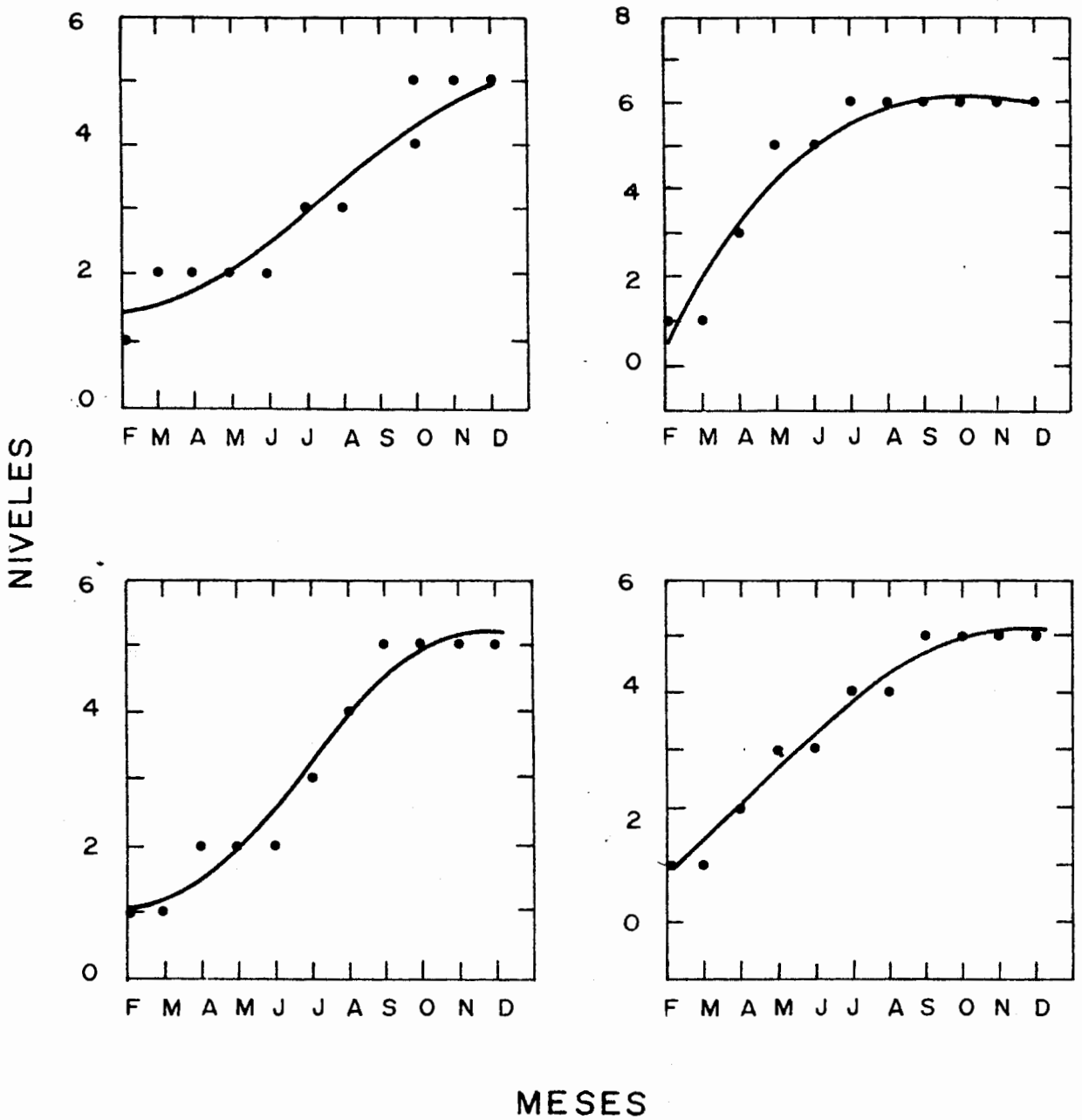
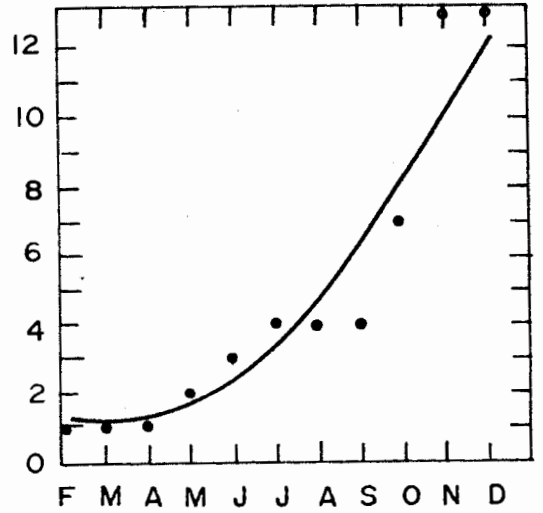
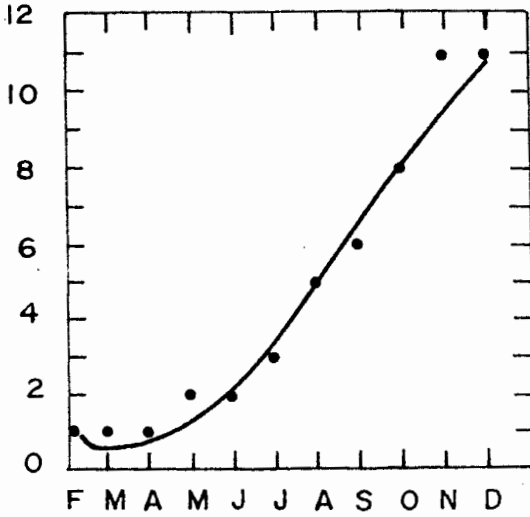
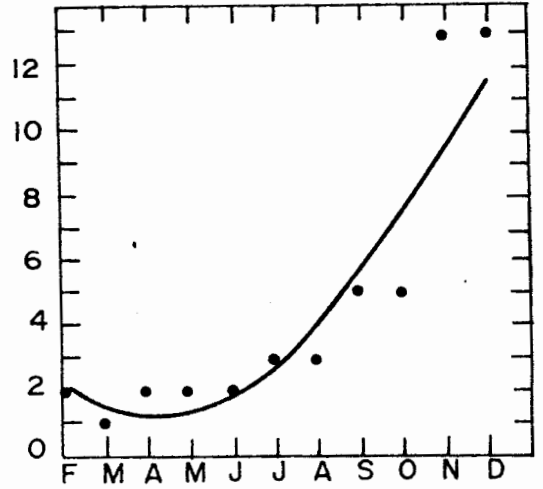
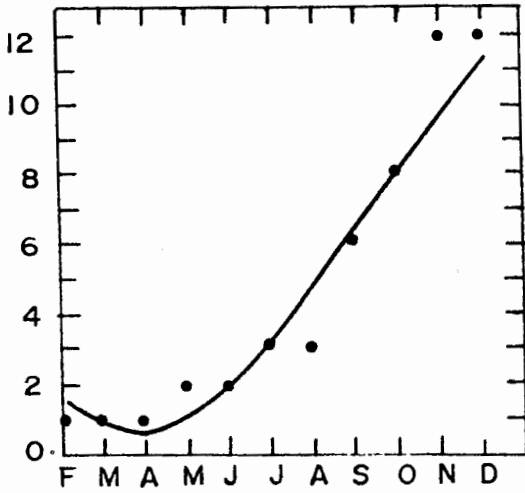


FIG. 1A VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS POR *E. adustus* CRECIENDO SOLA (●), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (●), *A. semiberbis* (●), Y CON *L. lanatum* *A. semiberbis* (●).

NIVELES



MESES

FIG. 1b. VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS POR *A. semiberbis* CRECIENDO SOLA (●), EN MEZCLA CON *E. adustus* (●), *A. lanatum* (●), Y CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (●).

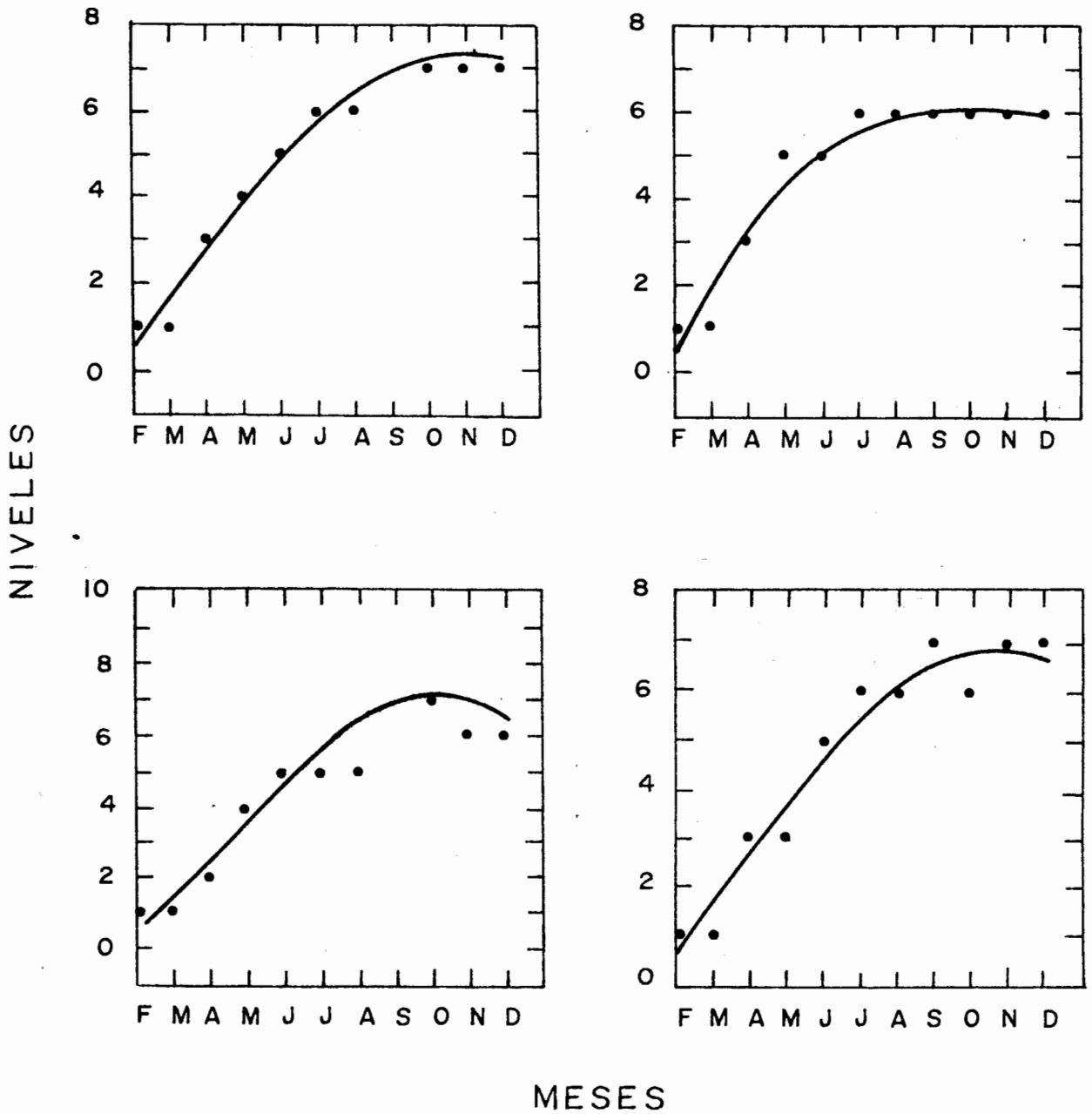


FIG. 1c. VARIACION ANUAL DE LOS NIVELES OCUPADOS POR *L. lanatum* CRECIENDO SOLA (●), EN MEZCLA CON *E. adustus* (●), *A. semiberbis* (●), Y CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (●).

para el mes de Octubre. Básicamente similar es el patrón de crecimiento en compañía de A. semiberbis. En cambio cuando crece con L. lanatum en mezclas de dos y también tres, el crecimiento inicial se acelera, no existiendo fase de retardo. En mezclas de dos con L. lanatum llega inclusive mas alto, alcanzando un máximo de seis niveles para el mes de Julio.

En A. semiberbis (Fig. 1b) el retardo inicial es todavía mas marcado, tardandose hasta seis meses en alcanzar tres niveles (30-40 cm altura). Luego el crecimiento se acelera y ocupa rapidamente hasta los niveles 12 y 13, maximos alcanzados hacia el mes de Noviembre. Este patrón se repite sin variaciones cuando crece sola o en mezclas de dos y tres especies.

El comportamiento de L. lanatum (Fig. 1c) es distinto de las dos especies anteriores, sobre todo porque no presenta retraso en su crecimiento vertical después del fuego, aun cuando no han comenzado todavía las lluvias. Entre Marzo y Septiembre el crecimiento ocurre a una tasa practicamente constante, alcanzando para este último mes su máxima altura (nivel 7, entre 70-80 cm de altura). El patrón es similar creciendo en mezclas, excepto que con A. semiberbis su crecimiento es mas lento y cuando crece con E. adustus alcanza un máximo de seis niveles ya en Julio.

A pesar de las variaciones encontradas, las tres especies no muestran diferencias significativas en la altura alcanzada cuando crecen en mezclas de dos y tres especies respecto a cuando crecen solas.

En las Figuras (2a a 2e), (3a a 3g) y (4a a 4j) se presentan las variaciones de la cobertura en cada nivel, para cada una de las tres especies creciendo solas y en mezclas de 2 y 3 durante el año, de mediaciones.

E. adustus (fig. 2a a 2e), alcanza hasta el nivel 5. Los mayores valores de cobertura se encuentran en el nivel 1 y estos decrecen rapidamente hacia los niveles mas altos. Con excepción del nivel 1, siempre se alcanza un plateau hacia finales del período de lluvia en cada nivel. Esta diferencia puede estar indicando que el incremento de la cobertura (que afecta al nivel 1) se mantiene alto hasta el inicio

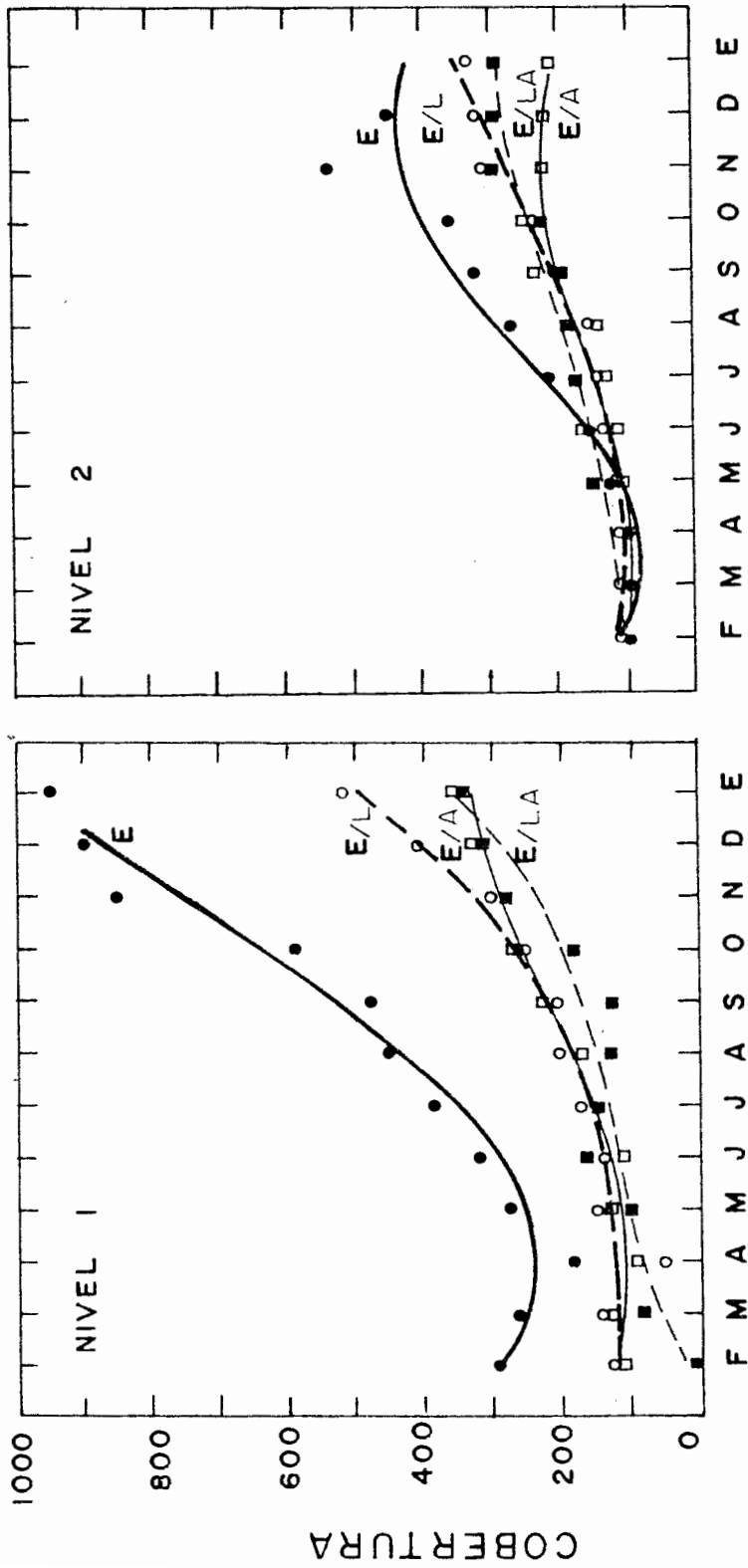
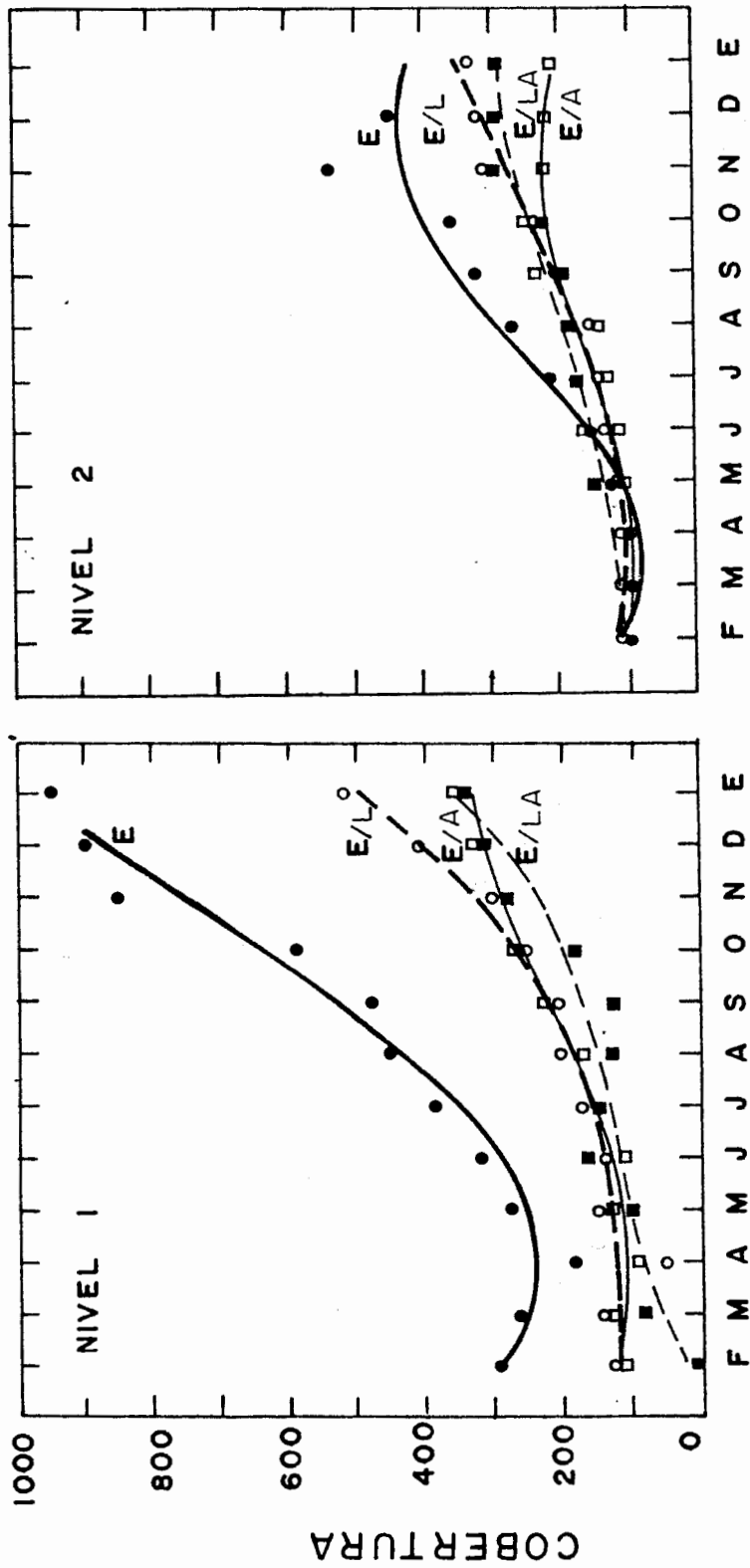


FIG. 2a. Y 2b. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 1 Y 2 DE *E. adustus* CRECIENDO SOLA (E), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (E/L), *A. semiberbis* (E/A) Y CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (E/LA)



MESES

FIG. 2a. Y 2b. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 1 Y 2 DE *E. adustus* CRECIENDO SOLA (E), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (E/L), *A. semiberbis* (E/A) Y CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (E/LA)

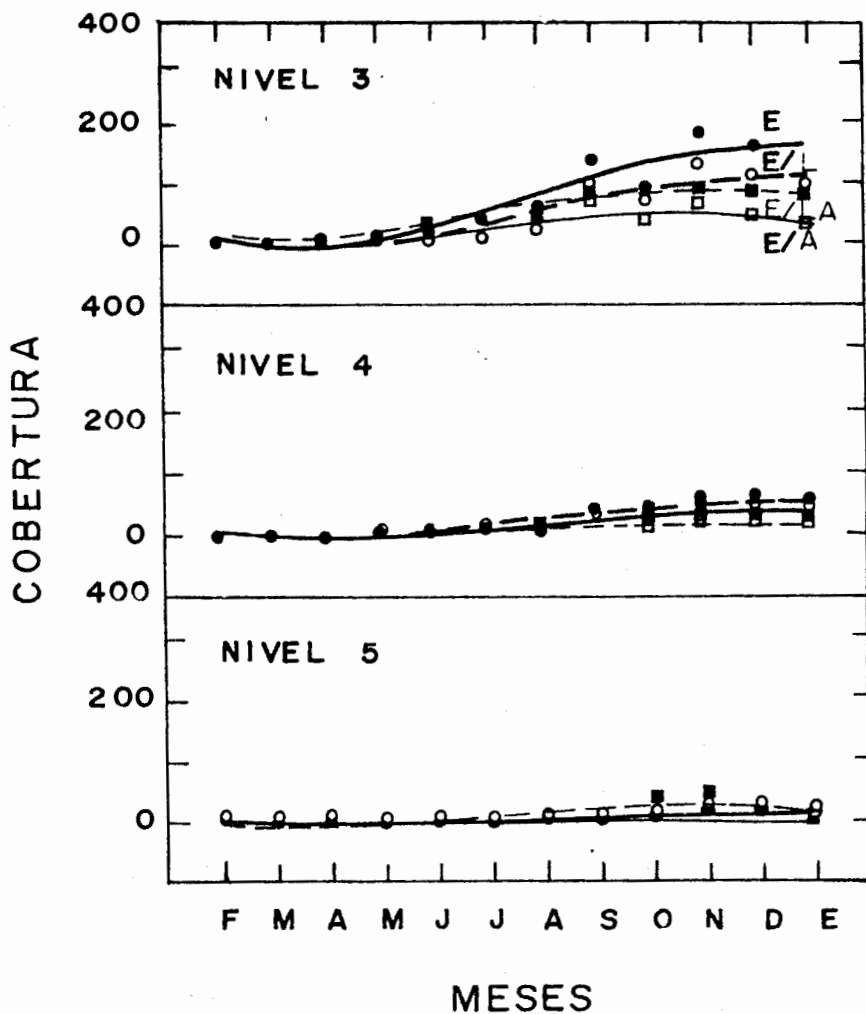


FIG. 2c. , 2d Y 2e . VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 3, 4, Y 5 DE *E. adustus* CRECIENDO SOLA (E), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (E/L), *A. semiberbis* (E/A) Y CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (E/LA).

del periodo seco, mientras que la expansion foliar se detiene un par de meses antes que termine las lluvias. Por otra parte, en los tres primeros niveles hay una marcada reduccion en el crecimiento de la cobertura cuando E. adustus crece en mezclas con respecto a cuando crece sola. Como se demuestra mas adelante, el componente mas importante de este efecto es la presencia de A. semiberbis. En los niveles 4 y 5 los valores de cobertura se mantienen siempre muy bajos y no hay diferencias significativas entre los valores de la especie creciendo sola o en mezclas.

L. lanatum alcanzo hasta el nivel 7 (Fig. 3a a 3g). Se observa tambien una disminucion en los valores maximos de cobertura alcanzados en cada nivel, desde el 1 al 7, pero en esta especie la disminucion es mas progresiva que en la anterior. Al igual que en E. adustus, todos los niveles con excepcion del primero alcanzan un plateau, pero en este caso se produce hacia el mes de Septiembre, cuatro meses antes que finalice el periodo humedo. El crecimiento de los valores de cobertura a lo largo del año es significativamente menor en las mezclas de dos y tres especies en todos los niveles con excepcion del 7, cuando se le compara con los valores de la especie creciendo sola. Aqui observamos una diferencia entre las curvas correspondientes a las mezclas de dos especies con las de tres especies, ya que en los 4 primeros niveles hay una disminucion adicional de la cobertura por la presencia de una tercera especie. Este comportamiento diferencia a L. lanatum de E. adustus. Sin embargo, al igual que en esta especie, el efecto de A. semiberbis es mayor.

A. semiberbis alcanzo hasta el nivel 13 siendo la mas alta de las tres especies estudiadas. Aqui presentamos hasta el nivel 10 (Fig. 4a a 4j). A diferencia de las dos anteriores, esta especie aumenta en cobertura desde el nivel 1 hasta el nivel 3 y decrece desde el 4 hacia arriba. Esto es debido a que los vastagos crecen por encima del nivel del suelo, formando culmos con entrenudos largos. La produccion de hojas en cada nudo hace que el follaje se distribuya verticalmente por encima de un cierto nivel. Para Septiembre, cuatro meses antes de finalizar el periodo de lluvias, se alcanza un plateau en los primeros cinco niveles. El crecimiento de esta especie es sobre todo vertical, aumentando en niveles alcanzados mas que en cobertura por nivel en los ultimos meses

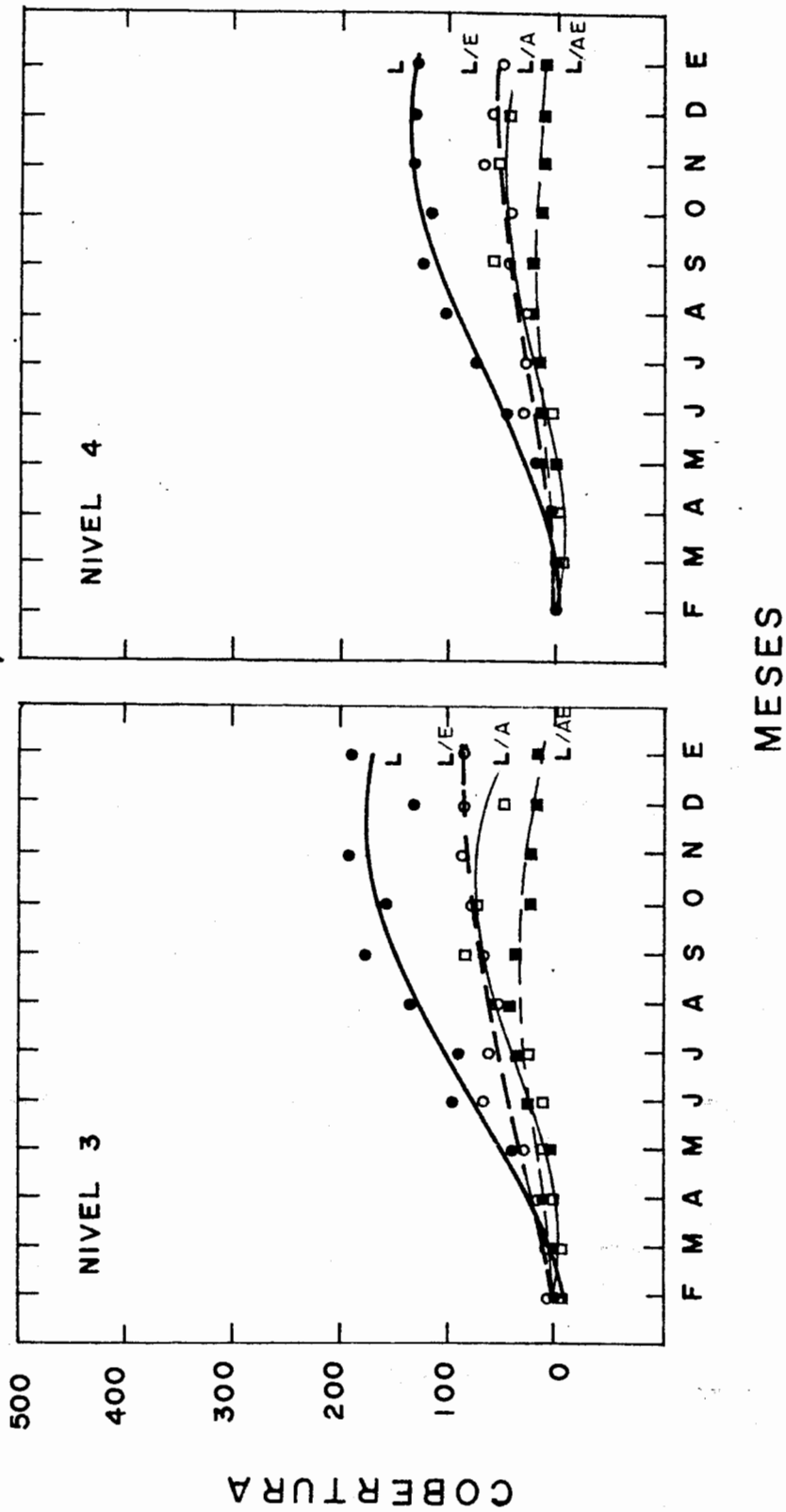


FIG. 3c. Y 3d. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 3 Y 4 DE *L. lanatum* CRECIENDO SOLA (L), EN MEZCLA CON *E. adustus* (L/E), *A. semiberbis* (L/A) Y CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (L/EA)

