

Citar como:

Ataroff, M. 1977. Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabanas de Los LLanos (Venezuela). En: IV Symposium Internacional de Ecología Tropical. Panamá, Tomo 1, pp. 199-218.

**ESTUDIOS ECOLOGICOS POBLACIONALES EN DOS
ESPECIES DE ARBOLES
DE LAS SABANÁS DE LOS LLANOS (VENEZUELA)**

by

Michele Ataroff
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias
Universidad de Los Andes
Mérida – Venezuela

SUMMARY

The tree species studied, **Byrsonima crassifolia** and **Curatella americana**, are the main woody plants of the Venezuelan savannahs. Five plots, with geographically separated populations of both species, were studied. The relative distribution and number of progeny produced per individual was estimated together with a statistical analysis of variation in morpho-functional characters to detect possible isolation effects.

We found two populations of **C. americana** (one in site 1 and the other covering sites 3, 4, and 5) and three populations of **B. crassifolia** (site 1, site 2 and one covering sites 4 and 5).

The results indicate that dispersal mechanisms in both species are not very efficient. Largest number of individuals of **B. crassifolia** were on the first stage of growth and few individuals survived flowering and branching. The same pattern was found for **C. americana** at plot 1. Sixty and ninety percent of the juveniles of the respective species were sprouts and not seedlings.

Los estudios de dinámica de poblaciones de especies vegetales son relativamente recientes con respecto a los estudios hechos con especies animales; a pesar de que los primeros trabajos de este tipo parecen haber sido realizados con vegetales. En todo caso han sido ecólogos animales y matemáticos quienes han fomentado y dado bases y métodos para este tipo de estudios.

En los últimos años los trabajos en este campo con especies vegetales han comenzado a ser frecuentes pero su número es todavía muy bajo. Los trabajos con especies vegetales tropicales son prácticamente inexistentes.

Dentro de los estudios de dinámica de poblaciones vegetales existe una tendencia muy marcada a trabajar con plantas anuales (Harper & White 1971; Antonovics 1972; Sarkhán 1974; Sharitz & McCornick 1973). Ellas presentan una ventaja notable por tener un ciclo de vida de tan corta duración que permite estudiar varias generaciones. Los estudios de dinámica con especies perennes y en especial con árboles, requieren de medidas y observaciones a lo largo de un período considerable de dos años (Hett 1971) o del diseño de algún mecanismo que permita obtener información del mismo tipo (aunque tal vez no tan precisa) a partir de parámetros de medición rápida.

Este trabajo es una contribución al conocimiento de la dinámica de población de dos de las principales especies de leñosas de las sabanas venezolanas, que son *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana*.

En esta oportunidad nos interesamos fundamentalmente en 3 problemas: 1.) Tratar de diferenciar las poblaciones de *C. americana* y *B. crassifolia* existentes en el área de estudio; 2) estudiar la distribución de los individuos de ambas especies en grupos de edad; y 3.) estimar el rendimiento reproductivo por individuo, en base al cual se pueda tener una idea del paso limitante en la reproducción sexual.

EL AREA DE TRABAJO.

El área de trabajo comprende las sabanas secas cerradas del oeste de los Llanos Occidentales, ubicadas sobre las colinas de sedimentos cuaternarios del pie de monte andino y que corresponden al sistema Río Yuca descrito por Sarmiento et. al. (1971). De esa área se trabajó en 5 localidades (Fig. 1).

El suelo del área se ha catalogado como regosol (Zinck & Stagno 1966) con gran cantidad de rodados en todo el perfil. El contenido de humedad depende de las precipitaciones las cuales oscilan entre 1000 y 2000 mm. anuales y presentan un régimen biestacional bien marcado que comprende una época lluviosa (de mayo a noviembre—) y una época seca (de diciembre a abril). La temperatura media anual es de 27°C, manteniéndose con régimen isotérmico durante todo el año.

METODOLOGIA

El primer paso desarrollado en este trabajo fue el tratar de determinar el No. de poblaciones de ambas especies en el área de estudio. Como puede observarse en la Figura 1, las localidades en que se trabajó están separadas geográficamente aunque sea por pocos km.; queremos pues tener idea de si esta separación ha producido algún tipo de aislamiento entre los grupos de individuos de una localidad a otra. El sistema utilizado para aclarar este problema fue el determinar si las variaciones de algunos caracteres morfo funcionales de una localidad a otra son estadísticamente significativas. En cada localidad se tomaron muestras de 100 individuos de ambas especies, y de cada muestra se midió: relación largo/ancho de la hoja, No. de flores por inflorescencia,

No. de pares de hojas antes de la inflorescencia, No. de estomas por superficie, tamaño de las células guardianes de los estomas. Todas las muestras fueron tomadas tratando de mantener homogeneidad en el tiempo edad y desarrollo de los individuos.

