

ESTUDIOS ECOLOGICOS POBLACIONALES EN DOS ESPECIES DE  
ARBOLES DE LAS SABANAS DE LOS LIANOS

MICHELE ATAROFF SOLER

Trabajo presentado ante la  
Ilustre Universidad de Los  
Andes como requisito para  
optar al Grado de  
Licenciado en Biología

Mérida, Noviembre de 1975

EL PRESENTE TRABAJO HA SIDO REALIZADO EN EL  
LABORATORIO DE ECOLOGIA VEGETAL DEL DEPARTAM  
MENTO DE BIOLOGIA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS  
BAJO LA DIRECCION DEL DOCTOR  
GUILLERMO SARMIENTO.

# C O N T E N I D O

I. Introducción.....	1
II. Descripción del área.	
II.1. Ubicación.....	4
II.2. Geología y suelos.....	5
II.3. Clima.....	7
II.4. Vegetación.....	9
III. Descripción de las especies.	
III.1. <u>Byrsonima crassifolia</u> .....	11
III.2. <u>Curatella americana</u> .....	13
IV. Diferenciación de poblaciones por medición de atributos morfofuncionales	
IV.1. Bases y metodología.....	15
IV.2. Resultados y conclusiones.....	19
V. Distribución de los Grupos Edad en dos poblaciones	
V.1. Bases y metodología.....	22
V.2. Consideraciones sobre el crecimiento de individuos de <u>Byrsonima crassifolia</u> .....	30
V.3. Resultados y discusión.....	33
VI. Posibilidades de reproducción sexual en base al rendimiento reproductivo en dos poblaciones	
VI.1. Bases y metodología.....	38
VI.2. Resultados y discusión.....	41
VII. Tablas.....	44
VIII. Resumen.....	45
IX. Agradecimientos.....	48
X. Bibliografía.....	49

## I.- INTRODUCCION

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 & McCormick 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 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 (sistema que nos parece más eficiente).

Aparte de esta dificultad común a todas las especies de árboles existen problemas particulares en el estudio de su dinámica que son inherentes a la especie o al ecosistema en que se encuentran.

En el caso particular de la vegetación de sabana, las especies están sometidas al efecto de quemas más o menos anuales. Esas quemas en el caso de los árboles produce diversos efectos a distintos niveles del ciclo de vida. En estado adulto los individuos presentan protecciones contra las quemas pero la mayoría de las plántulas son destruidas al menos en su parte aérea, lo cual produce sucesivos retoños. Puede ser que las semillas también sean destruidas produciendo una selección hacia las formas de reproducción vegetativas.

Tomando esto en cuenta hemos diseñado para los árboles de sabana en general, un esquema de los pasos que nos parecen fundamentales para la comprensión de la dinámica de esas especies (Figura 1). En este trabajo son estudiados sólo algunos de estos pasos.

En esta oportunidad nos interesa conocer algunos aspectos de la dinámica de poblaciones de dos especies de árboles, Curatella americana y Byrsonima crassifolia, que dominan algunos tipos de sabanas de los Llanos de Venezuela.

Trabajamos fundamentalmente en 3 problemas:

1.- tratar de diferenciar las poblaciones de C. americana

y B. crassifolia existentes en el área de estudio; 2.- es tablecer grupos de edad en dos de esas poblaciones y estu diar la distribución de los individuos en estos grupos de edad (lo cual implica diferenciar varias etapas entre los pasos 7 y 8 del esquema); y 3.- calcular el rendimiento re productivo por individuos (lo cual implica hacer un estima do de los pasos 1, 2, 3 y 4 del esquema) y en base a esto tener una idea de donde está el paso limitante en la repro ducción sexual.

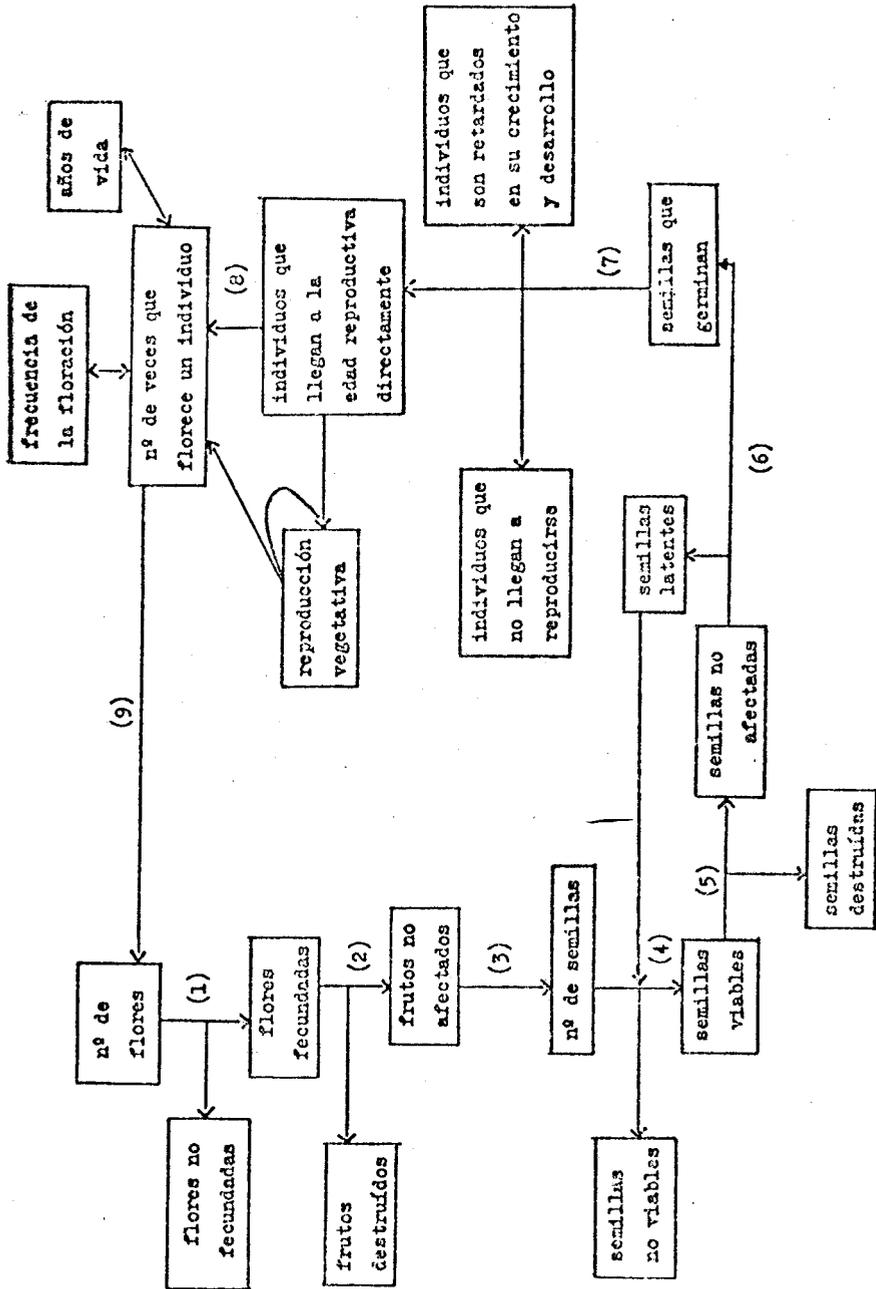


FIGURA 1

PASOS FUNDAMENTALES PARA LA COMPRENSION DE  
 LA DINAMICA DE POBLACIONES DE ESPECIES DE  
 LEÑOSAS LLAKERAS

## II.- DESCRIPCION DEL AREA

### II.1. UBICACION

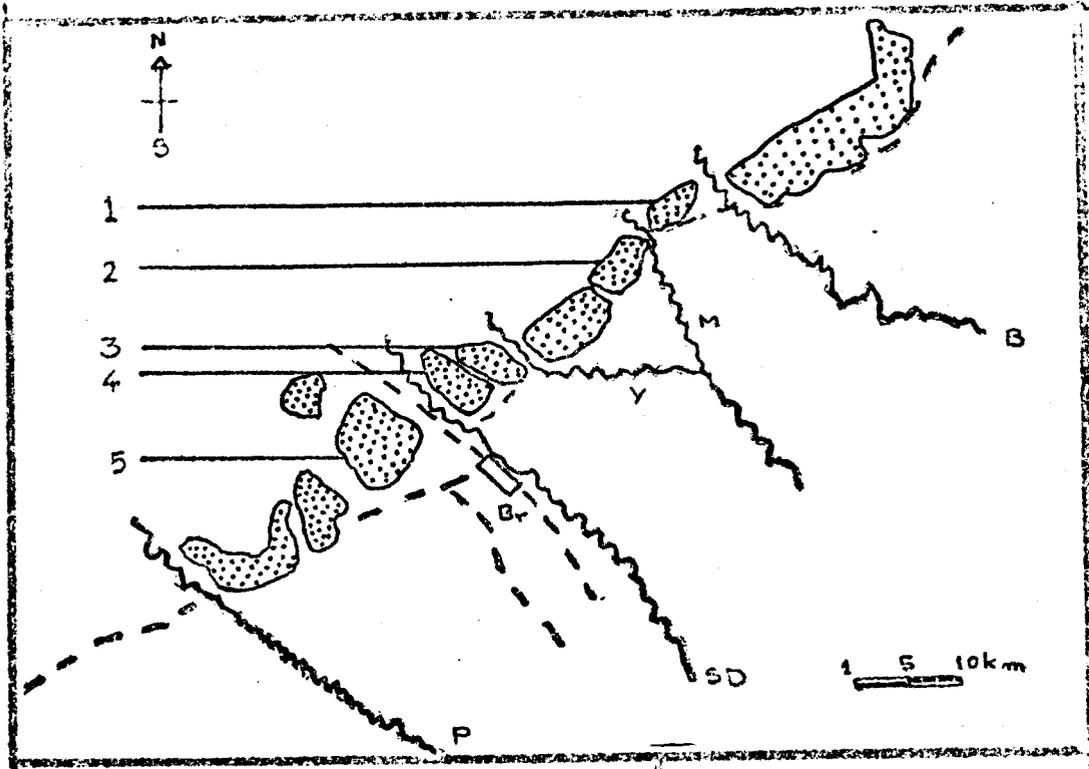
El trabajo se realizó con datos obtenidos de poblaciones ubicadas sobre 5 colinas que forman parte de una fila que sigue paralela al eje central de Los Andes venezolanos, al NO del Estado Barinas (Figura 2).

Las colinas sobre las que se trabajó forman parte del sistema de relieve descrito por Sarmiento, Monasterio y Silva (1971) y Silva, Monasterio, Sarmiento (1971) como Sistema Río Yuca en el que predomina una vegetación tipo sabana seca.

La altura de dichas colinas va de 200 m., en su parte más baja, a 400-500 m., en su parte más alta con una pendiente en su cara SE (ladera donde se trabajó) que oscila entre 20 y 25% (Zinck y Stagno 1966).

71°25'

70°20'  
90



Br : ciudad de Barinas

B : río Boconó

M : río Masparro

Y : río Yuca

P : río Paguey

SD : río Santo Domingo

Áreas punteadas : Sistema de Relieve Río Yuca

Áreas 1, 2, 3, 4 y 5 : sitios de trabajo

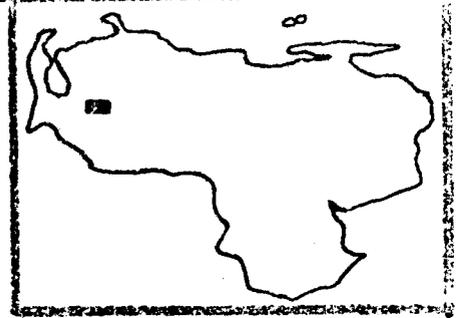


FIGURA 2

UBICACION DEL AREA DE TRABAJO

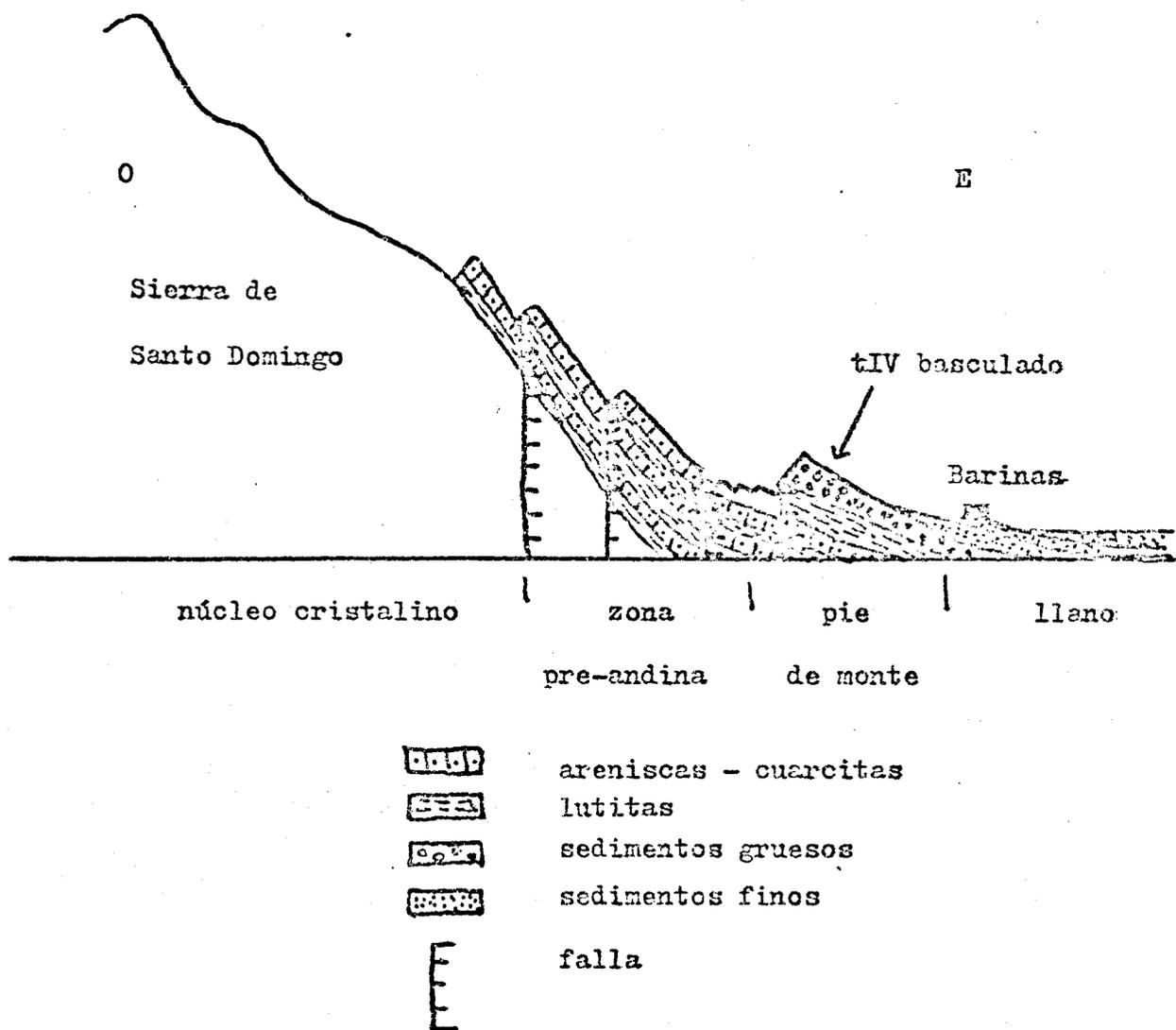
## II.2. GEOLOGIA Y SUELOS

Las poblaciones en estudio están localizadas sobre relictos de los sedimentos cuaternarios más antiguos, que bordean Los Andes venezolanos en su margen oriental formando parte de lo que se ha llamado "pie de monte andino".

