

Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Welfia georgii* en un bosque pluvial en la costa caribeña de Costa Rica

John Vandermeer

Department of Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, E.E.U.U.

(Rec. 4 - XI - 1988. Acep. 21 - II - 1989)

Abstract: Seedlings of the palm *Welfia georgii* were studied at the La Selva biological station in the Atlantic coast of Costa Rica during the years 1973 - 1976. The distribution of sizes of seedlings corresponds qualitatively to what is expected. There were few seedlings larger than 4.5 cm, representing individuals that already had been exposed to a light gap and which therefore had grown rapidly. The majority of the individuals in the population had been degrowing due to their position in the understory. The general survivorship of seedlings was 61 %. The mean of the rate of growth was approximately -0.09 cm/año (the mean of the width of leaflets) a statistic which may leave a false impression. The rate of growth is related to the size of the seedling in a complicated non-linear manner, in which very small individuals grow relatively rapidly, intermediate individuals "degrow" (actually decrease in size over time), and larger seedlings also grow rapidly. Using a model modified after Lefkowitz it is observed that the population of seedlings appears to be stable in the distribution of stages.

Key words: Palm seedlings, growth, light gaps.

Welfia georgii es frecuentemente uno de los árboles más evidente y abundantes en los bosques muy lluviosos desde el Chocó en Colombia hasta el río San Juan en Nicaragua (Wessels Boer 1968). Esta especie es rara en algunos sitios, pero hay ocasiones en que alcanza densidades muy altas; como en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), donde es segunda en abundancia después de *Pentaclethra maculosa*, y obviamente dá al bosque su apariencia general por sus plántulas y vástagos. *W. georgii* crece encima del sotobosque, pero no es un componente de dosel maduro.

Por su dominancia en este tipo de bosque, sería interesante conocer más sobre su historia natural. Esta obra analiza las plántulas y su significancia en el ciclo de vida de la especie en general.

La historia natural de *Welfia georgii*: Esta especie crece lentamente en el sotobosque y necesita un claro de luz para poder realizar fotosíntesis a un nivel superior a su punto de compensación (Vandermeer *et al.* 1975, y los datos en este artículo). En un claro demasiado grande, las enredaderas

crecen más rápidamente, e individuos de *W. georgii* usualmente mueren debido a la competencia de otras especies que crecen más rápidamente en luz directa. Por esta razón su habitat más apropiado está en los bordes de claros grandes, o en aquellos demasiado pequeños para el crecimiento de especies pioneras.

Al germinar la plántula produce una hoja con dos hojuelas y si se encuentra en una parte del sotobosque muy oscura, cada hoja nueva será más pequeña que la anterior, reflejando la baja intensidad lumínica. La mejor medida del crecimiento de la plántula es el cambio en el ancho de la hojuela (o sea, el crecimiento del tronco debajo de la tierra está mejor correlacionado con el ancho de la hojuela que con otros índices (Vandermeer *et al.* 1975)). Cuando las condiciones no son buenas, cada hoja nueva tiene hojuelas más estrechas que las anteriores. Cuando hay suficiente luz, por ejemplo, en un claro, cada hoja tiene hojuelas más anchas que las anteriores, antes de que empiece la competencia fuerte de especies pioneras.

En buenas condiciones, eventualmente el ancho de la hojuela llega a un punto crítico, después de que cada hoja nueva tiene más de dos hojuelas. De este punto en adelante, la morfología de la planta cambia aparentemente de manera irreversible. Desde el momento que se produce una hoja con tres o más hojuelas, se sigue con esta modalidad de crecimiento. Si la plántula crece en condiciones favorables (por ejemplo en un claro), cada hoja nueva tiene más hojuelas, pero si ésta lo hace en condiciones desfavorables, cada hoja nueva tiene menos hojuelas. Esta fase del ciclo de vida se llama la "fase de vástagos."



Fig. 1 Etapas de desarrollo de *W. georgii*: (a) y (b) plántulas, (c) de plántulas (a la derecha) a vástagos (a la izquierda), y (d) juvenil.