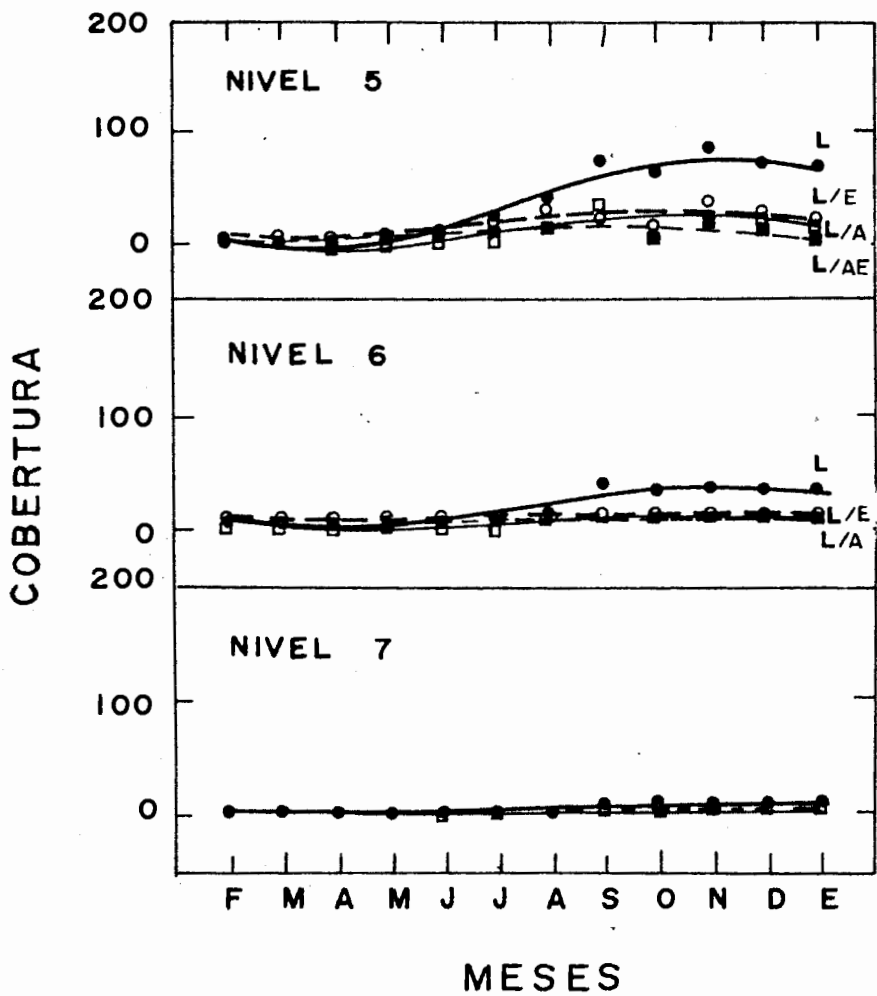


FIG. 3e., 3f. Y 3g. . VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 5, 6 Y 7 DE *L. lanatum* CRECIENDO SOLA (L), EN MEZCLA CON *E. adustus* (L/E), *A. semiberbis* (L/A) Y CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (L/EA)

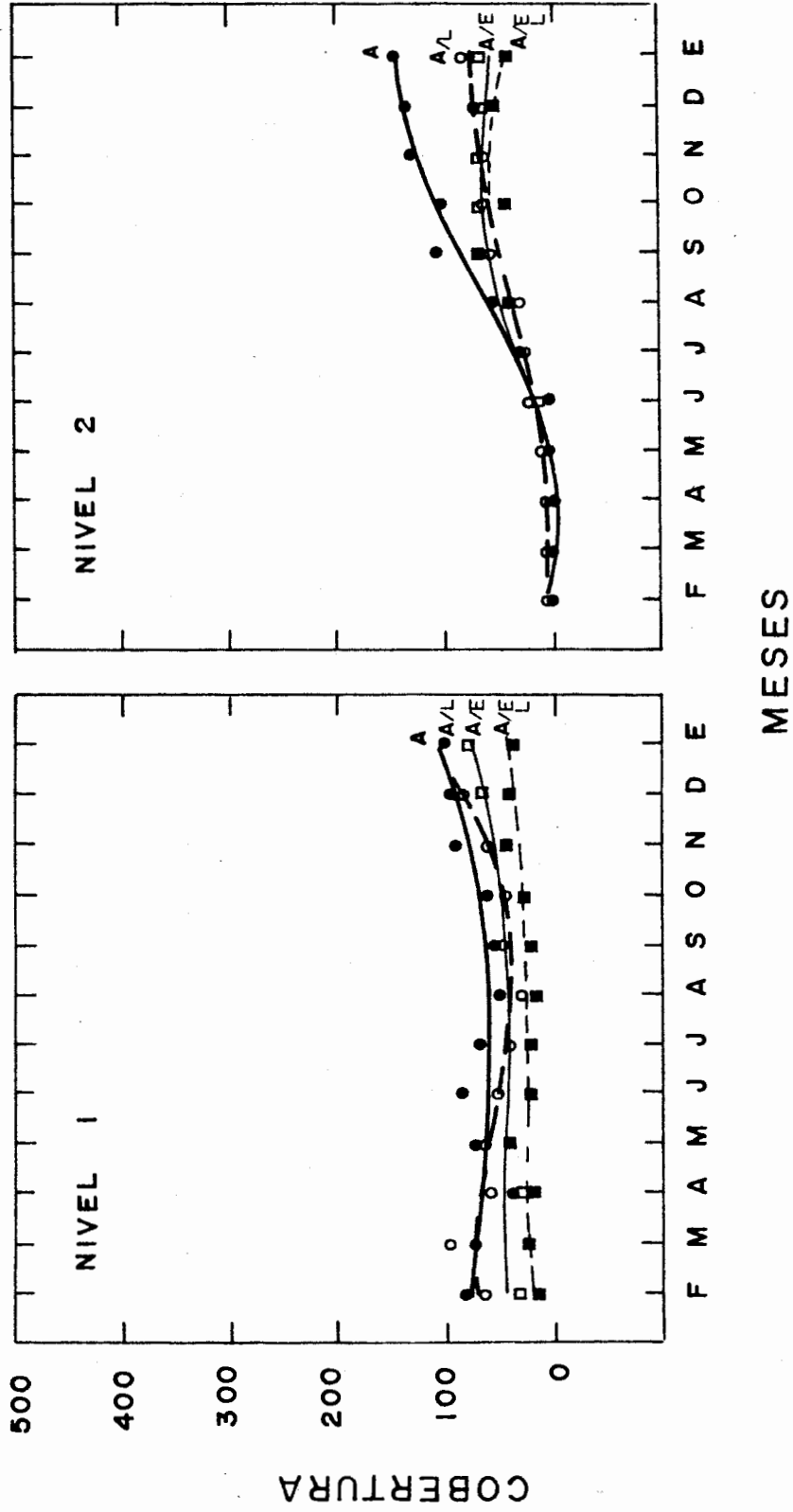


FIG. 4a. Y 4b. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 1 Y 2 DE A. semiberbis CRECIENDO SOLA (A), EN MEZCLA CON E. adustus (A/E), L. lanatum (A/L) Y CON E. adustus Y L. lanatum (A/EL)

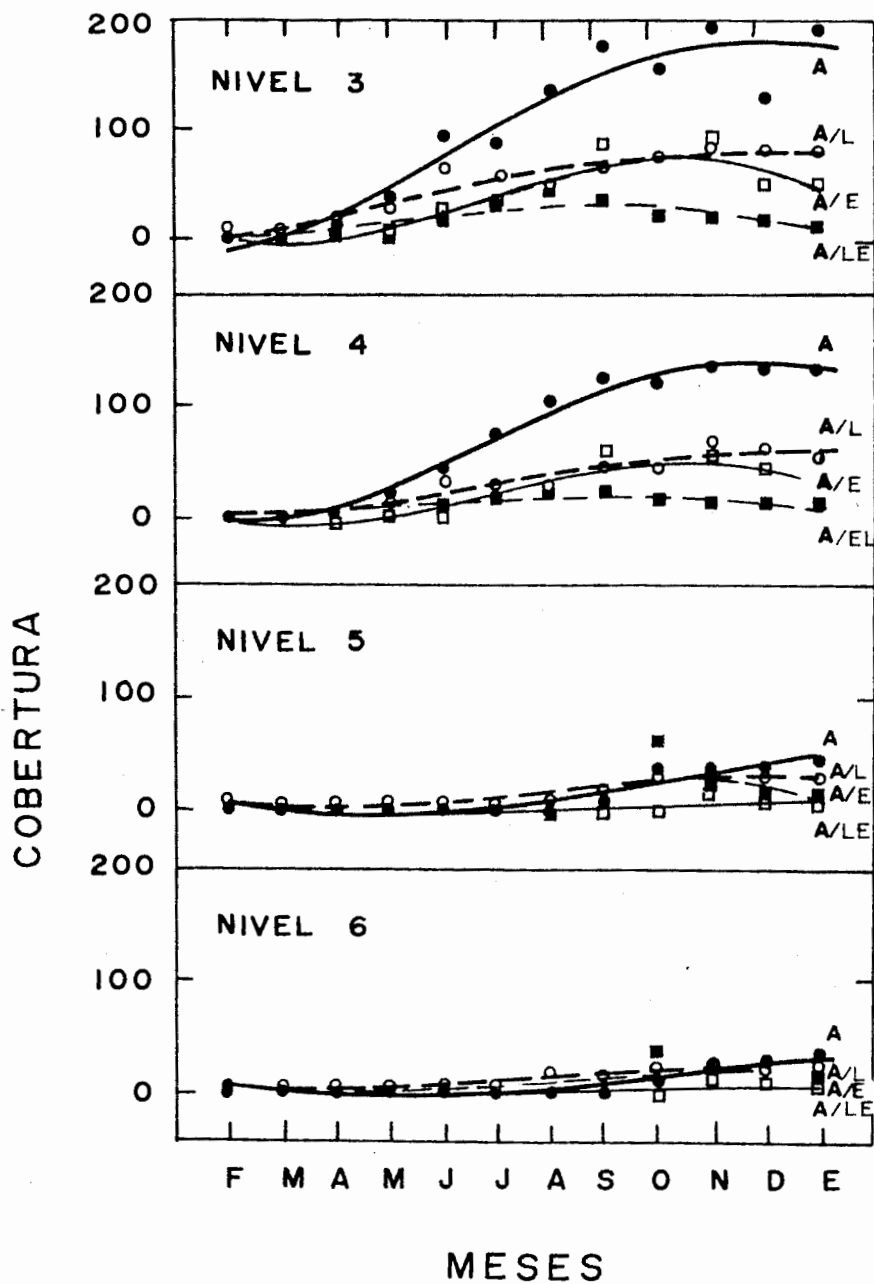


FIG. 4c. , 4d , 4e y 4f . VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 3, 4, 5 y 6 DE *A. semiberbis* CRECIENDO SO- LA (A), EN MEZCLA CON *E. adustus* (A/E), *L. lanatum* (A/L) Y CON *E. adustus* Y *L. lana- tum* (A/EL).

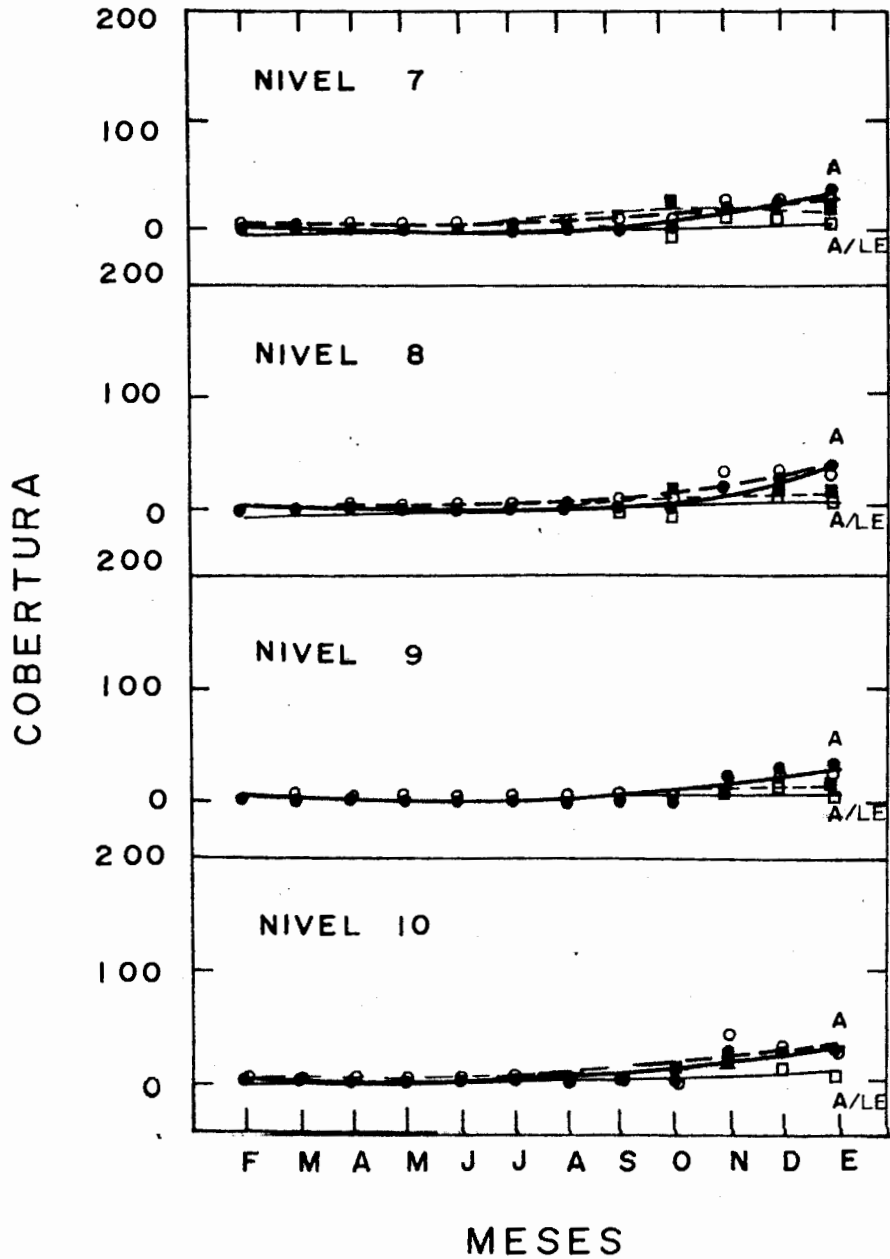


FIG. 4g, 4h, 4i y 4j. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL EN LOS NIVELES 7, 8, 9 y 10 DE *A. semiberbis* CRECIENDO SO LA (A), EN MEZCLA CON *E. adustus* (A/E), *L. lanatum* (A/L) Y CON *E. adustus* Y *L. lanatum* (A/EL).

del período húmedo. En los niveles 2, 3 y 4 se observa una disminución de la cobertura alcanzada cuando crece en mezclas de dos y tres especies, pero del nivel cinco en adelante no hay diferencias entre las curvas de cobertura. La presencia de una tercera especie solo parece tener algún efecto depresivo en los niveles 3 y 4, donde A. semiberbis presenta los mayores valores de cobertura. Aún cuando en las gráficas no se aprecie con suficiente claridad, el efecto depresivo de E. adustus sobre esta especie es mayor que el de L. lanatum.

En las figuras 5, 6 y 7 se presentan las variaciones anuales de la cobertura total, para cada una de las tres especies cuando crece sola y en mezcla de dos o tres especies.

E. adustus es la especie que alcanza una mayor cobertura. (Fig. 5) Cuando crece sola muestra un retraso inicial en el crecimiento de aproximadamente cuatro meses de Marzo a Junio. Luego crece de forma constante a lo largo de todo el año, alcanzando sus valores de máxima cobertura hacia el mes de Noviembre. Cuando E. adustus crece con L. lanatum o A. semiberbis sigue básicamente el mismo patrón, pero con unos valores de cobertura mucho menores y distintos según la especie acompañante. Al comparar el crecimiento de E. adustus en mezclas de tres especies con el crecimiento en mezclas de dos especies, no se observa efecto adicional de la tercera especie.

La cobertura en L. lanatum es intermedia entre E. adustus y A. semiberbis (Fig. 6). Creciendo sola, en mezclas de dos y tres especies, presenta una tasa de crecimiento continuado sin una fase significativa de retraso inicial. Alcanza su máxima cobertura en Noviembre cuando crece sola o con E. adustus y en Septiembre cuando crece con A. semiberbis o en una mezcla de las tres especies. En L. lanatum la cobertura total alcanzada se reduce notablemente cuando crece en mezclas de tres especies.

A. semiberbis (Fig. 7) presenta al igual que E. adustus, tanto sola como en mezclas de dos y tres especies, un retraso inicial en el crecimiento de aproximadamente cinco meses, de Marzo a Julio. El resto del año, el crecimiento es constante pero muy lento, aproximándose a un máximo al final del año. Cuando crece en mezclas de dos y tres especies alcanza su máxima cobertura en Noviembre. A. semiberbis es poco afectada

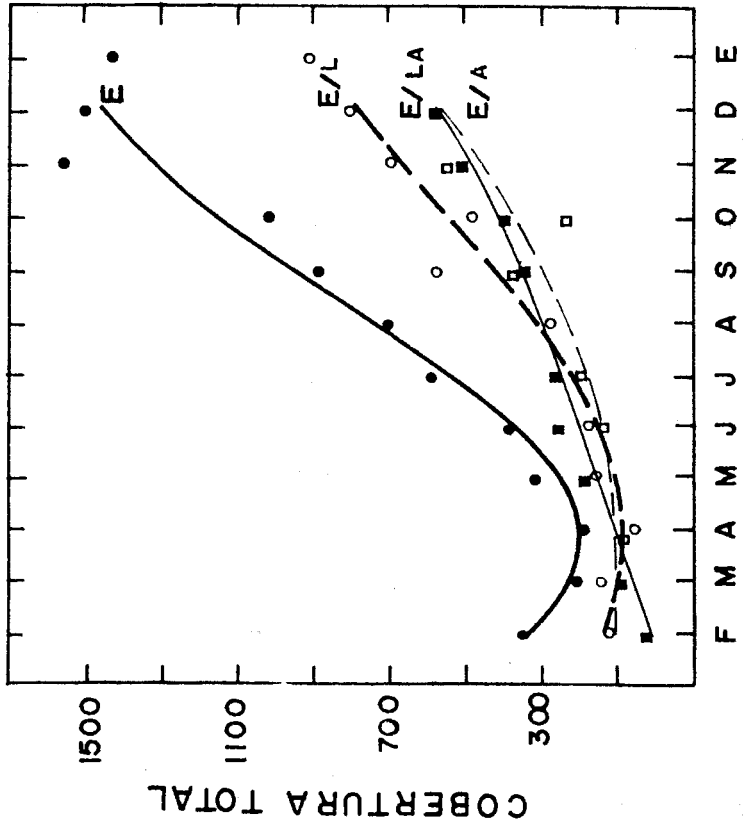


FIG. 5. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL DE *E. adustus* CRECIENDO SOLA (E), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (E/L), *A. semiberbis* (E/A) Y CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (E/LA)

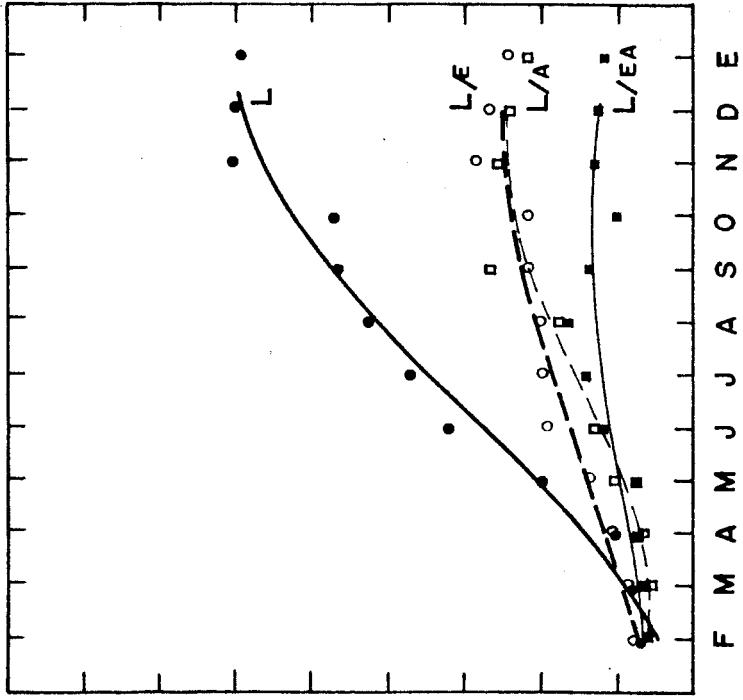


FIG. 6. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA TOTAL DE *E. lanatum* CRECIENDO SOLA (L), EN MEZCLA CON *E. adustus* (L/E), *A. semiberbis* (L/A) Y CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (L/EA)

en su crecimiento por L. lanatum contrariamente a lo que ocurre cuando está en presencia de E. adustus. No se observa una disminución adicional en su cobertura cuando A. semiberbis crece en una mezcla con las otras dos especies.

En la Fig. 8 se muestran las tasas relativas de crecimiento de las tres especies cuando crecen solas.

E. adustus presenta un fuerte aumento de las tasas relativas de crecimiento al principio de la época de lluvias. Estas tasas aumentan suavemente durante la estación lluviosa experimentando un brusco descenso al finalizar éstas.

L. lanatum alcanza un máximo en las tasas de crecimiento relativo al principio de la estación de lluvias. Ha medida que avanza la estación lluviosa estas tasas experimentan un suave descenso, que se acentúa al finalizar las lluvias.

A. semiberbis también experimenta un aumento relativo de sus tasas de crecimiento al comenzar las lluvias. Estas tasas crecen de una forma continua hasta Junio momento en el que el crecimiento se mantiene constante hasta finalizar la época de lluvias, cuando experimentan un fuerte descenso.

En las Fig. 9, 10 y 11 se muestran las tasas relativas de incremento de la cobertura para todas las mezclas de 2 y 3 especies con respecto a cada especie creciendo sola.

El resultado obtenido para cada especie creciendo en mezclas es el mismo que cuando la especie crece sola, es decir, que durante la estación de lluvias es cuando las especies alcanza el período de máximo crecimiento relativo, decayendo estas tasas al iniciarse la época seca. Por otro lado, excepto algún punto, siempre la tasa de crecimiento relativa de la especie creciendo sola es SUPERIOR a la obtenida al crecen en mezclas de dos y tres especies.

Se adaptó el Análisis de Factores Clave, (Varley y Gradwell, 1960), para determinar, en las tres especies, cuales son los niveles que contribuyen más significativamente a la forma final de la curva obtenida al graficar la cobertura total vs. tiempo.

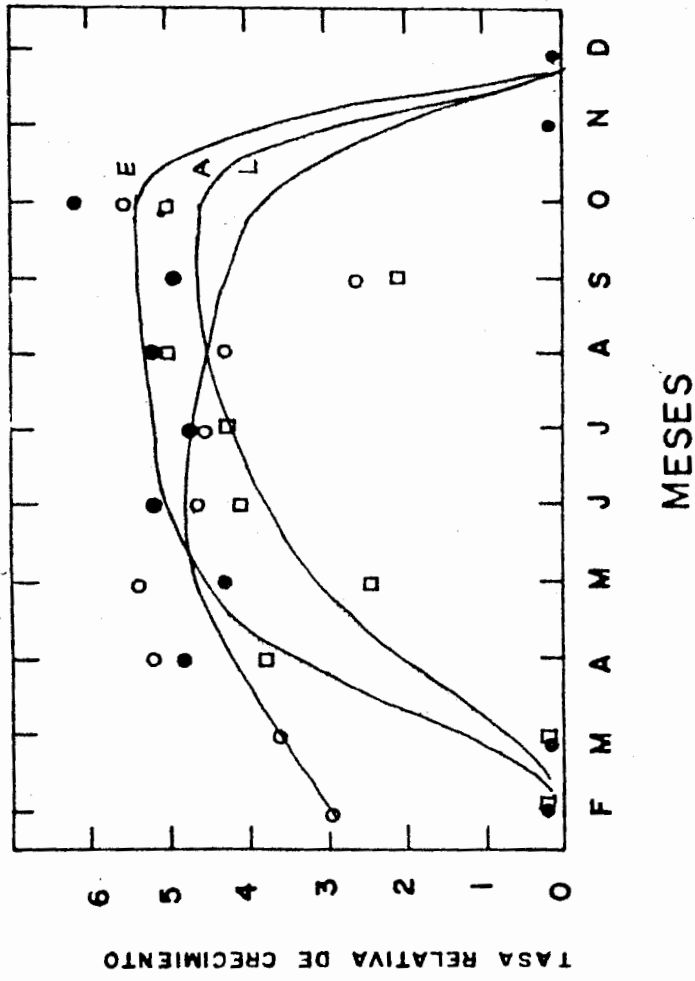


FIG. 8. VARIACION ANUAL DE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE *E. adustus* (●), *L. lunatum* (○), *A. sericeus* (□).

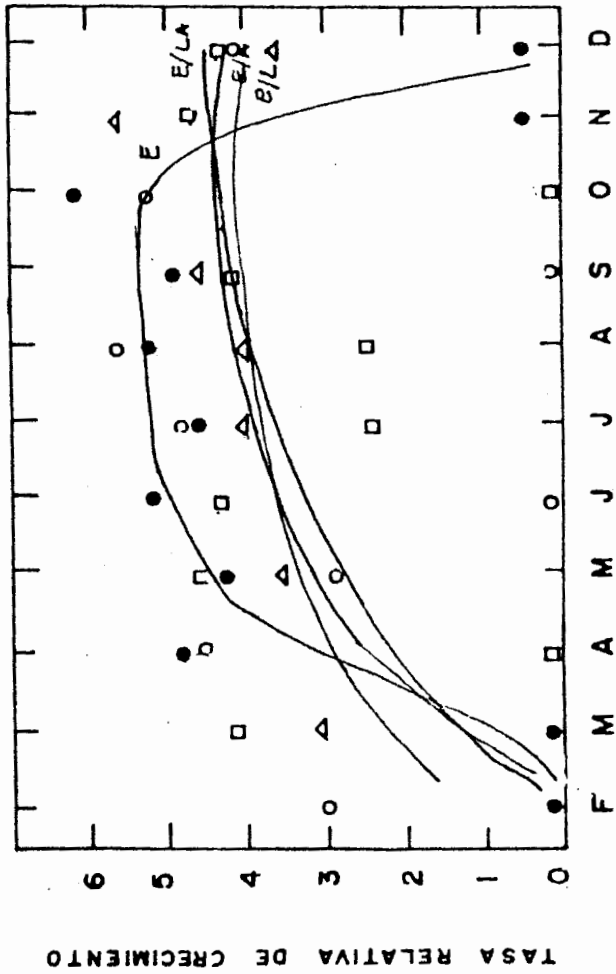
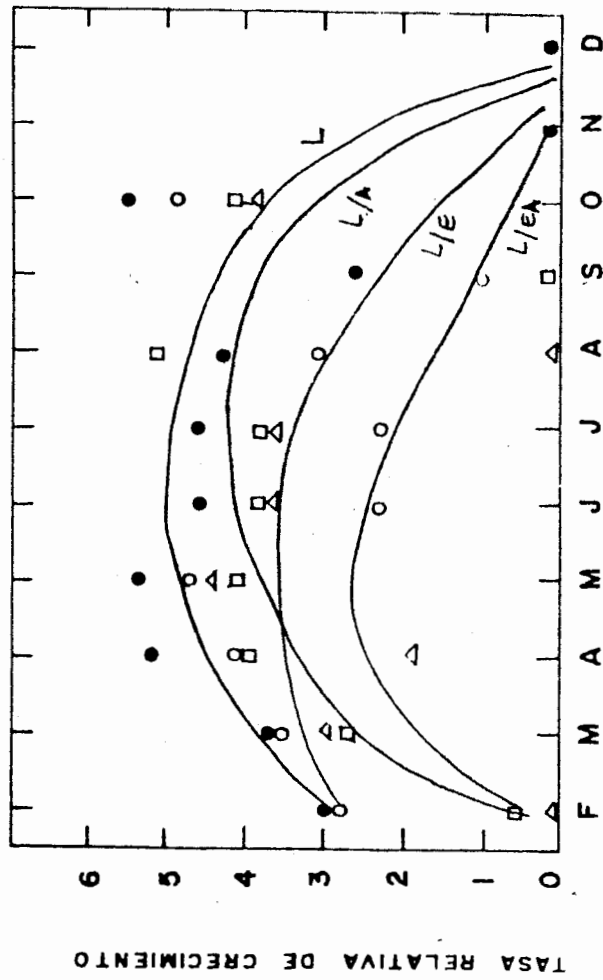


FIG. 9. VARIACION ANUAL DE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE *E. adustus* CRECIENDO SOLA (●), EN MEZCLA CON *L. lanatum* (○), *A. semicerbis* (△) Y CON *L. lanatum* Y *A. semicerbis* (□).



MESES

FIG. 10. VARIACION ANUAL DE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE *L. lanatum* CRECIENDO SÓLA (●), EN MEZCLA CON *E. adustus* (○), *A. semiberbis* (◻) Y CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (▲)

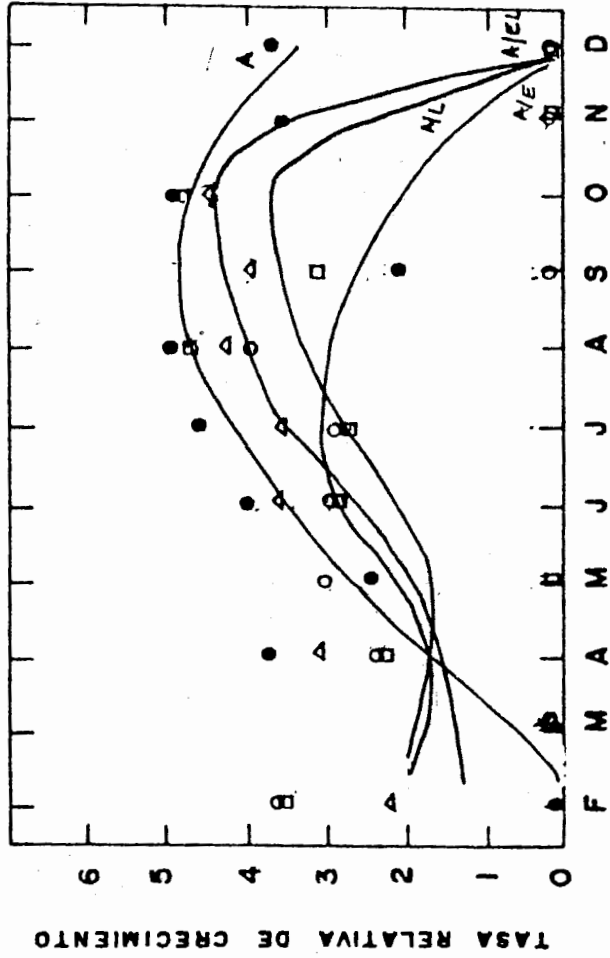


FIG. 11. VARIACION ANUAL DE LA TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO DE *A. semiberbis* CRECIENDO SOLA (●), EN MEZCLA CON *E. adustus* (○), *L. lanatum* (△) Y CON *E. adustus* Y *L. lanatum* (▲).

