

Impacto del fuego en los patrones espaciales de especies arbóreas en un bosque de Miombo en la provincia de Huambo (Angola)

Euclides Januário Tulumba Siquilile¹, Daniel Michael Griffith², David Ariza Mateos³, Guillermo Palacios Rodríguez⁴

¹Maestro en Ciencias Forestales, Universidad José Eduardo dos Santos, Angola *Autor correspondiente: (euclidesjan@gmail.com)

²Doctor en Ecología e Biología Evolutiva, Universidad Técnica Particular de Loja, Ecuador.

³Doctor en Ingeniería Forestal, Universidad de Córdoba, España.

⁴Doctor en Ingeniería Forestal, Universidad de Córdoba, España.

Edição Especial – Angola Submetido em: 28/04/2021 Revisado em 12/05/2021 e aceito em: 24/05/2021

RESUMEN

Para evaluar el impacto del fuego en los patrones de distribución espacial de las especies arbóreas en el bosque Miombo de la Estación Experimental Chianga en la provincia de Huambo en Angola, se analizaron los patrones de agregación espacial y las relaciones interespecíficas de las 5 especies más frecuentes: *Monotes dasyanthus*, *Psorospermum mechowii*, *Hymenocardia acida*, *Brachystegia tamarindoides* y *Albizia antunesiana*, en dos hábitats bajo diferentes condiciones de manejo, uno con incendios moderados y otro sin incendios. Para analizar los patrones espaciales en las dos parcelas, utilizamos el software estadístico "Programita" basado en la función de segundo orden de Ripley K, tanto en su forma modificada L (r) como en su variante O (r) a partir de las posiciones mapeadas de puntos, en el recuento acumulado de individuos presentes en un radio creciente desde cada uno de los puntos del patrón espacial, se aplicó metodología de dos formas distintas: univariante y bivariante. Los resultados mostraron que, en general, el patrón agregado fue el más verificado en el estudio, generalmente resultando en una relación competitiva, aunque en ciertos momentos algunas especies han mostrado relaciones facilitadoras y repulsivas. Se concluye en este estudio, que las intensidades de los incendios ocurridos en el miombo de Chianga no fueron perjudiciales para las especies arbóreas estudiadas, y se recomienda aplicar fuego en el miombo de Chianga como elemento de manejo forestal, siempre que sea en régimen de intensidades intermedias y frecuencias controladas, por su papel en la renovación forestal y el mantenimiento de especies.

Palabras-Claves: fuego, miombo, especies, patrones espaciales

Impacto do fogo nos padrões espaciais de espécies arbóreas de uma floresta de Miombo na província do Huambo (Angola)

RESUMO

Para avaliar o impacto do fogo nos padrões de distribuição espacial das espécies arbóreas da floresta de Miombo da Estação Experimental da Chianga na Província do Huambo em Angola, se analisaram os padrões espaciais de agregação e as relações interespecíficas das 5 espécies mais frequentes: *Monotes dasyanthus*, *Psorospermum mechowii*, *Hymenocardia acida*, *Brachystegia tamarindoides* y *Albizia antunesiana*, em dois hábitats sob diferentes condições de manejo, sendo um com ocorrência de incêndios moderados e outro sem ocorrência de incêndios. Para analisar os padrões espaciais nas duas parcelas, se utilizou o software estatístico "Programita" baseado na função de segunda ordem K de Ripley, tanto na sua forma modificada L(r) como na sua variante O(r) a partir das posições mapeadas de pontos, na contagem acumulativa de indivíduos presentes num raio crescente desde cada um dos pontos de padrão espacial, metodologia aplicada de duas formas distintas: univariada e bivariada. Os resultados mostraram que de um modo geral, o padrão agregado foi o mais verificado no estudo, resultando de forma generalizada numa relação de competição, apesar de em determinados momentos algumas espécies terem mostrado relações de facilitação e de repulsão. Conclui-se neste estudo que as intensidades dos incêndios ocorrentes no miombo da Chianga não foram prejudiciais para as espécies arbóreas estudadas, e é recomendável a aplicação de fogo no miombo da Chianga como elemento de gestão florestal, sempre que seja em regime de intensidades intermedias e frequências controladas, pelo seu papel na renovação da floresta e mantimento das espécies.

Palavras-chave: fogo, miombo, espécies, padrões espaciais.

Siquilile, E.J.T., Griffith, D.M., Mateos, D.A., Rodriguez, G.P. (2021). Impacto do fogo nos padrões espaciais de espécies arbóreas de uma floresta de Miombo na província do Huambo (Angola). **Medio Ambiente (Brasil)**, v.3, n.4, p.45-60.



1. Introducción

Un área de aproximadamente el 50,6% del área forestal de la sabana africana se ve afectada por incendios cada año, con un pico al comienzo y otro al final de la estación seca para el miombo más húmedo y más seco, respectivamente (Tarino et al., 2015). Los incendios antropogénicos han sido uno de los principales impulsores ecológicos de Miombo, sin embargo, las restricciones para comprender los efectos del fuego dan como resultado una información y un acceso limitados a los registros de incendios existentes (Ribeiro et al., 2017; Amoako, 2019). El miombo juega un papel múltiple y dual: primero, brinda servicios ecosistémicos valiosos, como aumentar la resiliencia a través de la protección de las cuencas hidrográficas y los caudales, controlar la erosión, aumentar la fertilidad del suelo, regular el clima y proteger la biodiversidad; y, en segundo lugar, servir como una fuente diversa de empleos y medios de vida para las economías y los ciudadanos africanos (Sichone et al., 2018).

