

DENSIDAD DE LEÑOSAS DE LA SABANA ESTACIONAL Y FRECUENCIA DE QUEMAS: LA HIPOTESIS DEL EQUILIBRIO FLUCTUANTE

DENSITY OF WOODY SPECIES AND FIRE FREQUENCY IN THE SEASONAL SAVANNA: THE FLUCTUATING EQUILIBRIUM HYPOTHESIS

Juan F. Silva y Guillermo Sarmiento

Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Email: jsilva@ciens.ula.ve

RESUMEN

En este trabajo nos planteamos el problema de la relación entre la cobertura leñosa de las sabanas estacionales y la frecuencia de las quemadas. Lo hemos enfocado mediante la construcción y análisis de modelos demográficos con matrices sencillas, estimando las tasas vitales con base en nuestra experiencia de campo y en algunos datos disponibles en la literatura. Se realizaron análisis de sensibilidades y elasticidades, respuestas a frecuencias variables de quema y se estimaron los tiempos requeridos para la transición de sabana abierta a cerrada y viceversa. Finalmente los resultados de los modelos hipotéticos contruoidos se compararon con resultados de modelos basados en datos de campo, poniéndose de manifiesto una gran similitud. Nuestros resultados muestran que, con quemadas anuales, la tasa de incremento poblacional (λ) está apenas por debajo de la unidad y que sin fuego la misma tasa está apenas por encima de la unidad. Sin quema, λ es mucho más sensible a cambios en las tasas de crecimiento de las plantas y con quema, λ es mucho más sensible a cambios en la supervivencia. La contribución relativa de la supervivencia de adultos a λ (elasticidad) es muy superior a la todas las demás tasas vitales juntas. Esta diferencia se magnifica en los modelos con quemadas. La escasa importancia de la fecundidad se corresponde con los resultados de leñosas de ciclo largo en otros sistemas. Se propone que las poblaciones de leñosas de la sabana se mantendrían con tasas de incremento anual fluctuando en una estrecha franja alrededor del estado estacionario (hipótesis del "equilibrio fluctuante").

Palabras clave: modelos demográficos, modelos matriciales, tasa vitales, fuego, árboles.

ABSTRACT

We address the issue of the persistence of woody cover in seasonal savannas and fire frequency. We built and analyzed simple demographic models, estimating vital rates from field experience and a few data from the literature. We performed sensitivity and elasticity analysis of the matrices, studied the response to variable fire regime and estimated the time required for transitions between open and closed physiognomies. Finally, the results from our hypothetic models were compared to those from models built with field data. We found a remarkable similarity between the two sets of models. The study showed that with annual fire, the population growth rate (λ) is scarcely lower than one and without fire that rate is barely higher than one. Other results showed that λ is more sensitive to changes in plant growth when fire is excluded, but with annual fire it is more sensitive to changes in plant survival. The relative contribution of plant survival to λ is higher than that of fecundity and growth together, and the difference is higher in the burnt models. The lower significance of fecundity is in agreement with results for long-lived trees in other systems. We suggest that woody populations persist in burnt savannas with growth rates that fluctuates close to $\lambda=1$ (hypothesis of "fluctuating equilibrium").

Key words: demographic models, vital rates, burning, savanna trees.

INTRODUCCIÓN

El fuego es considerado uno de los factores determinantes de la diversidad biológica y de la fisonomía de las sabanas tropicales (Frost *et al.* 1983, Sarmiento y Monasterio 1975, Sarmiento 1983). Existen numerosos estudios que muestran que las sabanas son sistemas complejos y que su variabilidad en el tiempo y el espacio es producto de la complicada interacción de varios factores, entre ellos el fuego (Archer 1990, 1995, Solbrig 1991). La complejidad de las respuestas al fuego se pone de manifiesto con los resultados contradictorios de los escasos experimentos con exclusión de fuego en distintas sabanas tropicales (O'Connor 1985). En algunos casos, la exclusión después de dos o más décadas ha conducido a incrementos sustanciales en la densidad de los elementos leñosos haciendo más cerrada la fisonomía de la sabana (San José y Fariñas 1983, 1991, Menaut 1977). En otros casos, ha ocurrido un aumento en la densidad leñosa con quemaduras anuales durante veinte años (Dauget y Menaut 1992).

El fuego tiene diversos efectos, dependiendo de la escala. Si consideramos las poblaciones de plantas, el efecto puede ser directamente adverso (por mortalidad, reducción de biomasa, etc); indirecto, como por ejemplo el aumento en la temperatura del aire como consecuencia de una disminución en el albedo, o la disminución de la humedad del suelo (Dias *et al.* 1996; Scholes y Walker 1993, Silva 1996). Incluso, dependiendo de la especie, el efecto puede ser positivo, tanto sobre el crecimiento vegetativo (Hoffman 1999) como sobre el comportamiento reproductivo (Silva *et al.* 1996). Su acción es compleja e interdependiente de otros factores que actúan en forma simultánea tales como el pastoreo, la precipitación, la erosión, las interacciones bióticas, etc. (Frost y Robertson 1987). Sus efectos dependen de la época del año en que ocurre y de las condiciones bióticas del sitio para ese momento. Ello en función de variables tales como la cantidad, calidad y proporción de la

biomasa seca, la dirección y velocidad del viento, la temperatura del aire, etc (Lacey *et al.* 1982, Trollope 1982). Tomando en consideración estas variables, el fuego es espacialmente muy heterogéneo, pudiendo resultar en un mosaico de parches que van desde ausencia de fuego hasta quema con temperaturas letales. Dependiendo de la composición florística inicial de la comunidad de sabana, cambios en el régimen de quemaduras producirán cambios no sólo en la fisonomía sino también en la riqueza de especies y en su importancia relativa (Silva 1996).