Estos sedimentos son llamados tIV o QIV debido a su edad y fueron depositados sobre la Formación Río Yuca. Luego de su deposición fueron levantados y basculados durante las últimas fases orogénicas, formando superficies inclinadas, disectadas por la erosión y con vertientes abruptas sobre los valles. Sin embargo los bloques levantados a ambos lados del río Santo Domingo conservan su superficie más o menos plana (Figura 2, sitios 4 y 5). El fenómeno tectónico que más ha influido sobre la evolución de estos depósitos es una gran falla que corre al NO de los mismos, en la misma dirección que el eje andino, que produjo una basculación del conjunto hacia el SE, sentido en el que se encuentra actualmente (Figura 3)(Zinck y Stagno 1966).

El material predominante en este depósito es grueso, heterométrico, compuesto por cantos y bloques rodados de arenisca y cuarcita. Todo este material es degradado progresivamente por efecto de los cambios de tempera

tura diarios y el rocío. Dada la pendiente fuerte de las laderas de los depósitos, el arrastre de material fino ha sido considerable y ha provocado una alta concentración de granzón; los suelos son, pues, esqueléticos de tipo regosol (Zinck y Stagno 1966).



(tomado de Zinck y Stagno 1966)

FIGURA 3  
CORTE TRANSVERSAL DEL AREA DE  
TRABAJO Y ZONAS ADYACENTES

### II.3. CLIMA

Las estaciones climáticas cercanas al área de estudio solo llegan a suministrar por períodos consecutivos datos de precipitación y temperatura. Sin embargo estos datos son suficientes para dar una idea de las condiciones a las que está sometida la vegetación en estudio, al menos en la escala que nos interesa.

Nos basamos para este análisis en los datos de la estación Barinas Socony, colocada en la ciudad de Barinas entre los sitios 4 y 5, y mucho más baja que estos (185 m.).

Los datos son presentados en la Figura 4 como un climadiagrama hecho en base al método de Thornthwaite (Burgos y Vidal, 1951). De acuerdo con ello el área presenta un clima típicamente llanero, es decir con un régimen biestacional donde se diferencian claramente una estación seca y otra húmeda de aproximadamente 6 meses de duración cada una y con límites bien marcados.

El promedio anual de las precipitaciones varía bastante de un año a otro, oscilando entre 1000 y 2000 mm., siendo la media para los últimos 33 años 1552,6 mm.

La marcha de las temperaturas a lo largo del año es uniforme. La temperatura media anual de 7 años (1954-60) es 27,0 °C, con una diferencia entre el mes más frío y el

más cálido de  $2,7^{\circ}\text{C}$ . Para este mismo período la mínima absoluta fué de  $15,7^{\circ}\text{C}$  y la máxima absoluta de  $38,3^{\circ}\text{C}$ .

Se trata pues de un área megatérmica, con isoter<sub>er</sub> mia anual y cuyo régimen hídrico es biestacional.

CLIMADIAGRAMA SEGUN THORNTHWAITTE

BARINAS SOCONY - 8°37'N-70°13'W- 185m.

E.V.P.: promedio de 1954-60

pp. : promedio de 1941-74

(1552,6 mm.)

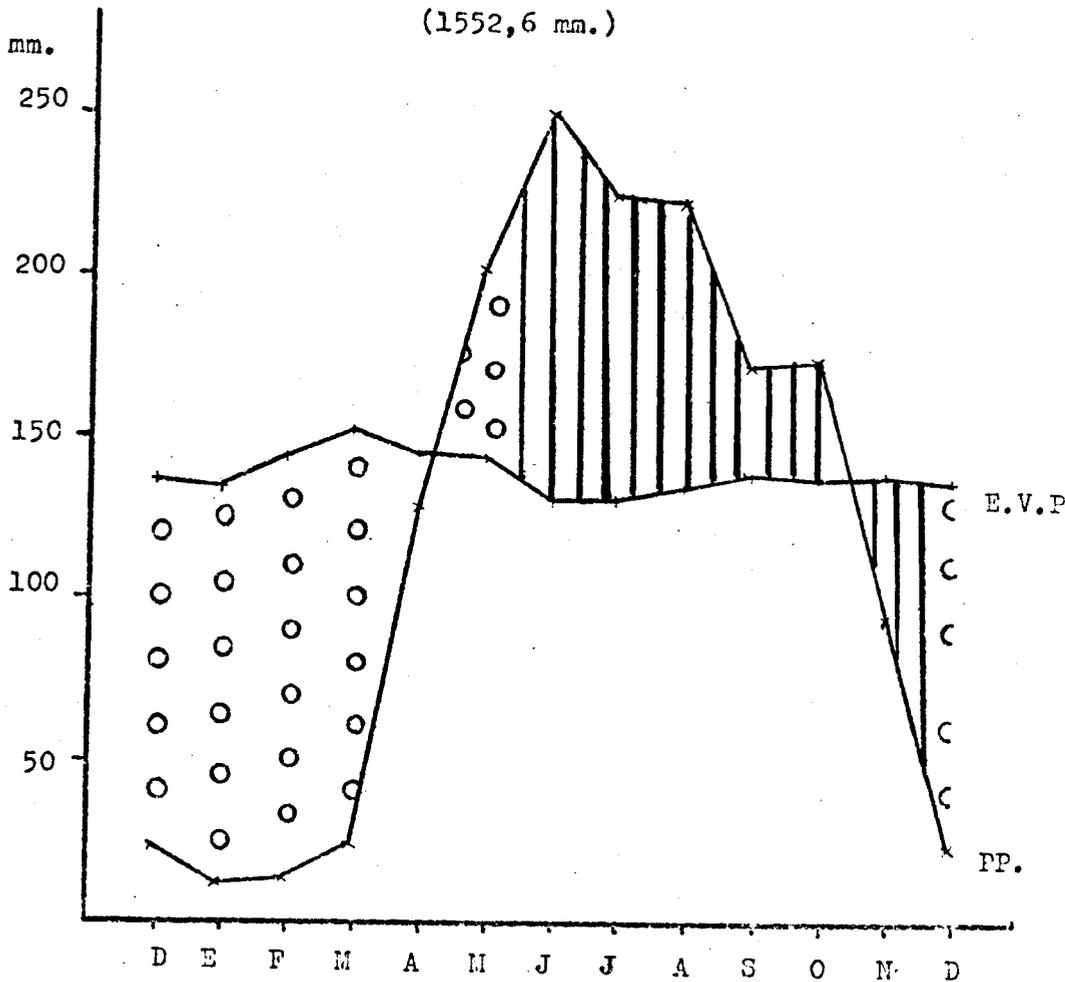


FIGURA 4

## II.4. VEGETACION.

Como ya hemos dicho, la vegetación del área de estudio es una sabana seca cerrada que aparece como una matriz de plantas herbáceas con árboles bajos.

En líneas generales se pueden distinguir tres estratos.

Un primer estrato de 1,5 m. a 6 m. dominado por árboles bajos. Se encuentran allí Curatella americana, Byrsonima crassifolia, Byrsonima coccolobaefolia, y Bowdichia virgiloides como elementos principales. Son plantas típicas de sabanas casi en toda la América tropical; son perennifolias de hojas coriáceas y con una corteza muy eficiente como protección a las quemas más o menos anuales de este tipo de vegetación. Se encuentran también Xylopia aromatica, Genipa caruto, Roupala complicata, Cochlospermum virtifolium.

El segundo estrato está dominado por gramineas entre 30 y 150 cm., que casi desaparece durante las quemas que ocurren en la época seca. En este estrato se encuentran Trachypogon plumosus, Casearia sylvestris, Trachypogon vestitus, Ichthyothre terminalis, Axonopus canescens, Thrasya sp., Desmodium barbatum, Desmodium canum, Galactia jussieuana, Pavonia cancellata, Palicourea rigida, Eupatorium sp., Cyperus sp., Cassia sp.

El tercer estrato va de 0 cm. a 30 cm. y está compuesto principalmente por hierbas dispersas. Entre las especies más comunes se encuentran algunas de los géneros Polygala, Euphorbia, Bulbostylis, Fimbristylis.

### III. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

#### III.1. BYRSONIMA CRASSIFOLIA (L) H.B.K.

Fam. Malpighiaceae

Se trata de un árbol perennifolio de 3 a 6 m. de alto, típico de la vegetación de sabana en Venezuela y que recibe en este país el nombre común de manteco o chaparro manteco. Su distribución abarca la América tropical.

El tronco y las ramas son ligeramente retorcidas. El crecimiento es apical (las ramas se diferencian a partir de las yemas apicales). En este mismo sentido crecen las hojas por pares, opuestas. Estas hojas son coriáceas de forma ovalada con el ápice en punta y unidas al tallo por un corto pecíolo, con estípulas. Las jóvenes están cubiertas por un tomento ferruginoso principalmente en su cara inferior. Las hojas de B. crassifolia son de las más gruesas de los árboles llaneros con 315 de espesor; las células del mesófilo son muy alargadas. Los estomas son hundidos; en los Llanos Altos Centrales se han medido 14,5 por  $\text{cm}^2$ . (Mérida y Medina, 1967), nuestras mediciones en los Llanos Occidentales indican de 20 a 26 estomas por  $\text{cm}^2$ . En las Tablas 1 y 10 se dan medidas sobre algunos caracteres hechas en nuestra área de estudio.

Las inflorescencias son racimos que rematan la sucesión de hojas en el extremo de cada rama. Se compone de

flores pequeñas, pedunculadas, de color amarillo que tienen 5 pétalos iguales, 10 estambres y 3 estilos. El ovario es súpero, 3 locular y con un óvulo por cada lóculo con placentación axilar. El cáliz es persistente. Bawa, 1973, indica un número de cromosomas por gameto de 12, otros autores han reportado 10.

En nuestra área de trabajo B. crassifolia comienza a florecer en enero y sigue en febrero. En marzo comienza a fructificar y sigue en fruto durante abril y mayo. Los datos de Monasterio, 1968, indican un adelanto de 2 meses en la floración de los individuos de los Llanos Centrales en comparación con los medidos por nosotros. Pero en todo caso el período reproductivo ocurre durante la estación seca. La producción de hojas nuevas también ocurre en la estación seca pero las hojas se mantienen durante la estación húmeda.

III.2. CURATELLA AMERICANA L.

Fam. Dilleniaceae

Es un árbol perennifolio que puede alcanzar 6 m. de alto, típico también de las sabanas venezolanas donde recibe el nombre de chaparro. Se distribuye por la América tropical.

El tronco y las ramas son muy retorcidos.

Las hojas son simples y alternas, son grandes y onduladas, de superficie áspera y textura coriácea; no son tan gruesas como las de B. crassifolia, con 210  $\mu$  de espesor. Las células del mesófilo son en empalizada. Los estomas están salidos y de acuerdo a nuestros datos son de 32 a 43 por  $\text{cm}^2$ . con un tamaño de 17 x 8 a 21 x 10  $\mu$ ; Mérida y Medina, 1967, han medido en individuos de los Llanos Altos Centrales 16,2 estomas por  $\text{cm}^2$ . con un tamaño de 17 x 10  $\mu$ . Otras medidas de caracteres para el área de nuestro estudio se encuentran en las Tablas 1 y 10.

Las inflorescencias son paniculas axilares que crecen sobre las cicatrices foliares de las ramas viejas, a veces pueden ser terminales en las ramas jóvenes. Las flores son pequeñas, blancas, con 4 ó 5 pétalos libres pero imbricados. Los estambres son numerosos y persistentes rodeando al fruto. El ovario es súpero con dos carpelos connados en la base, cubiertos por numerosos pelos y generalmente biovulados con placentación basal. El polen es de gramos más

o menos esferoides de unos 23 x 20 (Dickison 1967).

Bawa, 1973, encuentra un número de cromosomas en los gametos de 12.

En el área de nuestro estudio, C. americana comienza a florecer en diciembre y sigue en flor durante enero. En febrero comienza a fructificar y sigue en fruto durante marzo y abril. Esto coincide perfectamente con las observaciones de Monasterio, 1968, para los Llanos Altos Centrales.

Lo mismo que B. crassifolia, la producción de hojas nuevas ocurre durante la época seca, pero las hojas permanecen en la planta durante la época lluviosa.

Tanto en B. crassifolia como en C. americana se han observado plántulas a principios de la época seca, pero sería difícil precisar el momento en que ocurre la germinación.

#### IV. DIFERENCIACION DE POBLACIONES POR MEDICION DE ATRIBUTOS MORFOFUNCIONALES

##### IV.1. BASES Y METODOLOGIA.

Como ya hemos explicado anteriormente, el tipo de sabana cuyas especies principales de árboles queremos estudiar se distribuye sobre un sistema de colinas separadas entre sí por los ríos que las han cortado. Nuestro primer interés es saber si esta separación ha sido suficiente para aislar los grupos de individuos de las especies en estudio, de modo que cada grupo represente una población, o si por el contrario no hay ningún tipo de aislamiento y los grupos ubicados en las distintas colinas forman una sola población.

El sistema que hemos empleado para dilucidar este problema ha sido el de determinar si las variaciones de varios caracteres morfofuncionales de una colina a otra son estadísticamente significativas.

Los análisis bioquímicos son muy usados para este tipo de trabajo dado que permiten detectar con mayor precisión las variaciones existentes. Sin embargo las comparaciones basadas en caracteres morfológicos han sido y siguen siendo muy usadas dado que por ellas se pueden detectar variaciones a un nivel que si bien no es tan fino como el que se logra usando métodos bioquímicos, es muy útil en traba -

jos que no requieren tanta precisión, y que tienen la ventaja de que los caracteres son más fáciles de medir (Mettler y Gregg, 1969).

Las variaciones fenotípicas en general, entre ellas las de los caracteres morfológicos, pueden ser de origen genotípico o de origen ambiental. En este trabajo nos interesan las de origen genotípico puesto que queremos investigar si existe un cierto grado de aislamiento reproductivo (Stebbins, 1957).

En base a este criterio se escogieron los siguientes caracteres:

relación largo/ancho de la hoja

tamaño de las células guardianes de los estomas

número de estomas por unidad de superficie

número de flores por inflorescencia

número de pares de hojas antes de la inflorescencia.

En cada una de las 5 localidades escogidas (ver parte II) se tomaron muestras de 100 individuos de C. americana y 100 de B. crassifolia.

A fin de mantener cierta homogeneidad dentro de las muestras en cuanto a varios parámetros de manera de hacerlas comparables, se estableció como criterio de escogencia de los individuos el que tuvieran un estado fisiológico más o menos equivalente y para ello se escogió a todos aque

llos que fueran mayores de 2 m. y que hubieran florecido.