Los datos obtenidos de las muestras fueron tratados con un análisis de varianza complementado con una prueba de Newman-Keuls, lo cual nos permitió diferenciar varias poblaciones.

En dos poblaciones de cada especie se hizo un análisis de la distribución de los individuos por grupos de edad. La delimitación de estos grupos planteó la necesidad de calcular la edad de los individuos. Los métodos tradicionales de conteo de anillos de crecimiento en el leño no pudieron utilizarse dado que si bien en las especies estudiadas hay formación de anillos, estos no mantienen entre ellos una secuencia periódica. Lo cual hace pensar que los individuos no sufren la sequía todos los años a pesar de que ésta es anual, y deben tener algún sistema de suministro de agua para ello.

Se hizo necesario entonces utilizar algún otro parámetro que tuviera relación con la edad. Tanto la altura del individuo como el grosor de su tronco están directamente relacionados con la edad, y han sido utilizados por algunos autores para determinar grupos de edad en poblaciones de árboles (Hartshorn, 1973). Sin embargo tanto la altura como el grosor del tronco son caracteres que si bien aumentan con la edad, ese aumento no es constante en el tiempo; pero frecuentemente se complementan, es decir si hay un estancamiento en altura puede apreciarse un aumento en el grosor del tronco y viceversa.

Se hizo necesario utilizar algún otro parámetro que tuviera relación con la edad. Tanto la altura del individuo como el grosor de su tronco están directamente relacionados con la edad, y han sido utilizados por algunos autores para determinar grupos de edad en poblaciones de árboles (Hartshorn, 1973). Sin embargo tanto la altura como el grosor del tronco son caracteres que si bien aumentan con la edad, ese aumento no es constante en el tiempo; pero frecuentemente se complementan, es decir si hay un estancamiento en altura puede apreciarse un aumento en el grosor del tronco y viceversa.

Por esta razón nos pareció mejor usar como parámetro para medición de edad una combinación de la altura (A) y grosor del tronco (C) de los individuos. La expresión matemática que se ajusta mejor a nuestras exigencias es el producto (su resultado puede interpretarse biológicamente y es más sensible a las variaciones) de modo que el parámetro a utilizar sería un índice I tal que $I = A.C.$ Sin embargo las condiciones de crecimiento de los individuos en esa zona nos han movido a incluir otros factores en este índice. Las quemas periódicas que ocurren en la región funcionan como un freno al crecimiento vertical de los individuos pequeños, pues provocan la eliminación casi toda su parte aérea lo cual conduce a sucesivos retoños. Es evidente que el retoño tiene que reiniciar el crecimiento completo de la parte eliminada pero está en evidente ventaja con las plántulas con respecto al desarrollo del sistema subterráneo. Lo mismo ocurre con los retoños de la base del tronco de los árboles caídos.

De modo que el retoño es un individuo que no puede considerarse tan viejo como la planta original pero si más viejo que una plántula. Este hecho debe poder expresarse en el índice I y por ello consideramos el grosor del tronco a ras del suelo y a 1 m. de altura. Un individuo que haya retoñado sucesivas veces presenta un cierto desarrollo secundario en la base del tronco que puede ser considerable de modo que si sólo tomamos en cuenta la base del tronco los retoños pueden confundirse con los adultos y si solo medimos el grosor a 1 m. descartaríamos a todas las plántulas y algunos retoños. La suma de ambos grosores permite diferenciar bien entre plántulas, retoños y adultos, y para estos últimos el valor será mayor cuanto más viejos sean. De modo que el carácter de grosor del tronco C será expresado como $C = C_0 + C_1$ donde C_0 y C_1 son el grosor a ras del suelo y a 1 m. respectivamente. Con esta consideración el índice I queda expresado como $I = A (C_0 + C_1)$.

Este índice fue calculado para 100 individuos de cada especie en dos de ellos y nos permitió ordenar dichos individuos de acuerdo a su edad relativa.

A fin de poder estimar el rendimiento reproductivo de los individuos se hizo un conteo del No. de inflorescencia, No. de flores y No. de frutos por inflorescencia en 25 ejemplares de cada especie en dos poblaciones. En un promedio de 300 frutos se

contó el No. de semillas y su grado de ataque. Se determinó el porcentaje de viabilidad de un promedio de 300 semillas por población con una solución de cloruro de 2, 3, 5 - trifeniltetrazolio.