Es menester por tanto, profundizar en las investigaciones sobre la acción del fuego en las sabanas tropicales, tanto desde un ángulo empírico como teórico. Nuestra contribución se basa en la experiencia de más de treinta años de investigaciones ecológicas en las sabanas del estado Barinas (Venezuela), con énfasis en las sabanas estacionales del piedemonte. En este artículo presentamos algunas indagaciones sobre este tema, centradas en el uso de modelos con matrices de proyección que nos llevan a formular una hipótesis para explicar la persistencia de las leñosas en las sabanas estacionales. En otro trabajo, incluido en este volumen, hemos explorado teóricamente las implicaciones de cambios sucesionales en las sabanas estacionales, usando el modelo de los estados y las transiciones de Westoby *et al.* (1989) (ver Sarmiento y Silva en este volumen).

Para enfocar el problema de las respuestas del componente arbóreo, en términos de densidad de leñosas, derivadas de cambios en la frecuencia de las quemaduras, nos planteamos algunas preguntas, tales como

- ¿A qué frecuencia de quemaduras puede persistir una cobertura leñosa en una comunidad, que sea suficiente como para considerarla una sabana?
- ¿Puede esa persistencia ser estable a mediano plazo?
- ¿Cómo varían las tasas vitales de las leñosas en respuesta al fuego?
- Si en una sabana se excluye completamente el

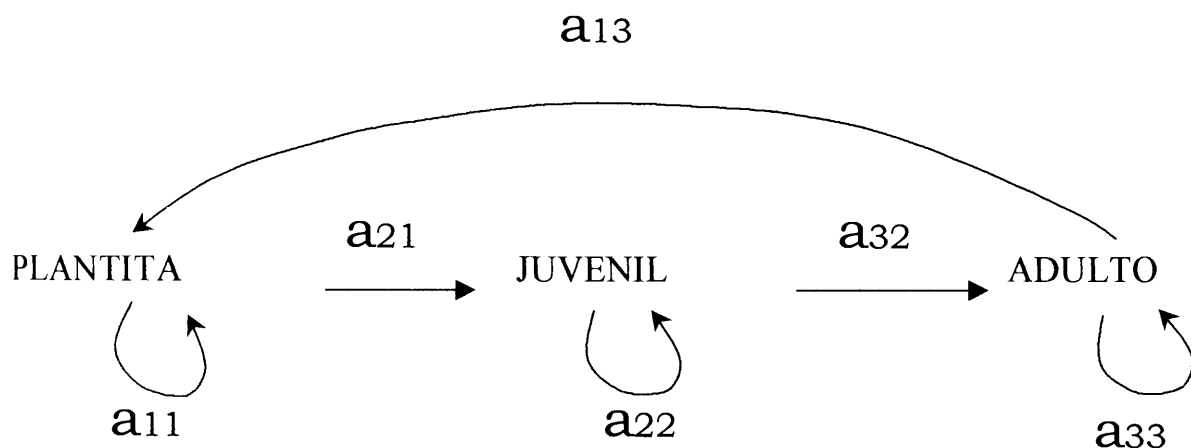


Figura 1. Grafo utilizado como base para construir los modelos matriciales de poblaciones de leñosas. Contiene tres estadios: plantita, juvenil y adulto, así como las transiciones entre estadios o tasas vitales representadas por " a_{ij} " (ver definiciones en el texto).

fuego ¿cuánto tiempo se requiere para que se alcance una cobertura arbórea máxima?

Intentando responder a estas preguntas construimos y analizamos los modelos matriciales que se explican a continuación.

MÉTODOS

El uso de modelos matriciales de proyección para el estudio de la dinámica de poblaciones de plantas se ha incrementado en la última década como consecuencia del desarrollo de herramientas analíticas y de la accesibilidad de medios de computación. Además de su simplicidad y su poder de análisis, permiten manejar modelos poblacionales complejos, estructurados sobre la base de estadios de desarrollo o clases de tamaño en lugar de edades (Caswell 1989, 1997).

Aquí no podemos detallar los distintos aspectos metodológicos que implica el uso de modelos matriciales, ya bastante explicados en la abundante bibliografía sobre el tema. El primer paso es la construcción de un grafo con los distintos estadios o clases poblacionales y las transiciones entre los mismos. Para los efectos de nuestra investigación, diseñamos el grafo más simple posible para una

población ideal de leñosas de la sabana, según se muestra en la Figura 1.

Hemos definido estos tres estadios como los fundamentales en la vida de un árbol de la sabana. El primero, «plantita», comprende desde la germinación de la semilla que da origen a una plántula, su transformación en planta al perder las hojas cotiledonares y su crecimiento hasta desprenderse de los primeros centímetros sobre el suelo. Cuando la planta entra en el estrato dominado por el follaje de las gramíneas, lo llamamos «juvenil». En ese estadio permanece hasta que se reproduce por primera vez, evento que generalmente ocurre cuando el individuo sobrepasa el estrato gramíneo y alcanza los dos metros de altura. En esta condición entra ya al estadio de «adulto». En nuestro modelo básico, el intervalo de proyección es de un año.

Con base en algunos resultados (García-Núñez *et al.* 1996), podemos presumir que nuestras leñosas no tienen banco de semillas permanente en el suelo y que un año después de dispersarse, las semillas germinan o mueren. Es por ello que las omitimos como un estadio particular en el grafo anterior y más bien las incluimos dentro del coeficiente a_{13} , que representa la fecundidad neta promedio de los adultos en términos de nuevas

plantitas incorporadas a la población por año.

