

# Caracterización de la resiliencia ecológica de poblaciones de palmeras

## Characterization of the ecological resilience of palm populations

Fabien Anthelme<sup>1,2</sup>, Rommel Montúfar-Galárraga<sup>2</sup> & Jean-Christophe Pintaud<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR DIA-PC/DYNADIV, 911 Av. Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, Francia, Email: [fabien.anthelme@ird.fr](mailto:fabien.anthelme@ird.fr) Autor para correspondencia

<sup>1</sup>IRD: [Jean-Christophe.Pintaud@ird.fr](mailto:Jean-Christophe.Pintaud@ird.fr)

<sup>2</sup>Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Escuela de Biología, Av. 12 de Octubre y Rocca, Quito, Ecuador, Email: [RJMONTUFAR@puce.edu.ec](mailto:RJMONTUFAR@puce.edu.ec)

### Resumen

El objetivo del protocolo descrito es proveer estimadores de los efectos de perturbaciones ambientales sobre la resiliencia de poblaciones de palmeras. Se documentan parámetros biológicos y ecológicos: densidad y distribución espacial de individuos, estructura poblacional y área basal, mediante un dispositivo de cuadrantes de 20 x 20 m. Los parámetros ecológicos se comparan entre ambientes caracterizados por diferentes grados de perturbación en relación a la alteración del bosque y la deforestación: bosque maduro, bosque intervenido y pastizal. Los datos comparativos obtenidos permiten evaluar el límite de resiliencia de las poblaciones de palmeras frente a un gradiente de perturbación.

**Palabras clave:** *Ceroxylon*, Deforestación, Palmeras, Resiliencia ecológica.

### Abstract

The aim of the protocol described here is to provide estimators of the effects of disturbance on the resilience of palm populations. Biological and ecological parameters are recorded: Density and spatial distribution of individuals, population structure, and basal area, using a system of 20 x 20 m plots. Ecological parameters are compared in different conditions of disturbance in relation to forest alteration and deforestation: mature forest, disturbed forest and pasture. Comparative data obtained allow evaluating the resilience limit of the palm populations along a perturbation gradient.

**Key words:** *Ceroxylon*, Ecological resilience, Forest disturbance, Palms.

### Introducción

La resiliencia ecosistémica es la capacidad de un ecosistema de resistir a perturbaciones hasta llegar a un límite que causa un cambio de régimen y la capacidad de recuperar su equilibrio inicial después de una perturbación (Holling 1973). En los ecosistemas, siendo entidades muy complejas, una posible aproximación a su resiliencia consiste en estudiar uno de sus componentes claves

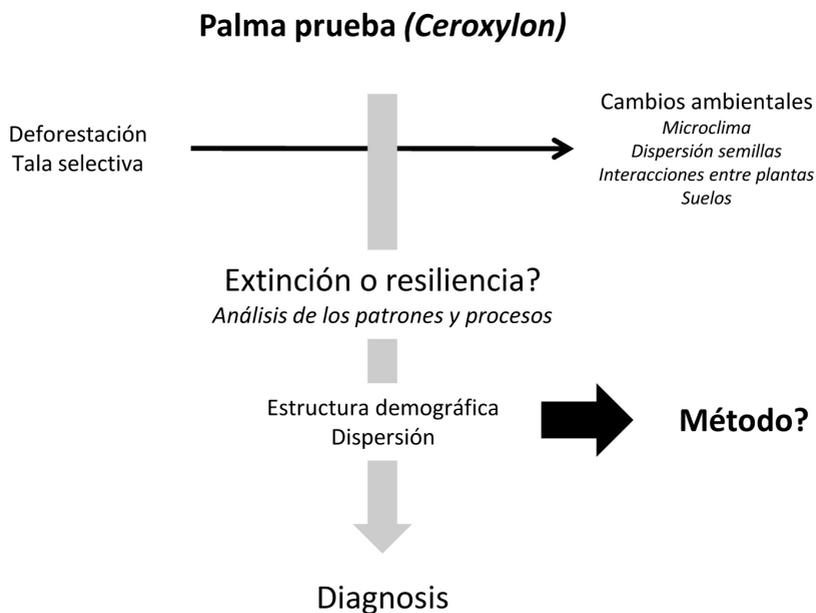
Las poblaciones de palmeras son componentes particularmente importantes en numerosos ecosistemas neotropicales, incluyendo bosques húmedos, sabanas temporalmente inundadas y otros ambientes (Henderson *et al.* 1995). La abundancia de las palmeras, su importancia en cuanto

a biomasa, ciclo de nutrientes, interacciones con depredadores, dispersores y polinizadores determinan el papel clave de estas plantas en numerosos ecosistemas (Kahn & de Granville 1992). Las palmeras tienen adicionalmente usos múltiples que les convierten en un recurso de mayor importancia en términos de servicios brindados por ecosistemas (Macía 2004).

Por estas razones, identificar con precisión las respuestas de las poblaciones de palmeras a perturbaciones antropogénicas es una necesidad. Las perturbaciones que pueden afectar a las poblaciones de palmeras y a los ecosistemas en los cuales se desarrollan son numerosas, incluyendo la cosecha, la extracción maderera, la caza, los incendios de vegetación, la deforestación (Bernal 1998, Wright & Duber 2001, Galetti *et al.* 2006, Brum *et al.* 2008). La respuesta de las palmeras a estas perturbaciones depende del tipo de perturbación, tanto como de la historia natural de cada especie (Barot *et al.* 2005).

La resiliencia de poblaciones puede medirse usando parámetros ecológicos (Folke *et al.* 2004). Los parámetros comúnmente usados incluyen el crecimiento, la biomasa, el éxito reproductivo, la estructura demográfica, la dispersión, la tasa de mortalidad y otros (Kahn & de Granville 1992).

El protocolo presentado en este artículo ha sido desarrollado y aplicado a poblaciones de *Ceroxylon* spp., debido a la importancia de este género en bosques húmedos andinos. Su objetivo es evaluar el impacto de la deforestación y alteración del bosque sobre la conservación a largo plazo de las poblaciones de *Ceroxylon* (Fig. 1). Se propone investigar las respuestas de estas poblaciones a diferentes intensidades y formas de perturbación del bosque (destrucción y reemplazo por pastizales, tala selectiva), mediante el uso de métodos ecológicos. Aunque el protocolo es enfocado sobre el género prueba *Ceroxylon*, se discute al fin del documento la posibilidad de ampliar su aplicabilidad a otras especies y otras formas de vida de palmeras.



**Figura 1.** ¿Cuáles métodos son aplicados para analizar la resiliencia de las palmas frente a la deforestación? Caso del género *Ceroxylon*.

## Especificidades de las especies pruebas del protocolo

El género *Ceroxylon* Bonpl. ex D.C. es dioico y uno de los dos géneros de palmeras (con *Parajubaea* Burret) estrictamente restringido a ecosistemas de montañas en América del Sur. Comprende 12 especies en los Andes tropicales, desde Venezuela hasta Bolivia, entre (800)-1.200-3.000-(3.500) m de altitud (Pintaud *et al.* 2008).

Varias especies tienen distribuciones disyuntas, asociadas con diferenciación intraespecífica, lo que tiene implicaciones importantes en términos de conservación, debido a la alta tasa de destrucción y alteración de los ambientes en los cuales se desarrollan estas palmeras (Trénel *et al.* 2008). La distribución actual de estas palmeras incluye la presencia frecuente de adultos en pastizales, la cual puede ser erróneamente interpretada como una forma de resistencia a la deforestación, pero estas poblaciones son en realidad senescentes por ausencia de regeneración (Borchsenius *et al.* 1998).

Varias especies de *Ceroxylon* son elementos dominantes del bosque andino nublado, y tienen un papel clave en este ecosistema debido a su importancia en la estructura del bosque, producción de biomasa, y como fuente de alimentos para insectos, aves y mamíferos (Krabbe 2000). Las especies de *Ceroxylon* tienen también un valor socio-económico elevado, debido a sus numerosos usos (Borchsenius *et al.* 1998).

## Métodos

### Caracterización de la estructura poblacional

Las variaciones de la estructura poblacional según el grado de perturbación proveen información sobre la respuesta ecológica de las poblaciones. La primera variable es la densidad

de la población. Es este protocolo, la densidad total se evalúa mediante un muestreo en cuadrantes y la densidad de adultos (incluido la proporción de machos y hembras) mediante una evaluación a nivel del paisaje. Además, las diferencias de estructura poblacional en base a los estados de desarrollo de la palmera informan sobre las variaciones en la dinámica poblacional.

### Dispositivo de muestreo

El dispositivo de censo está conformado por cuadrantes de 20 x 20 m (400 m<sup>2</sup>). Para el presente propósito, en cada sitio de estudio, los cuadrantes están distribuidos en tres tipos de ambientes relacionados con la alteración del bosque: bosque maduro, bosque intervenido (tala selectiva) y pastizal establecido mediante deforestación. Los tres tipos de ambientes deben ser cercanos entre ellos, a fin de evitar la influencia de parámetros ajenos al propósito (variación de clima, suelo, composición florística y otros). Se puede considerar que si la distancia mínima entre dos hábitats no es más grande que dos veces la distancia máxima entre dos cuadrantes del mismo hábitat el muestreo será probablemente de alta calidad.

El número de repeticiones en cada ambiente depende de la heterogeneidad encontrada. Los bosques intervenidos pueden ser particularmente heterogéneos debido a variaciones en la intensidad de perturbación y tiempo de recuperación.

A fin de asegurar un muestreo suficiente para posteriores análisis estadísticos, se definió un número mínimo de 20 repeticiones en cada ambiente. La localización de los cuadrantes se establece en base a un punto escogido al azar adentro del ambiente de estudio. Por ejemplo, el punto se localiza después de caminar x pasos hacia una dirección y (x e y elegidos por diferentes miembros del equipo de estudio). A partir de este punto, se mide la distancia hacia el tallo de la palma en estudio más cercana. Este individuo define una esquina del cuadrante.

La distancia entre el punto al azar y el tallo más cercano se llama distancia R y será de uso posterior para estimar la densidad de palmeras a escala del paisaje (Fig. 2). A fin de garantizar la independencia entre repeticiones, todos los cuadrantes deben ser separados por al menos 40 m.

### Toma de datos bióticos

El desarrollo de las palmeras presenta fases sucesivas bien marcadas, de duración variable, por lo cual se describe habitualmente la estructura poblacional usando una definición de estados de desarrollo (Sist 1989). En el caso de *Ceroxylon*, hemos definido cinco estados de desarrollo, cada uno con características propias que determinan respuestas distintas a las perturbaciones:

- Plántula: Está caracterizada por sus hojas lanceoladas. Esta fase empieza con la germinación y termina con la aparición de las primeras divisiones del limbo.
- Juvenil 1: Está caracterizado por hojas parcialmente o totalmente divididas en segmentos, es acaulescente y mide menos de 2 m de altura.

- Juvenil 2: Difiere del estado anterior por su tamaño superior a 2 m.
- Juvenil 3: Empieza con el inicio del desarrollo del tallo aéreo y termina con la aparición de la primera inflorescencia
- Adulto: Tiene un tallo y se encuentra en estado reproductivo

Se debe añadir que estos estadios serán diferentes tomando en cuenta otras especies con diferentes rasgos de vida (por ejemplo ausencia de fase de establecimiento subacaulescente en especies con raíces zancudas o ausencia de tronco aéreo en especies acaulescentes). En cada cuadrante se registran todos los individuos y se asignan a un estado de desarrollo, permitiendo establecer la estructura poblacional. Sin embargo, la densidad de plántulas puede ser muy elevada en ciertas condiciones, en particular al pie de los individuos en frutos, lo que impide un conteo exhaustivo. En este caso, se procede a una estimación del número de plántulas. Hemos definido tres clases de densidad de plántulas: Alta densidad (> 300 individuos / m<sup>2</sup>), densidad media (30-300 individuos / m<sup>2</sup>) y baja densidad (menos de 30 individuos / m<sup>2</sup>). En las zonas de baja y media densidad, se contabiliza individualmente las

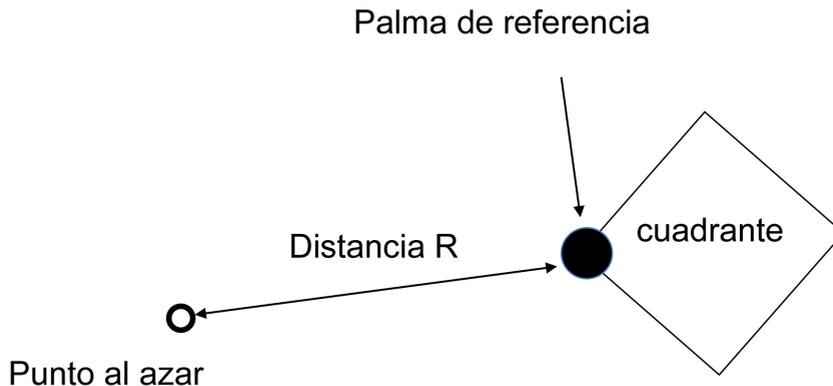


Figura 2. Método de establecimiento de las parcelas.

plántulas, mientras que en las zonas de alta densidad, se hace un conteo adentro de un metro cuadrado y se estima el número total en base al área total de la zona de alta densidad. El mapeo de estas zonas en el cuadrante provee además una indicación del nivel de agregación de las plántulas.

La densidad y nivel de agregación de los juveniles 3 y adultos puede en cambio no ser representativa en cuadrantes de 400 m<sup>2</sup>, por lo tanto se necesita datos adicionales a una escala mayor. La distancia básica al individuo más cercano (en inglés: *basic distance to the closest individual*, BDCI, Cottam & Curtis 1956) provee una estimación de la densidad de individuos con tallo a la escala del paisaje. La fórmula esta basada en la distancia R calculada anteriormente, siendo N el número de puntos al azar y da un número de individuos por hectárea.

$$BDCI = 1/(4[\sum Ri/N]^2)*100$$

Luego se calcula un índice de agregación (IA) combinando la información de densidad en los cuadrantes y la BDCI:

$$IA = D/BDCI.$$

Donde, D = densidad promedio de individuos con tallo medida en los cuadrantes (en individuos por hectárea), sin tomar en cuenta el individuo de referencia. Se hace el cálculo para cada tipo de ambiente. Los valores superiores a 1 indican un patrón agregado de la población a nivel de la parcela.

Se utiliza además el área basal como medida de la estructura del bosque. Se mide el perímetro de todos los árboles de la parcela con diámetro superior a 10 cm a la altura de 1.30 m. La superficie total de los troncos calculada en base a esta medición informa sobre el estado de madurez del bosque. Además, la proporción del área basal representada por la especie en estudio provee una estimación de su importancia relativa en la estructura del bosque.

## Toma de datos abióticos

A fin de explicar los patrones demográficos, se necesitan también variables abióticas.

En el marco de un censo rápido, se toma en cuenta: 1) La localización geográfica (coordenadas UTM): El conjunto de puntos georeferenciados tomados al centro de cada parcela permite hacer pruebas acerca del efecto de la distancia entre parcelas sobre la distribución de los individuos, usando por ejemplo la prueba de Mantel o análisis multivariados (Thioulose *et al.* 1997). Los efectos de distancia pueden ser evaluados a nivel de un mismo ambiente o entre ambientes. 2) La pendiente: La pendiente puede influenciar la distribución de las plantas por varias razones, incluyendo efectos sobre el reclutamiento de plántulas y el patrón de deforestación. Calculamos la pendiente promedio de cada cuadrante mediante el uso de un clinómetro, haciendo tres medidas paralelas, distantes 10 m, en el sentido de la pendiente dominante de la parcela.

## Caracterización de la dispersión a corta distancia y del reclutamiento

Como complemento del estudio demográfico, se puede caracterizar el potencial de dispersión y de regeneración. Estudios en bosques tropicales han identificado un efecto negativo de la fragmentación del hábitat sobre la dispersión de los árboles y palmeras, en relación con una reducción de la abundancia y diversidad de los dispersores (Wright & Duber 2001, Bonjorne de Almeida & Galetti 2007 Fadini *et al.* 2009).

En este contexto, nuestro propósito es de relacionar la densidad de semillas y plántulas con la distancia al adulto fructífero más cercano. Hemos seleccionado 15 adultos fructíferos con una distancia mínima entre ellos de 30 m. Desde el pie de cada adulto, se calcula la densidad de semillas y plántulas a tres distancias: 0.5 m, 3 m y 10 m. Cuando el adulto estudiado se encuentra en una pendiente, se hace dos

medidas, una hacia abajo y una hacia arriba, para tomar en cuenta el efecto de la gravedad sobre la dispersión de semillas. Solamente se toman en cuenta las semillas con potencial germinativo (intactas o poco alteradas) y visibles en superficie.

### **Conclusiones y ampliación de la aplicabilidad del protocolo**

El protocolo presentado relaciona factores de perturbación con sus efectos en la estructura y dinámica poblacional mediante estimadores ecológicos y genéticos, densidad de individuos, estructura poblacional y eficiencia de la dispersión.

A fin de caracterizar el límite de resiliencia de una población, es necesario representar adecuadamente el gradiente de perturbación mediante repeticiones en ambientes sometidos a varias intensidades de perturbación. También es imprescindible identificar y representar adecuadamente el ecosistema de referencia, libre de perturbaciones. En este caso, se trata del bosque maduro, termino preferido al de bosque primario, debido a la intervención humana generalizada, actual o pasada, en la región estudiada. Se interpretan las variaciones de los parámetros documentados en los varios ambientes con referencia al ecosistema no intervenido, para evaluar el impacto de las perturbaciones sobre la población en estudio.

Varios rasgos de vida de palmas han sido sugeridos como vectores de una mejor resiliencia, adentro de cuales la reproducción vegetativa (clonalidad, tallos cespitosos, Chazdon 1991, Siebert 2000), la capacidad de producir tallos/ramas trepadores (Siebert 2000, Escalante *et al.* 2004), la ausencia de troncos aéreos (según Anthelme & Pintaud datos no publicados). Otros son poco conocidos pero potencialmente importantes también, como la duración estimada del ciclo de vida o el desarrollo de troncos subterráneos durante fases de establecimiento (R. Bernal com. pers. 2010). Entre estos rasgos es esencial

tomar en cuenta en estudios específicos los que caracterizan las especies seleccionadas. Eso permitirá ampliar el protocolo a muchas especies de palmas neotropicales.

### **Agradecimientos**

Los protocolos presentados en este artículo han sido desarrollados y aplicados en estudios financiados por el programa ECOFONDO en Ecuador y por el proyecto Europeo FP7-PALMS. Agradecemos a C. Gully, J.G. Lincango, M.J. Sanín, N. Duarte, I. Arcos y C. Mazoyer por sus contribuciones a la elaboración de los protocolos. Agradecemos también a Mónica Moraes por sus comentarios constructivos sobre el manuscrito, a W. Guzmán (IIAP) por su apoyo en Perú y a la gente de Ocol (Perú), Roncesvalles, Reserva Proaves en la Sierra Nevada Santa Marta (Colombia), Inti-Llacta y Rio Bravo (Ecuador) por su apoyo en nuestros estudios de campo, a R. Bernal y H. Balslev por sus comentarios sobre este manuscrito.

### **Referencias**

- Barot, S., D. Mitja, I. Miranda, G.D. Mejía & M. Grimaldi. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research* 7: 1051-1065.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Bonjorne de Almeida L. & M. Galetti. 2007. Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Ecologica* 32: 180-187.
- Borchsenius, F., H. Borgtoft Pedersen & H. Balslev. 1998. Manual of the palms of Ecuador. AAU Report 37: 1-217.
- Brum, H.D., H.E.M. Nascimento, W.F. Laurance, A.C.F. Andrade, S.G. Laurance & A.C.C. Luizao. 2008. Rainforest fragmentation

- and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in central Amazonia. *Plant Ecology* 199: 209-215.
- Chazdon, R.L. 1991. Effects leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* 79: 1137-1146.
- Cottam, G. & J.T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- Escalante, S., C. Montana & R. Orellana. 2004. Demography and potential extractive use of the liana palm, *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 187: 3-18.
- Fadini, R. F., M. Fleury, C. I. Donatti & M. Galetti. 2009. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecologia* 35: 188-196.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson L. & C.S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 557-581.
- Galetti M., C.I Donatti, A.S. Pires, P.R. Guimaraes & P. Jordano. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149.
- Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton. 421 p.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Kahn, F. & J.-J. de Granville. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer Verlag, Berlin. 226p.
- Krabbe, N. 2000. Overview of conservation priorities for parrots in the Andean region with special consideration for Yellow-eared parrot (*Ognorhynchus icterotis*). *International Zoo Yearbook* 37: 283-288.
- Macía, M.J. 2004. Multiplicity in palm uses by the Huaorani of Amazonian Ecuador. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 149-159.
- Pintaud, J.-C., G. Galeano, H. Balslev, R. Bernal, F. Borchsenius, E. Ferreira, J.-J. de Granville, K. Mejía, B. Millán, M. Moraes, L. Noblick, F.W. Stauffer and F. Kahn. 2008. The palms of South America: diversity, distribution and evolutionary history. *Revista Peruana de Biología* 15 (supl. 1): 7-29.
- Siebert, S.F. 2000. Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in response to light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. *Forest Ecology and Management* 137: 83-90.
- Sist, P. 1989. Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. *Principes* 33: 142-151.
- Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec & J. M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Trénel, P., M.M. Hansen, S. Normand & F. Borchsenius. 2008. Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm, *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology* 17(15): 3528-3540.
- Wright, J.S. & H.C. Duber. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.

Artículo recibido en: Agosto de 2010.

Manejado por: Mónica Moraes R.

Aceptado en: Noviembre de 2010.