Los procesos de estructuración de comunidades continúan siendo de gran interés para los ecólogos de plantas, y los patrones espaciales de las plantas se han asociado con procesos que incluyen alteración, dispersión, heterogeneidad ambiental e interacciones entre plantas. Partiendo del supuesto de que el análisis de la estructura espacial de las comunidades de plantas puede ayudar a dilucidar el tipo y la importancia de los procesos de estructuración de las comunidades predominantes, muchos estudios han analizado datos sobre patrones específicos en varias especies de plantas (Rayburn, Schiffers y Schupp, 2011). Wigley et al., (2020) afirmaron que, en ecosistemas abiertos como pastos, sabanas, bosques abiertos y arbustos, las características relacionadas con la perturbación, como la sequía y el fuego, juegan un papel central en la explicación del comportamiento y distribución de las especies.

Esta tesis fue confirmada por Stevens, Archibald y Bond, (2018) al analizar la distribución de especies de la sabana sudafricana, al afirmar que la distribución de especies se predecía mejor cuando se consideraban las tasas máximas de crecimiento de los árboles en relación a los intervalos. retorno del fuego en el sitio, concluyendo que la probabilidad de que las plántulas escapen de la trampa de fuego fue el determinante más probable de los límites de distribución de estas especies.

Para Resco de Dios, (2020) la mayoría de las investigaciones se han centrado en los efectos climáticos, pero factores adicionales, como cambios en la cobertura y uso del suelo, incluidas las invasiones biológicas de plantas, también juegan un papel importante, sin descartar los incendios forestales, que ejercen una gran influencia afectar la biodiversidad global y, dependiendo de la gestión, los efectos pueden ser positivos o negativos.

Según Gumbo et al. (2018) los patrones cambiantes del miombo son espacialmente heterogéneos, a menudo se caracterizan por fuertes interacciones entre diferentes factores y tienen efectos a gran escala. Para Hao, et al. (2017) y Pillay y Ward (2012) el análisis de patrones de puntos espaciales puede proporcionar información sobre los procesos de sucesión y restauración subyacentes. Dichos estándares contienen información sobre los procesos que operaron en el pasado y forman el modelo sobre el que se desarrollarán los procesos en el futuro. Sin embargo, existen algunas dificultades para hacer inferencias a partir de esta información, como la falta de bases sólidas para asumir que los procesos anteriores dejan su huella identificable en un patrón espacial. Además, las plantas en un patrón no pueden tratarse como unidades de muestra independientes, ya que sus ubicaciones y propiedades probablemente hayan sido determinadas en parte por el vecindario en el que están dispersas y compartidas con otras plantas (Law et al., 2009).

Los patrones espaciales son un atributo muy importante cuando se empieza a estudiar una determinada comunidad vegetal, pues brindan información sobre los procesos que subyacen a dichos patrones (Zenteno-Ruíz y López, 2010). Hay pocos estudios cuantitativos sobre cómo los patrones se relacionan con la historia de vida de las especies forestales del miombo y como ellas emergen durante la sucesión (Metsaranta y Lieffers, 2008). Los métodos cuantitativos de análisis espacial son bastante utilizados actualmente y tienen como objetivo la detección y descripción de patrones de distribución espacial, permitiendo evaluar hipótesis sobre los procesos ecológicos que han causado el patrón observado (Rozas y Camarero, 2005).

El fuego es uno de los principales motores de los ecosistemas naturales en África y el continente es responsable de aproximadamente el 70% del área anual quemada en el mundo (Missoula, 2016). Angola se encuentra entre los países con mayor actividad de incendios en África subsahariana, donde el 30% del área del país se quema cada año, con un porcentaje más alto en el noreste y sureste del país, que mostró grandes

grupos de tendencias decrecientes. Se encontraron diferentes patrones de cobertura terrestre, donde los conglomerados de tendencia creciente mostraron una fracción mayor de cobertura forestal que los conglomerados de tendencia decreciente (Catarino, 2020).

En el caso del miombo angoleño, aplicar la ecología espacial para el estudio del efecto del fuego sobre las relaciones intra y interespecíficas es fundamental para asesorar la adecuada gestión conducente a conservar la biodiversidad, los servicios ambientales y las reservas de carbono (Ryan y Williams, 2011).

El objetivo del estudio fue evaluar el impacto del fuego en los patrones espaciales de las especies arbóreas del bosque de Miombo en Chianga.

Se pretende con este trabajo dar respuesta a la siguiente pregunta:

¿Qué influencia ha tenido el fuego en la distribución espacial de las especies en el Miombo quemado?

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en el bosque de miombo de Chianga, ubicado en el campus de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA), en la provincia de Huambo, Angola. La región está clasificada como bosque caducifolio tropical con 800 a 1396 mm de precipitación anual y seis meses de estación seca entre abril y octubre. La temperatura media anual de la región es de 20 °C con suelo ligeramente ferralítico de color amarillo o naranja con textura arcillosa y pH entre 5,2 y 5,5 (Diniz, 2006). El bosque está dividido por una carretera de acceso a la FCA, teniendo así dos fragmentos, uno sin ocurrencia de fuego (A) y otro con ocurrencia de fuego (B). La figura 1, ilustra la situación y los límites del área de estudio.