El desarrollo de las estructuras vegetales varía frecuentemente con el tiempo aún en la misma planta, de modo que es posible que en las hojas de un mismo período de crecimiento haya diferencias en su morfología entre las más jóvenes y las más viejas. El factor tiempo es pues un parámetro a considerar y por ello se ha tratado de mantenerlo como una constante en la medición de los caracteres que nos interesan.

Con este criterio se fijó para C. americana hacer las mediciones en la segunda hoja del crecimiento del período correspondiente a finales de 1973 y principios de 1974. Se escogió la segunda dado que la primera presenta un crecimiento completamente anómalo con respecto al resto de las hojas, la segunda en cambio mostró ser la más desarrollada a razón de su antigüedad con respecto a las otras, ser bien formada y estar presente en la mayoría de los ejemplares.

En B. crassifolia se fijó para hacer las medidas una de las dos hojas del primer par dado que es este el más desarrollado y el único en estar presente en todos los ejemplares. Se midió el primer par del crecimiento correspondiente al mismo período anterior, es decir finales de 1973 y principios de 1974.

De cada individuo se tomaron las siguientes medi

das:

- 1.- Largo y ancho de la hoja: se consideró el largo como la distancia desde el ápice hasta la unión del pecíolo con la hoja, medida sobre la nervadura principal. Se consideró el ancho como la distancia entre los bordes de la hoja en su parte mas ancha.
- 2.- Número de flores en una inflorescencia.
- 3.- Número de estomas por superficie ( $\text{cm}^2$ ).
- 4.- Largo y ancho de las células guardianes de los estomas en 10 individuos de cada especie en cada uno de los sitios. Las mediciones se hicieron sobre la impresión de jada por ellas en películas de colodión. Se escogió una hoja de cada individuo (en general la misma que en 1) y se midió en ella las células guardianas de 4 estomas.
- 5.- Número de pares de hojas antes de la inflorescencia en B. crassifolia.

Para cada caracter se calculó el valor promedio en cada localidad para cada especie.

Se compararon los resultados de los distintos sitios entre sí para definir si son o no significativamente diferentes (de acuerdo con los parámetros usados). Esta comparación se hizo realizando un análisis de varianza complementado con una prueba de Newman-Keuls para cada caracter.

#### IV.2. RESULTADOS Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos se resumen en 4 Tablas.

La Tabla 1 comprende las medias con sus errores de los valores para cada caracter en cada sitio.

La Tabla 2 presenta los coeficientes de variación para cada caracter en cada sitio. Se observa que el número de flores por inflorescencia es un caracter altamente variable en todos los sitios y en las dos especies. Lo mismo ocurre con el número de pares de hojas antes de la inflorescencia en B. crassifolia. Esto tal vez puede ser un reflejo de que estos caracteres dependan mucho más de la edad que los otros considerados, ya que como explicamos en la sección anterior los individuos fueron escogidos de acuerdo con ciertas condiciones mínimas que marcaban una cota inferior pero no existió una cota superior.

Tal como se dijo estos datos fueron procesados con un análisis de varianza cuyos resultados se expresan en la Tabla 3. Se observa que excepto en un caso (flores por inflorescencia en C. americana) la diferencia entre los distintos sitios de trabajo es mayor que la que existe entre los individuos de un mismo sitio.

Sin embargo no obtenemos por este medio información sobre cuales son los sitios distintos, ni existe una

cuantificación de esas diferencias. Para ello se trataron los datos con la prueba de la Mínima Diferencia Significativa de Newman-Keuls. La Tabla 4 resume los resultados de esta prueba indicando si las diferencias entre los sitios para cada carácter son significativas o no, a un nivel de confianza del 95%.

Consideramos como poblaciones distintas a los grupos de individuos de cada uno de los sitios si entre ellos las diferencias dadas por la variación de los caracteres estudiados son significativas.

Analicemos en primer lugar los resultados obtenidos para C. americana. Observamos que entre el sitio 1 y el resto las diferencias son mucho mayores que entre los otros sitios entre sí. De modo que podemos pensar en la existencia de dos poblaciones: una en el sitio 1 y otra en los sitios 3, 4 y 5

En el caso de B. crassifolia los resultados parecen indicar que podría haber una población en el sitio 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. Se observa que la diferenciación de las poblaciones está (como es lógico suponer) en función de la distancia. De la misma manera la propagación vegetativa (que como se ve

r  en la parte VI es de gran importancia para estas especies) debe tener mucha influencia en la diferenciaci n de las poblaciones, dado que la reproducci n por este medio no permite recombinaci n gen tica.

Al escoger las dos poblaciones con las cuales se realizar  el trabajo en adelante, una de ellas fu  los individuos del sitio 1 y la otra fu  los individuos de uno cualquiera de los otros sitios. Por razones de comodidad en el trabajo y facilidad de acceso se escogi  como segunda poblaci n los individuos del sitio 4 para estudiar la distribuci n de los grupos de edad y los individuos del sitio 5 para el estudio de las posibilidades de reproducci n sexual.

## V. DISTRIBUCION DE LOS GRUPOS DE EDAD EN DOS POBLACIONES

### V.1. BASES Y METODOLOGIA

El cálculo de la edad de los árboles se ha resuelto tradicionalmente contando los anillos de crecimiento del leño los cuales se correlacionan con distintas estaciones climáticas anuales. Para la gran mayoría de las especies tropicales este sistema no funciona dado que no se observa la formación de anillos. Esto se ha correlacionado con la falta de estacionalidad térmica de las zonas tropicales, sin embargo la estacionalidad hídrica es muy marcada en algunos ambientes de estas zonas. Este es el caso de las regiones de sabanas, y por ello pensamos que en las leñosas de estas regiones que sufran dicha estacionalidad hídrica podrá observarse la formación de anillos en su leño que indiquen distintos periodos de crecimiento.

En las dos especies que nos interesan se observó la formación de dichos anillos, pero se hizo evidente que su secuencia no correspondía a una relación periódica. Una prueba de ello es el haber encontrado en varios casos el mismo número de anillos en dos ramas consecutivas, lo cual implica que no hay relación entre los anillos y la edad puesto que una rama siempre es más vieja

que la que le sigue. Esto parece indicar que solo en algunos años los individuos de estas especies sufren la fuerte estacionalidad hídrica de la zona.

Se hace necesario, pues, establecer algún otro criterio para determinar en un individuo leñoso en estas condiciones la edad absoluta o al menos el rango de edad en el cual se encuentra.

Es evidente que la altura de la planta y el grosor de su tallo tienen una relación directa con la edad del individuo (siempre que este no haya sufrido algún trastorno grave). Si bien es cierto que con estos atributos no puede determinarse la edad absoluta de un individuo, permiten decir el rango de edad en que se encuentra y tienen la ventaja de ser fáciles de medir. Algunos autores (Hartshorn 1975) han usado estas medidas para determinar grupos de edad en poblaciones de árboles. Con esta misma finalidad se hace uso de estos parámetros en este trabajo.

La altura es un parámetro muy relacionado con la edad de una planta aunque en general difícilmente todos los períodos de crecimiento de un individuo presentan la misma variación con la altura. Hay etapas de crecimiento muy activo en las cuales esta variación es muy poca o no existe. Esto implica que la relación entre la altura y la edad no siempre es lineal y por esta razón no conside-

ranos conveniente usar la altura como único parámetro para determinar grupos de edad.

La medición del grosor (diámetro o circunferencia) del tallo suministra otro parámetro relacionado con la edad. Al igual que la altura, dicha relación no es lineal en todos los períodos de la vida de un individuo. Sin embargo pensamos que su variación no coincide forzosamente con la altura. Es decir, un período de gran variación en la altura puede corresponder con una gran variación en el diámetro del tallo, pero puede ser que el diámetro varíe poco o no varíe. En general pensamos que en un período de crecimiento en altura muy acentuado la variación del diámetro no debe ser muy apreciable; y lo mismo a la inversa.

Consideramos además que la variación del diámetro a través del tiempo y a lo largo del eje de crecimiento de la planta puede no ser uniforme dado que en este anambiente es muy frecuente que el crecimiento vertical sea truncado y ocurran sucesivos retoños. Es evidente que el retoño tiene que reiniciar el crecimiento completo de su parte aérea pero está en evidente ventaja con las plántulas con respecto al desarrollo del sistema subterráneo. 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 de

alguna manera y para ello es bueno tener una relación del diámetro del tronco del individuo a ras del suelo y a 1 m. de altura. Un individuo que haya retoñado sucesivas veces presenta un cierto desarrollo secundario del tronco en su base cuyo diámetro puede llegar a ser considerable (equivalente a un adulto) de modo que si sólo se tonara en cuenta esta medida no podría diferenciarse entre un adulto y un retoño. De la misma manera al tonar el grosor como diámetro a un nivel superior, digamos 1 m. no habría posibilidad de diferenciar entre un retoño y una plántula. De modo que el parámetro correspondiente al grosor estará determinado por esas dos medidas.

Tenemos entonces dos parámetros de fácil medición pero que si bien están relacionadas con la edad, esta relación no es forzosamente lineal. Sin embargo en vista de que los parámetros no están directamente relacionados entre sí, una combinación de los dos dará una mejor idea del tamaño de los individuos. Una buena manera de lograr esa combinación es mediante una expresión matemática que relacione ambos parámetros.

Debemos expresar en primer lugar la relación por la cual se va a combinar las dos medidas por las que se obtendrá el parámetro correspondiente al grosor. Matemáticamente el producto de una medida por otra o por la inversa de la otra no es conveniente puesto que si la

planta no alcanza 1m. el resultado será cero o infinito respectivamente, independientemente del diámetro de la base del tallo; de modo que una expresión de este tipo no indica nada. La resta tampoco tiene sentido puesto que para una planta que no alcance 1 m. el grosor estará representado por la medida del diámetro de la base del tronco y ese valor puede o no ser mayor que el correspondiente a la resta de los dos diámetros en un árbol adulto y en ese caso no se notaría la diferencia entre esos dos individuos. La suma parece ser la relación más conveniente: las plántulas tendrán un valor muy bajo, los retoños tendrán un valor bajo pero mayor que el de las plántulas y los árboles adultos tendrán un valor tanto más grande cuanto más viejos sean, lo cual da una idea bastante buena de la realidad. El grosor vendrá dado pues por la relación:

$$C_0 + C_1$$

donde  $C_0$  es la circunferencia del tronco a ras del suelo y  $C_1$  es la circunferencia del tronco a 1 m. de altura.

Tenemos entonces ahora solo dos parámetros: altura y grosor que, como ya dijimos anteriormente, deben ser combinados de alguna manera que permita diferenciar distintos grupos de edad. La relación de tipo suma o producto parece ser la más indicada. Se hizo una comparación entre estos dos tipos de relación para determinar el más

conveniente a usar. La Figura 5 muestra el efecto que tiene sobre la relación final el que los dos parámetros estén relacionados con una suma o con un producto (los datos que se emplean son los de los veinte primeros individuos de C. americana de la población del sitio 4, Tabla 8). En este gráfico puede observarse como si bien la forma de la curva es la misma, el producto muestra ser mucho más sensible que la suma a las diferencias que existan entre los individuos con respecto a los parámetros usados, y por lo tanto la variación entre los individuos se hace mucho más clara.

Con estas observaciones queda claro que la relación entre los parámetros usados que mejor cumple con nuestras exigencias es la siguiente:  $A (C_0 + C_1)$  donde  $A$  es la altura del individuo,  $C_0$  es la circunferencia del tronco a ras del suelo y  $C_1$  es la circunferencia del tronco a 1 m. de altura (todo esto expresado en cm. en nuestro caso). A esta relación la hemos llamado índice  $I$ , el cual ha sido calculado para todos los individuos y en base al cual se expresan los resultados de este trabajo.

Como ya se dijo en la parte IV, los datos usados en esta parte se obtuvieron de las poblaciones de las dos especies localizadas en los sitios 1 y 4. En cada población se hizo una serie de censos rectangulares de 30 x 2 m. hasta completar 100 individuos de cada especie. De

cada individuo se midió: altura, circunferencia del tronco a ras del suelo, circunferencia del tronco a 1 m. de altura, ocurrencia de floración este año (1974) y grado de ataque a las hojas según una escala cualitativa (0: no hay ataque, 3: todas las hojas están atacadas).

La morfología de los individuos de Byrsonina crassifolia ha permitido obtener de esta especie un dato adicional. Hemos observado que las cicatrices dejadas por la base de las hojas son muy marcadas de modo que son fácilmente reconocibles a lo largo de las ramas y también a lo largo del fuste aunque con mayor dificultad. De esta manera conociendo el número de pares de hojas producido anualmente en una rama se puede tener una idea del número de años de un individuo. Como ya se dijo en la parte IV.1., se tiene el cálculo del número de pares de hojas promedio por individuo producidos en el período de crecimiento correspondiente a finales de 1973 y principios de 1974. El número de cicatrices por individuo se contó desde la base del tronco hasta el crecimiento logrado en el año 1974 a lo largo de la rama principal. Este cálculo se hizo en 20 individuos de cada población. De cada uno de estos individuos se tomó además medidas de altura y circunferencia del tronco a ras del suelo y a 1 m. de altura. De esta manera se puede establecer una cierta relación entre los grupos de edad dados por distintos rangos del índice

I y la edad calculada por en número de cicatrices folia-  
res.