El paso de plantita a juvenil (a_{21}) y de juvenil a adulto (a_{32}), así como la supervivencia en cada uno de los tres estadios (a_{11} , a_{22} , a_{33}), completan las transiciones del grafo. Estas son llamadas «tasas vitales» y si bien en nuestro modelo son promedios constantes, en la naturaleza pueden variar de un año a otro en respuesta a variaciones ambientales. Usamos modelos lineales por ser los más simples y convenientes para una exploración de esta naturaleza. Otros métodos, menos usados por su complejidad, incluyen modelos no lineales y variables en el tiempo (Caswell 1997).

Con este grafo puede construirse una matriz de dimensiones $n \times n$, donde « n » es el número de estadios del grafo. Esta matriz, convencionalmente llamada « A », permite proyectar la población de un año al siguiente, siguiendo la ecuación matricial

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

donde « A » es la matriz de proyección de dimensión $n \times n$, $n(t)$ es el vector poblacional en el tiempo t y $n(t+1)$ es el vector poblacional en el tiempo siguiente. Cada vector contiene la distribución de los individuos de la población entre las distintas clases o estadios. Una solución a la ecuación (1) es la siguiente,

$$n(t) = A^t n(0)$$

donde $n(0)$ es el vector inicial. Si se cumplen ciertas propiedades de la matriz, la población eventualmente crece a una tasa que viene dada por el autovalor dominante de la matriz, entonces

$$n(t) \simeq \lambda_1^t n(0)$$

Para todos nuestros propósitos λ_1 , el autovalor dominante de la matriz A , es un número positivo, aunque en el álgebra de estas matrices puedan darse otros casos (Caswell 1989). Llamaremos la tasa de incremento anual de la población a este λ_1 . Si es mayor que la unidad, la población tiene crecimiento positivo, si es menor de uno la población decrece.

El análisis de los modelos matriciales permite profundizar en varias propiedades demográficas que

no son obvias a primera vista. Caswell (1997) las resume en tres grupos: a) *el análisis transiente*, que permite describir la dinámica a corto plazo que resulta de condiciones iniciales particulares; b) *el análisis asintótico*, que describe la dinámica a largo plazo de la población; y c) *el análisis de perturbación*, que examina los efectos de cambios en las tasas vitales o las condiciones iniciales sobre los resultados del modelo. De estos tres análisis, usaremos los dos últimos para calcular la tasa de incremento anual a partir del análisis asintótico y las sensibilidades y elasticidades para conocer como responde la tasa de incremento a perturbaciones en las tasas vitales.

Sobre estas bases, queda ahora pendiente el problema de la estimación de las tasas vitales. ¿Cómo son las transiciones en poblaciones de árboles de la sabana? En las sabanas venezolanas se han realizado algunos estudios demográficos de gramíneas perennes (Silva *et al.* 1990, 1991) y anuales (Canales *et al.* 1994), pero aún no existen estudios con especies leñosas. Pareciera pues que es imposible adelantar un análisis de cómo responden las leñosas a diferentes regímenes de quema. Sin embargo, nosotros iniciamos esta exploración dando valores a las tasas vitales, basándonos en nuestro conocimiento del sistema de más de treinta años, así como en algunos datos de éstas y otras sabanas estacionales. Posteriormente comparamos nuestros resultados con los obtenidos en otras sabanas estacionales y sacamos algunas conclusiones preliminares.

MODELOS CON Y SIN QUEMA

A partir de algunos estudios con poblaciones de leñosas en las sabanas estacionales de Barinas (García-Nuñez *et al.* 1996) y con base en nuestra experiencia de campo en las sabanas estacionales del piedemonte andino, construimos modelos preliminares, uno sin quema (SU) y otro con quema (SB), que se muestran a continuación.

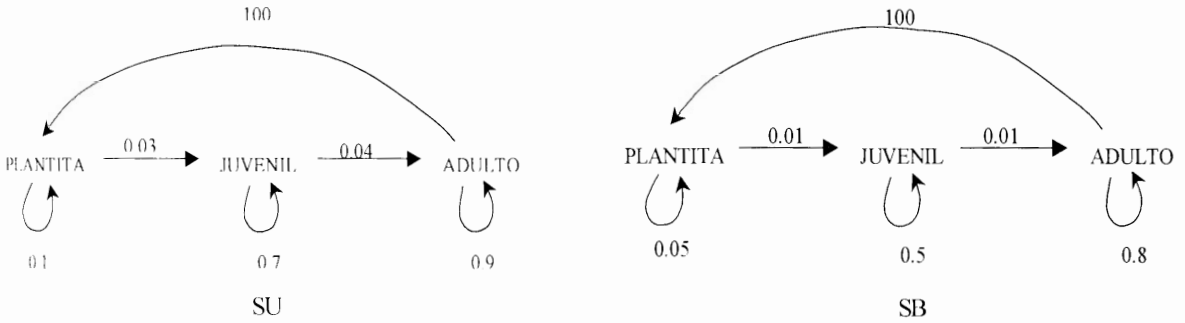


Figura 2. Modelo de poblaciones con (SB) y sin quema (SU)

Obsérvese que mientras hemos puesto iguales, en los dos modelos, las tasas de fecundidad, las transiciones de plantita a juvenil y de juvenil a adulto son mucho menores en el modelo quemado que en el protegido. Lo mismo ocurre con las tasas de supervivencia en cada estadio, pero en este caso la diferencia más grande la atribuimos a la supervivencia de las plantitas, mientras que las diferencias en la supervivencia de los juveniles y adultos son más pequeñas.

Las matrices correspondientes con sus respectivos autovalores dominantes se presentan en la Tabla 1. Puede verse que la tasa de incremento anual del modelo protegido está por encima del valor unitario, lo que significa que la población tiene un crecimiento positivo, mientras que la tasa de incremento del modelo quemado es menor que uno y por tanto la población decrece.