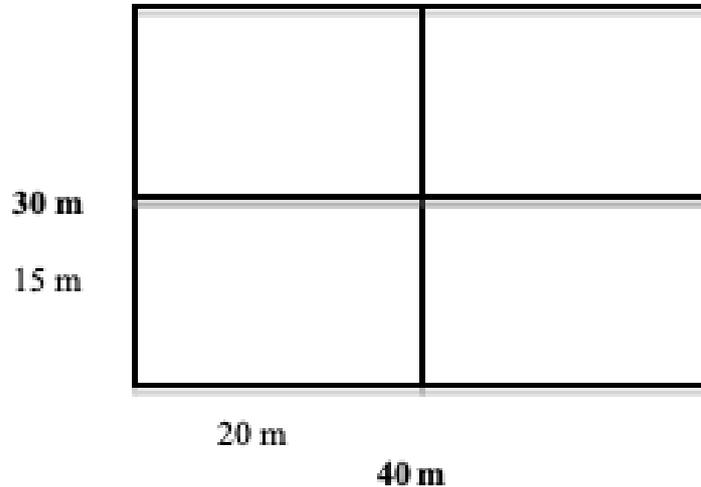
Figura 1. Situación del área de estudio



2.2. Diseño experimental

Una parcela permanente de muestreo (PPM) de 40 x 30 m se localizó aleatoriamente dentro de cada uno de los dos hábitats estudiados: A) miombo no intervenido y B) miombo quemado. Cada parcela fue dividida en cuatro subparcelas de 20 x 15 m para facilitar el proceso de medición y determinar la posición relativa de las plantas individuales a partir de los lados de la parcela, como se puede observar en la Figura 2.

Figura 2 – Esquema de las parcelas permanentes de muestreo en el miombo de la Chianga.



2.3. Medición y registro de datos

La medición y registro de datos se basó en la metodología utilizada por Makumbe et al. (2020).

2.3.1. Medición del diámetro de los ejemplares inventariables

Se midió, con una cinta π de la marca Suunto, el diámetro normal (dn) de todos los árboles con $dn \geq 1$ cm (de aquí en adelante llamados “árboles”).

2.3.2. Medición de la altura de los ejemplares inventariables

Se realizó la medición de la altura de cada árbol con un hipsómetro Suunto. Esta medición se llevó a cabo por diferencia entre la medición obtenida en el vértice superior del árbol y la medición obtenida en la base a una distancia próxima al suelo.

2.3. Análisis estadístico

2.4.1. Patrones especiales

Se analizaron los patrones espaciales, de agregación y las relaciones interespecíficas de las 5 especies más frecuentes de las parcelas estudiadas: *Monotes dasyanthus* Gilg., *Psorospermum mechowii* Engl.,

Hymenocardia acida Tul., *Brachystegia tamarindoides* Welw. y *Albizia antunesiana* Harm, sobre la base que entre ellas se encuentran 5 de las 6 especies más representadas del miombo angoleño, según estudios de Chiteculo y Surovy (2018) que han descrito los patrones de estas 6 especies.

Para analizar los patrones espaciales en las dos parcelas se utilizó el software estadístico "Programita" (Wiegand *et al.*, 2007) (http://www.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html) que se basa en la función de segundo orden K de Ripley, tanto en su forma modificada L(r) como en su variante O(r) (Fortin y Dale, 2005). Este método se basa, a partir de las posiciones mapeadas de puntos (árboles, en este caso), en el conteo acumulativo del número de individuos que se encuentran presentes en un radio creciente desde cada uno de los puntos del patrón espacial. Con el modelo aleatorio definido como el modelo nulo, se puede distinguir modelos agregativos (en los que el número de individuos en torno a otro es superior al esperable por aleatoriedad), modelos sistemáticos (cuyo número de individuos en torno a otro es menor que el del modelo aleatorio) o modelos aleatorios.

Esta metodología puede aplicarse de dos formas distintas: 1) univariante (es decir, estudiando un único tipo de puntos del patrón), en el que se estudia la tendencia a la agregación, aleatoriedad o sistematicidad espacial del patrón de puntos; y 2) bivalente (estudiando la relación entre dos patrones de puntos de diferentes características), donde se puede analizar la relación de facilitación o repulsión entre estos diferentes patrones.

Para poder distinguir estadísticamente las variaciones inherentes de los modelos sistemáticos, se calcularon para cada especie y parcela 99 simulaciones aleatorias de Monte Carlo basadas en CSR (*Complete Spatial Randomness*), que permite definir los límites de confianza del 95% (Wiegand y Moloney, 2004). Sólo se caracterizaron como aleatorios o sistemáticos (ver tabla 5) los patrones que mostraron valores fuera de estos límites de confianza.

La función K(r) en su forma cruda no suele emplearse en los trabajos científicos, siendo sustituida por L(r), una alteración matemática de K(r) cuyo significado es similar, pero cuyo valor de aleatoriedad se encuentra en torno a 0, por lo que la interpretación y representación de la misma es más sencilla.

La expresión matemática de L(r) es:

$$L(r) = \sqrt{[K(r)/\pi]}$$

3. Resultados

3.1. Especies encontradas en el área de estudio

En las dos parcelas muestreadas se identificaron un total de 15 especies, 6 de las cuales no se pudieron identificar según su nombre científico. En total se midieron 318 individuos con $dn \geq 1$ cm y 87 individuos del regenerado. Las 9 especies identificadas se presentan en la tabla 1 con sus respectivos nombres locales.

Tabla 1 – Especies identificadas en las dos parcelas estudiadas

Nombre común	Nombre científico	N° de individuos	
		Miombo Intacto	Miombo Quemado
Ossuim	<i>Monotes dasyanthus</i> Gilg.	25	18
Akunlākunlā	<i>Psorospermum mechowii</i> Engl.	40	26
Omanda	<i>Julbernardia paniculata</i> (Benth.) Troupin	1	No existe

Ometi	<i>Hymenocardia acida</i> Tul.	26	25
Ussamba	<i>Brachystegia tamarindoides</i> Welw. ex Benth.	54	21
Ossesi	<i>Cassia angolensis</i> Wele. ex Hiern	13	9
Omia	<i>Brackenridgea arenaria</i> (De Wild. & T. Durand) N. Robson	10	4
Ossesse	<i>Albizia antunesiana</i> Harm.	3	24
Lohengo	<i>Anisophyllea boehmii</i> Engl.	1	1

Se encontraron 179 y 138 individuos de árboles en el miombo intacto y en el miombo quemado, respectivamente. A pesar del número mayor de individuos en el miombo intacto, se observaron sólo 11 especies frente a 13 especies en el miombo quemado (Tabla 2).