Continuando las condiciones favorables, cada hoja nueva tiene mas hojuelas hasta alcanzar otro punto crítico (de aproximadamente 35 - 45 hojuelas). En este punto el tronco emerge del suelo, iniciándose la "fase juvenil," en la que aumenta el número de hojuelos por hoja y el tronco continúa alargándose. Un individuo llega a estado adulto cuando alcanza una altura de 10 a 15 m y empieza a producir flores y frutos. Los adultos crecen hasta alcanzar 20 m o más.

En resumen, los individuos de *W. georgii* tienen cuatro fases cualitativamente distintas en su ciclo de vida: 1) la fase de plántula, en que cada nueva hoja tiene solamente dos hojuelas, y la medida crítica de su estado es el ancho de la hojuela (Fig. 1), 2) la fase de vástago, en que cada nueva hoja tiene más de dos hojuelas, pero el tronco está bajo la tierra, y la medida crítica de su estado es el número de hojuelas por hoja (Fig. 1), 3) la fase juvenil, en que cada nueva hoja tiene más de dos hojuelas y el tronco está

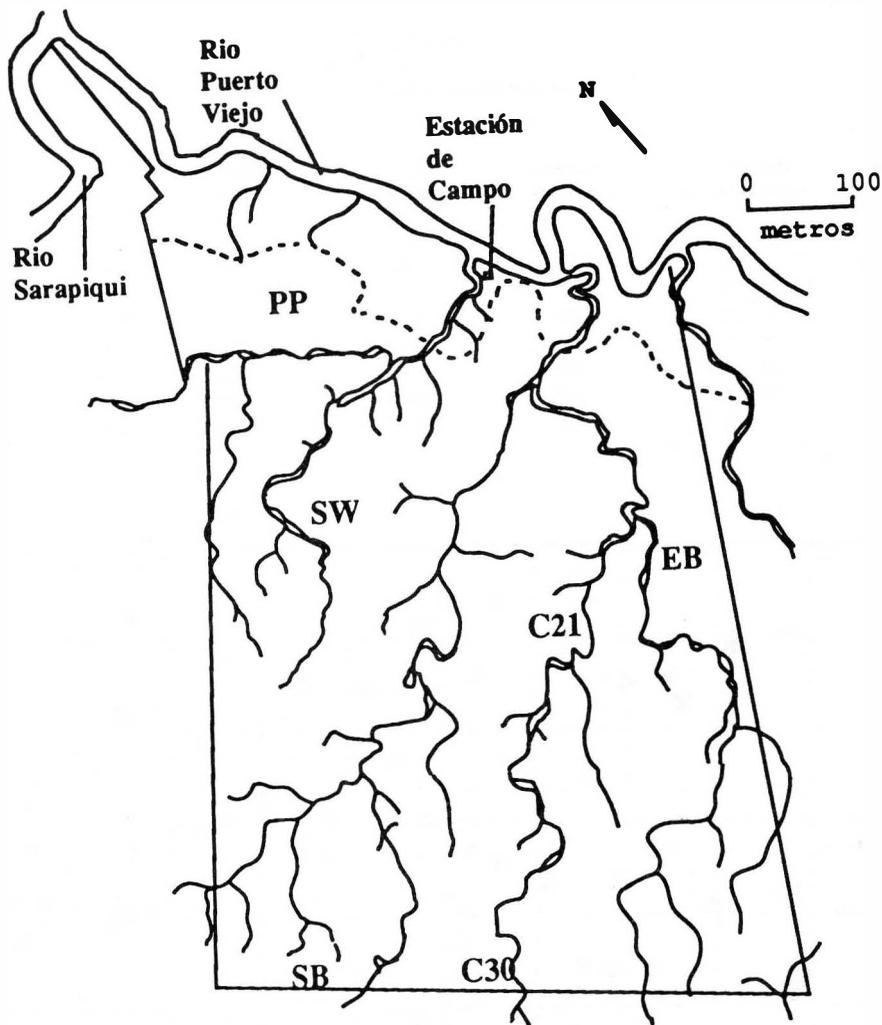


Fig. 2. Mapa de la estación biológica La Selva, mostrando la ubicación de las parcelas en el estudio. El símbolo PP significa parcela principal, los demás según lo explicado en el cuadro 1.