COMPARACION DE LOS INDICES

$I = A + C_0 + C_1$  —+—

$I = A ( C_0 + C_1 )$  —. —

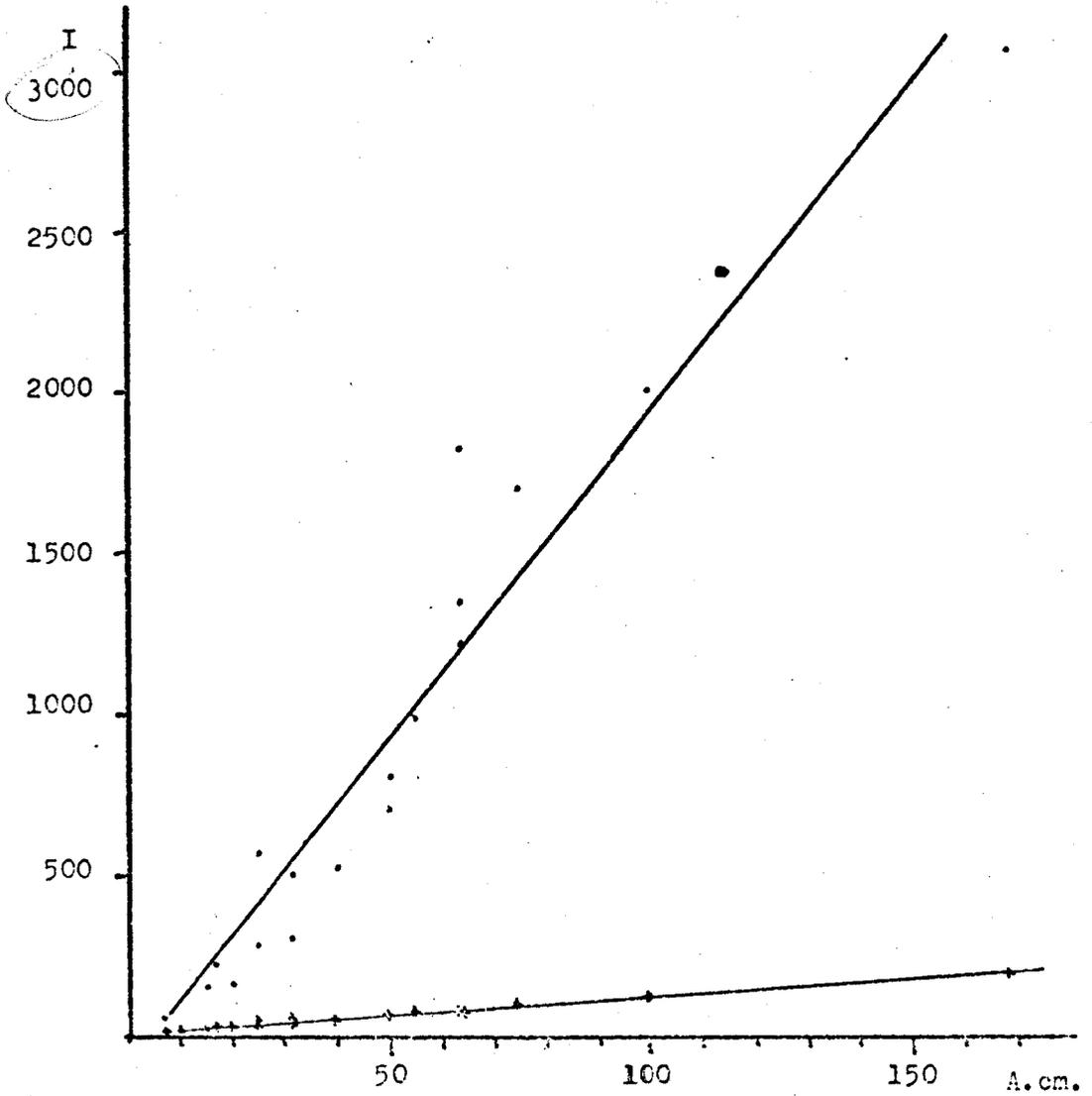


FIGURA 5

V.2. CONSIDERACIONES SOBRE EL CRECIMIENTO DE INDIVIDUOS  
DE BYRSONIMA CRASSIFOLIA

La posibilidad de obtener algún dato sobre el número de años de los individuos de esta especie y tener un índice directamente relacionado con el tamaño, nos permite establecer alguna relación entre estos dos parámetros, es decir tiempo y tamaño. Entendemos la variación del tamaño en el tiempo como crecimiento. De modo que nuestros datos nos permiten establecer una posible curva de crecimiento de los individuos, que sería muy laboriosa de obtener por otros métodos. En la Figura 6. está representada dicha curva, la cual establece la correspondencia que hay entre el tamaño del individuo dado con valores del índice I y la edad calculada por el conteo de cicatrices foliares.

Se nota que el comportamiento es el mismo en las dos poblaciones estudiadas, de modo que trataremos el problema en conjunto.

Se pueden distinguir tres grandes etapas en el crecimiento.

Una primera etapa en la que 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 etapas. Observaciones de los individuos muestran que este crecimiento es a lo largo del eje central, es de-

cir hay poca o ninguna ramificación. Se puede ver en las tablas 5, 6, 7 y 8 que se encuentran en esta etapa los individuos que son retoños o plántulas que no están en capacidad de reproducirse.

Una segunda etapa en la que están los individuos con un I entre 7.000 y 10.000. El límite entre esta etapa y la precedente parece ser el momento en que los individuos se vuelven reproductivos, ya que como podemos constatar en las Tablas 5, 6, 7 y 8 los individuos con un I menor que 5.000 no han florecido nunca y los individuos con un I mayor que 7.000 han florecido todos.

Durante esta etapa el crecimiento es extraordinariamente lento, y de acuerdo con nuestros datos duraría unos 20 años. Es posible que el número de pares de hojas nuevas varíe con los años, principalmente pensamos que este número es mayor en la primera etapa, pero el tamaño de los individuos en esta segunda etapa no permite suponer que el número de pares de hojas posibles por año haya sido tan grande que pudiera introducir un error mayor de 10 años en los cálculos. De modo que a esta altura del desarrollo existiría una etapa de crecimiento muy lento que duraría entre 10 y 20 años. Este fenómeno tal vez se deba al cambio de distribución de energía que puede ocurrir en esta etapa. Como ya hemos dicho los individuos justo comienzan a ser reproductivos, pero además comienza

en ellos un proceso de ramificación, todo lo cual debe implicar un cambio en la distribución de la energía. Es decir, ésta comienza a ser utilizada en otras actividades y su disponibilidad para el crecimiento (vertical y en grosor) disminuye. Es posible que el fuego contribuya a desajustar el balance energético eliminando parte de las hojas; aunque no creemos que sea el responsable de este estancamiento en el crecimiento vertical y en grosor.

Una vez superada esta etapa, los individuos entran en una tercera donde el crecimiento vuelve a ser tan rápido como en la primera.

Estamos concientes de que el número de datos es muy limitado para poder trazar la curva de crecimiento más correctamente, pero consideramos que no puede ser casual que las curvas para las dos poblaciones tengan la misma forma, e inclusive los mismos valores. De la misma manera tampoco puede ser casual que el único punto con valores altos esté precisamente sobre la extrapolación de la curva obtenida y que este hecho se repita en las dos poblaciones. Tomando esto en cuenta podemos aventurar que hasta una edad bastante avanzada (del orden de los 70 años) el crecimiento de los individuos no parece disminuir su ritmo y, como se verá en la próxima sección, estos siguen siendo reproductivos.

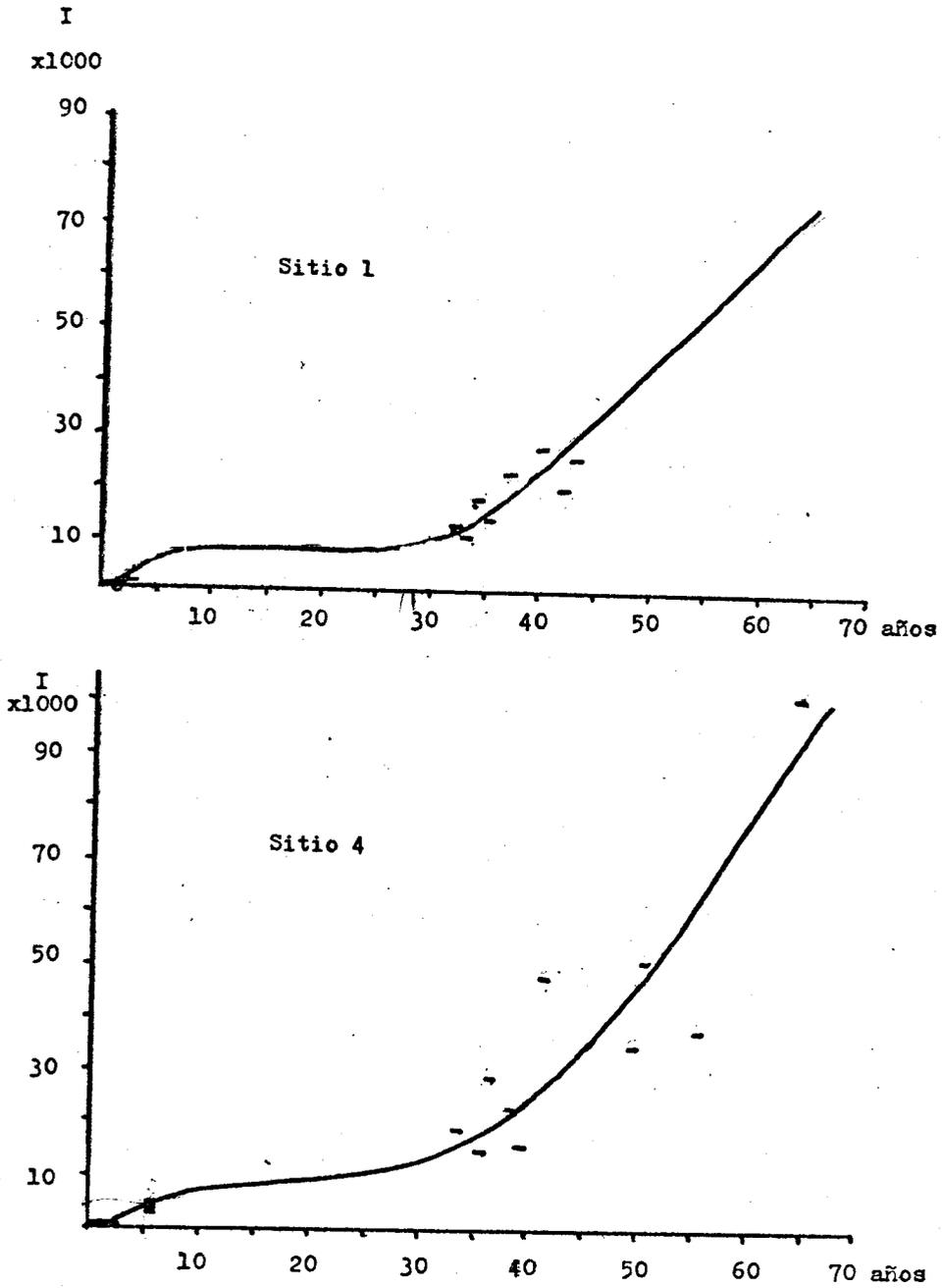


FIGURA 6

Curva de crecimiento de los individuos de

*Byrsonima crassifolia*

### V.3. RESULTADOS Y DISCUSION

Se presentan los datos obtenidos en las 4 poblaciones en 4 Tablas: 5, 6, 7 y 8. En ellas se muestran los datos tomados para cada individuo y el índice I que se obtuvo para cada uno de ellos.

En el caso de C. americana los datos nos permiten únicamente saber si un individuo es más viejo o más joven que el resto y, una vez establecidos los grupos de edad, saber como se distribuyen los individuos en ellos para las dos poblaciones.

En el caso de B. crassifolia además de obtener la misma información que para C. americana, se tiene una idea de la edad de los individuos de acuerdo con su tamaño, como ya fué visto en las dos secciones anteriores.

Tenemos en primer lugar que definir los límites de los grupos de edad. Estos grupos de edad son delimitados de acuerdo con la distribución de los individuos según su tamaño y algunos otros caracteres que den información sobre su posición en el ciclo de vida.

Analizando los datos en las Tablas mencionadas podemos trazar una primera división entre los individuos que son reproductivos y los que no lo son. De esta división obtenemos tres grupos para ambas especies.

Un grupo de individuos juveniles, es decir no re

productivos que comprenden los jóvenes retoños y las pocas plántulas encontradas. Para B. crassifolia en este grupo se encuentran los individuos con un I menor de 5.000 y para C. americana los que tienen un I menor de 7.000.

Otro grupo con individuos adultos, puesto que todos se reproducen, integrado para B. crassifolia por los individuos con un I mayor de 7.000 y para C. americana mayor de 9.000.

Otro grupo con individuos que están en una posición intermedia entre juveniles y adultos dado que en este lapso ocurre la primera floración. En este grupo se encuentran para B. crassifolia los individuos que tienen un I mayor de 5.000 y menor de 7.000 y para C. americana aquellos que tienen un I mayor de 7.000 y menor de 9.000.

Pero notamos también que en el primer grupo descrito la gran mayoría de los individuos tienen un I menor de 1.000, para ambas especies.

Podemos en base a esto considerar los siguientes grupos de edad. Para B. crassifolia: Grupo Edad 1 de I menor de 1.000; Grupo Edad 2 de I entre 1.000 y 5.000; Grupo Edad 3 de I entre 5.000 y 7.000; Grupo Edad 4 de I entre 7.000 y 10.000; de I = 10.000 en adelante proponemos establecer un Grupo Edad cada 10.000 unidades de I.

Para C. americana los grupos de edad serían:

Grupo Edad 1 de I menor de 1.000; Grupo Edad 2 de I entre 1.000 y 7.000; Grupo Edad 3 de I entre 7.000 y 9.000; Grupo Edad 4 de I entre 9.000 y 20.000; de I = 20.000 en adelante proponemos establecer un Grupo Edad cada 10.000 unidades de I.

Comparando los límites para los grupos de edad en B. crassifolia con la curva de crecimiento de sus individuos vemos que los 3 primeros grupos de edad corresponden a la primera etapa (individuos menores de 10 años), el Grupo Edad 4 corresponde a la segunda etapa y los otros grupos de edad corresponden a la tercera etapa (aquí cada grupo de edad parece representar un período de 10 años).

Nos parece interesante hacer notar que no podemos diferenciar un grupo de edad que represente a los individuos senescentes para ninguna de las especies. En base a nuestros datos entendemos por senescentes aquellos individuos que teniendo un índice I muy alto hubieran dejado de reproducirse y se hubiera estancado su crecimiento. Ninguna de estas dos cosas parece evidente en nuestro caso. Con respecto a los individuos de C. americana podemos decir que no se encontró ninguno con un índice I mayor de 80.000 y que aún estos individuos eran reproductivos. Con respecto a los individuos de B. crassifolia algunos alcanzaron un índice I de 100.000, pero en todos los casos los individuos fueron reproductivos y la curva de

crecimiento (Figura 6 ) no muestra indicios de que la tasa de crecimiento disminuya fuertemente después que los individuos alcanzan un I de 20.000.

Tenemos entonces un conjunto de 12 grupos de edad para C. americana y 13 para B. crassifolia y nos interesa su distribución en cada población.

Las Figuras 7, 8, 9 y 10 tratan de mostrar visualmente esta distribución para cada población de cada especie.

Observamos 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. Esta gran mayoría significa en cifras que los individuos de estos grupos de edad para C. americana representan en la población del sitio 4 un 96%. Para B. crassifolia representa en la población del sitio 1 un 68% y en la del sitio 4 un 66%.

Si comparamos la Figura 6 con las Figuras 7 y 8 nos damos cuenta que esta gran mayoría se encuentra para B. crassifolia en la primera etapa del crecimiento y que luego del advenimiento de la floración y de que transcurre esa etapa de crecimiento lento el número de individuos capaces de <sup>para</sup> ~~sobrellevar~~ esa etapa es muy pequeño.

No podemos hacer este tipo de comparaciones con C. americana y el problema es realmente agudo en la

curva que presenta la distribución de los individuos en la población del sitio 4, donde la totalidad de los individuos muestreados forma parte de los tres primeros grupos de edad.

Las Figuras 11 y 12 tienen la finalidad de mostrar más detalladamente como es la distribución dentro de los tres primeros grupos edad. Vemos claramente que la gran mayoría de los individuos se ubican en el rango de I desde 0 hasta 1000.

Con la misma finalidad se elaboró las Figuras 13 y 14 donde se trata de visualizar cuales la distribución de los individuos en el rango de I de 0 a 1.000. No vemos aquí que la distribución es mucho más homogénea. De modo que el tamaño I = 1.000 es realmente un límite.

A nuestro entender la distribución de los grupos de edad que muestran estas poblaciones tiene dos explicaciones:

1. Se trata de poblaciones en vías de formación tal vez tratando de resurgir de alguna fuerte destrucción, probablemente ~~eliminación~~ de los individuos adultos.
2. Se trata de poblaciones más o menos estables cuyos individuos tienen un paso muy limitante en determinada etapa de su crecimiento.