Tabla 2 – Número de individuos y de especies arbóreas encontradas en el miombo intacto y miombo quemado

Hábitat	Nº de observaciones por parcela		Densidad (plántulas/ha)
	Individuos	Especies	
Miombo intacto	179	11	8125
Miombo quemado	138	13	10416

3.2. Análisis espacial

3.2.1. Análisis univariante

Según el análisis univariante se observó una tendencia general a la agregación en el análisis global de los dos hábitats Miombo intacto “A” y Miombo quemado “B” (Tabla 3). Esta agregación se produjo a distancias menores en el miombo quemado que en el miombo intacto.

El análisis diferenciado por especies mostró un comportamiento muy diferente de las 5 especies entre el miombo quemado y el miombo intacto (Tabla 3). *M. caloneurus* se distribuyó espacialmente de forma aleatoria a lo largo de 10 m analizados en el miombo intacto, pero en el miombo quemado se distribuyó de forma agregada a todas las escalas. La distribución de *P. mechowii* fue aleatoria a distancias cortas de 1 y 2 m y agregada a partir de 3 m en el miombo intacto. En el miombo quemado se distribuyó de forma agregada a distancias de 1-3, 5 y 8 m y aleatoria a los 4, 6-7 y 9-10 m. *H. acida* fue la única especie que presentó una distribución en patrones regulares a 9-10 m, en el miombo intacto. Su distribución fue aleatoria entre 1-8 m. La misma especie mostró una distribución agregada a cortas distancias (1-2 m) y aleatoria entre 2-10 m en el miombo quemado. *B. tamarindoides* presentó un patrón aleatorio a todas las escalas espaciales en el miombo intacto y a pequeñas distancias (1-3 m) en el miombo quemado. Entre 4-10 m su distribución fue agregada.

A. antunesiana mostró un patrón agregado entre 1-3 m y aleatorio entre 4-10 m. La escasez de esta especie en el mionbo intacto excluyó la posibilidad de análisis en este hábitat.

El análisis de O-ring confirmó los datos expuestos y mostró que las distancias medias de agregación fueron mayores en el mionbo quemado que en el intacto para *M. dasyanthus* y *P. mechowii*, y al contrario para *H. acida* y *B. tamarindoides*.

Tabla 3 – Patrones univariantes verificados para las especies (Sp.): a) *M. dasyanthus*, b) *P. mechowii*, c) *H. acida*, d) *B. tamarindoides* y e) *A. antunesiana*. Se presentan sus respectivas distancias medias "O(r)" en las dos parcelas estudiadas

(Sp.)	Hábitat	Distancia de los arboles (m)										Distancia media O(r) (m)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
a)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.5
	B	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
b)	A	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	1
	B	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	1.5
c)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0
	B	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8
d)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3
	B	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	0.8
e)	B	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	2.5

Legenda:

(+) Relación de facilitación

(0) Relación neutra

(-) Relación de repulsión

El análisis de ecología espacial mostró que las relaciones intra y interespecíficas se vieron afectadas de forma sustancial por el régimen de fuegos que se aplicó sobre este bosque. El análisis diferenciado por especies mostró un comportamiento muy diferente para las 5 especies en los dos hábitats, lo que confirma la idea de un cambio en las relaciones intra-específicas debido a la acción del fuego. Por lo general se observó una tendencia de agregación entre la mayoría de las especies. Esta agregación se manifestó a distancias cortas y medias en el mionbo quemado y a distancias medias y largas en el mionbo intacto, lo que sugiere que un efecto del fuego sobre la estructura espacial del bosque podría provocar una mayor fragmentación de las poblaciones, ya que, a escalas más pequeñas, la heterogeneidad espacial puede influir en la intensidad y severidad del incendio (Joseph, Seymour y Cumming, 2013). Otros autores (Smith et al., 2003) han evidenciado el efecto del fuego en la fragmentación y consiguientemente en el peligro de degradación de los hábitats.

De acuerdo con la tabla 4, según el análisis global, las distancias medias de agregación fueron 1.5 y 4.5 m en el mionbo intacto y el mionbo quemado, respectivamente.

Tabla 4 – Análisis Global de los patrones univariantes verificados en los dos hábitats para las especies (Sp.): a) *M. dasyanthus*, b) *P. mechowii*, c) *H. acida*, d) *B. tamarindoides* y e) *A. antunesiana*. Se presentan sus respectivas distancias medias "O(r)" en las dos parcelas estudiadas.

Hábitat	Distancia de los arboles (m)										Distancia media O(r) (m)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
A	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	1.5
B	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0	4.5

Legenda:

(+) Relación de facilitación

(0) Relación neutra

(-) Relación de repulsión

3.2.2. Análisis bivariante

El análisis bivariante mostró diferencias importantes en las relaciones espaciales entre las especies en función del estado en que se encontrase el miombo (Tabla 5). El caso más drástico fue aquél observado entre *P. mechowii* y *B. tamarindoides*, cuya relación fue radicalmente opuesta entre los dos hábitats.

La asociación entre especies se caracterizó por la facilitación entre 6 pares de especies: *M. dasyanthus* y *H. acida* (**a y c**) en el miombo intacto a distancias de 1, 5, 8 y 9 m; *M. dasyanthus* y *B. tamarindoides* (**a y d**) en el miombo quemado a los 1 y 2 m; *P. mechowii* y *H. acida* (**b y c**) en el miombo quemado a los 6 y 8-10 m; *P. mechowii* y *B. tamarindoides* (**b y d**) en el miombo quemado a los 1-3, 5-7 y 10 m; *H. acida* y *B. tamarindoides* (**c y d**) en el miombo intacto (1 m); y *H. acida* y *A. antunesiana* (**c y e**) en el miombo quemado a los 1-3, 5-7 y 10 m.

La asociación entre especies se caracterizó por la repulsión entre 3 pares de especies: *M. dasyanthus* y *P. mechowii* (**a y b**) en el miombo quemado a 6-7 y 9-10 m; *P. mechowii* y *B. tamarindoides* (**b y d**) en el miombo intacto a 2-3 y 5 m; y *M. dasyanthus* y *A. antunesiana* (**a y e**) en el miombo quemado a distancias de 3 y 5-10 m.

En contraste, *M. dasyanthus* y *P. mechowii* (**a y b**), *M. dasyanthus* y *B. tamarindoides* (**a y d**) y *P. mechowii* y *H. acida* (**b y c**) no mostraron ninguna relación en el miombo intacto, mientras *M. dasyanthus* y *H. acida* (**a y c**), *H. acida* y *B. tamarindoides* (**c y d**), *P. mechowii* y *A. antunesiana* (**b y e**) y *B. tamarindoides* y *A. antunesiana* (**d y e**) no mostraron ninguna relación en el miombo quemado. Según el análisis O-ring las distancias medias fueron variadas entre las diferentes combinaciones de especies desde 1 a 5.5 m.

Tabla 5 – Patrones bivariantes verificados para las especies (Sp.): a) *M. dasyanthus*, b) *P. mechowii*, c) *H. acida*, d) *B. tamarindoides* y e) *A. antunesiana*. Se presentan sus respectivas distancias medias "O(r)" en las dos parcelas estudiadas.

(Sp.)	Hábitat	Distancia de los arboles (m)										Distancia media O(r) (m)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
(a-b)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	B	0	0	0	0	0	-	-	0	-	-	2.5

(a-c)	A	+	0	0	0	+	0	0	+	+	0	2.3
	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
(a-d)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.3
	B	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	1
(b-c)	A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.5
	B	0	0	0	0	0	+	0	+	+	+	3
(b-d)	A	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	1
	B	+	+	+	0	+	+	+	0	0	+	1.5
(c-d)	A	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.2
(a-e)	B	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	2.2
(b-e)	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5
(c-e)	B	+	+	+	0	+	+	+	0	0	+	1.5
(d-e)	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.4

Legenda:

(+) Relación de facilitación

(0) Relación neutra

(-) Relación de repulsión

En el análisis global de las parcelas para O(r) univariante, el miombo quemado presentó mayor distancia media en relación al miombo intacto. En el análisis individual de las especies, dos de las cinco especies mostraron mayores distancias en el miombo quemado y otros dos en el miombo intacto. La especie *A. antunesiana* solo se analizó en el miombo quemado donde presentó distancia media de 2.5 m, que es la tercera mayor distancia en univariante después de las especies *M. dasyanthus* y *H. acida* que presentaron distancias medias de 3 m y 3.2 m en el miombo quemado y intacto respectivamente. Para el análisis bivariante de O(r), las especies *M. dasyanthus* y *P. mechowii*, *M. dasyanthus* y *B. tamarindoides* y *P. mechowii* y *H. acida* presentaron mayores distancias medias en el miombo intacto y las especies *M. dasyanthus* y *H. acida*; *P. mechowii* y *B. tamarindoides*; así como *H. acida* y *B. tamarindoides* presentaron mayores distancias medias en el miombo quemado. En ambos casos (univariante y bivariante) el número de especies con mayor distancia media en el miombo intacto es igual al número de especies con mayor distancia media en el miombo quemado.

4. Discusión

Por lo general se observó una tendencia de agregación entre la mayoría de las especies, lo que sugiere que un efecto del fuego sobre la estructura espacial del bosque podría provocar una mayor fragmentación de las poblaciones, ya que, a escalas más pequeñas, la heterogeneidad espacial puede influir en la intensidad y severidad del incendio (Joseph, Seymour y Cumming, 2013). Otros autores como Smith et al. (2003) han evidenciado el efecto del fuego en la fragmentación y consiguientemente en el peligro de degradación de los hábitats.

La tendencia a la agregación encontrada puede estar relacionada con el hecho de que las especies leñosas en el miombo muestran alta densidad de regeneración en tratamientos con fuego, resultando en una alta riqueza de especies traducida en alta diversidad, si tenemos en cuenta lo reportado por el estudio de Mwassa (2018) resultando en un buen reclutamiento de especies arbóreas bajo tratamiento de fuego. Esta misma tendencia a la agregación fue encontrada de forma generalizada por Pillay y Ward (2012) así como Hao et al. (2017) en bosques semiáridos, utilizando estadísticas espaciales, univariadas y bivariadas.

Perry (2013) realizó una investigación donde en todos los puntos estudiados, el patrón de la mayoría de las especies fue agregado, sugiriendo que las especies muertas por el fuego tienden a mostrar distribuciones más agregadas. Este autor pudo concluir que la supervivencia y el rebrote vegetativo después del incendio fue la característica funcional más consistentemente útil en la predicción del patrón espacial de una especie, en su investigación.