creciendo verticalmente sobre del suelo y cuya medida crítica es la altura del tronco (Fig. 1), y 4) la fase adulta, en que la altura del tronco es mayor de 10 m el número de hojuelas por hoja es muy alto, y se producen flores y frutos. En otros trabajos, a las etapas de plántula y vástago juntas se les llama "etapa de establecimiento" (e.g. Kiew 1972, Tomlinson 1960). Este artículo trata sobre la etapa de plántula.

MATERIAL Y METODOS

El estudio fue llevado a cabo en la Estación Biológica La Selva, propiedad de la Organiza-

ción de Estudios Tropicales (OET), en la vertiente Atlántica de Costa Rica. Se establecieron seis parcelas; una intensiva de 100m X 60m y cinco menos intensivas de diferentes tamaños. Dentro de éstas se definieron ciertas áreas y se ubicaron, midieron y marcaron todas las plántulas. Más tarde (seis meses o más) se recorrieron los mismos sitios y las plántulas fueron medidas nuevamente (Cuadro 2, Fig. 2).

La parcela principal fue muestreada más intensivamente que las auxiliares (Cuadro 1) La idea central fue muestrear la principal intensivamente durante los tres años del estudio, y muestrear las parcelas auxiliares solamente para conseguir una estimación aproximada de la variación espacial de los parámetros de interés.

CUADRO 1

Descripción básica de las áreas muestreadas

Parcela	Fechas mustradas	Tamaño de parcela	Area mustrada	Distancia del río	Altura \pm 20	Densidad N/M ²
Principal	73, 74(2) 75(2), 76	8000	1000	600	50	.32
SW	74 - 75	1600	1600	1200	100	.06
EB	74 - 75	1000	1000	1000	70	.06
C 21	74 - 75	400	400	1400	100	.14
C 30	74 - 75	800	800	2300	160	.09
SB	74 - 75	400	400	2500	160	.20

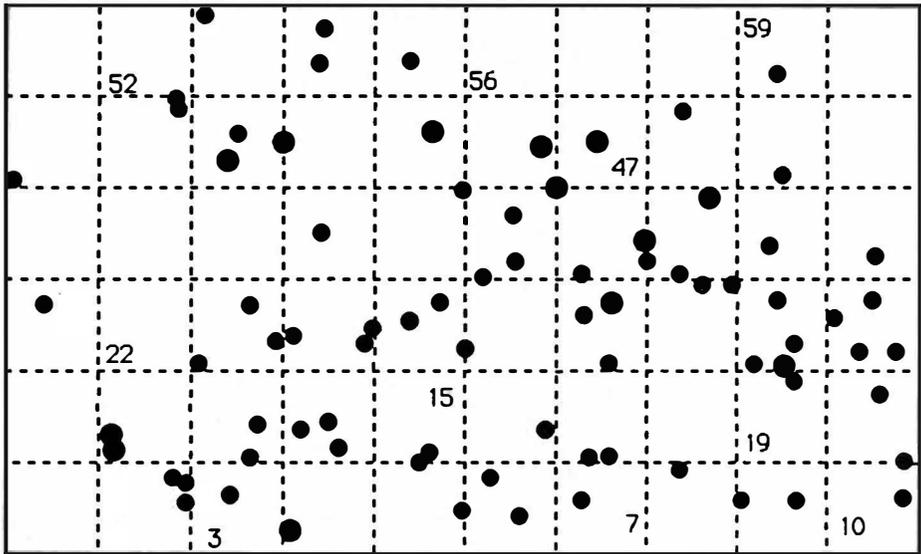


Fig. 3 La parcela principal y la distribución de todos los juveniles (cuadros pequeños) y adultos (cuadros grandes).