Un interesante estudio poblacional de dos especies leñosas del cerrado *Kielmeyera coriacea* y *K. speciosa* (Oliveira y Silva 1993), contiene algunos datos a partir de los cuales creamos un segundo grupo de modelos similares a los anteriores, a los que designamos con la letra K. A partir de esos datos estimamos la tasa de fecundidad y la tasa de supervivencia de plantitas para un modelo sin quema que llamamos KU.

La tasa de fecundidad estimada para KU, igual a 4,43, resulta ser bastante inferior a la de los modelos anteriores y la tasa de supervivencia de plantitas, igual a 0,5, bastante superior. Inicialmente, mantuvimos las demás tasas vitales iguales a las del modelo SU ya presentado. Sin embargo, el autovalor dominante de esta matriz es de apenas 0,9479, que aunque cercano a la unidad implica un crecimiento negativo de la población. Para obtener un modelo

Tabla 1. Matrices de proyección de los modelos con (SB) y sin quema (SU) y sus correspondientes tasas de incremento anual

	0,1	0,0	100	
SU=	0,03	0,7	0,0	$\lambda_U = 1,1522$
	0,0	0,04	0,9	
	0,05	0,0	100	
SB=	0,01	0,5	0,0	$\lambda_B = 0,8376$
	0,0	0,01	0,8	

Tabla 2. Matrices de proyección y tasa de incremento anual de los modelos K

	0,5	0,0	4,43	
KU=	0,09	0,7	0,0	$\lambda_{KU} = 1,0041$
	0,0	0,04	0,9	
	0,5	0,0	4,43	
KB=	0,01	0,5	0,0	$\lambda_{KB} = 0,8048$
	0,0	0,01	0,8	

protegido con crecimiento positivo, como esperamos debe ser, manipulamos la matriz aumentando progresivamente el valor de transición de plantita a juvenil hasta lograr un crecimiento positivo. De esta manera corregimos la matriz protegida y en base a ésta creamos la matriz quemada, siguiendo un procedimiento similar al empleado anteriormente. Los resultados se representan en la Tabla 2.

Puede verse que el valor de λ_{KU} es apenas superior a la unidad. Es decir que aún en ausencia de fuego el crecimiento poblacional es casi nulo. Si hay quemadas, decrece y si no hay se mantiene prácticamente estacionaria. Una población así probablemente tendría muy poco éxito, si es que tiene alguno, en las condiciones reinantes en las sabanas neotropicales. Decidimos por tanto, para mantener las tasas estimadas a partir del trabajo de Oliveira y Silva (1993), aumentar también la tasa de transición de juveniles a adultos en el modelo no quemado, hasta obtener un valor de λ que estuviese suficientemente por encima de la unidad. Obtuvimos entonces la matriz K'U, que se muestra en la Tabla

3, con su respectivo valor de λ .

En un estudio de modelización de las leñosas de la sabana quemada de Lamto en Costa de Marfil, Hochberg *et al.* (1994) publican datos demográficos estimados a partir de la experiencia de campo y las mediciones de un grupo de investigadores. Esos datos nos sirvieron para estimar los valores de transición en un modelo de tres estadios similar a los anteriores. Este modelo con quema, al que llamaremos HB, se presenta en su forma matricial en la tabla 4. La tasa de incremento anual en este caso es apenas superior a la unidad.

Aún cuando estos modelos son, en buena medida, arbitrarios, creemos que pueden reflejar las respuestas que muestran las leñosas de las sabanas estacionales venezolanas, frente a distintos regímenes de quema. Lo que parece muy interesante de estos modelos es que, ya sea con crecimiento positivo o negativo, los λ están muy cercanos a la unidad. Pero además, estos modelos se prestan para profundizar en el análisis, como haremos a continuación.

Tabla 3. Matriz K corregida (K'U)

	0,5	0,0	4,43	
K'U=	0,09	0,7	0,0	$\lambda_{K'U} = 1,1251$
	0,0	0,15	0,9	

Tabla 4. Matriz de proyección del modelo correspondiente a Lamto (HB)

	0,16	0,00	3,17	
HB=	0,04	0,72	0,0	$\lambda_{HB} = 1,0597$
	0,0	0,18	0,985	

ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD Y ELASTICIDAD

La tasa de incremento de la población (λ) es sensible a cambios en las tasas vitales (a_{ij}), pero esa sensibilidad varía de acuerdo con la tasa vital de que se trate. El análisis de sensibilidad pone al descubierto esas diferencias (Caswell 1989, 1997).

Al aplicar estos análisis, cuyos detalles pueden verse en las obras citadas, se pone de manifiesto la mucha mayor sensibilidad de λ a las tasas de transición que implican crecimiento (valores por debajo de la diagonal principal). Si pudiera producirse un crecimiento anual de plantitas a adultos, la respuesta en términos de crecimiento

poblacional sería notable. Las matrices de sensibilidad de SU, KU, SB y KB se presentan en la Tabla 5.

Otro de los análisis de perturbación es el de las elasticidades (de Kroon *et al.* 1986). La elasticidad pone de manifiesto el efecto proporcional que sobre λ tienen los cambios de las tasa vitales y mide la contribución relativa de las tasa vitales a_{ij} a la tasa λ (Caswell 1989, 1997).