Las especies *M. dasyanthus*, *H. acida* y *B. tamarindoides* solían agruparse en mayor medida cuando el fuego fue un factor importante para el ecosistema. *M. dasyanthus* y *H. acida* son especies más de sombra, tanto que mostraron la menor media de altura por especies (2.8 m) en el estudio. Esta característica puede ser clave para explicar el distinto comportamiento de estas especies, que son capaces de ocupar todo el espacio cuando el miombo está intacto, pero en cambio en el miombo quemado (que presenta un dosel mucho más abierto) se refugian en las zonas más favorables (Zenteno-Ruíz et al., 2009). Esta descripción concuerda con lo dicho por Perry (2013), al señalar que las características funcionales de una especie permiten predecir su patrón espacial a escala pequeña, y cuán consistente es el patrón espacial a escala pequeña mostrado por la misma especie. *B. tamarindoides* en cambio no es un árbol de sombra, por lo que el motivo de su tendencia a la agrupación bajo régimen de fuego será debido a otros factores, como la variación de las características edáficas producidas por el incendio (Martínez-Ramos y Alvaréz-Builla, 1995). Las demás especies parecían perder las relaciones intra-específicas en el caso del miombo quemado, lo que se puede interpretar como una mejor adaptación a estas condiciones, posiblemente por reducción de la competencia. La razón por la que estas especies compiten mejor en el miombo quemado puede deberse a sus exigencias nutricionales puesto que la composición nutricional del suelo tras la quemada difiere de la de un suelo íntegro, así como al descenso de la competencia, lo que puede entenderse como un motivo de discontinuidad en la cobertura provocada por el incendio, como informan Staver, Archibald y Levin (2011). Para explicar esta diversidad de respuesta de diferentes especies ante la aplicación del fuego, se utilizó el criterio de Pelletier et al. (2018) que alertan sobre la existencia de importantes diferencias en la diversidad vegetal y características funcionales entre el bosque de miombo y otros tipos de vegetación de sabana africana, señalando diferencias en los procesos ecológicos en juego, lo que ilustra la complejidad ecológica y la diversidad de la vegetación de África también. como la diversidad de respuestas de las especies a factores perturbadores.

El fuego también modificó las relaciones interespecíficas en el miombo. Todas las especies mostraron un cambio en sus relaciones con otras especies entre el miombo intacto y el quemado y esto puede estar relacionado en cierta medida con el cambio en el patrón climático si tenemos en cuenta lo expuesto por Saito et al. (2014). Las especies que eran competidoras o neutrales en el miombo intacto mostraron tendencias a la facilitación en el miombo quemado, como el caso de *M. dasyanthus* con *B. tamarindoides*, *P. mechowii* con *H. acida* y *P. mechowii* con *B. tamarindoides*. Es probable que este aumento en asociaciones de facilitación

se deba a un cambio en el factor que limita la supervivencia y el crecimiento de las plantas. Un estudio de Schleicher et al. (2011) en la sabana semiárida de Sudáfrica revela que es poco probable que condiciones ambientales heterogéneas hayan causado la asociación espacial. Esto sugiere que la presencia de fuego en este hábitat ha conferido cierta homogeneidad a algún componente ambiental. El factor limitante en el mionbo intacto probablemente es la luz, mientras en zonas quemadas es el estrés hídrico, con lo que están de acuerdo Case et al. (2019) en su estudio, al encontrar una relación directa entre la sequía y la disminución de la densidad. Por lo tanto, una mayor agrupación crearía mayor sombra y disminuiría la pérdida de humedad durante la época seca. En contraste, la asociación entre *M. dasyanthus* y *P. mechowii* cambió de una de neutralidad a una de repulsión, probablemente debido a la competencia directa entre ellas bajo las nuevas condiciones, ya que, el fuego, igual que la herbivoría elimina la biomasa del suelo y con eso la materia orgánica (Archibald, Hempson y Lehmann, 2019).

La especie *A. antunesiana* solamente se analizó en el mionbo quemado con cada una de las restantes. Esta no mostró relaciones significativas con las especies *P. mechowii* y *B. tamarindoides* pero sí de repulsión y facilitación con *M. dasyanthus* y *H. acida*, respectivamente. La facilitación entre *A. antunesiana* y la *H. acida* es probablemente debido a la adaptación a la sombra de la segunda, que se beneficia de las condiciones microclimáticas favorables bajo la copa de la *H. acida*. La presencia de esta especie solo en el Mionbo quemado es un hecho que queda por comprender y puede estar relacionado con varios factores por estudiar, tal y como alertó Ribeiro (2020) sobre un gran desafío al que se enfrentan estos bosques. Chidumayo (2017) al abordar la distribución espacial de las especies de Mionbo, mostró que en ciertas regiones puede haber una clara separación espacial entre algunas especies con una cierta variación en la dominancia, ya que las perturbaciones pueden cambiar las condiciones climáticas locales y cambiar la forma en que las especies se reproducen. Otra posible explicación que puede justificar la ocurrencia de esta especie en el mionbo quemado puede estar ligada al hecho de que las especies tolerantes al fuego predominaron en las áreas quemadas con mayor frecuencia (Furley et al., 2008).

Law et al. (2009) abordan las grandes dificultades para extraer deducciones sobre la información que nos pueden proporcionar los patrones espaciales, dando, por ejemplo, el hecho de que no existe una base sólida para asumir que los procesos anteriores dejan su propia huella identificable en un patrón espacial además, las plantas en un patrón dado, no pueden tratarse como unidades de muestra independientes, ya que sus ubicaciones y propiedades probablemente fueron determinadas, al menos en parte, por el vecindario en el que están dispersas y compartidas con otras plantas.

En general las especies estudiadas parecen competir por los recursos cuando el mionbo se encuentra intacto mientras que se facilitan mutuamente cuando el mionbo está quemado. En este caso bajo un régimen frecuente de fuegos de baja intensidad.

En el análisis individual de las especies las distancias medias de agregación definidas por el análisis $O(r)$ variaron entre 1 y 3.2 m en el mionbo intacto y de 0.8 m a 3 m en el mionbo quemado. Para las combinaciones de especies en el análisis bivariante estas distancias variaron de 1 m a 5.5 m en el mionbo intacto y de 1 m a 4 m en el mionbo quemado.