Como se estableció en un trabajo anterior (Vandermeer *et al.* 1975), la medida apropiada para el tamaño de un individuo de *W. georgii* es el promedio del ancho de la hojuela. De aquí en adelante la expresión "tamaño de una plántula" se refiere a la media aritmética del ancho de las hojuelas. Durante cada censo, se ubicaron y marcaron todas las plántulas en una parcela, y se midió el ancho de cada hojuela. Después (6 meses o 1 año) todas las plántulas fueron revisadas (más de 99% de las plántulas marcadas) y se tomaron datos de la condición y tamaño de cada individuo.

En la parcela principal se seleccionaron al azar

10 subparcelas. En la Figura 3 se muestran las posiciones de las subparcelas muestreadas, y también la posición de cada adulto y juvenil en la parcela.

RESULTADOS

Patrones generales de crecimiento y supervivencia: La figura 4a muestra la distribución de los tamaños de las plántulas de la población marcada originalmente en 1973 y la 4b la distribución de las seleccionadas por primera vez en 1974 (o sea, los nuevos individuos en la población). La diferencia es estadísticamente

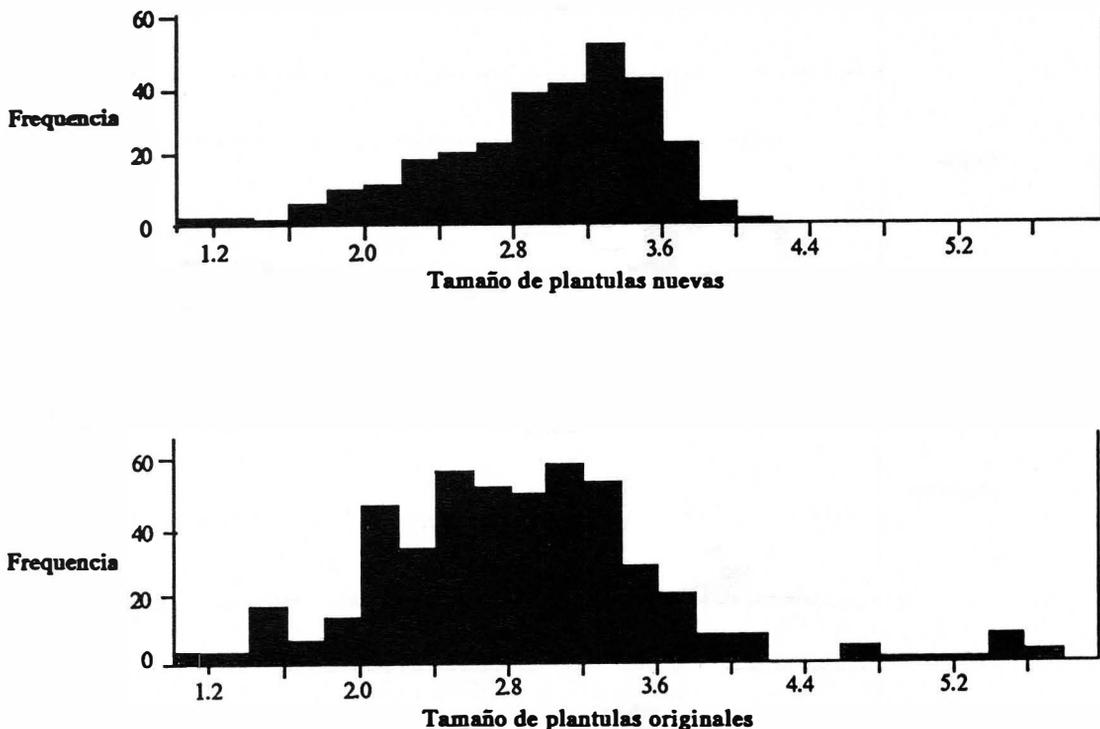


Fig. 4 Distribución de los tamaños de las plántulas marcadas originalmente (abajo), y la de los tamaños de plántulas nuevas (es decir, las que tienen menos de 6 meses) (arriba).