Como puede verse en las matrices de elasticidad que se representan en la tabla 6, la mayor contribución relativa al incremento poblacional es aportada por la supervivencia de los adultos. Sin embargo, es interesante notar que en los tres modelos quemados esta contribución es bastante mayor que en los modelos no quemados. La

Tabla 5. Matrices de sensibilidad de λ a las distintas tasa vitales (a_{ij})

	0,1334	0,0088	0,0014		0,0409	0,0005	0,0003	
$S_U =$	4,6771	0,3103	0,0492		$S_B =$	3,438	0,1182	0,0289
	52,87	3,5079	0,5564			100	3,438	0,8409
	0,1333	0,0395	0,0152			0,0152	0,0005	0,0010
$S_{KU} =$	0,7466	0,2210	0,0849		$S_{KB} =$	0,4625	0,0152	0,0318
	5,6750	1,6798	0,6457			14,094	0,4625	0,9697
	0,0999	0,0248	0,0228			0,0637	0,0075	0,0181
$S_{K-U} =$	1,1238	0,2788	0,2569		$S_{HB} =$	1,4331	0,1688	0,4067
	2,7178	0,6743	0,2113			2,7044	0,3185	0,7675

Tabla 6. Matrices de elasticidad de los distintos modelos

	0,0116	0,0	0,1218		0,0023	0,0	0,0386
$e_{SU} =$	0,1218	0,1885	0,0	$e_{SB} =$	0,0386	0,0796	0,0
	0,0	0,1218	0,4346		0,0	0,0386	0,8023
	0,0664	0,0	0,0669		0,0094	0,0	0,0057
$e_{KU} =$	0,0669	0,1541	0,0	$e_{KB} =$	0,0057	0,0094	0,0
	0,0	0,0669	0,5788		0,0	0,0057	0,9639
	0,0047	0,0	0,0952		0,0096	0,0	0,0541
$e_{K'U} =$	0,0952	0,1836	0,0	$e_{HB} =$	0,0541	0,1147	0,0
	0,0	0,0952	0,5262		0,0	0,0541	0,7134

segunda contribución más importante es la de la supervivencia de juveniles en todos los modelos, aunque en los modelos con quema esta contribución es muy discreta. El caso más notable de importancia es el de la supervivencia de adultos en el modelo KB, que llega a explicar el 96% del incremento poblacional.

TIEMPO REQUERIDO PARA CAMBIOS TOTALES

En nuestros modelos, las poblaciones están creciendo exponencialmente. Sin embargo, la velocidad de los cambios fisonómicos observables depende de la magnitud de la tasa instantánea de crecimiento. Una sencilla indagación del crecimiento usando la ecuación de crecimiento exponencial

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

puede mostrar como, con λ cercanos a la unidad, el tiempo requerido para un cambio fisonómico y ecológico trascendente, como el de sabana a bosque, puede llegar a ser muy alto. Un primer detalle a tener en consideración es que más que el tamaño total de la población, es la densidad de adultos el

parámetro que influye sobre la fisonomía de la sabana. La sabana se convierte en bosque con una densidad del orden de 2000 árboles por ha. Podemos entonces preguntarnos ¿cuántos años se requieren para lograr tal densidad, si partimos de tener solamente un árbol por ha?

Con los modelos S y K que hemos construido, la estructura estable de la población equivale a un adulto por cada diez individuos en la población. Para tener 2000 adultos necesitamos un tamaño total de población de 20000 individuos. Así que $N_t=20000$ y $N_0=10$. Despejando en la ecuación (2), encontramos que para un $\lambda=1,1522$ (el del modelo SU), se requieren 54 años sin fuego para llegar a tener 2000 árboles por ha (recuérdese que $r=\ln \lambda$). Igualmente, para $\lambda=1,1251$, correspondiente al modelo K'U, se requieren 64 años sin fuego. En cambio, en el modelo KU ($\lambda=1,0041$) se requerirían 1857 años. En el caso del modelo HB, la sabana de Lamto con quema, se requerirían 131 años.

Haciendo el mismo ejercicio, pero en sentido inverso, encontramos que con los valores de λ obtenidos en los modelos S y K con quema, la sabana cambiaría, aceleradamente, de una sabana muy densa a una muy abierta. En SB se requieren

30 años de quemas anuales para pasar de 2000 árboles a sólo uno. En el modelo KB, se requieren 24 años. Pero si consideramos un valor de $\lambda=0,9739$, que como veremos más adelante corresponde a un régimen de quemas bianuales en el modelo S, se requerirían 226 años para poder pasar de 2000 a un árbol adulto por ha. Todo esto con un modelo de crecimiento exponencial.

RESPUESTAS A FRECUENCIAS VARIABLES DE QUEMA

Los modelos matriciales han sido usados para estudiar las respuestas de λ a frecuencias variables de quema mediante algoritmos que combinan las matrices con y sin quema, alternándolas en forma determinística o aleatoria (Silva *et al.* 1991, Canales *et al.* 1994). Nosotros usaremos aquí el modelo determinístico elaborado por Silva *et al.* (1991), que se resume en la siguiente ecuación

$$n(t+m) = B^x U^{m-x} n(t)$$

donde "m" es el lapso considerado y "x" el número de años con quema. La frecuencia de fuego es entonces igual a "x/m". λ_m es la tasa de crecimiento para el lapso. El λ anual, lo calculamos como el promedio anual para el lapso:

$$\lambda = (\lambda_m)^{1/m}$$

Usamos este algoritmo con los modelos S y K de poblaciones con y sin quema, ya presentados con anterioridad (SB-SU; KB-KU y KB-K'U). Los resultados aparecen en la Figura 3.

En el modelo S, λ alcanza la unidad con quemas cada dos a tres años (frecuencia 0,3 a 0,5). En el modelo K, mucho menos tolerante a las quemas, una frecuencia superior a un año con quema por cada 60 años (aproximadamente) pone a λ por debajo de la unidad. Como dijimos antes, en KU λ apenas alcanza un valor de 1,0041. El modelo K' exhibe un comportamiento más cercano al de S que al de K. En este caso, λ alcanza la unidad con frecuencias de quema de 0,25, es decir cada cuatro o cinco años.