En general, el patrón agregado fue el más verificado en el estudio. Pero, como el patrón espacial global agrupado enmascara el efecto percibido de la competencia, siempre se debe incluir un componente de tiempo en la inferencia de competencia basada en el patrón espacial, para poder hacer un juicio más correcto de la situación que se presenta actualmente (Meyer et al., 2008).

5. Conclusiones

El impacto del fuego en el mionbo de Chianga no ha sido perjudicial para las especies arbóreas estudiadas, por lo cual es recomendable la aplicación del fuego en el bosque caducifolio como elemento de

gestión forestal, siempre que sea en régimen de intensidades intermedias y en frecuencias controladas por su papel en la renovación del bosque y mantenimiento de las especies.

El análisis de ecología espacial mostró que las relaciones espaciales intra y interespecíficas se vieron afectadas de forma sustancial por el régimen de fuegos que se aplicó sobre este bosque observándose una tendencia de agregación entre la mayoría de las especies.

6. Agradecimientos

Al profesor Dr. Rafael Navarro María Cerrillo y su equipo de trabajo del Departamento de Ingeniería Forestal, quienes fueron fundamentales en la realización de esta investigación.

Al profesor Dr. José Luis Rodríguez Sosa por el impulso grande que le ha dado a mi carrera en las ciencias forestales. Especialmente al Doctor Thorsten Wiegand por permitirnos usar el software Programita, desarrollado por él.

7. Referencias

Amoako, E. E., Gambiza, J. (2019). Effects of anthropogenic fires on some soil properties and the implications of fire frequency for the Guinea savanna ecological zone, Ghana. **Scientific African**, (6), ISSN 2468-2276, <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2019.e00201>.

Archibald, S. (2016). Managing the human component of fire regimes: lessons from Africa. **Phil. Trans. R. Soc.** <http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0346>.

Archibald, S., Hempson, G. P., y Lehmann, C. (2019). A unified framework for plant life-history strategies shaped by fire and herbivory. **New Phytologist**, 224(4), 1490–1503.

Catarino, S., Romeiras, M. M., Figueira, R., Aubard, V., Silva, J. M. N., Pereira, J. M. C. (2020). Spatial and Temporal Trends of Burnt Area in Angola: Implications for Natural Vegetation and Protected Area Management. **Diversity**, 12, 307; DOI:10.3390/d12080307.

Chidumayo, E. (2017). Biotic interactions, climate and disturbance underlie the distribution of two *Julbernardia* tree species in miombo woodlands of Africa. **Journal of Tropical Ecology**, 33(1), 1-11. DOI:10.1017/S0266467416000584.

Chiteculo, V. y Surovy, P. (2018). Dynamic Patterns of Trees Species in Miombo Forest and Management Perspectives for Sustainable Production—Case Study in Huambo Province, Angola". **Forests**, 9(6). 321.

Diniz, A. C. (2006). Características Mesológicas de Angola. 2ª, Lisboa: Instituto Português de Apoio al Desarrollo, Nova Lisboa. ISBN 972-8975-02-3.

Fortin, M. J. y Dale, M. (2005). Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge.

Furley, P. A., Rees, R.M., Ryan, C.M. y Saiz, G. (2008). Savanna burning and the assessment of long-term fire experiments with particular reference to Zimbabwe. **Progress in Physical Geography: Earth and Environment**. 32(6), 611-634. DOI:10.1177/0309133308101383.

- Gumbo, D. J., Dumas-Johansen, M., Muir, G., Boerstler, F., Xia, Z. (2018). Sustainable management of Miombo woodlands – Food security, nutrition and wood energy. Rome, Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Hao, H. Min., Huang, Z., & Lu, R., Jia, C., Liu, Y., Liu, Bing. R. y Wu, G. L. (2017). Patches structure succession based on spatial point pattern features in semi-arid ecosystems of the water-wind erosion crisscross region. **Global Ecology and Conservation**, 12, 158-165. DOI: 10.1016/j.gecco.2017.11.001.
- Joseph, G. S., Seymour, C. L., Cumming, G. S., Mahlangu, Z. y Cumming, D. H. M. (2013). Escaping the flames: large termitaria as refugia from fire in miombo woodland. **Landscape Ecol.**, 28, 1505–1516 <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9897-6>
- Law, R., Illian, J., Burslem, D. F. R. P., Gratzner, G., Gunatilleke, C. V. S. y Gunatilleke, I. A. U. N. (2009), Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. **Journal of Ecology**, 97, 616-628. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01510.x>.
- Li, W. y Zhang, G. F. (2015). Population structure and spatial pattern of the endemic and endangered subtropical tree *Parrotia subaequalis* (Hamamelidaceae). **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, 212,10-18, <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.02.002>.
- Makumbe, P., Chikorowondo, G., Dzamara, P. C., Ndaimani, H., y Gandiwa, E. (2020). Effects of Fire Frequency on Woody Plant Composition and Functional Traits in a Wet Savanna Ecosystem. **International Journal of Ecology**, 1-11, DOI: 10.1155/2020/1672306.
- Martínez-Ramos, M. y Alvaréz-Builla, E. (1995). Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. **Boletín de la sociedad botánica de México**. 56, 121-153.
- Metsaranta, J. M. y Lieffers, V. J. (2008). A fifty-year reconstruction of annual changes in the spatial distribution of *Pinus banksiana* stands: does pattern fit competition theory? **Plant Ecology**, 199, 137–152.
- Meyer, K. M., Ward, D., Wiegand, K., Moustakas, A. (2008). Multi-proxy evidence for competition between savanna woody species. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 10(1), 63-72. ISSN 1433-8319, <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.002>.
- Moeur, M. (1993). Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. **For. Sci.**, 39, 756-775.
- Mwansa, P. (2018). Investigating the impact of fire on the natural regeneration of woody species in dry and wet Miombo woodland. **Environmental Science**.
- Pelletier, J., Paquette, A., Mbindo, K., Zimba, N., Siampale, A., Chendauka, B., Siangulube, F. y Roberts J. W. (2018). Carbon sink despite large deforestation in African tropical dry forests (miombo woodlands). **Environmental Research Letters**, 13(9), 4017.
- Perry, G. L., Enright, N. J., Miller, B. P. y Lamont, B. B. (2013), Do plant functional traits determine spatial pattern? A test on species-rich shrublands, Western Australia. **Journal of Vegetation Science**, 24, 441-452. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01476.x>.