En el caso de B. crassifolia nos inclinamos por la segunda posibilidad. Pero la situación de la población del sitio 4 de C. americana corresponde más a una interpretación del primer tipo.

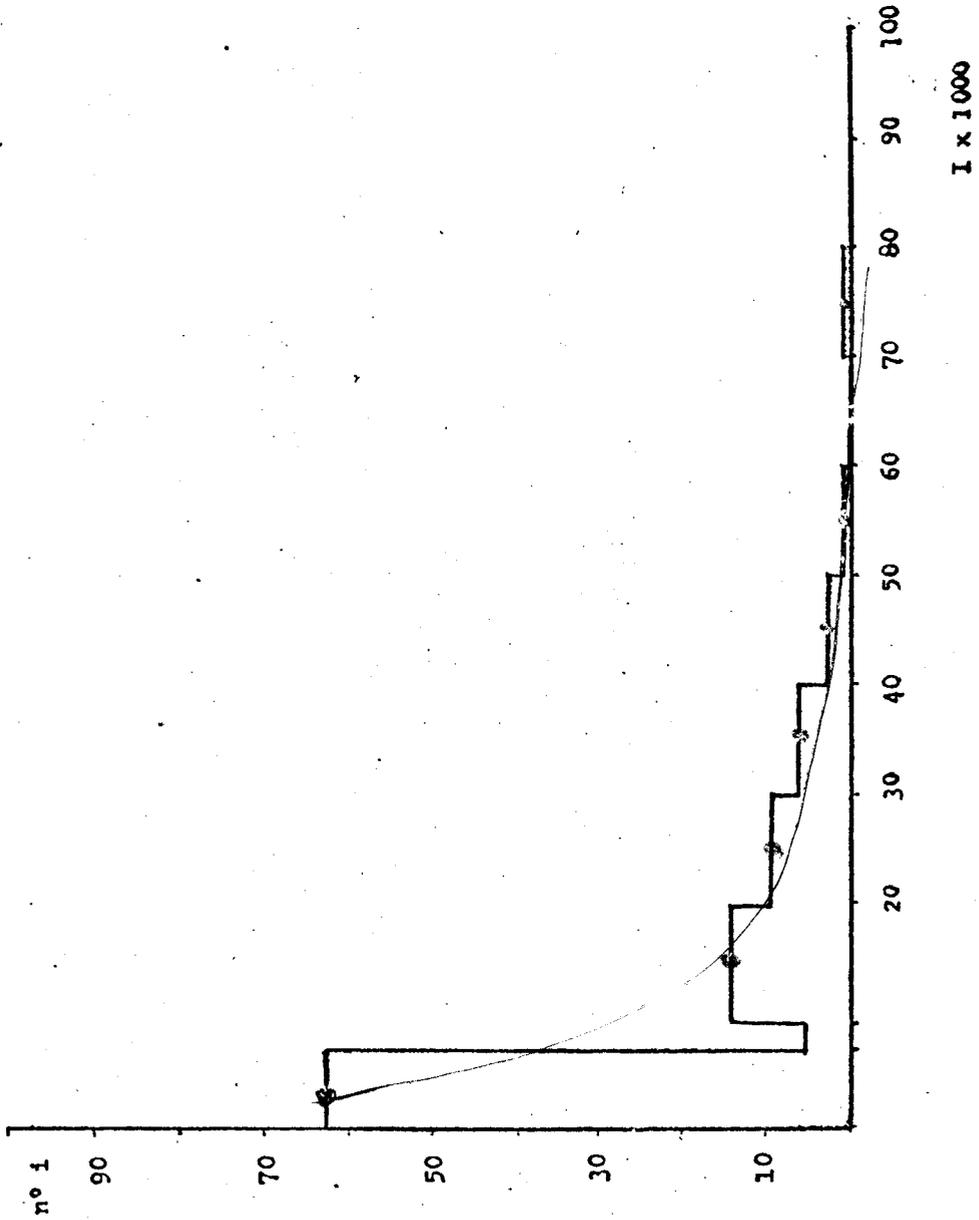


FIGURA 7

Distribución de los individuos en grupos de edad  
 en la población del sitio 1 de Byrsonima crassifolia

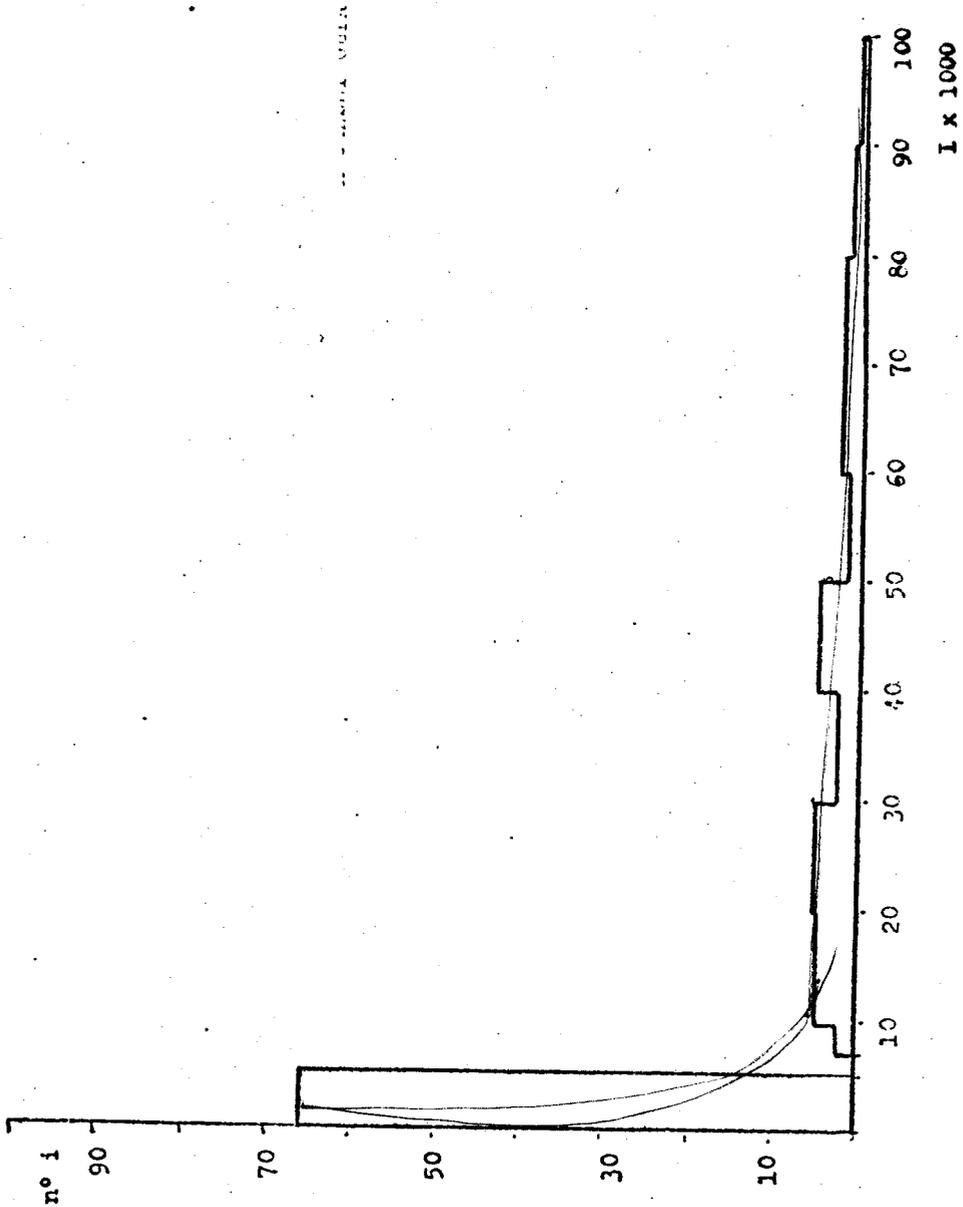


FIGURA 8

Distribución de los individuos en grupos de edad  
 en la población del sitio 4 de Byrsonima crassifolia

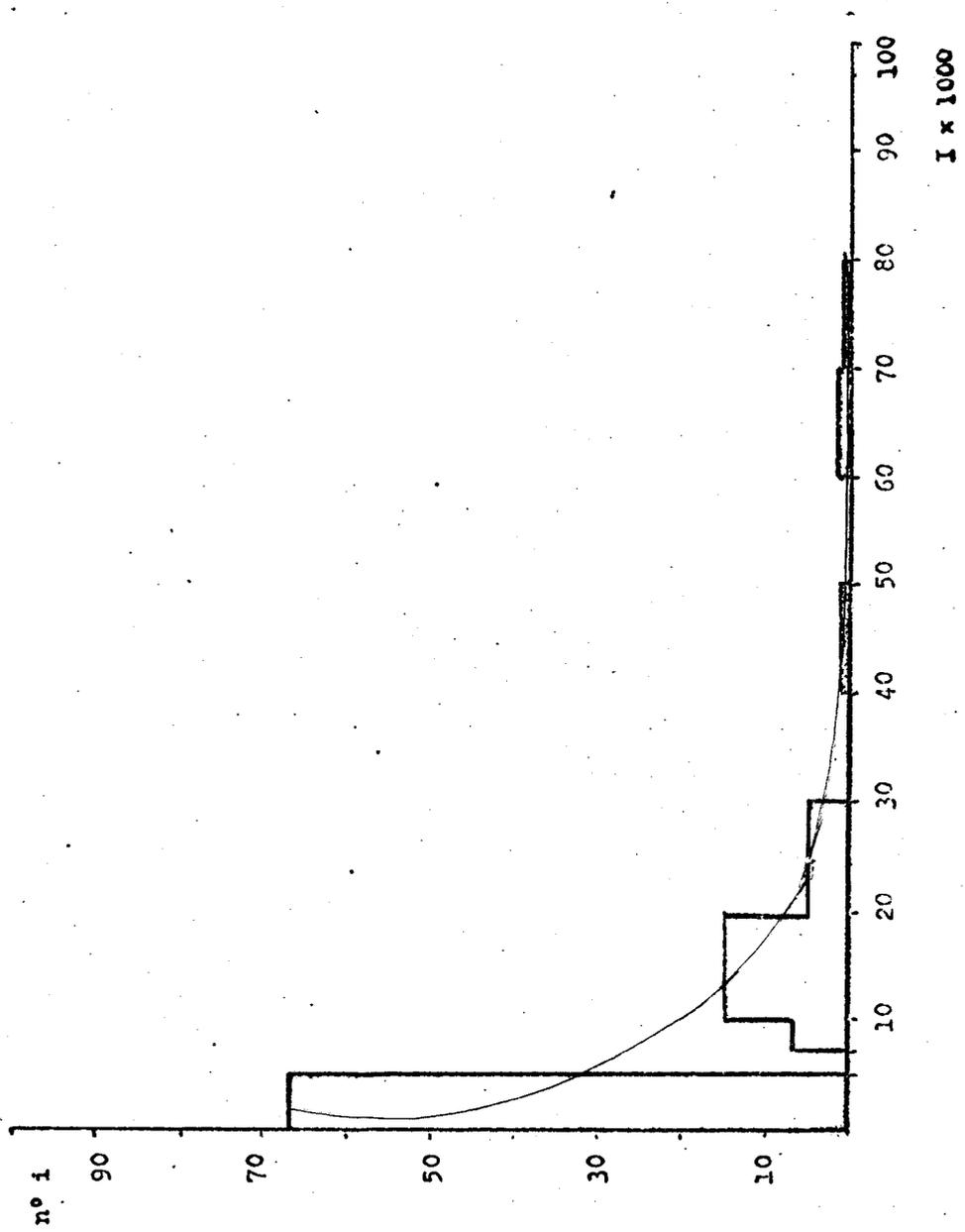


FIGURA 9

Distribución de los individuos en grupos de edad en la población del sitio 1 de Curatella americana

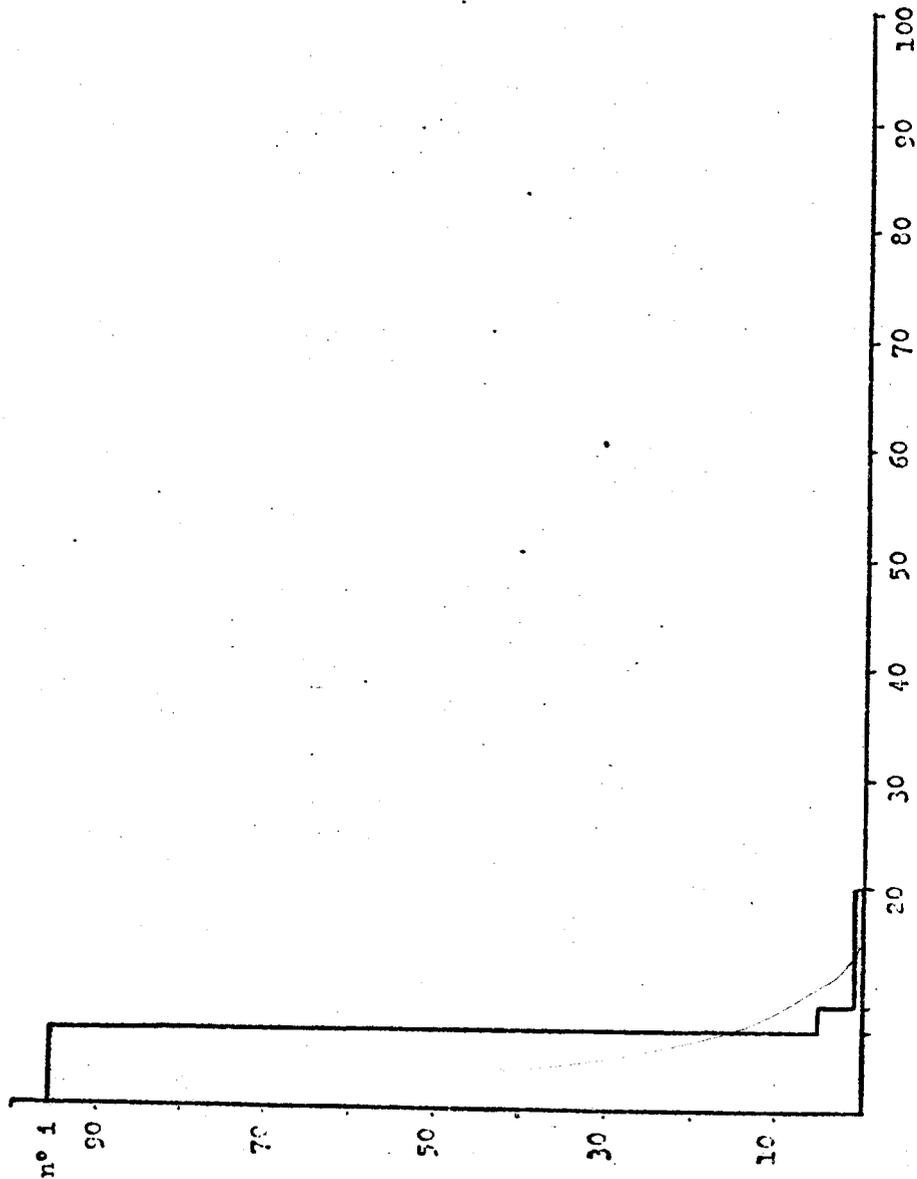


FIGURA 10

Distribución de los individuos en grupos de edad  
 en la población del sitio 4 de Curatella americana