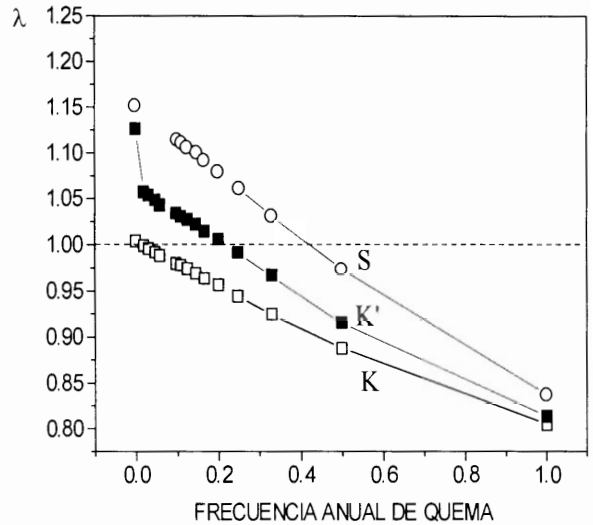


Figura 3. Variación de la tasa anual de incremento λ a la frecuencia anual de quema x/m , donde x es años con quema y m el lapso total. Los cuadrados vacíos corresponden al modelo K, los rellenos al modelo K' y los círculos vacíos al modelo S.

Obsérvese, sin embargo, que los tres modelos convergen a medida que aumenta la frecuencia de quema, de modo que aún a frecuencias tan elevadas como 0,5, es decir una quema cada dos años, el decrecimiento poblacional es discreto.

COMPARACIÓN CON OTROS RESULTADOS

Hoffman (1998) realizó estudios demográficos en varias especies de árboles del cerrado en Brasilia y construyó modelos matriciales de cinco especies de leñosas siempreverdes, a saber: *Rourea induta*, *Myrsine guianensis*, *Roupala montana*, *Periandra mediterranea* y *Miconia albicans*. Las tres primeras son consideradas por Hoffman como especies con multiplicación clonal. *R. montana* y *M. albicans* se encuentran en las sabanas estacionales del piedemonte andino. El autor encuentra que las cinco especies, no sólo responden distintamente a la frecuencia de quemas, sino

Tabla 7. Valores de la tasa de crecimiento poblacional (λ) en varios modelos de leñosas de la sabana. S, K y K' son nuestros modelos hipotéticos, los otros cinco son los modelos de Hoffman (1998b) para poblaciones del cerrado (Pm= *Periandra mediterranea*, Ma= *Miconia albicans*, Mg= *Myrsine guianensis*, Rm= *Roupala montana*, Ir= *Rourea induta*).

Modelo	λ a frecuencia de quema=1	λ a frecuencia de quema=0	Frecuencia de quema para $\lambda=1$
S	0,837	1,152	0,41
K'	0,814	1,125	0,225
K	0,805	1,0041	0,017
Pm	0,914	1,070	0,33
Ma	0,831	1,178	0,20
Mg	0,856	1,098	0,33
Rm	0,836	1,056	0,11
Ri	0,98	0,98	0,5

también que se comportan diferente durante los años subsecuentes a la quema. Las tasas vitales en los modelos de Hoffman son estimadas a partir de cuatro años de monitoreo en el campo con plantas marcadas. Sus modelos son mucho más complejos en términos de estadios y transiciones, de modo que el análisis de los resultados es también complejo. Pero lo que nos importa acá es que disponemos de modelos con datos reales en sabanas similares a las de los llanos, lo que posibilita la comparación y, así, llegar a ciertas conclusiones en este estudio exploratorio.

La Tabla 7 muestra una comparación de las tasas de incremento anual, con y sin fuego, de nuestros modelos y de los modelos para las cinco especies en el estudio de Hoffman (1998). El promedio de las tasas λ sin quema en las cinco especies analizadas por Hoffman es de 1,076, con un rango entre 0,98 y 1,17. Nuestro λ promedio sin quema es 1,094, con un rango entre 1,00 y 1,15. El λ promedio con quema en Hoffman es de 0,88 (rango 0,84 - 0,98) y λ el promedio nuestro es de

0,82 (rango 0,805 - 0,837). Esto significa que nuestros modelos están bien dentro de los rangos encontrados en modelos con poblaciones naturales de la sabana.

También es interesante analizar cual es la frecuencia de fuego que mantiene estable el tamaño de la población ($\lambda=1$, crecimiento cero, Tabla 1). Obsérvese lo cercanos que están los valores de nuestro modelo S con los de *Periandra mediterranea* y *Myrsine guianensis*. Igualmente, K' se comporta en forma muy parecida a *Miconia albicans*. De las especies estudiadas por Hoffman, *Rourea induta* con una frecuencia de 0,5 (fuego bienal) es la más tolerante (pero de acuerdo con Hoffman indiferente al fuego), mientras que *Roupala montana*, con frecuencia de 0,11 (fuego cada 9 años) es la menos tolerante. Recuérdese que, de acuerdo con Hoffman (1998) estas dos especies son clonales. En nuestros modelos no incluimos la multiplicación clonal porque no conocemos, suficientemente, su ocurrencia en nuestras sabanas, aunque es muy probable que algunas especies la presenten.

CONCLUSIONES

Un modelo de estructura muy sencilla nos ha permitido explorar aspectos importantes de la respuesta de las leñosas de las sabanas estacionales, a frecuencias variables de quemaduras. A continuación resumimos los resultados en orden de importancia:

1. Con fuego anual, la tasa de incremento poblacional λ está apenas por debajo de la unidad, sin fuego la misma tasa está apenas por encima de la unidad. Este resultado también aparece en modelos de especies leñosas del cerrado, construídos con datos reales de campo (Hoffman 1998). Consideramos que éste es el resultado más relevante pues sugiere que, con estos valores de λ , las poblaciones están muy próximas a un estado de equilibrio.
2. Sin quema, λ es mucho más sensible a cambios en las tasas de crecimiento de las plantas que a cambios en las tasas de supervivencia. Por oposición, con quema, λ es mucho más sensible a cambios en la

3. supervivencia en dos de nuestros tres modelos. La contribución relativa de la supervivencia de adultos a la tasa de incremento poblacional (elasticidad) es muy superior a la de todas las demás tasas vitales juntas. Esta diferencia se magnifica en los modelos con quemaduras, llegando, en un caso, a contribuir con el 96% del λ . Se pone así de manifiesto la importancia de los mecanismos de resistencia al fuego.
4. Llama la atención la escasa importancia de la fecundidad, coincidiendo con los resultados del análisis de elasticidad de otros modelos de leñosas de ciclo largo (Silvertown *et al.* 1993).
5. En cuatro de los ocho modelos considerados, la población se mantendría con crecimiento cero con frecuencias iguales o superiores a quemaduras trienales. Esta no es precisamente una frecuencia baja y seguramente ocurre en muchas de nuestras sabanas.