- Pillay, T., Ward, D. (2012). Spatial pattern analysis and competition between *Acacia karroo* trees in humid savannas. **Plant Ecology**, 213, 1609–1619. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0115-4>.
- Rayburn, A. P., Schiffrers, K. y Schupp, E. W. (2011). Use of precise spatial data for describing spatial patterns and plant interactions in a diverse Great Basin shrub community. **Plant Ecology**, 212, 585–594. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9848-0>
- Resco de Dios, V. (2020). Global Change, Pyrophysiology, and Wildfires, **Plant-Fire Interactions**, 10, (177-197). DOI: 10.1007/978-3-030-41192-3.
- Ribeiro N. S., Cangela A., Chauque A., Bandeira R. R., Ribeiro-Barros A. I. (2017). Characterisation of spatial and temporal distribution of the fire regime in Niassa National Reserve, northern Mozambique. **International Journal of Wildland Fire**, 26(12), 1021-1029. <https://doi.org/10.1071/WF17085>.
- Ribeiro, N., Miranda, P. y Timberlake, J. (2020). Biogeography and Ecology of Miombo Woodlands. DOI:10.1007/978-3-030-50104-4_2.
- Rozas, V. y Camarero, J. J. (2005). Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicadas en ecología forestal. **Invest. Agrar: Sist. Recur. For.**, 14, 79-97.
- Ryan, C. M. y Williams, M. (2011). How does fire intensity and frequency affect miombo woodland tree populations and biomass? **Ecological Applications**, 21, 48–60.
- Saito, M., Luysaert, S., Poulter, B., Williams, M., Ciais, P., Bellassen, V., Ryan, C. M., Yue, C., Cadule, P., y Peylin, P. (2014). Fire regimes and variability in aboveground woody biomass in miombo woodland, **J. Geophys. Res. Biogeosci.**, 119, 1014– 1029, DOI:10.1002/2013JG002505.
- Schleicher, J., Meyer, K. M., Wiegand, K., Schurr, F. M. y Ward, D. (2011), Disentangling facilitation and seed dispersal from environmental heterogeneity as mechanisms generating associations between savanna plants. **Journal of Vegetation Science**, 22, 1038-1048. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01310.x>.
- Sichone, P., De Cauwer, V., Chissungui, A. V., Goncalves, F. M. P., Finckh, M. y Revermann, R. (2018). Patterns of above-ground biomass and its environmental drivers: an analysis based on plotbased surveys in the dry tropical forests and woodlands of southern Africa. In: Climate change and adaptive land management in southern Africa – assessments, changes, challenges, and solutions (ed. by Revermann, R., Krewenka, K. M., Schmiedel, U., Olwoch, J. M., Helmschrot, J. y Jurgens, N.), 309-316, **Biodiversity & Ecology**, 6, Klaus Hess Publishers, Göttingen & Windhoek. DOI:10.7809/b-e.00338.
- Smith, M. J., Smith, J. D., Roberts, T., Hammond, J. y Davis, R. A. (2003). Intraspecific variation in the advertisement call of the sunset frog *Spicospina flammocaerulea* (Anura: Myobatrachidae): a frog with a limited geographic distribution. **Journal of Herpetology**, 37, 285-291.
- Staver A. C., Archibald S, Levin S. A. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. **Science**, 334(6053), 230–232.
-

Stevens, N., Archibald, S. A., Bond, W. J. (2018). Transplant Experiments Point to Fire Regime as Limiting Savanna Tree Distribution. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 6.

Tarimo, B., Dick, O. B., Gobakken, T. y Totland, O. (2015). Spatial distribution of temporal dynamics in anthropogenic fires in miombo savanna woodlands of Tanzania. **Carbon Balance Manage**, 10, 18, <https://doi.org/10.1186/s13021-015-0029-2>.

Wiegand, T. y Moloney, A. (2004). Rings, circles and nullmodels for point pattern analysis in ecology. **OIKOS**, 104, 209-229.

Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N. y Okuda, T. (2007). Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. **Ecology**, 88, 3088-3102. (http://www.oesa.ufz.de/towi/towi_programita.html)

Wigley, B. J., Charles-Dominique, T., Hempson, G. P., Stevens, N., TeBeest, M., Archibald, S., Bond, W. J., Bunney, K., Coetsee, C., Donaldson, J., Fidelis, A., Gao, X., Gignoux, J., Lehmann, C., Massad, T. J., Midgley, J. J., Millan, M., Schwilk, D., Siebert, F., Solofondranohatra, C., Staver, A. C., Zhou, Y. y Kruger, L. (2020). M. A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. **Australian Journal of Botany**, 68(8), (473), DOI: 10.1071/BT20048.

Zenteno-Ruíz, F. S., López, R. P. y Larrea-Alcázar, D. M. (2009). Patrones de distribución espacial de *Parodia maassii* (Heese) A. Berger (Cactaceae) en un semidesierto de los Andes subtropicales, la prepuna. **Ecol. en Bolivia**, 44(2), 99-108.