Cuando E. adustus crece sola (Fig. 12a), el primer y segundo nivel, de los cinco que alcanza la planta, son los que contribuyen mas significativamente a la forma final de la curva de cobertura total. El primer nivel marca la tendencia y el segundo aporta los elementos que determinan que la cobertura total al final del año, alcance un cierto estado estacionario. Cuando esta especie crece en mezclas (Fig. 12b, 12c y 12d), se obtiene el mismo resultado que cuando E. adustus crece sola, aunque el segundo nivel, tiene menos importancia.

En L. lanatum se observa el mismo patrón cuando ésta especie crece sola (Fig. 13a) y cuando crece en mezclas de dos (Fig. 13b y 13c) y tres especies (Fig. 13d). En todos los casos, todos los niveles contribuyen a la forma final de la curva, aunque el primer y segundo nivel, son los mas importantes.

En A. semiberbis se obtiene el mismo patrón cuando esta especie crece sola (Fig. 14a) en mezclas de dos especies (Fig. 14b y 14c) y en mezclas de tres especies (Fig. 14d). El segundo y tercer nivel, en A. semiberbis son los que contribuyen mas significativamente a la forma final de la curva de cobertura total. En A. semiberbis solo se ha considerado hasta el séptimo nivel, pues a partir de éste, se obtienen los mismos valores.

Finalmente se analizó cuantitativamente que niveles son los mas significativos en relación a la cobertura total de la planta. Se contrastaron los niveles que a priori se han considerado más importantes para explicar la cobertura total con respecto a todos los demas. Este resultado se comparo con la cobertura total y se vio que porcentaje de esta quedaba explicada. (Tabla X)

En el caso de E. adustus creciendo sola, en mezclas de dos y tres especies, los dos primeros niveles representan, en promedio, el 84,75% de la cobertura total. En L. lanatum el 80% de la cobertura total esta representada en los tres primeros niveles. Por ultimo en A. semiberbis, los cuatro primeros niveles solo explican el 59% de la cobertura total.

Para poder comparar CUANTITATIVAMENTE los cambios en la cobertura total de una especie debido a la presencia de una segunda o tercera especie, hemos cuantificado la disminución en la cobertura mediante el

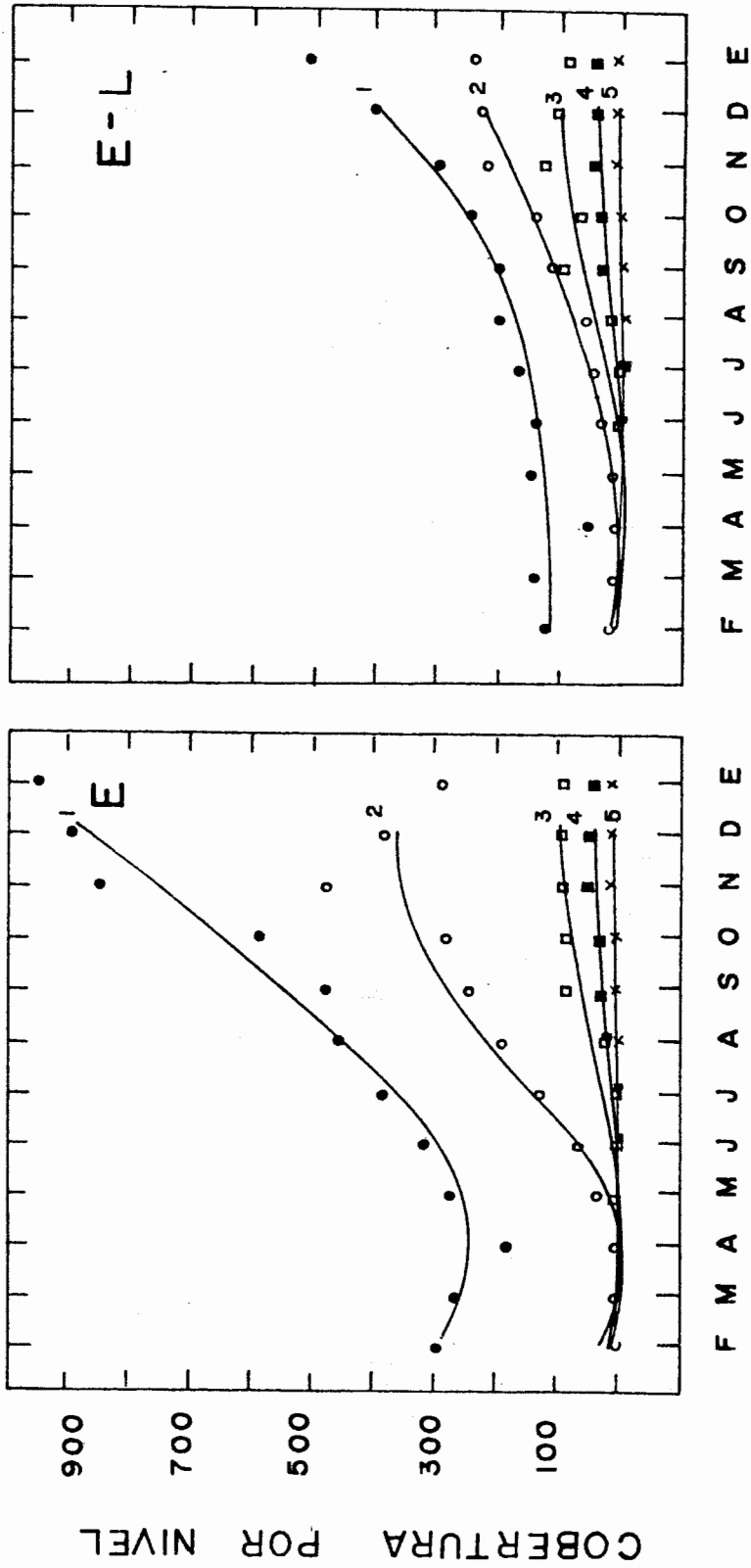


FIG. 12 a. Y 12 b. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *E. adustus* (E) Y DE *E. adustus* CON *L. lanatum* (E-L)

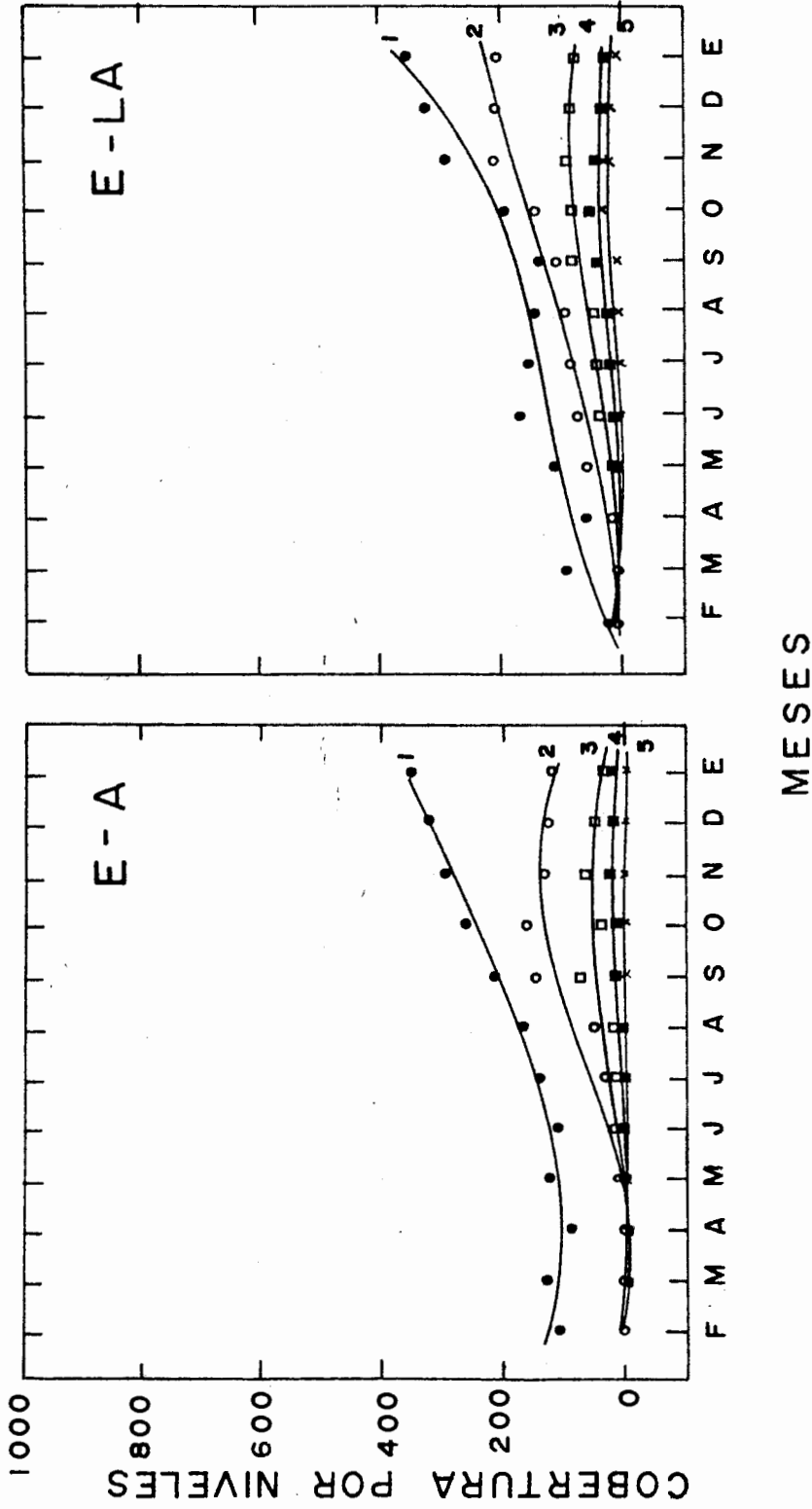


FIG. 12c. Y 12d. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *E. adustus* *semiberbis* (E-A) Y DE *E. adustus* CON *L. lanatum* Y *A. semiberbis* (E-LA) A.

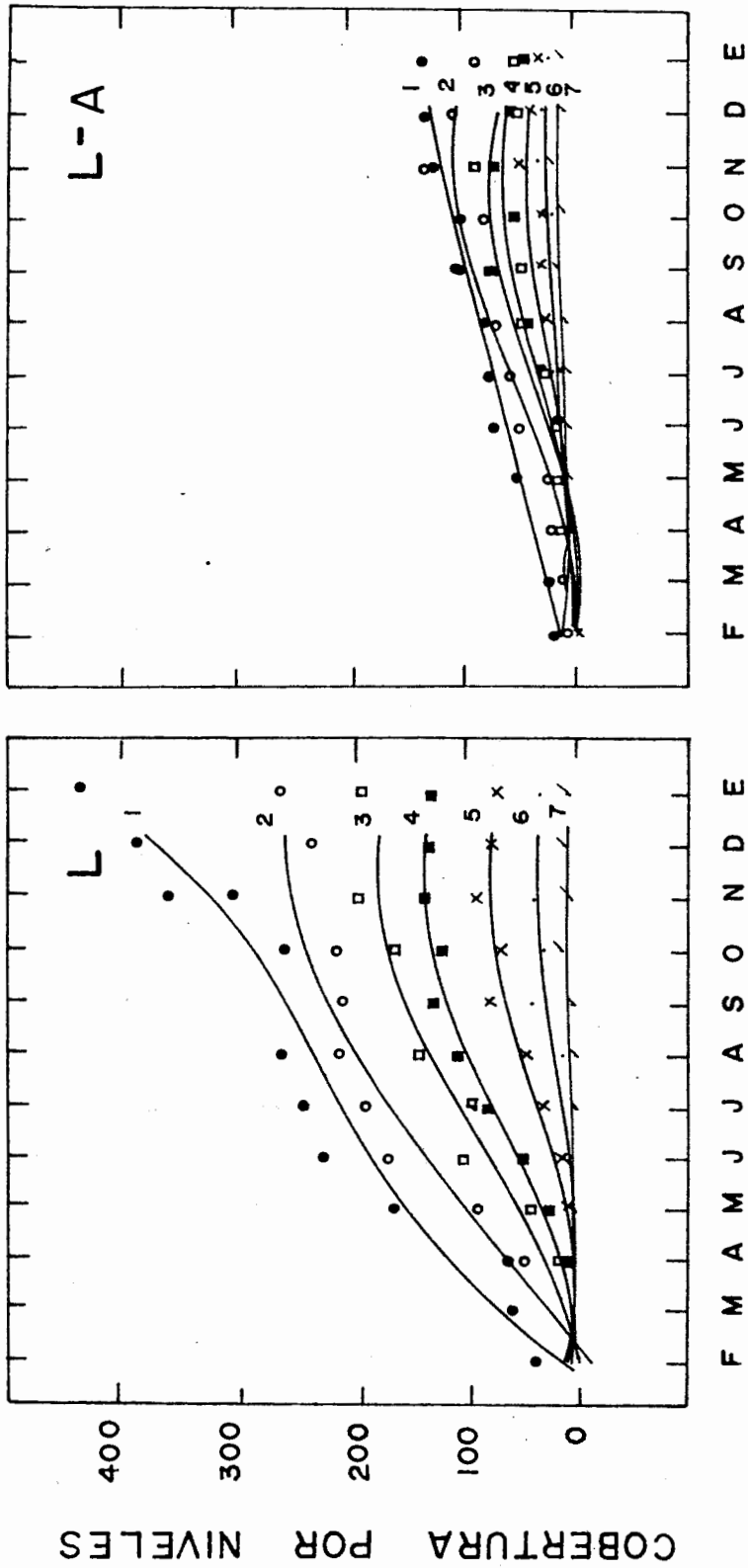


FIG. 13 a. Y 136. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *L. lanatum* (L) Y DE *L. lanatum* CON *A. semibrevibis* (L-A)

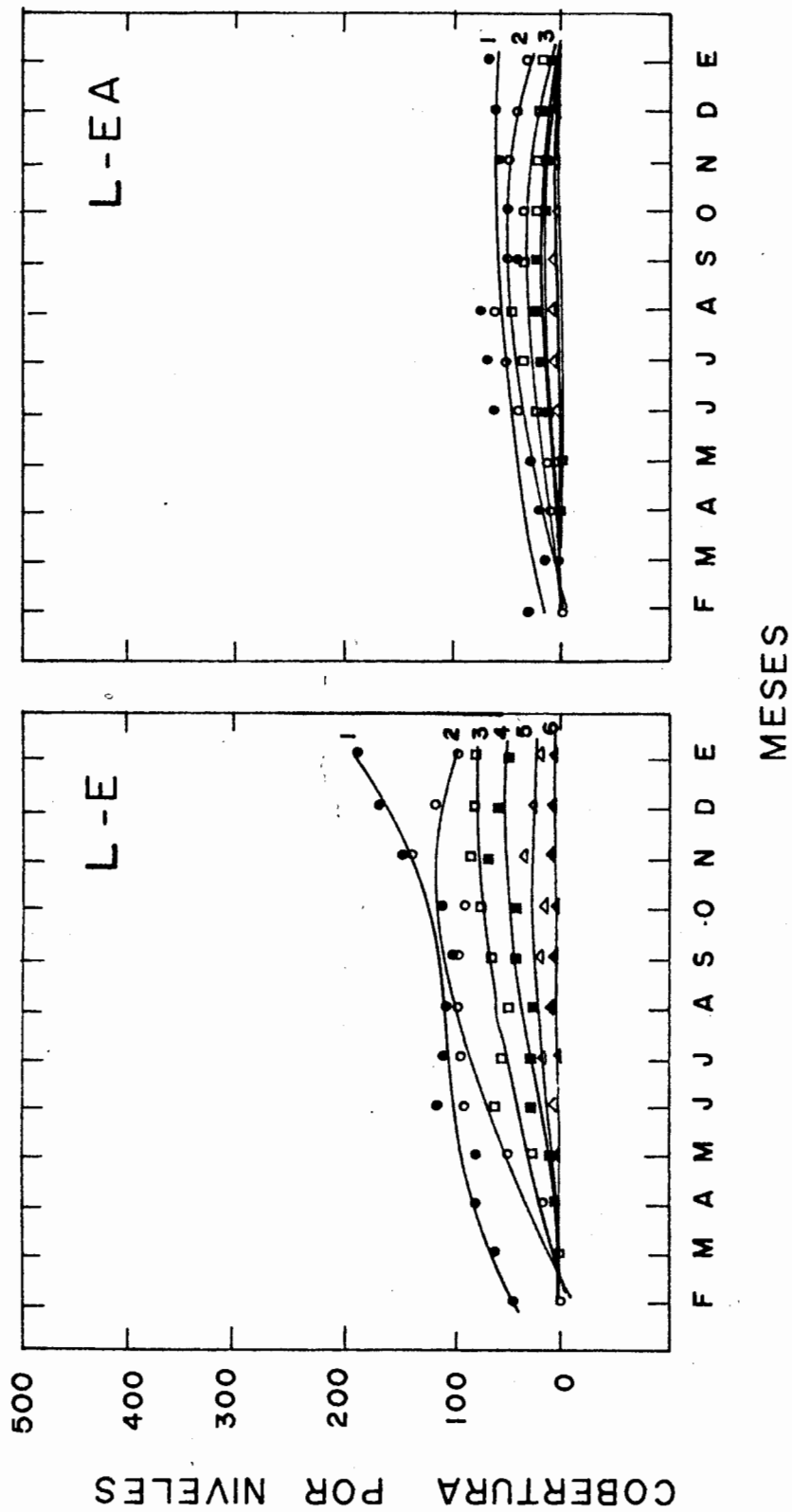


FIG. 13c. Y 13d. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *L. lanatum* Y *E. adustus* (L-E) Y DE *L. lanatum* CON *E. adustus* Y *A. semiberbis* (L-EA)

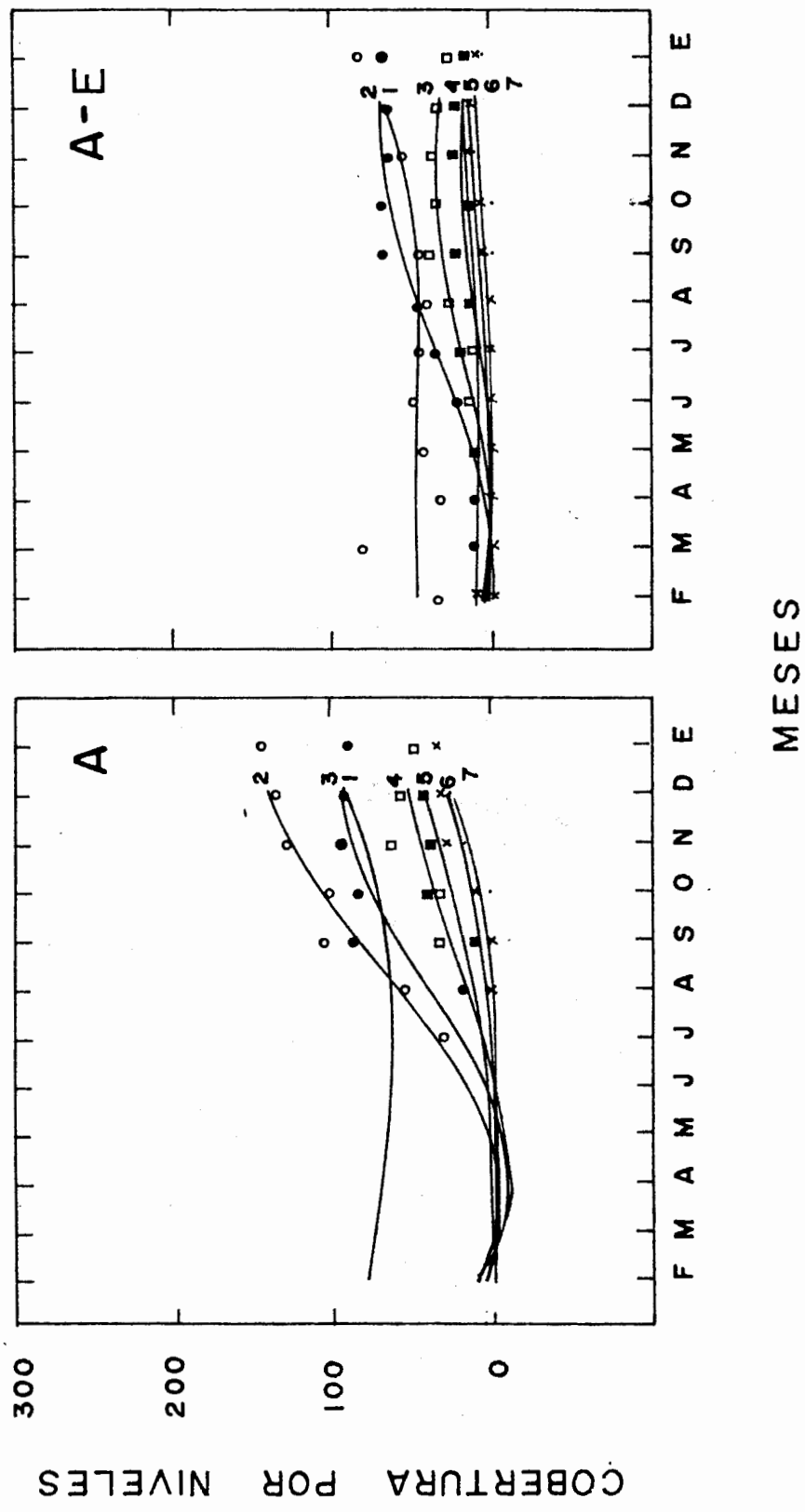


FIG. 19a. Y 19b. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *A. semiberbis* (A) Y DE *A. semiberbis* CON *E. adustus* (A-E)

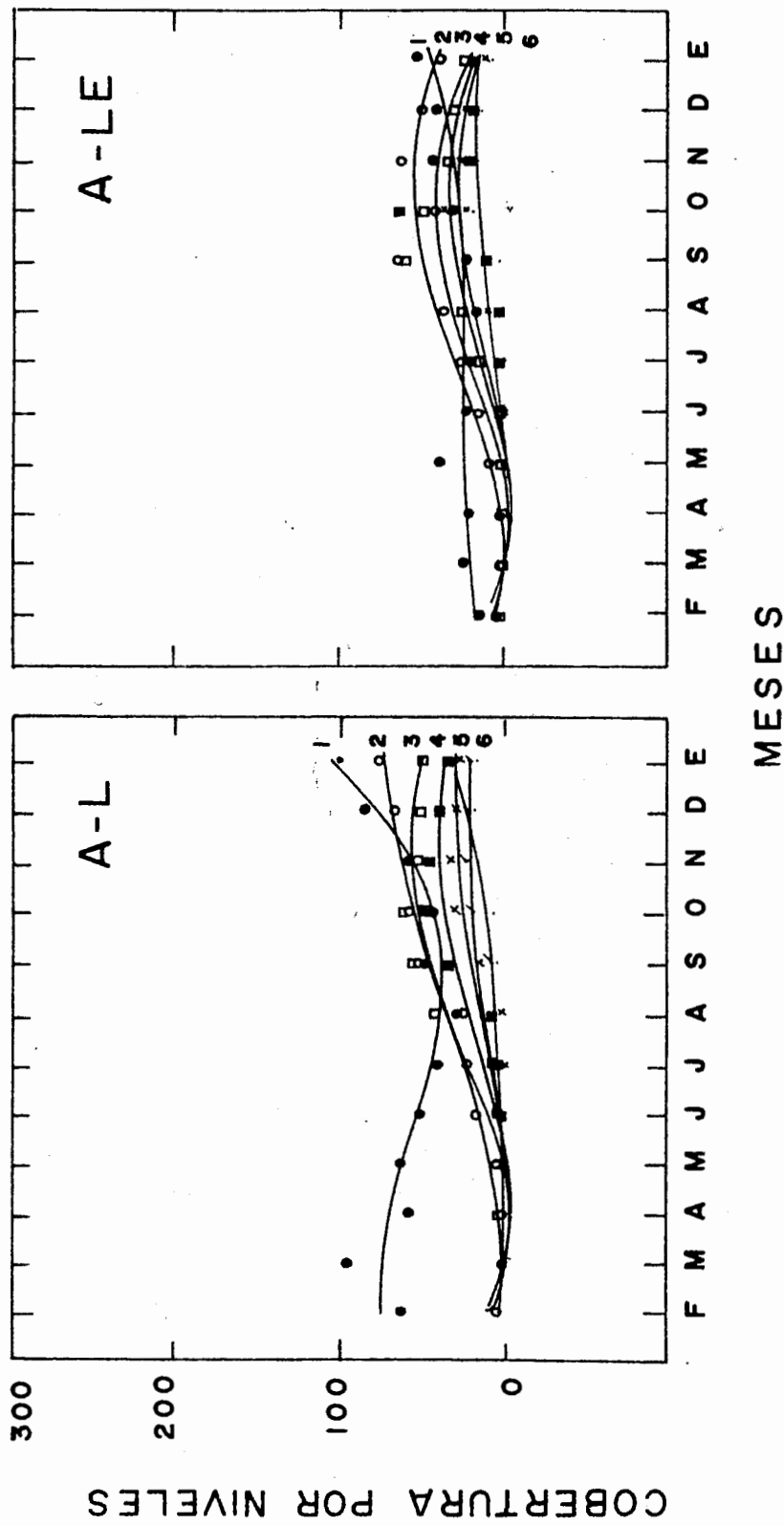


FIG. 19c. Y 19d. VARIACION ANUAL DE LA COBERTURA POR NIVELES DE *A. semiberbis* CON *L. lanatum* (A-L) Y DE, *A. semiberbis* CON *L. lanatum* Y *E. adustus* (A-LE)

TABLA X. Estimación de los niveles más significativos con respecto a la cobertura total tanto en las 3 especies creciendo solas como en mezclas de 2 y 3 especies.

	COBERTURA TOTAL	COBERTURA NIVEL 1	COBERTURA NIVEL 2	COBERTURA NIVEL 3	COBERTURA NIVEL 4	% DE LA COBERTURA TOTAL APLICADA POR LOS NIVELES CONSIDERADOS	PROMEDIO DE LA COBERTURA TOTAL EXPLICADA PARA CADA ESPECIE
* E	1.424	949	286	-	-	86 %	84.75 %
E _A	619	357	122	-	-	76 %	
E _L	900	507	243	-	-	83 %	
E _{AL}	573	347	200	-	-	94 %	
** L	1.110	437	260	191	-	80 %	80 %
L _A	382	135	89	54	-	72 %	
L _E	382	187	94	79	-	92 %	
L _{EA}	144	66	32	13	-	76 %	
*** A	512	103	142	88	48	73 %	59 %
A _E	268	84	68	24	13	68 %	
A _L	427	83	75	48	33	54 %	
A _{EL}	283	37	38	21	23	41 %	

* E. adustus y todas sus combinaciones alcanzan un máximo de 5 niveles
 ** L. lanatum " " " " " 7 "
 *** A. semiberbis " " " " " 13 "

Índice IC. En la Tabla XI se presenta los valores obtenidos al calcular este índice a partir de los datos de cobertura total, para las tres especies y todas sus combinaciones. En la Fig. 15 están representados de una forma gráfica y cuantitativa el valor de este índice para el mes de Noviembre.

En E. adustus la mayor depresión en el crecimiento es debida a la presencia de A. semiberbis (0.65) en cambio, L. lanatum la afecta menos (0.56) no se registra una disminución adicional en su crecimiento por la presencia de las tres especies (0.58).

En el caso de L. lanatum el efecto de A. semiberbis (0.62) y de E. adustus (0.57) son muy parecidos. Cuando las tres especies crecen juntas hay un efecto aditivo, reduciéndose notablemente el crecimiento de L. lanatum (0.85).

A. semiberbis es mas afectada por E. adustus (0.33) que por L. lanatum (0.11). Cuando crece en presencia de E. adustus y L. lanatum no presenta un efecto adicional en la disminución de su crecimiento. (0.23) A. semiberbis es la especie menos afectada por la presencia de las otras dos.

Las Fig. (16a a 16c) presentan la evolución de la IC a lo largo de todo el año. En estas gráficas se compara los valores de la IC obtenidos cuando las especies crecen en mezclas de 2 y 3 con respecto a la situación sin competencia (IC=0), para cada una de las tres especies por separado.

En estas tres figuras los valores de los IC en los dos primeros meses después de la quema, (Febrero y Marzo) no son valores muy confiables ya que el crecimiento esta practicamente paralizado.

En el caso de E. adustus (Fig. 16a). la intensidad de la IC varía a lo largo del año cuando crece en mezclas de los y tres especies. La presencia de L. lanatum ejerce un mayor efecto sobre E. adustus en los primeros meses de la época de lluvias, mientras que el efecto de A. semiberbis es practicamente constante y de mayor intensidad a lo largo de toda la estación lluviosa. Cuando E. adustus crece en una mezcla de tres especies, la IC es baja al principio de la época de lluvias y se va acentuando progresivamente ha medida que avanza el

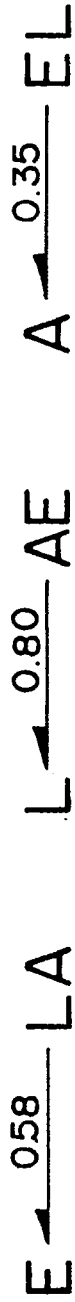
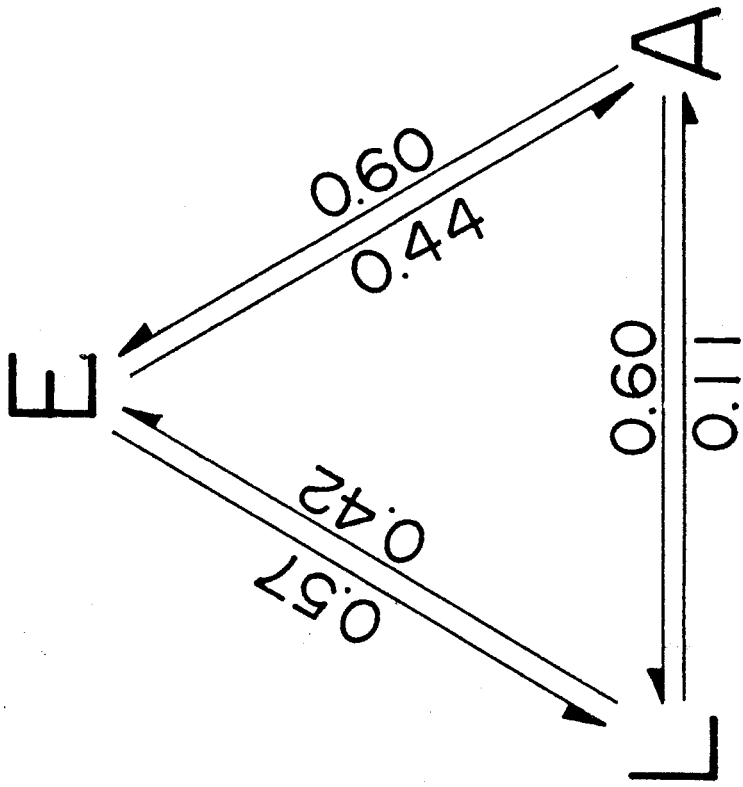


FIG. 15 Valores de IC para el mes de Noviembre.