En las sabanas es muy difícil que se den frecuencias de quema muy bajas. Esto se confirma con los varios experimentos de exclusión del fuego, realizados en América del Sur y en África, los cuales no se han podido prolongar más allá de 25 años,

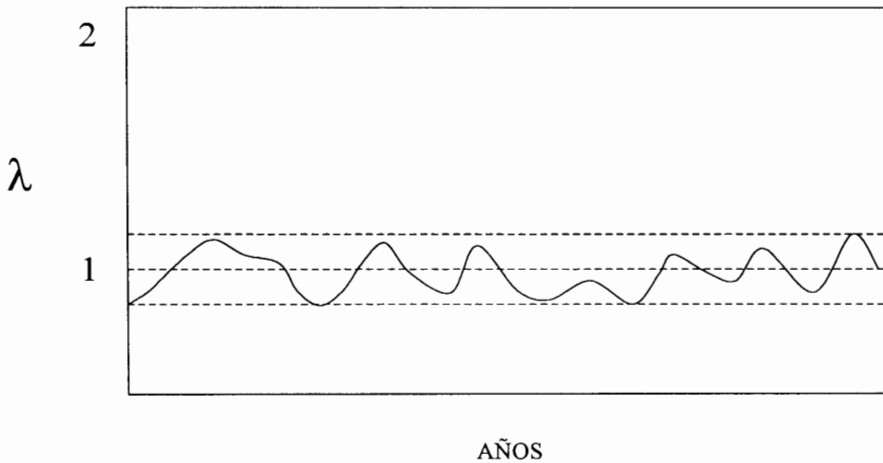


Figura 4. Hipótesis del equilibrio fluctuante. Las poblaciones de leñosas se mantienen con valores que fluctúan en un estrecho rango alrededor de $\lambda = 1$. Con frecuencias de quemaduras muy alta, λ es menor que 1 y la población comienza a decrecer. Con quemaduras menos frecuentes, λ es mayor que 1 y la población crece

como consecuencia de la ocurrencia involuntaria de una quema. Igualmente difícil puede ser mantener un régimen de quemas anuales. La ocurrencia de quemas en las sabanas debe ser muy variable en el tiempo, a veces más seguidas, otras veces menos frecuentes.

Basados en lo anterior y en vista de los resultados de nuestra exploración con modelos, adelantamos como conclusión la hipótesis siguiente (ver Figura 4), que hemos llamado del equilibrio fluctuante. Las poblaciones de leñosas de la sabana se mantendrían con tasas de incremento anual fluctuantes, dentro de una estrecha franja alrededor del estado estacionario. En ausencia de quema por varios años, el incremento poblacional es moderado y aunque la densidad de leñosas aumente, la sabana continúa manteniendo su fisonomía. En lapsos con frecuentes quemas, las poblaciones decrecen, pero también lo hacen en forma moderada. La naturaleza espacialmente discontinua del fuego ayuda a la persistencia de las leñosas de la sabana en este equilibrio fluctuante. En el mediano plazo, la fisonomía de sabana se mantiene gracias a que las tasas de incremento poblacional (positivas o negativas) fluctúan en tan estrecho rango. Esto puede explicarse debido a que las soluciones adaptativas que confieren resistencia al fuego (y por tanto aumentan la supervivencia del adulto) conllevan a un crecimiento individual moderado (restringiendo el crecimiento desde plantita hasta adulto). Efectivamente, se han encontrado tasas bastante bajas de crecimiento de plantitas en especies leñosas del cerrado (Moreira y Klink 1997).

Indiscutiblemente se requieren más estudios de campo sobre el crecimiento y la demografía de especies leñosas de las sabanas tropicales. Es también obvio que esta exploración se ha reducido a las respuestas frente a distintas frecuencias de quema pero, como dijimos al principio, el fuego interactúa con varios otros factores que necesariamente deben entrar en el análisis. Por

ejemplo, la precipitación anual es un factor incidente en el balance entre gramíneas y leñosas, ya que afecta la calidad y la frecuencia de las quemas (O'Connor 1985). En contraste con las sabanas húmedas, en las sabanas más secas el papel del fuego es menos importante (Frost y Robertson 1987). Para seguir adelante con estas exploraciones e incorporar factores tales como la precipitación o el pastoreo, tal vez se puede recurrir a modelos con tasas vitales variables en el tiempo, como los que describe Tuljapurkar (1997). Entretanto, las exploraciones con modelos más sencillos, como la que presentamos en este estudio, pueden ayudar a comprender el complejo papel del fuego como factor intrínseco del ecosistema sabana y a formular hipótesis que orienten la búsqueda de información.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación fue parcialmente financiada por el proyecto C- 591-91 de J. F. Silva. Agradecemos por tanto al CDCHT, de la Universidad de Los Andes, por el financiamiento otorgado. JFS agradece a Carlos Klink, Adriana Moreira y a los estudiantes del postgrado de Ecología de la Universidad de Brasilia por las constructivas discusiones sobre el tema. Igualmente agradece a Bill Hoffman por las copias anticipadas de sus manuscritos.