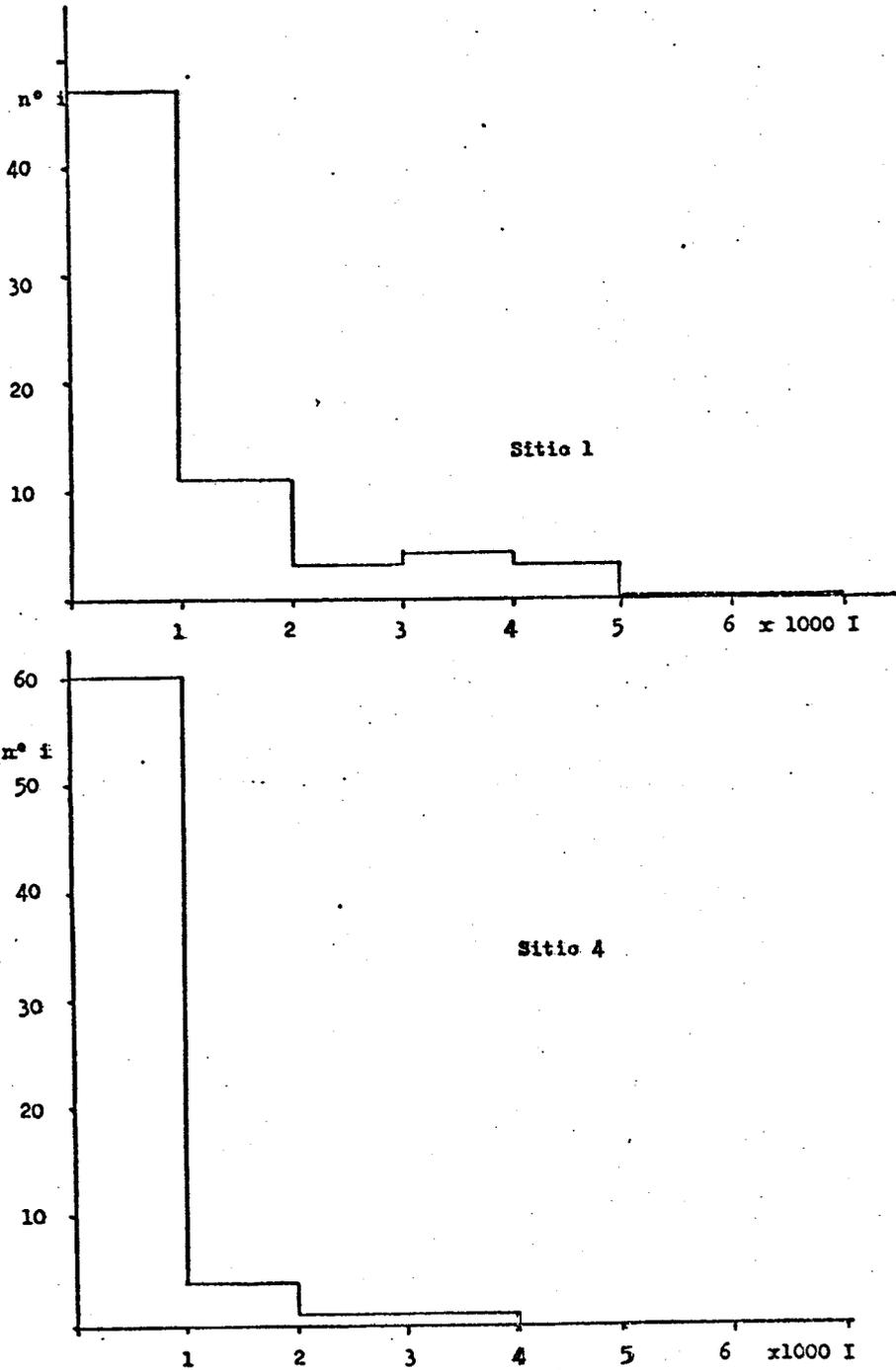


FIGURA 11

Distribución de los individuos de Byrsonima crassifolia de dos poblaciones en los 3 primeros grupos de edad .

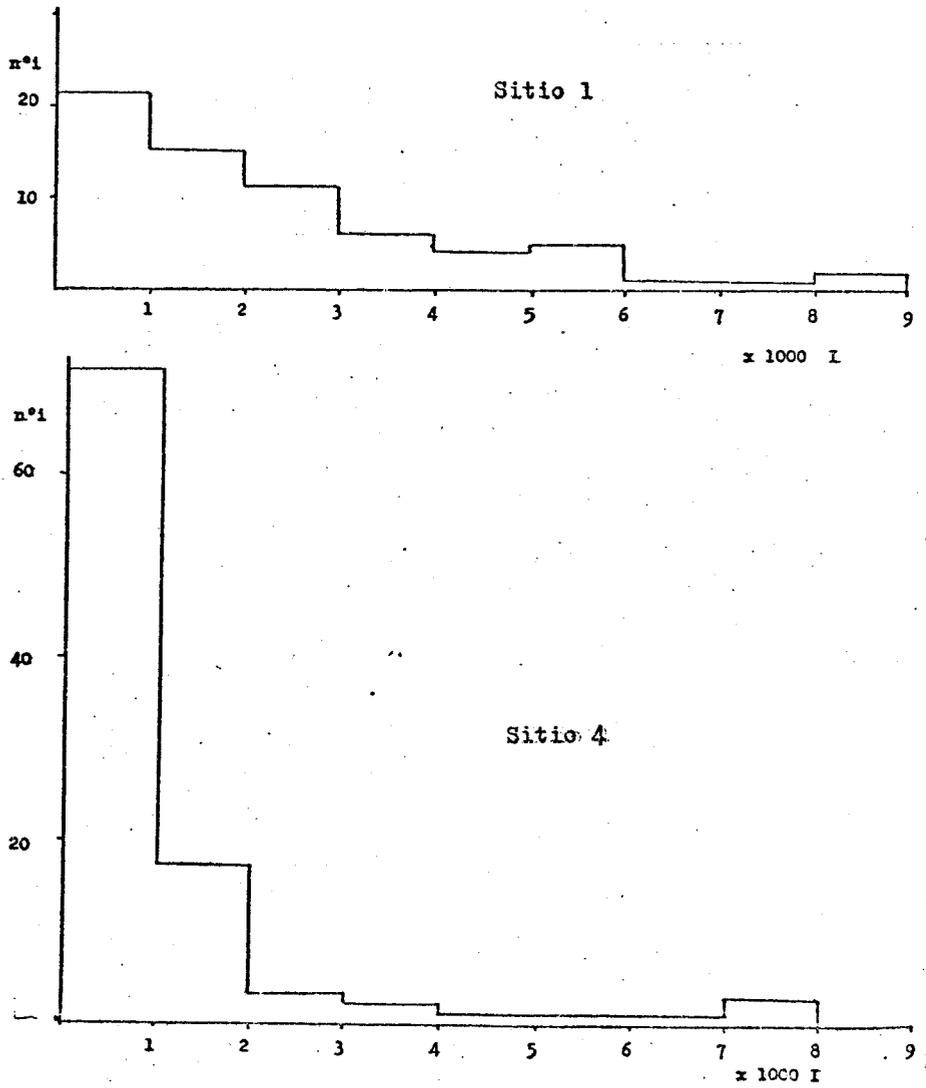
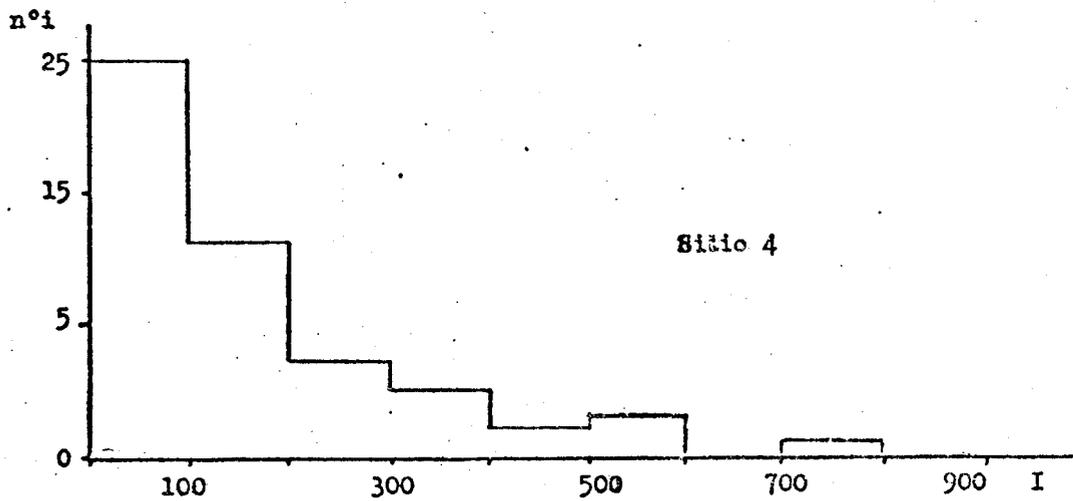
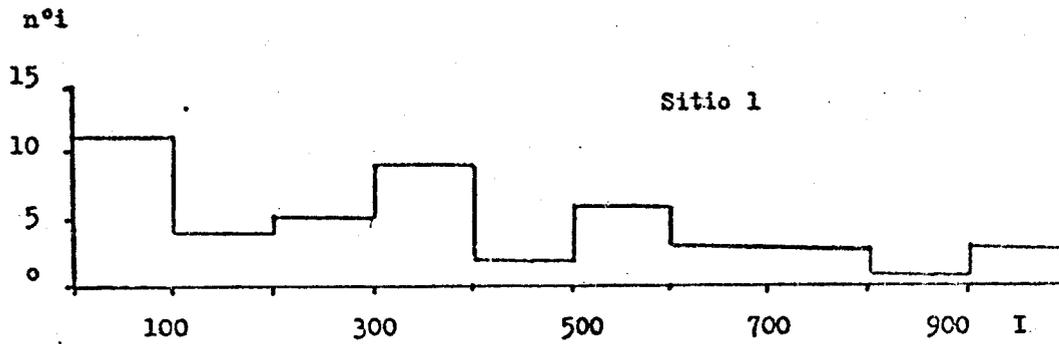


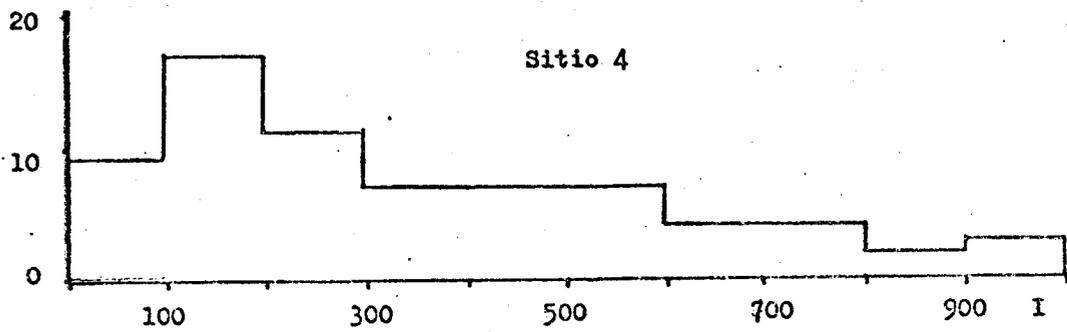
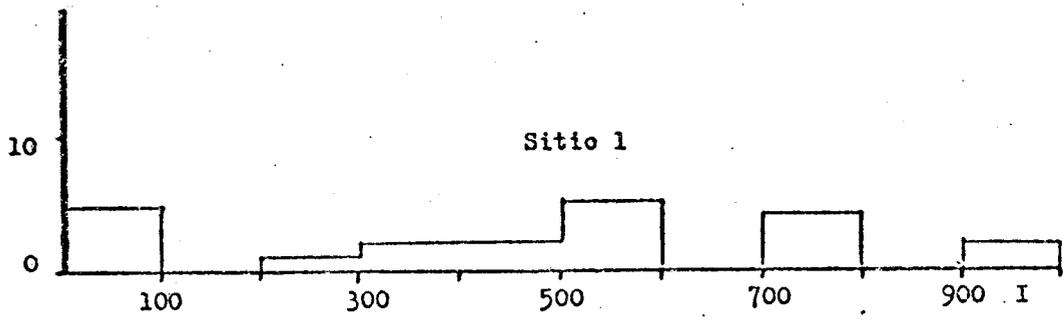
FIGURA 12

Distribución de los individuos de Curatella americana de dos poblaciones en los tres primeros grupos de edad.



F I G U R A 13

Distribución de los individuos de Byrsonima crassifolia en dos poblaciones en el primer grupo de edad.



F I G U R A 14

Distribución de los individuos de Curatella americana de dos poblaciones en el primer grupo de edad

## VI. POSIBILIDADES DE REPRODUCCION SEXUAL EN BASE AL RENDIMIENTO REPRODUCTIVO EN DOS POBLACIONES.

### VI. 1. BASES Y METODOLOGIA

Hemos notado a lo largo de este estudio que la gran mayoría de los individuos más jóvenes pertenecientes a los tres primeros grupos de edad son retoños.

Estos retoños surgen de troncos truncados en la base, es decir, del resto de un individuo adulto cuya parte aérea a desaparecido por muerte natural, por enfermedad o por haber sido cortado. En estas condiciones el retoño es un individuo bien definido. En el caso de los retoños que surgen de raíces es difícil definir si se está en presencia de dos individuos, la planta madre y el retoño, o si se trata de un solo individuo (la planta madre) y una ramificación (el retoño). Sin embargo los retoños de raíces son menores del 8% de los retoños de troncos truncados. En este trabajo se considera los retoños de los dos tipos como individuos aparte.

En la Tabla 9 se presenta el porcentaje de plántulas, retoños y adultos en dos poblaciones de B. crassifolia y dos de C. americana. En esta Tabla se puede apreciar la gran desproporción que hay entre el número de plántulas y el de retoños. Este hecho contrasta fuertemente

con la observación de que todos los individuos capaces de reproducirse habían florecido en el período anterior al de la toma de datos y el número de flores y frutos parecía bastante grande.

Con el fin de aclarar si ese bajo rendimiento de la reproducción sexual en el área tiene sus causas en las etapas de esa reproducción previas a la llegada de las semillas al suelo o si por el contrario el paso limitante es posterior a la caída de esas semillas, se planeó un muestreo.

Se hizo un estimado del número de inflorescencias por individuo en 25 especímenes de cada especie en cada población.

Tal como se explicó en la parte IV.2., los datos usados en esta parte son tomados de los individuos de los sitios 1 y 5.

Se colectó una infrutescencia por individuo para contar el número de frutos y relacionarlo con el número de flores totales: marchitas, caídas y convertidas en fruto. Se tomaron muestras de 50 individuos en cada población de cada especie.

Se colectaron frutos secos (a punto de caer o de soltar las semillas) y se escogieron entre 100 y 500 de ellas de cada especie en cada población. De estos frutos se contó el número de semillas por fruto y el grado de ata

que de las semillas.

De estas semillas se escogieron entre 100 y 500 de cada especie en cada población. Se determinó su viabilidad usando una solución de cloruro de 2,3,5 - trifenil-tetrazolio.

