

NOTA CIENTIFICA:

¿LA COMPETENCIA INTRAESPECIFICA EN PLANTAS GENERA
DISTRIBUCIONES REGULARES?

JULIO R. GUTIERREZ * y JUAN J. ARMESTO **

ABSTRACT: The spatial pattern of three populations of *Acacia caven* (Mol.) Hook et Arn. from the outskirts from Santiago was analysed. Although a previous report had shown the occurrence of intraspecific competition for the same populations of *A. caven*, none of the populations studied showed regular distributions of shrubs. This result was expected on the basis of the current theory on competition for shrubs in semiarid regions. Instead, the observed distributions were better related to intrinsic characteristics of the populations and to the sampling method.

I N T R O D U C C I O N

En numerosos trabajos el tipo de distribución de las plantas en una población ha sido asociado con fenómenos biológicos tales como: mecanismos de dispersión de semillas, tipos de reproducción, competencia intra e interespecífica, etc. (Kershaw, 1958, 1963, 1973; Greig-Smith y Chadwick, 1965; Hall, 1971; Anderson, 1971a, 1971b; Gutiérrez y Armesto, 1977). De estas explicaciones, la que postula una relación entre distribución regular y competencia entre coespecíficos ha sido, sin duda, la más controvertida (Pielou, 1960; Beals, 1968; Barbour, 1969; Woodell *et al.*, 1969; Anderson 1971a; King y Woodell, 1973). Esta relación ha sido propuesta para explicar el espaciamento que se observa frecuentemente entre arbustos en las regiones áridas o semi-áridas.

Pielou (1960) mostró a partir de análisis teóricos que si las plantas no son consideradas como puntos en un plano, sino como círculos de diferentes dimensiones, esta relación no se cumple. De acuerdo a su análisis, una distribución regular para individuos de distintos tamaños sólo sería posible cuando la densidad poblacional es baja, y el rango de tamaños representados en la población es restringido. Es obvio que en esta situación la competencia no sería importante. Por otra parte, Anderson (1971a) plantea que la distribución regular sería evidencia de competencia sólo si los individuos son coetáneos, y el recurso limitante está distribuido homogéneamente en el área de referencia.

Debido a las dificultades prácticas que implica el detectar competencia en poblaciones naturales (Mead, 1971) generalmente no se ha intentado ensayar en el terreno otro método de análisis fuera de la determinación del tipo de distribución espacial. Algunas excepciones en este sentido, son los trabajos de Pielou (1960, 1961), Yeaton y Cody (1976) y Gutiérrez (1977).

* Laboratorio de Ecología, I. C. B. Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago.

** Sección Botánica, Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago.

En poblaciones naturales de *Acacia caven* (espino), Gutiérrez (1977) ha encontrado una correlación entre el tamaño de los troncos de árboles vecinos más cercanos y la distancia de separación entre ellos, que se ha interpretado como prueba de competencia intraespecífica (cf. Pielou, 1960).

En este trabajo se muestra que en poblaciones de *A. caven*, para las cuales hay fuerte evidencia de competencia, no hay una distribución regular de los individuos en el área.

M E T O D O S

Se escogieron tres sitios ubicados en la región pre-cordillerana de Los Dominicos (20 km. al Este de Santiago), donde las poblaciones de *A. caven* son abundantes.

Sitio 1.—En una ladera de exposición Norte, que constituye un habitat xérico para la vegetación (Mann, 1964; Armesto, 1977). La densidad de *A. caven* en este sitio era de 230 individuos por há. Los arbustos medían entre 1 y 1.50 m. de altura.

Sitio 2.—En una planicie, más húmeda que el sitio 1 (Gutiérrez, 1977). La densidad de *A. caven* era de 305 plantas por há. Los arbustos medían entre 2 y 3 m. de altura.

Sitio 3.—También ubicado en una planicie, pero aquí los arbustos estaban muy dañados por la acción de roedores (*Octodon degus*). En este sector la densidad de *A. caven* era de 137 individuos por há.

En el sitio 1 se demarcó una parcela de 1.600 m². En los sitios 2 y 3 el tamaño de la parcela fue de 3.200 m². Todas las parcelas fueron subdivididas en una red de cuadrados de 4 x 4 m. Se contó el número de plantas por cuadrado y los valores observados fueron comparados con los esperados por azar.