LITERATURA CITADA

- ARCHER, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of Biogeography* 17: 453-462.
- ARCHER, S. 1995. Tree-grass dynamics in a Prosopis-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2:83-99.
- CANALES, M. J., M. C. TREVISAN, J. F. SILVA, y H. CASWELL. 1994. A demographic study of an annual grass (*Andropogon brevifolius* Schwarz) in burnt and unburnt savanna. *Acta Oecologica* 15:261-273.
- CASWELL, H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Mass.

- CASWELL, H. 1997. Matrix methods for population analysis. Pp. 19-58. *in* S. Tuljapurkar y H. Caswell (eds): Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman & Hall, New York.
- DAUGET, J. M. y J. C. MENAUT, 1992. Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savana boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Candollea* 47: 621-630.
- DE KROON, H., A. PLAISIER, J. GROENENDAEL y H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- DIAS, I. F. O., A. C. MIRANDA y H. S. MIRANDA. 1996. Efeitos do fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de cerrado. Pp. 11-19, *in* H. S. Miranda, C. H. Saito y B.F.S Dias (eds): Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga. Depto. de Ecologia, Universidade de Brasília.
- FROST, P. G. H., J. C. MENAUT, E. MEDINA, O. T. SOLBRIG, M. SWIFT y B. H. WALKER. 1983. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biological International, Special Issue 10*. IUBS, Paris.
- FROST, P. G. H. y F. ROBERTSON. 1987. The ecological effects of fire in savannas. Pp. 93-140, *in* B. H. Walker, (ed): Determinants of tropical savannas. IUBS, Paris.
- GARCIA-NUÑEZ, C., A. AZÓCAR y J. F. SILVA. 1996. Fruit, seed production and size structure in some evergreen tree species of the venezuelan savannas. *Proceedings of the 1st. International Symposium of Tropical Savannas and VIII Simposium on Cerrado, EMBRAPA-CPAC, Brasília.*
- HÖCHBERG, M. E., J. C. MENAUT, y J. GIGNOUX. 1994. The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African savanna. *The Journal of Ecology* 82:217-226.
- HOFFMAN, W. A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction *Journal of Applied Ecology* (in press).
- HOFFMAN, W. A. 1999. Fire frequency and population dynamics of woody plants in a Neotropical Savanna: matrix model projections. *Ecology* (in press).
- LACEY, C. J., J. WALKER y I. R. NOBLE. 1982. Fire in australian tropical savannas. Pp. 247-272, *in* B. J. Huntley y B. H. Walker (eds): *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin.
- MENAUT, J.C. 1977. Evolution of plots protected from fire since 13 years in a guinea savanna of Ivory Coast. *Actas del IV Simposio de Ecología Tropical Tomo II*. Impresora de La Nación, INAC. Panamá.
- MENAUT, J. C., J. GIGNOUX, C. PRADO y J. CLOBERT. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography* 17:471-481.
- MOREIRA, A. G. y C. A. KLINK. 1997. Biomass allocation and growth of seedlings on ten species from Brazilian Savannas, the «Cerrado». *Biotropica* (en prensa).
- O'CONNOR, T. G. O. 1985. A synthesis of field experiments concerning the grass layer in the savanna regions of southern Africa. *South African National Scientific Programmes Report No. 144*.
- OLIVEIRA, P. E. y J. C. S. SILVA. 1993. Reproductive biology of two species of Kiehmeyera (Guttiferae) in the cerrados of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.
- SAN JOSÉ, J. J. y M. R. FARIÑAS. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.
- SAN JOSÉ, J. J. y M. R. FARIÑAS. 1991. Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica* 12:237-247.
- SARMIENTO, G. 1983. The savannas of tropical America. Pp. 245-288. *in* F. Bourlière (ed): *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam.
- SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems *in* tropical America. Pp. 223-250, F. B. Golley y E. Medina (eds) *Tropical Ecological Systems*. Ecological Studies 11, Springer-Verlag, New York.
- SCHOLES, R. J. y B. H. WALKER. 1993. *An African savanna, synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- SILVA, J. F. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas. Pp. 161-174, *in* O. T. Solbrig, E. Medina y J. F. Silva (eds): *Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective*. Springer-Verlag, Berlin.
- SILVA, J. F., J. RAVENTÓS, H. CASWELL y M. C. TREVISAN. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass: a matrix model approach. *The Journal of Ecology* 79:345-356.
- SILVA, J. F., J. RAVENTÓS y H. CASWELL. 1990. Fire, fire exclusion and seasonal effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11(6): 783-800.
- SILVA, D. M. S., J. D. HAY y H. C. MORAIS. 1996. Sucesso reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília. Pp. 122-127, *in* H. S. Miranda, C. H. Saito y B. F. S Dias (eds): *Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga*. Depto. de Ecologia, Universidade de Brasília. Brasília.
- SILVERTOWN, J., M. FRANCO, I. PISANTY y A. MENDOZA. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *The Journal of Ecology* 81:465-476.
- SOLBRIG, O.T. (ed). 1991. *Savanna modelling for global change*. *Biology International, Special Issue # 24*. International Union of Biological Sciences, Paris.

- TULJAPURKAR, S. 1997. Stochastic matrix models. Pp. 59-87, *in* S. Tuljapurkar y H. Caswell (eds): Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman & Hall, New York.
- TROLLOPE, W. S. W. 1982. Ecological effects of fire in South African savannas. Pp. 292-306, *in* B. J. Huntley y B. H. Walker (eds): Ecology of tropical savannas. Springer-Verlag, Berlin.
- WESTOBY, M., B. H. WALKER y I. NOY-MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.

Recibido febrero 1998; revisado junio 1998; aceptado julio 1998.