TABLA XI. Valores del índice de interferencia competitiva (IC) obtenidos a partir de los datos de cobertura total para todos los pares de especies a lo largo del año.

MESES IC	F	M	A	M	J	JL	A	S	O	N	D	E
E _A	0.68	0.35	0.44	0.54	0.65	0.66	0.63	0.57	0.77	0.65	0.61	0.56
E _L	0.67	0.35	0.75	0.53	0.57	0.75	0.62	0.36	0.53	0.56	0.46	0.36
E _{LA}	0.95	0.58	0.64	0.47	0.35	0.55	0.60	0.60	0.61	0.68	0.61	0.54
L _E	0.00	0.00	0.00	0.43	0.48	0.54	0.59	0.60	0.60	0.57	0.60	0.64
L _A	0.34	0.56	0.41	0.68	0.70	0.67	0.66	0.47	0.58	0.62	0.65	0.68
L _{EA}	0.00	0.73	0.63	0.86	0.75	0.72	0.70	0.79	0.88	0.85	0.86	0.88
A _E	0.66	0.00	0.00	0.00	0.13	0.08	0.05	0.36	0.57	0.33	0.43	0.50
A _L	0.48	0.00	0.00	0.12	0.26	0.19	0.16	0.17	0.10	0.11	0.09	0.21
A _{EL}	0.88	0.58	0.28	0.41	0.57	0.40	0.29	0.37	0.20	0.23	0.39	0.53

período de lluvias, haciéndose máxima al finalizar ésta. En el caso de E. adustus no se observa efecto aditivo en la IC por la presencia de una tercera especie.

La intensidad de la IC sobre L. lanatum (Fig. 16b), es diferente según la especie que crezca junto a ella y si está en mezclas de dos y tres especies.

La especie que la afecta menos es E. adustus experimentando un ligero aumento en su efecto entre el principio y final de la época de lluvia. Los valores de IC de A. semiberbis sobre L. lanatum son prácticamente constantes y de mayor intensidad a lo largo de la estación de lluvias que los que ejerce E. adustus sobre L. lanatum. Cuando L. lanatum crece en una mezcla de tres especies, si presenta un efecto aditivo en su IC. Presenta unos valores más altos en su IC a lo largo de toda la estación de lluvias que el ejercido por cada una de las dos especies por separado sobre L. lanatum.

En el caso de A. semiberbis (Fig. 16c) el efecto de cada una de las especies sobre ella es distinto. L. lanatum tiene el menor efecto sobre esta especie, con los valores más altos al principio de la época de lluvias. Contrariamente el efecto de E. adustus sobre A. semiberbis es menor al principio de la época de lluvias y va aumentando progresivamente hasta hacerse máximo al final de éstas. Cuando A. semiberbis crece en mezclas de tres especies solo presenta un efecto aditivo en su IC, durante los primeros meses de la época de lluvias. A partir de Septiembre, el efecto de E. adustus más L. lanatum sobre A. semiberbis es menor que el ejercido solo por E. adustus.

5.3. TEORIA DE NICHOS

Los datos de cobertura se discutirán dentro del marco de la Teoría de Nicho. Para ello hemos cuantificado una serie de parámetros relevantes a esta teoría.

5.3.1. Amplitud de Nicho.

La amplitud de nicho indica cual es la proporción relativa de la cobertura en cada una de las distintas alturas. Si toda la cobertura esta en el mismo nivel, la amplitud de nicho tiene valor 0 y si estan

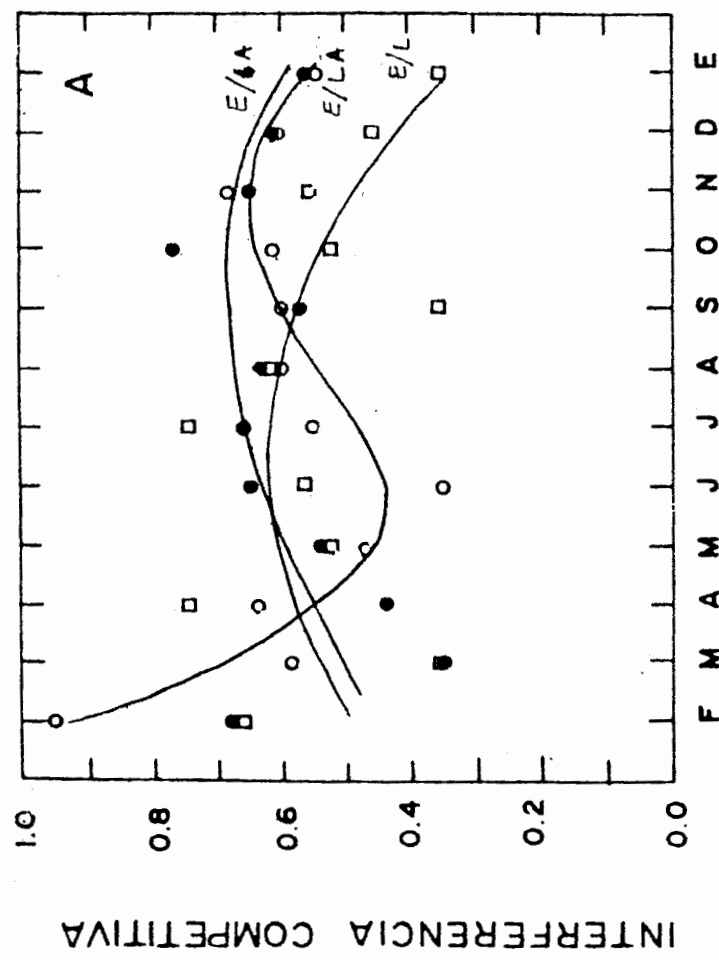


FIG. 16a. VARIACION ANUAL DE LA I.C. SOBRE E. adustus DE L. lanatum (□), A. semiberbis (●) Y L. lanatum CON A. semiberbis (○)

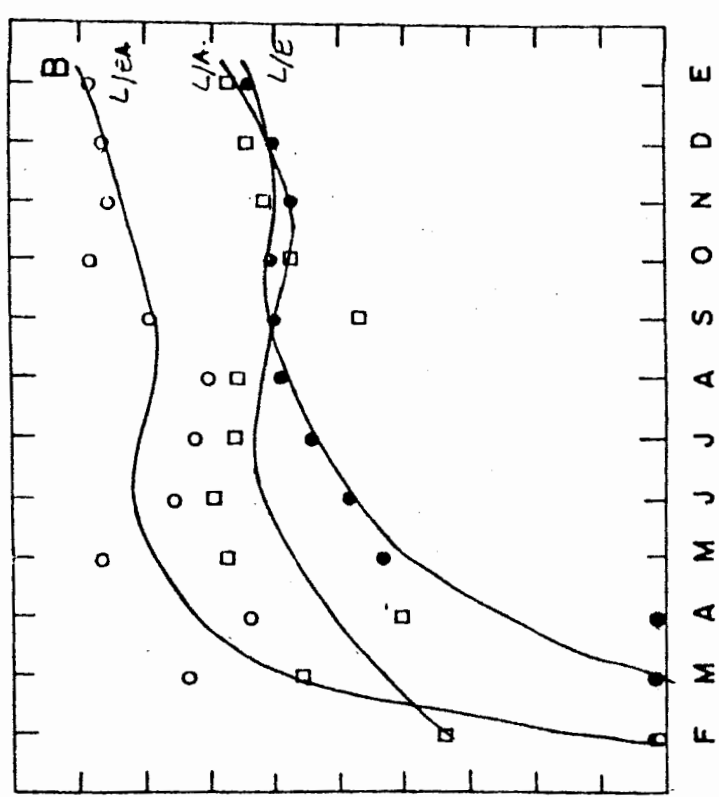


FIG. 16b. VARIACION ANUAL DE LA I.C. SOBRE L. lanatum DE E. adustus (●), A. semiberbis (□), Y E. adustus Y A. semiberbis (○)

MESES

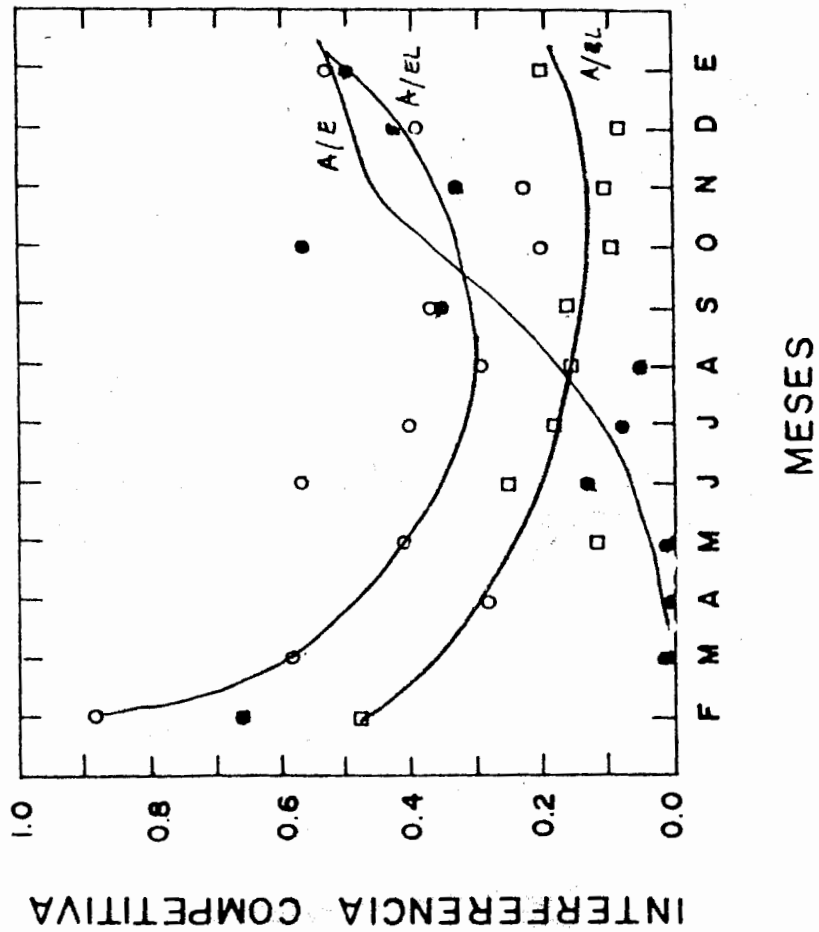


FIG. 16c. VARIACION ANUAL DE LA I.C. SOBRE A. semiberbis DE E. adustus (●), L. lanatum (□), Y E. adustus - L. lanatum (○).

uniformemente repartidos en todos los niveles, tiene el valor de 1. Es decir que esta "amplitud de nicho" es una forma de evaluar la ocupación del espacio aéreo por cada especie.

Esta amplitud de nicho la hemos medido por dos métodos distintos, el propuesto por Levins (1968) y el propuesto por Pielou (1972). (Ver materiales y metodos).

El método de Levins solo esta definido para una especie. En la Fig. 17a muestra la variación de la amplitud de nicho, para las tres especies solas durante el año de mediciones. Estos datos han sido estandarizados, sus valores estan comprendidos entre 0 y 1. Con el fin de poder comparar los resultados obtenidos por los dos métodos, se gráfico el inverso de los resultados obtenidos por el método de Levins (Fig.17b).

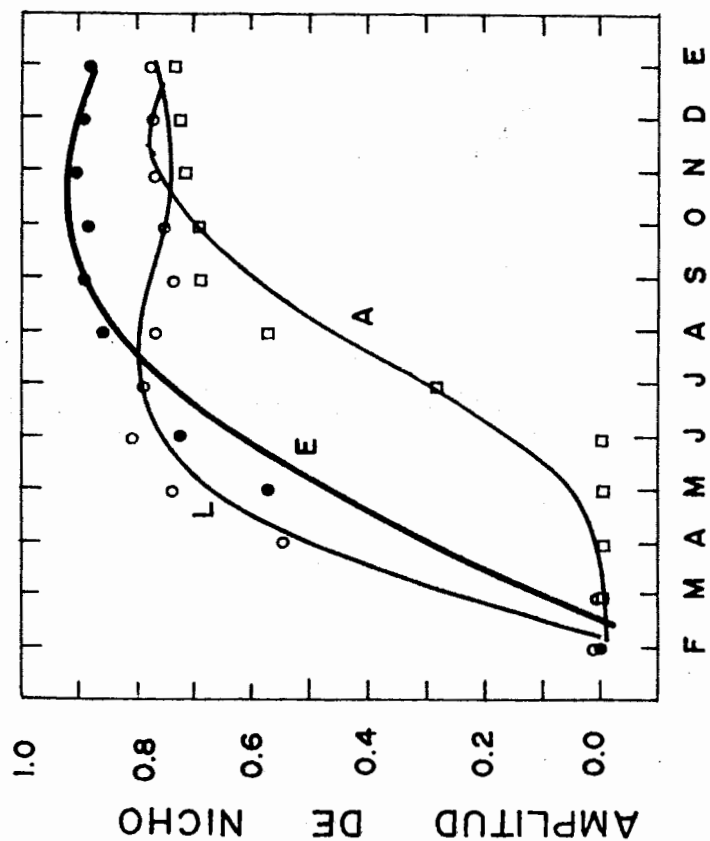
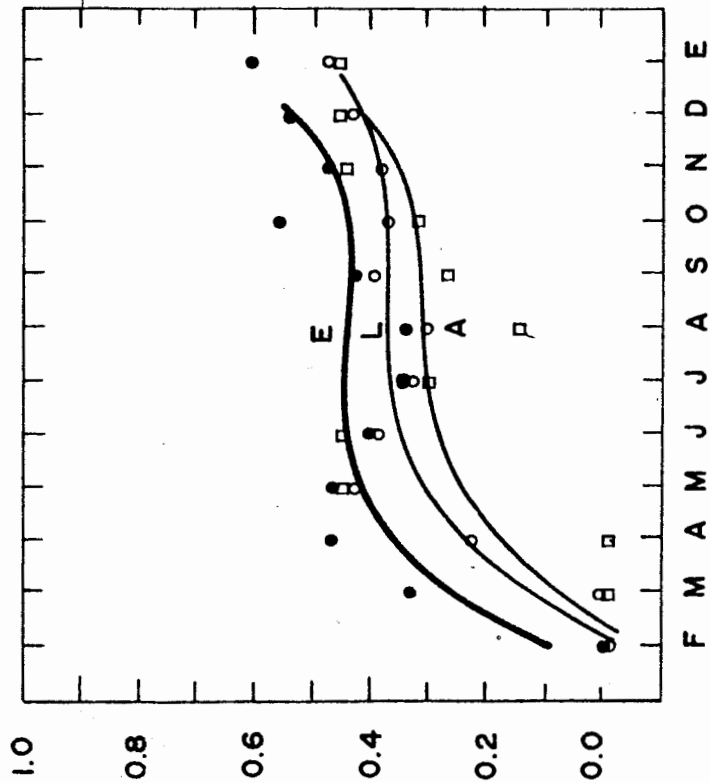
Los resultados obtenidos mediante el método de Levins (Fig. 17b) muestran un mismo patrón para las tres especies. Después de la quema toda la cobertura medida está en el mismo nivel, amplitud de nicho 0. En los meses siguientes, Marzo-Junio, la planta creció y la cobertura se repartió en los distintos niveles, aumentando la amplitud de nicho. Entre Junio y Octubre se alcanzó un valor estable en la amplitud de nicho, experimentando un ligero aumento en los últimos meses del año.

Utilizando los mismos datos de cobertura se calculó la amplitud media de nicho para las tres especies creciendo solas por el método de Pielou (Fig. 17a). Este método es mucho más sofisticado y complejo que el de Levins, permitiendo una mayor discriminación entre las especies.

E. adustus es la especie que tiene una mayor rango en la amplitud de nicho (0 -> 0.9), aumentando de una forma constante desde Febrero hasta Septiembre, cuando alcanza un plateau.

L. lanatum tiene un comportamiento semejante a E. adustus. Al igual que ésta no presenta retraso inicial en el aumento de su amplitud de nicho, la cual crece rápidamente desde Febrero a Julio, alcanzando un estado estacionario dos meses antes que E. adustus.

A. semiberbis tiene el mismo rango de valor en la amplitud de nicho que L. lanatum (0 -> 7.5). Esta especie presenta un retraso inicial en



MESES

FIG. 17a, b. VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD DE NICHOS SEGUN PIELOU (A) Y SCHDENER (B). EN *E. adustus* (●), *L. lanatum* (○) Y *A. semiberbis* (◻).

los valores de amplitud de nicho, de aproximadamente cinco meses, de Febrero a Junio. De Julio a Septiembre aumenta de forma constante, llegando al plateau hacia el mes de Noviembre.

Con el fin de hacer comparables los dos métodos se propuso la siguiente relación:

$$\text{Datos Método Pielou} = (1 - \text{Datos Método Levins}) * K.$$

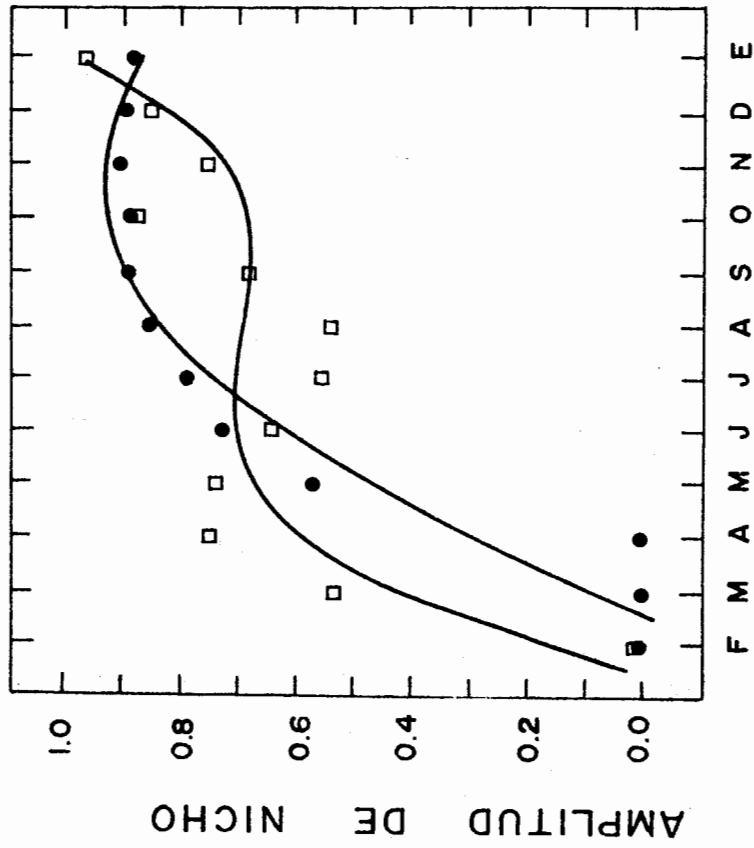
En nuestro caso K es una constante y se ha determinado empíricamente en 1.6. Los resultados obtenidos mediante esta relación se presentan gráficamente en las Fig. 18a-c. En cada una de estas gráficas, para una misma especie, se comparan los valores obtenidos por los dos métodos.

La variación de la amplitud de nicho para una mezcla de dos y tres especies medida por el método de Pielou, se compara con la curva de cada especie creciendo sola. El resultado gráfico de estos datos se presenta en la Fig. 19a-c.

En la Fig. 19a se comparó la amplitud de nicho de E. adustus creciendo sola y con todas sus posibles combinaciones. Se observó que la especie sola alcanzó un mayor rango en la amplitud de nicho. Los valores que alcanzó cuando crece con L. lanatum o A. semiberbis son muy parecidos. Cuando E. adustus crece en una mezcla de las tres especies se obtuvo el mismo patrón pero los valores se amplían más rápidamente, reflejando el efecto de la presión competitiva.

En L. lanatum (Fig. 19b) los valores de amplitud de nicho de la especie creciendo sola y en mezcla de tres especies son idénticos en el período de Febrero a Julio. De Julio a Enero, disminuyen los valores de amplitud de nicho, siendo menor esta disminución cuando L. lanatum crece sola. Los valores de amplitud de nicho de L. lanatum creciendo con E. adustus o A. semiberbis son casi idénticos diferenciándose ligeramente a partir de Septiembre.

A. semiberbis es la especie que presenta una mayor diferencia en sus patrones de variación de amplitud de nicho cuando crece sola o en mezclas de dos y tres especies (Fig. 19c). Cuando A. semiberbis crece con E. adustus o con L. lanatum se obtuvieron valores de amplitud de



MESES

FIG. 18a. COMPARACION DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS CALCULADA POR EL METODO DE PIELOU (●) Y UNA MODIFICACION DEL METODO DE LEVINS (□) PARA *E. adustus* CRECIENDO SOLA.

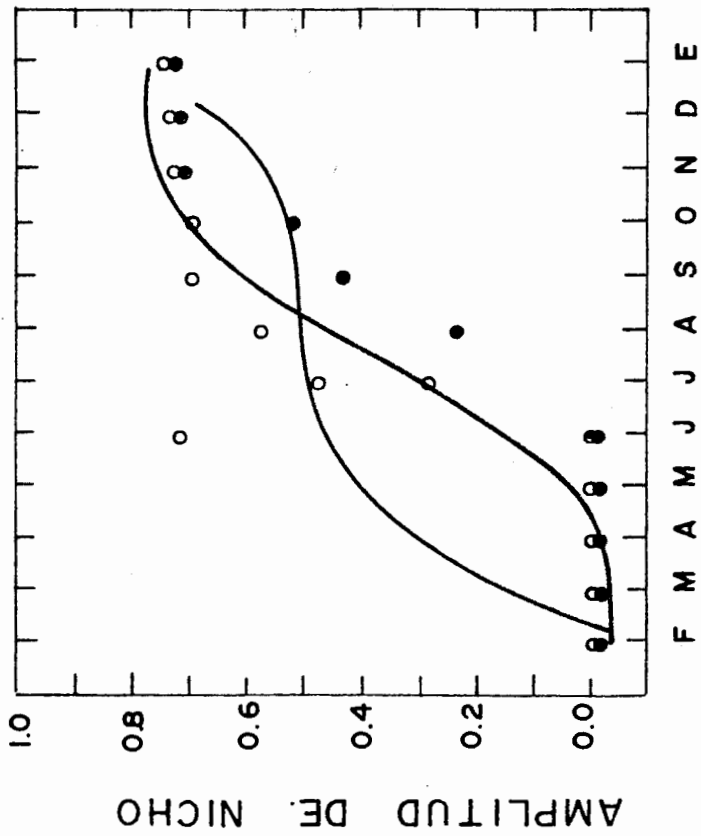


FIG. 18b. COMPARACION DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS CALCULADA POR EL METODO DE PIELOU (o) Y UNA MODIFICACION DEL METODO DE LEVINS (●) PARA *A. semibethus* CRECIENDO SOLA.

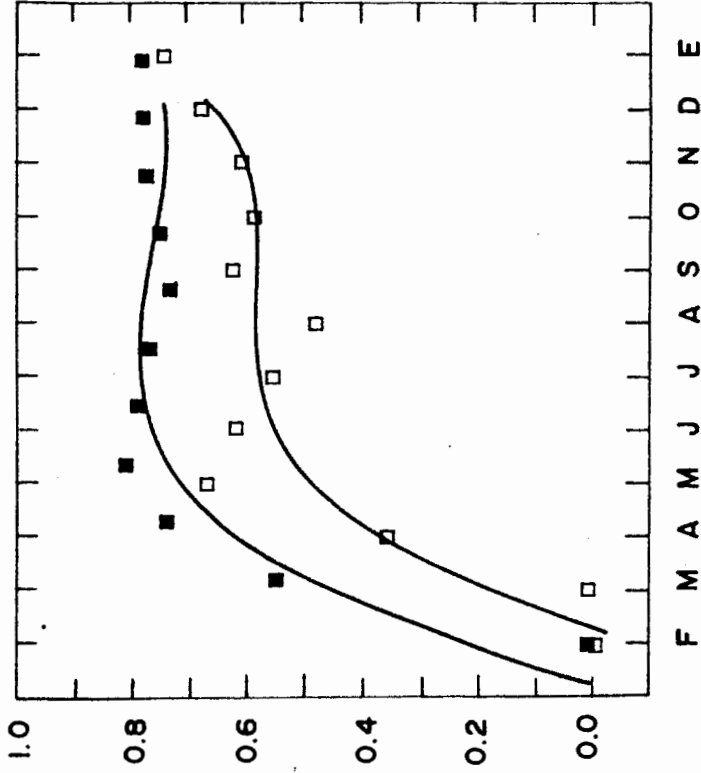


FIG. 18c. COMPARACION DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS CALCULADA POR EL METODO DE PIELOU (■) Y UNA MODIFICACION DEL METODO DE LEVINS (□) PARA *L. lanatum* CRECIENDO SOLA.

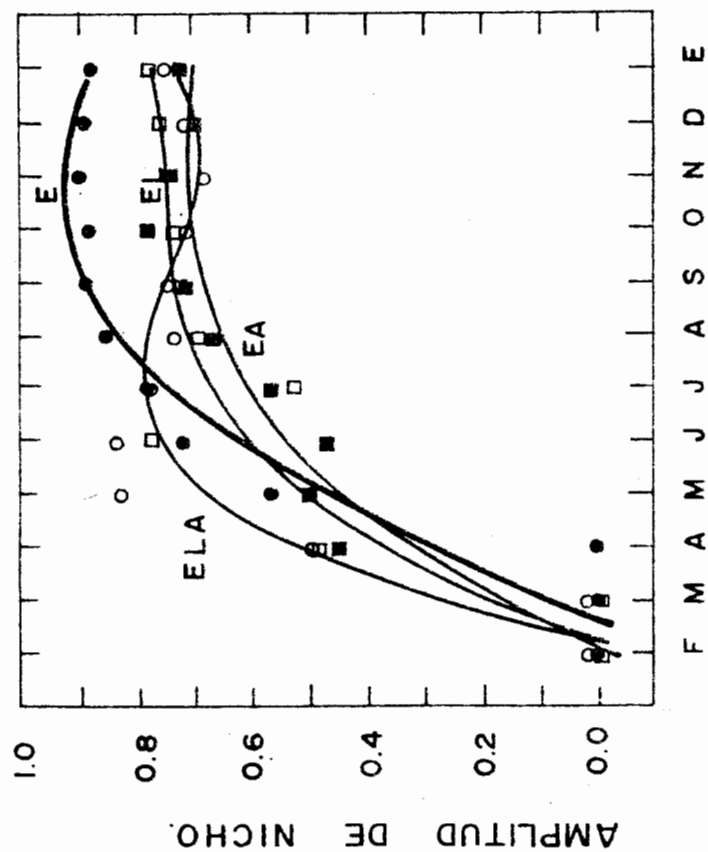


FIG. 19a VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS SEGUN PIELOU. EN *E. adustus* CRECIENDO SOLA (●), AMPLITUD MEDIA DEL PAR *E. adustus* - *L. lanatum* (□), DEL PAR *E. adustus* - *A. semiberbis* (■), Y DE LAS TRES ESPECIES CRECIENDO A LA VEZ (○).

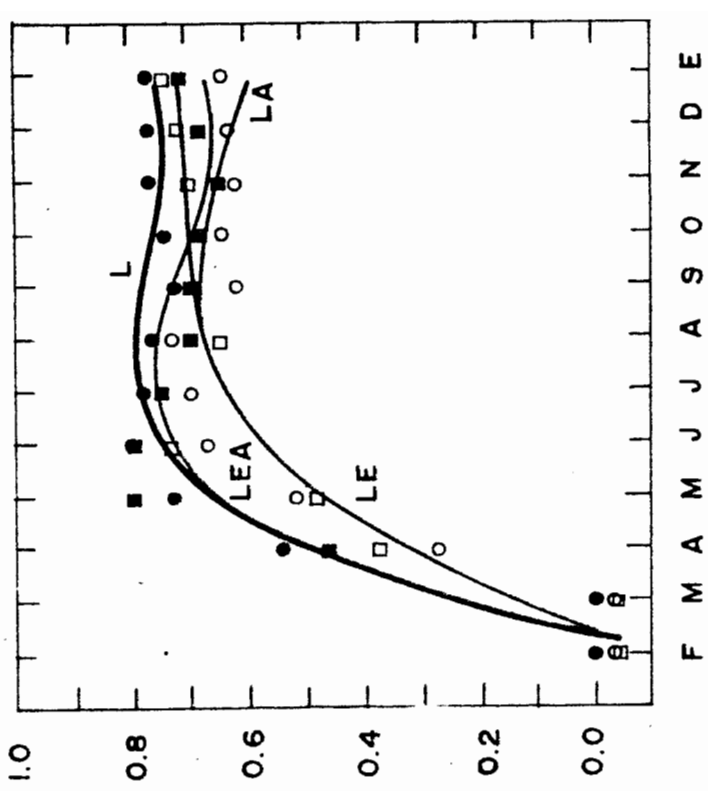
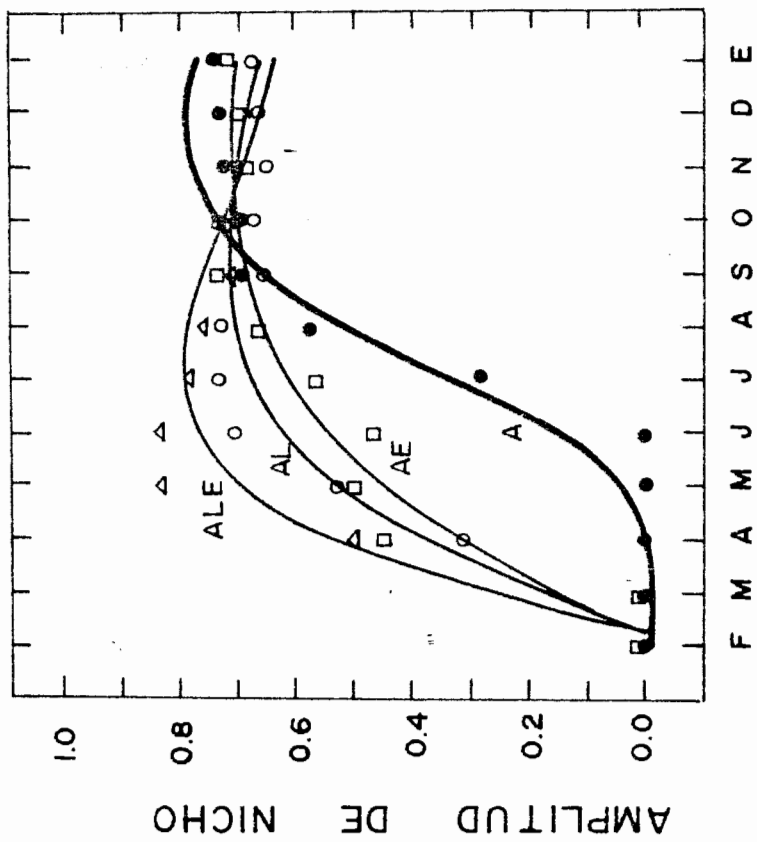


FIG. 19b VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS SEGUN PIELOU. EN *L. lanatum* CRECIENDO SOLA (●), AMPLITUD MEDIA DEL PAR *L. lanatum* - *E. adustus* (□), DEL PAR *L. lanatum* - *A. semiberbis* (○), Y DE LAS TRES ESPECIES CRECIENDO A LA VEZ (■).

MESES



MESES

FIG. 19c. VARIACION ANUAL DE LA AMPLITUD MEDIA DE NICHOS SEGUN PIELDU. EN *A. semiberbis* CRECIENDO SOLA (●), AMPLITUD MEDIA DEL PAR *A. semiberbis* - *E. adustus* (□), DEL PAR *A. semiberbis* - *L. lanatum* (○) Y DE LAS TRES ESPECIES CRECIENDO A LA VEZ (A).

nicho muy parecidos. Estos valores, son superiores a la especie creciendo sola. Los mayores valores de amplitud de nicho se obtuvieron cuando A. semiberbis crece en mezclas de tres especies. Sólo a partir de Octubre A. semiberbis creciendo sola, alcanza valores ligeramente superiores.

5.3.2. Solapamiento de Nicho.

Para completar los datos de amplitud de nicho se ha medido el solapamiento de nicho. Este se define como el grado de superposición en el uso de recursos comunes que presentan las distintas especies cuando crecen juntas.

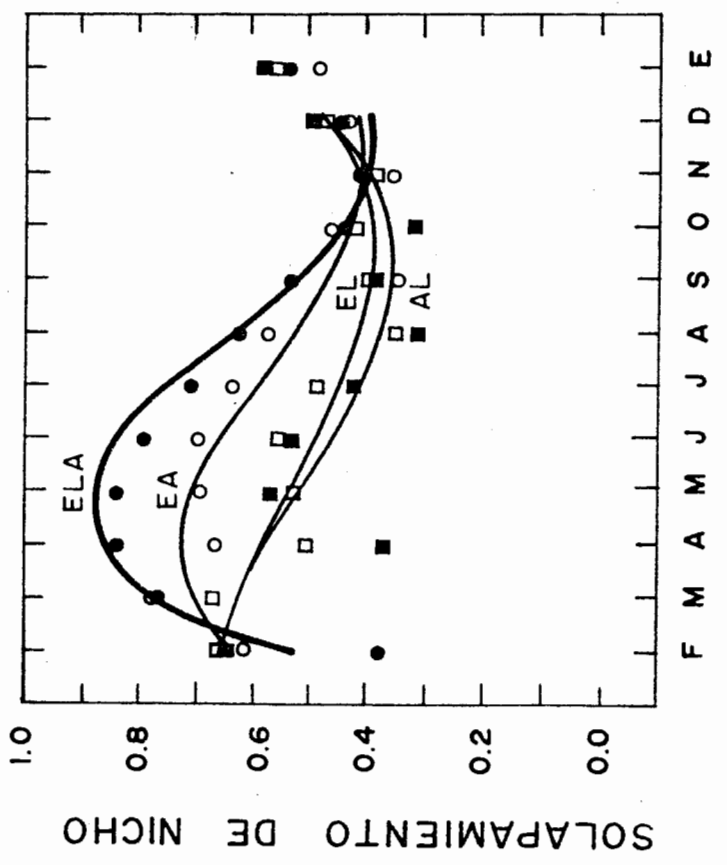
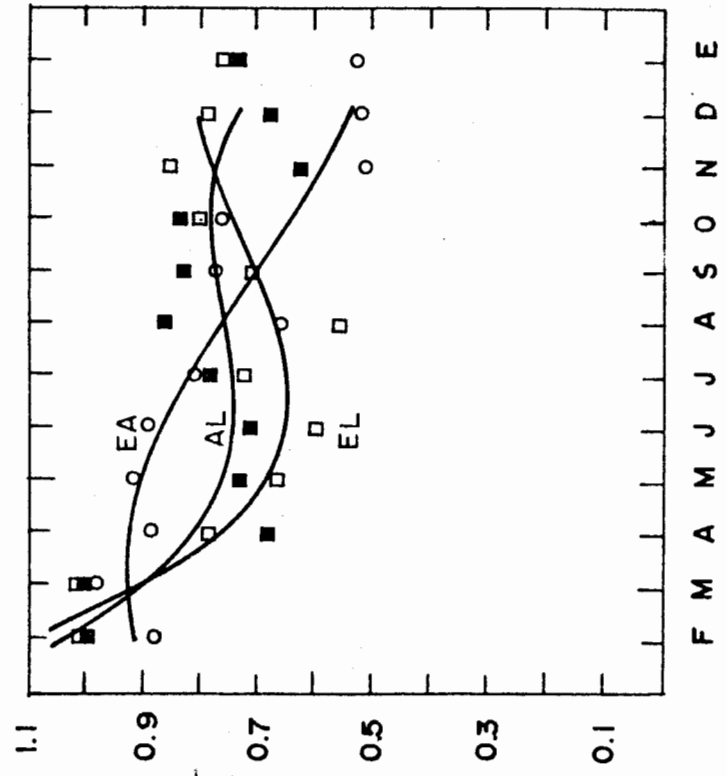
Este solapamiento de nicho se ha medido a lo largo de dos ejes del nicho: espacial y temporal.

5.3.2.1. Solapamiento Espacial de Nicho.

El solapamiento espacial de nicho se ha estimado por dos métodos distintos. El método propuesto por Schoener (1970) relativamente sencillo y sólo definido para mezclas de dos especies. Y el método propuesto por Pielou (1972), más complejo, pero permite medir el solapamiento de N especies. Con este método se midió el solapamiento espacial medio de las tres especies creciendo a la vez (Fig. 20a-b).

Se observa que para cualquier mezcla de dos especies, se obtienen esencialmente los mismos resultados con los dos métodos. El solapamiento espacial NO es uniforme a lo largo de todo el año.

En el par E. adustus - A. semiberbis, el solapamiento medido por el método de Pielou, es aproximadamente constante entre Febrero y Abril, cuando comienza progresivamente a descender, hasta un mínimo en Noviembre, para luego aumentar ligeramente hacia comienzos de la estación seca (Diciembre - Enero). (Fig. 20a). Con el método de Schoener, no se observa el ligero incremento después de la quema ni al final del período de crecimiento, pero el solapamiento decrece igualmente durante el lapso de activo crecimiento de las dos especies. (Fig.20b)



MESES

MESES

FIG. 20. VARIACION ANUAL DEL SOLAPAMIENTO ESPACIAL DEL NICHOS ESTIMADO POR EL METODO DE PIELOU (A) Y SCHOENER (B). VALORES DEL PAR *E. adustus* - *A. semiberbis* (o), PAR *E. adustus* - *L. lanatum* (□), *L. lanatum* - *A. semiberbis* (●) Y EL TRIO *E. adustus* - *L. lanatum* - *A. semiberbis* (●).

En los otros dos pares E. adustus - L. lanatum y A. semiberbis - L. lanatum, el solapamiento va disminuyendo progresivamente desde la quema hasta el mes de Agosto a Noviembre cuando comienza a ascender hasta valores cercanos a los de Febrero (método Pielou, Fig. 20a). Con el método de Schoener, Fig, 20b, los valores son aproximadamente constantes a partir de Mayo, no produciéndose el descenso de final de año.

Cuando las tres especies están presentes, el solapamiento aumenta inicialmente entre Febrero y Marzo, para luego disminuir progresivamente con el tiempo, llegando a su valor más bajo en Noviembre. (metodo Pielou, Fig. 20a).

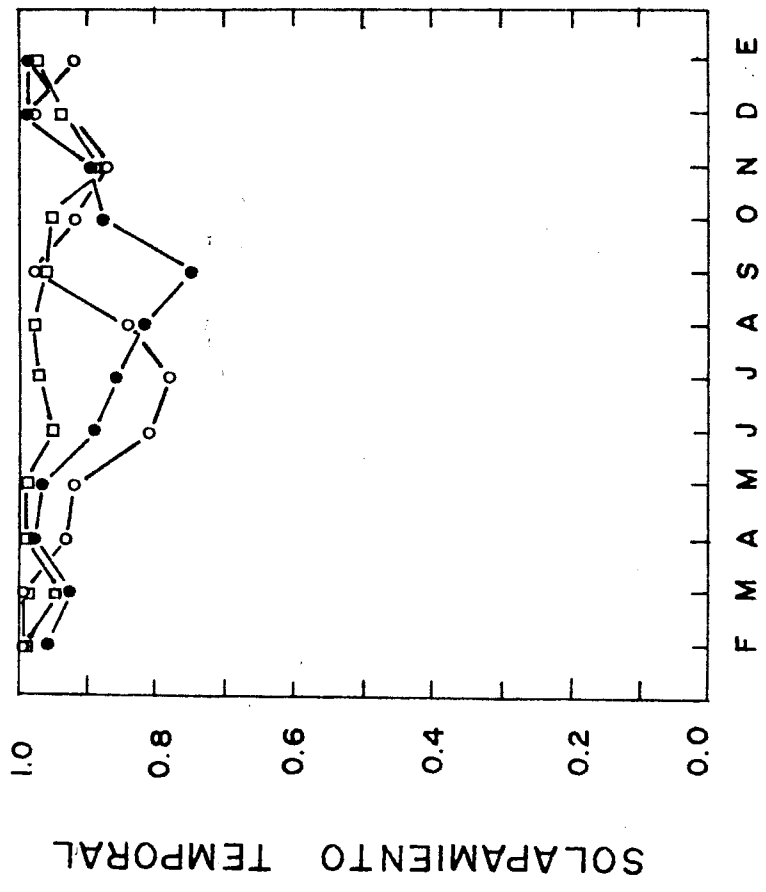
5.3.2.2. Solapamiento Temporal de Nicho:

El solapamiento temporal de nicho se ha medido sólo para una mezcla de dos especies, por medio de una modificación del método propuesto por Schoener (1970), para medir el solapamiento espacial. Se comparan las tasas relativas de incremento de la cobertura, mes a mes, en cada una de las dos especies de cada par (Fig. 21).

En el par E. adustus - A. semiberbis, el solapamiento temporal de nicho es prácticamente constante durante todo el año, con valores cercanos a 1. Sólo en el mes de Noviembre se obtuvieron valores ligeramente inferiores (0.9), debido a que cuando A. semiberbis ha alcanzado su máximo crecimiento, E. adustus, sólo ha crecido el 87% de cobertura (Tabla XII).

El solapamiento temporal en el par E. adustus - L. lanatum no es uniforme a lo largo del año. Presentó dos mínimos, uno en Julio con el valor mas bajo (0.75), siendo en este mes donde es mayor la diferencia en el incremento en los valores de cobertura entre las dos especies (Tabla XII). El otro mínimo, se observa en el mes de Noviembre, donde también es acentuada la diferencia en el incremento de cobertura entre las dos especies (Tabla XII).

El solapamiento temporal del par L. lanatum - A. semiberbis tampoco es uniforme. La mayor diferencia se obtuvo en el mes de Septiembre (0.74), cuando es mayor la diferencia en el incremento de cobertura entre la dos especies (Tabla XII).



MESES

FIG. 21. VARIACION ANUAL DEL SOLAPAMIENTO TEMPORAL ESTIMADO POR EL METODO DE SCHOENER PAR *E. adustus* - *L. lanatum* (o), PAR *E. adustus* - *A. semiberbis* (□) Y PAR *L. lanatum* - *A. semiberbis* (●).

TABLA XII. Diferencia en las tasas relativas de incremento de vastagos en los pares *E. adustus* - *A. semiberbis* (E-A), *E. adustus* - *L. lanatum* (E-L) y *L. lanatum* - *A. semiberbis* (L-A).

	E	A	DIFERENCIA	E	L	DIFERENCIA	L	A	DIFERENCIA
F	0.17	0.14	0.03	0.12	0.09	0.03	0.04	0.13	0.09
M	0.21	0.29	0.08	0.15	0.13	0.02	0.05	0.20	0.15
A	0.16	0.13	0.03	0.05	0.21	0.16	0.08	0.12	0.04
M	0.22	0.17	0.06	0.16	0.35	0.19	0.21	0.14	0.07
J	0.21	0.27	0.06	0.18	0.59	0.41	0.36	0.14	0.22
J1	0.31	0.34	0.02	0.15	0.61	0.46	0.47	0.18	0.29
A	0.41	0.40	0.01	0.29	0.63	0.34	0.58	0.22	0.36
S	0.60	0.60	0.00	0.62	0.69	0.07	1.00	0.49	0.51
O	0.36	0.41	0.05	0.52	0.70	0.18	0.79	0.55	0.24
N	0.87	1.00	0.13	0.76	1.00	0.24	0.95	1.00	0.05
D	0.93	0.94	0.01	0.88	0.91	0.03	0.87	0.94	0.07
E	1.00	0.88	0.12	1.00	0.81	0.19	0.79	0.89	0.03

5.3.2.3. Producto del solapamiento espacio-temporal.

Hasta ahora se ha considerado el solapamiento espacial y temporal de nicho de estas tres gramíneas de FORMA INDEPENDIENTE. Para tener una mejor aproximación al SOLAPAMIENTO REAL de estas especies, se ha calculado el producto de estos dos solapamientos. (Fig. 22a-b)

Como el solapamiento espacial lo habíamos calculado tanto por el método de Schoener como con el de Pielou, el producto de estos dos solapamientos se ha calculado independientemente por estos dos métodos.

Estos productos muestran claramente una disminución del solapamiento durante la mayor parte de la estación de lluvias (Abril-Noviembre), debido a la mayor intensidad de la interferencia competitiva entre las especies. En el caso del par E-A, el solapamiento se mantiene constante desde la quema hasta Julio, debido al retraso en el crecimiento de A. semiberbis; experimentando posteriormente descenso a medida que avanza la estación de lluvias. De lo que se deduce que si bien hay una ocupación diferencial del espacio en la estación de crecimiento que sigue a la quema, esta diferenciación no es completa, y la sobreposición llega a ser importante durante los primeros meses de crecimiento, que es sin duda un período crítico.

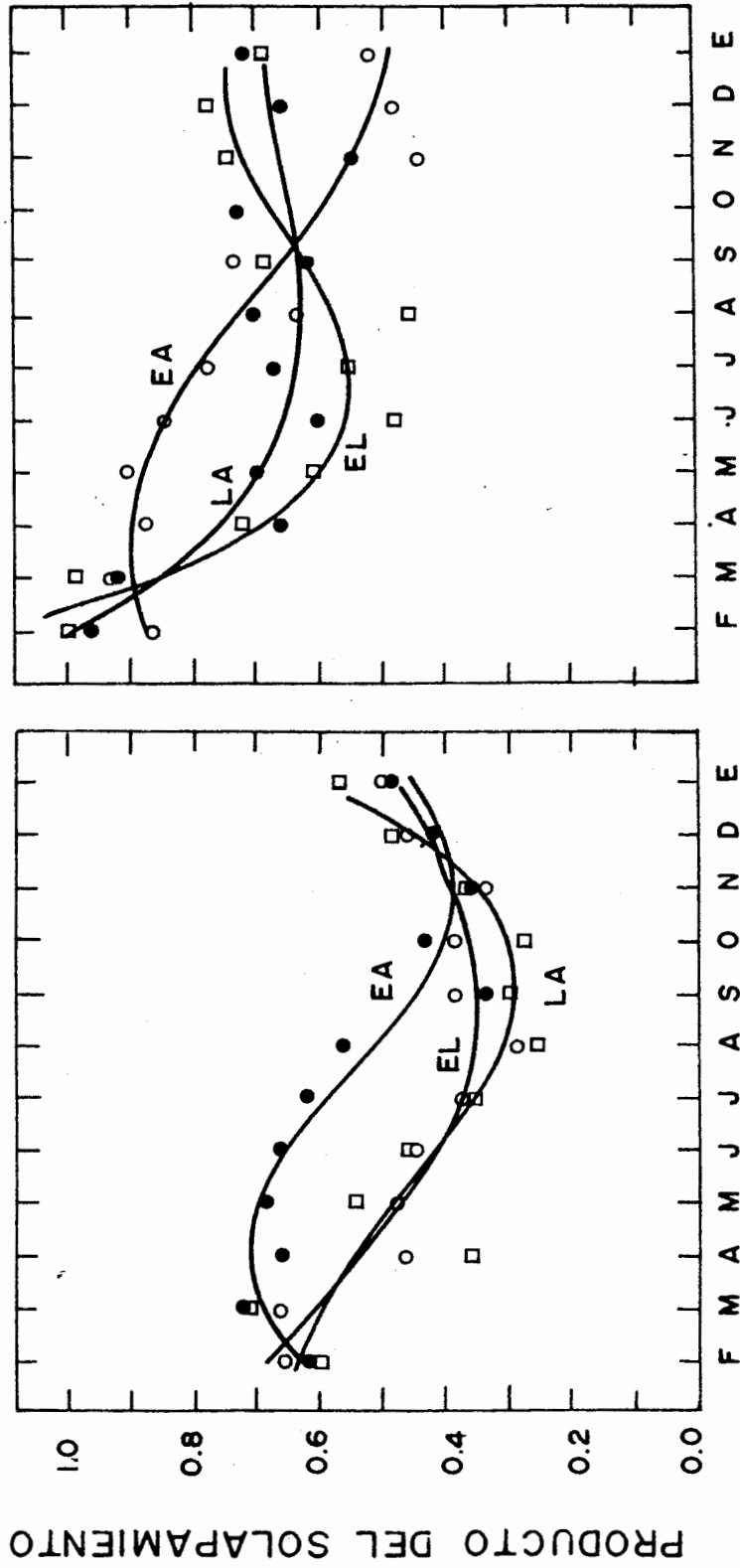
5.4. COEFICIENTES DE COMPETENCIA

Se calcularon los coeficientes de competencia de la forma descrita por Levins (1968) para modelizar el sistema de las tres gramíneas creciendo en una sabana estacional.

Estos coeficientes se han estimado en dos aproximaciones sucesivas:

5.4.1. Coefficientes de Competencia Globales.

Los coeficientes de competencia globales se calcularon en base a la cobertura total de cada una de las dos especies. Los valores promedio de los CC, mes a mes, se presentan en la tabla XIII. La representación gráfica de estos datos se encuentra en la figura 17. En nuestros cálculos NO se consideró simétrico α_{1j} de α_{j1} , sino que se calcularon en forma independiente uno de otro.



MESES

FIG. 22a. VARIACION ANUAL DEL PRODUCTO DE SOLAPAMIENTO ESPACIAL Y TEMPORAL DEL NICHO (PIELOU Y SCHOENER). PAR E. adustus - A. semiberbis (●), PAR L. lanatum - A. semiberbis (□) Y PAR E. adustus - L. lanatum (○).

FIG. 22b. VARIACION ANUAL DEL PRODUCTO DE SOLAPAMIENTO ESPACIAL Y TEMPORAL DEL NICHO (SCHOENER Y SCHOENER). PAR E. adustus - A. semiberbis (○), PAR E. adustus - L. lanatum (□), L. lanatum - A. semiberbis (●).

TABLA XIII. Coeficientes de competencia globales calculados a partir de la cobertura total según la fórmula de Levins (1968).

MESES

CC

	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	JL	A	\bar{X}	SD
LA	1.108	0.874	0.742	0.777	0.813	1.000	0.995	1.189	1.232	1.156	1.112	1.068	1.005	0.167
AL	0.830	0.995	1.031	1.054	1.078	1.000	1.004	0.676	0.728	0.728	0.898	1.068	0.924	0.147
EA	0.767	0.732	0.396	0.422	0.449	0.866	0.996	0.918	0.938	0.855	0.739	0.624	0.725	0.209
AE	1.002	1.057	1.387	1.438	1.489	1.121	1.003	1.056	1.056	1.061	1.046	1.032	1.145	0.180
EL	0.694	0.785	0.765	0.816	0.908	1.000	1.003	0.777	0.541	0.568	0.524	0.480	0.738	0.180
LE	1.162	1.147	1.117	1.113	1.109	1.000	0.996	1.186	1.277	1.253	1.221	1.189	1.147	0.087

En la figura 23, se observa que para los 6 pares, los valores no son constantes a lo largo de todo el año, para ningún par. Cada par y su contrario parecen seguir una función complementaria en sus valores. (fig.24a-c).

5.4.2. Coefficientes de competencia restringidoS.

Al considerar todos los valores de cobertura total en el cálculo de podíamos SOBRESTIMAR la competencia entre las distintas especies. Esto era debido a que se tenían en cuenta TODOS los valores de cobertura de las dos especies tanto si estaban a la mínima distancia (5 cms) como si están muy lejos entre sí, lo que hacía menos probable que compitieran. Para evitar esto se calculó un Coeficiente de Competencia Restringido, el cual sólo tenía en cuenta el valor de la cobertura cuando las dos especies ~~están~~ estaban a la vez en el mismo cuadrado. Es decir a la distancia mínima considerada de 5 cms. El valor promedio de los α_{ij} para cada uno de los 6 pares, durante un período de 1 año, se presenta en la tabla XIV. La representación gráfica de estos valores se encuentra en la figura 25.

Es decir que los α_{ij} se han calculados a dos niveles de detalles, teniendo la cobertura total de las dos especies sin tener en cuenta a que distancia se encontraban unos de otros (Coeficientes de Competencia Globales) y sólo teniendo en cuenta la cobertura total de las especies que caen en el mismo cuadrado (Coeficientes de Competencia Restringidos).

De estos datos se puede deducir que: la media de los α_{ij} para todo el año tiene una desviación típica muy pequeña por lo que se pueden considerar constantes. En general, los valores de los α_{ij} obtenidos mediante el cálculo de los coeficientes de competencia restringidos son menores que los obtenidos al considerar la cobertura total de la planta. La quema no parece afectar el valor competitivo de la especie, (al menos al medido por esta forma). El valor de los α_{ij} en cada uno de los pares después de la quema no es significativamente distinto de sus valores en cualquiera de los otros meses. Tampoco se aprecia una diferencia significativa entre los valores de la estación seca y la húmeda.

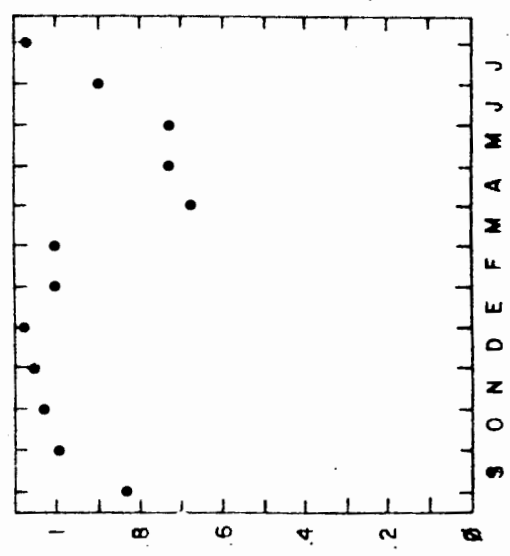
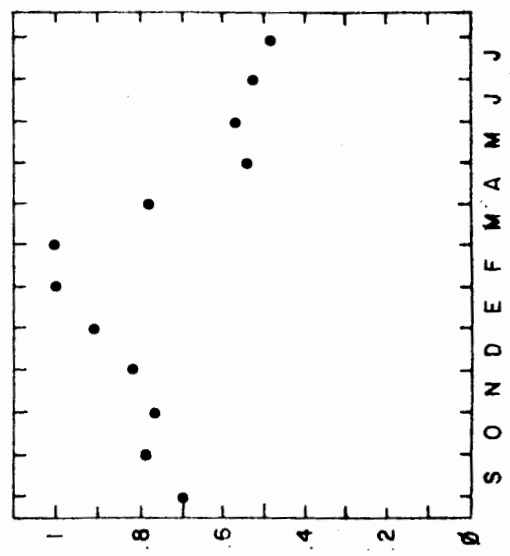
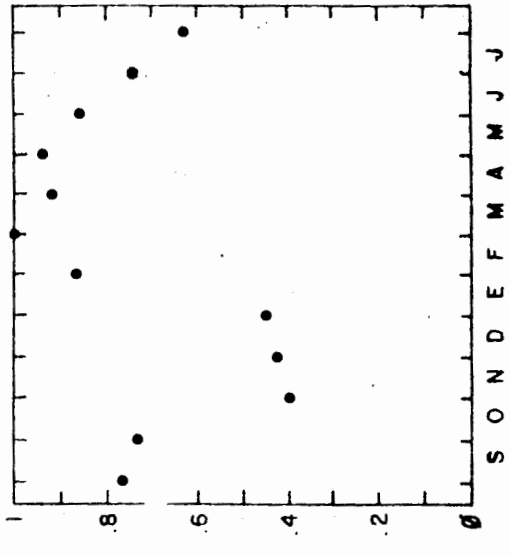
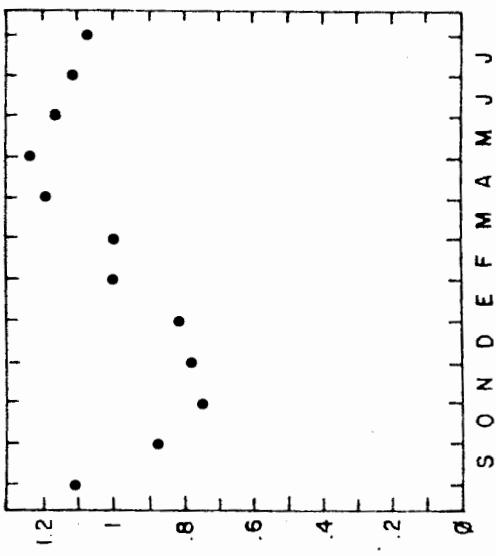
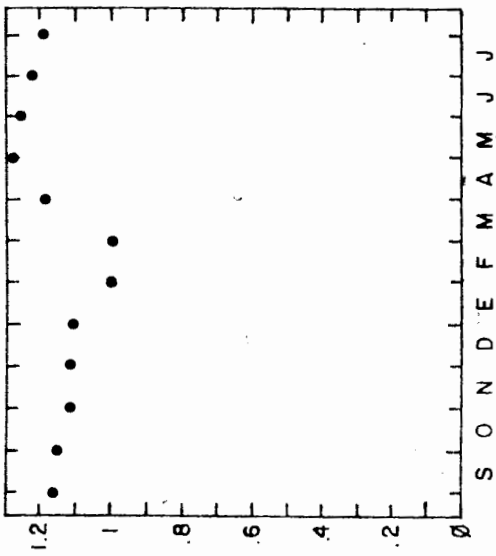
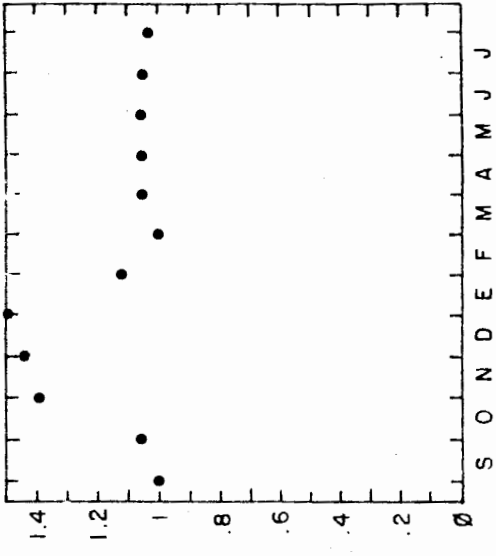


FIG. 23. Variación anual de los coeficientes de competencia globales en los siguientes pares: E. adustus - L. lanatum (EL), L. lanatum - E. adustus (LE), F.

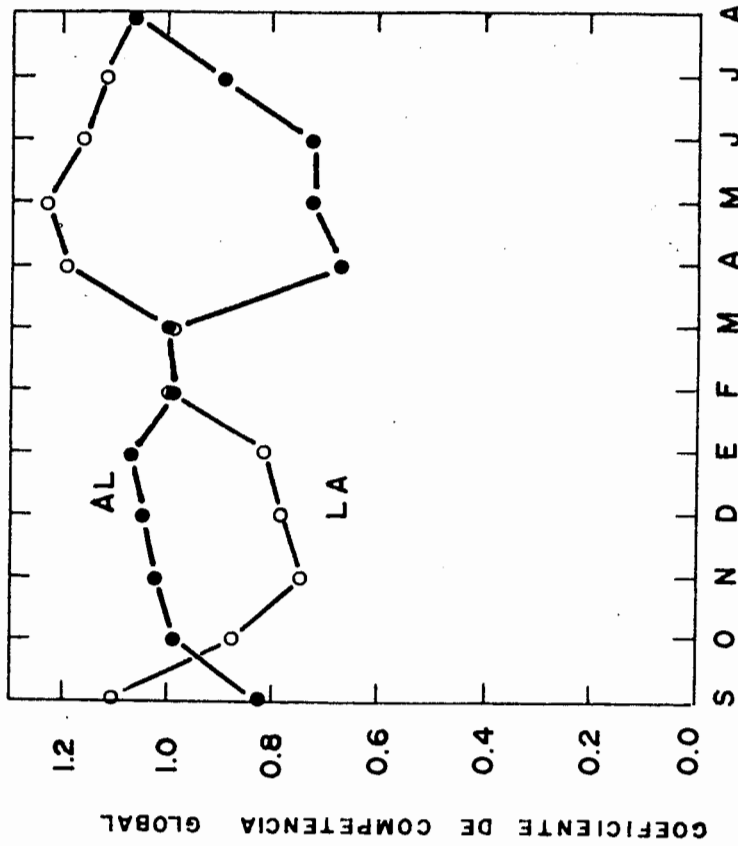


FIG. 24a COMPARACION DE LA VARIACION ANUAL EN LOS COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES DE LOS PARES: A. semiberbis - L. lanatum (AL) Y L. lanatum - A. semiberbis (LA).

MESES

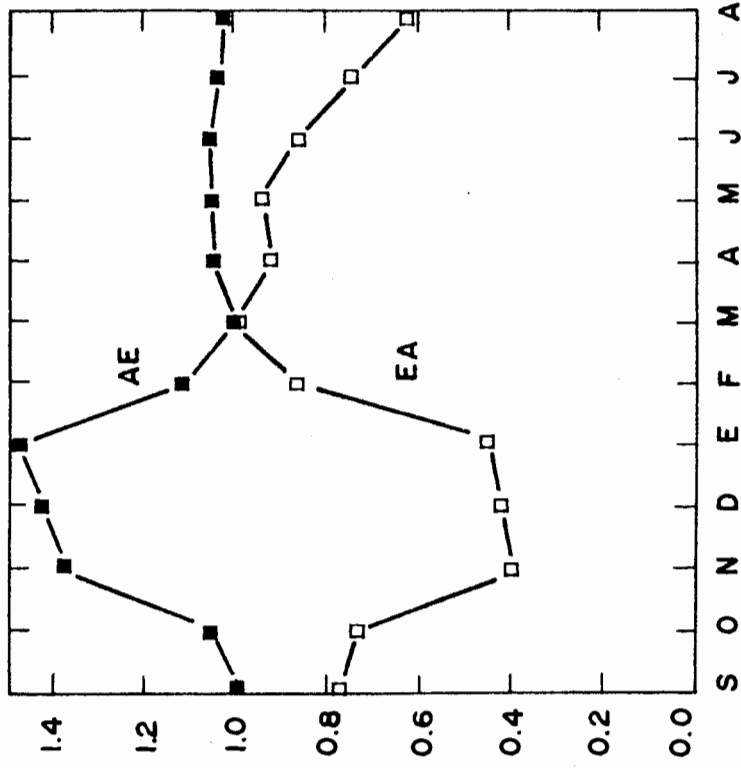
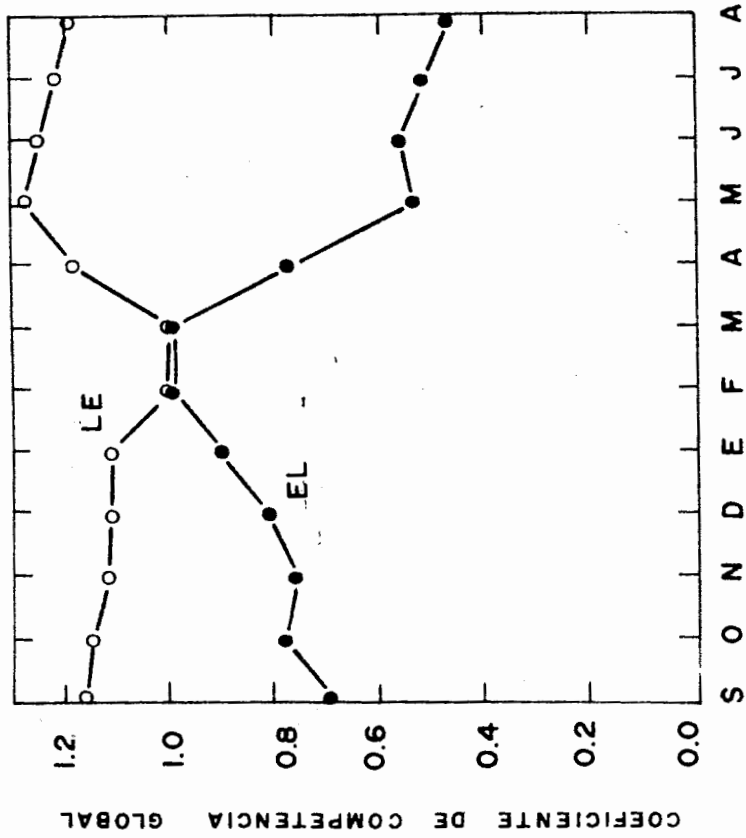


FIG. 24b. COMPARACION DE LA VARIACION ANUAL EN LOS COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES DE LOS PARES: A. semiberbis - E. adustus (AE) Y E. adustus - A. semiberbis (EA).



MESES

FIG. 24c. COMPARACION DE LA VARIACION ANUAL EN LOS COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES DE LOS PARES: *L. Lanatum* - *E. adustus* (LE) Y *E. adustus* - *L. Lanatum* (EL).

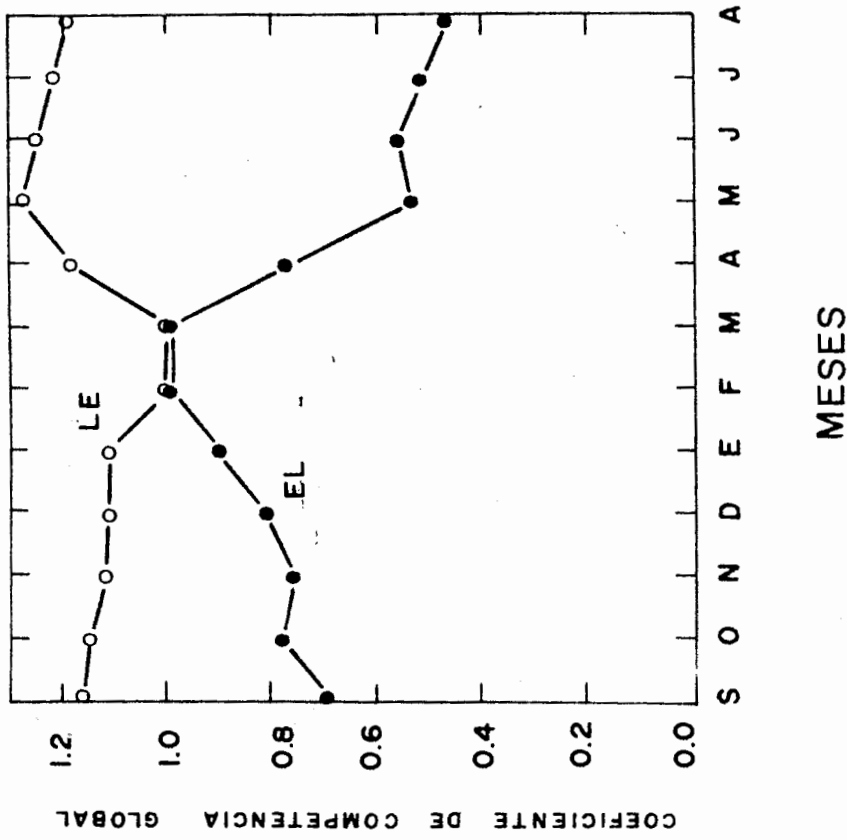
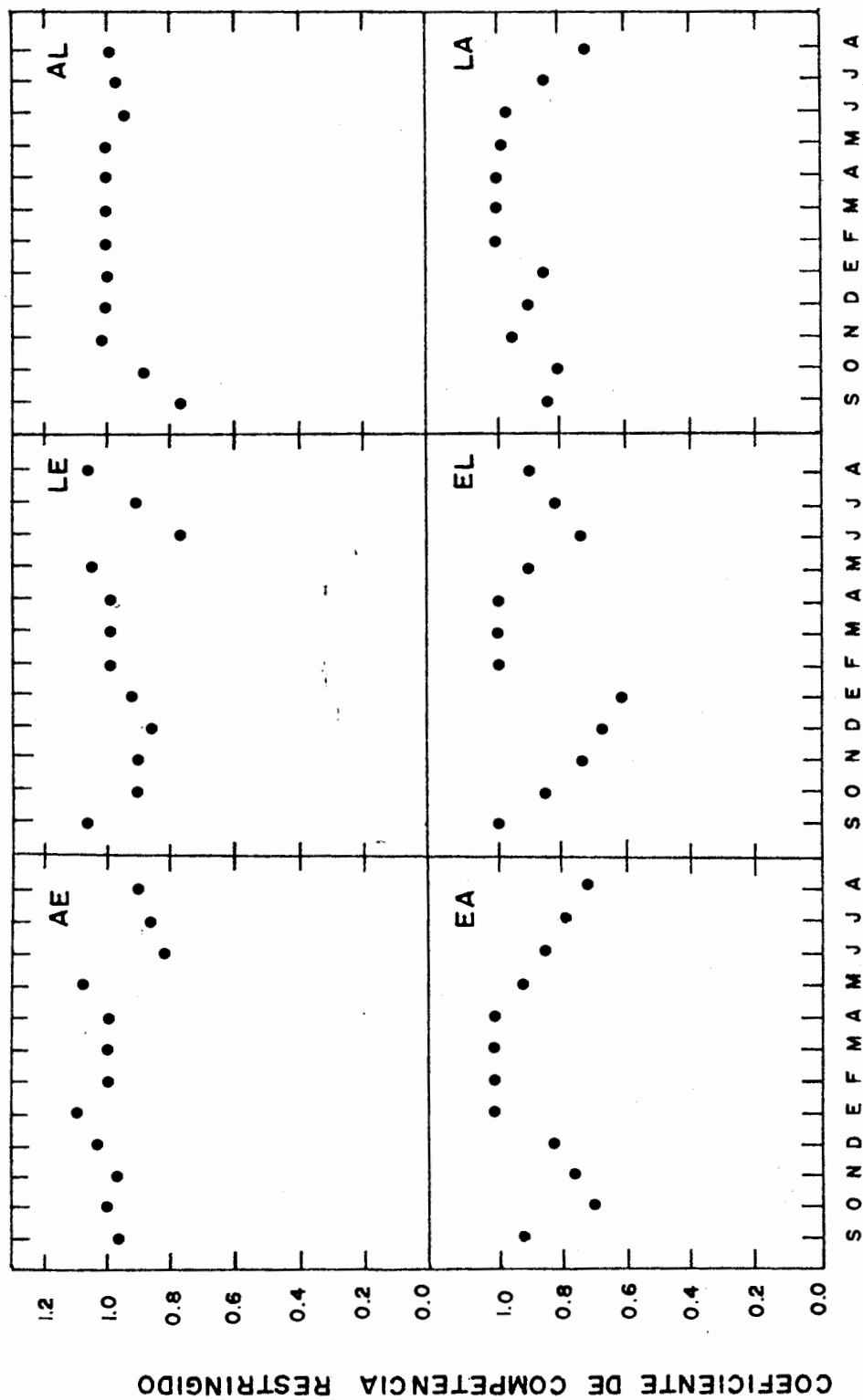


FIG. 24c. COMPARACION DE LA VARIACION ANUAL EN LOS COEFICIENTES DE COMPETENCIA GLOBALES DE LOS PARES: *L. lanatum* - *E. adustus* (LE) Y *E. adustus* - *L. lanatum* (EL).

TA-
TABLA XIV. Coeficientes de competencia restringidos calculados a partir de la cobertura total según la fórmula de Levins (1968)

	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	JL	A	\bar{X}	SI
LA	0.833	0.807	0.950	0.902	0.854	1.000	1.000	1.000	0.976	0.969	0.845	0.722	0.904	0.09
AL	0.760	0.880	1.017	1.005	0.993	1.000	1.000	1.000	1.001	0.941	0.963	0.986	0.962	0.07
EA	0.907	0.684	0.742	0.814	1.000	1.000	1.000	1.000	0.907	0.841	0.775	0.709	0.864	0.12
AE	0.968	1.009	0.973	1.037	1.102	1.000	1.000	1.000	1.080	0.820	0.863	0.907	0.979	0.08
EL	0.995	0.847	0.733	0.674	0.616	1.000	1.000	1.000	0.901	0.747	0.824	0.901	0.853	0.12
LE	1.078	0.914	0.911	0.869	0.934	1.000	1.000	1.000	1.059	0.774	0.921	1.068	0.961	0.07



MESES

FIG. 25. VARIACION ANUAL DE LOS COEFICIENTES DE COMPETENCIA RESTRINGIDOS EN LOS SIGUIENTES PA
 RES: E. adustus - L. lanatum (EL), L. lanatum - E. adustus (LE), E. adustus - A. semiberbis (EA),
 A. semiberbis - E. adustus (AE), L. lanatum - A. semiberbis (LA) A. semiberbis - L. lanatum
 (AL).

5.5. CALCULO DE LAS TASA INTRINSECAS DE CRECIMIENTO "r".

El cálculo de la "r" se ha hecho partiendo del enfoque de Watkinson (1980), quien modeliza la dinámica de las plantas anuales, considerando sus partes como una población.

Para el cálculo de las tasas instantáneas de crecimiento de las 3 gramíneas creciendo solas, se ha partido de la solución de la ecuación logística de diferencias finitas en un ambiente determinístico. (Vandermeer, 1981).

$$N_{T+1} = \frac{e^{R \cdot K \cdot N_T}}{N_T(e^R - 1) + K}$$

Despejando R se obtiene:

$$R = \ln \left(1 - \frac{N_{T+1}}{N_T} \right)$$

Los valores de las R obtenidos a partir de los valores de cobertura total de las especies solas se encuentran en la tabla XV.

Se obtiene la siguiente tendencia:

$$R_L < R_E < R_A$$

5.6. MODELO DE COMPETENCIA DE 3 ESPECIES CRECIENDO A LA VEZ EN UN MEDIO SIN DISTURBIOS.

Para simular el comportamiento de las tres gramíneas creciendo juntas en un medio sin disturbios, hemos utilizado el modelo de Lotka y Volterra, para n especies.

$$dN_i/dt = \frac{r_i N_i}{K_i} \left(K_i - N_i - \sum_{j=1}^N \alpha_{ij} N_{ij} \right)$$

Para $K_i = 1$. $i = (1, 2 \text{ y } 3)$.

$$dN_i/dt = r_i N_i \left(1 - N_i - \sum_{j=1}^N \alpha_{ij} N_{ij} \right)$$

TABLA XV. Valores usados en la simulación del modelo de competencia que incluye disturbio.

CI_E	CI_L	CI_A	γ_E	γ_L	γ_A	D_E	D_L	D_A	K_E	K_L	K_A
30	3	10	0.49	0.36	1.36	55	43	75	1	1	1

$$\begin{pmatrix} \alpha_{EE} & \alpha_{EL} & \alpha_{EA} \\ \alpha_{LE} & \alpha_U & \alpha_{LA} \\ \alpha_{AE} & \alpha_{AL} & \alpha_{AA} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0.853 & 0.864 \\ 0.961 & 1 & 0.904 \\ 0.979 & 0.962 & 1 \end{pmatrix}$$

coeficientes de competencia restringida.

- CI = condiciones iniciales
- γ = tasa intrínseca de crecimiento
- D = disturbio
- K = capacidad de carga

En forma matricial

$$K = A * N$$

$$\begin{bmatrix} K_1 \\ K_2 \\ K_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & 1 & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}$$

Se calculó los N_1 , según la Regla de Cramer:

$$N_1 = \frac{\begin{bmatrix} K_1 & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ K_2 & 1 & \alpha_{23} \\ K_3 & \alpha_{32} & 1 \end{bmatrix}}{\Delta}$$

$$N_2 = \frac{\begin{bmatrix} 1 & K_1 & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & K_2 & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & K_3 & 1 \end{bmatrix}}{\Delta}$$

$$N_3 = \frac{\begin{bmatrix} 1 & \alpha_{12} & K_1 \\ \alpha_{21} & 1 & K_2 \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & K_3 \end{bmatrix}}{\Delta}$$

Δ = determinante de los α_{ij} .

En estos cálculos se han utilizado los α_{ij} , de la tabla XIV, ya que el modelo los supone CONSTANTES.

Con un $K_i = 1$, se ha obtenido

$$\hat{N}_1 = \hat{N}_E = + 0.84$$

$$\hat{N}_2 = \hat{N}_L = + 0.26$$

$$\hat{N}_3 = \hat{N}_R = - 0.05$$

Es decir que el modelo de Lotka y Volterra SIN DISTURBIO, predice que A. semiberbis es eliminada cuando compite con E. adustus y L. lanatum.

5.7. MODELOS DE COMPETENCIA DE TRES ESPECIES INCLUYENDO DISTURBIO.

Debido a que la sabana es un sistema que periódicamente sufre quemas con una frecuencia promedio anual, al sistema anterior se le ha añadido un factor que simule disturbios periódicos, para así poder reflejar más fielmente la realidad.

A la parametrización de Gause se le ha añadido el disturbio por medio de la Función de Dirac (δ), que simula un tren de impulsos cada período (T) determinado. En nuestro caso, la frecuencia del disturbio es anual. Así la ecuación anterior se transforma en:

$$\dot{X} = R_1 X_1 - R_1 X_1^2 - \sum_{j=1}^3 R_1 \alpha_{1j} X_1 X_j - d_1 X_1 \delta_T$$

$$\delta_T = \sum \delta(t - T) \quad i \neq j \quad j = 1, 2, 3.$$

Se ha simulado esta ecuación con los datos de la tabla XV, donde están sintetizados los valores obtenidos en el campo para las "r", α_{ij} y condiciones iniciales. Los valores de disturbio para las distintas especies se determinaron empíricamente teniendo en cuenta que su valor varía directamente respecto a las tasas intrínsecas de crecimiento (Acevedo, 1981).

La figura 26 muestra el resultado de la simulación para 25 años. A partir de este punto las especies crecen en un régimen estable.

Esta forma de modelizar la dinámica competitiva de las 3 gramíneas es más real y concuerda con los observaciones de campo, donde las 3 especies coexisten.

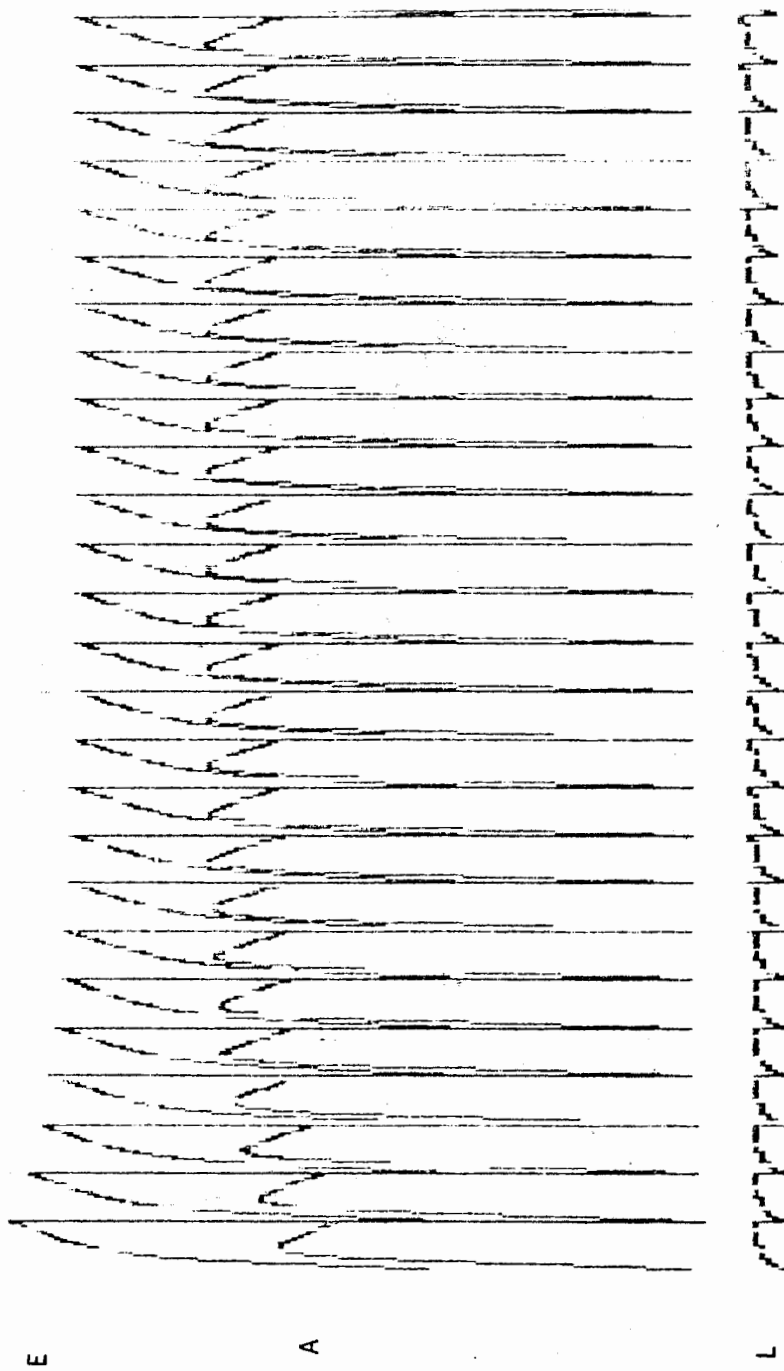


FIG. 26. Comportamiento de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A) creciendo juntas cuando se considera el disturbio por medio de una función de dirac.

6. DISCUSION

6.1. DISCUSION DE HIPOTESIS.

La hipótesis original del trabajo sugería que la interferencia competitiva (IC) sería mayor entre especies fenológicamente más parecidas.

El análisis de los resultados muestra que la IC NO se manifiesta en una reducción de la altura de la planta sino en una disminución tanto, de la tasa relativa en el incremento de los valores de cobertura como, en la cobertura total por nivel. Esta disminución de la cobertura por nivel difiere para cada conjunto de especies consideradas.

L. lanatum es la especie más afectada en su cobertura cuando crece en presencia de una de las otras dos especies. Esta disminución es aun más importante cuando crece en mezclas de tres especies. Por otro lado L. lanatum es la especie que tiene una menor influencia sobre las otras dos especies cuando crecen con ella.

La situación contraria se da en A. semiberbis. Esta especie es la que tiene una mayor incidencia sobre los valores de cobertura de las otras dos especies y es a la vez la especie menos afectada por las otras dos.

E. adustus muestra un comportamiento intermedio. Tiene una mayor influencia sobre los valores de cobertura de L. lanatum que esta sobre aquella. Por otra parte, E. adustus, tiene una menor influencia sobre A. semiberbis de la que esta tiene sobre la primera.

Cuando las tres especies crecen juntas se observó un efecto relacionado con la presencia de L. lanatum. Los valores de cobertura de E. adustus ó de A. semiberbis creciendo en mezclas de 3 especies son MAYORES que cuando estas especies crecen en mezclas de dos especies y no esta presente L. lanatum. Es decir que L. lanatum cuando crece en mezclas de tres especie, actuaría ejerciendo una acción positiva sobre las otras dos especies en conjunto.

Como hemos estimado la IC a través de los valores de cobertura y ésta se distribuye esencialmente en los primeros niveles, la competencia se manifiesta con mayor intensidad en estos niveles. Los niveles

críticos para E. adustus serían las dos primeros, para L. lanatum, los tres primeros y para A. semiberbis los cuatro primeros.

Por otro lado un elemento importante es que en las tres especies, el nivel 1, se detectó un incremento en los valores de cobertura durante todo el año. Es decir que las tres especies continúan creciendo hasta la época de la quema aunque en los meses secos el balance total de ésta cobertura sea negativo. En otras palabras, el número de vástagos producidos es menor que el número de vástagos muertos.

En conclusión, estas plantas presentan una interferencia competitiva NO SIMETRICA, ni de igual intensidad en toda la altura de la planta.

A pesar de encontrarse valores altos entre especies fenológicamente similares (E vs. L = 0.57 y L vs. E = 0.56), los valores entre las especies fenológicamente distintas también son elevados (E vs. A = 0.60 y L vs. A = 0.58). Por tanto NO parece sostenible la hipótesis de que la similaridad fenológica implica una mayor interferencia competitiva.

Por otro lado se ha postulado para las gramíneas de la sabana estacional de Venezuela, una repartición temporal de los recursos críticos que actuaría esencialmente evitando la competencia en el sistema (Sarmiento 1978, 1980, 1981, 1983; Sarmiento y Monasterio, 1982). Aunque parecería existir dicha repartición temporal del nicho, esta no se obtiene sin una fuerte competencia de las especies por los recursos básicos. Esta competencia se desarrolla a lo largo de todo el año, siendo de mayor intensidad entre las especies fenológicamente más distintas.

Estos resultados pueden ser debidos a que sólo hemos considerado una parte del sistema total en juego. Hemos detectado que hay una IC a nivel de vástagos y que esta se expresa esencialmente en los primeros niveles de la planta. La IC en la cobertura epífgea puede ser el resultado de una competencia a nivel radicular por agua y nutrientes. De esta forma la competencia a nivel de raíz condicionaría la expresión aérea de la planta. Estos resultados sugieren la hipótesis de que A. semiberbis es la especie más efectiva en la captación de agua y nutrientes, pudiendo alocar parte de su energía en su crecimiento vertical y parte en la competencia en los primeros niveles.

Desde un punto de vista evolutivo, parece existir tres patrones distintos de la ocupación del espacio aéreo, que se diferencian en los niveles ocupados, en la cobertura total y en la cobertura por nivel, detectándose cierto grado de interferencia competitiva.

6.2. DISCUSION DE COMPETENCIA Y TEORIA DE NICHOS

En la década del 1960 la manera más común de estudiar la competencia interespecífica fue a través del análisis del nicho (MacArthur y Levins 1967; Levins 1968). En este análisis, se midió el solapamiento ecológico entre las especies por medio del grado de similaridad en la dieta, el uso del habitat o el tiempo de búsqueda de alimento (Schoener 1968; Orians y Horn 1969; Pianka, 1969; Culver 1970). El solapamiento ecológico así medido tenía la importante propiedad de que podía equipararse con un coeficiente de interacción en un modelo del tipo Lotka-Volterra (Bender et al., 1984).

El índice de solapamiento más comúnmente usado ha sido el propuesto por Levins (1968) ya que varía directamente con relación al uso de recursos (Pianka, 1976; Schoener, 1982). Sin embargo, no parece muy clara la relación entre el solapamiento de nicho y la competencia. Colwell y Futuyma, (1971) y Vandermeer (1972) opinan que un mayor solapamiento NO indica necesariamente una mayor competencia, sino el resultado de una tolerancia interespecífica. Por otro lado, un bajo solapamiento puede ser el resultado de una exclusión agresiva, entre otras cosas.

Schroder y Rosenzweig, (1975) han mostrado experimentalmente que un alto grado de solapamiento entre dos especies de roedores no está asociada a una respuesta competitiva. Koplin y Hoffman (1968) también trabajando con roedores y en experimentos de campo, han encontrado que un bajo grado de solapamiento está asociado a una alta respuesta competitiva.

Otro conjunto de experimentos de campo usando el coeficiente de competencia de Levins, han encontrado resultados totalmente distintos. Pacala y Roughgarden, (1982) y Werner, (1977) han reportado que un bajo solapamiento de nicho está asociado a una baja intensidad competitiva y viceversa. Debido a estos resultados contradictorios, se han propuesto

otras formulaciones para los coeficientes de competencia. (Pianka, 1973; May y McArthur, 1972; Vandermeer, 1972).

Un intento de clarificar la relación entre la competencia y la teoría de nicho se encuentra en Pianka (1976). Para él, el solapamiento de nicho en sí mismo no es una condición necesaria ni suficiente para la interferencia competitiva. Si consideramos explotación competitiva, el solapamiento de nicho, es sólo una condición necesaria pero no suficiente para que se de competencia.

En vista de la relación problemática entre la competencia y la teoría de nicho, en la década del 1980, la competencia está siendo estudiada desde un punto de vista experimental a través de estudios de perturbaciones. Se altera las densidades de una especie y se determinan los cambios en las densidades o comportamiento de todas las otras (Bender et al, 1984; Hairstan, 1981; Wise, 1981)

En las plantas la relación entre la estructura de la comunidad y la teoría de nicho ha sido desarrollada en los trabajos de Grubb (1977); Levin y Anderson (1970); Pickett y Bazzaz (1976) y Putwain y Harper (1970). La importancia de la competencia en la organización de las comunidades se pone de manifiesto en los trabajos de Raynal y Bazzaz (1975a), Regehr y Bazzaz (1976) y Parrish y Bazzaz (1976). Un enfoque matemático, aplicado a las plantas, que explicita la relación existente entre la teoría de nicho y el uso de recursos, se encuentra en Newman (1982). Este describe mediante dos modelos matemáticos la dinámica de una comunidad en la cual la separación de nicho ocurre en la fase de regeneración.

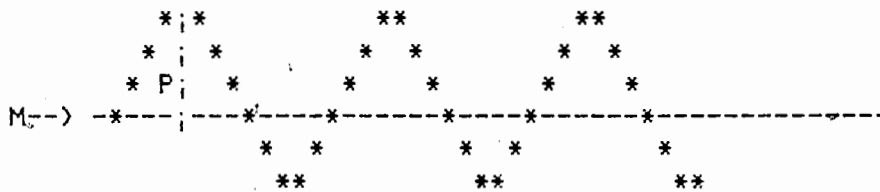
Teniendo en cuenta las limitaciones del índice de solapamiento de nicho propuesto por Levins (1968) como estimador de la competencia, vamos a discutir primeramente los resultados obtenidos al calcular los coeficientes de competencia y después los datos de amplitud y solapamiento de nicho en el contexto de la teoría de competencia.

Estos resultados no se discuten en relación a la literatura sobre la teoría de nicho ya que ésta ha sido primordialmente desarrollada en el campo de la ecología animal (Cody, 1968; Culver, 1970; Horn, 1966; Levins, 1968; MacArthur, 1958; Pianka, 1969; Root, 1967, Schoener,

1970). En plantas estan los trabajos sobre dinámica de raíces de Raynal y Bazzaz (1976); Regehr y Bazzaz (1976) y Parrish y Bazzaz (1976) los cuales son el sistema más similar a nuestra medida de la cobertura aérea.

Los coeficientes de competencia calculados teniendo en cuenta la cobertura total, no son, ni constantes ni simétricos a lo largo de todo el año. En vista de lo cuál hemos propuesto que su variación anual se puede modelizar como un función trigonométrica, concretamente:

$$\alpha_{ij} = M + P \cos \frac{2\pi}{12} t$$



Donde:

M= media de los α_{ij} medidos.

P= período

T= tiempo.

La varianza de estos α_{ij} , entendida como el número de factores que pueden servir para separar las especies entre ellas, ha sido utilizada como una medida de la dimensionalidad del nicho. (Levins, 1968). En nuestro caso se obtuvo una baja varianza de los α_{ij} , lo cual es indicativo de una alta dimensionalidad de nicho.

Por otro lado, las tres especies no presentan una amplitud de nicho uniforme. La variación anual de la amplitud de nicho está relacionada positivamente con los cambios en cobertura y altura de la planta observándose también, una relación inversa entre los valores máximos de amplitud de nicho y la altura total que la planta alcanzaba (medida por el número de niveles ocupados). E. adustus, alcanza una mayor amplitud

de nicho ya que presenta la mayor cobertura de las tres especies y la menor altura. L. lanatum tiene una amplitud de nicho intermedia, pues presenta unos valores de cobertura y altura intermedios. A. semiberbis tiene el valor más bajo de amplitud de nicho, pues tiene la mayor altura y la menor cobertura. Este mismo resultado se obtuvo empleando tanto el método de Levins como el de Pielou. La única diferencia en los dos métodos al medir la amplitud de nicho radicó en el rango de valores obtenidos. Los datos de amplitud de nicho medidos por el método de Pielou se distribuyeron en un rango mayor que los obtenidos mediante el método de Levins. La relación empírica propuesta para comparar los datos de los dos métodos solo puede considerarse satisfactoria para el caso de L. lanatum.

Los valores de amplitud de nicho de L. lanatum creciendo sola y los valores de amplitud media de nicho en mezclas de dos y tres especies parecen indicar que L. lanatum condiciona la distribución relativa de la cobertura de las otras dos especies. La distribución de la cobertura cuando L. lanatum crece en mezclas de dos y tres especies se aproxima mucho a la que tendría L. lanatum creciendo sola.

Cuando las tres especies crecen juntas, aumenta la amplitud de nicho probablemente para compensar el mayor solapamiento en los recursos. Esto podría ser interpretado como un aumento en la tolerancia interespecífica.

Al considerar el solapamiento desde un punto de vista temporal se observa que en el par E. adustus - L. lanatum el solapamiento es prácticamente constante a lo largo del año. Lo cual puede ser interpretado de la siguiente forma: las dos especies poseen una tasa relativa de incremento de la cobertura muy parecida a lo largo de todo el año. Cuando observamos el comportamiento de los otros dos pares (E. adustus-A. semiberbis y L. lanatum-A. semiberbis) no se observa esta regularidad en la tasa de incorporación de la cobertura. Esto puede ser debido a la presencia de L. lanatum, que como se mencionó anteriormente modificaría la repartición relativa de la cobertura de las otras dos especies.

De los dos componentes del solapamiento total: el elemento espacial es el determinante. El componente temporal no parece ser muy importante,

actuando sobre el solapamiento espacial, en el sentido de ampliar el rango de valores obtenido por éste.

La conclusión que se obtiene al relacionar en las tres especies la amplitud de nicho no uniforme y su alta dimensionalidad es que estas tres especies constituyen una comunidad madura que coexiste establemente pudiendo admitir más especies.

Una vez llegado a esta altura de la discusión vamos a relacionar todos los parámetros de la teoría de nicho (Amplitud, Solapamiento Espacial y Temporal), con las tasas de crecimientos, interferencia competitiva, fenología y forma de crecimiento de la planta.

L. lanatum es una especie fenológicamente precoz, que alcanza su máximo de crecimiento al principio de la época húmeda, momento en el que ocupa activamente el espacio, ejerciendo sumayor influencia sobre las otras dos especies. Esto coincide con una disminución tanto de su solapamiento espacial como temporal respecto a A. semiberbis y E. adustus. A medida que avanza la época húmeda, disminuye su tasa de crecimiento, amplitud y su poder de afectar a las otras dos especies. Lo que determina que es una especie que tanto por un fenología, tasas de crecimiento y intensidad competitiva se expresa fundamentalmente en la primera mitad de la época de llúvias.

A. semiberbis es una especie fenológicamente tardía, que alcanza su máximo crecimiento al final de la estación de lluvias, ocupando el espacio aéreo más lentamente y llegando a su máximo al final de la época de llúvias. Esto determina que el período de mayor intensidad competitiva de A. semiberbis tanto sobre E. adustus como L. lanatum se situe en este período del año, donde su solapamiento espacial y temporal es más bajo. Es decir, que ésta especie por su fenología, comportamiento competitivo y tasas de crecimiento se expresa esencialmente al final de la época de llúvias.

E. adustus es una especie fenológicamente temprana que alcanza su máximo crecimiento hacia la mitad de la época de llúvias, momento a partir del cual se mantiene prácticamente constante hasta el final de éstas. Esto hace que ocupe el espacio esencialmente en este período, momento en el que es máxima su intensidad competitiva sobre las otra dos especies y su solapamiento con estas se mantiene a niveles bajos. Esta

especie es afectada con mayor intensidad al principio de la época húmeda por L. lanatum y al final por A. semiberbis.

Esta especie tanto por sus características de crecimiento, fenológica y interacción, se situaría en un lugar intermedio entre las otras dos.

De todo lo anterior, se desprende la hipótesis de que estas especies de reparten temporalmente el nicho, no sólo desde un punto de vista fenológico, sino también desde un punto de vista de sus tasas de crecimiento y su intensidad competitiva. Esta repartición temporal del nicho en todos estos aspectos manifestaría en la forma arquitectural de la planta. Así proponemos la hipótesis de que las especies precoces y tempranos (E. adustus y L. lanatum) por lo rápido de su expresión e interacción se limitarían a dominar los estratos bajos de la sabana adquiriendo el aspecto de las "bunch grasses". Contrariamente las especies tardías (A. semiberbis) al tener su máxima expresión al final de la época de lluvias tendrían más tiempo para crecer ocupando los estratos intermedios de la sabana. Es decir, constituirían lo que se conoce como "tall grasses". Lo cual supone, que a la repartición temporal de nicho se le añade una repartición espacio-aéreo que se traduciría en una morfología determinada en las gramíneas.

Esto nos llevaría a una hipótesis más general y es que solo conociendo la morfología de las gramíneas podamos predecir su crecimiento, fenología y actividades competitivas.

7. MODELOS.

Uno de los tópicos básicos en la actual Teoría Ecológica es la explicación de la COEXISTENCIA de las especies. Esta cuestión ya fue planteada por Hutchinson (1959) en su artículo seminal "Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals?".

Dentro de un determinado nivel trófico, las explicaciones de la coexistencia están basadas en términos de competencia, los cuales intentan responder que propiedades de las especies y de su ambiente evitan que se de la exclusión competitiva entre sus miembros (Caswell, 1978).

Desde el punto de vista de los MODELOS POBLACIONALES se ha tratado de resolver el problema de la coexistencia desde 2 enfoques distintos:

- A) Sistemas Cerrados/Sistemas Abiertos.
- B) Modelos basados en Teorías de Equilibrio/Modelos basados en Teorías de NO-Equilibrio.

La distinción más importante entre un sistema cerrado y uno abierto es que los últimos cuando se producen extinciones locales admiten la posibilidad de una recolonización y en los cerrados la extinción es final, permanente e irreversible.

En cuanto a la segunda forma de considerar los modelos, las teorías de equilibrio solo nos describen las propiedades del sistema en el punto de equilibrio. En estas teorías el tiempo no cuenta. En cambio en las teorías de no-equilibrio, se describe el comportamiento del sistema lejos del punto de equilibrio, lo cual está íntimamente relacionado con el tiempo. (Caswell, 1978).

Estas 2 tipos de enfoques han dado lugar a 4 formas distintas de estudiar el problema de la coexistencia en los modelos poblacionales.

7.1. SISTEMAS CERRADOS EN EQUILIBRIO:

En un sistema cerrado en equilibrio se requiere que las tasas de cambio de todos los competidores sean cero. Es decir que la coexistencia sólo se asegura en un punto estable de equilibrio en el cual las especies tienen valores positivos. (o en un ciclo límite en el cual los valores fluctúan dentro de un campo limitado) (Pielou, 1977).

La mayor parte de la actual teoría ecológica está construida sobre estas bases, aunque ésta ignora que los cambios físicos del ambiente, la predación y otros factores puedan dar lugar a cambios en el tamaño de la población y en la intensidad competitiva de ésta.

Connell, (1978) ha clasificado las hipótesis que suponen equilibrio en 3 grandes grupos:

- 1) Hipótesis de la Diversificación de Nicho: en la cual la diversidad está en función de la especialización de las especies a lo largo de un gradiente ambiental. (Schoener, 1974).
- 2) Hipótesis de las Redes Circulares: supone que la competencia está jerarquizada. Esta hipótesis fue aplicada primeramente a los invertebrados sésiles (Jackson y Buss, 1975).
- 3) Hipótesis de la Muerte Compensatoria. Esta teoría supone que la muerte es denso-dependiente. La "sucesión cíclica" de Watt (1947) es un ejemplo de ella.

En las teorías en Equilibrio es importante el "Principio de Exclusión Competitiva". Con respecto a este, ha habido una discusión general sobre la validación de dicho principio (Ayala, 1969; Koch 1974a, 1974b; Pielou 1975; Armstrong y McGehee 1976a; Gilpin y Justice 1972). Completa exclusión ha sido obtenida en el laboratorio (Crombie, 1947), aunque parece ocurrir raramente en la naturaleza (Hutchinson, 1961).

En general, los sistemas cerrados en equilibrio NO aportan información particularmente útil (Huston, 1979).

Nuestro primer modelo, en el que competían las tres especies pertenece a este tipo de sistemas cerrados que se suponen en equilibrio. La validación experimental de este modelo tiene que venir dada de un ambiente en equilibrio. Es decir, en un ambiente con clima estables, sin variaciones interanuales, sin ningún tipo de stress, etc... Esto implica en la sabana, la AUSENCIA DE QUEMAS siendo esta un elemento que disturba periódicamente la sabana (Sarmiento y Monasterio, 1982).

Si consideramos la sabana en ausencia de quema, y calculamos los valores de la población en equilibrio, se observa una exclusión competitiva de A, por parte de E y L. Una validación experimental de este modelo lo obtenemos de los trabajos En la Estación Biológica en una sabana estacional de *Trachypogon* de (Blydenstein, 1963; San Jose, y Fariñas, 1971; San Jose y Fariñas, 1983), especialmente del trabajo de Fariñas y San Jose, (1985) que se puede considerar un sistema fundamentalmente cerrado y cerca del equilibrio. En ésta sabana *Trachypogon montufari* en el lapso de 21 años en que se ha mantenido sin quema disminuye se densidad relativa del 60% al 10%.

7.2. SISTEMAS ABIERTOS EN EQUILIBRIO

La forma más común de enfocar estos sistemas ha sido examinar el efecto de la migración en las propiedades de un sets de competidores (Cohen, 1970; Levin, 1974; Levins, 1970; Slakin, 1974; Levins y Culver, 1971, Horn y MacArthur 1972).

Slakin (1974) consideró el efecto de la migración, no como proporción de individuos, sino como probabilidades de extinción o de colonización, llegando a la conclusión de que un incremento en las tasas de extinción pueden estabilizar el sistema que de otra forma sería inestable.

Este efecto estabilizador se puede pensar también como el efecto de la predación sobre el sistema competitivo (May 1974a; Paine 1966). En la teoría de Jansen (1970) la coexistencia de los árboles tropicales es mediada por la presencia de un predador.

7.3. SISTEMAS CERRADOS EN NO-EQUILIBRIO:

El concepto de una comunidad en no-equilibrio, descansa en la idea de que las especies que podrían desaparecer por exclusión competitiva si estuvieran en un sistema en equilibrio, pueden coexistir en un sistema de no-equilibrio.

Las hipótesis formuladas al respecto han sido sintetizadas por Connell (1978) en tres grupos:

- 1) Hipótesis del Disturbio Intermedio: en la cuál la diversidad es mayor a disturbios intermedios (Connell, 1978; Dayton, 1971; Grime 1973a, 1973b; Horn, 1975, Huston, 1979)
- 2) Hipótesis de "igual probabilidad": Esta hipótesis ha sido desarrollada por Sale (1977) para explicar la coexistencia de ciertos gremios de peces que viven en comunidades de corales.
- 3) Hipótesis de "gradual probabilidad". Hutchinson (1941, 1953 y 1961), propuso un modelo de coexistencia en situaciones de no-equilibrio para la explicación de la coexistencia de especies ecológicamente similares en el plancton.

Hubbell (1979) presenta un modelo computacional en el que trata de explicar la abundancia relativa de las especies -árboles- en comunidades que no están en equilibrio - el bosque es disturbado por procesos aleatorios- en un sistema cerrado a la migración. Las curvas de dominancia-diversidad obtenidas depende de la relación entre, el número total de especies, K , y la intensidad del disturbio, D .

Nuestro segundo modelo, se puede considerar como un sistema cerrado (no se tiene en cuenta las migraciones) en un ambiente de no-equilibrio (la quema da lugar a disturbios periódicos).

En nuestro caso el régimen de disturbios ha sido modelado por un tren de impulsos o una función delta de Dirac que actúa sobre las variables del sistema.

La función de Dirac, como elemento modelizador de los regímenes de disturbio, ha sido empleada por Acevedo (1980a) para explicar la decimación de una población creciendo exponencialmente. Posteriormente (Acevedo 1981) analiza analíticamente el comportamiento de una población creciendo según el modelo logístico, cuyos disturbios se modelizan según la función de Dirac.

En nuestro caso, hemos encontrado una solución numérica, no analítica, de cuál sería el comportamiento de las 3 especies de gramíneas creciendo en una sabana estacional que se quema cada año. El modelo simula la quema por medio de la función de Dirac y se presenta el resultado de 25 años de quemas.

El resultado es que LAS 3 ESPECIES COEXISTEN en este régimen de disturbios periódicos. Esta coexistencia de las 3 especies NO era posible si el sistema se suponía en equilibrio. Hecho que no se da en la sabana por la frecuencia anual de las quemas.

Estos resultados del segundo modelo concuerdas con las observaciones de campo donde las 3 especies coexisten juntas.

Este resultado se enmarca en el paradigma más general, el cual predice que en ambiente estocástico con disturbios no muy severos se reduce la importancia de la exclusividad competitiva y se aumenta la

coexistencia entre las especies (Diamond, 1978; Grime 1973a, 1973b; Levin 1976; Wiens 1977).

7.4. SISTEMAS ABIERTOS EN NO-EQUILIBRIO:

Los sistemas abiertos en no-equilibrio son presentados por Caswell (1978) como un caso especial de un problema más general: Cuánto tiempo tarda en llegar un sistema al equilibrio como una función del número de componentes, el tiempo requerido por cada componente en llegar al equilibrio local y el patrón de conexión entre los componentes? Estas cuestiones se suscitaron a partir del comportamiento adaptativo del sistema nervioso (Ashby 1960 citado por Caswell 1978) y del estudio de sistemas dinámicos de no-equilibrio en el campo de la biología (Cereijido, 1978).

En el campo de la ecología éste enfoque ha sido desarrollado ampliamente en los trabajos de (Hubell 1979; Levin 1976; May 1974a y 1974b; Levin y Paine 1964), donde el disturbio y las tasas de colonización son vistos como elementos que ayudan a estructurar las comunidades.

El efecto de la predación en estos sistemas ha sido modelizado por Caswell (1978).

Los modelos presentados en esta tesis han sido discutidos en el marco de los modelos poblacionales de competencia y no con referencia a los modelos de simulación de los pastizales porque éstos enfocan el problema desde otro punto de vista: ecofisiológico, factores bióticos, factores abióticos, descomposición, producción, compartimental, etc. (para ver estas distintas clases de modelos se puede consultar los de Grasslands, Systems Analysis and Man (ed) Breymer y Van Dyne (1980) y Grassland Simulation model (ed) Innis (1978)).

8. CONCLUSIONES

- 1) La existencia de competencia entre individuos adultos de: E. adustus, L. lanatum y A. semiberbis
- 2) Esta competencia actúa a dos niveles:
 - a) Disminuyendo la cobertura por nivel.
 - b) Disminuyendo la tasa de crecimiento relativa.
- 3) La altura de la planta NO se ve afectada por la competencia. Existe una relación inversa entre ésta altura y los valores de cobertura.
- 4) Esta competencia entre las especies es Asimétrica y de mayor intensidad en los primeros niveles.
- 5) La especie más afectada y que afecta menos a las demás es L. lanatum.
- 6) El comportamiento contrario se da en A. semiberbis, es la especie que más afecta a las demás y la menos afectada por ellas.
- 7) La existencia de una inhibición negativa por parte de L. lanatum cuando crece en mezclas de 3 especies.
- 8) La existencia de una cierta repartición temporal del nicho mediatizada por la competencia de los recursos críticos.
- 9) La presencia de una alta dimensionalidad del nicho, que junto con distinta amplitud, determina que estas tres especies formen una comunidad estable, capaz de admitir otras especies, en un medio con quemas periódicas.
- 10) El crecimiento continuado, en el nivel 1, a lo largo de todo el año en las tres especies.
- 11) La existencia de tres patrones de ocupación del espacio de difieren en los valores de Cobertura Total, Cobertura por Nivel, y Solapamiento, aunque existe un cierto grado de solapamiento entre ellos.
- 12) El análisis del comportamiento de las tres especies en el tiempo, por medio, de un modelo de Lotka-Volterra en el que hemos incluido

el disturbio, mediante un función de Dirac, dio como resultado la COEXISTENCIA, en equilibrio de las tres especies.

9. BIBLIOGRAFIA

- ACEVEDO, M. 1980a. Modeling ecosystems subject to sudden and periodic disturbances. Proceedings international congress on applied systems and cybernetics. Acapulco.
- ACEVEDO, M. 1981. Non-equilibrium ecology: chronic and impulsive disturbances. Proceedings of tenth annual conference for general systems research. Louisville. Kentucky. 1:72-80.
- AMSTRONG, R y R. McGEHEE, 1976a. Coexistence of species competing for shared resources. Theoretical Population Biology, 9:313-328.
- AMSTRONG, R y R McGEHEE, 1976b. Coexistence of two competitors on one resource. Journal of Theoretical Biology, 56:499-502.
- ATAROFF, M. 1983. Análisis de la ocupación del espacio por gramíneas de una sabana estacional. Tesis de maestría. Postgrado de ecología tropical. Universidad de los Andes. 142 pp.
- AYALA, F.J. 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. Nature, 224:1076-1079.
- BAZZAZ, F.A. y J.H. HARPER 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytologist, 78:193-208.
- BENCER et al., 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. Ecology 65(1):1-13.
- BLYDENSTEIN, J. 1963. Cambios de la vegetación después de protección contra el fuego. II Análisis de una parcela de la Estación Biológica después de 1 año sin quema. Boletín de la sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, 103:239-244.
- BREYMEYER y VAN DYNE (EDS) 1980. Grasslands, systems analysis, and man. IBP 19 Cambridge University Press.
- CASWELL, H. 1978. Predator-mediator coexistence: a nonequilibrium model. American Naturalist, 112:127-155.
- CEREJIDO, M. 1978. Orden, equilibrio y desequilibrio. Una introducción a la biología. Ed. Nueva Imagen. Mexico. 224 pp.
- CODY, M. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. American Naturalist, 102:107-148
- COHEN, J. 1970. A markov contingency table model for replicated Lotka-Volterra systems near equilibrium. American Naturalist, 104:547-559.
- COLWELL, R. y D. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52:567-576.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science, 199:1302-1310.
- CROMBIE, 1947. Interspecific competition. Journal of Animal Ecology, 16:44-73.
- CULVER, D.H. 1970. Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. Ecology, 51:949-958.
- DIAMOND, J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. American Scientist, 66:322-331.
- DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs, 41:351-389.
- ELTON, 1927. Animal ecology. London: Sidgewick y Jackson. 204 pp.
- FARINAS, M.R. y J.J. SAN JOSE. 1985. Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y del pastoreo durante 23 años. Calabozo. Venezuela. Acta Científica Venezolana, 36:199-200.
- FRANKIE et al., 1974. Comparative phenological studies of trees in Tropical Wet and Dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology, 62:881-913.
- GILPIN, M.E. y K.E. JUSTICE, 1972. Reinterpretation of the invalidation of the principle of competitive exclusion. Nature, 236:273-274

- GOH, B.S. 1977. Global stability in many-species systems. *American Naturalist*, 111:135-143.
- GRIME, J.P. 1973a. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242:344-347.
- GRIME, J.P. 1973b. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244:310-311.
- GRINNELL, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51:115-128.
- GRUBB, P.J. 1976. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52:107-145.
- HAIRSTON, N.G. 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. *Ecology*, 62:65-72.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London. 892 pp.
- HARPER, J.L. y J. WHITE. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:419-463.
- HORN, H.S. 1966. Measurement of overlap in competitive ecological studies. *American Naturalist*, 100:419-424.
- HORN, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. En Cody, M.L. y J.M. Diamond (eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- HORN, H.S. y R. McARTHUR. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 53:749-752.
- HUBBELL, S.P. 1979. Trees dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 23:1299-1309.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113:81-101.
- HUTCHINSON, G.E. 1941. Ecological aspects of succession in natural populations. *American Naturalist*, 75:406
- HUTCHINSON, G.E. 1957a. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia. Why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93:145-159.
- HUTCHINSON, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95: 137-145.
- HUTCHINSON, G.E. 1981 *Introducción a la ecología de poblaciones*. Blume Ecología. Madrid. 492 pp.
- INNIS, S.G. (ED) 1978. *Grassland simulation model*. Ecological Studies 26 Springer Verlag. Berlin.
- JACKSON, J.B. y L. BUSS, 1975. Allelopathy and spacial competition among coral reef invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 72:5160-5163.
- JANSEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in a tropical forest. *American Naturalist*, 104:501-528.
- KOPLIN, J.R. y R.S. HOFFMAN, 1968. Habit overlap and competitive exclusion in voles (*Microtus*). *American Midland Naturalist*, 80:494-507.
- LANGER et al., 1964. The changing plant and tiller population of timothy and meadow fescue swards. I. Plant survival and the pattern of tillering. *Journal of Applied Ecology*, 1:197-208.
- LEVIN, S. 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist*, 108:207-228.
- LEVIN, S. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7: 287-310.
- LEVIN, S. y R.T. PAINE, 1964. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Science. USA*, 71:2744-2747.
- LEVIN, D.A. y W. ANDERSON, 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*, 104:455-468.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments. Some theoretical explorations*. Princeton University Press. 120 pp.

- LEVINS, R. 1970. Extinction. Lecture on mathematics in the life sciences. vol. 2 pp 77-107.
- LEVINS, R. y D. CULVER 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 68:1246-1248.
- MACARTHUR, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northern coniferous forest. Ecology, 39:599-519.
- MACARTHUR, R.H. y R. LEVINS, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. American Naturalist, 101:377-385.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Ediciones Omega. Barcelona.
- MAY, R. 1973. Qualitative stability in model ecosystems. Ecology, 54:683-641.
- MAY, R. 1974a. How many species: some mathematical aspects of the dynamics of populations. Lecture on mathematics in the life science. vol.6:65-97.
- MAY, R. 1974b. Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. En Progress in theoretical biology Rosen y Snell (eds) vol.3:1-50.
- MAY, R. y R.H. MACARTHUR, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. Proceedings of the National Academy of Sciences USA., 69:1109-1113.
- MEDINA, E. 1977. Introducción a la fisiología vegetal. Secretaría general de los Estados Americanos. Departamento de asuntos científicos. Washington, 102 pp.
- MEDWAY, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. Biological Journal of the Linnean Society, 4:117-146.
- MONASTERIO y SARMIENTO, 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. Journal of Biogeography, 3:325-356.
- NEWMAN, E.T. 1982. Niche separation and species diversity in terrestrial vegetation. En. The plant community as a working mechanism. E.I. Newman, (ed)
- NOBEL, J.C. A.D. BELL y J.L. HARPER, 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. Journal of Ecology, 67:983-1008.
- NOCH, A. 1974a. Coexistence resulting from an alteration of density dependent and density independent growth. Journal of Theoretical Biology, 44:373-386.
- NOCH, A. 1974b. Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions. Journal of Theoretical Biology, 44:387-395.
- ORIANI, G. y H. HORN, 1969. Overlap in foods of four blackbirds in the potholes of central Washington. Ecology, 50:930-938.
- PACALA, S. y J. ROUGHGARDEN, 1982. An experimental investigation of the relationship between resource partitioning and interspecific competition in two-species insular *Anolis* lizard communities. Science, 217:444-446.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist, 100:65-75.
- PARRISH, J.A. y F.A. BAZZAZ, 1976. Underground niche separation in successional plants. Ecology, 57:1281-1288.
- PIANKA, E.R. 1976. Competition and niche theory. En. Theoretical ecology. R. May (ed). Blackwell Scientific Publications.
- PIANKA, E.R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. Ecology, 50:1012-1030.
- PICKETT, S.T. y F.A. BAZZAZ, 1976. Divergence of two co-occurring successional annuals on a soil moisture gradient. Ecology, 57: 169-176.
- PIELOU, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley Interscience, New York. 286 pp.
- PIELOU, E.C. 1972. Niche width and overlap: a method for measuring them. Ecology, 53:687-692.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological diversity.
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizards communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 4:53-74.

- PIANKA, E.R. 1976. Competition and niche theory. En: Theoretical ecology principles and applications. R. May (ed). Blackwell Scientific Publication.
- PURWAIN, P.D. y J.L. HARPER, 1970. Studies in the dynamics of plant populations. III the interference of associated species on populations of Rumex acetosa and Rumex acetosella in grassland. *Journal of Ecology*, 58:251-264.
- RABINOWITZ, et al., 1981. Phenological properties of wind and insect pollinated prairie plants. *Ecology*, 62:49-56.
- RAMIA, M. 1974. Plantas de las sabanas Llaneras. Monte Avila Editores. 287 pp.
- RAMIA, M. 1977. Observaciones fenológicas en las sabanas del Medio Apure. *Acta Botánica Venezolana*, 12:171-206.
- RAMIA, M. 1978. Observaciones fenológicas en las sabanas del Alto Apure. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 135: 149-198.
- RAYNAL, D.F. Y F.A. BAZZAZ, 1975a Interference of winter annuals with Ambrosia artemisiifolia in early successional fields. *Ecology*, 56: 35-49.
- REGEHR, D.L. y F.A. BAZZAZ, 1976. Low temperature photosynthesis in successional winter annuals. *Ecology*, 57:
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37:317-350
- SALE, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*, 111:337
- SAN JOSE, J.J. y FARINAS, M.R. 1971 Estudios sobre la vegetación protegida de la quena y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 119-120: 136-146.
- SAN JOSE, J.J. y FARINAS, M.R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected Trachypogon savana. Venezuela. *Ecology*, 64: 447-453.
- SARMIENTO, et. al., 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Científica Venezolana*, 22:52-61.
- SARMIENTO, G. 1978. Estructura y funcionamiento de las sabanas neotropicales. Trabajo de ascenso. Universidad de los Andes. 367 pp.
- SARMIENTO, G. y VERA, 1979. Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 136:5-41.
- SARMIENTO, G. 1980. Dominancia y coexistencia de gramíneas perennes en sabanas estacionales. *Acta Científica Venezolana*, 31 (Supl. 1):87.
- SARMIENTO, G. 1981. La influencia de las estrategias fenológicas en los procesos productivos de algunas sabanas venezolanas. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 139: 419-420.
- SARMIENTO, G. 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan Tropical Savannas. *Journal of Biogeography*, 10:373-391.
- SARMIENTO, G y M. MONASTERIO, 1982. Life-forms and phenology En: Tropical savanna ecosystems. F. Bourliere (ed) Elsevier, Amsterdam.
- SEARLE, S.R. 1966. Matrix algebra for biological sciences. Wiley and sons. New York.
- SHIGESADA et al. 1979. Spatial segregation of interacting species. *Journal of Theoretical Biology*, 79:83-99.
- SILVA, J. 1972. Influencia de los procesos pedogenéticos en la diferenciación de comunidades y en el comportamiento de las especies en los Llanos Occidentales de Venezuela. Facultad de Ciencias, ULA. Venezuela. 53 pp.
- SILVA, J. y F. CASTRO, 1985. Competencia y supervivencia en plantas de Andropogon semiberbis Kunth, en una sabana estacional. VIII Congreso venezolano de botánica, Mérida.
- SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163:688.

- SCHOENER, T.W.. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49:704-726.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- SCHOENER, T.W. 1970. Nonsynchronous spacial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51:408-418.
- SCHOENER, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Naturalist*, 70: 586-595.
- SCHRODER, G.D. y M.L. ROSENZWEIG, 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between Dipodomys ordii y Dipodomys mereianus. *Oecologia*, 19:9-28.
- SLAKIN, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology*, 55:128-134.
- SLATIN, M. y D.J. ANDERSON, 1984. A model of competition for space. *Ecology*, 65:1840-1845.
- SOKAL, R. y J. ROHLF. 1969. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume Editores. Madrid.
- STEEL, R. y J. TORRIE, 1980. *Principios y procedimientos en Estadística*. McGraw-Hill, New-York, 481 pp
- VANDERMEER, J.H. 1969. The competitive structure of communities: An experimental approach with protozoa. *Ecology*, 50:362-371.
- VANDERMEER, J.H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3:107-133.
- VANDERMEER, J.H. 1981. *Elementary mathematical ecology*. A Wiley-Interscience Publication. New York. 293 pp.
- VARLEY, G.C. y G.R. GRADWELL, 1960. Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology*, 29:399-401.
- WATT, Å.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35:1-22.
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:109-145.
- WHITE, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. En: *Demography and Evolution in plants populations* O.T. Solbrig (ed). Blackwell Sci. Publ. Bot. Monogr. vol 15.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Naturalist*, 65: 590-597.
- WISE, D.H. 1981. A removal experimental with darbling beetles: lack of evidence for interspecific competition. *Ecology*, 62: 727:738.
- WERNER, E.E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *American Naturalist*, 111: 553-578.
- YODZIS, P. 1978. *Competition for space and structure of ecological communities*. Springer-Verlag. New York.
- ZING, A. y STAGNO, P. 1966. Estudio edafológico de la Zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Estado Barinas. División de Edafología, MOP, Guanare, 304 pp.

APENDICE A

TABLAS DE PESO SECO EN LA BIOMASA AEREA

TABLA Ia. Peso seco de la biomasa aérea en gramos (Wj) de todos los pares de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A). a 0 cm. Esta estimación se realizó en junio de 1984.

E	A	E	L	A	L
2.41	4.71	5.67	10.90	1.94	1.41
4.11	4.01	1.68	3.71	11.16	3.22
1.47	1.80	1.96	16.90	2.04	5.61
4.74	3.54	5.41	4.82	6.62	11.11
2.53	5.79	1.28	16.71	2.65	3.00

TABLA Ib. Peso seco de la biomasa aérea en gramos (Wj) de todos los pa-
 res de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A) a 2 cm. Esta
 estimación se realizó en junio de 1984.

	E	A	E	L	A	L
	2.25	4.71	5.67	4.84	1.91	2.81
	5.45	1.68	3.76	2.79	3.41	3.65
	5.78	5.98	4.07	4.16	2.38	6.09
	7.52	1.71	2.81	3.50	2.31	2.36
	2.36	3.61	7.93	4.87	2.05	3.17
	1.44	3.94	2.93	18.43	1.21	12.36
	3.34	6.54	3.73	2.58	1.91	10.19
	3.49	3.77	0.77	3.34	1.23	12.78
	1.41	3.51	1.81	3.77	3.43	1.66
	1.87	6.55	0.71	4.64	1.68	1.68
	5.61	2.08	2.29	5.73	9.18	1.94

TABLA Ic. Peso seco de la biomasa aérea en gramos (Wj) de todos los pa-
 res de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A) a 4 cm. Es-
 ta estimación se realizó en junio de 1984

	E	A	E	L	A	L
	1.29	1.18	1.28	4.41	2.81	4.11
	1.95	10.15	3.21	4.75	14.81	3.17
	4.16	5.71	5.16	8.16	2.71	3.85
	1.59	2.54	1.67	4.11	3.41	6.81
	3.46	7.96	5.31	5.84	6.17	13.74

TABLA Id. Peso seco de la biomasa aérea en gramo (Wj) de todos los pa-
 res de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A). a 6 cm. ES
 ta estimación se realizó en junio de 1984.