RESULTADOS Y DISCUSION

En ninguno de los tres sitios muestreados se encontró una distribución regular (Tabla 1), como sería esperado en base a la hipótesis que asocia este tipo de distribución con la competencia entre plantas. Sin embargo, la ocurrencia de competencia en las mismas poblaciones estudiadas ha sido ya demostrada por Gutiérrez (1977). En los sitios 1 y 3 la distribución de los individuos en las poblaciones es al azar, en tanto que en el sitio 2 la distribución es agrupada.

TABLA 1.—Distribución espacial de tres poblaciones de *Acacia caven* ubicadas en Los Dominicos.

Sitios	X ²	P	Distribución
1	0.10	N. S.	al azar
2	124.99	<0.001	agrupada
3	0.59	N. S.	al azar

X²: test de Chi-cuadrado.

P: probabilidad.

N. S.: no significativa.

La densidad poblacional difiere notoriamente en los tres sitios. La diferente situación topográfica de los sitios 1 y 2 podría estar relacionada con este cambio en la densidad. El sitio 2 es más húmedo que el sitio 1, lo que incidiría en una mayor disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, etc.), y por lo tanto podría sustentar una población de *A. caven* más grande. Por otra parte, en el sitio 3 la densidad de *A. caven* es aún menor que en los sitios 1 y 2, pero a diferencia de estos últimos, en ese lugar se registró gran actividad de *O. degus*, roedor diurno que comunmente está asociado con las poblaciones de *A. caven* (Yáñez, 1977). Este roedor consume en ciertas épocas del año la corteza del espino y posiblemente las raíces (Yáñez, 1977). Este daño, prolongado varias temporadas podría causar la muerte de los arbustos a juzgar por el número de plantas en ese estado que se observaron en el lugar. Podríamos en consecuencia, atribuir a la acción de estos roedores la menor densidad de *A. caven* en el sitio 3.

Considerando que en el sitio 2, tanto la densidad poblacional como el tamaño relativo de los arbustos es mayor que en los otros sitios, y que en todos se usó el mismo tamaño de cuadrado para determinar el tipo de distribución espacial, sería más probable encontrar una distribución agrupada en este sitio que en el 1 o el 3. Este es precisamente el resultado obtenido (Tabla 1). Por lo tanto las distribuciones espaciales encontradas son explicables en términos de variaciones en la densidad de las poblaciones, del tamaño de los arbustos y el tamaño de la unidad de muestreo. Cabe preguntarse entonces por la validez de la interpretación de los tipos de distribución espacial como una consecuencia de las interacciones competitivas entre organismos, puesto que se ha mostrado que éstos aparecen vinculados a características intrínsecas de los individuos de la población (i.e., dimensiones, densidad, etc.) y a las técnicas de muestreo empleadas.

Por otra parte, tal como ha sido discutido por Anderson (1971a) las condiciones necesarias para que se produzca una distribución regular de plantas son muy improbables de encontrar en la naturaleza. Entre estas condiciones se menciona la homogeneidad de habitat, homogeneidad genética de los individuos, coetaneidad de la población y dispersión uniforme de semillas en el área.

La homogeneidad de habitat se expresaría en que una semilla dispersada podría germinar en cualquier punto del área, condición que no es real si en el área existen piedras o irregularidades topográficas que crean condiciones microclimáticas favorables para la germinación. Estas características generarán probablemente distribuciones agrupadas (Hall, 1971; Gutiérrez y Armesto, 1977). La homogeneidad genética de las poblaciones conferiría capacidades competitivas semejantes a los individuos, pero no existen pruebas de que en *A. caven* haya algún mecanismo que mantenga tal homogeneidad, como por ejemplo: autopolinización. Por el contrario es posible observar una gran plasticidad entre los individuos, expresada en caracteres tales como tamaños, épocas de crecimiento, floración, fructificación, dimensiones y número de frutos, etc. (Sthöer, 1969; Aljaro *et al.*, 1972; Gutiérrez, 1977). En cuanto a la posible coetaneidad de los individuos en las poblaciones de *A. caven*, es difícil de verificar. Sin embargo, podría ser posible si se produjera una germinación masiva de semillas de espino y establecimiento de plántulas en años muy lluviosos, pues en años normales no se ha observado el establecimiento de plántulas (Gutiérrez, 1977). Por otra parte, Gutiérrez (1977) también ha mostrado que la mayoría de las vainas de *A. caven* caen bajo la copa de los arbustos. A distancias superiores a dos veces el radio de la copa no se encuentran vainas. Este autor observó además que grandes mamíferos (como vacunos, ovinos, caballos) pueden actuar