## VI.2. RESULTADOS Y DISCUSION

La Tabla 10 resume todos los resultados obtenidos en el muestreo descrito en la sección anterior.

El comportamiento de C. americana y de B. crassifolia es similar de modo que trataremos los resultados de las dos especies 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 a pesar de que en general solo se fecunda la mitad de las flores. El ataque por hongos e insectos a las semillas sobre la planta no existe en C. americana y es bastante bajo en B. crassifolia. Y al final vemos que el aporte de las semillas viables por individuo 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.

No hemos hecho ningún estudio para determinar cuales pueden ser estos factores, pero a primera vista hay varios que pueden ser posibles.

Ya nos hemos referido en la parte II.1. a la fuerte pendiente del terreno en que crecen estas especies,

como la fructificación ocurre a finales de la época seca, es altamente probable que buen número de las semillas sean arrastradas hacia partes más bajas donde las condiciones sobre todo del sustrato son muy diferentes.

Durante nuestros muestreos hemos podido observar en el suelo ~~se~~ semillas quemadas; a pesar de que no hemos cuantificado este hecho puede ser de importancia, teniendo en cuenta que la quema en estas zonas es más o menos anual. La quema usualmente ocurre antes de la floración de modo que para que afecte la semilla la viabilidad de estas debe durar más de un año. Independientemente del efecto sobre las semillas la quema seguramente afecta las plántulas y tal vez destruya gran parte de ellas.

Otro factor que puede ser muy importante es el ataque a las semillas por hongos y animales, tanto insectos (a los que hemos visto manipulando semillas) como vertebrados. Los frutos de C. americana son conocidos en las sabanas por su buen sabor y tanto humanos como otros vertebrados que los ingieren pueden romper las semillas o destruirlas en el tracto digestivo. Estos ataques (por hongos y animales) podrían ocurrir también en las plántulas y de la misma manera debe considerarse la competencia que éstas pueden encontrar con las otras especies vegetales vecinas.

Finalmente consideramos que, si bien algunos fac

tores pueden ser más importantes que otros, el responsable del rendimiento reproductivo debe ser una combinación de todos ellos.

Nuestros resultados nos llaman también la atención sobre el hecho de que tanto para B. crassifolia como para C. americana hay una desproporción entre el esfuerzo reproductivo de los individuos de la población del sitio 1 y los de la población del sitio 5. Y esa desproporción es la misma para ambas especies. Por ejemplo, el número de semillas viables por individuo es para ambas especies del orden de 5 veces mayor en la población 5 que en la población 1.

De modo que el esfuerzo reproductivo realizado por las poblaciones del sitio 5 es mucho mayor que el de las del sitio 1.

Además, los individuos del sitio 1 producen frutos mucho mejor formados y con mayor número de semillas.

Todo esto parece indicar que el aislamiento ha producido en estos dos grupos de poblaciones una evolución en el mismo sentido

VII. TABLAS.

T A B L A I

Media y error para cada caracter

Sitios	1		2 ó 3		4		5		
	$\bar{X}$	$\epsilon_x$	$\bar{X}$	$\epsilon_x$	$\bar{X}$	$\epsilon_x$	$\bar{X}$	$\epsilon_x$	
Byrsonima crassifolia	largo hoja mm	92,87	2,18	81,61	2,62	95,37	3,10	107,64	3,38
	ancho hoja mm	45,41	1,55	50,51	1,76	50,23	1,80	58,11	1,58
	No. estomas / cm <sup>2</sup> .	24,77	1,10	26,09	1,15	20,49	0,90	21,49	0,86
	largo estomas $\mu$	37,3	1,44	44,7	1,43	47,3	0,75	44,2	1,43
	ancho estomas $\mu$	27,13	0,03	31,25	0,06	33,0	0,04	33,34	0,03
Curatella americana	flores/inflorescencia	26,28	1,06	32,10	1,25	31,18	2,87	39,20	1,26
	pares h. antes infl.	2,12	0,08	3,69	0,16	1,88	0,08	2,10	0,10
	largo hoja mm	99,35	3,91	101,61	3,42	79,58	4,55	97,10	4,79
	ancho hoja mm	45,86	2,42	56,25	2,35	45,79	3,02	56,37	3,09
	No. estomas / cm <sup>2</sup> .	43,11	1,81	33,06	1,14	32,26	1,41	43,56	1,55
	largo estomas $\mu$	17,10	0,51	21,18	1,19	18,83	0,82	18,18	0,99
	ancho estomas $\mu$	7,95	0,45	9,81	0,16	9,78	0,05	9,75	0,13
	flores/inflorescencia	17,69	0,57	23,65	1,38	16,78	0,68	22,97	1,24

$$(C.V. = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100)$$

## Coeficientes de Variación

Sitios	1	2	4	5
largo/ancho hoja	6,15	25,64	24,01	17,91
No. estomas/ cm <sup>2</sup> .	24,45	34,80	36,65	21,94
largo estomas	12,19	9,13	5,57	7,91
ancho estomas	13,04	10,53	14,19	11,22
flores/inflorescencia	40,98	39,00	93,31	32,32
pares h. antes infl.	38,59	43,87	43,83	49,49
Sitios	1	3	4	5
largo/ancho hoja	28,05	18,71	21,12	16,75
No. estomas/ cm <sup>2</sup> .	9,79	9,48	11,76	33,10
largo estomas	9,41	17,77	13,79	17,28
ancho estomas	18,00	14,96	10,26	48,39
flores/inflorescencia	32,54	59,86	40,43	52,37

Byrsonima crassifolia

Curatella americana

T A B L A 3

## Resultados del análisis de varianza

	Caracter	Probabilidad de que no hayan diferencias significativas
Byrsonima crassifolia	largo/ancho hoja	0,001
	No. estomas / cm <sup>2</sup> .	0,010
	largo estomas	0,001
	ancho estomas	0,005
	flores/inflorescencia	0,001
	Pares hojas antes inflorescencia	0,001
Curatella americana	largo/ancho hoja	0,001
	No. estomas/cm <sup>2</sup> .	0,001
	largo estomas	0,001
	ancho estomas	0,025
	flores/inflorescencia	0,250



T A B L A 5

*Bysonima crassifolia*

Sitio I

Indivi- duo	Altura cm.	Grueso a. 0 m. cm.	Grueso a. 1 m. cm.	Índice I	Flora- ción.	Plánta la	Refo Ho.	Adul to	Ata- que hoj.
1	300	195	22	44.100	Si			X	1
2	20	9		1-0			X		2
3	350	19	13	11.200	Si			X	1
4	350	24	16	14.000	Si			X	1
5	500	35	58	71.500	Si			X	1
6	400	30	23	24.400	Si			X	1
7	300	25	16	12.300	Si			X	1
8	200	34	18	10.400	Si			X	1
9	250	22	13	8.750	Si			X	1
10	350	40	24	22.400	Si			X	1
11	40	9		350			X		1
12	25	5		125			X		0
13	40	10		400			X		1
14	300	20	20	15.000	Si			X	1
15	30	10		300			X		0
16	30	17		510			X		0
17	300	30	23	15.900				X	0
18	100	17	5	2.200			X		1
19	60	12		720			X		1
20	45	21		945			X		1
21	300	36	21	17.100	Si			X	0
22	50	14		700			X		1
23	400	42	21	25.200	Si			X	1
24	80	17		1.360			X		2
25	150	16	3	2.850			X		1
26	400	42	20	24.000	Si			X	1
27	80	20		1.600			X		1
28	30	6		180			X		1
29	400	29	19	19.200	Si			X	1
30	-10			-10		X			0

T A B L A 5

Hydrocotyle crassifolia									
Sitio 1									
Indi- viduo	Altura en cm.	Grueso a 9 m. cm.	Grueso a 1 m. cm.	Indice I	Flora ción	Flora cula	Foto ño	Adul to	Ataque hojas
31	-10			-10		X			0
32	20	5		100			X		0
33	300	23	13	13.800	Si			X	2
34	40	10		400			X		0
35	36	15		540			X		1
36	80	8		540			X		1
37	28	9		252			X		0
38	20	3		60			X		0
39	70	30		2.100			X		1
40	76	12		912			X		1
41	40	13		520			X		0
42	400	68	49	46.800	Si			X	1
43	20	4		80			X		1
44	150	22	6	4.200	Si			X	2
45	-10	1		-10		X			0
46	600	59	44	61.800	Si			X	2
47	200	20	13	6.600	Si			X	1
48	300	30	22	15.600	Si			X	1
49	45	7		315			X		1
50	80	55		4.400			X		1
51	70	17		1.190			X		1
52	48	22		1.056			X		0
53	400	42	28	28.400	Si			X	1
54	35	1		35			X		2
55	140	25	2	3.780			X		1
56	80	15		1.280			X		1
57	25	10		250			X		0
58	300	39	17	16.800	Si			X	1
59	55	10		550			X		0
60	20	1		20			X		0
61	20	1		20			X		0

T A B L A 5

Especie: <i>Crax alpestris</i>				Sitio 1					
Individuo	Altura en	Grueso a O n. en.	Grueso a l . . en.	Ingreso I	Mejora ción	Plu. tula	Arbo. lio	Adul to	Ata. que hoj.
62	200	30	15	9.000	Si			X	1
63	25	18		450			X		0
64	45	10		450			X		0
65	20	5		100			X		0
66	70	26		1.820			X		1
67	300	40	24	19.200	Si			X	1
68	95	15		1.425			X		1
69	25	14		350			X		0
70	100	47		4.700			X		1
71	200	21	15	7.200	Si			X	1
72	200	26	17	8.600	Si			X	1
73	100	11		1.100			X		1
74	40	13		520			X		1
75	50	8		400			X		0
76	60	17		1.020			X		0
77	45	18		810			X		0
78	300	36	25	18.300	Si			X	0
79	200	30	13	8.600	Si			X	0
80	300	35	15	15.000	Si			X	1
81	15	7		100			X		0
82	120	15		1.800	Si			X	1
83	40	18		720			X		0
84	40	9		360			X		1
85	95	37		3.515			X		1
86	200	36	26	12.400	Si			X	1
87	66	14		924			X		2
88	130	28		3.640			X		1
89	40	13		520			X		1
90	24	14		336			X		0
91	40	9		360			X		0
92	300	41	19	18.000	Si			X	1
93	18	10		180			X		0

T A B L A 5

Byrsocima crassifolia Sitio 1									
Indi- viduo	Altura cm.	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Indice I	Flora ción	Plán- tula	Refo- rto	Adul- to	Ataque hojas
94	30	7		210			X		2
95	200	25	16	8.200	Si			X	1
96	46	15		690			X		2
97	200	29	13	8.400	Si			X	1
98	60	12		720			X		1
99	34	7		238			X		0
100	75	14		1.050			X		1

T A B L A 6

Byrsonima crassifolia				Sitio 4					
Individuo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Índice I	Flora ción	Plán tula	Refo ño	Adul to	Ataque hojas
1	28	9		252			X		2
2	45	5		225			X		1
3	20	6		120			X		2
4	24	3		72			X		3
5	25	3		75		X			3
6	11	2		22			X		2
7	13	1		13		X			2
8	8	1		8		X			0
9	30	3		90			X		0
10	19	3		57			X		0
11	100	36		3.600			X		2
12	13	4		52			X		1
13	500	52	36	44.000	Si			X	1
14	17	3		51			X		1
15	15	5		75			X		0
16	500	47	42	44.500	Si			X	1
17	600	80	33	67.800	Si			X	1
18	200	22	16	7.600	Si			X	1
19	20	20		400			X		2
20	14	2		28			X		0
21	30	18		540			X		2
22	8			8		X			0
23	6			6		X			0
24	17	8		136			X		1
25	36	7		252			X		3
26	34	10		340			X		1
27	33	5		165			X		2
28	21	10		210			X		2
29	20	17		340			X		0
30	400	31	22	21.200	Si			X	1
31	29	5		145			X		2

T A B L A 6

Byrsonima crassifolia					Sitio 4				
Indi- viduo	Altu- ra cm.	Grueso a O. n. cm.	Grueso a l. n. cm.	Indice	Flora- ción	Flan- tula	Peto- ño	Adul- to	Ataque hojas
32	42	1		42		X			1
33	200	23	14	7.400	Si			X	1
34	20	9		180			X		2
35	23	7		161			X		3
36	14	7		98			X		0
37	16	2		32			X		2
38	14	5		60			X		0
39	47	10		470			X		2
40	27	4		108			X		2
41	13	4		52			X		0
42	18	8		144			X		1
43	38	4		152			X		1
44	26	7		182			X		1
45	30	8		240			X		2
46	600	69	55	74.400	Si			X	1
47	300	27	22	14.700	Si			X	1
48	18	2		36			X		0
49	600	84	53	82.200	Si			X	1
50	300	73	29	51.000	Si			X	1
51	600	66	60	75.600	Si			X	1
52	107	18		1.926			X		1
53	12	5		600			X		2
54	600	53	42	57.000	Si			X	1
55	600	66	61	76.200	Si			X	1
56	70	19		1.330			X		1
57	400	35	28	25.200	Si			X	1
58	20	8		160			X		1
59	50	8		400			X		2
60	23	1		23		X			0
61	600	60	51	66.600	Si			X	1
62	17	4		68			X		0
63	300	30	19	14.700	Si			X	1

T A B L A 6

Byrsonima crassifolia Pitto 4									
Indi- viduo	Altura cm	Groeso a. 0 m. cm	Groeso a. 1 m. cm	Indice I	Flora si	Flan tala	Ret fic	Adul to	Ataque hojas
64	18	7		120			X		3
65	400	49	30	31.600	Si			X	1
66	300	42	32	22.200	Si			X	1
67	500	70	68	69.000	Si			X	1
68	500	51	39	45.000	Si			X	1
69	500	57	39	48.000	Si			X	1
70	400	56	48	41.600	Si			X	1
71	500	98	77	87.500	Si			X	0
72	-	-	-	-	-	-	-	-	-
73	20	10		200			X		3
74	300	47	22	20.700	Si			X	1
75	400	43	30	29.200	Si			X	1
76	70	20		1.400			X		3
77	400	52	35	34.800	Si			X	1
78	400	44	30	29.600	Si			X	1
79	300	37	17	16.200	Si			X	1
80	300	38	22	18.000	Si			X	1
81	19	6		114			X		0
82	30	14		420			X		1
83	34	8		272			X		1
84	27	7		189			X		3
85	600	94	72	99.600	Si			X	1
86	150	14	4	2.700			X		2
87	24	1		24		X			0
88	66	5		330		X			0
89	80	17		1.300			X		2
90	50	20		1.000			X		1
91	12	8		96			X		0
92	14	11		154			X		2
93	14	2		28			X		0
94	300	37	26	18.900	Si			X	1
95	18	15		270			X		2

T A B L A 5

Bygonia crassifolia				Sitio 4					
Indi- viduo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Indice I	Flora ción	Fla- cula	Foto- ño	Adul- to	Ataque hojas
96	30	17		510			X		2
97	200	21	15	7.200	Si			X	1
98	34	2		38			X		2
99	400	72	24	38.400	Si			X	1
100	55	15		715			X		2