	E	A	E	L	A	L
	5.66	4.74	18.64	9.48	8.86	13.96
	1.73	2.07	10.06	16.06	9.46	10.20
	1.71	2.07	10.72	9.80	15.60	9.33
	8.06	5.62	8.11	11.55	9.671	10.60
	1.66	4.65	11.47	14.97	8.79	10.70
	1.16	5.08	10.10	9.73	11.21	11.37
	7.17	11.84	22.89	15.47	8.57	12.52
	5.29	2.21	9.50	19.12	9.40	10.10
	1.31	2.61	9.30	15.03	12.10	20.29
	4.96	1.84	9.72	7.31	8.91	25.40
	-	-	11.00	14.50	27.94	65.10

TABLA Ie. Peso seco de la biomasa aérea en gramo (Wj) de todos los pa-
 res de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A) a solos. Es-
 ta estimación se realizó en junio de 1984.

E	A	L
3.03	5.19	5.61
4.985	5.84	9.51
4.31	1.83	4.54
4.20	4.91	3.91
5.87	7.15	5.81

TABLA IIa. Peso seco de la biomasa aérea, en gramos (WE) de todos los pares de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) Y *A. semiberbis* (A) a 0 cm. Esta estimación se realizó en enero de 1985.

E	A	E	L	A	L
12.33	28.97	35.28	4.25	22.30	6.56
17.25	39.35	4.69	3.79	12.75	5.02
36.18	67.89	-	-	-	-
15.87	3.22	-	-	-	-

TABLA IIb. Peso seco de la biomasa aérea, en gramos (WE) de todos los pares de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semibiblis* (A) a 2 cm. Esta estimación se realizó en enero de 1985.

E	A	E	L	A	L
29.92	12.92	27.99	5.50	5.77	1.27
17.99	2.84	46.03	9.30	15.27	2.11
31.59	5.63	16.00	1.12	2.20	10.49
4.81	28.17	7.28	8.05	16.85	7.81
5.04	50.98	71.53	17.98	-	-
58.46	2.52	7.65	21.79	-	-
-	-	2.86	5.10	-	-

TABLA IIc. Peso seco de la biomasa aérea, en gramos (WE) de todos los pares de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semibetbis* (A) a 4 cm. Esta estimación se realizó en enero de 1985.

E	A	E	L	A	L
9.30	8.61	1.55	1.55	24.71	3.21
19.70	19.32	16.50	2.78	20.25	2.24
12.15	54.70	42.50	22.15	36.10	4.89
17.30	11.59	14.47	3.21	87.13	16.50

TABLA IIId. Peso seco de la biomasa aérea, en gramos (WE) de todos los pares de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A) a 6 cm. Esta estimación se realizó en enero de 1985.

	E	A	E	L	A	L
	7.27	11.07	44.90	3.68	20.70	3.99
	10.19	58.69	15.80	9.45	24.41	4.05
	44.86	19.37	19.98	6.67	15.09	3.91
	7.59	46.71	5.85	5.15	15.99	7.28
	30.99	23.05	21.03	12.24	14.88	11.06
	32.53	25.22	8.75	1.95	-	-
	53.42	48.68	40.18	7.28	-	-
	3.65	37.47	5.65	5.95	-	-
	31.72	2.60	29.07	44.78	-	-

TABLA IIe. Peso seco de la biomasa aérea en gramo (WE) de todos los pa-
 res de *E. adustus* (E), *L. lanatum* (L) y *A. semiberbis* (A). a solos. Es-
 ta estimación se realizó en enero de 1985

E	A	L
28.15	27.77	4.47
46.06	26.82	62.36
17.48	14.05	3.95
34.30	11.67	6.67

APENDICE B

INCREMENTO RELATIVO DE LA BIOMASA AEREA

TABLA IIIa. Incremento relativo de la biomasa aérea (W) en el lapso de 6 meses para todos los pares a 0 cm.

E	A	E	L	A	L
5.09	6.14	6.22	0.39	3.36	0.59
11.67	21.79	2.77	1.02	4.80	1.67
7.62	19.14	-	-	-	-
6.25	0.55	-	-	-	-

TABLA IIIb. Incremento relativo de la biomasa aérea (W) en el lapso de 6 meses para todos los pares a 2 cm.

E	A	E	L	A	L
5.48	7.65	4.93	1.13	3.01	0.45
3.10	0.47	12.22	3.30	4.46	0.57
4.19	3.27	3.92	0.26	1.78	0.82
3.32	7.14	2.58	2.30	15.78	4.83
2.68	7.77	9.01	3.68	-	-
10.40	1.20	2.60	1.18	-	-
-	-	4.00	1.09	-	-

TABLA IIIc. Incremento relativo de la biomasa aérea (W) en el lapso de 6 meses para todos los pares a 4 cm.

E	A	E	L	A	L
7.16	7.25	1.21	0.35	8.79	0.78
4.73	3.38	5.12	0.58	7.45	0.58
7.60	21.51	8.23	2.71	10.56	0.71
4.99	14.56	8.65	0.77	14.11	1.20

TABLA III d. Incremento relativo de la biomasa aérea (W) en el lapso de 6 meses para todos los pares a 6 cm.

E	A	E	L	A	L
5.93	11.49	2.40	0.38	2.33	0.38
5.56	3.44	1.57	0.58	1.56	1.56
4.55	10.02	1.86	0.68	1.56	0.36
4.53	2.13	0.72	0.44	1.42	0.64
10.09	21.94	1.83	0.81	1.58	1.09
2.77	14.31	0.86	0.20	-	-
6.43	1.41	1.75	0.47	-	-
-	-	0.60	0.39	-	-
-	-	2.64	3.08	-	-

TABLA IIIe. Incremento relativo de la biomasa aérea (W) en el lapso de 6 meses para todos los pares a solos.

E	A	L
9.277	5.34	0.79
9.241	4.59	6.55
4.04	7.65	1.00
5.83	2.37	1.14

APENDICE C

ANALISIS DE VARIANZA DE 1 VIA DE TAMAÑOS IGUALES

TABLA IV. Anova 1 vía de tamaños iguales: evaluación de los cambios en la biomasa aérea de *A. semiberbis* (A) a distintas distancias en el lapso de 6 meses.

FUENTE DE VARIACION	g.l.	s.s	Ms	Fs
ENTRE GRUPOS	4	129.7	32.42	0.97
DENTRO DE GRUPOS	39	1302.5	33.39	
TOTAL	43	1432.2		

TABLA V. Anova 1 vía de tamaños iguales: evaluación de los cambios en la biomasa aérea de *L. lanatum* (L) a distintas distancias en el lapso de 6 meses.

FUENTE DE VARIACION	g.l.	s.s.	Ms	Fs
ENTRE GRUPOS	4	12.26	3.06	1.87
DENTRO DE GRUPOS	36	58.72	1.63	
TOTAL	40	70.99		

TABLA VI. Anova 1 vfa de tamaños iguales: evaluación de los cambios en la biomasa aérea de *E. adustus* (E) a distintas distancias en el lapso de 6 meses.

FUENTE DE VARIACION	g.l.	s.s.	Ms	Fs
ENTRE GRUPOS	4	29.11	7.27	0.77
DENTRO DE GRUPOS	43	403.33	9.37	
TOTAL	47	432.44		

$F_{05} [4.40] = 2.61$

APENDICE D

ANALISIS DE VARIANZA DE 2 VIAS TAMAÑOS DESIGUALES

TABLA VII. Anova 2 vías de tamaños desiguales: evaluación del efecto con
 junto de la distancia y la especie acompañante en *A. semiberbis* (A).

FUENTE DE VARIACION	g.l.	s.s.	Ms	Fs
A = DISTANCIA	4	124.68	31.16	0.62
B = ESPECIE	1	41.07	41.07	0.81
AB = INTERACCION	4	62.29	15.74	0.31
ERROR	35	1756.0	50.17	

TABLA VIII. Anova 2 vías de tamaños desiguales: evaluación del efecto con junto de la distancia y la especie acompañante en *L. lanatum* (L).

FUENTE DE VARIACION	g.l	s.s.	Ms	Fs
A = DISTANCIA	4	16.74	4.18	1.80
B = ESPECIE	1	0.05	0.05	0.02
AB = INTERACCION	4	0.40	0.10	0.04
ERROR	35	81.21	2.32	

$$F_{S_{0.5}} [4.40] = 2.61$$

TABLA IX. Anova 2 vías de tamaños desiguales: evaluación del efecto con junto de la distancia y la especie acompañante en *E. adustus* (E).

FUENTE DE VARIACION	g.l.	s.s.	Ms	Fs
A = DISTANCIAS	3	17.16	5.72	1.37
B = ESPECIES	1	3.98	3.96	0.97
AB = INTERACCION	3	14.64	4.88	1.17
ERROR	27	112.09	4.15	

$F_{s_{05}} [3,30] = 2.96$

APENDICE E

VALORES DE LOS NIVELES PROMEDIO DE 3 REPLICAS

TABLA 5: Niveles promedio de tres réplicas en E. adustus, L. lanatum y A. semiberbis creciendo solos.

MESES	<u>E. adustus</u>	<u>L. lanatum</u>	<u>A. semiberbis</u>
	\bar{x}	\bar{x}	\bar{x}
F	1	1	1
M	2	1	1
A	2	3	1
M	2	4	2
J	2	5	2
Jl.	3	6	3
A	3	6	3
S	4	8	6
O	5	7	8
N	5	7	12
D	5	7	12
E	5	7	11

TABLA 6: Niveles promedio de tres réplicas en E. adustus creciendo con A. semiberbis (E-A), L. lanatum (E-L) y A. semiberbis + L. lanatum (E-A-L)

MESES	E - A \bar{x}	E - L \bar{x}	E - A - L \bar{x}
F	1	1	1
M	1	1	1
A	2	2	2
M	2	2	3
J	2	2	3
Jl.	3	3	4
A	4	3	4
S	5	4	5
O	5	4	5
N	5	4	5
D	5	4	5
E	5	4	5

TABLA 7: Niveles promedio de tres réplicas en
 L. lanatum creciendo con E. adustus (L-E),
A. semiberbis (L-A) y E. adustus + A. semiberbis.
 (L-E-A)

MESES	L - E \bar{x}	L - A \bar{x}	L - E - A \bar{x}
F	1	1	1
M	1	1	1
A	3	2	3
M	5	4	3
J	5	5	5
Jl.	6	5	6
A	6	5	6
S	6	10	7
O	6	7	6
N	6	6	7
D	6	6	7
E	6	6	6

TABLA 8: Niveles promedio de tres réplicas en A. semiberbis creciendo con E. adustus (A-E), L. lanatum (A-L) y E. adustus + L. lanatum (A-E-L).

MESES	A - E \bar{x}	A - L \bar{x}	A - E - L \bar{x}
F	2	1	1
M	1	1	1
A	2	1	1
M	2	2	2
J	2	2	3
Ji.	3	3	4
A	3	5	4
S	5	6	4
O	5	8	7
N	13	11	13
D	13	11	13
E	12	11	13

APENDICE F

VALORES MEDIOS DE LA COBERTURA TOTAL

TABLA 1: Cobertura total media de tres réplicas en E. adustus, L. lanatum y A. semiberbis creciendo solas.

MESES	<u>E. adustus</u>		<u>L. lanatum</u>		<u>A. semiberbis</u>	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
F	349	169	32	39	118	5
M	210	102	53	37	58	47
A	185	92	95	51	28	8
M	313	97	294	70	77	34
J	388	118	537	260	90	27
Jl.	586	56	643	351	106	72
A	702	134	749	447	123	100
S	884	92	829	490	273	61
O	1021	165	843	354	282	26
N	1560	117	1110	521	431	220
D	1495	179	1099	547	471	268
E	1424	272	1087	585	512	331

TABLA 2: Cobertura total media de tres réplicas en E. adustus creciendo con A. semiberbis (E-A), L. lanatum (E-L) y A. semiberbis + L. lanatum (E-L-A).

MESES	E - A		E - L		E - L - A	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
F	111	90	115	49	14	15
M	135	112	136	69	87	18
A	102	101	45	0,5	65	12
M	142	140	147	85	165	0
J	134	148	166	53	249	142
Jl.	196	164	141	65	261	53
A	258	161	265	74	274	36
S	372	329	565	362	346	173
O	228	201	472	357	395	157
N	543	269	685	524	498	167
D	581	272	793	629	573	204
E	619	329	900	745	648	241

TABLA 3: Cobertura total media de tres réplicas en L. lanatum creciendo con E. adustus (L-E), A. semiberbis (L-A) y E. adustus + A. semiberbis (L-E-A)

MESES	L - E		L - A		L - A - E	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
F	44	26	21	16	54	27
M	61	43	23	29	14	4
A	100	68	39	27	35	5
M	166	75	94	46	41	0
J	279	76	159	81	134	96
Jl.	290	91	206	79	178	82
A	300	67	253	75	222	82
S	327	125	435	334	167	123
O	330	215	347	204	97	3
N	469	243	416	273	160	55
D	430	243	382	210	144	57
E	382	245	347	150	128	59

TABLA 4: Cobertura total media de tres réplicas en A. semiberbis creciendo con E. adustus (A-E), L. lanatus (A-L) y E. adustus + L. lanatum (A-E-L)

MESES	A - E		A - L		A - E - L	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
F	40	16	61	48	14	13
M	84	6	95	62	24	9
A	29	7	56	36	20	7
M	51	3	67	37	45	0
J	78	31	66	35	38	7
Jl.	97	43	85	38	63	21
A	116	55	103	44	87	12
S	172	54	225	159	170	160
O	119	35	251	162	225	219
N	285	132	453	436	328	202
D	268	120	427	406	283	200
E	251	107	401	377	238	198

APENDICE G

COBERTURA MEDIA POR NIVELES

TABLA 9: Cobertura media por niveles de tres réplicas en E. adustus creciendo sola.

MESES	1	2	3	4	5
F	293	-	-	-	-
M	262	1	-	-	-
A	180	5	-	-	-
M	273	31	8	-	-
J	318	64	18	-	-
Jl.	384	126	40	-	-
A	451	188	63	-	-
S	475	245	139	23	1
O	586	282	92	26	3
N	848 477	477	178	48	12
D	898	381	158	44	11
E	949	286	138	40	10

TABLA 10: Cobertura media por niveles de tres réplicas en E. adustus creciendo con A. semi-
berbis.

MESES	4	2	3	4	5
F	111	-	-	-	-
M	132	8	-	-	-
A	93	6	2	-	-
M	131	14	5	-	-
J	114	21	15	2	-
Jl.	144	37	19	5	-
A	174	53	24	8	2
S	223	152	77	19	5
O	271	169	44	14	3
N	303	136	71	29	6
D	330	128	54	24	4
E	356	122	37	19	3

TABLA 11: Cobertura media por niveles de tres réplicas en E. agustus creciendo con L. lanatum.

MESES	1	2	3	4	5
F	115	-	-	-	-
M	134	6	-	-	-
A	44	2	-	-	-
M	140	11	-	-	-
J	132	30	-	-	-
Jl	164	41	-	-	-
A	196	53	15	-	-
S	198	106	69	29	-
O	245	139	62	35	3
N	297	219	122	43	13
D	402	231	104	43	13
E	507	243	86	44	11

TABLA 12: Cobertura media por niveles de tres réplicas en E. adustus creciendo con L. lanatum + A. semiberbis.

MESES	1	2	3	4	5
F	14	-	-	-	-
M	87	-	-	-	-
A	55	9	-	-	-
M	106	51	8	-	-
J	165	66	31	4	-
Jl	151	75	36	10	-
A	148	86	41	16	-
S	131	102	78	35	1
O	190	137	77	50	31
N	287	208	87	21	37
D	317	204	80	22	20
E	347	200	73	24	3

TABLA 13: Cobertura media por niveles de tres réplicas en L. lanatum creciendo sola.

MESES	1	2	3	4	5	6	7
F	32	-	-	-	-	-	-
M	53	-	-	-	-	-	-
A	59	43	9	3	-	-	-
M	158	83	38	19	3	-	-
J	221	164	95	45	10	3	-
Jl	238	185	89	74	26	5	-
A	256	200	135	104	42	7	-
S	200	205	177	124	74	36	8
O	254	210	157	111	64	30	9
N	355	301	192	133	87	33	9
D	386	233	130	130	73	32	8
E	437	260	181	129	70	31	8

TABLA 14: Cobertura media por niveles de tres
réplicas en L. lanatum creciendo con A. semiberbis.

MESES	1	2	3	4	5	6	7
F	21	-	-	-	-	-	-
M	26	-	-	-	-	-	-
A	22	9	21	-	-	-	-
M	55	25	9	5	1	-	-
J	75	51	15	7	2	-	-
Jl	79	61	32	20	10	-	-
A	83	71	49	34	18	4	-
S	101	107	89	64	39	19	5
O	104	84	80	45	20	9	3
N	129	134	92	60	41	21	9
D	132	111	52	48	30	16	5
E	135	89	54	37	22	12	1

TABLA 15: Cobertura media por niveles de tres
réplicas en L. lanatum creciendo con E. adustus.

MESSES	1	2	3	4	5	6	7
F	44	-	-	-	-	-	-
M	60	2	-	-	-	-	-
A	77	15	8	2	-	-	-
M	77	49	25	11	4	-	-
J	113	89	61	27	7	-	-
Jl	108	93	54	35	17	-	-
A	104	95	47	24	25	6	-
S	99	98	63	40	19	5	-
O	110	88	73	39	13	6	-
N	146	138	82	64	34	7	-
D	166	116	80	55	26	6	-
E	187	94	79	46	19	6	-

TABLA 16: Cobertura media por niveles de tres
 réplicas en L. lanatum creciendo con E. adustus +
A. semiberbis.

MESSES	1	2	3	4	5	6	7
F	29	-	-	-	-	-	-
M	14	-	-	-	-	-	-
A	20	11	4	-	-	-	-
M	28	10	3	-	-	-	-
J	62	39	22	9	4	-	-
Jl	68	50	33	16	11	-	-
A	74	61	44	23	15	8	-
S	38	48	33	21	21	4	1
O	49	35	21	13	6	2	2
N	57	47	20	11	18	5	1
D	61	39	16	10	11	4	1
E	66	32	13	10	4	3	1

TABLA 17: Cobertura media por niveles de tres réplicas en *A. semiberbis* creciendo sola.

MESES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
F	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	74	3	-	-	-	-	-	-	-	-
J	85	4	-	-	-	-	-	-	-	-
Jl	68	29	-	-	-	-	-	-	-	-
A	52	54	17	-	-	-	-	-	-	-
S	54	104	84	32	9	-	-	-	-	-
O	63	99	82	32	39	10	2	-	-	-
N	91	127	92	61	37	27	19	19	24	24
D	97	134	90	54	41	30	27	27	28	26
E	103	142	88	48	46	33	36	36	32	28

TABLA 18: Cobertura media per niveles de tres

réplicas en A. semiberbis creciendo con E. adustus.

MESES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
F	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A	33	13	-	-	-	-	-	-	-	-
M	44	7	-	-	-	-	-	-	-	-
J	51	22	9	-	-	-	-	-	-	-
Jl	46	34	16	-	-	-	-	-	-	-
A	41	46	23	10	-	-	-	-	-	-
S	46	67	35	20	3	-	-	-	-	-
O	63	69	31	13	5	-	-	-	-	-
N	56	65	34	22	20	15	15	21	21	19
D	70	66	29	17	15	14	14	15	14	12
E	84	68	24	13	10	9	9	9	7	.6

TABLA 19: Cobertura media por niveles de tres réplicas en A. emiberbis creciendo con L. la-natum.

MESES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
F	61	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	94	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	61	5	-	-	-	-	-	-	-	-
J	49	16	-	-	-	-	-	-	-	-
Jl	38	21	-	-	-	-	-	-	-	-
A	28	26	41	5	5	12	-	-	-	-
S	47	53	53	32	15	12	5	4	1	-
O	42	56	58	50	30	16	5	2	1	-
N	58	56	50	44	33	22	19	29	22	40
D	72	65	49	38	29	20	22	28	23	27
E	83	75	48	33	26	19	26	27	24	24

TABLA 20: Cobertura media por niveles de tres
 réplicas en A. semiberbis creciendo con E. adus-
tus + L. lanatum.

MESES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
F	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M	38	7	-	-	-	-	-	-	-	-
J	22	14	2	-	-	-	-	-	-	-
Jl	19	24	13	-	-	-	-	-	-	-
A	16	35	24	9	2	-	-	-	-	-
S	21	62	55	54	9	-	-	-	-	-
O	28	40	46	41	61	34	21	11	7	5
N	43	61	34	21	18	22	19	18	25	27
D	41	49	27	22	16	17	17	15	19	23
E	37	38	21	23	14	13	16	13	14	19

APENDICE H

ECUACIONES DE REGRESION CUBICA PARA LA COBERTURA POR NIVELES

TABLA 21: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en E. adustus cre-
ciendo sola.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD.
1	382.03	-109.39	21.92	-0.72	0.97	0.98	30.15
2	118.86	-121.27	29.82	-1.52	0.98	0.96	50.35
3	44.69	- 46.21	11.11	-0.54	0.91	0.95	22.80
4	16.91	- 14.86	2.84	-0.11	0.89	0.94	7.51
5	2.61	- 2.03	0.31	-6.E03	0.83	0.91	2.33

TABLA 22: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en E. adustus cre-
ciendo con A. semiberbis.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	161.66	-44.21	9.21	-0.34	0.97	0.98	29.51
2	58.14	-56.65	13.74	-0.71	0.89	0.94	24.92
3	22.79	-24.03	6.12	-0.33	0.83	0.91	13.09
4	8.94	- 8.79	1.98	-0.09	0.90	0.95	3.85
5	2.64	- 2.56	0.56	-0.02	0.82	0.90	1.08

TABLA 23: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en E. adustus cre-
ciendo con L. lanatum.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	101.98	6.99	-2.05	0.35	0.95	0.97	30.81
2	36.78	-33.28	7.33	-0.25	0.97	0.98	17.44
3	46.91	-45.25	9.36	-0.43	0.86	0.92	21.09
4	17.28	-15.55	3.06	-0.13	0.91	0.95	7.10
5	2.57	- 1.93	0.26	-2.E03	0.81	0.90	2.67

TABLA 24: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en E. adustus cre-
ciendo con A. semiberbis + L. lanatum.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	-30.56	60.99	-8.62	0.52	0.92	0.96	33.25
2	- 2.03	- 2.43	3.40	-0.14	0.95	0.96	19.07
3	14.73	-18.50	5.53	-0.29	0.97	0.98	6.77
4	14.03	-15.20	3.78	-0.20	0.76	0.96	9.04
5	21.53	-19.20	3.90	-0.19	0.56	0.75	10.50

TABLA 25: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles de L. lanatum cre-
ciendo sola.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	-71.54	87.57	-9.98	0.52	0.93	0.97	37.46
2	-52.44	32.90	1.92	-0.21	0.94	0.97	28.92
3	-11.83	- 2.51	5.76	-1.35	0.91	0.95	24.81
4	7.85	-17.17	6.96	-0.39	0.98	0.99	8.16
5	23.78	-25.83	6.48	-0.33	0.96	0.98	7.53
6	13.56	-13.47	3.04	-0.14	0.88	0.94	6.17
7	4.72	- 4.24	0.88	-0.42	0.84	0.92	1.98

TABLA 26: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)

de la cobertura por niveles de L. lanatum creciendo con A. semiberbis.

NIVEL	CTR.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	9.22	6.55	1.19	-0.07	0.96	0.98	8.67
2	8.17	-13.77	5.82	-0.34	0.94	0.97	12.91
3	25.51	-26.03	7.24	-0.40	0.87	0.93	13.84
4	19.69	-21.66	5.59	-0.30	0.92	0.96	7.83
5	14.04	-14.68	13.55	-0.18	0.84	0.92	7.01
6	9.02	- 8.57	1.84	-0.09	0.78	0.88	4.48
7	4.50	- 4.11	0.85	-0.04	0.63	0.79	2.10

TABLA 27: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en L. lanatum cre-
ciendo con E. adustus.

NIVEL	CTE	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	7.54	38.07	-5.65	0.31	0.95	0.97	10.95
2	-26.91	17.23	0.96	-0.12	0.90	0.94	16.87
3	-16.89	10.73	0.35	-0.04	0.92	0.96	10.11
4	2.73	-4.76	2.11	-0.11	0.91	0.95	7.46
5	2.14	-3.97	1.50	-0.08	0.80	0.89	5.96
6	2.71	-2.79	0.64	-0.03	0.88	0.94	1.26
7	0.80	-0.73	0.15	-7.E03	0.76	0.87	0.38

TABLA 28: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en L. lanatum cre-
ciendo con E. adustus + A. semiberbis.

NIVEL	CTR.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	2.96	33.06	-0.98	0.02	0.55	0.74	16.10
2	-15.39	8.70	0.64	-0.08	0.82	0.90	10.24
3	- 9.44	3.97	0.85	-0.08	0.73	0.85	8.69
4	- 2.37	-0.59	0.93	-0.06	0.73	0.85	4.91
5	3.98	-5.44	1.66	-0.10	0.73	0.85	4.51
6	1.44	-1.74	0.46	-0.02	0.53	0.72	2.13

TABLA 29: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3) de la cobertura por niveles en A. semiberbis creciendo sola.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	
1	81.44	-3.77	-0.34	0.06	0.53	0.72	15
2	33.74	-34.86	8.09	-0.37	0.97	0.98	10
3	43.30	-39.95	8.42	-0.39	0.90	0.95	15
4	22.28	-19.34	3.84	-0.16	0.88	0.93	9
5	13.06	-11.13	1.99	-0.06	0.89	0.94	7
6	3.64	- 2.32	0.14	0.02	0.91	0.95	4
7	-2.40	3.15	-1.00	0.08	0.96	0.98	2
8	-2.96	3.68	-1.12	0.09	0.95	0.97	3
9	3.47	1.02	-0.56	0.06	0.88	0.94	4
10	1.51	0.35	-0.25	0.04	0.65	0.92	5

TABLA 30: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en A. semiberbis
creciendo con E. adustus.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	44.48	5.24	-1.40	0.11	0.46	0.68	14.92
2	6.92	-9.49	3.57	-0.19	0.97	0.98	5.77
3	9.16	-11.08	3.07	-0.17	0.97	0.98	2.70
4	9.88	-9.72	2.17	-0.11	0.86	0.92	3.82
5	6.35	-5.37	0.99	-0.14	0.71	0.84	4.31
6	3.24	-2.45	0.36	-7.E03	0.66	0.81	4.01
7	3.30	-2.45	0.36	-7.E03	0.66	0.81	4.01
8	5.18	-4.14	0.69	-0.02	0.56	0.75	5.60
9	5.72	-4.67	0.82	-0.03	0.50	0.71	5.75
10	5.22	-4.27	0.76	-0.03	0.49	0.70	5.19

TABLA 31: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en A. semiberbis
creciendo con L. lanatum.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	62.69	12.87	-4.83	0.34	0.74	0.86	11.54
2	6.22	-8.46	2.56	-0.11	0.97	0.98	5.17
3	25.14	-25.73	5.94	-0.30	0.89	0.94	10.05
4	24.03	-22.36	4.68	-0.22	0.87	0.93	8.44
5	14.98	-13.60	2.77	-0.12	0.90	0.95	5.13
6	7.88	- 7.65	1.66	-0.07	0.93	0.96	2.67
7	1.82	- 1.08	4.E03	0.02	0.94	0.97	2.64
8	4.27	- 3.10	0.33	9.E03	0.82	0.90	6.08
9	1.86	- 0.89	0.08	0.02	0.85	0.92	4.60
10	7.39	- 5.62	0.83	-0.01	0.64	0.80	9.90

TABLA 32: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en A. semiberbis
creciendo con E. adustus y L. lanatus.

NIVEL	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
1	11.67	6.57	-1.17	0.07	0.50	0.71	8.51
2	13.32	-16.05	4.59	-0.25	0.92	0.96	7.60
3	20.36	-21.96	5.46	-0.30	0.85	0.92	8.64
4	19.32	-19.62	4.51	-0.24	0.62	0.80	12.97
5	21.30	-19.90	4.23	-0.21	0.46	0.68	15.06
6	14.06	-12.48	2.50	-0.12	0.58	0.76	8.74
7	9.81	- 8.27	1.78	-0.07	0.84	0.92	4.12
8	6.05	- 5.06	0.90	-0.03	0.79	0.89	3.79
9	0.81	- 0.08	-0.01	0.02	0.68	0.82	5.13
10	6.01	- 4.70	0.73	-0.01	0.79	0.85	5.13

APENDICE I

ECUACIONES DE REGRESION CUBICA PARA LA COBERTURA TOTAL

TABLA 33: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3) de la cobertura total en E. adustus creciendo sola (E), con A. semiberbis (E-A), con L. lanatum (E-L) y con A. semiberbis + L. lanatum. (E-A-L)

	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
E	619.90	-331.64	72.91	-3.32	0.96	0.98	108
E-A	151.38	- 35.18	7.83	-0.12	0.91	0.95	68.25
E-L	233.65	-116.13	23.80	-0.38	0.95	0.97	71.56
E-A-L	49.02	66.18	-4.79	0.34	0.98	0.99	28.25

TABLA 34: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3) de la cobertura total en L. lanatum creciendo sola (L), creciendo con E. adustus (L-E), con A. semiberbis (L-A) y con E. adustus + A. semiberbis. (L-E+A)

	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
L	-61.07	31.80	20.35	-1.25	0.97	0.98	71.19
L-E	-5.42	32.72	4.43	-0.36	0.93	0.96	40.84
L-A	66.90	-65.54	23.01	-1.31	0.95	0.97	37.63
L-E-A	8.58	7.20	4.61	-0.37	0.63	0.79	46.41

TABLA 35: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura total en A. semiberbis crecien-
de sola (A), con E. adustus (A-E), con L. lana-
tum (A-L) y con E. adustus + L. lanatum.(A-E-L)

	CTE.	X	X ²	X ³	R ²	R	SD
A	193.39	-98.13	18.41	-0.66	0.97	0.98	33.62
A-E	88.28	-34.72	7.87	-0.30	0.86	0.92	38.88
A-L	186.89	-402.07	19.42	-0.75	0.91	0.95	54.39
A-E-L	109.72	-86.72	19.25	-0.91	0.92	0.95	38.85

TABLA 29: Ecuaciones de regresión cúbica (N^3)
de la cobertura por niveles en A. semiberbis
creciendo sola.

NIVEL	CTE.	X	X^2	X^3	R^2	R	SD
1	81.44	-3.77	-0.34	0.06	0.53	0.72	15.17
2	33.74	-34.86	8.09	-0.37	0.97	0.98	10.35
3	43.30	-39.95	8.42	-0.39	0.90	0.95	15.84
4	22.28	-19.34	3.84	-0.16	0.88	0.93	9.96
5	13.06	-11.13	1.99	-0.06	0.89	0.94	7.42
6	3.64	- 2.32	0.14	0.02	0.91	0.95	4.47
7	-2.40	3.15	-1.00	0.08	0.96	0.98	2.92
8	-2.96	3.68	-1.12	0.09	0.95	0.97	3.37
9	3.47	1.02	-0.56	0.06	0.88	0.94	4.97
10	1.51	0.35	-0.25	0.04	0.65	0.92	5.19