significativa. Primero, la población original tiene algunos individuos relativamente grandes (con una media de ancho de hoja de más de 4.5 cm), mientras que la población de plántulas nuevas no tiene tales individuos. Segundo, la mayoría de los individuos en la población inicial parecen estar a la izquierda de la mayoría de los individuos de las plántulas nuevas, indicando que hay una tendencia general hacia decrecer en tamaño. En vista de que la mayoría de la población se encuentra en un sotobosque relativamente oscuro, y que la especie necesita un claro para crecer significativamente (Vandermeer *et al.* 1975); no es sorprendente que la mayoría decrezca con el tiempo. Si todos los individuos mayores que 4.5 cm se eliminan de la población inicial, el promedio de la nueva distribución será de 2.83 cm, el cual es menor que la media de 3.04 de la población entera ($t = 4.22$, $g.l. = 565$, $p < .001$).

La distribución del tamaño de las plántulas corresponde cualitativamente a lo que se espera, dados los conocimientos generales de la historia natural de esta especie (Vandermeer 1983). La

CUADRO 2

Estadísticas descriptivas de las poblaciones iniciales.

	Plántulas nuevas	Población inicial	Población inicial transformada
Media (cm de ancho de hojuelas)	3.043	2.961	2.833
# de observaciones	292	289	275
Varianza	.325	.702	.383
Valor mínimo	1.00	1.00	1.00
Valor máximo	4.10	6.70	4.20

pequeña cantidad de plántulas mayores de 4.5 cm representa los individuos que ya han sido expuestos a un claro y que por lo tanto han crecido

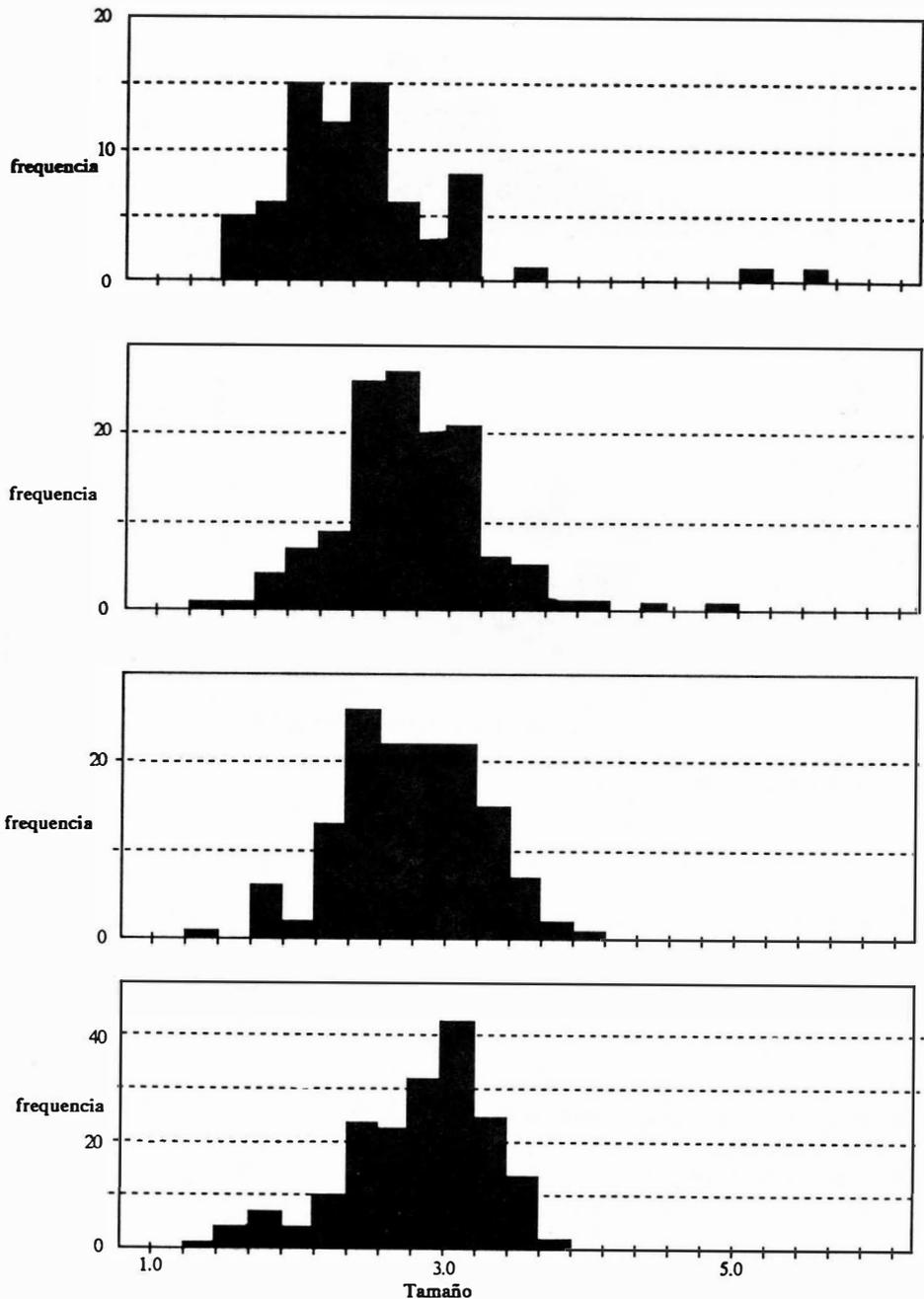


Fig. 5 Cambio en la distribución de plántulas nuevas entre julio de 1973 y marzo de 1974. Abajo están las plántulas nuevas, después están las plántulas que sobrevivieron del grupo original hasta julio de 1975. Luego siguen las plántulas que sobrevivieron del grupo original hasta marzo de 1976. Finalmente, en la gráfica de arriba, están las plántulas que sobrevivieron del grupo original hasta julio de 1976.

rápido. Estos individuos no existen en la muestra de plántulas nuevas porque no ha pasado suficiente tiempo para que encuentren un claro; la mayoría ha estado decreciendo por su posición

en el sotobosque.

El cuadro 2 presenta los resúmenes de los análisis estadísticos para estas dos poblaciones, su "población inicial transformada" representa la

CUADRO 3

Historia de las plántulas nuevas (aparecieron después del estudio inicial)

	Plántulas nuevas en 1974	Plántulas de 1974 a inicios de 1975	Plántulas de 1974 a inicos de 1975	Plántulas de 1974 en 1976	Plántulas nuevas en 1975	Plántulas de 1975 en 1976
Media	3.119	3.047	3.002	2.656	2.906	2.697
# obs.	189	139	131	73	103	59
Var.	.262	.246	.285	.494	.413	.207
Valor mínimo	1.6	1.5	1.5	1.7	1.0	1.8
Valor Máximo	4.1	4.3	5.2	6.0	4.0	3.6

CUADRO 4

Supervivencia por 6 meses, datos de 1973-1975, para las subparcelas (vea Fig. 1 para ubicarla)

Año	Estación	Subparcela						
		59	56	47	15	10	3	comb.
73-74	Lluviosa	.84	.68	.72	.64	.60	.27	.66
73-74	Lluviosa	.78	.72	.76	.72	.84	.65	.78
74-75	Seca	1.0	.83	.92	.72	.78	.57	.77
74-75	Seca	.83	.82	.93	.77	1.0	.87	.91

población inicial menos todos los individuos mayores de 4.5 cm. La media de la población inicial es de 2.96, mientras que la de las plántulas nuevas es de 3.04. Eliminando los individuos más grandes de la población inicial se obtiene una media de 2.83, estadísticamente diferente de 3.04.

En julio de 1973 se sembraron 25 semillas al lado de la parcela principal y 16 germinaron (su media de ancho de hoja fue de 3.09). Debido a que la media de las plántulas que aparecieron de forma natural fue de 3.04 (3.09 para las que fueron sembradas como semillas) se puede considerar 3.0 como el tamaño medio de una plántula al tiempo de la germinación.

El proceso básico se puede visualizar más fácilmente si eliminan las plántulas que estaban en la parcela antes de que empezara el estudio. Si se usan solamente las plántulas que aparecieron entre julio de 1973 y julio de 1974 como una cohorte, podemos examinarla con respecto al tiempo (Fig. 5). Empezando con la 5a, al fondo de la figura, algunos individuos "escaparon" de

la población general y crecieron bastante rápido (encontraron un claro), mientras que la tendencia general de la población es decreciente (se mueve a la izquierda del gráfico). En el cuadro 3 esta tendencia se presenta en una forma numérica para las plántulas nuevas en 1974 y 1975. Un individuo típico "decrece" de 3.12 cm a 3.05, a 2.97, y a 2.66, en solamente dos años. A esta tasa de decrecimiento tendrían que pasar aproximadamente 4 años para llegar el nivel de 1.0 cm, el cual es el tamaño más pequeño de los individuos encontrados en todo el estudio, y el tamaño que suponemos representa el límite bajo el cual una plántula no puede sobrevivir. Entonces, en las condiciones de este sitio, un individuo tiene aproximadamente cinco años de vida si no encuentra un claro de luz. Esta cifra concuerda, en general, con los datos de supervivencia, que fue para dos años $73/189 = .39$; si se mantiene constante, reducirá la población subsecuente a aproximadamente 4 individuos después de 4 años (solamente 2% de la población

CUADRO 5

Análisis de varianza para la estación y subparcela (datos: Cuadro 4)

Fuente	grados de libertad	promedio quadardo	F	Prob.
Entre estaciones	1	0.152	10.123	0.019
Entre subparcelas	6	0.033	2.194	0.106
Interacción	6	0.004	0.272	0.940
Error	14	0.015		

original). Si la "tasa de escape" en claros se mantiene (2 individuos de los 189 en 2 años), éstos serán aquellos que llegaron al claro.

Supervivencia: En el Cuadro 4 se presenta las tasas de supervivencia para las 10 subparcelas de la parcela principal, para cuatro períodos de 6 meses (es decir, la tasa de supervivencia presentada es para un período de 6 meses en vez de un año). Solamente seis subparcelas tuvieron suficientes plántulas para hacer un estimado preciso de la supervivencia (subparcelas 59, 56, 47, 15, 10 y 3), por lo que fue necesario unir los valores de las otras cuatro subparcelas (7, 19, 22, y 52), en lo que estadísticamente se conoce como una "combinación." A pesar de la gran variabilidad, un análisis de varianza indica que la variabilidad significativa está asociada con la estación y con el espacio (donde la variación en espacio es solamente sobre el pequeño ámbito disponible dentro la parcela principal de 80 X 100 m, ver Cuadro 5). El promedio de la supervivencia durante la estación lluviosa es de 0.64 mientras que en la estación seca es de 0.84. Esta diferencia podría deberse al hecho que la estación lluviosa incluye el final de la estación seca y las primeras lluvias al comienzo de la lluviosa. Debido a la gran intensidad de las primeras lluvias, el volumen de agua que se acumula en las comunidades epifitas que crecen en las ramas de los árboles, aumentan su peso a niveles mayores de lo que pueden soportar, y aumenta así el número de las que caen al suelo.

La variación en espacio sobre un área más grande parece ser significativa, aunque la aplicación de estadísticas es difícil porque los únicos datos disponible son las supervivencias para cada parcela es decir, no hay variancia de error (ver

CUADRO 6

Supervivencias para todas las parcelas (1975 a 1976)

Subparcela	Número marcado	Supervivencia
59	20	.71
56	51	.47
52	21	.52
47	43	.59
15	14	.78
10	27	.78
3	39	.28
(7, 22, 19)	24	.58
Parcela principal combinada	339	.54
SW	98	.61
EB	60	.60
C 21	57	.50
C30	70	.74
SB	80	.78

Cuadro 6). Como una aproximación podemos usar el error estandar de la media de las subparcelas de la parcela principal como el factor de error y compararlo al error estandar de la media de los valores de las parcelas auxiliares. La razón de los dos errores estándares indica que no hay una diferencia significativa en esta muestra ($F = 5.075/6.007 = 0.8448$, $gl = 8, 5$, n.s.), lo cual no es una sorpresa, debido a que la variancia dentro las subparcelas es tan grande. A pesar de que la supervivencia varía de 50% hasta 78% en las parcelas auxiliares; esta variabilidad no es diferente a la esperada en solamente un sitio, como la parcela principal en donde la supervivencia varió desde 47% hasta 78%.

En cuanto a la variación de la supervivencia de año a año, vemos que en el período de tres años hubo una supervivencia general de 51% de 1973 hasta 1974, 71% de 1974 a 1975, y 54% de 1975 a 1976. Esta variabilidad no fue suficientemente grande como para ser significativa ($F = 1.24$, $gl = 2, 14$, n.s.). Además, como se mencionó anteriormente, la supervivencia de las plántulas nuevas fue de 69% de 1974 a 1975 y 57% de 1975 a 1976, lo que refleja la supervivencia de la población general de plántulas.

Debido a que ni la variabilidad espacial ni la temporal fueron significativas, podemos combinar todos los datos para obtener una estimación general de la supervivencia de plántulas. Esta

CUADRO 7

Supervivencias por categorías

Parcela	Fecha marcada originalmente	Categoría original	Número	Número de sobrevivientes	% Supervivencia
Principal	1973	0 - 3	149	70	47.0
"	1974	0 - 3	134	83	61.9
"	1975	0 - 3	190	93	48.9
"	Combinada	0 - 3	473	246	52.0
Principal	1973	3 - 4.5	134	83	61.9
"	1974	3 - 4.5	187	142	75.9
"	1975	3 - 4.5	131	79	60.3
"	Combinada	3 - 4.5	452	304	67.2
Principal	1973	> 4.5	14	12	85.7
"	1974	> 4.5	9	9	100.0
"	1975	> 4.5	12	11	91.7
"	Combinada	> 4.5	35	32	91.4
EB	1975	0 - 3	19	9	.47
"	1975	3 - 4.5	32	22	.69
"	1975	> 4.5	47	28	.60
SW	1975	0 - 3	56	33	.59
"	1975	3 - 4.5	40	28	.70
"	1975	> 4.5	9	4	.44
C 21	1975	0 - 3	23	9	.39
"	1975	3 - 4.5	33	15	.45
"	1975	> 4.5	6	4	.67
C 30	1975	0 - 3	33	23	.70
"	1975	3 - 4.5	33	25	.76
"	1975	> 4.5	4	4	1.00
SB	1975	0 - 3	61	45	.74
"	1975	3 - 4.5	79	60	.76
"	1975	> 4.5	1	1	1.00

CUADRO 8

Análisis de varianza para años y categorías de la parcela principal

Fuente	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad
Entre años	2	0.018	33.2	0.027
Entre categorías	2	0.124	228.6	0.001
Error	4	0.001		
Total	8			

estimación es de 61 %.

Otro factor que puede ser de importancia es la supervivencia de plántulas de diferentes tamaños. Dada la historia natural de la especie, tiene sentido dividir la población en tres categorías de tamaño: primero los individuos con una media de ancho de hojuela de menos de 3cm, o sea, los que estaban y/o están decreciendo; segundo, los de 4.5 cm, que han escapado en un claro; y finalmente los individuos intermedios (entre 3 y 4.5 cm. Como se observa en el Cuadro, 7) cuando se hace la división categórica, el cuadro de variación general se simplifica. Se nota una clara tendencia hacia aumentar la