T A B L A 7

Curatella americana				Sitio 1					
Indi- viduo	Altu- ra. cm	Gruoso a G m. cm	Gruoso a l m. cm	Indice I	Flora- ción	Flón- tuña	Refo- fio	Adul- to	Ataque hojas
1	500	91	52	71.500	Si			X	1
2	400	34	23	22.800	Si			X	1
3	450	40	30	31.500	Si			X	1
4	80	40		3.200			X		1
5	400	54	25	23.600	Si			X	0
6	140	35	4	5.460			X		0
7	350	74	42	40.600	Si			X	1
8	180	64	6	12.600			X		1
9	100	40		4.000			X		1
10	400	50	25	20.000	Si			X	1
11	65	43		2.795			X		2
12	250	33	14	11.750				X	1
13	50	25		1.250			X		1
14	150	25	4	4.350				X	1
15	100	19		1.900			X		1
16	60	35		2.100			X		1
17	140	30	6	5.040			X		1
18	400	50	25	33.200	Si			X	1
19	15	6		90			X		0
20	400	74	44	47.200	Si			X	1
21	200	30	10	6.000	Si			X	1
22	200	40	21	12.200	Si			X	1
23	400	28	18	18.400				X	1
24	300	50	19	20.700	Si			X	1
25	400	38	17	22.000	Si			X	1
26	58	35		2.030			X		1
27	200	30	15	9.000				X	1
28	200	50	8	11.600				X	1
29	200	34	16	11.000	Si			X	1
30	140	30	5	6.160				X	1
31	200	18	10	5.600			X		1
32	100	35		3.500			X		0

T A B L A 7

Curatella americana									
Individuo	Curatella americana			Índice I	Sitio 1				
	Altu- ra cm	Grueso a C m. cm	Grueso a l n. cm		Moza- ción	Plán- tula	Rebo- ño	Adul- to	Ataque hojas
33	120	34		4.000			X		2
34	38	14		532			X		1
35	400	55	27	32.800	Si		X		1
36	28	34		952			X		1
37	56	45		2.520			X		2
38	100	28		2.800			X		2
39	56	28		1.568			X		1
40	68	43		2.924			X		1
41	28	20		560			X		0
42	100	40		4.000			X		1
43	38	50		1.900			X		1
44	70	39		2.730			X		1
45	120	70		8.400			X		1
46	20	55		1.100			X		1
47	95	36		3.420			X		1
48	60	37		2.220			X		1
49	47	24		1.128			X		1
50	78	70		5.460			X		1
51	80	68		5.440			X		1
52	130	26	2	3.640			X		
53	80	15		1.200			X		1
54	50	54		2.700			X		
55	66	8		528			X		0
56	70	5		350			X		1
57	55	13		715			X		0
58	400	48	24	28.800	Si			X	1
59	35	11		385			X		0
60	50	11		550			X		0
61	13	2		26			X		0
62	300	46	22	20.400	Si			X	1
63	30	15		450			X		0
64	64	64		4.096			X		1

T A B L A 7

Curatella americana				Sitio 1					
Individuo	Altura. cm	Grueso a O. m. cm	Grueso a l. m. cm	Índice I	Flora ción	Plan tula	Retó fio	Adul to	Ataque hojas
65	8	1		8			X		0
66	47	40		1.880			X		1
67	23	2		45			X		1
68	13	1		13			X		0
69	300	42	23	19.500	Si			X	1
70	400	49	31	32.000	Si			X	1
71	30	37		1.110			X		0
72	34	21		714			X		1
73	300	39	23	18.600	Si			X	1
74	32	40		1.280			X		1
75	25	76		1.900			X		1
76	150	55	10	9.450				X	0
77	80	35		2.800			X		1
78	20	40		800			X		1
79	90	26		2.340			X		1
80	60	12		960			X		1
81	400	70	53	49.200	Si			X	1
82	400	55	36	37.600	Si			X	1
83	200	38	20	11.600	Si			X	1
84	300	28	17	13.500	Si			X	1
85	30	40		1.200			X		0
86	140	25	4	4.200			X		1
87	400	42	27	27.600	Si			X	1
88	25	9		225			X		1
89	33	27		1.026			X		0
90	400	30	18	19.200	Si			X	1
91	23	28		784			X		1
92	25	50		1.250			X		0
93	200	36	13	9.800				X	1
94	55	10		550			X		0
95	400	58	28	54.400	Si			X	1
96	300	50	22	23.400	Si			X	1

T A B L A 7

Curatella americana				Sitio 1					
Indi- viduo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Indice I	Flora ción	Plán- tula	Refo- ño	Alu- to	Ataque hojas
97	500	70	43	56.500	SI			X	1
98	80	17		1.360			X		1
99	45	9		405			X		0
100	400	42	31	29.200	SI			X	1

T A B L A 3

Curatella americana									
Sitio 4									
Individuo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Índice I	Flora ción	Plán tula	Refo rto	Adul to	Ataque hojas
1	64	21		1.344			X		1
2	100	20		2.000			X		1
3	24	24		576			X		1
4	170	12	6	3.060			X		1
5	20	8		160			X		0
6	33	9		297			X		1
7	7	4		28			X		1
8	74	23		1.702			X		2
9	15	10		150			X		1
10	63	30		1.830			X		2
11	17	13		221			X		0
12	33	15		495			X		1
13	50	14		700			X		1
14	55	18		990			X		0
15	40	13		520			X		1
16	64	19		1.216			X		2
17	10	1		10		X			2
18	11	1		11		X			3
19	24	12		288			X		1
20	50	16		800			X		2
21	63	23		1.443			X		2
22	21	10		210			X		1
23	8	16		128			X		1
24	20	10		200			X		2
25	12	12		144			X		1
26	17	9		153			X		1
27	16	14		224			X		1
28	40	13		520			X		2
29	26	12		312			X		2
30	30	15		450			X		1
31	13	8		104			X		0
32	23	6		828			X		1

T A B L A 8

Curatella americana									
Sitio 4									
Individuo	Altura. cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Indice I	Flora ción	Plár tula	Retor no	Adul to	Ataque hojas
33	6	6		36			X		0
34	50	12		600			X		2
35	60	15		900			X		2
36	22	7		154			X		0
37	24	8		192			X		0
38	20	28		560			X		1
39	34	14		476			X		1
40	22	14		308			X		1
41	12	14		168			X		1
42	23	20		460			X		0
43	25	10		250			X		0
44	34	23		782			X		0
45	30	12		360			X		0
46	7	10		70			X		0
47	20	14		280			X		1
48	10	13		130			X		0
49	8	5		40			X		0
50	10	15		150			X		0
51	23	7		161			X		0
52	60	25		1.500			X		2
53	50	16		800			X		0
54	25	16		400			X		0
55	41	18		738			X		0
56	40	16		640			X		1
57	9	10		90			X		0
58	39	10		390			X		0
59	2	1		2		X			0
60	35	16		560			X		1
61	13	13		163			X		0
62	14	8		112			X		0
63	80	22		1.760			X		1

T A B L A 8

Curatella americana				Sitio 4					
Individuo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Índice I	Flora ción	Plán tula	Retó fic	Adul to	Ataque hojas
64	28	12		336			X		0
65	30	8		240			X		0
66	30	16		480			X		1
67	30	12		360			X		1
68	10	14		140			X		1
69	50	14		700			X		0
70	30	22		660			X		2
71	50	5		250			X		1
72	4	1		4		X			0
73	10	12		120			X		1
74	90	12		1.080			X		0
75	56	28		1.568			X		1
76	63	15		945			X		
77	54	32		1.728			X		
78	44	28		1.232			X		
79	40	6		240			X		
80	70	34		2.380			X		
81	190	28	10	7.220	Si			X	
82	50	23		1.150			X		
83	80	16		1.280			X		
84	57	26		1.482			X		
85	60	13		1.080			X		
86	95	25		2.375			X		
87	140	27	5	4.520			X		
88	200	29	17	9.200	Si			X	
89	200	22	15	7.400	Si			X	
90	23	19		437			X		
91	190	23	7	5.700				X	
92	23	9		207			X		
93	85	25		2.125			X		
94	200	22	14	7.200	Si			X	
95	200	23	12	7.000	Si			X	

T A B L A 8

Curatella americana					Sitio 4				
Indi- viduo	Altura cm	Grueso a 0 m. cm	Grueso a 1 m. cm	Indice I	Flora ción	Plán tula	Roto ño	Adul to	Ataque hojas
96	53	18		954			X		
97	160	18	5	3.680			X		
98	80	19		1.520			X		
99	24	17		408			X		
100	40	13		520			X		

T A B L A 9

Proporción de plántulas, retoños y adultos en dos poblaciones

		Byrsonima crassifolia			Curatella americana			
		plántulas	retoños	adultos		plántulas	retoños	adultos
Sitio					Sitio			
1		3%	61%	36%	1	0%	63%	37%
Sitio					Sitio			
4		9%	58%	33%	4	4%	90%	6%

T A B L A 10

Valores estimados de los pasos en la reproducción sexual entre el No. de flores y No. de semillas viables por individuo

Especie	Byrsonima crassifolia		Curatella americana	
	1	5	1	5
Población	129,04	920,72	1212,61	7713,52
inflorescencias/individuo	26,28	39,20	17,69	22,97
flores/inflorescencias	3391,22	36092,22	21446,20	177164,13
% flores que llegan a fruto	56,01	47,02	74,21	56,55
frutos/individuo	1899,32	16971,29	15915,23	100193,40
semillas/fruto	2,06	1,49	3,22	2,37
semillas/individuo	3920,20	25219,33	51247,03	237457,41
% semillas viables	91,43	70,1	99,0	98,0
semillas viables/individuo	3584,24	17678,75	50734,56	232708,26
% semillas con hongos	8,08	25,23	-	-
% semillas con insectos	1,24	6,58	-	-

## VIII RESUMEN

Este trabajo es una contribución al conocimiento de la dinámica de poblaciones de dos especies de leñosas de las sabanas venezolanas: *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana*.

El trabajo se realizó en 5 de las colinas del "pie de monte andino" del Edo. Barinas, en cada una de las cuales se tomaron datos de largo y ancho de la hoja, largo y ancho de los estomas, No. de estomas por superficie, No. de flores por inflorescencia y para *B. crassifolia* además el No. de pares de hojas antes de la inflorescencia, todo esto en 100 individuos de cada especie. Al tratar estos datos estadísticamente los resultados nos sugieren la existencia de 3 poblaciones de *B. crassifolia* y 2 de *C. americana* en el área estudiada. Esto parece indicar que los mecanismos de dispersión de estas especies no parecen muy eficientes ya que las colinas tienen pocos Km. de separación.

Se hizo una delimitación de los grupos de edad de las especies en base a los valores de un índice I que representa tamaño del individuo y que está directamente relacionado con la edad. Este índice se calcula según la expresión  $I = A (C_0 + C_1)$ , donde A es la altura del individuo,  $C_0$  es la circunferencia del tronco a ras del suelo y

$C_1$  es la circunferencia del tronco a 1 m. de altura.

Para B. crassifolia pudo calcularse la edad de los individuos por conteo de cicatrices foliares, y con este dato y el índice I se construyó una posible curva de crecimiento de los individuos.

Se estudió también la distribución de los individuos en los grupos de edad y observamos que la gran mayoría de los individuos son juveniles. Esto parece indicar que en el caso de B. crassifolia se trata de poblaciones más o menos estables cuyos individuos tienen por lo menos un paso muy limitante en una etapa de su crecimiento. En el caso de una de las poblaciones de C. americana, donde prácticamente todos los individuos resultaron ser juveniles, corresponde más bien a una población en vías de formación tal vez tratando de resurgir de una fuerte destrucción de sus individuos adultos.

La gran desproporción que existe entre el bajo No. de plántulas comparado con el muy alto No. de retoños nos movió a buscar donde se encuentra el paso limitante en la reproducción sexual. Para ello se hizo un estimado de todos los pasos desde la formación de las flores hasta la caída de las semillas, llegando a un No. total de semillas viables que llegan al suelo que es muy alto. De modo que pensamos que el bajo rendimiento reproductivo depende de factores que actúan después de la caída de las semillas, como pueden ser el ataque por animales y hongos,

el fuego, el arrastre por agua y/o la competencia con  
otras especies de las semillas recién germinadas.

## IX. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la valiosa colaboración que han prestado todos los miembros del Grupo de Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias, U.L.A., en especial a Hector Molina y Luis Nieto por su dedicación e interés en el trabajo de campo, y a Gladys Lobo por copiar a máquina el manuscrito.

A Osman Rosell quien nos ayudó en el tratamiento estadístico, a Pascual Soriano por su ayuda en la toma de datos y el apoyo moral que nos ha brindado. A Hugo Colasante y todas aquellas personas que han participado de alguna manera en la realización de este trabajo.

X. BIBLIOGRAFIA

- ANTONOVICS, J. (1972). Population dynamics of the grass Anthoxanthum odoratum on a zinc mine. J. of Ecol. 60: 351-366
- ARISTIGUIETA, L. (1973). Familias y géneros de los árboles de Venezuela. Ed. especial del Instituto Botánico. Caracas.
- BAWA, K. (1973). Chromosome numbers of tree species of a Lowland tropical Community. Jour. Arnold Arb. 54: 422-434.
- (1974). Breeding systems of tree species of a lowland tropical. Community. Evolution 28: 85-92.
- BURGOS, J. & VIDAL, A. (1951). Los climas de la República Argentina, según la nueva clasificación de Thornthwaite. Meteoros 1: 3-32.
- DICKISON, W. (1967) Comparative morphological studies in Dilleniaceae, I. Wood anatomy. II. The pollen Jour. Arnold Arb. 48: 1-23; 48: 231-240
- (1970). Comparative morphological studies in Dilleniaceae, V. Leaf anatomy. Jour. Arnold Arb. 51: 89-113.
- 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. denBoer & 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.
- MERIDA, T. & MEDINA, E. (1967). Anatomía y composición foliar de árboles de las sabanas de Trachypogon en Venezuela. Ecol. de la Sociedad Ven. de Cien. Nat. 111: 45-55.
- METTLER, L. & GREGG, T. (1969). Population genetics and evolution. Prentice-Hall, New Jersey.
- MONASTERIO, M. (1968). Observations sur les rythmes annuels de la savane tropicale des "Llanos" du Venezuela. Université de Montpellier.
- M.O.P. Anuario climatológico; años 1972, 73, 74. Div. de Hidrología. Caracas.
- (1973) Indices pluvio-evaporimétricos (hasta 1971) Div. de Hidrología. Caracas
- M.S.A.S. (1948). Datos detallados de climatología de Venezuela. Div. de Malariología. Caracas.
- RAMIA, M. (1970) Plantas de las sabanas llaneras. U.C.V. Fac. de Agronomía. Maracay.

- 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. Reproductive 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. (1972) Influencia de los procesos pedogenéticos en la diferenciación de comunidades en el comportamiento de las especies en los Llanos Occidentales de Venezuela. Universidad de Los Andes. Venezuela.
- 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.
- SOKAL, R. & ROHLF, J. (1969). Biometry W.H. Freeman and company. San Francisco
- STEBBINS, . (1957) Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press. New York.
- ZINCK, A. & STAGNO, P. (1966) Estudio edafológico de la zona Río Santo Domingo-Río Paguey, Edo. Barinas. M.O.P. Div. de Edafología. Caracas.