RESULTADOS Y DISCUSION

Por tratarse de un problema de ecología de poblaciones iniciamos nuestro estudio tratando de diferenciar las poblaciones posibles de **B. crassifolia** y **C. americana** en nuestra área de trabajo. En la Tabla 1 se observan los resultados de la prueba de la Mínima Diferencia significativa de Newman-Keuls que nos permite conocer si las variaciones entre una localidad y otra de los varios caracteres medidos son estadísticamente significativa. En caso de que así sea consideramos que los dos grupos de individuos comparados pertenecen a dos poblaciones distintas. Bajo este criterio observamos que pueden diferenciarse 2 poblaciones de **C. americana**: una en el sitio 1 (Fig. 1) y otra en los sitios 3, 4 y 5. En el caso de **B. crassifolia** pueden diferenciarse 3 poblaciones: una en el sitio 1 (Fig. 1), otra en el sitio 2 y otra en los sitios 4 y 5.

Estos resultados parecen indicar que los mecanismos de dispersión de estas dos especies no son muy eficientes dado que las colinas no tienen muchos km. de separación.

En dos poblaciones de **C. americana** y **B. crassifolia** (Fig. 1: áreas 1 y 4) se calculó el índice 1 en 100 individuos de cada especie. Tal como ya discutimos, el índice 1 expresa tamaño y no años del individuo por lo tanto solo nos permite lograr una escala de edades relativas. Sin embargo la morfología y forma de crecimiento de **B. crassifolia** nos permite calcular su edad absoluta. En esta especie la ramificación siempre es apical y las hojas aparecen en los tallos nuevos cada año dejando en la inserción del pecíolo una cicatriz muy fuerte que perdura toda la vida de la planta. De manera que conociendo el No. de hojas producido anualmente y contando el No. de cicatrices se puede saber el No. de años del individuo. La relación la edad y el crecimiento (medido por el índice 1) nos permite tener una idea del crecimiento. La Figura 2 muestra la curva de crecimiento elaborada para los individuos de las áreas 1 y 4 (Fig. 1) (población 1 y 2 respectivamente). Se

observa que el comportamiento es el mismo para ambas poblaciones.

En una primera etapa están los individuos con un I no mayor de 7.000 y menores de 10 años. Durante esta etapa el crecimiento parece ser rápido con respecto a otras épocas. Observaciones de los individuos muestran que en esta etapa hay poca o ninguna ramificación y que son retoños o plántulas que no están en capacidad de reproducirse.

En una segunda etapa están los individuos (con un I entre 7.000 y 10.000. Esta etapa comprende en que los individuos se vuelven reproductivos ya que el que poseen un I menor de 5.000 no han florecido nunca y los que poseen un I mayor de 7.000 han florecido todos. Esta etapa se presenta extraordinariamente lenta y pensamos que se deba a un cambio de distribución de energía donde ésta comienza a ser utilizada en actividades de reproducción y ramificación, por lo que su disponibilidad para el crecimiento (vertical y en grosor) disminuye. Da la impresión entonces de que esta especie en un principio emplea su energía en sobrepasar 1-1.5 mts. de altura que precisamente corresponde a la línea de fuego de los incendios anuales y en ese trabajo gasta un promedio de 5 a 7 años después de lo cual el peligro de quema disminuye y la energía se reparte en otras actividades.

Luego en una tercera etapa el crecimiento en altura y grosor vuelve a ser más rápido y se mantiene por toda la vida de los individuos lo mismo que la capacidad de reproducirse, por lo cual parece que no existen senescentes.

Considerando las etapas delimitadas con la curva de crecimiento, una escala de edades relativas dadas por el índice I y la distribución de los individuos en dicha escala podemos señalar varios grupos de edad para **B. crassifolia**.

Proponemos un Grupo Edad 1 con individuos de I menor de 5.000 que comprende los juveniles; Grupo Edad 2 de I entre 5000 y 7000 que comprende los individuos que están entre juveniles y adultos; Grupo Edad 3 de I entre 7000 y 10000 que comprende los adultos más jóvenes; de I=10.000 en adelante establecemos un Grupo Edad cada 10.000 unidades de I lo cual corresponde a períodos de I 10 años de acuerdo con la curva de crecimiento.

Utilizando los mismos criterios se propone para **C. americana** los siguientes Grupos de Edad: Grupo Edad 1 de l menor de 7.000; Grupo Edad 2 de l entre 7.000 y 9.000; Grupo Edad 3 de l entre 9.000 y 20.000; de l = 20.000 en adelante proponemos establecer un Grupo Edad cada 10.000 unidades de l.

Las figuras 3, 4, 5 y 6 muestran gráficamente la distribución de los individuos de dos poblaciones de ambas especies en los distintos Grupos de Edad.

Se observa que las curvas de distribución tienen en esencia la misma forma para las dos poblaciones de cada especie. En todos los casos la mayoría de los individuos están en los 3 primeros Grupos de Edad.

Si se compara la figura 2 con las figuras 3 y 4, se observa que esta gran mayoría se encuentra para **B. crassifolia** en la primera etapa del crecimiento y que luego del advenimiento de la floración e inicio de ramificación el No. de individuos capaces de sobremontar esa etapa es muy pequeño. El paso de juvenil a adulto parece ser muy crítico para esta especie.

El tipo de distribución encontrado en **B. crassifolia** indica que se trata de poblaciones más o menos estables cuyos individuos tienen por lo menos un paso muy limitante en su desarrollo. Puede decirse lo mismo de la población del área 1 de **C. americana** pero la del área 4 está en vías de formación tal vez tratando de resurgir de alguna fuerte destrucción probablemente eliminación de los individuos adultos.

El análisis de los 3 primeros Grupos de Edad para ambas especies revela que entre un 60% y 90% de los juveniles son retoños y no plántulas. Prácticamente todos estos retoños surgen de troncos truncados en la base, es decir, el resto de individuos adultos cuya parte aérea ha desaparecido por muerte natural, enfermedad o corte.

Esto contrasta fuertemente con el hecho de que todos los individuos capaces de reproducirse habían florecido en el período anterior al de la toma de estos datos. Con el fin de aclarar la ubicación del paso limitante en la reproducción sexual se hizo un estimado de la potencialidad de esas especies para producirse sexualmente.

La tabla 2 resume los resultados de dicha estimación realizada con muestras de las poblaciones de las áreas 1 y 5 (Fig. 1) de cada especie, con material recogido sobre las plantas. Se nota que el comportamiento de ambas especies es similar de modo que trataremos los resultados en conjunto.

De acuerdo con nuestros resultados el paso limitante en esta reproducción no está en la formación de flores. Tampoco está en la fecundación. El ataque por hongos e insectos a las semillas sobre la planta no existe en **C. americana** y es muy bajo en **B. cassifolia**. El resumen de los resultados es que el aporte de semilla viables por individuos es muy alto.

Queda entonces claro para nosotros que es en el momento en que las semillas llegan al suelo cuando uno o varios factores imposibilitan de alguna manera su transformación en plántulas, bien impidiendo la germinación, bien destruyendo las semillas recién germinadas.

Podemos señalar como factores posibles el ataque en el suelo por animales y hongos, el fuego, el arrastre de las semillas por el agua y/o la competencia de las semillas recién germinadas con otras especies de la sabana seca.

BIBLIOGRAFIA

- ANTONOVICS, J. (1972). Population dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. *J. of Ecol.* 60: 351-366.
- HARPER, J. (1967). A Darwinian approach to plant ecology. *J. of Ecol.* 55: 247-270.
- HARPER, J. & WHITE, J. (1971). The dynamics of plant populations. En: *Dynamics of populations*, Ed. den Boer & Gradwell Wageningen.
- HARTSHORN, G. (1975). A matrix model of tree population dynamics. En: *Tropical Ecological Systems*. Ed. Golley & Medina Springer-Verlag. New York.
- HETT, J. (1971). A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. *Ecology* 52: 1071-1074.
- SARMIENTO, G., MONASTERIO, M. & SILVA, J. (1971). Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Cient. Venezolana* 22: 52-61
- SARUKHAN, J. (1974) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. II. Reproduc-

tive strategies and seed population dynamics. *J. of Ecol.* 62: 151-178.

SHARITZ, R. & McCORNICK, F. (1973) Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* 54: 723-740.

SILVA, J., MONASTERIO M. & SARMIENTO, G. (1971) Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales, II. El norte del Edo. Barinas. *Acta Cient. Venezolana* 22: 61-72.

ZINCK, A. & STAGNO, P. (1966) Estudio edafológico de la zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Edo. Barinas. M.O.P. Div. de Edafología. Caracas.