como agentes dispersantes al comer las vainas y expulsar posteriormente las semillas junto con los excrementos. Este mecanismo contribuiría a causar agrupaciones de semillas en el área y no a distribuir las uniformemente.

En resumen, podemos concluir que la competencia intraespecífica en poblaciones de *A. caven* no genera distribuciones regulares de plantas, y que la relación entre este tipo de distribución y la competencia entre plantas en regiones semiáridas carece de sustento teórico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Fabián Jaksić y Juan C. Torres por sus comentarios sobre el manuscrito.

REFERENCIAS

- ALJARO, M. E., G. AVILA, A. HOFFMANN y J. KUMMEROW. 1972. The annual rhythm of cambial activity in two woody species of the Chilean "matorral". *Amer. J. Bot.*, 59: 879-885.
- ANDERSON, D. J. 1971a. Pattern in desert perennials. *J. Ecol.* 59: 555-560.
- ANDERSON, D. J. 1971b. Spatial pattern in some Australian dryland plant communities. En *Statistical Ecology*. 1: 271-286. The Pennsylvania State University Press.
- ARMESTO, J. 1977. Análisis de la vegetación en un gradiente ambiental de la zona mediterránea de Chile. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile.
- BARBOUR, M. G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology*, 50: 679-685.
- BEALS, E. B. 1968. Spatial pattern in desert shrubs on a desert in Ethiopia. *Ecology*, 49: 759-776.
- GREIG-SMITH, P. y M. J. CHADWICK. 1965. Data on pattern within plant communities. III. *Acacia-caparis* semi-desert shrubs in the Sudan. *J. Ecol.*, 53: 465-474.
- GUTIERREZ, J. 1977. Factores intra e interespecíficos en la distribución local de *Acacia caven* (Mol.) Hook et Arn. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile.
- GUTIERREZ, J. y J. ARMESTO. 1977. Distribución espacial de dos especies colonizadoras del matorral Chileno. *An. Mus. Hist. Nat. Valpo.* (Chile), 10: 95-100.
- HALL, J. B. 1971. Pattern in a chalk grassland community *J. Ecol.*, 59: 749-762.
- KERSHAW, K. A. 1958. An investigation on the structure of a grassland community. *J. Ecol.*, 47: 31-53.
- KERSHAW, K. A. 1963. Pattern in vegetation and its causality. *Ecology*, 44: 377-388.
- KERSHAW, K. A. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Amer. Elsevier P. C. Londres.
- KING, T. J., S. R. J. WOODSELL. 1973. The causes of regular pattern in desert perennials. *J. Ecol.*, 61: 761-765.

- MANN, G. 1964. Compendio de zoología. I. Ecología y Biogeografía. Centro de investigaciones zoológicas, Univ. de Chile.
- MEAD, R. 1971. Models for interplant competition in irregularly distributed populations. En *Statistical Ecology. II*: 13-32. The Pennsylvania State University Press.
- PIELOU, E. C. 1960. A single mechanism to account for regular, random, and aggregated populations. *J. Ecol.*, 48: 575-584.
- PIELOU, E. C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. *J. Ecol.*, 49: 255-269.
- STOEHR, G. 1969. Métodos de reforestación con espino (*Acacia caven*) en la zona semi-árida de Chile. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Univ. de Chile.
- WOODELL, S. R. J., H. A. MOONEY y A. HILL. 1969. The behaviour of *Larrea divaricata* (creosote bush) in response to rainfall in California. *J. Ecol.*, 57: 37-44.
- YEATON, R. I., y M. L. CODY. 1976. Competition and spacing in plant communities. The northern Mohave desert. *J. Ecol.*, 64: 689-696.
- YAÑEZ, J. 1977. Eco-etología de *Octodon degus*. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile.