DIAGNÓSTICO DEL POTENCIAL INVASOR DE DOS PLANTAS EXÓTICAS, *KALANCHOE DAIGREMONTIANA* (CRASSULACEAE) Y *STAPELIA GIGANTEA* (APOCYNACEAE) EN UNA ZONA ÁRIDA TROPICAL

por

ILEANA HERRERA

Tesis de Grado presentada como requisito parcial para optar al Título de

Doctor en Ciencias mención Ecología

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas

I.V.I.C

Centro de Estudios Avanzados

Caracas

Diciembre, 2007

(Digitalizado de documento original - 21/09/2015 / ocr 18/11/2015)

La Tesis de Grado de Ileana Herrera titulada "DIAGNÓSTICO DEL POTENCIAL INVASOR DE DOS PLANTAS EXÓTICAS, *KALANCHOE DAIGREMONTIANA* (CRASSULACEAE) Y *STAPELIA GIGANTEA* (APOCYNACEAE) EN UNA ZONA ÁRIDA TROPICAL", ha sido aprobada por el jurado, quien no se hace responsable de su contenido, pero que la ha encontrado correcta en su calidad y en su forma de presentación en fe de lo cual firman,

Dr. Jafet M. Nassar H.
Tutor
IVIC

Dr. Nelson Ramírez
Jurado principal
UCV

Dra. Ana Herrera
Jurado principal
UCV

Dra. Margarita Lampo
Jurado principal
IVIC

Dr. Jon Paul Rodríguez
Jurado principal
IVIC

Centro de Estudios Avanzados, IVIC
Altos de Pipe, diciembre de 2007

RESUMEN DE LA TESIS DE GRADO PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS MENCIÓN ECOLOGÍA

DIAGNÓSTICO DEL POTENCIAL INVASOR DE DOS PLANTAS EXÓTICAS, *KALANCHOE DAIGREMONTIANA* (CRASSULACEAE) Y *STAPELIA GIGANTEA* (APOCYNACEAE) EN UNA ZONA ÁRIDA TROPICAL

por

Ileana Herrera

Centro de Estudios Avanzados

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas

I.V.I.C.

Caracas, diciembre 2007

Jafet M. Nassar H.

Tutor

La invasión por especies exóticas es señalada como la segunda causa de pérdida de biodiversidad global y regional. Las plantas invasoras pueden modificar el funcionamiento y la biodiversidad de comunidades y ecosistemas. Aunque pocas especies vegetales pueden invadir zonás áridas, aquellas que lo logran pueden tener efectos sustanciales sobre estos ambientes. En el P. N. 'Cerro Saroche' (Edo. Lara), una de las pocas áreas protegidas que resguardan ecosistemas áridos en Venezuela y el Caribe, se ha evidenciado el establecimiento de dos plantas exóticas, *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) y *Stapelia gigantea* (Apocynaceae), originarias de Madagascar y Sudáfrica, respectivamente. Este trabajo intenta responder si estas especies tienen el potencial de invadir y alterar las comunidades vegetales de ecosistemas áridos neotrópicales. La biología reproductiva y de establecimiento de plántulas de las dos exóticas de estudio sugieren que ambas plantas tienen características reproductivas que,

A Cheo

AGRADECIMIENTOS

Al IVIC por el apoyo y ayuda económica que me prestó durante mis estudios.

Al Fonacit por concederme una beca de doctorado.

A Provita, Wildlife Trust & CIET e IDEA WILD por financiar parte de mi tesis.

A Inparques por permitirme utilizar sus instalaciones.

A José (Cheo) Hernández, mi compañero de vida, por motivarme, apoyarme y ayudarme de forma incondicional para la culminación mis estudios.

A mi tutor por enseñarme que casi todo es posible y por ayudarme en los momentos en que más lo necesité.

A Zdravko Baruch y Nelson Ramírez por su motivación y por darme un espacio en sus laboratorios donde discutí diversos aspectos de mi tesis. A Nelson Ramírez por permitirme utilizar varios de sus equipos.

A María Josefina Hernández, Jon Paul Rodríguez y Margarita Lampo por el tiempo que invirtieron discutiendo conmigo diversos aspectos de mi tesis, y ayudarme en la construcción del modelo poblacional.

A mis colaboradores de campo y laboratorio: Dorixa Monsalve, Helios Martínez, Alix Amaya, Ada Sánchez, José Ferrer y José A. González. Agradezco a Ada, José R. y Adriana García por leer y discutir versiones preliminares de mi tesis y brindarme apoyo intelectual y emocional durante mis estudios.

A los colaboradores de campo invaluables, los chóferes del IVIC: Luis Mújica, Luis Martínez y David.

A Erasmo y a Dámaso por su valiosa colaboración en el cuido de plántulas.

LISTA DE TABLAS

TABLA Página

3.I. Características reproductivas de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea*.....49

3.II. Producción de néctar por flor de *Kalanhoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea*. Se presenta el volumen acumulado (µL) de néctar producido por una flor.....52

3.III. Producción de frutos y semillas de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* en cada un de los tratamientos de polinización.....55

3.IV. Densidad de semillas (número de semillas.m^{-2}) en el banco de semillas de seis zonas de vegetación del sector Padre Diego del P.N. 'Cerro Saroche', Edo. Lara.....60

4.I. Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de las plantas nodriza y la herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cereus repandus* a lo largo del tiempo.....102

4.II. Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto del tipo de planta exótica nodriza, cobertura de la nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cereus repandus* a lo largo del tiempo.....105

4.III. Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de la planta nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cercidium praecox* a lo largo del tiempo.....109

4.IV. Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de tipo de planta exótica nodriza, cobertura de la nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cercidium praecox* a lo largo del tiempo.....112

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

seguidos por los arbustales mediterráneos (17%). Los bosques tropicales primarios y los ecosistema xéricos son los que presentan la menor proporción de flora exótica (6%), ya que sólo pocas especies de plantas pueden invadir estos ecosistemas (Loope *et al.* 1988; Brooks 1999). Sin embargo, las zonas áridas pueden ser afectadas drásticamente por las pocas especies invasoras exitosas, ya que pueden ocupar grandes áreas y alterar sustancialmente estos ecosistemas (Cleverly *et al.* 1997; Shigesada & Kawasaki 1997; Mack *et al.* 2000). Por ejemplo, la gramínea exótica *Bromus tectorum* modifica las características biofísicas y bioquímicas del suelo de zonas áridas occidentales en Estados Unidos y compite con las plantas nativas por el nitrógeno, excluyéndolas parcialmente o totalmente (Belnap & Phillips 2001). Otra invasora, *Carpobrotus edulis* en California (Estados Unidos), altera el pH del suelo y la disponibilidad de nutrientes e inhibe el establecimiento de especies de plantas nativas (D'Antonio 1993).

Algunas investigaciones sugieren que las plantas exóticas invasoras de zonas áridas provienen de otras zonas áridas, por lo cual están adaptadas al estrés hídrico (Brown & Gubb 1986; Mack 2002) y además, presentan características reproductivas asociadas con una alta fecundidad y dispersión de semillas a largas distancias (Brown & Gubb 1986; West & Nabhan 2002). Las características del hábitat que pueden propiciar el establecimiento de plantas exóticas en zonas áridas son: el cambio en el uso de la tierra (Evans *et al.* 2001; Wilson *et al.* 2002), la presencia de cuerpos de agua (Brown & Gubb 1986; Loope *et al.* 1988; Brooks 1999), el sobre-pastoreo (Dinerstein *et al.* 1995; Brooks 1999), la variación estacional de la precipitación (Mack 2002) y la presencia de carreteras (Burgess *et al.* 1991; Brooks 1999). Sin embargo, la vulnerabilidad de los hábitats xéricos a las invasiones de plantas disminuye con el incremento de la aridez (Loope *et al.* 1988; Brooks 1999; Mack 2002). Las áreas dentro de una zona árida que

general de organismos exóticos establecidos en el país, publicado por el Ministerio del Ambiente (Ojasti *et al.* 2001).

La proteción de los ecosistemas áridos y semiáridos en la región del Caribe es una prioridad, debido a que estos ambientes son relativamente escasos y en muchos casos su estatus de conservación varía entre las categorías 'Vulnerable' y 'En Peligro'. Además, las zonas áridas neotropicales están conformadas por comunidades de plantas únicas de estos tipos de ambientes (UICN 1999), entre las que se encuentran representantes de las familias Cactaceae, Portulacaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae y Capparidaceae.

El Parque Nacional 'Cerro Saroche' (Edo. Lara, Venezuela) es una de las pocas áreas protegidas que resguardan ecosistemas áridos y semiáridos en Venezuela y en la región del Caribe. Además, presenta el mayor número de especies de cactáceas en el país, de las cuales buena parte son exclusivas de las zonas áridas del norte de Suramérica (Smith & Rivero 1991). Este parque alberga cerca de 120 especies vegetales, entre éstas varias especies de cactáceas, tales como *Opuntia caracassana*, *Opuntia caribea*, *Stenocereus griseus, Cereus repandus, Pilosocereus lanuginosus, Melocactus curvispinus* y *Mammillaria mammilaris*; algunas leguminosas, tales como *Prosopis juliflora, Acacia tortuosa* y *Cercidium praecox,* y euforbiáceas como *Cnidoscoulus urens, Jatropha gossypifolia* y *Croton* sp; entre otras (Smith 1975; Salazar & Gutiérrez 2002). En el P.N. 'Cerro Saroche' se han reportado aproximadamente 80 especies de aves, muchas de las cuales son exclusivas de zonas áridas, tales como el cardenal coriano y el cardenalito (Smith & Rivero 1991; Salazar & Gutiérrez 2002). Además, en el parque se han reportado 33 especies de mamíferos, 17 especies de reptiles y 5 especies de anfibios (Salazar & Gutiérrez 2002). A pesar de la variedad de especies de zonas áridas que alberga el P.N. 'Cerro Saroche', que justifica y hace prioritario su mantenimiento como

área protegida, es un parque que se encuentra críticamente amenazado, lo cual significa que existe alto riesgo de que se fracase en la protección y mantenimiento de la diversidad biológica en un futuro cercano (ParksWatch 2001). Entre las amenazas que atentan contra la integridad ecológica del parque se incluyen: (1) poco personal de Inparques y falta de infraestructura y señalización, (2) delincuencia, (3) falta de manejo de la basura, (4) desarrollo agrícola dentro del parque, (5) desarrollo de la industria avícola dentro del parque y (6) introducción de especies de plantas y animales no nativos (ParksWatch 2001). Entre los animales introducidos destaca el chivo (*Capra hircus*), el cual fue introducido hace más de 100 años en la zona y ejerce alta presión de herbivoría (Laskowski 1993), siendo ésta la principal perturbación presente en el área de estudio. Además, durante visitas exploratorias al P.N. 'Cerro Saroche' se ha evidenciado la presencia de cuatro plantas exóticas: *Salsola kali* (Chenopodiaceae), *Calotropis procera* (Apocynaceae), *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) y *Stapelia gigantea* (Apocynaceae) (I. Herrera & J.M. Nassar, datos no publicados). De éstas, las dos últimas especies son las más abundantes en el parque, por lo cual se planteó la posibilidad de que *K. daigremontiana* y *S. gigantea* pudieran ser invasoras d alto impacto y expandirse dentro del parque. Así que fueron seleccionadas como sujetos de estudio, con el fin de diagnosticar su potencial invasor en el área. Este sistema de estudio representa una excelente oportunidad para evaluar el potencial invasor de plantas exóticas en ecosistemas áridos del neotrópico, dado que dichos ecosistemas son invadidos sólo por pocas especies en comparación a otros ambientes.

Este trabajo responde la interrogante de si estas especies tienen el potencial de invadir y alterar las comunidades vegetales de los ecosistemas áridos del Caribe, y por qué. Además, se estableció la prioridad de manejo para ambas especies de estudio, y se

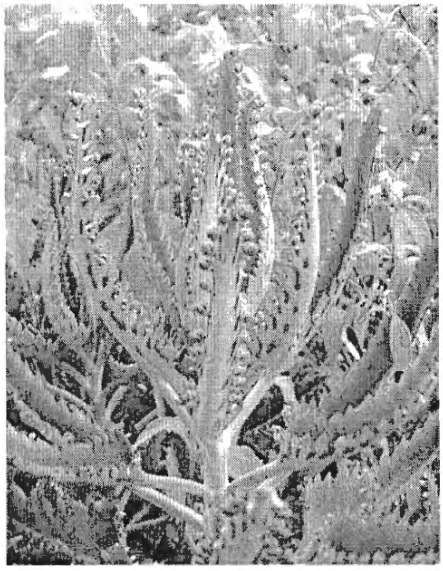
proponen estrategias de manejo para la especie que representa el mayor riesgo. Para esto se identificaron o estimaron: (1) el conjunto de las características reproductivas que pudieran permitir que las dos especies exóticas de estudio se hayan establecido en zonas áridas tropicales; (2) los efectos sobre la repoblación de plantas nativas, ocasionado por el establecimiento de las dos plantas exóticas en el área de estudio, y (3) se construyó un modelo poblacional para la especie que representa el mayor riesgo.

Esta tesis está organizada en siete capítulos, el presente como introductorio, un segundo capítulo donde se describe detalladamente el área y las especies de plantas exóticas de estudio. El tercer capítulo caracteriza la biología reproductiva, el banco de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas de las dos especies exóticas, con el fin de comparar estos aspectos con el patrón observado en plantas invasoras y entender por qué las dos exóticas estudiadas podrían tener el potencial de invadir ecosistemas áridos del Caribe. El cuarto capítulo evalúa el efecto del establecimiento de las dos exóticas de estudio sobre la repoblación de planta nativas, desde una perspectiva experimental y otra comparativa, para identificar los mecanismos por los cuales estas exóticas podrían alterar la repoblación de especies en la localidad; además, los resultados discutidos en este capítulo permitieron sugerir a una de las especies como prioridad de manejo. El quinto capítulo presenta un modelo poblacional para la exótica sugerida como prioridad de manejo, con el fin de identificar la contribución de cada uno de los parámetros de su ciclo de vida a su establecimiento en la localidad de estudio, y estrategias de manejo para la misma. El sexto capítulo discute de forma integral los resultados obtenidos en los capítulos anteriores, además de proponer algunas características del área de estudio que podrían favorecer el éxito de la invasión de las dos

(Malvaceae), *Cnidoscolus urens* (Euphorbiaceae), *Croton rhamnifolius* (Euphorbiaceae) e *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae) (Laskowski 1993; I. Herrera, observación personal). De las especies de cactus columnares presentes en el área de estudio se ha podido constatar que *S. griseus* (cardón dato) y *C. repandus* (cardón lefaria) requieren plantas nodrizas para el establecimiento de sus plántulas (Nassar & Emaldi 2004; Larrea-Alcázar & Soriano 2006). Por otro lado, algunas leguminosas son consideradas especies pioneras o de sucesión intermedia, que no requieren plantas nodrizas y pueden establecerse en zonas abiertas; tal es el caso de *C. praecox* (yabo) y *P. juliflora* (cují) (González 2003; Fajardo 2007). Estas diferencias de requerimientos en el establecimiento de plántulas de diferentes especies en zonas áridas es un aspecto que puede ser crucial para la repoblación en estos ambientes.

El porcentaje de área cubierta y el patrón de distribución de parches de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* en la localidad fue estimada n un estudio preliminar (I. Herrera y J. Nassar, datos no publicados). Para esto, se realizó un muestreo de dichas especies en un área aproximada de 16 km^2, en la zona llamada localmente la 'recta de Padre Diego', donde ambas exóticas son más abundantes (Figura 2.1). El diseño del muestreo consistió en establecer transectos perpendiculares, a cada lado de la carretera, a lo largo de 8 km de la misma. Los transectos fueron de 1 km de largo y 20 m de ancho, ubicados cada 500 m, para un total de 32 transectos. Los parches de ambas exóticas cercanos a cada transecto (<10 m), fueron ubicados geográficamente con el uso de un sistema de posicionamiento global (GPS, por sus siglas en inglés). Además, se estimó el área ocupada por cada parche. Para los parches pequeños (<10 m^2), el área fue estimada de forma manual, utilizando una cinta métrica. En el caso de parches grandes (>10 m^2),

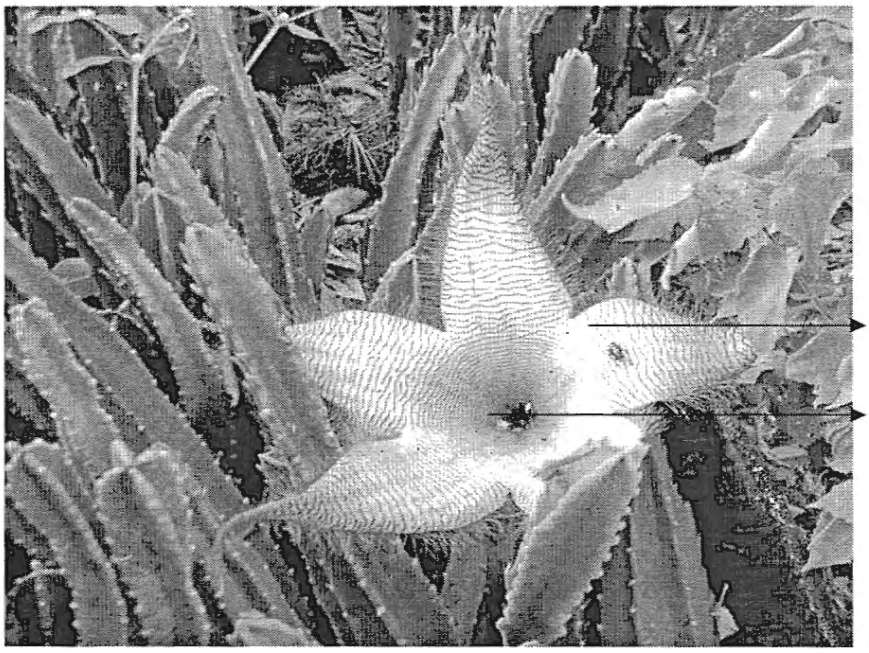
(a)



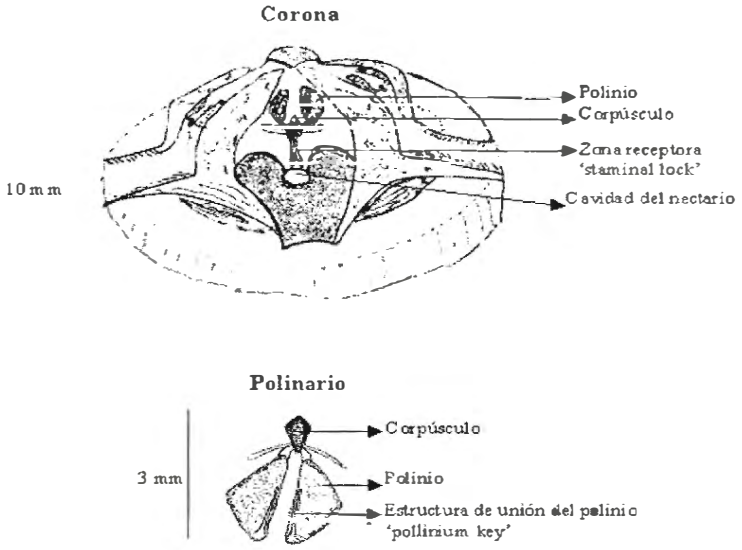
(b)

Figura 2.4.

Inflorescencia (a) y hojas con propágulos asexuales (b) de *Kalanchoe daigremontiana.*



(a)



(b)

Figura 2.5.

Flor y tallos de *Stapelia gigantea* (a) y esquema de las estructuras que conforman la corona y el polinario de *S. gigantea* (b).

RESUMEN

La biología reproductiva constituye uno de los aspectos claves para definir el potencial invasor de una especie de planta. Una forma en la cual los científicos han tratado el problema de las invasiones de plantas es intentando predecir el potencial invasor de especies focales, usando características reproductivas como indicadores. Las invasiones de plantas en ambientes secos han sido documentadas sobre todo en regiones templadas y subtropicales, pero poca información existe sobre los procesos de invasión en las zonas áridas neotropicales. En este trabajo se caracterizaron la biología reproductiva y la capacidad de repoblación de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea*, dos plantas exóticas establecidas en zonas áridas ubicadas dentro y en los alrededores del P.N. 'Cerro Saroche', Edo. Lara, Venezuela. Se evaluaron las principales características reproductivas y de establecimiento de las dos especies: la fenología reproductiva, la biología floral, los sistemas reproductivo y de apareamiento, el sistema de polinización, la producción de propágulos, la viabilidad de las semillas, el porcentaje de germinación y el banco de semillas. Además, se realizó un experimento para evaluar el efecto de la densidad del flujo fotónico fotosintético (50 y 100%) sobre el porcentaje de supervivencia de las plántulas de las dos especies; con el fin de simular el efecto que tendrían plantas nodrizas sobre la supervivencia de las plántulas de ambas especies. *K. daigremontiana* es auto-compatible y autógama, recibió pocas visitas florales, es auto-compatible y autógama, pero produjo numerosas semillas por planta (16.865). El porcentaje de germinación (11,9%) y viabilidad (17,9%) de semillas fue relativamente bajo, pero el banco de semillas de esta especie fue significativamente abundante. Por el contrario, *S. gigantea* es auto-incompatible y xenógama. Las flores son visitadas por

al. 1989), debido a que una invasión exitosa requiere de mecanismos efectivos para la reproducción, dispersión, establecimiento y crecimiento de plántulas en una localidad determinada (Gordon 1998; Greenberg *et al.* 2001). Así, las características reproductivas han sido consideradas para decidir cuáles especies de plantas pueden ser introducidas de manera segura desde una región a otra (Tucker & Richardson 1995; Reichard & Hamilton 1997; Pheloung *et al.* 1999; Krivánek & Pysek 2006). Además, el conocimiento de los aspectos reproductivos en la localidad, donde una planta exótica focal se ha establecido, permite explicar por qué dicha exótica se estableció o invadió una región determinada. Sin embargo, el uso de las características reproductivas como indicador del potencial invasor de una planta es limitado. Muchos aspectos reproductivos están más asociados con la forma de vida de una planta y con su tipo de hábitat que con su potencial de invadir (Sutherland 2004; Muth & Pigliucci 2006). No obstante, se han propuesto algunas características reproductivas y de repoblación como indicadoras del potencial invasor de plantas: (1) largos períodos reproductivos, que incrementan la probabilidad de que las flores sean polinizadas y promueven una mayor producción de frutos (Baker 1974; Reichard 1997; Radford & Cousens 2000; Rejmánek 2000; Lloret *et al.* 2005); (2) alta inversión de energía para la producción de propágulos, favoreciendo la producción de éstos en números altos (Rejmánek & Richardson 1996; Goodfray & Crawley 1998); (3) propagación vegetativa, que permite el y aumento del área de distribución de una planta exótica a partir de bajos tamaños poblacionales y/o cuando no están presentes los polinizadores o éstos están en baja densidad (Baker 1974; Cronk & Fuller 1995; Reichard 1997; Lloret *et al.* 2005); (4) dispersión a largas distancias, debido a que ésta aumenta la velocidad del proceso de invasión al permitir el establecimiento de múltiples focos de invasión expansivos (Moody & Mack 1988; Muller-Landau *et al.*

medianos con un perímetro de 4-9 m (n=12). Los parches de mayor tamaño son menos frecuentes y por esta razón no fueron considerados.

Para estimar la viabilidad de las semillas de *K. daigremontiana* y *S. gigantea*, se realizó la prueba del cloruro de tetrazolium (TTC), siguiendo el procedimiento estándar sugerido por 'International Seed Testing Association' (1985). Esta prueba se realizó en el año 2005 a las semillas de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* de varios individuos (n>30) colectadas en el área de estudio en tres años diferentes (2003, 2004 y 2005). Así las pruebas se hicieron a semillas de tres edades diferentes: semillas de dos años de edad, de un año de edad y de un mes de edad. Las semillas de *S. gigantea* (n=30) y *K. daigremontiana* (n=100) de las tres edades fueron colocadas en cápsulas de Petri sobre doble papel de filtro (Watman N° 1), considerando diez réplicas para cada edad. El papel de filtro fue humedecido con agua destilada. Las placas de Petri con las semillas fueron cerradas con parafilm para evitar la desecación y se mantuvieron en una cámara de crecimiento (27°C, con una densidad de flujo fotónico fotosintético, DFFF, de 360 $\mu mol.m^{-2}seg$ y con 12 horas de fotoperíodo) durante cuatro días. Después de los cuatro días, las semillas germinadas fueron contadas y desechadas. Las semillas remanentes fueron seccionadas para exponer el embrión y se les añadió 5 mL de solución de TTC al 1%. Las semillas de *S. gigantea* y *K. daigremontiana,* después de 12 h y 24 h de exposición al TTC, respectivamente, fueron clasificadas como viables o no viables según la tinción de los embriones. La viabilidad de los embriones se evidencia por la tinción roja de sus tejidos. Cuando el embrión no se tiñó completamente se usó como criterio de viabilidad la tinción completa de la radícula. La proporción de semillas viables fue calculada como la suma del número de semillas germinadas más el número de semillas teñidas e identificadas como viables dividido por el número total de semillas ensayadas.

Efecto de la intensidad de luz sobre el establecimiento de plántulas

Se evaluó el efecto de dos intensidades de densidad de flujo fotónico fotosintético ($\mu mol.m^{-2}.seg.$), con el fin de simular el efecto de zonas sombreadas (por efecto nodriza) y zonas abiertas, sobre la germinación, supervivencia y biomasa final de plántulas sexuales de *S. gigantea* y de plántulas sexuales y asexuales de *K. daigremontiana*. Se sembraron semillas (n=30) de ambas especies exóticas colectadas de varios individuos y plántulas (n=20) de un mes de edad obtenidas en vivero de *S. gigantea*, y de los dos tipos de plántulas (n=20) producidas por *K. daigremontiana* (plántulas sexuales y asexuales) en parcelas experimentales de 1 m^2 dentro del área de estudio. Se aplicaron dos intensidades de DFFF, 50% y 100%, con diez réplicas por tratamiento. La DFFF se manipuló utilizando una malla de vivero con un tamaño de orificio tal que redujo la DFFF en 50%, lo cual fue corroborado con el uso de un quantómetro (LICOR). El experimento fue monitorizado durante ocho meses. Se registró el porcentaje de germinación cada 15 días y el % de supervivencia de plántulas una vez al mes. Por último, se estimó la biomasa seca aérea final de cada una de las plántulas sobrevivientes.

Para evaluar el efecto de los dos tratamientos (50% y 100% de DFFF) sobre la supervivencia final de las plántulas sexuales de *S. gigantea* y de las plántulas sexuales y asexuales de *K. daigremontiana* se utilizó un modelo lineal generalizado (Análisis de devianza). Este análisis se realizó considerando una distribución binomial y una función de unión logarítmica. Para realizar este análisis se modificaron los valores de supervivencia final de las plántulas sexuales de *K. daigremontiana* en el tratamiento 100% de DFFF, debido a que este valor fue cero para todas las réplicas. Para modificar

REPÚBLICA BOLIVARIANA DE VENEZUELA
DIRECCIÓN GENERAL
DIRECCIÓN REGIONAL LARA
INSTITUTO NACIONAL DE PARQUES

seis meses, desde octubre hasta el final del periodo seco (abril). Una gran proporción (>80%) de los parches de *K. daigremontiana* evaluados presentaron individuos que florecieron entre enero y abril (Figura 3.1). En estos cuatro meses de los dos primeros años de observaciones (marzo 2002-marzo 2004) se registró la mayor intensidad de floración (valores de intensidad mayores a 0,6) (Figura 3.1) en comparación con el tercero de observación. La fructificación de *K. daigremontiana* ocurre en el periodo húmedo. La aparición de frutos se inicia al principio del periodo húmedo, coincidiendo con el primer pico de lluvia, que ocurre anualmente (mayo) (Figura 3.1). El 100% de los parches evaluados de *K. daigremontiana* presentaron individuos que fructificaron en parte del periodo húmedo (mayo-septiembre). Durante la mayor parte del período de fructificación anual de *K. daigremontiana,* la intensidad en la producción de frutos fue relativamente constante (Figura 3.1).

La floración de *S. gigantea* es intermitente y con intensidad variable (<0.45) (Figura 3.1). En el primer año (marzo 2002- marzo 2003) ocurrió sólo durante la época de lluvia con intensidad variable, mientras que en los dos últimos años la floración ocurrió durante todo el año de forma intermitente y con intensidad variable (Figura 3.1). Sin embargo, en los tres años de estudio los mayores porcentajes de floración (60- 80 %) ocurrieron en el mes de mayo (primer pico de precipitación). El porcentaje e intensidad de la producción de frutos fueron relativamente bajos (< 20%) a lo largo del año (Figura 3.1). La fructificación estuvo limitada a cortos períodos de tiempo que coincidieron con una disminución en la floración. En el primer año del estudio, la fructificación fue más larga (septiembre-enero) con una intensidad menor de 0,2; mientras que en los últimos dos años de estudio la fructificación se presentó con una menor duración (sólo en noviembre) e intensidad (<0,1) Figura 3.1.

Tabla 3.I.

Características reproductivas de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* (media ± 1 EE).

Característica	*n*	*Kalanchoe daigremontiana*	*Stapelia gigantea*
Largo de la corola (mm)	15	30,3 ± 0,3	36,6 ± 1,7
Ancho de la corola (mm)	15	5,6 ± 0,2	326,3 ± 8,6
Hercogamía (mm)	15	2,1 ± 0,2	—
Número de estambres	15	8	5
Número de granos de polen/ antera	15	12.536,67	1.259,87 ± 38,72
Número de granos de polen/ flor	15	100.293,36	6.299,33 ± 193,61
Número de óvulos/flor	15	522,30 ± 19,03	802,80 ± 18,52
Relación polen/ óvulo	—	192,02	7,85
Número de semillas/ fruto	30 - 40	137,48 ± 14,85	454,13 ± 34,84
Relación semilla/ óvulo	—	0,26	0,56
Biomasa del androceo (%)	10	7,14 ± 3,39	1,55± 0,09 [a]
Biomasa del gineceo (%)	10	25,99 ± 5,37	
Biomasa partes vegetativa florales(%)	10	66,86 ± 5,97	98,49 ± 0,09
Relación de biomasa androceo/ gineceo	10	0,26	—
Relación de biomasa reproductiva/ vegetativao	10	0,50	0,02
Número de flores/ inflorescencia	40	122,68 ± 10,24	1-2
Número de inflorescencias [b]	15 - 40	1,08 ± 0,06	23,7 ± 4,96
Número de frutos/ infrutescencia	40	122,68 ± 10,24	1
Número de frutos [b]	15 - 40	122,68 ± 10,24	3,3 ± 0,52
Número de semillas [b]	15 - 40	16.865,36 ± 1407,96	1.483,49 ± 0,52
Número de semillas viables [b]	10	3.030,14± 534,54	1.139,6 ± 39,99
Número de propágulos asexuales [c]	20 - 30	226,67 ± 8,49	pequeños:66,92 ± 46.5 medianos: 92,03 ± 52.9

[a] Biomasa del ginostegio
[b] Estimados por individuo para *K. daigremontiana* y por 1 m^2 para *S. gigantea*
[c] Estimados por individuo para *K. daigremontiana* y por parche de dos clases de tamaños (pequeños: 2-4 m de perímetro; medianos: 4.1-9 m de perímetro) en *S. gigantea*

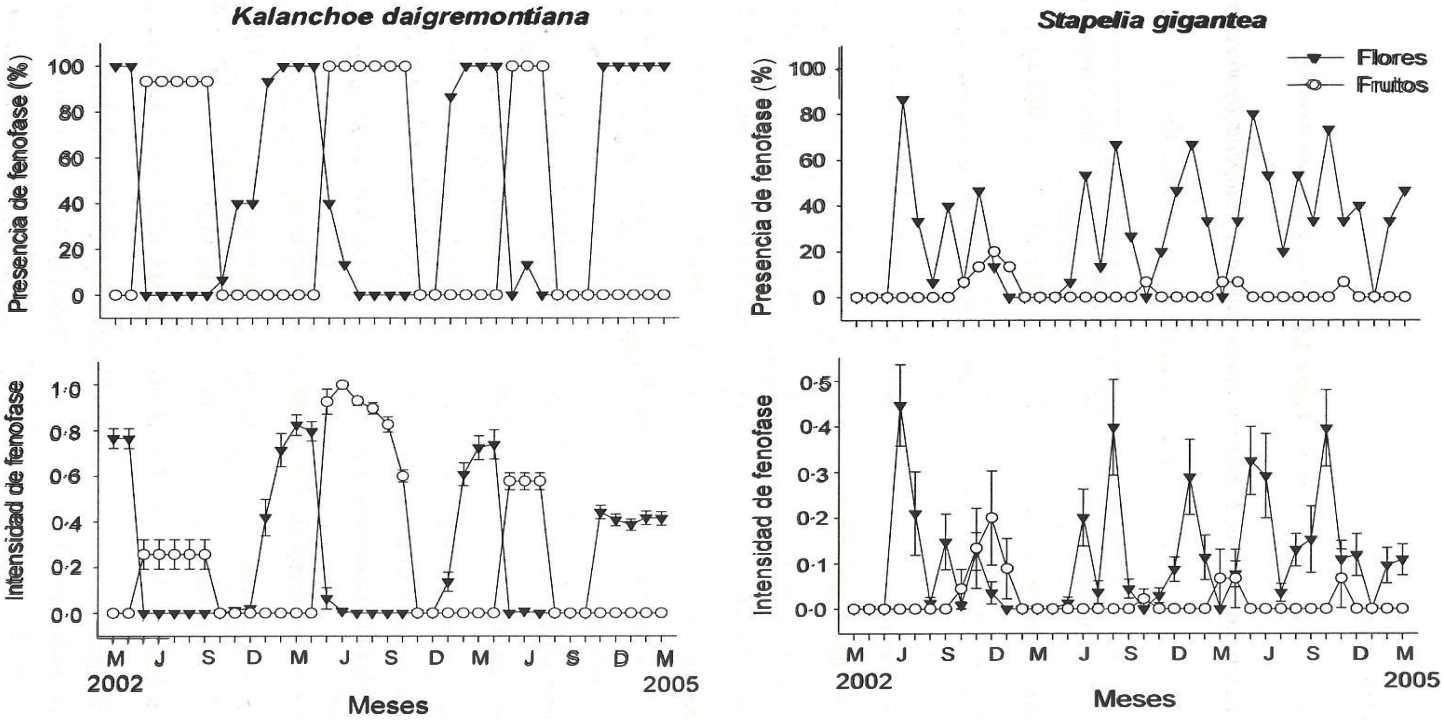


Figura 3.1.

Porcentaje de presencia e intensidad de floración y fructificación de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* durante tres años en el P.N 'Cerro Saroche'. Las barras representan el error estándar.

Recompensas florales

La producción promedio total de néctar por flor de *K. daigremontiana* fue de 113,3 μL (EE ± 8,4). De este total, el 87 % se produce durante el primer día de vida de la flor (Tabla 3.II). Un individuo en floración produce aproximadamente 14000 μL de néctar total. La concentración promedio de azúcar en el néctar de *K. daigremontiana* fue de 44,61 p/p (EE ± 0,13). Este promedio no varió significativamente durante diferentes horas del día. La producción de néctar promedio de las flores de *S. gigantea* fue de 25,4 μL (EE ± 1,6) (Tabla 3.II), este total de néctar fue producido durante los dos próximos días después de la antesis. El promedio de la concentración de azúcar en el néctar fue de 13,81 p/p (EE ± 0,50) %.

Visitantes florales y patrones de visitas

K. daigremontiana tuvo bajo porcentaje de visitas florales con respecto a las especies nativas durante los períodos de observaciones (Figura 3.2). Estas visitas sólo fueron observadas en dos meses (marzo y abril) de los cuatro meses de observación. En promedio, una inflorescencia de *K. daigremontiana* recibió 0,3 visitas por día (EE ± 0,14; intervalo:0,0-1,0). Todas las visitas ocurrieron entre 10:00 y 11:00 am. Esta exótica fue exclusivamente visitada por himenópteros, dos especies de avispas (*Brachygastra lecheguama* y *Parachartegus colaboterus*) y la abeja de la miel (*Apis mellifera*). Estas especies también visitaron las flores de *Cercidium praecox*. Estos visitantes podrían actuar como polinizadores porque durante sus visitas tuvieron contacto con las partes reproductivas de las flores de *K. daigremontiana*. Por otra parte, se observó robo de néctar por parte de la avispa mata caballo (*Polistes lanio-weberi)* y la mosca doméstica (*Musca domestica*).

Tabla 3.II.

Producción de néctar por flor de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia. gigantea*. Se presenta el volumen acumulado (μL) de néctar producido por una flor. Los datos representan la media ± error estándar (*n*= 15).

Hora después del antesis	0				24			48	72	96
Hora del día	10-11 am	2-3 pm	5-6 pm	7-8 am	10-11 am	2-3 pm	5-6 pm	10-11 am	10-11 am	10-11 am
K. daigremontiana	40,1 ± 7,2	76,4 ± 8,6	77,7 ± 8,8	86,6 ± 8,2	98,6 ± 8,6	98,6 ± 8,6	101,8 ± 9,4	112,6 ± 8,6	113,3 ± 8,4	113,3 ± 8,4
S. gigantea	1,1 ± 0,4	3,3 ± 0,5	4,2 ± 0,5	7,2 ± 0,5	13,6 ± 0,7	20,7 ± 1,1	23,3 ± 1,3	25,4 ± 1,7	25,4 ± 1,6	—

S. gigantea recibió visitas florales en los cuatro meses de observación, las cuales fueron similares en porcentaje a las visitas recibidas por especies nativas (Figura 3.2). *S. gigantea* fue la única especie en la localidad de estudio polinizada exclusivamente por dípteros, aunque *C. praecox* fue también visitada por algunas especies de moscas (Figura 3.2).

En promedio, una flor recibió 1,43 visitas por día (EE ± 0,24; intervalo: 0,24-2,88). Las visitas florales ocurrieron durante todo el día, con una menor tasa de visita (0,03±0,01 EE) a tempranas horas de la mañana (7:00-8:00 am). Nueve morfo-especies de moscas de tres familias (Muscidae, Calliphoridae y Sarcophagidae) fueron observadas visitando flores de *S. gigantea*. Las moscas llegan a la flor, se aproximan hasta el ginostegio, toman néctar, la probóscide queda atrapada en el corpúsculo del polinio y lucha por liberarse, cuando lo logra se lleva el polinario o un polinio. Por último inserta el polinio en la zona receptora de la misma flor u otra flor. En el 60% de la flores de *S. gigantea* observadas hubo retiro de al menos un polinio y en el 35 % de éstas hubo inserción de al menos un polinio. Las especies de plantas nativas que simultáneamente estuvieron en floración recibieron visitas florales por otras categorías de visitantes florales, incluyendo colibríes, himenópteros, coleópteros y lepidópteros (Figura 3.2)

Pruebas de auto-compatibilidad y autogamia

Los resultados de las pruebas de polinización fueron contrastantes para las dos exóticas (Tabla 3.III). *K. daigremontiana* es auto-compatible (IAI_{frutos}=1,04; $IAI_{semillas}$=0,60) y autógama (IA_{frutos}=1,12; $IA_{semillas}$=1,45), mientras que *S. gigantea* es auto-incompatible (IAI_{frutos}=0,00; $IAI_{semillas}$=0,00) y en consecuencia es xenógama obligada. No se detectó agamospermia en ninguna de las especies (Tabla 3.III).

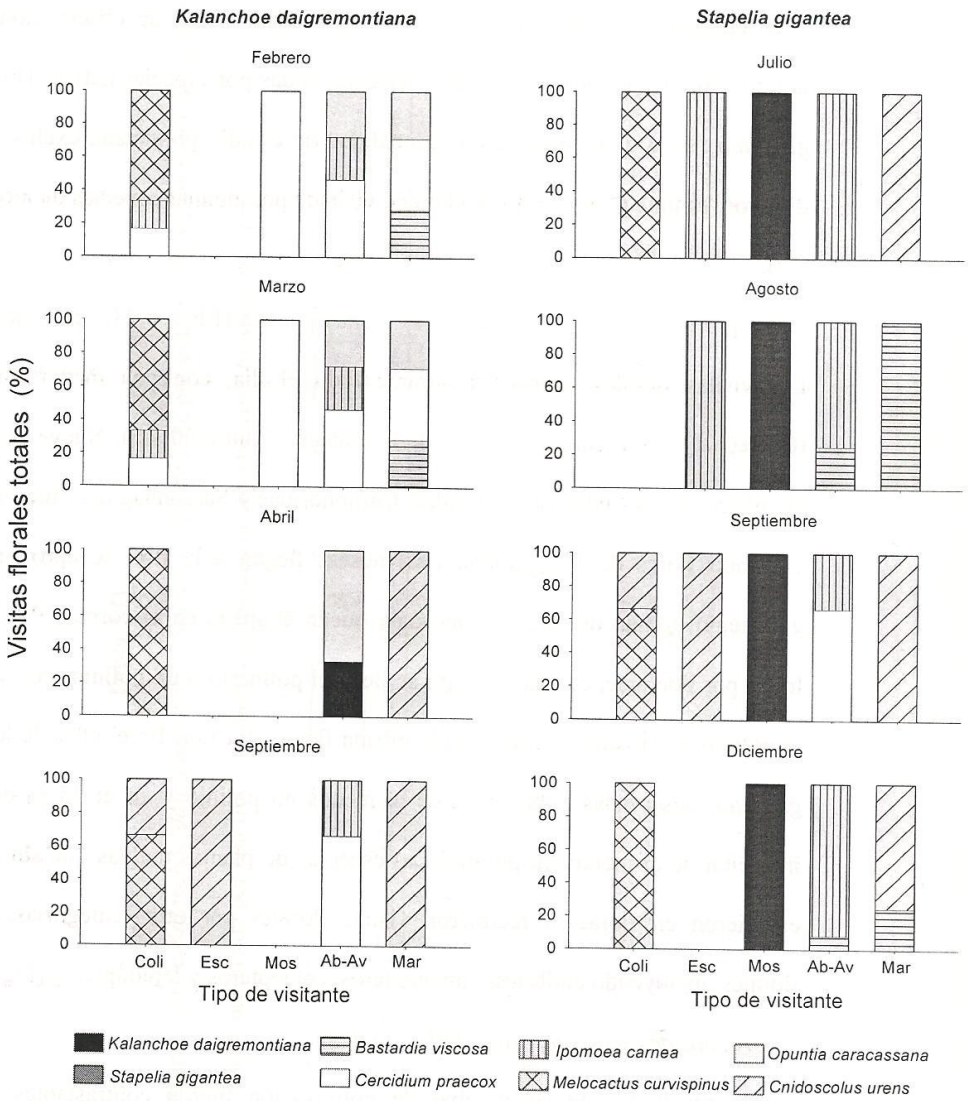


Figura 3.2.

Porcentaje de visitas florales totales por cada tipo de visitante floral a *Kalanchoe daigremontiana*, *Stapelia gigantea* y algunas especies nativas que estuvieron en floración simultáneamiente durante los muestreos. Coli: colibríes, Esc: escarabajos, Mos: moscas, Ab-Av: abejas y avispas, y Mar: mariposas.

Tabla 3.III.

Producción de frutos y semillas de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* en cada una de los tratamientos de polinización.

Especie	Prueba	Nº de flores	Relación Fruto/flor	Índice	Nº de frutos	Nº de semillas	Relación semilla/óvulo	Índice
Kalanchoe daigremontiana	Agamospermía	40	0,00		0	0	0,00	
	Polinización automática	40	0,90	IA 1,12	36	5502	0,26	IA 1,62
	Auto-fertilización	40	0,83		33	2156	0,10	
	Fertilización cruzada	40	0,80	IAI 1,04	32	3366	0,16	IAI 0,62
	Polinización natural	40	1,00		40	5272	0,25	
Stapelia gigantea	Agamospermía	38	0,00		0	0	0,00	
	Polinización automática	38	0,00	IA 0,00	0	0	0,00	IA 0,00
	Auto-fertilización	38	0,00		0	0	0,00	
	Fertilización cruzada	38	0,26	IAI 0,00	10	4510	0,15	IAI 0,00
	Polinización natural	65	0,06		30	13624	0,26	

Se incluyen el índice de autogamia (IA) y el índice de auto-incompatibilidad (IAI). Los valores de los índices menores a 0,2 son indicativos de no autogamia y auto-incompatibilidad, respectivamente.

Al comparar la relación fruto/flor y semillas/óvulos entre las pruebas de polinización natural y de fertilización cruzada, se obtuvo que al nivel de frutos hay diferencias significativas para *K. daigremontiana* ($G\text{-}test_{frutos}$=11,98; p<0,05), siendo significativamente menor la producción de frutos en la prueba de fertilización cruzada que en la prueba de polinización natural; mientras que a nivel de semillas no se obtuvo diferencia entre estas dos pruebas para *K. daigremontiana* ($G\text{-}test_{semillas}$= 2,6; *n.s.*). Por el contrario, para *S. gigantea* se encontraron diferencias significativas entre las pruebas de fertilización cruzada y polinización natural al nivel de la relación fruto/flor y de semilla/óvulo ($G\text{-}test_{frutos}$= 8,02; p<0,05 y $G\text{-}test_{semillas}$= 4,6; p<0,05), siendo estas relaciones mayores en la prueba de fertilización cruzada que en la prueba de polinización natural.

Producción de propágulos, viabilidad y germinación de semillas

K. daigremontiana en promedio produce 16.865 semillas por individuo (EE ± 1407,96), pero la viabilidad de semillas es baja. De las semillas producidas sólo 3.030 son viables (EE ± 534,54). El 75,6% (EE ± 5,16) de las semillas evaluadas presentaron embriones atrofiados o pequeños. Sólo el 17.9 % (EE ± 3,17) de las semillas de un mes de edad eran viables. La viabilidad de las semillas disminuyó con el tiempo ($F_{(2,27)}$=4,94; p=0.01). La proporción de semillas viables en semillas de un año y dos años de edad, fue de 15,9 % (EE ± 1,82) y 9,2% (EE ± 0,98), respectivamente. El porcentaje de semillas viables de dos años de edad fue significativamente menor que el porcentaje de viabilidad de las semillas de un año (p=0,021) y un mes de edad (p=0,007). La proporción de semillas viables de un mes de edad no difirió de la proporción de semillas viables de un año de edad (p= 0,62). Un individuo de *K. daigremontiana* puede al menos producir 227 (EE ± 8,49) plántulas asexuales que se desarrollan en el margen de las hojas (Tabla 3.I).

S. gigantea produce anualmente en promedio 1.483 semillas por m^2 (EE ± 0,52 (Tabla 3.I). Aproximadamente, 76,9% de estas semillas son viables después de un mes de ser liberadas del fruto. La viabilidad de las semillas disminuye con el tiempo ($F_{(2,18)}$=67,1; p<0.0001). Sólo el 17,3% (EE ± 3,49) de las semillas de un año de edad son viables. Las semillas de dos años de edad pierden completamente la viabilidad. El porcentaje de semillas viables de *S. gigantea* difirió significativamente entre las semillas de un año y un mes de edad (F= 67,1; p<0,0001). Esta especie también se reproduce asexualmente y el número de módulos producidos por parche depende del tamaño del parche. Parches pequeños (2-4 m de perímetro) producen 66,9 (EE ± 46,5) módulos por año. Parches de tamaño medianos a grandes (4,1-9 m de perímetro) producen 92,0 (EE ± 52,9) módulos por año (Tabla 3.I).

Las semillas de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* empezaron a germinar a partir del tercer día de hidratación, pero el porcentaje promedio de semillas germinadas difirió sustancialmente entre *K. daigremontiana* (11,9 %; EE ± 4,04) y *S. gigantea* (61,9%; EE ± 5,05). La mayoría de las semillas de ambas especies exóticas (> 80%) que germinaron lo hicieron durante la primera semana.

Banco de semillas

Las zonas de vegetación evaluadas difieren en el tamaño (Tabla 3.IV) y en la abundancia relativa de especies en el banco de semillas (Tabla 3.IV). El tamaño total del banco de semillas fue significativamente mayor en los sitios en que *K. daigremontiana* (z= 11,29; p<0,0001) y/o *S. gigantea* (z = 5,19; p<0,0001) estaban presentes, que donde la vegetación estaba conformada únicamente por vegetación nativa (NAT). La abundancia relativa de semillas de cada uno de los grupos taxonómicos considerados

difirió en una misma zona de vegetación y entre las zonas de vegetación evaluadas (Tabla 3.IV). La principal diferencia en el tamaño y abundancia relativa de *K. daigemontiana* y *S. gigantea* en el banco de semillas fue que *K. daigremontiana* tuvo mayor banco de semillas que *S. gigantea*. La exótica *S. gigantea* estuvo pobremente representada en el banco de semillas (Tabla 3.IV). Sólo una plántula de *S. gigantea* germinó en las muestras de suelo colectadas. Esta muestra de suelo correspondió a la zona dominada por *S. gigantea* (SG), donde tuvo una densidad promedio de 6,37 semillas $.m^{-2}$ (EE ± 6,04) en el banco de semillas. En contraste, *K. daigremontiana* fue muy abundante en casi todas las zonas de vegetación. Esta exótica estuvo ausente en el banco de semillas de la zona de vegetación nativa (NAT). En las zonas de vegetación donde *K. daigremontiana* estaba presente (KD, KD-SG, KD-NAT), la abundancia en el banco de semillas de esta especie fue significativamente mayor que la abundancia de cactáceas (z= 11,22; p<0,0001), gramíneas (z = 11,27; p<0,0001), *B. viscosa* (z = 11,95; p<0,0001), y otros (z = 11,58; p<0,0001) (Tabla 3.IV). *K. daigremontiana* conformó en la zona de vegetación KD el 89,9 % del banco de semillas total, el 68,9% en la zona KD-SG, y 31,9 % en la zona KD-NAT (Figura 3.3). En las zonas SG y SG-NAT, *K. daigremontiana* también se encuentró presente en el banco de semillas, pero su abundancia no fue significativamente diferente a la abundancia de las especies nativas. En estas zonas *K. daigremontiana* conformó menos del 20% del banco de semillas (Figura 3.3).

Los tipos y abundancia de plantas nativas presentes en el banco de semillas fueron diferentes entre las seis zonas de vegetación evaluadas (Figura 3.3). Las gramíneas fueron las nativas más abundantes en el banco de semillas (Tabla 3.IV), alcanzando en algunas zonas una densidad promedio alrededor de 100 $semillas.m^{-2}$. Las gramíneas fueron abundantes en las zonas dominadas por *K. daigremontiana* y vegetación nativa

(KD-NAT) y *S. gigantea* y vegetación nativa (SG-NAT). Este grupo fue menos abundante en las zonas dominadas por vegetación nativa (NAT) (31,85 semillas.m^{-2}, EE ± 13,51), pero conformó el 45% del banco de semillas de esta zona de vegetación (Figura 5). La representación del grupo de las gramíneas en las zonas dominadas exclusivamente por una de las especies exóticas (en KD 38,22 semillas.m^{-2}, EE ± 25,79 y en SG) 57,32 semillas.m^{-2}, EE ± 19,00) fue relativamente baja con respecto a las otra zonas de vegetación (Tabla 3.IV), pero con la diferencia de que en la zona KD la poca abundancia de semillas de gramíneas representa sólo el 2% del banco de semillas, mientras que en la zona SG representa el 35% del banco de semillas (Figura 3.3). La abundancia de *Bastardia viscosa* fue mayor en las zonas KD y KD-NAT (alrededor de 38 semillas.m^{-2}), en comparación con el resto de las zonas de vegetación evaluadas, donde mantuvo una densidad promedio menor que 19 semillas.m^{-2}. Sin embargo, el porcentaje de abundancia de esta especie en estas zonas no fue mayor que para el resto de las zonas. *B. viscosa* en la zona KD representó solo el 2% y en la zona KD-NAT el 12%, mientras que en la zona NAT el porcentaje de abundancia de *B. viscosa* fue de 27% (Figura 3.3).

La abundancia de cactáceas en el banco de semillas fue similar entre la mayoría de las zonas de vegetación (manteniéndose alrededor de 50 semillas .m^{-2}), pero en la zonas NAT y KD-NAT, el banco de semillas de cactáceas fue menor (6,37 y 12,74 semillas .m^{2}, respectivamente) que en el resto de las zonas de vegetación evaluadas.

Tabla 3.IV.

Densidad de semillas (número de semillas.m^{-2}) en el banco de semillas de seis zonas de vegetación del sector Padre Diego del P.N. 'Cerro Saroche', Edo. Lara. Los datos muestran la media ± 1 EE, n=10.

Zona de Vegetación	*Kalanchoe daigremontiana*	*Stapelia gigantea*	*Gramíneas*	*Bastardia Viscosa*	*Cactáceas.*	*Otras*	*Total*
KD	1458,60 ± 421,87	0,00 ± 0,00	38,22 ± 25,79	38,22 ± 13,36	57,32 ± 24,59	31,85 ± 13,51	1624,20 ± 446,61
SG	25,48 ± 13,36	6,37 ± 6,04	57,32 ± 19,00	6,37 ± 6,04	57,32 ± 21,03	12,74 ± 8,06	165,61 ± 40,48
NAT	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	31,85 ± 13,51	19,11 ± 12,90	6,37 ± 6,04	12,74 ± 8,06	70,06 ± 24,59
KD-SG	394,90 ± 182,13	0,00 ± 0,00	101,91 ± 35,12	12,74 ± 12,09	50,96 ± 35,81	12,74 ± 8,06	573,25 ± 217,68
KD-NAT	101,91 ± 22,43	0,00 ± 0,00	121,02 ± 27,69	38,22 ±16,11	12,74 ± 8,06	44,59 ± 20,29	318,47 ± 61,75
SG-NAT	50,96 ± 17,56	0,00 ± 0,00	127,39 ± 29,88	19,11 ± 9,23	50,96 ± 28,20	95,54 ± 27,40	343,95 ± 75,47

KD: zona dominada por *K. daigremontiana*, **SG:** zona dominada por *S. gigantea*, **NAT:** zona dominada por vegetación nativa, **KD-SG:** zona con la presencia de las dos exóticas de estudio, **KD-NAT:** zona con *K. daigremontiana* y vegetación nativa, y **SG-NAT:** zona con *S. gigantea* y vegetación nativa.

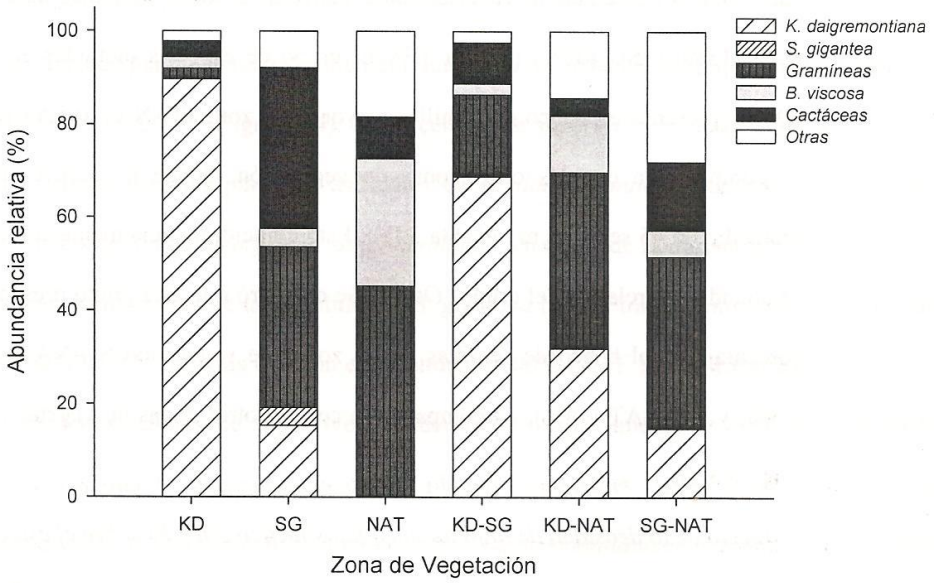


Figura 3.3.

Porcentaje de abundancia relativa de especies de plantas estimada en el banco de semillas en seis zonas de vegetación del sector 'Padre Diego' del P.N. 'Cerro Saroche, Edo. Lara. **KD:** zona dominada por *K. daigremontiana*, **SG:** zona dominada por *S. gigantea*, **NAT:** zona dominada por vegetación nativa, **KD-SG:** zona con la presencia de las dos exóticas de estudio, **KD-NAT:** zona con *K. daigremontiana* y vegetación nativa, y **SG-NAT:** zona con *S. gigantea* y vegetación nativa.

Sin embargo, el porcentaje de abundancia de cactáceas en el banco de semillas fue bajo en la zona KD (4%) y KD-NAT (4%), en las zonas NAT y KD-SG fue de 9%, mientras que el mayor porcentaje de cactáceas en el banco de semillas se obtuvo en las zonas SG-NAT (15%) y SG (35%) (Figura 3.3). El grupo de especies incluidas en la categoría '*Otras*' presentó un banco de semillas mayor en la zona SG-NAT (95,54 semillas.m^{-2}), en comparación con las otras zonas de vegetación, donde no superó una densidad promedio de 45 semillas.m^{-2} (Tabla 3.IV). Esto coincidió parcialmente con el porcentaje de abundancia relativa del grupo '*Otras*'. Se encontró que este grupo presenta un mayor porcentaje en el banco de semillas de las zonas de vegetación SG-NAT (28%), NAT (18%) y KD-NAT (14%), en comparación con las otras zonas de vegetación evaluadas (Figura 3.3).

Efecto de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) sobre el establecimiento de plántulas

El efecto de la DFFF sobre el porcentaje de germinación no pudo ser evaluado en *K. daigremontiana* y tuvo poco efecto en *S. gigantea*. Por otro lado, la DFFF ejerció efectos significativos sobre la supervivencia y biomasa final de plántulas de ambas especies exóticas.

El porcentaje de germinación de semillas de *K. daigremontiana* en las parcelas experimentales en el campo no pudo ser estimado, debido a que no se pudo controlar la entrada de semillas de *K. daigremontiana* desde otras fuentes (e.g. banco de semillas), lo cual se evidenció porque en las parcelas (de 50% DFFF) cada mes se encontraron más plántulas de las que pudieron haber germinado a partir de las semillas colocadas. Este problema no se tuvo para *S. gigantea,* sin embargo, el porcentaje de germinación de esta exótica fue bajo tanto a 50% como a 100% (4,3 ± 1,0 y 0.0 ± 0.0 %, respectivamente).

La supervivencia de las plántulas de *S. gigantea* y de las plántulas sexuales y asexuales de *K. daigremontiana* difirió entre los dos tratamientos de intensidad de DFFF evaluados (z= 13,24; p<0,0001) y entre los tipos de plantas. La supervivencia de todos los tipos de plántulas fue mayor en el tratamiento de 50% de DFFF que en el tratamiento de 100% de DFFF (Figura 3.4). El porcentaje de supervivencia después de ocho meses fue mayor para las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* que para las plántulas sexuales de *S. gigantea* y de *K. daigremontiana,* en orden de importancia (Figura 3.4). La supervivencia final de las plántulas de *S. gigantea* bajo el tratamiento 50% DFFF fue de 75% (EE ±6), mientras que con el tratamiento 100% DFFF fue de 13% (EE ±5) (Figura 3.4). Estos valores de supervivencia fueron significativamente (z = 10,27; p<0,0001) menores que la supervivencia de las plántulas asexuales de *K. daigremontiana.* La supervivencia de las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* en el tratamiento de 100% de DFFF fue de 71% (EE ±4) y en el tratamiento de 50% de DFFF fue de 90% (EE ±6) Figura 3.4). De forma similar, la supervivencia de las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* fue significativamente (z = 14,01; p<0,0001) mayor que la supervivencia de las plántulas sexuales de esta misma especie, considerando los dos tratamientos. Las plántulas sexuales de *K. daigremontiana* tuvieron una supervivencia de 0% (EE± 0,00) cuando no se protegieron de la radiación solar (tratamiento:100% DFFF), mientras que en el tratamiento que redujo en un 50% la DFFF tuvieron una supervivencia de 44% (EE ±7,00) (Figura 3.4). Por otra parte, sin bien, existe diferencia significativa entre los valores de supervivencia de todos los tipos de plántulas entre los dos tratamientos de DFFF, esta diferencia es significativamente menor en las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* que en las plántulas sexuales de *S. gigantea* (z = 4,19; p<0,0001) y plántulas sexuales de *K. daigremontiana* (z = 2,78; p=0,005).

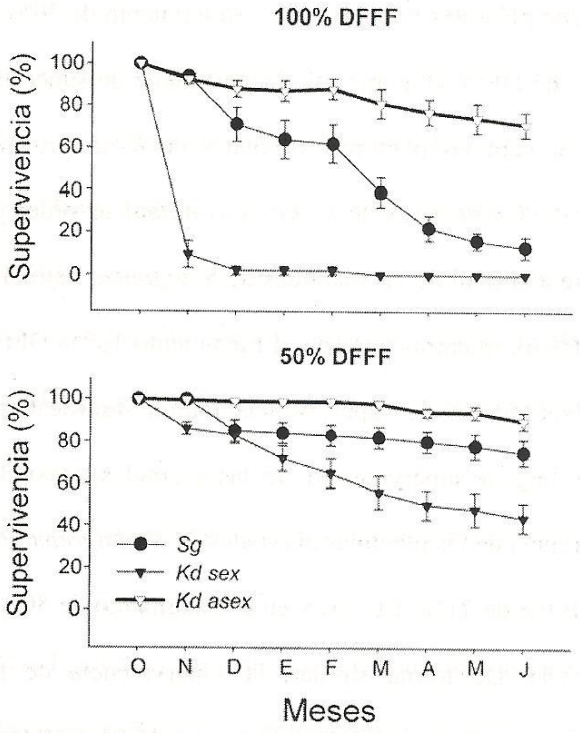


Figura 3.4.

Efecto de dos intensidades de luz (50 y 100 % DFFF) sobre el porcentaje de supervivencia de plántulas de *Stapelia gigantea* (*Sg*) y plántulas de origen sexual (*Kd sex*) y asexual (*Kd asex*) de *Kalanchoe daigremontiana*. Las curvas muestran el promedio (n=10) y las barras el error estándar.

La comparación de la biomasa seca final entre los tres tipos de plántulas siguió la misma tendencia descrita para la supervivencia de plántulas. La biomasa final de las plántulas de *S. gigantea* y las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* fue mayor en el tratamiento de 50% de DFFF que en el tratamiento 100% DFFF (t= 7,00; p<0,0001). La biomasa final de las plántulas de *S. gigantea* en el tratamiento 50% de DFFF fue de 0,44 g (EE ± 0,03, n=147) y en el tratamiento 100% de DFFF fue de 0,21 g (EE ± 0,02, n=26). Un patrón similar se obtuvo para la biomasa final de las plántulas asexuales de *K. daigremontiana*, en la cual la biomasa en el tratamiento 50% de DFFF fue de 2,78 g (EE ± 0,22, n=180) y en el tratamiento 100% de DFFF fue de 1,27 g (EE ± 0,08, n=142). No se pudo estimar el efecto de los dos tratamientos sobre la biomasa final de las plántulas sexuales de *K. daigremontiana*, debido a que éstas en el tratamiento 100% de DFFF tuvieron una supervivencia final de 0% y por tanto no se obtuvo ningún dato de biomasa para este tratamiento. Sin embargo, al comparar la biomasa de las plántulas sexuales (0,48 g ± 0,06, n=88) y asexuales de *K. daigremontiana* en el tratamiento 50% de DFFF, se obtuvo que la biomasa final de las plántulas sexuales de *K. daigremontiana* fue significativamente menor (t= 13,62; p<0,0001) que la biomasa de las plántulas asexuales de esta misma especie.

DISCUSIÓN

Kalanchoe daigremontiana y *Stapelia gigantea*, dos especies exóticas suculentas originarias de ambientes secos del Paleotrópico, parecen ser capaces de establecerse e invadir hábitats similares en el Neotrópico. Ambas especies comparten algunas características reproductivas tales como propagación vegetativa, dispersión por medios abióticos y períodos reproductivos prolongados y difieren en otras características

reproductivas que rigen la producción de propágulos y otros aspectos relacionados con el establecimiento de estos. Aunque presenten estrategias reproductivas alternativas, ambas especies presentan características esperadas en plantas con potencial invasor, sugiriendo que desde el punto de vista reproductivo *K. daigremontiana* y *S. gigantea* podrían ser catalogadas como especies con el potencial de invadir zonas áridas neotropicales similares a la zona de estudio.

La producción de frutos y semillas en las dos especies es favorecida de diferentes maneras en el área de estudio. Ambas especies presentan extensos periodos de floración. *K. daigremontiana* presenta un largo período de floración (6-7 meses) con alta intensidad durante la época seca. *S. gigantea* florece durante casi todo el año de forma intermitente y superpuesta a periodos de lluvia. Los largos períodos de floración incrementan la probabilidad de que las flores sean visitadas por polinizadores (Perrins *et al.* 1992; Reichard 1997) o de que la auto-fertilización por autogamia ocurra, lo cual podría aumentar la producción de progenie en ambas especies. Por otro lado, la fructificación en *K. daigremontiana* fue larga e intensa y coincidió casi completamente con la época húmeda, que es favorable para la germinación de semillas. Por el contrario, la fructificación en *S. gigantea* fue corta, intermitente y de baja intensidad y coincidió parcialmente con la época húmeda. La duración de las fenofases reproductivas (Radford & Cousens 2000; Rejmánek 2000) y la coincidencia temporal entre el período de fructificación y la época favorable para la germinación de semillas (época lluvias) pueden estar asociadas positivamente a la capacidad de invadir de una planta exótica. En principio, *K. daigremontiana,* por presentar largos e intensos periodos de fructificación durante la época húmeda, debería tener mayores probabilidades de producir propágulos por vía sexual que *S. gigantea.*

La abundancia y calidad de atracción y recompensas florales puede incrementar el potencial invasor de una planta, debido a que podría aumentar la frecuencia de visitantes florales (Campbell 1989; Connor & Rush 1996) y eventualmente la producción de propágulos. Sin embargo, este no parece ser el caso de *K. daigremontiana* y *S. gigantea*. *K. daigremontiana* produce gran número de flores por inflorescencia, lo cual en principio implica gran atracción para polinizadores. Además, la mayor cantidad de biomasa floral está destinada a partes vegetativas, las cuales están implicadas en la atracción. Por otra parte, esta especie produce moderadas cantidades de néctar, que presenta alta concentración de azúcares (>50% p/p) en comparación con el promedio reportado para plantas ornitófilas (21-23%) (Baker 1975; Pyke & Waser 1981). A pesar de estos atractivos y recompensas florales, *K. daigremontiana* casi no recibió visitas florales en el área de estudio. Este fenómeno ha sido reportado anteriormente para *K. daigremontiana* en un bosque seco tropical (Grases & Ramírez 1998). La falta de visitantes florales en *K. daigremontiana* puede tener varias explicaciones: la disposición de las flores, con la corola completamente hacia abajo, que podría dificultar el acceso de los colibríes a las recompensas florales; la alta concentración del néctar en esta especie puede dificultar su extracción por los colibríes (Baker 1975; Heyneman 1983); y finalmente la posible presencia de sustancias tóxicas en el néctar, asociada a componentes tóxicos presentes en el floema que confieren protección contra herbívoros (Adler 2000) o por la presencia de azúcares no palatables como la xylosa (Nicolson & Van Wyk 1998; Nicolson & Fleming 2003), lo cual puede hacer al néctar no palatable. Esta última posibilidad es bastante probable en *K. daigremontiana,* ya que esta especie presenta sustancias tóxicas en alto porcentaje en la flores y en menor porcentaje en hojas (Mckenzie & Dunster 1986; Mckenzie *et al.* 1987). De forma similar, *S. gigantea* posee importantes atrayentes

florales. Gran parte de la biomasa floral está destinada a las partes no reproductivas, con función de atracción. *S. gigantea* presenta grandes flores pubescentes de color amarillo con líneas marrones, que emanan un olor fétido, similar al olor que produciría un cadáver. Además, producen un poco de néctar que pudiese no representar una recompensa real, sino más bien una atracción que conduce hasta el sitio donde se encuentra el polinario. En esta especie no hay recompensas reales, sino engaño. A pesar de los atractivos florales extravagantes, ausentes en las especies nativas de la localidad de estudio, y de la alta abundancia de moscas en el área de estudio, *S. gigantea* no recibió más visitas florales que las especies nativas observadas. En resumen, en el caso de las dos especies exóticas de estudio, los atractivos y recompensas florales no parecen propiciar alta frecuencia de visitas florales y por tanto parecieran no jugar un rol preponderante en el potencial invasor de estas especies en la zona de estudio. Además, las flores de estas especies exóticas parecen no estar atrayendo polinizadores de especies nativas, pues prácticamente no comparten polinizadores con las especies nativas en la zona de estudio. Ninguna de las exóticas compiten por polinizadores con las especies nativas.

Si bien los atractivos florales parecen no tener importancia en incrementar el potencial invasor de estas especies, es posible que el sistema de apareamiento y de polinización sí jueguen un rol importante en determinar el potencial invasor de estas especies exóticas. *K. daigremontiana* es una especie autógama, lo cual fue consistente con la relación polen/óvulo obtenida (192), que según Cruden (1977), la ubica entre las plantas autógamas facultativas. La condición de autogamia de *K. daigremontiana* puede incrementar su potencial para invadir, ya que le permite reproducirse en ausencia de polinizadores (Baker 1974; Cronk & Fuller 1995; Rambuda & Johnson 2004). Además,

el hecho de que la relación fruto/flor en las pruebas de polinización natural sea significativamente mayor que en la prueba de fertilización cruzada manual, sugiere que no hay limitación por polen en esta especie exótica.

Por otro lado, *S. gigantea* es xenógama obligada, polinizada por moscas y con un sistema de polinización especialista. Las estapelias podrían ser consideradas como las más especializadas dentro de la sub-familia Asclepioideae. En términos del número de especies de insectos que visitan sus flores, la mayoría de las especies de estapelias son polinizadas por moscas comunes, *Musca domestica* (Muscidae), o por especies de *Sarcophaga* (Sarcophagidae) y *Calliphora* (Calliphoridae) (Ollerton & Liede 1997). El sistema de polinización especializado de *S. gigantea* podría parecer un factor que limita su potencial invasor. Sin embargo, hay que considerar que para el establecimiento de relaciones planta-polinizador, lo importante es la presencia de las contrapartes, siendo entonces la presencia y abundancia del polinizador un factor limitante. En este contexto, aunque *S. gigantea* presenta un sistema de polinización especializado, no está limitada por la presencia de polinizadores potenciales. Si bien es polinizada exclusivamente por moscas, éstas son de amplia distribución en zonas tropicales, además la mosca doméstica que está asociada a actividades humanas puede ser abundante en zonas perturbadas (Byrd & Castner 2001). La mosca doméstica es particularmente abundante en el área de estudio, debido a la presencia de polleras y cochineras, lo cual podría incrementar la probabilidad de la producción de progenie vía sexual. La actividad pecuaria en la zona de estudio propicia indirectamente el establecimiento de *S. gigantea*. Este hallazgo está en concordancia con lo sugerido por Richardson (2000a), quien sugiere que las especies xenógamas obligadas con sistemas de polinización especialistas pueden invadir nuevos hábitats, si sus polinizadores son abundantes y de amplia distribución. Sin embargo,

aunque la presencia y abundancia de polinizadores puede no limitar la producción de semillas, el mecanismo de inserción de polinios altamente especializado y característico de las estapelias (Barad 1990) podría ocasionar baja eficiencia en la polinización. En la localidad de estudio sólo pocas visitas florales (35%) concluyen con la inserción de polinios en la zona receptora, lo cual ha sido reportado anteriormente para las estapelias (Meve & Liede 1994). Esto explica la baja relación fruto/flor y semillas/óvulos encontrada en *S. gigantea* en la zona de estudio. La baja relación fruto/flor y semilla/óvulo pueden también estar asociados al comportamiento de los polinizadores. Meve & Liede (1994) señalan que las moscas tienden a retornar varias veces a la misma flor, lo cual incrementa la probabilidad de la autopolinización y en consecuencia de cruces incompatibles, debido a que las estapelias tienden a ser autoincompatibles (Barad 1990). Estos resultados también han sido reportados para especies del género *Asclepia,* las cuales no son polinizadas por moscas (Wyatt & Broyles 1994). Las diferencias encontradas en la producción de frutos y semillas de *S. gigantea* entre las pruebas de polinización natural y fertilización cruzada sugieren que la producción de frutos y semillas está limitada por la donación de polen, lo cual puede deberse a la baja eficiencia de los polinizadores y/o a la alta probabilidad de cruces autoincompatibles. Para *S. gigantea* la relación polen/óvulo por flor no refleja su sistema de apareamiento, xenogamia obligada, lo cual es una generalidad para las Asclepiadoideae (Cruden 1977; Wyatt & Broyles 1994; Cruden 2000). La relación entre el número de granos de polen por polinio y el número de óvulos por ovario de *S. gigantea* (1,57) estuvo dentro del estrecho intervalo (1-2) propuesto para las Asclepiadoideae (Cruden 2000; Wyatt *et al.* 2000).

Todas las características de la biología reproductiva discutidas anteriormente tienen efectos sobre la producción de semillas, y entre las dos especies exóticas existen diferencias importantes en las características que conforman la estrategia reproductiva. Sin embargo, para ambas especies exóticas la producción anual de semillas fue alta en la zona de estudio, lo que sugiere que las poblaciones de estas especies podrían incrementar en la localidad vía reproducción sexual. Además, estas especies exóticas tienen la capacidad de reproducirse asexualmente. *K. daigremontiana* produce asexualmente abundantes plántulas que se desarrollan en el margen de las hojas y *S. gigantea* se propaga asexualmente por extensión del cuerpo vegetativo. La reproducción asexual ha sido identificada como una característica clave para el éxito de una planta invasora (Baker 1974; Cronk & Fuller 1995; Reichard 1997; Lloret *et al.* 2005), debido a las ventajas que confiere la capacidad de reproducción asexual, tales como reproducción en ausencia de polinizadores, la reproducción a partir de un sólo individuo y la no dependencia de factores estocásticos favorables para la germinación de semillas (Baker 1955; Angevine & Handel 1986). La reproducción vegetativa también tiene la ventaja de favorecer el establecimiento rápido y la ocupación del espacio formando parches densos (Angevine & Handel 1986; Hutchings 1988). Además, esta estrategia reproductiva permite el establecimiento de individuos genéticamente iguales a la planta madre que pudiesen presentar un genotipo apto para sobrevivir y reproducirse en el hábitat colonizado (Ellstrand & Rosse 1987), siempre y cuando éste permanezca estable en el tiempo. Alternativamente, la reproducción sexual puede promover la variación genética de las poblaciones. Además, las semillas producidas vía sexual por *K. daigremontiana* y *S. gigantea* podrían ser dispersadas por medio del viento, lo cual puede favorecer el establecimiento de nuevos focos de invasión en el área de estudio. La combinación de la

producción de propágulos de origen sexual y asexual en *K. daigremontiana* y *S. gigantea* contribuye a la capacidad de estas especies de invadir exitosamente las zonas áridas colonizadas en el norte de Venezuela.

Una vez que los propágulos son producidos por una especie invasora, el establecimiento exitoso de nuevos individuos en la población depende de una moderada viabilidad de semillas, significativa representación en el banco de semillas y altos porcentajes de germinación de semillas y supervivencia de plántulas (Baker 1955; 1974; Reichard 1997; Goergen & Daehler 2002). Las plantas exóticas de estudio presentan algunas, pero no todas estas características. El porcentaje de germinación y la viabilidad de semillas de *S. gigantea* resultaron ser relativamente altos en condiciones de laboratorio, sin embargo, la viabilidad de sus semillas disminuyó rápidamente con el tiempo. Por el contrario, en *K. daigremontiana* el porcentaje de semillas viables y de germinación fueron bajos en condiciones de laboratorio, pero esto puede ser compensado por el gran número de semillas producida por individuo y la viabilidad extendida de sus semillas. Las diferencias observadas en la viabilidad de las semillas entre las dos exóticas de estudio concordaron con los resultados de la estimación del banco de semillas. *S. gigantea* esta prácticamente ausente del banco de semillas, lo cual puede disminuir la probabilidad de persistencia de las poblaciones de *S. gigantea* después de una perturbación. Aunque pudiese ser un resultado inesperado, la baja abundancia en el banco de semillas de especies de plantas invasoras ha sido reportada anteriormente (Goergen & Daehler 2002). Por el contrario, *K. daigremontiana* está bien representada en el banco de semillas, pero esta alta abundancia de semillas se encuentra limitada a zonas donde *K. daigremontiana* está presente y es abundante. Estos resultados sugieren que el

efecto del banco de semillas sobre la persistencia de los parches de *K. daigremontiana* tiene alcance a escala local y que la dispersión de semillas es a corta distancia.

La representación en el banco de semillas de las especies de plantas nativas fue diferente a la de las especies exóticas de estudio y también difirió entre las zonas de vegetación evaluadas. *K. daigremontiana* domina en el banco de semillas donde esta exótica está presente. Por el contrario, la presencia de semillas de *S. gigantea* en el banco de semillas es menor que el grupo de las nativas en todos las zonas de vegetación evaluadas. Para casi todos los grupos de nativas (excepto 'otras') el banco de semillas fue menor en la zona dominada por vegetación nativa que en el resto de las zonas de vegetación evaluadas. En otras zonas áridas, además de la variación temporal en el banco de semillas (Mull & MacMahon 1996), se ha sugerido que el número de semillas presentes varía considerablemente entre microhábitats, presentando mayor número de semillas en depresiones naturales o en zonas con cobertura vegetal mayor (Mull & MacMahon 1996; Marone & Horno 1997; Guo *et al.* 1998; López 2003). Se observó que las plantas exóticas estudiadas incrementan la cobertura vegetal en la localidad de estudio, por lo que no se descarta la posibilidad de que la presencia de las plantas exóticas en la zona de estudio pudiera proteger el banco de semillas de las especies nativas. La explicación de la menor abundancia de semillas en zonas abiertas y mayor en zonas con alta cobertura vegetal no está clara y no parece única. Entre otros factores, se ha sugerido el consumo variable de semillas por granívoros, y diferencias en las tasas de producción de semillas y de posibilidad de que las semillas queden atrapadas en la vegetación (Reichman 1984; Mull & MacMahon 1996). Otra posible explicación puede ser que las especies exóticas de estudio disminuyen la granivoría por la presencia de sustancias tóxicas que alejan a los granívoros. De hecho, las dos especies estudiadas no

son consumidas por ningún herbívoro, a excepción de los pétalos de las flores de *S. gigantea* que son consumidas ocasionalmente por chivos.

La supervivencia de las plántulas y los requerimientos para el establecimiento de plántulas son factores que pueden ser importantes en determinar la repoblación y por tanto el potencial invasor de una planta exótica (Harper 1977). En zonas áridas, estos requerimientos frecuentemente involucran interacciones positivas planta-planta, como la presencia de plantas nodrizas (Brooker & Callaghan 1998; Callaway & Pugnaire 1999; Goldberg *et al.* 1999; Larrea-Alcázar & Soriano 2006). La presencia de plantas nodrizas puede ser un factor que limita el establecimiento de plántulas de especies que requieran de la presencia de dichas nodrizas. Las plántulas sexuales de *K. daigremontiana* sólo sobrevivieron cuando se redujo la DFFF a 50%, sugiriendo que las plántulas de origen sexual de esta exótica requieren de plantas nodrizas para su establecimiento, pero las plántulas asexuales de esta misma especie pueden sobrevivir sin dicha protección, indicando que pueden establecerse en zonas abiertas y no están limitadas por la presencia de plantas nodrizas. Estos resultados sugieren que el establecimiento de las plántulas de *K. daigremontiana* a nivel local no está limitado por la presencia de plantas nodrizas, pero el establecimiento de plántulas en nuevos focos de dispersión, provenientes de la dispersión de semillas, sí puede estar limitado por la presencia de plantas nodrizas. La supervivencia de las plántulas de *S. gigantea* expuestas a la radiación solar directa fue significativamente menor que cuando se protegió parcialmente contra la radiación solar. *S. gigantea* puede colonizar más rápidamente zonas que presenten árboles nativos que zonas abiertas y por lo tanto la invasión de *S. gigantea* puede estar limitada por la presencia de plantas nodrizas. A pesar de que *S. gigantea* no produce plántulas asexuales, si puede producir nuevos módulos con sistemas radicales, que eventualmente pueden

separarse y producir ramets independientes de la planta original. Los ramets pueden establecerse en áreas abiertas, pero sólo forman pequeños parches que rara vez superan el área de 1 m^2, y los parches vigorosos y grandes se establecen bajo árboles de leguminosas, y cubren el sotobosque debajo de la sombra de estos árboles (I. Herrera, este estudio). Esta observación coincide con lo encontrado para otra especie del grupo de las estapelías (*Orbea variegata*), que invade zonas semiáridas de Australia. El establecimiento de *O. variegata* es facilitado por la presencia de arbustos nativos (Lenz & Facelli 2003). Para el caso de *S. gigantea,* la facilitación por plantas nodrizas (leguminosas) parece ser esencial tanto para la producción y establecimiento de propágulos de origen sexual como de origen asexual, lo cual sugiere que la expansión de *S. gigantea* podría estar asociada con la densidad de árboles del área de estudio.

En síntesis, nuestros resultados sugieren que la combinación de diversas características sexuales en conjunto con la reproducción asexual le confieren a *K. daigremontiana* y *S. gigantea* el potencial de expandirse en zonas áridas en el Neotrópico. Varias de estas características coinciden con los aspectos reproductivos hipotéticos para plantas invasoras. Las diferencias reproductivas encontradas entre las dos exóticas muestran que los ambientes áridos pueden ser conquistados por especies exóticas con estrategias reproductivas alternativas. Concretamente, las características reproductivas que podrían conferirle a *K. daigremontiana* el potencial de invadir en el área de estudio son: (1) largos periodos de floración y fructificación, producción de frutos que coincide con época favorable para la germinación de semillas y, relación fruto/flor igual a uno; (2) autogamia y producción de plántulas asexuales, (3) el gran número de semillas producidas por individuo; (4) banco de semilla elevado y, (5) las plántulas (incluyendo sexuales y asexuales) pueden establecerse en presencia plantas nodrizas o en

zonas abiertas. Por otro lado, las características reproductivas que pudiesen conferirle a *S. gigantea* la capacidad de invadir en la localidad son: (1) floración larga, (2) presencia y alta abundancia de polinizadores potenciales; (3) capacidad de propagación vegetativa; y (4) alta viabilidad y porcentaje de germinación de semillas. Otra característica que puede incrementar la capacidad de invasión de las dos especies exóticas de estudio es la capacidad de dispersión de semillas a largas distancias. Ambas especies son dispersadas por el viento, lo cual puede incrementar la probabilidad de expansión. Sin embargo, esta capcidad de dispersión pudiera ser más importante para *S. gigantea* que para *K. daigremontiana.* Pero una característica que puede generar diferencias en el potencial invasivo entre las dos especies se refiere a los requerimientos para la repoblación. La repoblación de *S. gigantea* está asociada a la presencia de plantas nodrizas (generalmente árboles de leguminosas), mientras que la repoblación de *K. daigremontiana* vía reproducción asexual es efectiva tanto en áreas abiertas como en áreas con mayor cobertura vegetal. Así que la expansión de *S. gigantea* en el área de estudio esta limitada a las áreas con mayor cobertura vegetal, mientras que está limitación parece no afectar la expansión de *K. daigremontiana* en el área de estudio.

Al identificar las variables reproductivas que pudiesen ser importantes en el éxito de invasión, se pueden hacer algunas inferencias acerca del manejo y control de poblaciones de especies exóticas. Con base en los resultados, se puede sugerir que *K. daigremontiana* será más difícil de manejar que *S. gigantea,* debido a que presenta un banco de semillas elevado (Doak *et al.* 2002). En este contexto, si lográramos extraer o cosechar los parches de *K. daigremontiana* en la localidad, las poblaciones pudiesen mantenerse debido a la gran cantidad de semillas que quedaría en el suelo. Para el caso de *S.*

gigantea, con escaso banco de semillas, podría pensarse que al extraer los parches de individuos adultos las poblaciones podrían ser controladas.

Sin embargo, antes de plantear estrategias de manejo para estas poblaciones, es trascendental establecer si el manejo de las especies exóticas de estudio es prioritario, debido a que las estrategias de manejo incluyen la elaboración de modelos poblacionales precisos que involucran la obtención de gran cantidad de información y gastos económicos importantes. Para establecer las prioridades entre especies que requieran ser más estudiadas con el fin de considerar opciones de manejo, necesitamos evaluar los impactos negativos o positivos posibles que estas especies puedan tener sobre las comunidades y ecosistemas nativos. Este aspecto será tratado en parte en el próximo capítulo (Capítulo 4), que evalúa el efecto de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* sobre la repoblación de especies nativas en el área de estudio.

CAPÍTULO 4: EFECTO DEL ESTABLECIMIENTO DE DOS PLANTAS EXÓTICAS, *KALANCHOE DAIGREMONTIANA* Y *STAPELIA GIGANTEA*, SOBRE LA REPOBLACIÓN DE PLANTAS NATIVAS EN UNA ZONA ÁRIDA NEOTROPICAL

RESUMEN

La presencia de plantas invasoras puede alterar la abundancia de especies vegetales nativas mediante interacciones de inhibición o facilitación. Ambos tipos de interacciones se presentan de forma acentuada en ecosistemas con estrés abiótico (p.ej. ecosistemas áridos). En este estudio se examinó el efecto de dos plantas exóticas, *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea,* sobre la repoblación de especies nativas dependientes y no dependientes de plantas nodrizas en una zona árida de la región centro occidental de Venezuela. Mediante un bioensayo se examinó el potencial efecto alelópatico de las dos plantas exóticas sobre la germinación de plantas nativas. Utilizando un enfoque experimental, se evaluaron los posibles efectos de facilitación o inhibición ocasionados por las dos plantas exóticas sobre la supervivencia y biomasa final de plántulas de dos especies nativas, el cardón lefaria (*Cereus repandus*), dependiente de plantas nodrizas, y el yabo (*Cercidium praecox*), considerado un árbol pionero. Además, se comparó la abundancia de plántulas y de individuos adultos de especies nativas entre zonas invadidas por las dos especies exóticas de estudio y zonas no invadidas. El bioensayo reveló que *K. daigremontiana* inhibe la germinación del cardón lefaria, pero no afecta la germinación del yabo, mientras que *S. gigantea* no afecta la germinación de estas dos especies nativas. El estudio experimental mostró que la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria fue mayor bajo *K. daigremontiana* y la supervivencia de las plántulas de yabo fue mayor creciendo bajo *S. gigantea*. La biomasa final de las plántulas de las dos especies nativas fue menor cuando la nodriza era *K. daigremontiana*. El estudio comparativo en campo evidenció que la mayor abundancia de plántulas nativas se encontró en la zona dominada por *S. gigantea* y en la zona dominada

por vegetación nativa. La menor abundancia de plántulas nativas fue encontrada en las zonas dominadas por *K. daigremontiana,* donde la abundancia de las cactáceas fue muy baja en comparación con las zonas no invadidas. El porcentaje de presencia de plantas adultas nativas de algunas especies también fue menor en las zonas invadidas por *K. daigremontiana. K. daigremontiana* y *S. gigantea* pueden afectar la repoblación de especies de plantas nativas en zonas áridas neotropicales. El efecto neto de *K. daigremontiana* es inhibir la repoblación de plántulas nativas, lo cual es consecuencia de una combinación de efectos facilitadores e inhibitorios, ya que aunque el microclima generado por *K. daigremontiana* puede contribuir a la supervivencia de plantas nativas, la exótica puede inhibir por alelopatia la germinación de semillas y el desarrollo de las plántulas. Por su parte, *S. gigantea* facilita la repoblación de plantas nativas al generar un microclima adecuado y proveer de protección contra la herbivoría. Aparentemente, esta exótica no genera efectos negativos sobre las especies nativas. Se sugiere que *K. daigremontiana* tiene proridad de manejo sobre *S. gigantea.*

INTRODUCCIÓN

La invasión de plantas exóticas es considerada una de las principales amenazas a la biodiversidad, debido a que éstas pueden modificar drásticamente el funcionamiento de ecosistemas y distintos componentes de las comunidades vegetales. La presencia de plantas invasoras en ecosistemas naturales pueden disminuir la abundancia de especies particulares y la diversidad de la comunidad (Walker & Vitousek 1991; Huenneke & Thompson 1995; Meekins & McCarthy 1999; Collier *et al.* 2002; Heidinga & Wilson 2002; Gorchov & Trisel 2003; Hager 2004; Yurkonis *et al.* 2005; Henderson *et al.* 2006). Estimar los efectos potenciales de las plantas invasoras sobre especies nativas

representativas de una comunidad vegetal nos permite predecir las posibles modificaciones que éstas pueden ocasionar a largo plazo en dicha comunidad y tambien puede ayudarnos a identificar aquellas especies exóticas nocivas que deberían ser manejadas de forma prioritaria (Chornesky & Randall 2003). Además, la identificación de los mecanismos por los cuales las plantas invasoras afectan a las comunidades vegetales nativas es de importancia, porque nos ayuda a explicar por qué sólo una fracción de las exóticas establecidas puede generar impactos significativos sobre las comunidades, y predecir cuáles especies nativas pueden ser más afectadas dentro de la comunidad (Williamson & Fitter 1996; Levine *et al.* 2003). A pesar de esto, poco es conocido acerca de los mecanismos que dirigen los cambios que sufren las comunidades vegetales invadidas (Levine *et al.* 2003; Henderson *et al.* 2006). Esto se debe a que la gran mayoría (90%) de los estudios que han intentado determinar los cambios en la composición de especies vegetales luego de la invasión de plantas exóticas, son estudios comparativos (Levine *et al.* 2003), los cuales se basan en comparaciones en la composición de especies vegetales entre localidades invadidas y no invadidas. Por ejemplo, Martín (1999) encontró una menor riqueza de plántulas en las zonas invadidas por *Acer platanoides* que en las zonas boscosas no invadidas y Pysek & Pysek (1995) en una comparación similar en la República Checa, encontraron que la diversidad de especies en áreas invadidas por *Heracleum mantegazzianum* era significativamente menor que en las zonas no invadidas. Estas comparaciones contribuyen poco al entendimiento de los mecanismos por los cuales las plantas invasoras alteran la composición de especies, ya que con este enfoque metodológico es difícil separar las causas de los efectos (Levine & D' Antonio 1999). En contraste, los ensayos experimentales tienen la potencialidad de probar y entender los mecanismos específicos

por los cuales las plantas invasoras pueden alterar la composición de especies (Levine *et al.* 2003). En éstos se manipulan variables ambientales tales como la cobertura o remoción de la planta exótica y la herbivoría, y se hacen mediciones de variables respuestas, tales como recursos disponibles y supervivencia de plantas, entre otros (El-Ghareeb 1991; Dunbar & Facelli 1999). Sin embargo, los ensayos experimentales deben limitarse a un pequeño número de especies y tratamientos para que puedan ser controlables. El uso combinado de un enfoque experimental y otro comparativo puede proveer de una visión más amplia del efecto de las plantas exóticas sobre la composición de plantas nativas y de los mecanismos que dirigen estos efectos.

Los cambios en las comunidades invadidas ocasionados por plantas exóticas frecuentemente ocurren mediante mecanismos que alteran la repoblación de plantas nativas (Heidinga & Wilson 2002; Gorchov & Trisel 2003; Yurkonis & Meiners 2004). Estos mecanismos involucran interacciones planta-planta que pueden ser negativas (inhibición) o positivas (facilitación). Las interacciones planta-planta ocurren cuando la presencia de una planta vecina modifica el crecimiento, la supervivencia o éxito reproductivo de una planta focal (Connell & Slatyer 1977; Bazzaz 1990). Existen numerosas evidencias del efecto inhibitorio que muchas plantas invasoras ejercen sobre la repoblación de especies nativas, lo cual puede ocurrir por diversos mecanismos, tales como la alelopatía, competencia por recursos y alteración de las condiciones micro-climáticas. Por ejemplo, la gramínea perenne invasora *Pennisetum ciliare* en Arizona (Estados Unidos) inhibe el establecimiento de la planta nativa *Encelia farinosa* mediante la liberación de sustancias alelopáticas y competencia por agua (Burgess *et al.* 1991). *Lonicera maackii,* un arbusto asiático que invade en Norteamérica, tiene efectos devastadores sobre la composición de plantas del sotobosque, lo cual se debe a que esta

exótica inhibe la germinación de especies nativas por medio de la liberación de sustancias alelopáticas (Dorning & Cipollini 2006). Además, este mismo arbusto invasor en Ohio (Estados Unidos) inhibe el establecimiento de plántulas de especies arbóreas nativas al reducir la entrada de luz al sotobosque (Gorchov & Trisel 2003). Los extractos de hojas cortadas finamente de *Lolium arundinaceam* y *Elaeagnus umbellata,* dos especies invasoras en Norteamérica, diminuyen la germinación de tres especies nativas comunes (*Acer saccharinum*, *Populus deltoides* y *Platanus occidentalis*) y afectan diferencialmente la supervivencia y biomasa de sus plántulas (Orr *et al.* 2005). *Myrica faya* un árbol invasor fijador de nitrógeno que fue introducido en Hawaii, inhibe la germinación del árbol nativo *Metrosideros polymorpha* al incrementar la hojarasca en el suelo (Walker & Vitousek 1991). D' Antonio & Mahall (1991) encontraron que la suculenta *Carpobrotus edulis* reduce la disponibilidad de agua en el suelo para arbustos nativos en un chaparral costero de California (Estados Unidos) y consecuentemente disminuye el crecimiento y reproducción de plantas nativas.

La mayoría de las investigaciones evidencian que el principal efecto ocasionado por plantas invasoras es inhibir la repoblación de especies nativas; sin embargo, no podemos descartar la posibilidad de que algunas especies invasoras puedan facilitar la repoblación de plantas nativas (Henderson *et al.* 2006). En ausencia de efectos inhibitorios, una planta invasora podría facilitar el establecimiento de plántulas nativas que requieran de plantas nodrizas, al proveerles de micrositios adecuados para la germinación, crecimiento y supervivencia de plántulas, y conferirles protección contra la herbivoría. Un ejemplo es el caso de la exótica *Rosa rubiginosa* (Rosaceae), en Argentina, la cual facilita la repoblación de árboles nativos en áreas degradadas, al actuar como planta nodriza (de Pietri 1992). Otro ejemplo es el caso del arbusto exótico *Pyracantha angustifolia*

(Rosaceae), que invade bosques argentinos. Esta especie facilita la repoblación de plantas leñosas, al proveerles de sombra y protección contra herbívoros ungulados (Tecco *et al.* 2006).

La 'hipótesis del gradiente de estrés', planteada a partir de distintos metanálisis, sugiere que la intensidad de las interacciones planta-planta, en especial la facilitación, tiende a incrementar a medida que disminuye la productividad e incrementa el estrés abiótico de los ecosistemas (Bertness & Callaway 1994; Goldberg *et al.* 1999; Lortie & Callaway 2006). A pesar de que esto sigue siendo un tema controversial (Maestre *et al.* 2005; 2006), en zonas áridas existe evidencia de que las interacciones planta-planta juegan un rol preponderante en la estructuración espacial de las comunidades vegetales (Fonteyn & Mahall 1981; Welden & Slauson 1986; Schenk & Mahall 2002; Larrea-Alcázar & Soriano 2006; e*n prensa*). En este sentido, los ecosistemas áridos deberían ser buenos sistemas de estudio para evaluar el establecimiento de interacciones positivas y negativas entre plantas invasoras y nativas.

Varios estudios han examinado el efecto que tienen las plantas exóticas sobre la repoblación de plantas nativas en diferentes zonas áridas del mundo: Sudáfrica (Musil 1993), Australia (Dunbar & Facelli 1999), Norteamérica (Brooks 1999; Sher *et al.* 2002), y zonas subtropicales en el centro de Argentina (Tecco *et al.* 2006), entre otras. No obstante, los estudios en zonas áridas del Neotrópico parecen ser muy escasos, sino inexistentes.

Las plantas nativas de zonas áridas varían en cuanto a sus requerimientos de germinación y establecimiento. En estos ambientes, las llamadas plantas nodrizas generan micro-ambientes adecuados para el establecimiento de plántulas de otras especies, brindándoles protección de la radiación solar directa y suelos fértiles y

relativamente húmedos (Jordan & Nobel 1981; de Viana *et al.* 2001). Muchas cactáceas columnares requieren de la sombra provista por especies arbóreas, especialmente leguminosas, para su repoblación (Sosa & Fleming 2002; Valiente-Banuet *et al.* 2002; Nassar & Ramírez 2004; Larrea-Alcázar & Soriano 2006; *in prensa*). Por otra parte, otras especies de zonas áridas no requieren de plantas nodrizas y, en contraste con las anteriores, su establecimiento o crecimiento pueden afectarse negativamente (inhibirse) por la sombra generada por otras especies (Schenk & Mahall 2002). El efecto de sombreo asociado al aumento en la cobertura vegetal por la invasión de plantas podría alterar de manera diferencial la repoblación de especies nativas en zonas áridas. Las plantas exóticas de abundancia considerable, en ausencia de efectos inhibitorios, podrían actuar como plantas nodrizas para plántulas de cactáceas columnares frecuentes en las zonas áridas neotropicales. En contraste, este incremento en la cobertura vegetal en zonas áridas podría inhibir el establecimiento de plantas menos tolerantes a la sombra, como es el caso de las especies pioneras.

Pero el síndrome nodriza en zonas áridas no es el único factor que influye sobre la germinación, establecimiento y supervivencia de plántulas. Existen otros elementos importantes que pueden afectar el proceso de repoblación en zonas áridas, tales como las condiciones hídricas y disponibilidad de recursos (Chesson *et al.* 2004), la granivoría (Reichman 1979) y herbivoría (Nassar & Emmadi 2004). Sin embargo, los efectos de estos factores pueden ser amortiguados por el efecto nodriza, debido a que éste provee de mejores condiciones de humedad y además, cuando las plantas nodrizas no son palatables para los herbívoros residentes, éstas podrían actuar como protección contra la herbivoría para plántulas nativas. A pesar de la comprobada importancia del efecto nodriza en zonas áridas neotropicales y de los cada vez más abundantes reportes de

especies invasoras establecidas en este tipo de ambientes, no existen trabajos previos que hayan evaluado el efecto de plantas exóticas potencialmente invasoras sobre la repoblación de especies nativas dependientes o no del síndrome nodriza en este tipo de ecosistemas.

En este estudio se examinó el efecto de dos especies exóticas, *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* sobre la repoblación de diferentes especies nativas dependientes y no dependientes de especies nodrizas en un ecosistema árido neotropical, ubicado dentro del P.N. 'Cerro Saroche', Padre Diego, Edo Lara. Se inferieron además los posibles mecanismos involucrados en estos efectos y se discutió cuál de las dos especies debería tener prioridad de manejo. *K. daigremontiana* y *S. gigantea,* desde el punto de vista de la biología reproductiva, tienen el potencial de invadir el área de estudio (ver Capítulo 3) y forman parches densos que han incrementado la cobertura vegetal en la localidad de estudio.. Con el fin de cumplir con los objetivos propuestos, se evaluó la presencia de efectos alelopáticos de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* sobre la germinación del cactus columnar 'cardón lefaria', *Cereus repandus*, una especie dependiente de plantas nodriza (Nassar & Emaldi 2004; Larrea-Alcázar & Soriano 2006), y de la leguminosa 'yabo', *Cercidium praecox*, considerada un árbol pionero e independiente de nodrizas (González 2003; Fajardo 2007). Además, se examinó experimentalmente el efecto de la presencia y cobertura de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* sobre la supervivencia y biomasa de plántulas del cardón lefaria y yabo. Finalmente, se compararó la abundancia de plántulas y de adultos de varias especies nativas entre zonas invadidas por cada una de las dos especies exóticas de estudio y zonas no invadidas. Se predice que en ausencia de efectos alelopáticos, la presencia de las dos plantas exóticas y la mayor cobertura de las mismas facilita el establecimiento

(incrementa la supervivencia, biomasa y abundancia de plántulas) de aquellas especies nativas dependientes de plantas nodrizas, al mismo tiempo que inhiben el establecimiento de las especies nativas que no requieren de plantas nodrizas para el crecimiento de sus plántulas, disminuyendo así la supervivencia, biomasa y abundancia de las plántulas de estas especies nativas.

MÉTODOS

Ensayo de posibles efectos alelopáticos de las especies exóticas de estudio

Las dos plantas exóticas ~~de exóticas~~ parecieran no ser palatables para las especies herbívoras residentes, incluyendo insectos, aves y mamíferos domesticados como el chivo. Para el caso de *K. daigremontiana,* hay evidencias de que contiene sustancias alelopáticas, específicamente ácido ferúlico (Nair *et al.* 1988), que pueden disminuir la germinación y crecimiento de plántulas de su misma especie (Groner 1974) y de otras especies (Groner 1975). Por otro lado, no se encontraron reportes de que *S. gigantea* produzca efectos alelopáticos sobre sí misma o sobre otras especies

Se evaluó la presencia de efectos inhibitorios por potenciales sustancias alelopáticas presentes en *K. daigremontiana* y *S. gigantea,* por separado, sobre dos especies nativas: el cardón lefaria, *Cereus repandus* y *Cercidium praecox*. El ensayo de efectos alelopáticos consistió en estimar el porcentaje de germinación de semillas de las dos especies nativas en presencia y ausencia de un extracto de hojas de cada una de las especies exóticas de estudio. Para la preparación de los extractos de las especies exóticas se siguió la metodología propuesta por Groner (1974; 1975). Se seleccionó el material vegetal a partir de plantas vivas mantenidas en invernadero, que fueron colectadas en el área de estudio y sembradas en suelo de la misma localidad. En el caso de *K.*

daigremontiana, se utilizaron hojas senescentes, debido a que éstas presentan mayor concentración de sustancias alelopáticas (Groner 1974). Para *S. gigantea* se utilizararon hojas maduras, ya que no hay evidencias de que haya diferencias entre éstas y las hojas senescentes. Las hojas de ambas especies fueron lavadas con agua corriente para eliminar el exceso de tierra y se cortaron finamente. Las hojas cortadas de cada una de las especies se colocaron en vasos de precipitado separados, de 1000 mL de capacidad, hasta alcanzar los 500 mL de volumen y se completó con agua destilada hasta 1000 mL. Esta preparación se dejó reposar por una hora y se extrajo el líquido utilizando un colador. Luego se repitió el mismo proceso, se volvió a completar con agua destilada hasta 1000 mL, se dejó reposar por una hora y se extrajo el líquido, obteniendo entonces 1000 mL de extracto para cada una de las especie exóticas. Como una modificación a la metodología propuesta por Groner (1974), los dos extractos fueron filtrados con filtros de fibra de vidrio para eliminar los residuos vegetales. Además, el extracto de *K. daigremontiana* fue filtrado con membranas de 47 mm de diámetro y 0,2 μm de tamaño de poro, material poli tetra fluor eter (PTFE) tipo WTP marca Whatman. El extracto de *S. gigantea* fue filtrado con una membrana PES de 47 mm de diámetro y 0,45 μm de tamaño de poro. Este último paso se realizó con la finalidad de esterilizar los extractos y evitar la contaminación por hongos.

Se colectaron en el campo semillas del cardón lefaria y del yabo a partir de 30 individuos diferentes. Las semillas de cada epecie se mezclaron, obteniéndose una cantidad de semillas suficientes para la realización de los experimentos. Se prepararon 60 cápsulas de Pietri con algodón estéril que sirvió de sustrato, el cual fue humedecido con agua estéril. Todo el material fue esterilizado con rayos Gamma (PEGAMMA, IVIC). En

30 cápsulas de Pietrí se colocaron 40 semillas por placa del cardón lefaría y en las otras 30 placas se colocaron 30 semillas por placa de yabo previamente esterilizadas, con una solución de hipoclorito de sodio (6 %) y Tritón (1 %). A las placas sembradas con cada una de las dos especies nativas ensayadas se añadió 10 mL del extracto de *K. daigremontiana* (n=10) o *S. gigantea* (n=10), según el caso, y para el control se añadieron 10 mL de agua destilada estéril (n=10). Las placas fueron cerradas con papel parafilm para evitar la desecación y se mantuvieron en una cámara de crecimiento con un temperatura de 27 °C, una DFFF de 360 $\mu mol/m^2 \cdot s^{-1}$ y fotoperíodo de 12 horas. Se determinó el porcentaje de germinación de las semillas de *C. repandus* y *C. praecox* después de 15 días en las placas de cada uno de los tres tratamientos (extracto de *K. daigremontiana*, extracto de *S. gigantea* y control). Para el momento del inicio del experimento, se estimó la viabilidad de las semillas de *C. repandus* y *C. praecox* que fueron sembradas en las parcelas experimentales (utilizando el método del Tetrazolium, ver capítulo 3). El porcentaje de semillas viables de *C. repandus* fue de 48 ± 6 % (n=3, con 100 semillas por réplica) y de *C. praecox* fue de 89 ± 4 % (n=3, con 50 semillas por réplica). Se comparó el porcentaje de germinación entre las placas con extracto de *K. daigremontiana* y el control, y entre las placas con extracto de *S. gigantea* y el control, utilizando pruebas *t*.

Efectos inhibitorios y facilitadores de las especies exóticas: Un estudio experimental

El ensayo experimental se realizó en un terreno privado ubicado a 100 m del lindero del P.N. 'Cerro Saroche', en el sector Padre Diego (ver Capítulo 2; Figura 2.1), con características muy similares a la zona donde se encuentran *K. daigremontiana* y *S. gigantea*. Por esta razón se considera que el experimento fue realizado en condiciones semi-naturales. Se decidió elaborar el experimento en terrenos privados para evitar el

robo de material y daños al experimento que pudieran ser ocasionados por los habitantes de la zona.

Se planearon dos diseños experimentales (Figura 4.1), los cuales permitieron evaluar el efecto de las dos especies exóticas de estudio por separado y de su cobertura sobre la supervivencia y la biomasa final de las plántulas de dos especies nativas, *C. repandus* y *C. praecox,* durante siete meses. Para esto, el primer diseño ('Diseño A') examinó el efecto de tres factores sobre la supervivencia y la biomasa final de plántulas de las dos especies nativas (Figura 4.1): (1) tipo de planta nodriza, (2) la herbivoría y (3) tiempo (meses). El factor tipo de planta nodriza en este diseño tiene cuatro niveles: '*Kalanchoe daigremontiana*' (Kd), '*Stapelia gigantea*' (Sg), nodrizas nativas (Nat) y sin nodriza (Sn). El factor herbivoría tiene dos niveles: con y sin herbivoría. En el segundo diseño 'Diseño B' se evalúo el efecto de la cobertura de las dos plantas exóticas de estudio sobre la supervivencia y la biomasa final de plántulas de las mismas dos especies nativas. En este caso hay cuatro factores involucrados (Figura 4.1): (1) tipo de planta exótica nodriza, con dos niveles: '*Kalanchoe daigremontiana*' (Kd) y '*Stapelia gigantea*' (Sg), (2) cobertura de la planta exótica, con dos niveles: baja (~40%) y alta (~80%), (3) herbivoría que tiene dos niveles: con y sin herbivoría y (4) tiempo (meses).

Los dos diseños contemplaron 120 parcelas experimentales: 80 parcelas fueron para el 'Diseño A' y 40 parcelas para completar el 'Diseño B' (Figura 4.1). Este número de parcelas incorpora las cinco réplicas para cada tratamiento aplicado al cardón lefaria y al yabo. En el terreno experimental se establecieron 120 parcelas de 1 m^2 separadas entre si por una distancia de 1,20 m. La combinación de tratamientos y especies de plántulas nativas fue asignada al azar en las parcelas experimentales. Se seleccionaron al azar 40

parcelas para sembrar cada una de las especies exóticas. Para la siembra de estas parcelas se obtuvieron grupos de individuos de estas especies exóticas de zonas cercanas y se transplantaron en las parcelas correspondientes. Después del transplante, se esperó tres meses para iniciar los experimentos o siembra de plántulas del cardón lefaria y del yabo. Además, como controles para el Diseño A, se seleccionaron las parcelas que incluyeron plantas nodrizas nativas y sin nodriza (suelo desnudo). Para el control que incluyó plantas nodrizas nativas se utilizaron nodrizas leguminosas nativas ubicadas dentro del terreno experimental.

De las 40 parcelas sembradas con cada exótica, 20 fueron sembradas con la mayor cobertura posible (>80%), que corresponden al tratamiento de 'Alta Cobertura' y las otras 20 fueron sembradas con una cobertura menor (40-50%), que correspondieron al tratamiento de 'Cobertura Baja' del 'Diseño B'. Para el 'Diseño A' sólo se utilizaron las parcelas con alta cobertura de las dos plantas exóticas de estudio. Con el fin de verificar el porcentaje de cobertura logrado en las parcelas, se midió la DFFF mensualmente. Esta medida fue realizada en cinco días soleados de 11:00 a.m. a 12:00 m (horas de mayor radiación) en cada tipo de parcela experimental. Durante el experimento, la DFFF promedio de las parcelas con alta cobertura de *K. daigremontiana* fue de 480 ± 159 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ y para *S. gigantea* de 498 ± 173 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$. Con baja cobertura de *K. daigremontiana* los valores de la DFFF fueron 1090 ± 233 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ y para *S. gigantea* de 1770 ± 186 $\mu mol.m^{-2}\cdot s^{-1}$. Las parcelas con nodrizas nativas presentaron una DFFF promedio de 202 ± 55 $\mu mol.m^{-2}\cdot s^{-1}$ y las parcelas sin nodrizas (suelo desnudo) tuvieron una DFFF de 2015 ± 35 $\mu mol.m^{-2}\cdot s^{-1}$.

En las parcelas experimentales asignadas al nivel 'sin herbivoría' se excluyeron los herbívoros utilizando jaulas de exclusión completamente cerradas, construidas con malla

metálica. Para las parcelas que incluyeron a *K. daigremontiana,* las jaulas fueron de un área de 1 m^2 y 100 cm de altura, y para *S. gigantea* fueron de un área de 1 m^2 y 50 cm de altura (Figura 4.2). En las parcelas sin nodrizas y con nodrizas nativas, las jaulas fueron de 1 m^2 de área y de menos de 50 cm de altura. La protección contra la herbivoría fue reforzada con un insecticida en polvo (Fenthion 3%) depositado en los bordes de las parcelas cada 15 días o después de una lluvia, lo que ocurriese primero. Luego de establecer las parcelas de los dos diseños propuestos, en cada una de éstas se sembraron plántulas de uno a dos meses de edad (n=20) de cardón lefaria y yabo, obtenidas a partir de germinación en vivero.

Las semillas de las dos especies nativas requeridas para el experimento fueron obtenidas a partir de la colección de frutos en la localidad de estudio. Las semillas de yabo fueron obtenidas durante el año 2003 y las de cardón lefaria durante el año 2001. Las semillas colectadas de ambas especies se mezclaron para obtener un grupo homogéneo de semillas. En un vivero cercano al terreno experimental, se sembraron cerca de 5000 semillas de cada una de las dos especies nativas, esperando obtener las 1200 plántulas requeridas por especie nativa. El experimento para la supervivencia del cardón lefaria se realizó durante el período noviembre 2003-junio 2004 (siete meses) y el del yabo durante el período octubre 2004-junio 2005 (ocho meses). En cada una de las parcelas experimentales, las plántulas nativas fueron sembradas a lo largo de líneas marcadas con hilos de nylon atravesando las parcelas de borde a borde; para facilitar su ubicación durante los períodos de monitorización de la supervivencia. Una vez que las plántulas fueron sembradas, se regaron para favorecer el trasplante. Este evento marcó el inicio del experimento, el cual coincidió con la estación de lluvias, asumiendo que esta condición es la más propicia para el establecimiento de las plántulas en las zonas áridas.

DISEÑO A

TIPO DE PLANTA NODRIZA	HERBIVORÍA		
	Con	Sin	Número de parcelas totales
Kd	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
Sg	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
Nat	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
Sn	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20

DISEÑO B

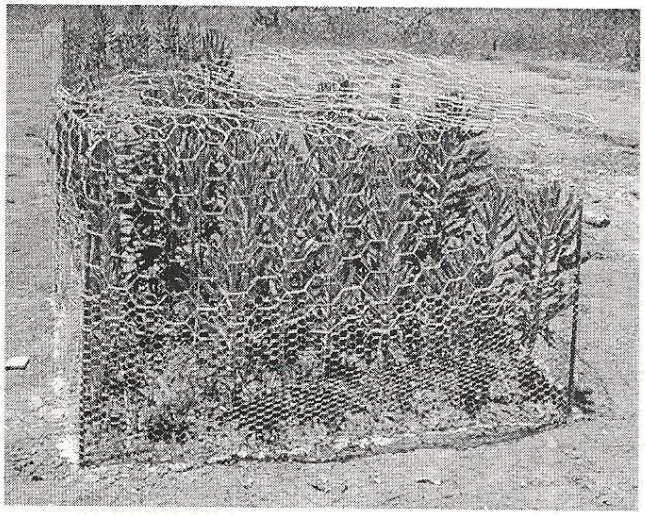
TIPO DE PLANTA NODRIZA	COBERTURA	HERBIVORÍA		
		Con	Sin	Número de parcelas totales
	Kd x C	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
	Kd x bc	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
	Sg x C	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20
	Sgx bc	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	Cardón lefaria (*n*=5) Yabo (*n*=5)	20

Figura 4.1.

Diseños experimentales para evaluar el efecto de las dos especies exóticas de estudio y de su cobertura sobre la supervivencia y la biomasa final de plántulas de dos especies nativas *Cereus repandus* y *Cercidium praecox.*

Leyenda: Tipo de planta nodriza: '*Kalanchoe daigremontiana*' (Kd), '*Stapelia gigantea*' (Sg), nodrizas nativas (Nat) y sin nodriza (Sn). Herbivoría: con y sin herbivoría. Cobertura: alta (C) y baja (bc). A cada diseño debe añadirse el factor tiempo.

Kalanchoe daigremontiana



Stapelia gigantea

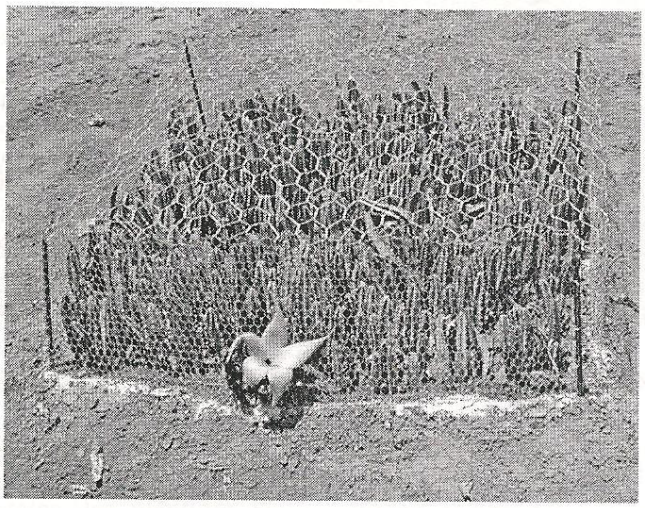


Figura 4.2.

Parcelas experimentales de *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea* protegidas contra la herbivoría.

Se realizó un seguimiento mensual de la supervivencia (% de individuos vivos por parcela) y se estimó la biomasa final (luego de siete u ocho meses) de las plántulas nativas sobrevivientes en todos los tratamientos. Para comparar la supervivencia y biomasa final de *C. repandus* y *C. praecox* entre los diferentes tratamientos, se realizaron dos análisis para la supervivencia y biomasa de las plántulas de cada especie nativa. El primer análisis evaluó el efecto del tipo de nodriza y herbivoría (Diseño A; Figura 4.1). El segundo análisis evaluó el efecto del tipo de planta nodriza exótica, la cobertura (alta y baja) de las dos especies exóticas y la herbivoría (Diseño B; Figura 4.1).

El análisis de los datos de supervivencia para cada uno de los dos diseños experimentales fue realizado empleando un MANOVA de medidas repetidas para el factor tiempo (meses), con los datos transformados como el arcseno de x para normalizar los errores. Para los diseños experimentales, el análisis de los datos de biomasa final de las plántulas sobrevivientes se realizó utilizando un modelo lineal general (tipo ANOVA) para diseños no balanceados y en algunos casos para diseños incompletos. En este último caso se realizaron comparaciones planificadas. Este análisis fue realizado debido a que la supervivencia diferencial de plántulas en los tratamientos generó tamaños de muestra de biomasa muy variable. Los datos de biomasa fueron normalizados con la transformación logarítmica. En todos los casos, el análisis *a posteriori* fue realizado con la prueba de Tuckey para comparaciones pareadas. Los análisis fueron realizados con el programa STATISTICA versión 6.0.

Efecto de K. daigremontiana y S. gigantea sobre la abundancia de plántulas y presencia de plantas adultas nativas: Un estudio comparativo

El estudio comparativo se realizó para complementar la información obtenida del estudio experimental, acerca de los efectos de las especies exóticas de estudio sobre la repoblación de especies nativas. Si bien el diseño experimental planteado permite controlar algunas variables relevantes para la supervivencia de las plantas en zonas áridas, un estudio comparativo o descriptivo permite incluir las condiciones naturales de la zona, mayor número de especies de plantas nativas y las diferentes fases de la repoblación, desde la germinación hasta el establecimiento de las plantas.

El componente comparativo del estudio consistió en contrastar la abundancia de plántulas nativas y el porcentaje de presencia de plantas adultas nativas en zonas dominadas por cada una de las dos especies exóticas y en zonas dominadas por vegetación nativa. Los muestreos se realizaron en el área con la mayor abundancia de *K. daigremontiana* y *S. gigantea*, específicamente en el sector 'Padre Diego' del P.N. 'Cerro Saroche' (Figura 2.1).

Las zonas de vegetación consideradas fueron: (1) zona dominada por *K. daigremontiana* (KD), (2) zona dominada por *K. daigremontiana* con árboles nativos (KD-AN), (3) zona dominada por *S. gigantea* (SG), (4) zona dominada por *S. gigantea* con árboles nativos (SG-AN), (5) zona dominada por vegetación nativa de bajo porte (NAT-BP) y, (6) zona dominada por vegetación nativa con árboles nativos (NAT-AN). En cada zona de vegetación, se seleccionaron al azar 20 puntos, en cada uno de estos puntos se establecieron parcelas de 1 m^2 y en cada parcela se determinó la abundancia de plántulas nativas por grupo taxonómico distinguible. En estos mismos puntos se

establecieron parcelas de 25 m^2 y se registraron las especies de los individuos adultos presentes. En total se establecieron 120 parcelas de 1 m^2 y 25 m^2.

Las especies de plántulas y plantas adultas nativas registradas en el muestreo fueron organizadas en grupos taxonómicos para facilitar el análisis de los datos, excluyéndose algunas especies poco abundantes. En el caso de las plántulas, los grupos taxonómicos considerados fueron: (1) Cactus columnar (CC), que incluye a las especies *Cereus repandus, Pilosocereus lanuginosus* y *Stenocereus griseus*; (2) cactus globoso (CG), que incluye a plántulas de *Melocactus curvispinus* y *Mamillaria mammillaris* que no pudieron ser distinguidas a nivel de especie; (3) *Mamillaria mammillaris* (Mm); (4) *Opuntia caracassana* (Ocara); (5) *Opuntia caribea* (Ocari); (6) *Cnidoscoulus urens* y *Jatropha gossypifolia* (Cu y Jg); (7) *Melocactus curvispinus* (Mc); (8) *Bastardia viscosa* (Bv); (9) *Ipomoea carnea* (Ic); (10) *Croton rhamnifolius* (Cr); (11) Leguminosas (Leg), y (12) 'otras', otros grupos de plantas no suculentas menos abundantes. En el caso de los individuos adultos presentes, se consideraron los siguientes grupos taxonómicos: 1) Cactus columnar (CC), que incluye a las especies *C. repandus, C. lanosus* y *S. griseus*; (2) *O. caracassana*; (3) *O. caribea*; (4) *C. urens*, (5) *M. curvispinus*; (6) *M. mammillaris*; (7) *B. viscosa*, (8) *I. carnea*, (9) *C. rhamnifolius*, y (10) Leguminosas.

Para el muestreo de plántulas y adultos, las tres especies de cactus columnar fueron agrupadas en un sólo grupo para facilitar el análisis de los datos, y en el caso de las plántulas, debido a la dificultad de distinguirlos en el campo. Esta agrupación tiene sentido ecológico ya que los cactus columnares presentan características similares en lo que se refiere a requerimiento para su establecimiento (Nassar & Emaldi 2004; Larrea-Alcázar & Soriano 2006). Mientras que la agrupación de las dos especies de cactus globosos en el muestreo de plántulas es arbitraria, ya que no se conocen los

requerimientos para el establecimiento de estas especies. Por esta razón, cuando fue posible, se distinguió entre las dos especies, pero en el caso de plántulas esta separación específica fue frecuentemente imposible de realizar en el campo.

Para el análisis de abundancia total de plántulas nativas por grupo taxonómico en las seis zonas de vegetación consideradas, se realizó un análisis de componentes principales. Este análisis permitió ordenar las zonas de vegetación según su similitud en abundancia de plántulas nativas e identificar cuáles especies tienen mayor abundancia en cada zona de vegetación evaluada. Para evaluar la asociación o dependencia entre las zonas de vegetación y el porcentaje de presencia de especies (individuos adultos) en las parcelas de 25 m^2, se realizó una prueba de chi-cuadrado (X^2) y un análisis de residuales estandarizados (*r.e.*). En este último análisis se consideró como valor crítico ($p<0,05$) para los residuales estandarizados 3,6; es decir, todos los residuales mayores a 3,6 en módulo indican una asociación significativa, y el signo del valor del *r.e.* indica si la asociación es negativa (-) o positiva (+).

RESULTADOS

Efectos alelopáticos de K. daigremontiana y S. gigantea sobre la germinación de semillas de dos especies nativas, C. repandus y C. praecox

El porcentaje de germinación de las semillas de *C. repandus* expuestas al extracto de hojas de *K. daigremontiana* (34,5±1,5 %; n=10) fue significativamente menor ($t_{(18)}$=2,07; p=0,02), que el porcentaje de germinación en las condiciones control (56,5±1,9 %; n=10). En contraste, el porcentaje de germinación de las semillas de *C. praecox* expuestas a este mismo extracto (41,7±0,8 %; n=10) no difirió significativamente ($t_{(18)}$=0,79; p=0,22) del control (44,3±0,7 %; n=10). El porcentaje de

germinación de las semillas de *C. repandus* expuestas al extracto de hojas de *S. gigantea* (40,5±1,3 %; n=10) no fue significativamente diferente ($t_{(18)}$=1,11; p=0,14), del porcentaje de germinación en las condiciones control. Igualmente, el porcentaje de germinación de las semillas de *C. praecox* expuestas a este mismo extracto (41,7±1,2 %; n=10) no difirió significativamente ($t_{(18)}$=0,66; p=0,26) del control.

Efecto de las especies exóticas sobre la supervivencia y biomasa final de Cereus repandus (cardón lefaria) en las parcelas experimentales

El tipo de planta nodriza, exótica o nativa, y la protección contra la herbivoría tuvieron efectos significativos sobre la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria a lo largo del experimento (siete meses). Por su parte, la cobertura ensayada (alta y baja) de las dos plantas exóticas de estudio parece afectar parcialmente la supervivencia de este cactus. La biomasa final alcanzada por las plántulas del cardón lefaria luego de siete meses de crecimiento bajo las condiciones experimentales fue afectada por la interacción de los distintos factores evaluados: tipo de planta nodriza, herbivoría y cobertura de las plantas exóticas.

Las curvas de supervivencia de *C. repandus* bajo los distintos tratamientos muestran que la proporción de sobrevivientes disminuye progresivamente, y tiende a estabilizarse a partir de los meses de marzo y abril (Figura 4.3 y 4.4). El porcentaje de supervivencia de las plántulas de *C. repandus* en los tratamientos sin nodriza, con y sin herbivoría, se hace igual a 0 % a partir del quinto mes de monitoreo (abril), lo que comprueba que esta cardón requiere de plantas nodrizas para su establecimiento (Figura 4.3). La supervivencia de las plántulas del cardón lefaria a lo largo del tiempo fue significativamente diferente entre los tratamientos con distintos tipos de plantas nodrizas

($F_{(2,24)}$=5,61; p=0,01) (Tabla 4.I), siendo esta diferencia más marcada al excluir la herbivoría que al incluir este factor (Figura 4.3). Estas diferencias se hacen más notorias a finales de la sequía (marzo-abril) (Figura 4.3). A partir de estos meses, al excluir la herbivoría, el porcentaje de supervivencia de las plántulas del cardón lefaria fue mayor cuando la planta nodriza fue *K. daigremontiana* que cuando la nodriza utilizada fue *S. gigantea* o árboles nativos. Asímismo, la supervivencia final de las plántulas del cardón lefaria bajo *K. daigremontiana* fue de 41 %, sustancialmente mayor que la supervivencia final de estas plántulas bajo *S. gigantea* (20%) y árboles nativos (22%)

El factor herbivoría tuvo efectos significativos ($F_{(1,24)}$=8,46; p=0,007) (Tabla 4.I) sobre la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria durante los siete meses del experimento. En general, el porcentaje de supervivencia de este cardón en el tiempo fue menor en presencia de herbivoría que en ausencia de ésta en cada tipo de planta nodriza (Figura 4.3). La supervivencia final del cardón lefaria en presencia de herbivoría, independientemente de la planta nodriza fue baja (4-12 %) con respecto al porcentaje de supervivencia final bajo los diferentes tipos de plantas nodrizas y con protección contra la herbivoría (20-41 %) (Figura 4.3).

La interacción entre los factores 'herbivoría' y 'tipo de planta nodriza' no fue significativa sobre la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria ($F_{(2,24)}$=0,87; p=0,43) (Tabla 4.I). En contraste, las interacciones del factor 'tiempo' con los factores 'herbivoría' y 'tipo de planta nodriza' sí fueron significativas (ver Tabla 4.I). El análisis *a posteriori* (test de Tuckey) reveló que las diferencias significativas (p<0,05) en la supervivencia de las plántulas de lefaria para los factores: tipo de planta nodriza y herbivoría, que se comentaron anteriormente, se inician en el mes de marzo, lo que coincide con el final de la época seca.

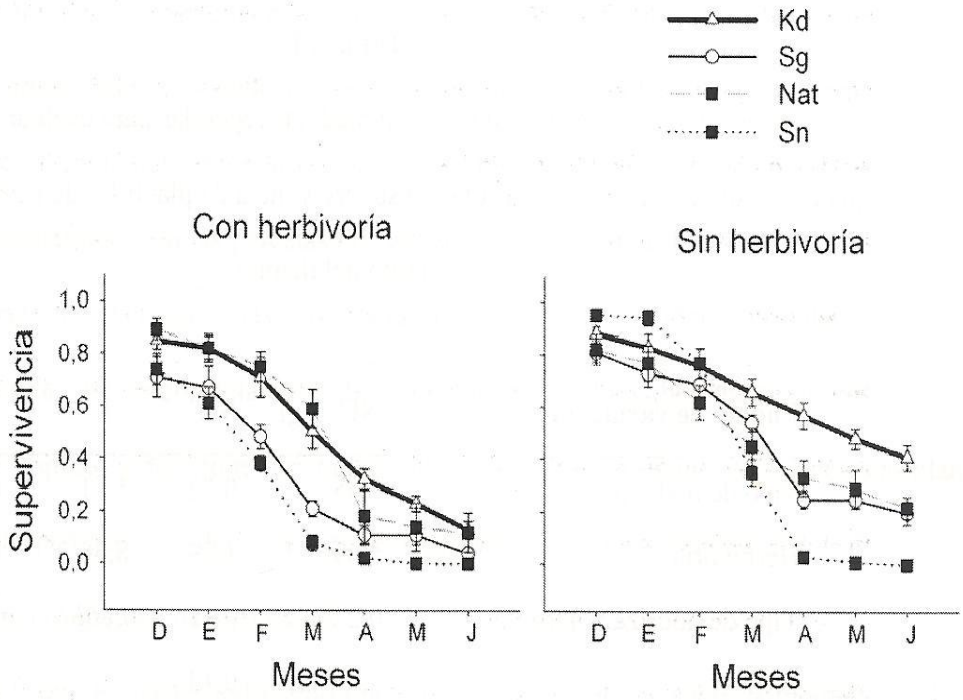


Figura 4.3.

Supervivencia de las plántulas de *Cereus repandus* de acuerdo a los factores tipo de planta nodriza y herbivoría.

Tipo de planta nodriza: *K. daigremontiana* (Kd), *S. gigantea* (Sg), bajo árboles nativos (Nat) y sin ningún tipo de cobertura (Sn). Herbivoría: con y sin herbivoría.

Tabla 4II.

Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de las plantas nodriza y la herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cereus repandus* a lo largo del tiempo.

Fuente de variación	SC	gl	MC	*F*	*P*
Tipo de nodriza	1,45	2	0,72	5,61	0,010*
Herbivoría	1,09	1	1,09	8,46	0,007*
Tipo de nodriza x herbivoría	0,22	2	0,11	0,866	0,434
Error	3,09	24	0,13		
Tiempo	177,43	6	29,90	235,72	0,000*
Tiempo x tipo de nodriza	0,36	12	0,03	2,44	0,006*
Tiempo x herbivoría	0,67	6	0,11	9,03	2×10^{-8}*
Tiempo x tipo de nodriza x herbivoría	0,35	12	0,03	2,3545887	0,009*
Error	1,77	144	0,01		

El factor cobertura (alta y baja) de cada una de las dos especies exóticas de estudio no tuvo efectos significativos ($F_{(1,32)}$= 1,45; p= 0,24) sobre la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria (Tabla 4.II). Sin embargo, la tendencia de las curvas de supervivencia que evalúan el efecto de la cobertura de las plantas exóticas de estudio (Figura 4.4), sugiere que la cobertura de las exóticas podría alterar el efecto nodriza que generan sobre el cardón lefaria. Cuando la cobertura de las exóticas fue alta se hizo notorio que la supervivencia del cardón lefaria fue mayor bajo *K. daigremontiana* que bajo *S. gigantea*, particularmente en las parcelas que excluyen la herbivoría. Esta diferencia no se observa cuando la cobertura de las exóticas es baja (Figura 4.4). Además, la supervivencia de las plántulas del cardón lefaria tendió a ser mayor en alta cobertura de *K. daigremontiana* con respecto a baja cobertura de esta misma exótica. La supervivencia de estas plántulas en las parcelas con alta cobertura de *S. gigantea* fue similar a la de las que contenían esta misma exótica en baja cobertura.

El tipo de planta nodriza no tuvo efectos significativos sobre la biomasa final de las plántulas del cardón lefaria ($F_{(2,101)}$=0,71; p=0,50). Lo mismo ocurrió con el factor 'herbivoría' ($F_{(1,101)}$=0,025; p=0,87). Pero la interacción entre los factores 'tipo de planta nodriza' y 'hebivoría' sí tuvo efectos significativos ($F_{(2,101)}$=3,27; p=0,04) sobre la biomasa final de las plántulas del cardón lefaria. La *prueba a posteriori* (test de Tuckey) reveló que la biomasa de los cardones protegidos de la hebivoría fue significativamente mayor (p=0,004) cuando la planta nodriza era *S. gigantea* (4,3±0,3 mg; n=20), que cuando la nodriza era *K. daigremontiana* (3,4±0,1 mg; n=39). A pesar de que no hay diferencias significativas en la biomasa de los cardones creciendo bajo las exóticas con respecto a la vegetación nativa, la tendencia general de los datos muestra que la biomasa

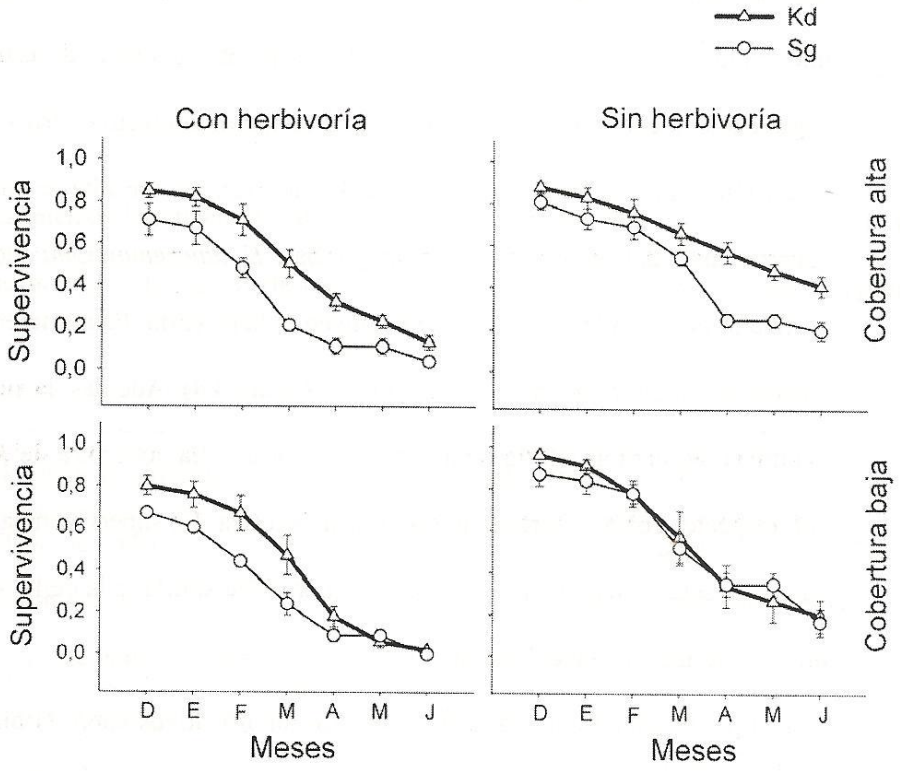


Figura 4.4.

Supervivencia de las plántulas de *Cereus repandus* en presencia de *Kalanchoe daigremontiana* (Kd), *Stapelia gigantea* (Sg), variando la cobertura de ambas especies exóticas (alta y baja) y en presencia y ausencia de herbivoría.

Tabla 4.II.

Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto del tipo de planta exótica nodriza, cobertura de la nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cereus repandus* a lo largo del tiempo.

Fuente de variación	**SC**	**gl**	**MC**	***F***	***p***
Tipo de nodriza	1,48	1	1,48	14,37	0,001*
Herbivoría	3,92	1	3,92	37,99	0,000*
Cobertura	0,15	1	0,15	1,45	0,237
Tipo de nodriza x herbivoría	0,08	1	0,08	0,81	0,375
Tipo de nodriza x cobertura	0,23	1	0,23	2,26	0,143
Herbivoría x cobertura	0,17	1	0,17	1,60	0,215
Tipo de nodriza x herbivoría x cobertura	0,01	1	0,01	0,07	0,797
Error	3,30	32	0,10		
Tiempo	25,91	6	4,32	412,20	0,000*
Tiempo x tipo de nodriza	0,10	6	0,02	1,65	0,134
Tiempo x herbivoría	0,29	6	0,05	4,60	0,000*
Tiempo x cobertura	0,41	6	0,07	6,48	0,000*
Tiempo x tipo de nodriza x herbivoría	0,12	6	0,02	1,94	0,077
Tiempo x tipo de nodriza x cobertura	0,30	6	0,05	4,79	0,000*
Tiempo x herbivoría x cobertura	0,14	6	0,02	2,23	0,042*
Tiempo x ipo de nodriza x herbivoría x cobertura	0,02	6	0,00	0,39	0,882
Error	2,01	192	0,01		

de las plántulas de *C. repandus* fue menor creciendo bajo *K. daigremontiana* que cuando crecieron bajo vegetación nativa.

El factor 'cobertura' de las dos especies exóticas de estudio no tuvo efectos significativos sobre la biomasa final de plántulas del cardón lefaria ($F_{(1,105)}$=0,10; p=0,74). Sin embargo, la interacción 'tipo de planta nodriza' x 'cobertura' ($F_{(1,105)}$=10,25; p=0,002) y 'tipo de planta nodriza' x 'cobertura' x 'herbivoría' ($F_{(1,105)}$=1227,30; p<0,0001) sí tuvieron efectos significativos sobre la biomasa final del cardón lefaria. La prueba a posteriori (test de Tuckey) reveló que, excluida la herbivoría, la cobertura de *K. daigremontiana* tuvo efectos significativos (p=0,001) sobre la biomasa final de las plántulas del cardón lefaria. La biomasa de este cardón fue menor en las parcelas con alta cobertura de *K. daigremontiana* (3,4±0,1 mg; n=39) comparado con la biomasa que presentaron en las parcelas que contenían esta misma exótica en baja cobertura (4,6±0,3 mg; n=20). Descartada la herbivoría, el factor cobertura de *S. gigantea* no tuvo efecto significativo (p=0,064) sobre la biomasa final del cardón lefaria.

Efecto de las especies exóticas sobre la supervivencia y biomasa final de Cercidium praecox (yabo) en las parcelas experimentales

La supervivencia de las plántulas de yabo en las parcelas experimentales varió dependiendo del tipo de planta nodriza o la ausencia de ésta y del factor herbivoría (Figura 4.5.). Además, las curvas reflejan que el nivel de cobertura (alta y baja) de las dos plantas exóticas de estudio no alteró la supervivencia de plántulas de yabo (Figura 4.6). La biomasa final de estas plántulas fue afectada principalmente por el factor 'tipo de planta nodriza'.

El porcentaje de supervivencia final de las plántulas de *C. praecox* protegidas contra la herbivoría bajo plantas nodrizas nativas (12 ± 4 %) y sin plantas nodrizas fue similar

(12 ± 6 %) (Figura 4.5). Corroborando que el yabo no requiere de plantas nodrizas nativas para su establecimiento. El factor 'tipo de planta nodriza' sí tuvo efecto significativo ($F_{(3,32)}$=23,6; p<0,0001) sobre la supervivencia de las plántulas de *C. praecox* (Tabla 4.III). La supervivencia de las plántulas durante los ocho meses del experimento en las parcelas protegidas contra la herbivoría fue significativamente mayor bajo *S. gigantea* y *K. daigremontiana* que creciendo bajo plantas nativas y sin plantas nodrizas (Figura 4.5). La supervivencia final de las plántulas de yabo protegidas de la herbivoría creciendo bajo *S. gigantea* fue de 62 % y bajo *K. daigremontiana* de 52 %.

El factor 'herbivoría' también tuvo efecto significativo ($F_{(1,32)}$=30,9; p<0,0001) sobre la supervivencia de las plántulas de *C. praecox* (Tabla 4.III). La supervivencia de esta especie disminuyó más rápido en presencia de herbivoría que en ausencia de la misma (Figura 4.5).

La supervivencia de las plántulas de yabo creciendo sin plantas nodrizas y con plantas nodrizas nativas en las parcelas protegidas de la herbivoría fue cercana al 12 %, mientras que en las parcelas bajo estas mismas condiciones del factor nodriza pero sin protección contra la herbivoría fue de 0% (Figura 4.5). Destaca el hecho de que este valor (0%) en el tratamiento sin nodriza y sin protección contra la herbivoría tendió a cero en los primeros dos meses (noviembre-diciembre) del experimento (Figura 4.5). La supervivencia del yabo bajo *K. daigremontiana* fue significativamente menor sin protección de la herbivoría (18 ± 8 %) que cuando se protegió de este factor (52 ± 13 %) (Figura 4.5). Al mismo tiempo, cuando la planta nodriza fue *S. gigantea*, la supervivencia de estas plántulas en las parcelas no protegidas contra la herbivoría (48 ± 9 %) fue cercana a la de las parcelas que sí fueron protegidas contra la herbivoría (62 ± 6 %) (Figura 4.5).

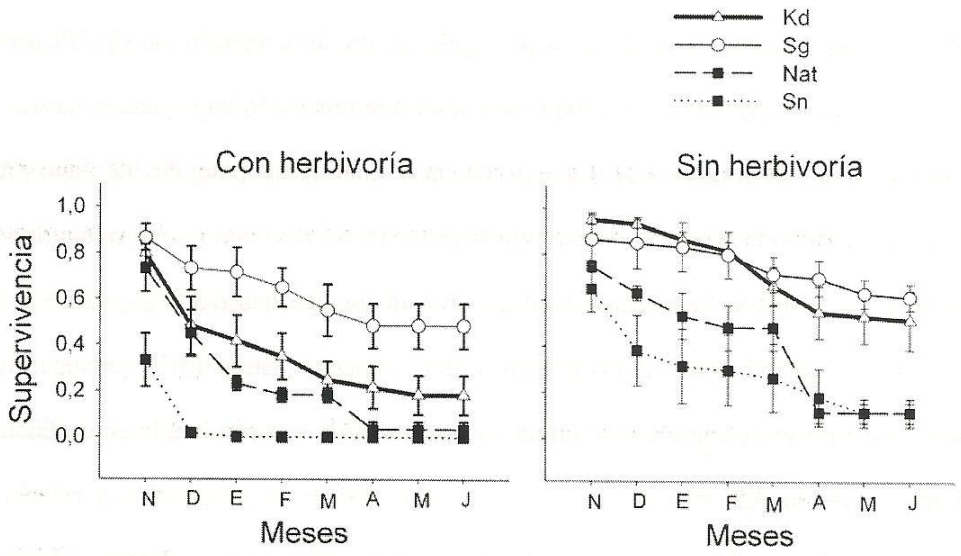


Figura 4.5.

Supervivencia de las plántulas de *Cercidium praecox* con herbivoría y sin herbivoría, en presencia de *Kalanchoe daigremontiana* (Kd), *Staplia gigantea* (Sg) y árboles nativos (Nat) como plantas nodrizas y sin plantas nodrizas (Sn).

Tabla 4.III.

Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de la planta nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cercidium praecox* a lo largo del tiempo.

Fuente de variación	***SC***	***Gl***	***MC***	***F***	***p***
Tipo de nodriza	23,60	3	7,87	26,33	0,000*
Herbivoría	9,221	1	9,23	30,88	0,000*
Tipo de nodriza x Herbivoría	1,05	3	0,35	1,18	0,33
Error	9,56	32	0,30		
Tiempo	13,11	7	1,87	107,14	0,000*
Tiempo x Tipo de nodriza	1,611	21	0,08	4,39	0,000*
Tiempo x Herbivoría	0,42	7	0,06	3,40	0,002*
Tiempo x Tipo de nodriza x Herbivoría	0,28	21	0,016	0,76	0,764
Error	3,92	224	0,02		

REPÚBLICA BOLIVARIANA DE VENEZUELA
DIRECCIÓN GENERAL
DIRECCIÓN REGIONAL
INSTITUTO NACIONAL

La interacción entre 'tipo de planta nodriza' y 'herbivoría' no produjo efecto significativo ($F_{(3,32)}$=1,2; p=0,33) sobre la supervivencia de *C. praecox* (Tabla 4.III). En contraste, el factor 'tiempo' y su interacción con cada uno de los otros factores ('herbivoría' y 'tipo de planta nodriza') sí tuvieron efectos significativos sobre la supervivencia de las plántulas de yabo (ver Tabla 4.III). El análisis *a posteriori* (test de Tuckey) reveló que las diferencias significativas (p<0,05) descritas anteriormente en la supervivencia de las plántulas de yabo entre los factores tipo de planta nodriza y herbivoría, y cada nivel de estos factores aparecen a un mes del inicio del experimento (noviembre).

La supervivencia de las plántulas de yabo creciendo bajo un mismo tipo de planta exótica nodriza fue similar entre los dos niveles de cobertura considerados ($F_{(1,32)}$=1,2; p=0,29) (Figura 4.6). Igualmente, las interacciones entre los factores 'cobertura' y 'tipo de planta nodriza' ($F_{(1,32)}$=0,4; p=0,55), y 'cobertura' y 'herbivoría' para la supervivencia de plántulas tampoco fueron significativas ($F_{(1,32)}$=2,1; p=0,15) (Tabla 4.IV).

Por otra parte, el factor 'tipo de planta nodriza' tuvo efectos significativos sobre la biomasa final de las plántulas de yabo ($F_{(3,114)}$=12,8; p<0,0001), mientras que el factor herbivoría por sí sólo no tuvo efectos significativos sobre la biomasa final de estas plántulas ($F_{(3,114)}$=1,4; p=0,23). La interacción entre los factores 'tipo de planta nodriza' y 'hebivoría' sí tuvo efectos significativos ($F_{(2,112)}$=35,7; p<0,0001) sobre la biomasa final de las plántulas de yabo. La *prueba a posteriori* (test de Tuckey) reveló que la biomasa final de estas plántulas bajo protección contra la herbivoría fue significativamente mayor (p<0,005) cuando la nodriza era *S. gigantea* (6,2±0,9 g; n=62) y cuando no habían plantas nodrizas (control) (6,7±3,8 g; n=10), que cuando las plantas nodrizas eran árboles nativos (0,1±0,02 g; n=10) o *K. daigremontiana* (0,7±0,2 g; n=50).

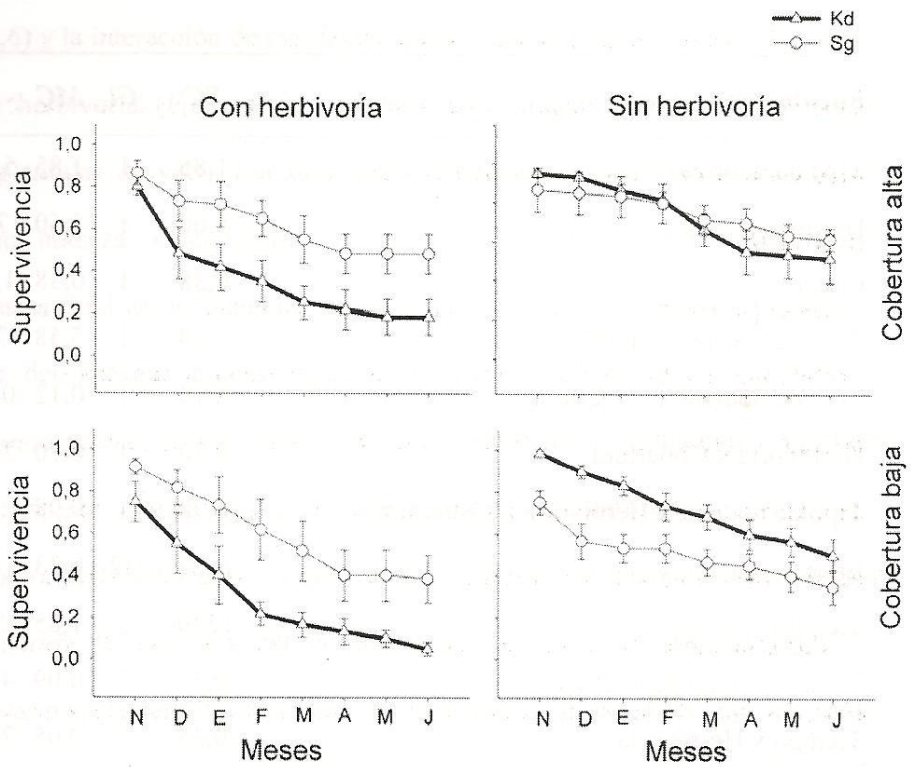


Figura 4.6.

Supervivencia de las plántulas de *Cercidium praecox* en presencia de *Kalanchoe daigremontiana* (Kd), *Stapelia gigantea* (Sg), variando la cobertura de ambas especies exóticas (alta y baja) y en presencia y ausencia de herbivoría.

Tabla 4.IV.

Resumen de la prueba MANOVA con medidas repetidas para evaluar el efecto de tipo de planta exótica nodriza, cobertura de la nodriza y herbivoría sobre la supervivencia de plántulas de *Cercidium praecox* a lo largo del tiempo.

Fuente de variación	*SC*	*Gl*	*MC*	*F*	*p*
Tipo de nodriza	1,85	1	1,85	5,65	0,024*
Herbivoría	5,60	1	5,60	17,08	0,000*
Cobertura	0,38	1	0,38	1,17	0,287
Tipo de nodriza x Herbivoría	5,58	1	5,58	17,00	0,000*
Tipo de nodriza x Cobertura	0,12	1	0,12	0,37	0,548
Herbivoría x Cobertura	0,70	1	0,70	2,14	0,153
Tipo de nodriza x Herbivoría x Cobertura	0,98	1	0,98	2,98	0,094
Error	10,50	32	0,33		
Tiempo	12,98	7	1,85	95,98	0,000*
Tiempo x Tipo de nodriza	0,61	7	0,09	4,52	0,000*
Tiempo x Herbivoría	0,35	7	0,05	2,62	0,013*
Tiempo x Cobertura	0,09	7	0,01	0,67	0,695
Tiempo x Tipo de nodriza x Herbivoría	0,18	7	0,03	1,31	0,246
Tiempo x Tipo de nodriza x Cobertura	0,02	7	0,00	0,18	0,988
Tiempo x Herbivoría x Cobertura	0,27	7	0,04	2,00	0,057
Tiempo x Tipo de nodriza x Herbivoría x Cobertura	0,09	7	0,01	0,64	0,726
Error	4,33	224	0,02		

Además, en los tratamientos bajo un mismo tipo de planta nodriza pero variando el factor herbivoría, la biomasa final de las plántulas de yabo fue significativamente (p<0,005) mayor en los tratamientos protegidos contra la herbivoría que en los tratamientos sin protección contra este factor.

El efecto del factor 'cobertura' de las especies exóticas de estudio ($F_{(1,172)}$=0,19; p=0,6) y la interacción de este factor con el 'tipo de planta nodriza' ($F_{(1,172)}$=0,34; p=0,7) y la 'herbivoría' ($F_{(1,172)}$=2,8; p=0,09) no fueron significativos para la biomasa final de las plántulas de yabo. Por otro lado, la interacción entre estos tres factores ('tipo de planta nodriza' x 'cobertura' x 'herbivoría') sí tuvo un efecto significativo sobre la biomasa final de las plántulas de yabo ($F_{(1,172)}$=32,2; p<0,0001). El análisis *a posteriori* (test de Tuckey) muestra que la biomasa final del yabo creciendo junto a *K. daigremontiana*, en los tratamientos con o sin herbivoría, fue mayor (p<0,0001) cuando esta especie exótica estaba en baja cobertura (sin herbivoría: 5,02±1,5 g; n=48; con herbivoría: 1,3±0,9 g; n=5) que cuando la misma se encontraba en cobertura alta (sin herbivoría: 0,7±0,2 g; n=50; con herbivoría: 0,4±0,1 g; n=18). En contraste, cuando la planta nodriza era *S. gigantea*, la biomasa final del yabo en los tratamientos sin herbivoría fue mayor (p<0,0001) cuando esta especie exótica estaba en alta cobertura (6,2±1,9 g; n=62) que cuando la misma se encontraba en cobertura baja (2,5±0,6 g; n=33).

Efecto de K. daigremontiana y S. gigantea sobre la abundancia de plántulas y presencia de plantas adultas nativas: Un estudio comparativo

La abundancia de plántulas de especies nativas de diferentes grupos taxonómicos difirió entre las seis zonas de vegetación evaluadas ($X_{(20)}^2$= 635,5; p<0,0001) (Figura 4.7). La mayor abundancia de plántulas nativas se encontró en la zona dominada por *S.*

gigantea, con y sin árboles nativos (726 y 1266 plántulas, respectivamente), en la zona dominada por vegetación nativa con la presencia de árboles nativos (966 plántulas) y en la zona de vegetación nativa de bajo porte (882 plántulas). En contraste, la zonas dominadas por *K. daigremontiana,* con y sin árboles nativos, presentaron la menor abundancia de plántulas de especies nativas (123 y 364 plántulas, respectivamente). Además, destaca el hecho de que en la zona dominada por *K. daigremontiana,* con y sin árboles nativos, la abundancia de plántulas del grupo más abundante, las cactáceas, fue muy baja (102-126 plántulas) en comparación con lo encontrado en la zona dominada por *S. gigantea* (588-745 plántulas) y por vegetación nativa (651-730 plántulas) (Figura 4.7).

En general, la abundancia de plántulas nativas en las zonas dominadas por *K. daigremontiana* (KD y KD-AN) parece diferir más de las zonas dominadas por vegetación nativa (NAT-BP Y NAT-AN) que de las zonas dominadas por *S. gigantea* (SG y SG-AN). En efecto, en el análisis de componentes principales, el primer componente (50,9 % de la varianza) separa a las zonas dominadas por *K. daigremontiana* de las zonas dominadas por *S. gigantea* y vegetación nativa (Figura 4.8). Por otro lado, el segundo componente principal (28,3 % de la varianza) separa las zonas que presentan árboles nativos de las zonas donde éstos están ausentes (Figura 4.8).

Las especies (variables) de menor importancia para este análisis de componentes principales fueron *C. rhamnifolius* y 'otras' ($p<0,05$), según el círculo de correlación de las variables. Los autovectores de cada variable, que representan las especies de plántulas, reflejan que las plántulas de casi todos los grupos taxonómicos considerados (a excepción del grupo de las leguminosas) ncrementan en las zonas dominadas por *S. gigantea* (SG y SG-AN) y vegetación nativa (NAT-BP y NAT-AN) y, disminuyen en las

zonas dominadas por *K. daigremontiana* (KD y KD-AN) (Figura 4.8). La abundancia de este grupo es mayor en las zonas dominadas por *K. daigremontiana* (KD).

Por otra parte, llama la atención que en la zona dominada por *K. daigremontiana* con árboles nativos (KD-AN), la abundancia de plántulas de todos los grupos taxonómicos considerados, sin excepción, disminuye con respecto a las otras zonas de vegetación muestreadas (Figura 4.8). Por otra parte, en las zonas de vegetación nativa de bajo porte (NAT-BP) y donde domina *S. gigantea* (SG), la abundancia de plántulas de *I. carnea*, *B. viscosa*, *M. curvispinus* y cactus globoso es mayor; mientras que en las zonas de vegetación nativa con árboles (NAT-AN) y la zona dominada por *S. gigantea* creciendo bajo árboles nativos (SG-AN), la abundancia de especies de cactus columnar, *O. caribea*, *O. caracassana* y *M. mammillaris* incrementa.

La presencia de adultos de las plantas nativas *C. urens, I. carnea* y *M. curvispinus* estuvo asociada significativa y positivamente con las zonas dominadas por *S. gigantea* (*r.e.*=6,9; *r.e.*=8,0; *r.e.*=3,9; respectivamente) (Tabla 4.V). Estas tres especies tendieron, de forma no significativa, a estar ausentes en las zonas dominadas por *K. daigremontiana,* y su presencia estuvo asociada significativa y negativamente a la zonas dominadas por *K. daigremontiana* con árboles nativos (*r.e.*< -3.6; Tabla 4.V). Además, estas plantas tendieron a estar presentes en las zonas de vegetación nativas de bajo porte y a estar ausentes en las zonas de vegetación con árboles nativos, aunque esta tendencia no fue estadísticamente significativa (Tabla 4.V).

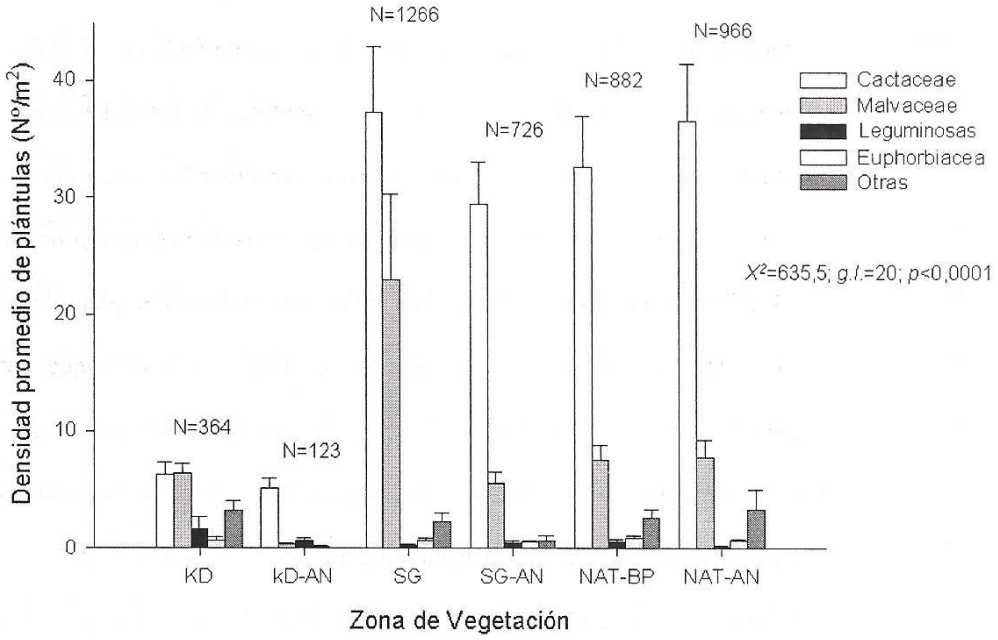


Figura 4.7.

Densidad (número.m^{-2}) promedio de plántulas de especies nativas por grupo taxonómico en las seis zonas de vegetación evaluadas.

Leyenda para las zonas de vegetación: KD: zona dominada por *Kalanchoe daigremontiana*, KD-AN: zona dominada por *K. daigremontiana* con árboles nativos, SG: zona dominada por *Stapelia gigantea*, SG-AN: zona dominada por *S. gigantea* con árboles nativos, NAT-BP: zona dominada por vegetación nativa de bajo porte y, NAT-AN: zona dominada por vegetación nativa con árboles nativos. El valor de N es el número total de plántulas nativas encontradas en cada zona de vegetación.

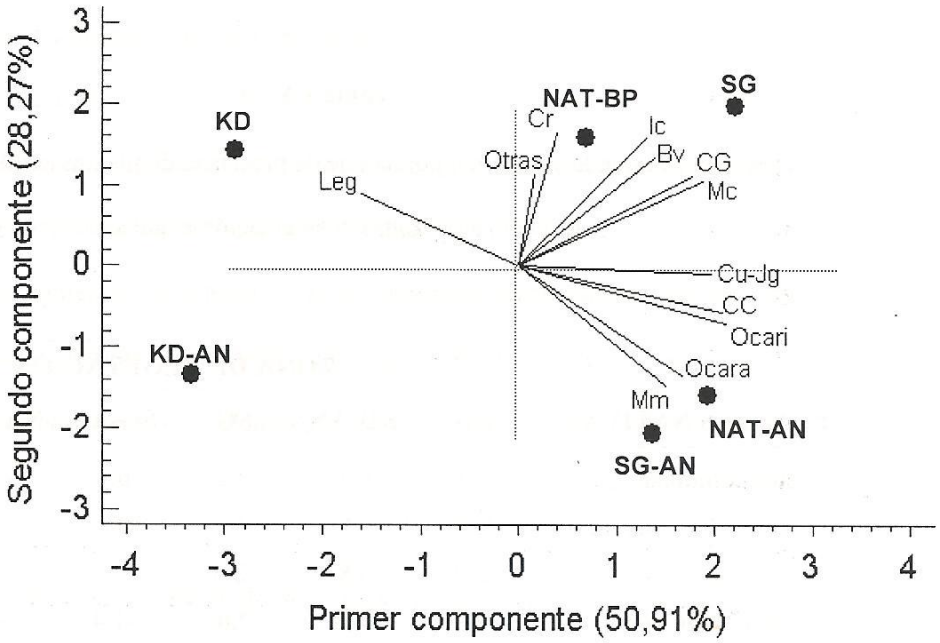


Figura 4.8.

Gráfico dual de ordenamiento de las zonas de vegetación y las especies (variables) con respecto a los componentes principales.

Leyenda para las zonas de vegetación: KD: zona dominada por *Kalanchoe daigremontiana*, KD-AN: zona dominada por *K. daigremontiana* con árboles nativos, SG: zona dominada por *Stapelia gigantea*, SG-AN: zona dominada por *S. gigantea* con árboles nativos, NAT-BP: zona dominada por vegetación nativa de bajo porte y, NAT-AN: zona dominada por vegetación nativa con árboles nativos. Leyenda para las especies: Mm: *Mamillaria mammillaris*, Ocara: *Opuntia caracassana*, Ocari: *Opuntia caribea*, CC: Cactus columnar, Cu y Jg: *Cnidoscoulus urens* y *Jatropha gossypifolia*, Mc: *Melocactus curvispinus*, CG: Cactus globoso, Bv: *Bastardia viscosa*, Ic: *Ipomoea carnea*, Cr: *Croton rhamnifolius*, Otras: Otros grupos menos abundantes, Leg: Leguminosas.

Tabla 4.V.

Residuales estandarizados del porcentaje de presencia de plantas adultas nativas con respecto a las zonas de vegetación evaluadas.

	ZONA DE VEGETACIÓN					
PLANTAS NATIVAS	**KD**	**KD-AN**	**SG**	**SG-AN**	**NAT-BP**	**NAT-AN**
Cactus columnar	2.6	0.3	-1.2	0.1	-1.0	-0.6
Opuntia caracassana	-2.3	0.8	0.9	0.1	-0.4	0.5
Opuntia caribea	-2.9	**5.8**	-2.6	1.5	0.3	-2.0
Cnidoscoulus urens	-2.9	**-4.3**	**7.0**	-1.4	3.6	-2.7
Melocactus curvispinus	-3.3	**-6.7**	**3.9**	-0.9	3.0	2.9
Mamillaria mammillaris	1.5	0.9	-0.2	-0.4	-1.0	-0.6
Bastardia viscosa	1.5	0.9	-0.2	-0.4	-1.0	-0.6
Ipomoea carnea	-1.6	**-4.3**	**8.0**	-2.5	1.5	-1.7
Croton rhamnifolius	-1.5	-0.3	-2.8	0.6	1.9	1.8
Leguminosas	**4.6**	3.3	**-6.5**	2.0	-2.9	1.3

Leyenda para las zonas de vegetación: KD: zona dominada por *Kalanchoe daigremontiana*, KD-AN: zona dominada por *K. daigremontiana* con árboles nativos, SG: zona dominada por *Stapelia gigantea*, SG-AN: zona dominada por *S. gigantea* con árboles nativos, NAT-BP: zona dominada por vegetación nativa de bajo porte y, NAT-AN: zona dominada por vegetación nativa con árboles nativos. En negritas se muestran los valores de los residuales estandarizados que generan las diferencias significativas (p<0,005; $Z_{critico}$ =3,6).

La presencia de adultos del grupo de las 'Leguminosas' estuvo asociada significativa y positivamente a la zona '*K. daigremontiana*' (*r.e.*=4,6) y negativamente a la zona '*S. gigantea*' (*r.e.*=-6.5) (Tabla 4.V). Las 'Leguminosas' tendieron, de forma no significativa y obvia, a estar presentes en las zonas con árboles nativos y ausentes en la zona de vegetación nativa de bajo porte (Tabla 4.V). *O. caribea* está asociada significativa y positivamente con la zona '*K. daigremontiana* creciendo bajo árboles nativos' (*r.e.*=5,7); aunque tendió de manera no significativa a estar ausente en las zonas '*K. daigremontiana*' y '*S. gigantea*'.

DISCUSIÓN

Kalanchoe daigremontiana y *Stapelia gigantea* son dos plantas exóticas con potencial para invadir zonas áridas neotropicales y pueden modificar la repoblación de especies de plantas nativas, tal como ha sido demostrado para otras plantas exóticas, las cuáles al alterar la repoblación de plantas nativas modifican la composición de especies en las comunidades vegetales que inavden (Yurkonis & Meiners 2004; Yurkonis *et al.* 2005). Las especies exóticas de estudio difieren en los efectos que pueden ocasionar sobre la repoblación de plantas nativas. El efecto neto de *K. daigremontiana* sobre la repoblación de especies nativas es negativo, a pesar de que este efecto ocurre mediante la combinación de interacciones de facilitación e inhibición, mientras que *S. gigantea* facilita la repoblación de plantas nativas y aparentemente no genera efectos negativos sobre éstas.

Los efectos ocasionados por *K. daigremontiana* sobre la repoblación de especies nativas fueron discordantes entre los diferentes enfoques metodológicos utilizados (bioensayo de alelopatía, estudio experimental y estudio comparativo). Específicamente,

los resultados del estudio experimental sugieren que esta planta exótica tiene efectos facilitadores sobre la supervivencia de plántulas nativas pero inhibidores sobre la biomasa de las mismas. Por su parte, los resultados del ensayo de alelopatía y el estudio comparativo enfatizan el efecto inhibitorio que ejerce *K. daigremontiana* sobre la repoblación de plantas en la localidad. El estudio experimental muestra que *K. daigremontiana,* como planta nodriza puede facilitar el establecimiento de *Cereus repandus* y *Cercidium praecox*, más efectivamente que las nodrizas nativas. Pero este efecto positivo no se reflejó en la biomasa final de las plántulas después de los siete-ocho meses de observación en las parcelas experimentales. La presencia de *K. daigremontiana* como planta nodriza, comparado con las nodrizas nativas, pareciera ocasionar con el paso del tiempo una disminución de la biomasa de las plántulas del cardón lefaria y del yabo. La presencia de esta exótica puede inhibir el crecimiento de las plántulas de ambas especies nativas. En el caso del cardón lefaria, esta inhibición se debe a la susceptibilidad de este cactus a las sustancias alelopáticas liberadas por *K. daigremontiana*. Los efectos alelopáticos *de K. daigremontiana* han sido reportados anteriormente (Groner 1974; 1975) y fueron corroborados en el bioensayo realizado en este estudio. Así, el efecto alelopático producido por esta exótica pareciera contrarrestar el efecto nodriza que esta misma exótica podría potencialmente ejercer sobre el cardón lefaria.

Por su parte, el yabo parece no ser susceptible a las sustancias alelopáticas liberadas por *K. daigremontiana*. Este árbol es considerado como una especie de las primeras etapas serales en zonas áridas neotropicales (Fajardo 2007). Por esta razón, el mecanismo más probable de inhibición que *K. daigremontiana* puede estar ejerciendo sobre esta nativa es la limitación de luz. Otro mecanismo que pudiera causar efectos inhibitorios podría ser la competencia por el agua disponible, que ha sido considerada como un

mecanismo por el cual especies exóticas suculentas inhiben el establecimiento de especies nativas (D'Antonio & Mahall 1991; Dunbar & Facelli 1999). Sin embargo, esto es poco probable porque el sistema radical de las plántulas de yabo es profundo comparado con el de *K. daigremontiana* (I. Herrera, observación personal) y la biomasa radical de esta exótica no es mayor a la producida por vegetación nativa (N. Chacón *et al.*, datos no publicados).

La inhibición que ejerce *K. daigremontiana* sobre las plántulas del cardón lefaria y del yabo se refleja sobre la biomasa de sus plántulas y no sobre la supervivencia de las mismas, lo cual coincide con lo propuesto por Goldberg *et al.* (1999) acerca de que en zonas áridas la inhibición es frecuentemente evidenciada por una disminución en la biomasa. Además, *K. daigremontiana* inhibe la repoblación del cardón lefaria al disminuir la germinación de sus semillas. La alelopatía es uno de los mecanismos por los cuales algunas plantas exóticas son nocivas. Muchos ejemplos existen en la literatura de los efectos inhibitorios de extractos de plantas invasoras (principalmente de hojas) sobre la germinación, crecimiento y reproducción de plantas nativas, lo cual es conferido a la presencia de sustancias alelopáticas en sus tejidos (Lawrence *et al.* 1991; Roberts & Anderson 2001; Bais *et al.* 2003; Hierro & Callaway 2003; Orr *et al.* 2005; Dorning & Cipollini 2006). Asimismo, la limitación de luz producida por el incremento de cobertura vegetal ocasionado por el establecimiento de plantas invasoras es un mecanismo que inhibe la repoblación de plantas nativas poco tolerantes a la sombra (o pioneras), lo que les confiere a las invasoras la capacidad de monopolizar el espacio. Este es el caso de la exótica *Impantiens glandulifera* que invade en Inglaterra (Hulme & Bremner 2006), *Lonicera maackii,* invasora en Ohio (Estados Unidos) (Gorchov & Trisel 2003) y *Pinus rigida,* que invade herbazales en Massachussets (Estados Unidos) (Craine & Orians

2004). Además, el sombreo ocasionado por la exótica *Myrica faya* en Hawaii incrementa la supervivencia de plántulas de un árbol nativo, pero disminuye su biomasa (Walker & Vitousek 1991). Este es el mismo efecto que genera *K. daigremontiana* sobre las pántulas del yabo.

El estudio comparativo realizado en condiciones naturales sugiere que *K. daigremontiana* inhibe el establecimiento y disminuye la abundancia de especies de cactus y de otros grupos taxonómicos de plantas, mientras que incrementa la abundancia de leguminosas en la zona de estudio. Los hallazgos del estudio comparativo son concordantes con el efecto alelopático detectados por el bioensayo en *K. daigremontiana.* Los extractos de tejido de esta especie inhibieron la germinación de las semillas del cardón lefaria, pero no la germinación de las semillas de yabo. Esto coincide con el planteamiento de que la primera evidencia o sospecha de efectos inhibitorios por alelopatía está frecuentemente basada en estudios comparativos y observaciones en el campo (Kruse *et al.* 2000); lo cual sugiere que a pesar de las limitaciones de este tipo de metodología, tal como la incapacidad de distinguir entre causas y efectos (Levine & D' Antonio 1999), los estudios comparativos pueden ser una herramienta útil y rápida para predecir si una especie exótica puede afectar una comunidad, debido a que estas limitaciones pueden ser mitigadas si los estudios comparativos son realizados en conjunto con ensayos de alelopatía.

El efecto facilitador de *K. daigremontiana* sobre la supervivencia de cactáceas a partir del estudio experimental fue discordante respecto al efecto aparentemente inhibitorio develado a partir del bioensayo y el estudio comparativo. Una posible explicación de esta discrepancia es que el estudio experimental no involucró la evaluación del efecto de *K. daigremontiana* sobre la germinación y emergencia de plántulas del cardón lefaria. En

estas fases de desarrollo tempranas podría ocurrir la inhibición por efectos alelopáticos, siendo este el mecanismo principal y más probable por el cual *K. daigremontiana* afecta la repoblación de especies nativas. Este mecanismo de inhibición por alelopatía, a nivel de la germinación de semillas de plantas nativas, ha sido recientemente reportado como el mecanismo principal por el cual algunas plantas exóticas pueden modificar la diversidad y causar la dominancia de dichas exóticas en comunidades vegetales específicas (Orr *et al.* 2005; Dorning & Cipollini 2006).

El efecto neto de *K. daigremontiana* es inhibir la repoblación de plántulas nativas, lo cual es consecuencia de una combinación de efectos facilitadores e inhibitorios, ya que aunque el microclima generado por *K. daigremontiana* puede contribuir a la supervivencia de plantas nativas, la exótica puede inhibir el crecimiento de las mismas y la germinación. Finalmente, el efecto de esta exótica pareciera apuntar hacia una disminución en la riqueza y abundancia de especies nativas en las zonas donde domina. Los efectos inhibitorios de *K. daigremontiana* están afectando la presencia de plantas adultas de al menos tres especies nativas comunes: *Cnidoscoulus urens, Ipomoea carnea* y *Melocactus curvispinus.* Estas especies podrían ser excluidas por *K. daigremontiana* a mediano o largo plazo en la zona de estudio.

Los distintos enfoques metodológicos utilizados revelaron de forma consistente que *S. gigantea* afecta la repoblación de plantas nativas en forma similar a como actúan algunas especies nativas de leguminosas arbóreas, facilitando el establecimiento de plántulas nativas de diferentes grupos taxonómicos. El estudio experimental reveló que esta exótica facilita, igual que las nodrizas nativas, el establecimiento del cardón lefaria y del yabo, al incrementar, con respecto a la ausencia de plantas nodrizas, la supervivencia de sus plántulas. *S. gigantea* también favorece la acumulación de biomasa del cardón

lefaria. Pero en el caso de las plántulas de yabo, la biomasa fue siempre mayor en las parcelas sin plantas nodrizas, lo cuál concuerda con el hecho de que esta planta acumula mayor biomasa en ausencia de plantas nodrizas, ya que es una especie pionera y poco tolerante a la sombra. Aquí la inhibición en el crecimiento del yabo producida por la presencia de *S. gigantea* es probablemente ocasionada por la disminución de entrada de luz, similar al efecto producido por la vegetación nativa. Sin embargo, el efecto negativo de la herbivoría sobre las plántulas del yabo disminuyó sólo por la presencia de *S. gigantea* como planta nodriza. Las plántulas de yabo están expuestas a la herbivoría intensa en la localidad de estudio, frecuentemente por la tortolita (*Columbina passerina*) (I. Herrera, este estudio) y, a pesar de que no se observó, probablemente también sean consumidas extensivamente por los chivos. Aunque a mediano plazo *S. gigantea* puede retardar el crecimiento de las plántulas de yabo, esta exótica puede facilitar el establecimiento de estas plántulas al incrementar la supervivencia de las mismas, protegiéndolas de la herbivoría. *S. gigantea* es una planta no palatable para los herbívoros generalistas presentes en el área de estudio (e.g. aves y chivos), lo cual podría conllevar a que las plántulas que crecen bajo esta exótica, aparentemente inocua para las plantas nativas, estén protegidas de la herbivoría, actuando esta especie introducida como un 'refugio biótico'(García & Obeso 2003; Baraza *et al.* 2006; Smith *et al.* 2006). Este efecto de facilitación ha sido reportado para otras especies exóticas, las cuales también incrementan la repoblación de plántulas nativas por efecto nodriza y por protección contra herbívoros generalistas. Por ejemplo, dos invasoras no palatables, *Cirsium obvalatum* y *Veratrum lobelianum,* incrementan la abundancia de plántulas palatables al protegerlas de la herbivoría en las montañas sobrepastoreadas del Cáucasos (Callaway *et al.* 2000). La exótica *Pyracantha angustifolia* incrementa la repoblación de plántulas de

árboles nativos exóticos en Argentina, debido en parte a que su arquitectura protege a estas plántulas de la herbivoría (Tecco *et al.* 2006). En síntesis, la protección contra la herbivoría es un mecanismo por el cual especies exóticas invasoras que no tengan efectos alelópaticos y sean no palatables, podrían facilitar el establecimiento de especies nativas que son consumidas intensivamente por herbívoros.

El estudio comparativo en condiciones naturales sugiere que *S. gigantea* facilita el establecimiento de plántulas nativas de forma similar a las nodrizas autóctonas y no disminuye la abundancia de individuos adultos de especies nativas en la zona de estudio. Estos hallazgos coinciden con lo revelado en el bioensayo, en el cual no se encontraron evidencias de que *S. gigantea* tenga efectos alelopáticos sobre el cardón lefaria y el yabo. En resumen, los enfoques metodológicos empleados revelaron que el efecto neto de esta exótica es facilitar la repoblación de especies nativas, comportándose como una planta nodriza tan efectiva como los árboles de leguminosas autóctonos, lo cual contrasta con el efecto de una especie exótica similar, otra flor cadáver originaria de Sudáfrica (*Orbea variegata)*. Esta exótica reduce la diversidad de plantas anuales en arbustales australianos, debido a que disminuye la disponibilidad de agua para las plantas nativas (Dunbar & Facelli 1999). Así que a pesar del aparente efecto facilitador de *S. gigantea* sobre las plántulas nativas en el área de estudio, es necesario evaluar experimentalmente si esta exótica puede competir por el agua y los nutrientes disponibles en el suelo con alguna especie nativa, particularmente con plantas que al igual que esta exótica tengan raíces poco profundas. Además, la biomasa radical de esta planta exótica es significativamente mayor que la de muchas especies nativas en la localidad de estudio (N. Chacón *et al.,* datos no publicados), lo cual podría conferirle una ventaja en la adquisición de recursos.

En conclusión, *K. daigremontiana*, además de ser una especie exótica con el potencial de invadir zonas áridas en el neotrópico, es una exótica 'nociva' para la comunidad vegetal nativa en el área de estudio y probablemente en otras zonas áridas neotropicales. *K. daigremontiana* puede inhibir el establecimiento de plantas que sean susceptibles a sus componentes alelopáticos y puede inhibir el establecimiento de plantas poco tolerantes a la sombra por limitación de luz. En este sentido, la permanencia y expansión de *K. daigremontiana* en las zonas invadidas podría generar a largo plazo un empobrecimiento de la composición de especies de las zonas invadidas, además de reducir la abundancia de especies nativas y alterar la fisonomía de las comunidades vegetales afectadas. Por otro lado, *S. gigantea* parece sólo afectar la fisonomía natural de la comunidad, pero este efecto podría ser relevante en áreas protegidas, en las que se busca proteger los paisajes naturales. La presencia de esta exótica en la zona árida estudiada parece no ser perjudicial para el establecimiento de especies nativas y por tanto, puede no afectar la composición de especies a largo plazo. Por otra parte, es necesario mencionar que estudios preliminares del efecto de las dos exóticas de estudio sobre el suelo en la localidad estudiada revelan que el establecimiento de *K. daigremontiana* incrementa la materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico y la concentraciones de calcio y magnesio, mientras que *S. gigantea* no genera efectos significativos sobre las principales propiedades del suelo (N. Chacon *et al.*, datos no publicados).

A pesar de que las dos especies exóticas estudiadas afectan algún componente comunitario, es necesario establecer prioridades de manejo, debido a que es poco práctico controlar todas las especies exóticas establecidas en parques nacionales. En este sentido la prioridad de manejo es identificar métodos y estrategias de erradicación y de

control para *K. daigremontiana,* ya que esta exótica puede inhibir la repoblación de especies nativas y modifica el suelo en la zona de estudio; con el fin de evitar su expansión en el área de estudio. Para esto es necesario conocer además de sus aspecto reproductivos, el área de expansión y los requerimientos de hábitats y plantear modelos poblacionales, que permitan ensayar diferentes escenarios de manejo de las poblaciones de *K. daigremontiana.*

Las conclusiones alcanzadas en este estudio están basadas en tres metodologías que presentan algunas limitaciones. El bioensayo para estimar efectos alelopáticos sólo evaluó el efecto de una concentración de extractos, que puede no coincidir con la concentración de sustancias alelopáticas en el campo, y no se puede estar seguro de que estas sustancias sean exactamente las mismas que se encuentran en el campo, pues pueden ser modificadas por los microbios del suelo. Pero esto es un problema general de este tipo de ensayos y aún siguen siendo utilizados, porque es una metodología práctica y de fácil ejecución. Las limitaciones del estudio experimental se deben a que sólo se pueden incorporar pocas especies y a que en éste no se incluyeron los distintos estadios de desarrollo de las plantas nativas (semillas, plántulas, juveniles y adultos), por lo cuál sólo se pudieron evidenciar los efectos de las dos plantas exóticas a nivel de plántulas. En estudios futuros es recomendable incorporar el estadio semilla, a pesar de los inconvenientes logísticos que pueda involucrar el seguimiento de la germinación en campo. El estudio comparativo en condiciones naturales tiene la limitación de que no se pueden identificar los mecanismo que dirigen los cambios ocasionados por plantas invasoras. Otra limitación general es la imposibilidad de evaluar si la composición de especies observada es el resultado del establecimiento de una planta exótica o se debe a la limitación en la dispersión de propágulos de especies nativas. La dispersión limitada

de especies nativas dentro de parches de exóticas focales ha sido identificada como una causa de las diferencias en la composición de especies nativas entre zonas invadidas y no invadidas (MacDougall & Turkington 2005). Sin embargo, no aplica en el caso de estudio, debido a que en las zonas dominadas por *K. daigremontiana* y *S. gigantea* hay semillas de especies nativas en el banco de semillas en número similar a la de las zonas no invadidas (ver Capítulo 3). Por otra parte, este estudio está limitado a evaluar el efecto de *K. daigremontiana* y *S.gigantea* sobre plántulas nativas pero pueden haber otros efectos que necesitan ser estudiados tal como la modificación del suelo.

A pesar de las limitaciones que presentan por separado los enfoques metodológicos considerados, al realizarlos en conjunto permitieron evaluar los efectos de las dos exóticas de estudio sobre los diferentes estadios de plantas nativas de la localidad de estudio, además permitió identificar algunos de los mecanismos que producen estos efectos. El bioensayo permitió evidenciar efectos de las exóticas sobre la germinación, el estudio experimental sobre las plántulas y el estudio comparativo engloba, además de muchos otros factores, el efecto neto de las exóticas sobre los diferentes estadios del desarrollo de las plantas. Combinados constituyen una buena opción para evaluar el efecto de plantas exóticas sobre la repoblación de plantas en distintos ambientes.

CAPÍTULO 5: MODELAJE DEL RIESGO DE ESTABLECIMIENTO DE UNA PLANTA EXÓTICA NOCIVA, *KALANCHOE DAIGREMONTIANA*, Y SU MANEJO EN ZONAS ÁRIDAS TROPICALES

RESUMEN

Kalanchoe daigremontiana es una planta exótica presente en zonas áridas de Venezuela que tiene características reproductivas típicas de plantas invasoras: produce gran número de propágulos de origen sexual y asexual y presenta un banco de semillas abundante. Esta planta es nociva para la salud humana, fauna y flora. *K. daigremontiana* tiene efectos inhibtorios sobre plantas nativas de zonas áridas. Entender por qué es exitosa en su establecimiento es esencial para manejar su expansión en las zonas donde se ha establecido. Con base en la información disponible sobre su ciclo de vida, en este capítulo se desarrolló un modelo poblacional estructurado en estados, estocástico y denso-dependiente, para identificar cuáles tasas vitales del ciclo de vida son claves para su establecimiento. Además, se exploró el efecto de diferentes estrategias de manejo sobre la probabilidad de extinción poblacional de *K. daigremontiana* mediante la simulación de diversos escenarios. Los resultados revelaron que el establecimiento de *K. daigremontiana* es más sensible a las variaciones en la probabilidad de que las plántulas de origen asexual permanezcan en este mismo estado y la probabilidad de que éstas pasen al estado juvenil. La persistencia poblacional de esta especie está asociada a la formación de un 'banco de plántulas asexuales' que es altamente viable debido a la alta supervivencia de sus plántulas asexuales, lo cual sugiere que el blanco para el control de esta exótica es la supervivencia de las plántulas asexuales. Las estrategias de manejo ensayadas sugieren que el éxito del control de esta exótica depende en gran parte de la prontitud con que se inicie la extracción física o aplicación de herbicidas. Si esto no es posible, la mejor opción es encontrar un control biológico que disminuya la supervivencia de las plántulas asexuales. Por último, para evitar el establecimiento de nuevos focos de invasión de *K. daigremontiana* es

recomendable que se evite la introducción deliberada a nuevas localidades por el traslado de plántulas asexuales, ya que esta práctica contribuye sustancialmente al éxito de su establecimiento.

INTRODUCCIÓN

Actualmente las invasiones por plantas exóticas son consideradas como una de las primeras amenazas a la biodiversidad, debido a que afectan la abundancia de especies nativas y alteran los ecosistemas (Vitousek *et al.* 1997; Mack *et al.* 2000; Williams & Baruch 2000; Levine *et al.* 2003; Yurkonis *et al.* 2005; Henderson *et al.* 2006). Después de que una especie ha sido introducida, el proceso de invasión sigue una secuencia de tres fases, independientemente de su identidad taxonómica: (1) la fase de establecimiento, cuando la especie es capaz de reproducirse pero su población es pequeña; (2) la fase de expansión, marcada por un incremento en el área ocupada debido a una rápida dispersión hacia nuevos focos de invasión y (3) la fase de saturación, cuando la especie ocupa toda el área disponible (Shigesada & Kawasaki 1997). Entender la fase de establecimiento de organismos exóticos es importante para evaluar el potencial invasor de una especie, pues esta fase representa el primer y principal filtro en el proceso de invasión (Barthell & Nair 2003; Andersen *et al.* 2004). Durante la fase de establecimiento, las poblaciones, por ser pequeñas, están expuestas a efectos estocásticos importantes (Shigesada & Kawasaki 1997). Evidencias empíricas indican que sólo se logran establecer el 10% de las plantas introducidas (Williamson & Fitter 1996). Luego de superada la fase de establecimiento, la probabilidad de que una especie exótica logre llegar a la fase de expansión aumenta. Así, la fase de establecimiento es clave para que se dé el proceso de invasión por una especie exótica.

Entender por qué son exitosas las plantas invasoras en su establecimiento es esencial para lograr un manejo exitoso de las mismas (Blumenthal 2005; Arim *et al.* 2006). La teoría sobre las invasiones biológicas sugiere que hay tres causas principales para el éxito del establecimiento y la posterior expansión de las especies exóticas: características intrínsecas de las especies (Rejmánek & Richardson 1996; Baruch & Goldstein 1999; Daehler 2003; Lake & Leishman 2004), la presión de propágulos o esfuerzo de introducción (Lonsdale 1999; Lockwood *et al.* 2005; Thuiller *et al.* 2006) y las características del hábitat colonizado (Lonsdale 1999; Peters 2001; Mack 2002; Levine *et al.* 2003). Primero, deben ser entendidas aquellas características intrínsecas, tal como tasas vitales, de las especies que las pueden hacer invasoras y los mecanismos de acción de éstas. La presión de propágulos o esfuerzo de introducción, desde el punto de vista de la teoría de invasión, es entendida como la cantidad y calidad de propágulos introducidos de forma deliberada o accidental, así como la frecuencia y duración de la introducción (Lockwood *et al.* 2005; Verling *et al.* 2005). Existe una relación positiva entre la probabilidad de establecimiento de una especie exótica y la presión de sus propágulos (Lonsdale 1999). Las características del hábitat que pueden favorecer el establecimiento de una especie exótica están asociadas a la mayor disponibilidad de hábitats adecuados y recursos, alta frecuencia de perturbaciones y ausencia de enemigos naturales para la especie introducida, entre otros (Lonsdale 1999; Mack *et al.* 2000; Blumenthal 2005).

Cuando se dispone de información sobre el ciclo de vida y las tasas vitales (supervivencia y fecundidad) de una especie exótica, es posible dilucidar algunos de los mecanismos que permiten su establecimiento en una nueva localidad. Además, se pueden ensayar diversas estrategias de control durante la fase de establecimiento usando simulaciones numéricas. Es claro que para una comprensión más completa es necesario

incluir las características del hábitat que pueden modificar la probabilidad de establecimiento de una especie exótica, pero evaluar dos de los tres principales factores que afectan la probabilidad de establecimiento de especies exóticas es sin duda un buen comienzo.

Actualmente, se conoce el ciclo de vida y se han estimado a partir de datos empíricos las tasas vitales de algunas plantas exóticas (Parker 2000);pero la conexión entre este conocimiento y la teoría de invasión de plantas es escasa en la literatura. Es imprescindible conocer esta conexión para entender las causas del establecimiento exitoso de una especie exótica y para proponer estrategias adecuadas para su manejo. Esta conexión es posible obtenerla a través de modelos poblacionales (Parker 2000).

Los modelos poblacionales permiten identificar posibles mecanismos que actúan sobre la dinámica poblacional, que no son fácilmente identificables experimentalmente (Gotelli 1995). Los modelos más simples se basan en información sobre fecundidad y supervivencia. Debido a que durante el inicio del proceso de invasión las poblaciones son pequeñas, la probabilidad de establecimiento está dominada por factores aleatorios (Mollison 1986; Higgins & Richardson 1996; Andersen 2005). Los modelos estocásticos son especialmente informativos en estos casos, debido a que modelan probabilísticamente las variaciones en las tasas vitales inherentes a la dinámica poblacional (estocasticidad demográfica) o que resultan de fluctuaciones aleatorias en las condiciones ambientales (estocasticidad ambiental) (Lande 1988; Caswell 2001). En efecto, los modelos estocásticos han sido utilizados para predecir el número de individuos exóticos que ocuparán un área determinada, evaluar la dinámica poblacional en hábitats recién colonizados, calcular la probabilidad de que una población exótica se establezca o se extinga bajo diferentes escenarios espaciales o de hábitats, estimar las

tasas de expansión y para ensayar estrategias de manejo de especies exóticas (Blumenthal & Jordan 2001; Buckley *et al.* 2003; Neubert & Parker 2004; Sebert-Cuvillier *et al.* 2007). Durante la fase de establecimiento, cuando la abundancia poblacional es relativamente baja, la denso-dependencia negativa en modelos poblacionales puede ser cuidadosamente ignorada (Caswell 2001; Andersen 2005). Sin embargo, es conveniente incluir la denso-dependencia positiva (o efecto Allee), porque ésta actúa en poblaciones con bajos tamaños poblacionales (Andersen 2005).

El método del Análisis de Viabilidad Poblacional (AVP) puede ser utilizado para construir modelos poblacionales que incluyan estocasticidad demográfica y ambiental y densodependencia. Este método permite modelar y cuantificar la persistencia de una población frente a escenarios diferentes, simulando sus respuestas a factores intrínsecos y extrínsecos, determinísticos y estocásticos (Gilpin & Soulé 1986; Dobson & Rodríguez 2001; Possingham *et al.* 2001). El AVP se diferencia de otros métodos que modelan la dinámica poblacional en que se enfoca en predecir la probabilidad de extinción, incluyendo a la estocasticidad como un factor que modifica estas probabilidades (Akçakaya 1998; Beissinger & Westphal 1998). El AVP fue desarrollado para estimar la probabilidad de extinción relativa de especies amenazadas. Sin embargo, un uso potencial de este método es evaluar la probabilidad de establecimiento de poblaciones de organismos exóticos bajo diferentes escenarios, con la finalidad de identificar las tasas vitales que son claves pues favorecen el establecimiento de la población, evaluar cuáles tasas vitales deben ser estimadas con mayor precisión, e identificar las mejores estrategias para manejar organismos plagas (Akçakaya 1998). En una revisión reciente se discute y se sugiere la aplicación del AVP para evaluar el riesgo del establecimiento de poblaciones de especies exóticas bajo diferentes escenarios (Andersen 2005), con base en

que los modelos, conceptos y análisis de datos para evaluar la probabilidad de extinción pueden ser utilizados para estimar la probabilidad de establecimiento, debido a que tanto biológica como matemáticamente existe una relación inversa entre la extinción y el establecimiento, lo cual justifica la aplicación en especies invasoras de modelos y conceptos desarrollados para especies amenazadas (Andersen 2005).

El AVP ha sido utilizado escasamente en especies invasoras. En algunos estudios se han utilizado herramientas como la estimación de la probabilidad de extinción para evaluar el riesgo de establecimiento y de invasión de animales invasores (Barthell & Nair 2003; Drake 2004). En plantas invasoras, el único estudio identificado en la literatura que ha empleado el método del AVP aplicó un modelo metapoblacional construido con el programa RAMAS-GIS, para modelar la importancia y el efecto de las poblaciones remanentes de la maleza *Cirsium arvense* ('Canada thistle') en los alrededores de cultivos sobre la invasión de áreas cultivadas (Blumenthal & Jordan 2001). Estos autores demuestran que es de gran importancia controlar la presencia de *C. arvense* en los alrededores de cultivos, debido a que representan una fuente continua de propágulos invasores.

Kalanchoe daigremontiana es una planta exótica que se ha establecido en las zonas áridas del Parque Nacional 'Cerro Saroche' y sus alrededores, en el Edo. Lara. Actualmente, forma un gran parche y su expansión a partir de nuevos focos de establecimiento es limitada (ver Capítulo 2). Esta planta exótica presenta características reproductivas consistentes con las esperadas en plantas exóticas con potencial invasor (ver Capítulo 3) y además es nociva para la comunidad de plantas nativas (ver Capítulo 4). Dado que las especies exóticas que tienen efectos negativos sobre las comunidades nativas en general son pocas (Andersen *et al.* 2004), es prioritario dilucidar los

mecanismos que afectan la probabilidad de establecimiento de esta especie y evaluar las opciones de manejo (Smith *et al.* 1999). En el área de estudio, *K. daigremontiana* presenta un banco de semillas relativamente grande, produce gran cantidad de semillas anualmente y plántulas de origen asexual que tienen mayor supervivencia que las plántulas de origen sexual (ver Capítulo 3). Por esta razón se predice que: (1) la alta producción anual de semillas de *K. daigremontiana* incrementará la probabilidad de establecimiento, debido a que la gran producción de propágulos sexuales puede compensar en el tiempo la baja supervivencia de las plántulas sexuales; (2) la formación de un banco de semillas incrementará la probabilidad de establecimiento de la población de *K. daigremontiana* en bajas densidades poblacionales, ya que la población puede recuperarse aún cuando las plantas se extingan; (3) la alta supervivencia de las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* incrementará la probabilidad de establecimiento de la población, a pesar de que el número de propágulos asexuales es mucho menor que el número de propágulos sexuales. Si esto es así, es probable que se requiera de una reducción significativa del banco de semillas y de la presión de propágulos para incidir negativamente sobre la probabilidad de establecimiento de *K. daigremontiana.*

Este estudio tuvo como objetivo desarrollar un AVP para una población de *K. daigremontiana* utilizando el programa RAMAS Metapop (versión 5) (Akçakaya 2005). Con base en datos empíricos estimados en este estudio (ver Capítulo 3) y otros disponibles en la literatura, se elaboró un grafo del ciclo de vida de *K. daigremontiana* y se construyó una matriz de transición. Análisis de sensibilidad y simulaciones numéricas se llevaron a cabo para: (1) identificar las tasas vitales del ciclo de vida que son claves para el establecimiento de una población de *K. daigremontiana* y los mecanismos por los cuáles estas tasas vitales modifican la probabilidad de establecimiento; (2) evaluar la

importancia del número y tipo de propágulos introducidos sobre la probabilidad de establecimiento de *K. daigremontiana*; y (3) evaluar el efecto de diferentes estrategias de control sobre la probabilidad de extinción de una población de *K. daigremontiana*.

MÉTODOS

El modelo poblacional de *K. daigremontiana* fue construido en el sub-programa Ramas-Metapopque está incluido en el programa Ramas-GIS (versión 5) (Akçakaya 2005), el cual utiliza el método del 'análisis de viabilidad poblacional' (AVP). El modelo poblacional construido para *K. daigremontiana* incorpora los eventos de fecundidad y supervivencia de su ciclo de vida, considerando el efecto de la denso-dependencia y la estocasticidad demográfica y ambiental. El tiempo de proyección utilizado fue de 20 años; debido a que las proyecciones generadas por el AVP tienen que ser sobre períodos de tiempo cortos (p.e; 20 a 50 años) para reducir la imprecisión, porque la predicción a largo plazo sólo tiene sentido si las tasas vitales no varían en el futuro (Beissinger & Westphal 1998). Cada simulación comprendió 2000 replicaciones para cada paso del tiempo. Para cada escenario simulado se calculó la probabilidad de extinción (P_{ext}) y la probabilidad de establecimiento (P_{st}). El programa calcula la P_{ext} en cada paso del tiempo, al dividir el número de replicaciones en la cual la abundancia de la población es menor que uno, entre el número total de replicaciones. Para cada P_{ext} se calculan intervalos de confianza (95%) cuya amplitud es función del número de replicaciones (Akçakaya 2005). Con 2000 replicaciones los intervalos de confianza (95%) son ±0,02. La probabilidad de establecimiento (P_{st}) fue estimada a partir de la probabilidad de extinción, según la ecuación $P_{st}=1-P_{ext}$ (Andersen 2005).

En el modelo se simula la introducción y el establecimiento de una población de *K. daigremontiana* en el área de estudio. La introducción de esta exótica ocurrió a partir de pocas plántulas de origen asexual (ver Capítulo 2), así que la abundancia inicial supuesta para el modelo de referencia es de 10 plántulas asexuales. El análisis del modelo poblacional de *K. daigremontiana* está enfocado en la fase de establecimiento de la población, cuando la densidad poblacional es lo suficientemente baja para que la estocasticidad afecte la abundancia de la población y donde la estimación de la probabilidad de extinción y de establecimiento son relevantes.

Grafo de ciclo de vida y matriz de transición de Kalanchoe daigremontiana

K. daigremontiana es una planta bianual, lo que quiere decir que potencialmente cumple su ciclo de vida en dos años. Esta planta permanece en estado vegetativo durante el primer año y en el segundo año florece, fructifica y muere (Baldwin 1938). Sin embargo, las plántulas de *K. daigremontiana* pueden permanecer en este mismo estado por más de un año, extendiéndose el estado vegetativo (Groner 1974; Hannan-Jones & Playford 2002; I. Herrera, este estudio). Por esto podría ser adecuado clasificarla como una planta monocárpica de vida corta, con el potencial de completar su ciclo de vida en dos años. Las plantas jóvenes de *K. daigremontiana* y los adultos producen plántulas de origen asexual, hasta el inicio de la floración.

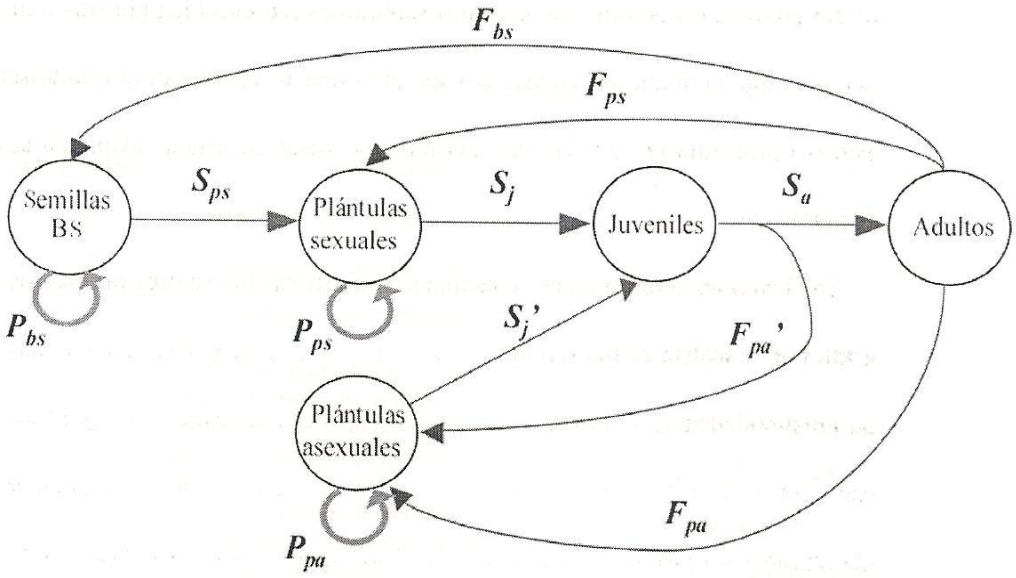
En el programa Ramas-Metapopse construyó un modelo matricial basado en estados para una población de *K. daigremontiana*. El modelo matricial es $\overline{X_{(t+1)}} = \overline{A}\ \overline{X_{(t)}}$, donde $\overline{X_{(t)}}$ es el vector que describe la abundancia inicial de individuos en cada estado en un tiempo (t) y $\overline{A}$ es la matriz de transición. Se consideraron cinco estados: (1) semillas en el banco de semillas de un año de edad, (2) plántulas de origen sexual, (3) plántulas de

origen asexual, (4) juveniles (plantas entre 15 y 40 cm de altura) y (5) adultos (plantas >40 cm de altura). El grafo del ciclo de vida y el diseño de la matriz de transición se muestra en la Figura 5.1. Cada línea del grafo representa la transición en un año. Se supuso que cada año empieza justo después de la reproducción. En el grafo se consideró el banco de semillas porque se encontró que esta especie tiene alta representación en el banco de semillas. Algunas de estas semillas pueden germinar al siguiente año, mientras que otras pueden permanecer por más de un año en el banco de semillas (ver Capítulo 3), por lo cual, para el estado 'semillas en el banco de semillas' se definió una probabilidad de pasar al estado plántula sexual (S_{ps}) y una probabilidad de permanecer en el banco de semillas después de un año (P_{bs}) (Figura 5.1).

Las plántulas de origen sexual y asexual fueron clasificadas en dos estados diferentes, aunque su distinción en el campo no es evidente. Esta clasificación se debió a que resultados experimentales revelaron que la supervivencia y crecimiento de estos dos tipos de plántulas son significativamente diferentes (ver Capítulo 3). Las plántulas de origen sexual y asexual se definieron como plantas con un tamaño de hasta 15 cm de altura y como individuos que no son reproductivos. El estado 'plántula sexual' se definió como plántulas producidas por la germinación de semillas, mientras que el estado 'plántula asexual' se definió como plántulas desarrolladas en el margen de las hojas que caen al suelo y se establecen. Las plántulas de origen sexual y asexual pueden sobrevivir y permanecer en estos estados por más de un año, representado en el grafo como las probabilidades P_{pss} y P_{psa}, respectivamente (Figura 5.1). Además, las plántulas sexuales y asexuales pueden sobrevivir y pasar al estado juvenil después de un año con una probabilidad de transición de S_j y S_j'', respectivamente (Figura 5.1). Después de un año de crecimiento, las plántulas sexuales y asexuales pueden crecer hasta alcanzar 15 cm de

altura (I. Herrera, este estudio). Por esta razón se definió el estado 'juvenil' como plantas (de origen sexual o asexual) que superen 15 cm de altura después de un año de crecimiento. Los juveniles de *K. daigremontiana* no producen semillas ni florecen, pero pueden producir plántulas de origen asexual (Hannan-Jones & Playford 2002; I. Herrera, este estudio). En el grafo, la producción de plántulas asexuales por juveniles es definida por la transición F_{pa}' (Figura 5.11).

Los juveniles pueden pasar al estado adulto en un año de crecimiento, definido en el grafo por la probabilidad de transición S_a (Figura 5.1). Luego de que los individuos de *K. daigremontiana* superan los 15 cm de altura y pasan a juveniles no hay evidencias de que éstos permanezcan en este estado por más de un año, en efecto, las plántulas dominantes que pasan a juveniles después de un año, crecen hasta alcanzar más de 40 cm de altura y florecen. Por esta razón, el estado adulto se definió como plantas de >40 cm de altura. Los adultos producen la mayor cantidad de plántulas asexuales, lo cual ocurre justo antes de que empiece la floración, y es el único estado que se reproduce sexualmente, por medio de semillas. Luego de la reproducción sexual los adultos mueren (I. Herrera, este



$$\begin{pmatrix} P_{bs} & 0 & 0 & 0 & F_{bs} \\ S_{ps} & P_{ps} & 0 & 0 & F_{ps} \\ 0 & 0 & P_{pa} & F_{pa}' & F_{pa} \\ 0 & S_j & S_j' & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_a & 0 \end{pmatrix}$$

Figura 5.1.

Grafo del ciclo de vida y la matriz de transición de *Kalanchoe daigremontiana.* Cada línea representa la transición en un año. Las líneas representan las fecundidades (*F*), la probabilidad de sobrevivir y pasar al siguiente estado (*S*) y la probabilidad de sobrevivir y permanecer en el mismo estado (*P*).

estudio). En el grafo, la producción de plántulas asexuales por adultos es definido por la transición F_{pa} (Figura 5.1).

La producción de semillas del estado adulto es representada por dos transiciones, las semillas que permanecen viables por un año o má y que pasan al estado semillas en el banco de semilla (F_{bs}) y las que germinan y pasan al estado plántulas sexuales (F_{ps}) (Figura 5.1).

Se utilizaron las siguientes ecuaciones para estimar los valores promedios de las tasas vitales de la matriz de transición:

Fecundidades:

$\boldsymbol{F_{bs}} = N_s\ V_s(1-G_s)$

$\boldsymbol{F_{ps}} = N_s\ V_s\ G_s$

$\boldsymbol{F_{pa}} = N_{pa}$

$\boldsymbol{F_{pa}'} = N_{pa}'$

Supervivencias:

$\boldsymbol{S_{ps}} = S_s\ G_s$

$\boldsymbol{P_{bs}} = S_s'\ (1-G_s)$

$\boldsymbol{S_j} = S_{sex}\ P_{sex}$

$\boldsymbol{P_{ps}} = S_{sex}\ (1-P_{sex})$

$\boldsymbol{S_j'} = S_{asex}\ P_{asex}$

$\boldsymbol{P_{pa}} = S_{asex}\ (1-P_{asex})$

$\boldsymbol{S_a} = S_{juv}$

La Tabla 1 muestra el significado y valores de los parámetros de las ecuaciones utilizadas para estimar las tasas vitales de la matriz de transición. La parametrización de la matriz de transición de *K. daigremontiana* se basó en la información presentada en el Capítulo 3, observaciones de campo y reportes bibliográficos (Tabla 5.I).

Tabla 5.I.

Parámetros estimados para el cálculo de las tasas de transición de *Kalanchoe daigremontiana**.

Abreviatura	Parámetro	Valor estimado	Origen del dato
N_s	Número de semillas /individuo adulto/año	16865	Dato de campo
V_s	Proporción de semillas viables	0,18	Dato de laboratorio
G_s	Proporción de semillas viables que germinan	0,66	Dato de laboratorio
S_s	Supervivencia de las semillas de un año de edad en el banco de semillas (proporción de semillas viables de un año de edad que permanecen viables después de un año)	0,89	Dato de laboratorio
S_s'	Supervivencia de semillas de más de un año de edad en el banco de semillas (proporción de semillas viables de más de un año de edad que permanecen viables después de un año)	0,58	Dato de laboratorio
N_{pa}	Número de plántulas asexuales /individuo adulto/año	227	Dato de campo
N_{pa}'	Número de plántulas asexuales /individuo juvenil/año	56,7	Valor supuesto. (I. Herrera, este estudio; Hannan-Jones & Playford 2002)
S_{sex}	Supervivencia de plántulas sexuales/año	0,22	Datos de parcelas experimentales
P_{sex}	Probabilidad de que plántulas sexuales pasen al estado juvenil en un año	0,01	Datos de parcelas experimentales
S_{asex}	Supervivencia de plántulas asexuales/año	0,80	Datos de parcelas experimentales
P_{asex}	Probabilidad de que plántulas asexuales pasen al estado juvenil en un año	0,14	Datos de parcelas experimentales
S_{juv}	Supervivencia de juveniles	0,99	Valor supuesto. (I. Herrera, este estudio; Groner (1974); Hannan-Jones & Playford 2002)

*Se muestra la abreviatura de cada parámetro y su significado, el valor estimado de cada parámetro y el origen del valor de cada parámetro.

El número de semillas producido por un individuo adulto fue obtenido a partir de estimados del número de semillas por infrutescencia (N_s) colectadas en el campo. El porcentaje de germinación de semillas viables (G_s), la viabilidad (V_s) y supervivencia de semillas por un año (S_s y S_s') fueron obtenidos a partir de experimentos de laboratorio. El número de plántulas de origen asexual producido por un individuo adulto (N_{pa}) fue estimado por el promedio del número de plántulas presentes en los márgenes de las hojas de plantas de >40 cm de altura, justo antes de la floración. El número de plántulas de origen asexual producido por juveniles (N_{pa}') no fue obtenido directamente, sin embargo se estimó a partir de observaciones en el campo que un juvenil puede producir el 25% de las plántulas que produce un adulto (I. Herrera, este estudio).

Las probabilidades de supervivencia (S_{sex} y S_{asex}) y de pasar al estado juvenil (P_{sex} y P_{asex}) de las plántulas de origen sexual y asexual fueron estimadas a partir del seguimiento de supervivencia y crecimiento de plántulas sexuales y asexuales sembradas en parcelas experimentales dentro del área de estudio, después de ocho meses de seguimiento (ver Capítulo 3). Se utilizaron los datos obtenidos de las parcelas experimentales, porque así se pudo incluir en el modelo a los dos tipos de plántulas como estados separados, debido a que en el campo la distinción entre estos dos tipos de plántulas es confusa. Así que en el modelo para cada tipo de plántula por separado (de origen asexual y sexual), la supervivencia de plántulas representa el número de sobrevivientes finales entre el total de plántulas sembradas en las parcelas y la probabilidad de pasar a juveniles representa el número de plántulas finales que pasan a juvenil dividido entre el total de plántulas sobrevivientes. La supervivencia de plántulas (sexuales y asexuales) y la probabilidad de que las plántulas (sexuales y asexuales) pasen al estado juvenil fueron estimadas considerando los promedios de estas variables en dos

condiciones de intensidad de luz (sombra y no sombra) (ver Capítulo 3). Considerar las dos condiciones de luz se asemeja a lo que ocurre en el campo, pues en condiciones reales las plántulas podrían establecerse tanto en zonas abiertas como en zonas sombreadas.

La información de la supervivencia de plántulas sexuales y asexuales se obtuvo a partir de su seguimiento durante ocho meses en parcelas experimentales. Las curvas de supervivencia obtenidas con estos datos muestran que la mayor mortalidad ocurre en los primeros meses de vida, y luego la proporción de plántulas (de origen sexual y asexual) sobrevivientes se estabiliza en el tiempo. Por esto, para la supervivencia anual se tomaron los valores alcanzados a los ocho meses (Figura 5.2).

Asimismo, la información del crecimiento de plántulas sexuales y asexuales generada en las parcelas experimentales permitió estimar que la probabilidad de crecer hasta 10 cm después de ocho meses de seguimiento es equivalente a la probabilidad de pasar al estado juvenil (o crecer >15 cm) después de un año. Para esto se hicieron dos suposiciones. Primero, se supuso que el mayor crecimiento ocurre durante los ocho meses que duró el experimento, ya que durante este tiempo ocurrieron los dos picos de lluvia (octubre y mayo-junio) que coinciden con la estación de crecimiento (I. Herrera, este estudio); segundo, se supuso que las plántulas que alcanzaron 10 cm de altura durante los ocho meses del experimento, después de un año tendrían 15 cm de altura y entonces pasarían al estado juvenil. Esto último, basado en que una plántula de *K. daigremontiana* crece aproximadamente cinco centímetros en cuatro meses (Groner 1974).

La supervivencia y probabilidad de las plántulas (de origen sexual y asexual) de pasar a juveniles fueron obtenidas a bajas densidades poblacionales, debido a que la siembra de plántulas en las parcelas se realizó con una densidad aproximada de 60 plántulas.m^{-2}.

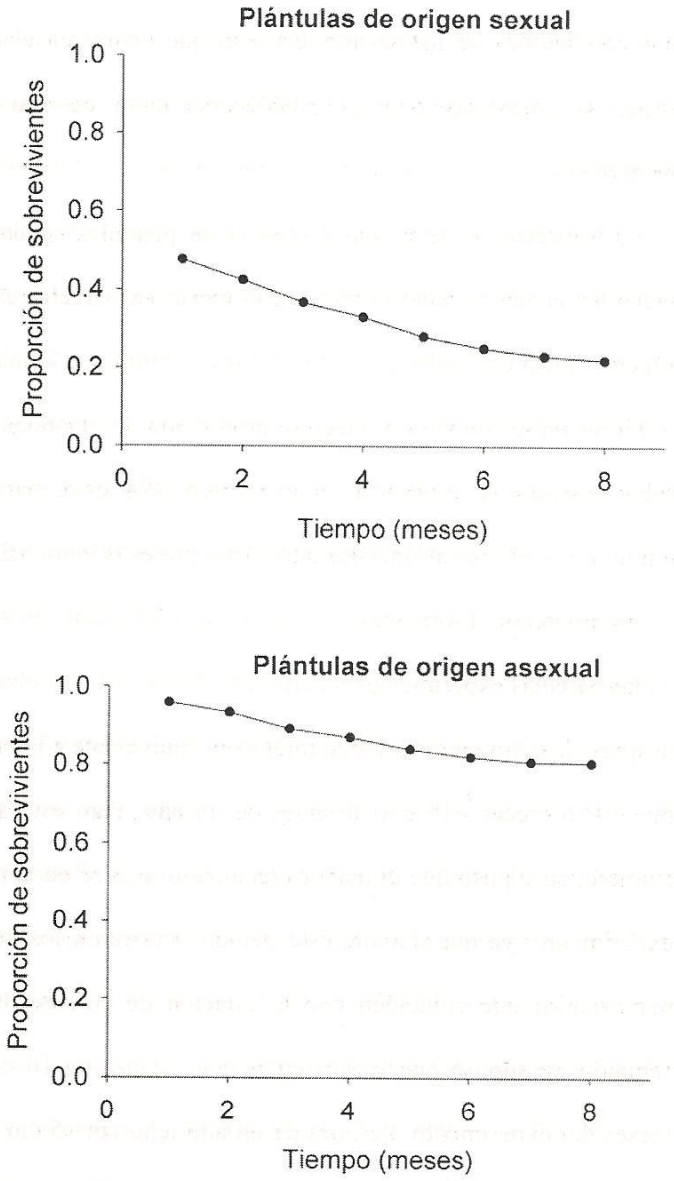


Figura 5.2.

Proporción de sobrevivientes de plántulas de origen sexual (arriba) y asexual (abajo) de *Kalanchoe daigremontiana.*

Esto es bajo con respecto a la densidad de plántulas en campo, la cual tiene un valor máximo de 2053 plántulas.m^{-2}. Por esto se puede considerar que la estimación de la supervivencia de plántulas y la probabilidad de las mismas de pasar al estado juvenil no incluyó el efecto de denso-dependencia negativa.

Para estimar la supervivencia de juveniles (S_{juv}) se consideró que casi todos los juveniles llegan al estado adulto (I. Herrera, este estudio; Groner 1974; Hanan-Jones & Playford 2002).

Utilizando el grafo de vida propuesto para *K. daigremontiana*, las ecuaciones para calcular sus tasas vitales y los parámetros estimados del ciclo de vida de esta exótica, se obtuvieron los valores de la matriz de transición para el modelo de referencia de *K. daigremontiana* (Tabla 5.II).

Estructura espacial

Para *K. daigremontiana* se simuló una sola población porque no existe evidencia de que esta especie forme sub-poblaciones originadas por la heterogeneidad espacial; la distribución de esta planta exótica en el área de estudio reveló que prácticamente existe un único gran parche (ver Capítulo 2). Para fines de cumplir con los objetivos propuestos se simuló un parche de hábitat para *K. daigremontiana* de 1000 m^2.

Denso-dependencia y capacidad de carga

En *K. daigremontiana* el crecimiento de las plántulas sexuales y asexuales es denso-dependiente (Groner 1974). Por esta razón, en Ramas-Metapopse establecieron estos estados como bases para la denso-dependencia (en Ramas-Metapob: 'Basis-DD') y la capacidad de carga fue definida sólo para estos estados. La capacidad de carga de plántulas sexuales y asexuales fue estimada a partir de la densidad máxima de plántulas observada en campo (2053 plántulas.m^{-2}).

Tabla 5.II.

Matriz de transición para el modelo de referencia de *Kalanchoe daigremontiana**.

	Banco de semilla	**Plántula sexual**	**Plántula asexual**	**Juvenil**	**Adulto**
Banco de semilla	0.1932	0	0	0	1029
Plántula sexual	0.5900	0.2178	0	0	2007
Plántula asexual	0	0	0.6923	0	227
Juvenil	0	0.00220	0.1127	0	0
Adulto	0	0	0	0.9900	0

*La unidad de tiempo es un año.

La función de denso-dependencia en la población de *K. daigremontiana* es desconocida, como lo es para la mayoría de las especies de plantas (Menges 2000; Burgman 2004). Se utilizó un modelo de denso-dependencia tipo 'techo' (ceiling, en inglés). En Ramas-Metapopeste modelo de denso-dependencia supone que la población crece exponencialmente hasta que el estado seleccionado como base de denso-dependencia llega a su capacidad de carga. Cuando se selecciona este tipo de denso-dependencia, el programa Ramas-Metapoputiliza la matriz de estado sin modificaciones y cuando el estado seleccionado como base de denso-dependencia crece por encima de su capacidad de carga, el programa reduce la abundancia de todos los estados de forma proporcional hasta que la tasa de crecimiento poblacional sea igual a uno (Akçakaya 2005). Específicamente, el programa hace que $N_{T(t)}=N_{T(t+1)}$, si $N_{P(t)}=K_P$; donde N_T es el tamaño total de la población, N_P es el número total de plántulas y, K_P es la capacidad de carga de las plántulas. Este tipo de crecimiento poblacional, exponencial hasta alcanzar la capacidad de carga, ha sido sugerido para especies invasoras como un patrón general de expansión (Shigesada & Kawasaki 1997). Obviamente, la forma del crecimiento exponencial cambia entre especies. En el caso de *K. daigremontiana* es correcto suponer que sus poblaciones van a crecer exponencialmente hasta alcanzar la capacidad de carga, pero la función que genera este crecimiento exponencial es desconocida. Sin embargo, en modelos para organismos plagas con insuficiente información del crecimiento denso-dependiente, se pueden hacer acertadas predicciones si el análisis de la dinámica poblacional se enfoca en la fase de establecimiento de la población, cuando hay bajas densidades poblacionales y la denso-dependencia negativa tiene pocos efectos (Caswell 2001; Andersen 2005). En este modelo el enfoque fue evaluar diferentes escenarios sobre

la probabilidad de extinción o de establecimiento, antes de que la denso-dependencia ejerza grandes efectos sobre la dinámica poblacional.

Por otra parte, en bajas densidades la denso-dependencia positiva ('efecto Allee') puede afectar la dinámica de las poblaciones en la fase de establecimiento. Con base en los resultados de supervivencia de las plántulas de *K. daigremontiana* en las parcelas experimentales (Capítulo 3), se supuso que cuando la abundancia de plántulas es igual a uno las tasas vitales son menores. Este experimento reveló que en ausencia de plantas nodrizas (que podrían ser otras plantas de *K. daigremontiana*) la supervivencia de plántulas sexuales tiende a cero y la de las plántulas asexuales es reducida al menos 20%. En Ramas-Metapopel efecto Allee es incluido multiplicando las tasas vitales por $N_{(t)}/A+N_{(t)}$, donde A es el número de individuos en el cual las tasas vitales son la mitad de lo que sería sin efecto Allee. Cuando $N(t)$ es muy grande el parámetro A pierde importancia. Para *K. daigremontiana* se utilizó un parámetro A igual a 1.

Estocasticidad

La estocasticidad en el modelo poblacional de *K. daigremontiana* fue incluida como estocasticidad demográfica y estocasticidad ambiental.

La estocasticidad demográfica se refiere a variaciones intrínsecas de las tasas vitales. Para entender cómo es incluida la estocasticidad demográfica en el programa Ramas-Metapopse puede plantear un ejemplo. Supóngase que las plántulas asexuales de *K. daigremontiana* tienen una probabilidad de sobrevivir y pasar al estado juvenil de 0,111, entonces, si hay 1000 plántulas asexuales en el próximo año habrá 111 juveniles. Sin embargo, si hay 5 plántulas asexuales el próximo año habrá 0,555 juveniles, pero como no se puede tener una fracción de un individuo, algunas veces (en algunas replicaciones de la simulación) se obtendrá que la abundancia de juveniles es cero y otras veces uno.

Cuando el tamaño poblacional es alto estos eventos extremos (morir o sobrevivir) se hacen menos probables. Un efecto similar ocurre para las fecundidades. Cuando se selecciona utilizar estocasticidad demográfica en Ramas-Metapob, el programa proyecta: (1) el número de sobrevivientes del estado *e* a partir de una distribución binomial de parámetros S_e (supervivencia del estado *e*) y $N_{(t)}$ (tamaño poblacional en el tiempo *t*) y, (2) la fecundidad del estado *e* a partir de una distribución de Poisson con media $F_e N_{(t)}$, donde F_e es la fecundidad del estado *e* (Akçakaya 2005). Las supervivencias y fecundidades son escogidas al azar desde estas distribuciones en cada replicación.

La estocasticidad ambiental se refiere a la variación en el crecimiento poblacional ocasionado por la fluctuación ambiental. Para esto se supone que cambios estocásticos del ambiente producen cambios estocásticos en las tasas vitales. Para este modelo se simulará el efecto de las fluctuaciones ambientales sobre las tasas vitales, suponiendo que existe una relación lineal entre el coeficiente de variación anual de la precipitación y los cambios anuales de las tasas vitales (Pulliam *et al.* 1992; Lahaye *et al.* 1994; Lindenmayer & Lacy 1995). Esta suposición está basada en que la principal variable que puede afectar las tasas vitales de *K. daigremontiana* en un ambiente árido es la precipitación. El coeficiente de variación en la precipitación fue calculado a partir de los registros pluviométricos de 40 años de la estación meteorológica más cercana al área de estudio (Estación meteorológica: 'Banco de Baragua', ubicación: latitud 10°08' y longitud 69°35'). Este coeficiente de variación fue de 30%. Así que se supuso que este era el coeficiente de variación anual de todas las tasas vitales (supervivencia y fecundidades). Con este coeficiente de variación el programa Ramas-Metapopcalcula la desviación estándar de cada parámetro de la matriz de transición, generando otra matriz, llamada en el programa 'matriz de desviación estándar'. Finalmente, la estocasticidad

ambiental es modelada por Ramas-Metapob, asignando valores al azar de las tasas vitales (en cada replicación) desde una distribución log-normal, que tiene como media la matriz de transición y como desviación estándar la matriz de desviación estándar generada con el coeficiente de variación (Akçakaya 1998; 2005).

Evaluación de la validez del modelo

Con el fin de evaluar si el modelo construido para *K. daigremontiana* proyecta una dinámica poblacional semejante a la de campo, se probó la consistencia en la densidad de individuos y proporción de los diferentes estados de *K. daigremontiana* predicha por el modelo, con las observadas en campo. Para esto se comparó la densidad promedio (número de individuos por m^2) y proporción de individuos por estados predicha por el modelo en condiciones de equilibrio, cercano a capacidad de carga, con la encontrada en el campo en un parche denso de *K. daigremontiana*. La información de campo fue obtenida a partir de un muestreo de campo. Este muestreo consistió en contar el número de plantas por estado distinguible en campo (plántulas, juveniles y adultos) en 50 cuadratas de 1 m^2 cada una, seleccionadas al azar dentro del parche denso de *K. daigremontiana*.

Análisis de sensibilidad de la probabilidad de establecimiento ante cambios en las tasas vitales

Con el fin de identificar las tasas vitales que pueden generar cambios en la probabilidad de establecimiento (P_{st}) de *K. daigremontiana,* se evaluó la sensibilidad de la P_{st} a cambios en cada una de las tasas vitales de la matriz de transición.

El análisis de sensibilidad fue llevado a cabo variando cada parámetro de la matriz de transición manteniendo el resto de los parámetros constantes (Caswell 2001). Cada tasa

vital de la matriz de transición del escenario de referencia se varió desde =100 hasta +100 % de su valor original. Estas variaciones se hicieron una a la vez; para un total de 110 simulaciones. Se evaluó el efecto de estos porcentajes de variación sobre el porcentaje de variación de la P_{st}. El porcentaje de variación de la P_{st} fue calculada como la variación de la nueva P_{st}, que fue generada por cambios en las tasas vitales, con respecto a la P_{st} estimada utilizando el escenario de referencia. Así, con base en la ecuación de sensibilidad de la tasa intrínseca de crecimiento a cambios en las tasa vitales propuesta por Caswell (2001), se obtiene un estimado de la sensibilidad de la P_{st}, considerando la aproximación $S_{Pst} = \Delta_{Pst}/\Delta_{TV}$, donde S_{Pst} es la sensibilidad de la probabilidad de establecimiento, Δ_{Pst} es la variación de la probabilidad de establecimiento y Δ_{TV} es la variación de la tasa vital a_{ij}.

Para aquellas tasas vitales cuyos cambios generan variación apreciable en la probabilidad de establecimiento, se graficó la probabilidad de establecimiento versus los valores de la tasa vital; esto con el fin de establecer si existen valores de las tasas vitales a partir de los cuales deja o empieza a ser perceptible la variación sobre la P_{st} ocasionada por los cambios en una tasa vital.

El análisis de sensibilidad diseñado permite identificar las tasas vitales que afectan la probabilidad de establecimiento de una población de la exótica *K. daigremontian*. También permite identificar cuáles son las tasas vitales que deben ser estimadas con mayor precisión para obtener futuros y mejores modelos de invasión. Además, se modificaron (en 20%) dos o más tasas vitales simultáneamente con el fin de entender cómo y por qué cambios en una tasa vital alteran la probabilidad de establecimiento, mientras que otras tasas vitales no lo hacen.

Opciones para el manejo

El manejo de especies invasoras involucra el entendimiento de factores que puedan incrementar la probabilidad de establecimiento de nuevos focos de invasión, tal como la presión de propágulos, así como la búsqueda de estrategias para disminuir el tamaño poblacional y, en el mejor de los casos, incrementar la probabilidad de extinción de las poblaciones de especies exóticas invasoras.

Para entender cómo la dispersión natural e introducción deliberada de propágulos puede favorecer el establecimiento de nuevas poblaciones de *K. daigremontiana*, se evaluó el efecto de la presión de propágulos, cantidad y tipo (sexuales y asexuales), sobre la probabilidad de establecimiento de nuevas poblaciones de *K. daigremontiana* en la localidad de estudio. La abundancia inicial de propágulos se varió desde dos hasta 1000, considerando diferentes intervalos. Para abundancias mayores de 10 la variación se hizo cada diez, y para abundancias mayores de 100 la variación se realizó cada 100. Se hicieron en total 42 simulaciones para cada tipo de propágulo. Se graficó la variación de la P_{34} en función de la cantidad de propágulos introducidos de cada tipo.

Con el fin de explorar el efecto de diferentes acciones de manejo sobre la probabilidad de extinción poblacional de *K. daigremontiana* se probaron tres estrategias de manejo. Estas estrategias incluyeron evaluar el efecto de modificar las tasas vitales, identificadas en el análisis de sensibilidad como claves para la dinámica poblacional, sobre la probabilidad de extinción de *K. daigremontiana* y cosechas que variaron en frecuencia, intensidad y tiempo de acción desde la introducción (tiempo desde la introducción de los primeros propágulos hasta el momento en el cual se aplican las acciones de manejo). Específicamente las estrategias fueron: i) disminuir las tasas vitales (-20%, -50%, -60%, -70%, -80%, -90%, -95%); ii) variación en la intensidad (20%, 50%, 65%, 80% plantas cosechadas) y tiempo de acción (a los 22, 44, 66, 88 años desde la introducción) de las

cosechas; y iii) variación en la intensidad (20%, 50%, 65%, 80% plantas cosechadas) y frecuencia (cada 1, 2, 3, 4 años) de las cosechas (para un tiempo de acción inicial de 2 años y final de 8 años, se escogió este tiempo final porque después del octavo año las cosecha no afectan la P_{ext}).

La variación en tasas vitales simula el uso del control biológico como acción de manejo para *K. daigremontiana.* Las cosechas simulan tanto la extracción física de plantas de esta exótica como el uso de herbicidas. Para finalizar, se grafican los resultados de las estrategias de manejo con el fin de compararlas y discutir la aplicabilidad de las mismas en vida silvestre.

RESULTADOS

Predicciones y validez del modelo

La matriz de transición propuesta para la exótica *K. daigremontiana,* sin considerar denso-dependencia ni estocasticidad, predice una población que crece con una tasa intrínseca de crecimiento (λ) de 4,06.

Por otro lado, al incluir en el modelo la denso-dependencia y estocasticidad, se obtuvo que la densidad promedio de individuos por estado predicha por el modelo es consistente con la observada en el área de estudio. (Tabla 5.III). Este resultado sugiere que aún cuando las tasas vitales fueron estimadas experimentalmente la proporción de individuos por estado predicha por el modelo es similar a la observada en el campo, lo cual es medio de verificar que para las tasas vitales se obtuvieron valores adecuados.

Análisis de sensibilidad de cambios en la matriz de transición sobre la probabilidad de establecimiento

El análisis de sensibilidad diseñado permitió identificar estados y tasas vitales que son claves para el establecimiento poblacional de *K. daigremontiana* en el área de estudio. Este análisis reveló que la probabilidad de establecimiento (P_{st}) poblacional de *K. daigremontiana* es afectada principalmente por dos parámetros de la matriz de transición: (1) la probabilidad de que las plántulas asexuales sobrevivan y permanezcan en este mismo estado (P_{pa}) y, (2) la probabilidad de que las plántulas asexuales sobrevivan y pasen al estado juvenil (S_j'). La P_{st} incrementa hiperbólicamente con estos dos parámetros (Figura 5.3).

La P_{st} de *K. daigremontiana* mostró poca sensibilidad al resto de los parámetros de la matriz de transición: (1) producción de semillas por adulto que entran al banco de semillas (F_{bs}), (2) fecundidad de plántulas de origen sexual por planta adulta (F_{ps}), (3) fecundidad de plántulas asexuales por planta adulta (F_{pa}), (4) fecundidad de plántulas asexuales por planta juvenil (F_{pa}'), (5) probabilidad de que las semillas presentes en el banco de semillas permanezcan en este mismo estado (P_{bs}), (6) probabilidad de que las semillas presentes en el banco de semillas pasen al estado plántula sexual (S_{ps}), (7) probabilidad de que las plántulas sexuales permanezcan en este mismo estado (P_{ps}), (8) probabilidad de que las plántulas sexuales pasen al estado juvenil (S_{ps}) y, (9) probabilidad de que los juveniles pasen al estado adulto (S_a) (Figura 5.3).

Tabla 5.III.

Densidad promedio (número de individuos.m^{-2}) de cada estado en una población de *Kalanchoe daigremontiana* en capacidad de carga estimada en el campo y predichas por el modelo.

Estado	Estimados del campo	Predichos por el modelo
Plántula	1953,44	1844,62
Juvenil	22,64	23,27
Adulto	18,56	22,80

La variación en la P_{st} poblacional de *K. daigremontiana,* predicha por el modelo, con respecto a cambios en la probabilidad de las plántulas asexuales de sobrevivir y permanecer en el mismo estado (P_{pa}), y de sobrevivir y pasar al estado juvenil (S_j') reveló, en ambos casos, una relación creciente con saturación, la cual tiende asintóticamente hacia el valor máximo posible de P_{st}=1 (Figura 5.4). En el caso de S_j' se observa un aumento abrupto de P_{st} para valores pequeños de S_j', alcanzando rápidamente valores de P_{st} cercanos a uno, luego la curva tiende a estabilizarse con un crecimiento más lento. El valor de S_j' estimado en campo es 0,11, el cual coincide aproximadamente con el valor en el cual la curva tiende a estabilizarse. Es decir, el modelo predice que cualquier disminución en el valor de S_j' implicaría una disminución sustancial en el valor de P_{st}, mientras que un aumento en S_j' no produciría un aumento apreciable en P_{st}. Por otra parte, el crecimiento de P_{st} con el parámetro P_{pa} es más uniforme. El valor de P_{pa} estimado en campo es de 0,69, el cual corresponde también a un valor de P_{st} alto, es decir, cercano a la región donde el crecimiento de P_{st} es más lento. De nuevo, aunque en menor grado, esto implica que la P_{st} de *K. daigremontiana* es más sensible a disminuciones en el valor de P_{pa} que a incrementos en este parámetro (Figura 5.4). Además, se observa que para S_j'=0 el valor de P_{st} también es cero, es decir, el modelo predice que la probabilidad de establecimiento de la planta tiende a cero si se elimina la posibilidad de transición de plántulas asexuales a juveniles, a pesar de tener la opción de pasar a juveniles desde plántulas de origen sexual (S_j). Por otra parte, para P_{pa}=0 el valor de P_{st} es mayor que cero (cercano a 0.3), lo que quiere decir que aunque ninguna plántula permanezca en estado de plántula, la posibilidad del establecimiento poblacional existe.

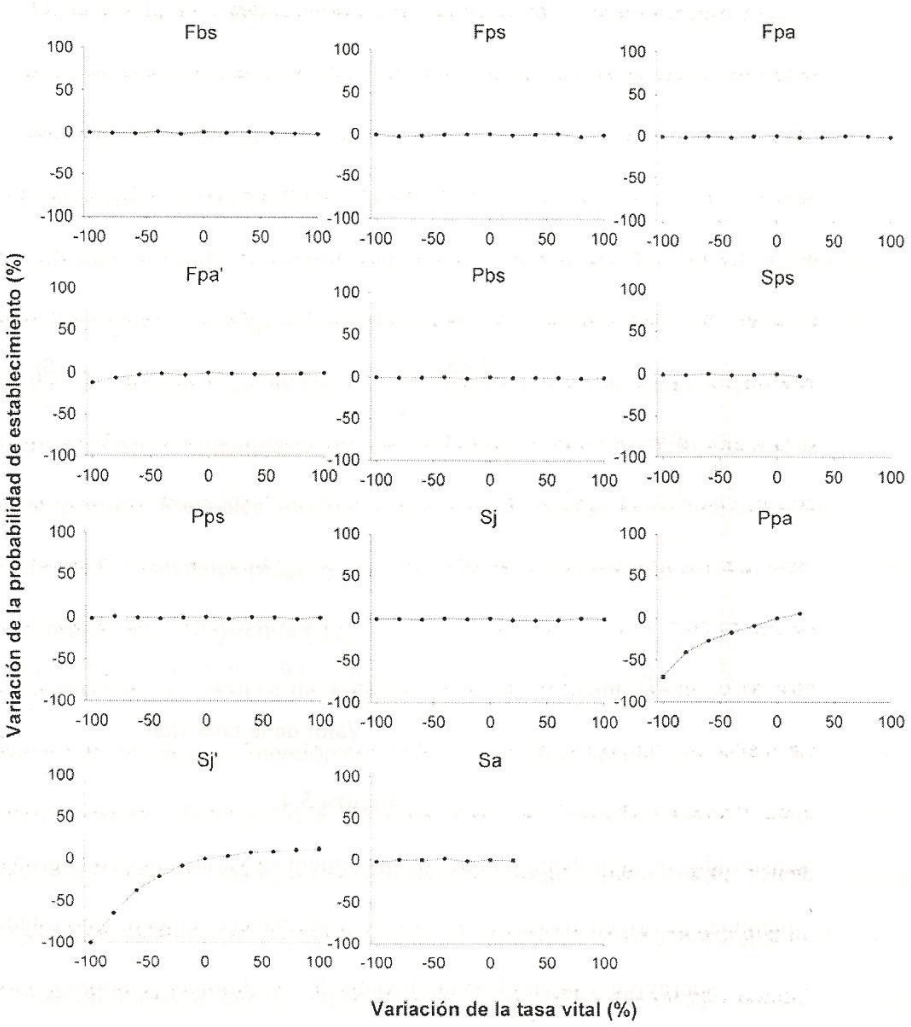


Figura 5.3.

Sensibilidad de la variación en porcentaje de la probabilidad de establecimiento a variaciones en porcentaje en los parámetros de la matriz de transición de *Kalanchoe daigremontiana.*

REPÚBLICA BOLIVARIANA DE VENEZUELA
DIRECCIÓN GENERAL
DIRECCIÓN REGIONAL LARA
INSTITUTO NACIONAL DE PARQUES

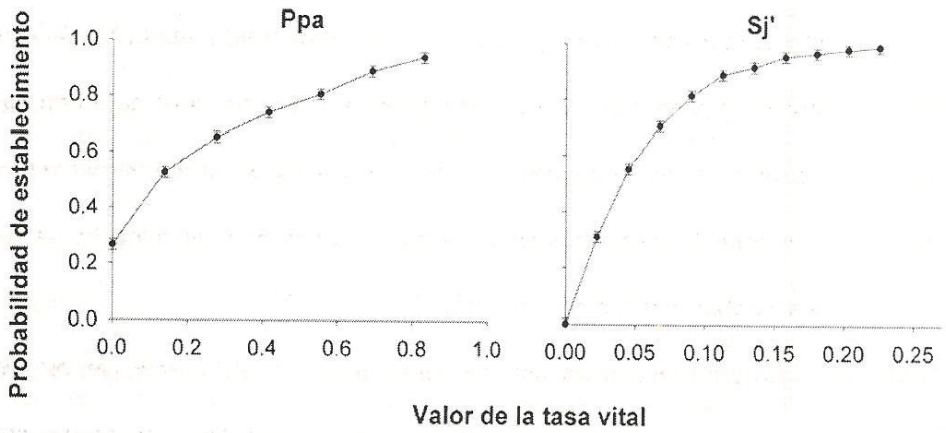


Figura 5.4.

Sensibilidad de la probabilidad de establecimiento a variaciones en la probabilidad de las plántulas de origen asexual de sobrevivir y permanecer en el mismo estado (P_{pa}), y de sobrevivir y pasar el estado juvenil (S_j') de *Kalanchoe daigremontiana.*

Al modificar dos tasas vitales simultáneamente se encontraron algunos resultados interesantes que explican por qué en el análisis anterior (con variación de una tasa vital) se obtuvo que sólo dos tasas vitales afectan la P_{st} de *K. daigremontiana*. Las tasas vitales involucradas en la reproducción vía sexual (F_{bs}, P_{bs}, S_{ps}, F_{sex}, S_j y P_{ps}; ver Figura 5.2) sólo afectan la P_{st} de *K. daigremontiana* si la reproducción asexual es inexistente, es decir, cuando $F_{asex'}$ y F_{asex} son iguales a cero. La supervivencia de juvenil a adulto (S_a) afecta la P_{st} cuando F_{asex}' es igual a cero, sugiriendo que la S_a no afecta la P_{st} porque los juveniles producen plántulas asexuales. Por último, la única forma en que la producción de propágulos asexuales modifica la P_{st} de *K. daigremontiana* es cuando las dos fecundidades asexuales (F_{asex}' y F_{asex}) varían simultáneamente, siendo más importantes los cambios producidos en la F_{asex}'.

En resumen, el análisis de sensibilidad de la P_{st} ante cambios en las tasas vitales revela tres resultados interesantes. Primero, la fase sexual del ciclo de vida de *K. daigremontiana* afecta poco a la probabilidad de establecimiento. Segundo, la fase asexual del ciclo de vida de esta exótica afecta sustancialmente su P_{st}. Los dos resultados anteriores se deben a que la supervivencia de plántulas de origen asexual es dos órdenes de magnitud mayor que la supervivencia de plántulas de origen sexual, y a que la producción de plántulas asexuales ocurre desde que las plantas madres son juveniles, durante toda su etapa adulta, y sin pasar por el estado de semilla. Tercero, las tasas vitales que actúan después del estado juvenil tienen poco efecto sobre la P_{st}, debido a que los juveniles producen plántulas de origen asexual que contribuyen sustancialmente a la P_{st}.

Presión de propágulos y acciones de manejo

El modelo construido para *K. daigremontiana* permitió probar que la presión de propágulos afecta de forma diferencial la probabilidad de establecimiento de nuevas poblaciones, dependiendo de si la introducción es de plántulas de origen asexual o sexual, y que algunas de las acciones de manejo simuladas (modificación de tasas vitales y cosechas) incrementan sustancialmente la probabilidad de extinción de esta planta exótica.

La importancia del número de propágulos sobre la probabilidad de establecimiento de una población de *K. daigremontiana* depende del tipo de propágulo introducido (Figura 5.5). La presión de propágulos o la introducción de plántulas asexuales tiene menor efecto sobre la P_{st} que la presión de propágulos sexuales. Con la introducción de unas pocas plántulas asexuales la P_{st} de *K. daigremontiana* alcanza valores cercanos a uno. Mientras que la P_{st} aunque incrementa aparentemente en forma exponencial con la abundancia inicial de plántulas sexuales de *K. daigremontiana,* lo hace sobre una escala logarítmica, de manera que se requiere un número de plántulas de dos órdenes mayores de magnitud para igualar el efecto de las asexuales (Figura 5.5).

Basado en el análisis de sensibilidad que reveló que las tasas vitales de *K. daigremontiana* que afectan su establecimiento son S_j' y P_{pa} (ver Figura 5.3), se decidió evaluar el efecto de reducir ambas tasas vitales de manera conjunta, pero sobre la probabilidad de extinción. Al reducir estas tasas vitales, la P_{ext} aumenta de forma logística suave, casi lineal, hasta alcanzar el plateau en su valor máximo posible (=1) (Figura 5.6). Particularmente, se encontró que la disminución de sólo el 20% de estas tasas vitales duplicó la probabilidad de extinción poblacional de *K. daigremontiana.*

La variación en la intensidad de la cosecha, el tiempo de acción de cosechas desde la introducción, y frecuencia de cosechas de plantas de *K. daigremontiana* afectan la probabilidad de extinción de sus poblaciones. Las cosechas simuladas mostradas en los resultados no incluyen la eliminación del banco de semillas, debido a que éste tiene poco efecto en la persistencia de las poblaciones de *K. daigremontiana.*

Las cosechas de *K. daigremontiana* de baja intensidad (20%) tienen poco efecto en el manejo de esta planta, ya que la P_{ext} permanece baja indistintamente de la frecuencia de las cosechas y del tiempo de cosecha después de la introducción (Figura 5.7). El retraso en la aplicación de cosechas tiene grandes efectos en el potencial éxito del control poblacional de *K. daigremontiana.* El modelo predijo que realizar una cosecha con intensidad media (50-65%) en los primeros dos años, después del establecimiento de *K. daigremontiana,* duplicaría la probabilidad de extinción poblacional de esta planta exótica con respecto al escenario de referencia que no incluye acciones de manejo; mientras que si las cosechas son realizadas después del sexto año del establecimiento, la intensidad de las cosechas tendría poco impacto sobre la probabilidad de extinción, independientemente de la intensidad de las cosechas (Figura 5.7 a).

La frecuencia de las cosechas iniciadas en el segundo año después de la introducción hasta el octavo año afecta poco la P_{ext} poblacional de *K. daigremontiana* cuando la intensidad de cosecha es relativamente baja (20-50 %) (Figura 5.7 b). Pero cuando la intensidad de cosecha supera el 65%, la cosecha anual de plantas incrementa sustancialmente la P_{ext} con respecto a cosechas menos frecuentes (cada 2, 3, o 4 años) (Figura 5.7 b).

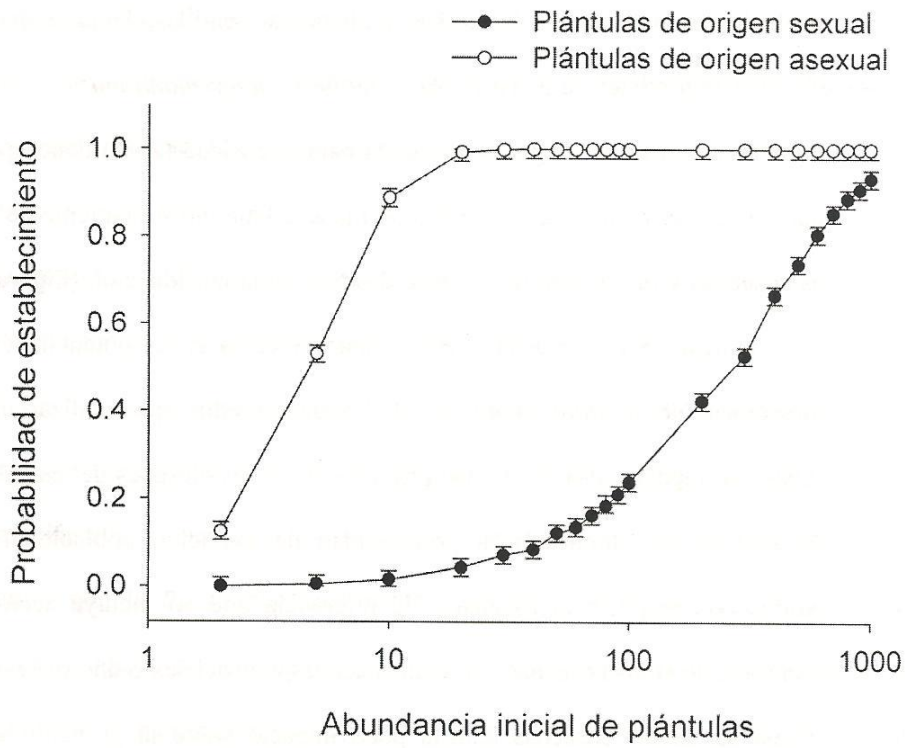


Figura 5.5.

Cambios en la probabilidad de establecimiento de una población de *Kalanchoe daigremontiana* en función de la abundancia y tipo de propágulos (de origen sexual y asexual) introducidos. El eje *x* está en escala logarítmica.

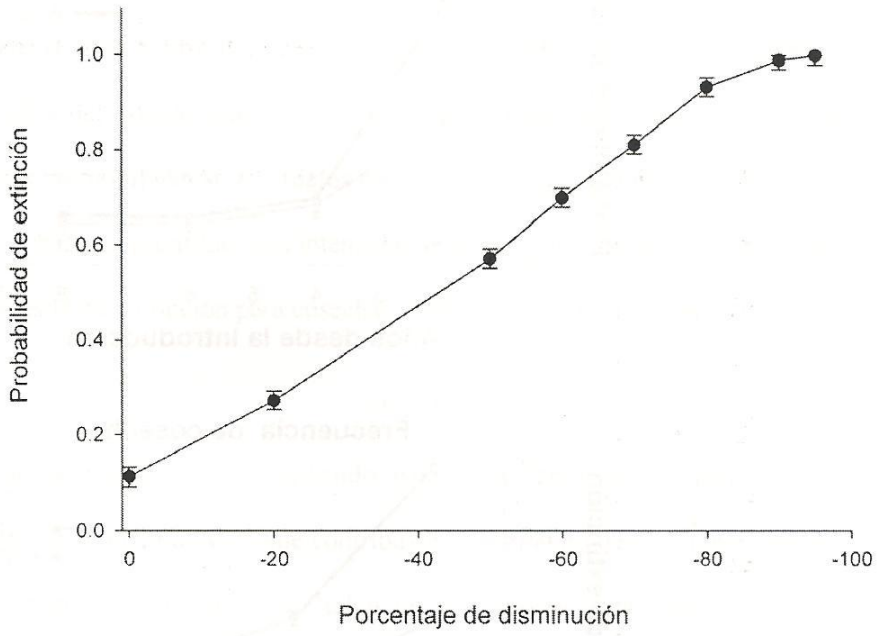


Figura 5.6.

Efecto de la disminución conjunta en la probabilidad de las plántulas de origen asexual de *Kalanchoe daigremontiana* de permanecer en el mismo estado (P_{pa}) y de pasar al estado juvenil (S_j') sobre la probabilidad de extinción.

Los valores iniciales son los estimados en el campo, P_{pa}=0,69 y S_j'=0,11.

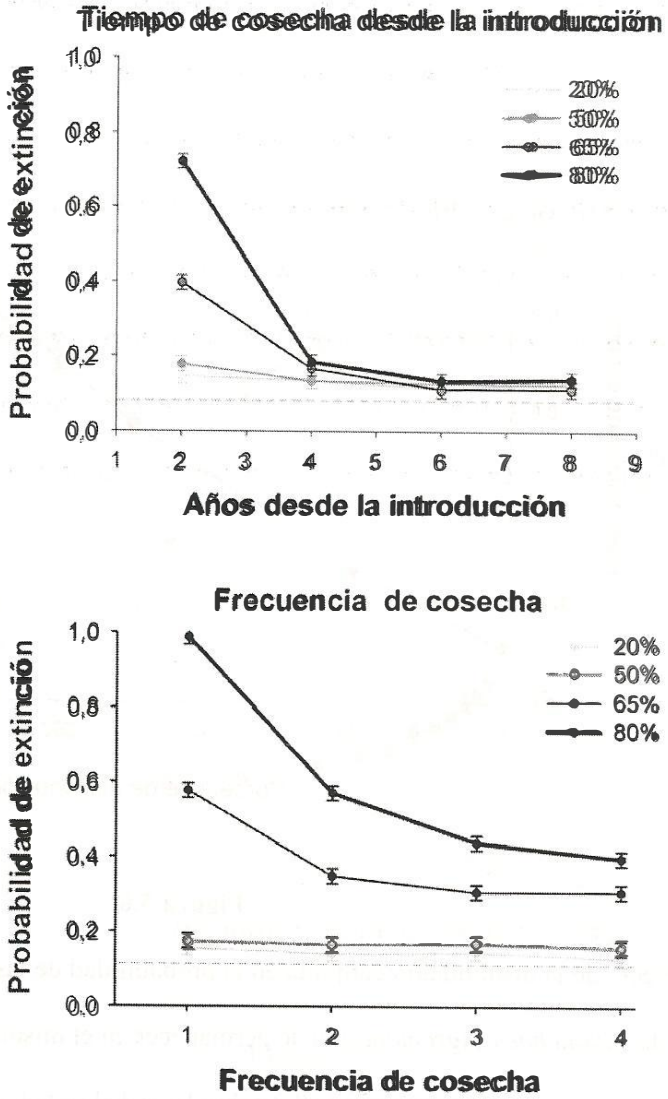


Figura 5.7.

Efecto del tiempo de inicio e intensidad de cosechas ((a)), y de la frecuencia e intensidad de cosechas ((b)), sobre la probabilidad de extinción poblacional de *Kalanchoe daigremontiana*.

La línea punteada en cada gráfica indica la probabilidad de extinción poblacional de *K. daigremontiana* del escenario de referencia, sin estrategia de manejo.

A pesar de este último resultado, es importante destacar que cuando la intensidad de cosecha supera el 65% y se inicia en el segundo año del establecimiento de *K. daigremontiana,* la P_{ext} es bastante alta (≥0.3) independientemente de la frecuencia de la cosechas (Figura 5.7 b). Por último, cuando las cosechas son retrasadas hasta después de cinco años del establecimiento de *K. daigremontiana*, la intensidad y frecuencia de las cosechas no modifican su P_{ext} (datos no mostrados). Así que el efecto conjunto de iniciar las cosechas con prontitud, con intensidad relativamente alta de 65-80% y repetidas en el tiempo es la mejor opción para cosechar exitosamente a *K. daigremontiana.*

DISCUSIÓN

El modelo poblacional construido para *K. daigremontiana* permitió entender los aspectos de su ciclo de vida que contribuyen con el éxito de su establecimiento en zonas áridas tropicales, identificar el 'talón de Aquiles' de esta especie exótica y sugerir estrategias de manejo para sus poblaciones en estos ambientes.

El éxito del establecimiento poblacional de *K. daigremontiana* depende fuertemente de la probabilidad de las plántulas asexuales de sobrevivir y permanecer en el mismo estado o pasar al estado juvenil. Evidenciando el mecanismo por el cual esta especie exótica es exitosa en su establecimiento: la formación de un 'banco de plántulas asexuales', el cual es altamente viable, pues estas plántulas tienen alta supervivencia y además es formado rápidamente después de la introducción, ya que sólo a un año de edad los juveniles producen dichas plántulas. Esto ocurre más rápido que la formación de un banco de plántulas sexuales, pues para la producción de estas últimas se requiere primero el paso por el estado de semillas, y además las semillas son producidas por plantas adultas de al menos dos años de edad. Por otra parte, la alta mortalidad de plántulas de

origen sexual conlleva a que la formación de un banco de plántulas sexuales tenga poco impacto sobre el establecimiento de *K. daigremontiana.*

La formación de un banco de plántulas, independientemente de si son de origen sexual o asexual, contribuye significativamente al establecimiento e invasión de plantas exóticas, debido a que asegura la persistencia de la población y ha sido reportado anteriormente para otras especies de plantas exóticas invasoras, en particular en plantas arbóreas perennes como, *Gleditchia triachantus* (Marco & Páez 2000; Marco *et al.* 2002); *Acer platanoides* (Webster *et al.* 2005), *Robinia pseudoacacia* (Lee *et al.* 2004), *Alianthus altissima* (Knapp & Canham 2000) y *Prunus serotina* (Sebert-Cuvillier *et al.* 2007). Por el contrario, se desconoce la existencia de reportes similares que sugieran que el banco de plántulas sea importante para el éxito de invasión de otras plantas anuales o bianuales.

La mayor importancia de las plántulas asexuales en el establecimiento de *K. daigremontiana,* en su área de distribución como especie introducida, puede explicar que *K. daigremontiana*, *K. tubiflora* y su híbrido presenten baja diversidad genética debido a su extensiva clonalidad en Australia, donde fueron introducidas (Hannan-Jones *et al.* 2005). La relevancia diferencial de las plántulas según su origen, sexual o asexual, sugiere que al construir modelos poblacionales es importante establecer estos dos tipos de plántulas en estados diferentes, ya que pueden presentar tasas vitales contrastantes, como en el caso de la especie exótica de estudio. No se encontraron trabajos previos que hayan estudiado la dinámica poblacional de plantas invasoras que incluyan la diferenciación entre plántulas de origen sexual y asexual.

La formación de un banco de plántulas asexuales es una estrategia de 'siéntate y espera' ('sit and wait strategies', en inglés). En el caso de *K. daigremontiana,* esta

estrategia le permite a las plántulas de origen asexual permanecer en este mismo estado y pasar a juveniles cuando la inhibición cese, por la apertura de un espacio. Esta inhibición en la especie de estudio es producida por la liberación de sustancias alelopáticas (Groner 1974).

A pesar de la importancia del estado 'plántulas asexuales' en el establecimiento de *K. daigremontiana*, la producción de estas plántulas tuvo poco efecto sobre su probabilidad de establecimiento P_{sb}, al igual que la producción de propágulos de origen sexual, lo cual puede ser el resultado de dos aspectos del ciclo de vida que minimizan la importancia de la producción de propágulos: la formación de un banco de plántulas y la regulación de la repoblación por densodependencia que ocurre a nivel de plántulas. Esto último fue incluido en el modelo cuando se seleccionó como estado base de densodependencia a las plántulas, suponiendo que la abundancia de plántulas limita el crecimiento poblacional. El establecimiento y por tanto el potencial invasor de *K. daigremontiana* no es influenciado linealmente por la producción de progenie, lo cual coincide con lo encontrado para especies de invasoras de *Pinus* (Higgins *et al.* 1996; Rejmánek & Richardson 1996), dos especies de árboles invasoras de la familia Moraceae (*Gledichtia triacanthos* y *Ligustrum lucidum*) (Marco *et al.* 2002) y en el anfibio invasor *Bufo marinus* (Lampo & De Leo 1998). Por lo tanto, la alta fecundidad no es una característica obligatoria en especies exóticas invasoras, contrario a lo frecuentemente considerado en la teoría de las invasiones (Baker 1974; Rejmánek 1996).

Contrario a lo esperado, el gran banco de semillas de *K. daigremontiana* tiene poco impacto sobre la persistencia de sus poblaciones, porque las tasas vitales involucradas en la producción de nuevos individuos, vía reproducción sexual, contribuyen poco al éxito de su establecimiento. Esto último se debe justamente a que la supervivencia de plántulas

de origen sexual es baja y a la fuerte densodepencia que ocurre a nivel de plántulas. Así que los resultados no apoyan la hipótesis general de que las plantas exóticas con grandes bancos de semillas tienen mayor potencial invasor. Esta hipótesis se apoya en el supuesto de que la presencia de un banco de semillas asegura la persistencia de la población aún cuando las plantas mueren (Cousens & Mortimer 1995). La poca importancia de la alta fecundidad y de la formación de un banco de semillas en el establecimiento de *K. daigremontiana* es inesperado, ya que ambas características frecuentemente son determinantes en el establecimiento e invasión de especies de vida corta, tal como plantas anuales o bianuales (McEvoy & Coombs 1999; Marco *et al.* 2002; Davis 2006). Sin embargo, un resultado similar fue obtenido para la planta anual e invasora *Polygonum perfoliatum*, en la cual el banco de semillas contribuye poco a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (Hyatt & Araki 2006). Es posible que en el área de estudio *K. daigremontiana* no se comporte como la típica planta bianual, sino como una especie monocárpica perenne, ya que las plántulas pueden permanecer varios años en el mismo estado. En especies perennes la supervivencia de estados avanzados afecta más la dinámica poblacional que otras tasas vitales (Lampo & De Leo 1998; McEvoy & Coombs 1999; Marco *et al.* 2002; Davis 2006). Sin embargo, la supervivencia de los juveniles al estado adulto tuvo poco impacto sobre el establecimiento de *K. daigremontiana*, debido a que los propágulos asexuales son producidos tanto por adultos como por juveniles, lo cual le confiere a esta exótica dos vías alternativas para la producción de estos propágulos. Estas dos vías garantizan la producción de propágulos asexuales antes de que se alcance el estado adulto.

Las características que favorecen el establecimiento *K. daigremontiana* no son fácilmente predecibles a través del estudio de su ciclo de vida, lo cual resalta la

importancia de los modelos poblacionales en el estudio de invasiones biológicas. Así, el modelo poblacional construido permitió identificar las dos tasas vitales (probabilidad de que las plántulas asexuales sobrevivan y permanezcan en el mismo estado o pasen al estado juvenil) que deben ser modificadas para manejar una población de la planta exótica de estudio. Ambas tasas vitales, desde la perspectiva de manejo, se convierten en el 'talón de Aquiles'de *K. daigremontiana*. Por esta razón, simulando el efecto de un control biológico, se evalúo el efecto conjunto de reducirlas, lo cual evidenció que con una pequeña disminución (20%) de las dos tasas vitales se duplica la probabilidad de extinción de la población de *K. daigremontiana*. Se ha propuesto una especie de coleóptero originaria de Madagascar, *Osphilia teniupes*, como control biológico para especies invasoras del género *Kalanchoe* en Australia. Los adultos de *O. teniupes* se alimentan de los tallos, hojas y plántulas asexuales que se encuentran sobre las hojas, las larvas se alimentan dentro de los tallos lo que causa que estos ocasionalmente se quiebren (DEH. 2003; Witt 2004). Sin embargo, se desconoce el daño cuantitativo que puede producir este insecto en una población de una especie invasora de *Kalanchoe*. Además, en la literatura disponible no se reporta que este insecto tenga la capacidad de disminuir la supervivencia de plántulas de *K. daigremontiana*. El uso de *O. teniupes* como control biológico aún está en fase experimental y es necesario realizar más pruebas antes de que pueda ser utilizado como control biológico de las poblaciones exóticas de especies de *Kalanchoe*. Además, este coleóptero es endémico de Madagascar, así que para poder ser utilizado como control biológico de las poblaciones de *K. daigremontiana* en el área de estudio debe primero ser introducido en Venezuela, lo cual implica grandes riesgos, ya que es otra especie exótica que podría ser invasora o afectar negativamente a la flora y fauna nativa.

La relación entre la presión de propágulos y probabilidad de establecimiento de especies exóticas puede variar dependiendo de las características intrínsecas de las especies y las características del hábitat (Lonsdale 1999; Wenling *et al.* 2005). En la gráfica resultante de esta relación es posible obtener dos patrones: (1) curvas que muestran que pasado un umbral de número de propágulos introducidos, el ingreso de nuevos propágulos es redundante para la probabilidad de establecimiento, y (2) curvas que muestran que el ingreso de nuevos propágulos incrementa consistentemente la probabilidad de establecimiento (Lockwood *et al.* 2005). En *K. daigremontiana* se obtienen ambos tipos de curvas, dependiendo de si el propágulo es de origen sexual o asexual. La presión de propágulos asexuales presenta una relación con la probabilidad de establecimiento similar al primer tipo de curvas y la presión de propágulos sexuales se relaciona con la probabilidad de establecimiento de una forma similar al segundo tipo de curvas. Lockwood (2005) señala que para aquellas especies introducidas en las que la presión de propágulos incrementa su establecimiento consistentemente, el manejo debe ser dirigido hacia la disminución del esfuerzo de introducción. Además, este autor sugiere que no es necesario manejar la presión de propágulos en aquellas especies introducidas con curvas que muestren que pasado un umbral de propágulos introducidos el establecimiento no incrementa. Sin embargo, esta sugerencia de manejo basada en la relación entre presión de propágulos y probabilidad de establecimiento no es aplicable en el caso de *K. daigremontiana*, ya que la introducción de pocos propágulos asexuales incrementa significativamente el riesgo de establecimiento de nuevas poblaciones de *K. daigremontiana*, con respecto a la introducción de propágulos sexuales en la localidad de estudio. Esto último sugiere que la dispersión de propágulos asexuales mediada por el hombre, incrementa sustancialmente el establecimiento de nuevas poblaciones de *K.*

daigremontiana con respecto a la dispersión natural, mediante semillas. El establecimiento de nuevas poblaciones, sin la intromisión del hombre, está restringida a la dispersión de semillas, dado que las plántulas de origen asexual sólo puede dispersarse a largas distancia por eventos fortuitos.

La presión de propágulos sexuales de *K. daigremontiana* incrementa su riesgo de establecimiento, lo que significa que a mayor número de semillas introducidas, mayor será el riesgo de establecimiento de nuevas poblaciones de *K. daigremontiana.* Sin embargo, la introducción deliberada de esta exótica se lleva a cabo por medio del traslado de plántulas asexuales y no por la introducción de semillas. Sin la intromisión del hombre, la formación de nuevas poblaciones de *K. daigremontiana* por la colonización de propágulos de origen sexual depende de la dispersión natural de semillas de la especie. La proporción de semillas de *K. daigremontiana* que se dispersan a grandes distancia es desconocida, pero posiblemente es limitada, ya que para este tipo de semillas se conoce que sólo pocas pueden dispersarse a grandes distancia. En efecto, la capacidad de dispersión de las semillas de *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae), una planta con semillas similares en peso y tamaño a las de *K. daigremontiana*, es limitada a pocos metros (Parra *et al.* 1993). Además, si consideramos un hábitat heterogéneo, las plántulas de origen sexual sólo pueden establecerse en áreas sombreadas (ver capítulo 3). Lo anteriormente expuesto sugiere que el establecimiento de una nueva población de *K. daigremontiana* por la dispersión de semillas es un evento bastante raro, lo cual podría explicar el patrón de distribución de *K. daigremontiana* en el área de estudio, que consiste en prácticamente una sola población (ver Capítulo 2). Por lo tanto, el manejo de la dispersión de semillas de *K. daigremontiana* para controlar su invasión no parece ser necesario.

Para evaluar las opciones de manejo de especies exóticas es crucial probar si la diseminación deliberada, causada por el hombre dentro del área recientemente colonizada, es más importante que la capacidad intrínseca de dispersión de las especies exóticas invasoras (Lonsdale 1999; Lockwood *et al.* 2005; Thuiller *et al.* 2006), debido a que las estrategias de manejo pueden requerir la participación de las comunidades humanas presentes en el área de estudio. En el caso de la especie exótica en estudio, su manejo debe incluir la prohibición del traslado de propágulos asexuales mediado por el hombre.

La última estrategia de manejo probada son las cosechas. Esta estrategia simula el efecto del control físico y químico. En *K. daigremontiana* las cosechas realizadas por el uso de herbicida o extracción física es sólo recomendada para controlar parches pequeños recién establecidos, ya que en parches grandes, con varios años de establecidos, estas estrategias tienen poco impacto sobre la probabilidad de extinción. El control de parches pequeños es importante, ya que la presencia de éstos acelera la velocidad de expansión de especies invasoras (Moody & Mack 1988). El uso de herbicidas (específicamente 2,4 D ácido) puede ser particularmente exitoso ya que destruye el 90 % de las plantas de una especie muy similar a la de estudio (*K. tubiflora*) en Australia a un costo de 160 $.ha^{-1} (Hannan-Jones & Playford 2002). Las principal precaución al utilizar herbicidas es evitar la contaminación de ríos y el daño a especies nativas. En este caso no hay problemas con ríos, pues *K. daigremontiana* no es una especie ribereña y probablemente no haya mayores problemas con el daño que pudieran hacer los herbicidas a la vegetación nativa, pues esta exótica elimina casi completamente la repoblación de especies nativas (Capítulo 4). Por su parte, la extracción física puede ser dificultosa porque la eliminación manual de plántulas que forman una "alfombra" sobre el suelo es ardua e ineficiente.

Además, en Australia la extracción mecánica de *K. tubiflora* fue más costosa (2095$.ha^{-1}) que su eliminación por el uso de herbicidas (Hannan-Jones & Playford 2002). Finalmente, los resultados de las simulaciones de estrategias de manejo apoyan la idea general de que controlar una especie exótica con alto potencial invasor con prontitud incrementa la probabilidad de éxito de su control, ya que el manejo de pequeñas poblaciones es más factible (Mack 1996; Wadsworth *et al.* 2000; Mack 2002; West & Nabhan 2002).

Para el control de *K. daigremontiana* en zonas áridas tropicales se recomienda: (1) iniciar las acciones de control lo más pronto posible, una vez detectada la presencia de poblaciones en una nueva localidad; (2) evitar el traslado de propágulos de origen asexual para evitar el establecimiento de nuevas poblaciones, (3) controlar primero las poblaciones pequeñas con el uso de herbicidas o extracción mecánica, ya que estos podrían incrementar la tasa de expansión y (4) los parches grandes requieren ser manejados con controles biológicos, lo cual requiere de más tiempo de estudio, ya que las cosechas tienen poco impacto sobre poblaciones que se han establecido hace un tiempo relativamente largo. Así, en el área de estudio particular de este trabajo, se recomienda controlar la expansión del parche grande de *K. daigremontiana* ubicado en el sector 'Padre Diego' del P.N. 'Cerro Saroche' (Figura 2.3), ya que la extinción de este parche con las estrategias de manejo disponibles es poco probable.

Las principales limitaciones del modelo pueden ser agrupadas en tres categorías: limitaciones en los estimados de tasas vitales, limitaciones por simplificaciones y limitaciones inherentes al análisis de modelo. La primera, se refiere a la aproximación de los valores promedio de las tasas vitales obtenidas en campo y en laboratorio. Estos estimados corresponden a un sólo año de datos, lo cual no permitió incluir un promedio

que reuniera la variación entre años. Además, la producción de plántulas de origen asexual por juveniles fue estimada con poca precisión en el campo y las tasas vitales estimadas por experimentos en el laboratorio fueron sobreestimadas. Sin embargo, el modelo predijo una proporción de individuos por estado similar a la observada en campo, lo que sugiere las tasas vitales estimadas son adecuadas. El segundo grupo de limitaciones involucra los supuestos de densodependencia, estocasticidad y estructura espacial. Debido al desconocimiento de la función de densodependencia, se seleccionó un tipo general de densodependencia negativa 'tipo techo' y se realizaron diversas suposiciones con base en observaciones de campo para obtener los parámetros de manera de incluir el efecto Allee. Así que la densodependencia incluida en el modelo es una aproximación gruesa de los efectos densodependientes que ocurren en vida silvestre. Sin embargo, se sabe que la densodependencia negativa no tiene grandes efectos sobre la fase de establecimiento y el efecto Allee produce un retraso en el crecimiento poblacional. La estocasticidad ambiental fue estimada suponiendo una relación lineal entre la variación de la precipitación y de cada tasa vital, sin embargo no es necesariamente cierto. La estructura espacial fue simplificada a una sola población ya que no se incorporó la heterogeneidad espacial del paisaje y la tasa de dispersión entre parches. A pesar de esta limitación, la precipitación es el factor abiótico que puede afectar más las tasas vitales de las plantas en el área de estudio. La heterogeneidad del paisaje puede disminuir la tasa de crecimiento poblacional (Marco *et al.* 2002) y la presencia de parches definidos por la heterogeneidad ambiental y la dispersión entre sub-poblaciones puede incrementar la velocidad de expansión de especies invasoras (Moody & Mack 1988), pero en este caso la heterogenidad espacial parece no afectar la formación de sub-poblaciones de *K. daigremontiana*. El tercer y último grupo de limitaciones se refiere al enfoque en el

análisis del modelo. El análisis se enfocó y se limitó al estudio de la fase de establecimiento poblacional. Para el estudio completo de la invasión es necesario entender, también, los aspectos poblacionales que determinan la expansión, dado que pueden ser diferentes a los que dominan en la fase de establecimiento.

Para incrementar la precisión del modelo poblacional y de las estrategias de manejo sugeridas para *K. daigremontiana* se recomienda: incorporar información de tasas vitales de más de un año, ya que mejorará los estimados de tasas vitales y permitirá incorporar de una forma más realista la estocasticidad ambiental; realizar mejores estimados de la función de densodependencia, e incluir la fase de expansión, lo cual requiere de un estudio más detallado del efecto de la densodependencia sobre las tasas vitales, la construcción de mapas de hábitat adecuado y la estimación de la capacidad de dispersión entre parches.

CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL

En este estudio se diagnosticó el potencial invasor de dos exóticas suculentas, *Kalanchoe daigremontiana* y *Stapelia gigantea*, en zonas áridas neotropicales, apoyándose la tesis de que ambas especies tienen el potencial de invadir y modificar estos ambientes. En este último capítulo se discute por qué estas plantas podrían ser invasoras y/o alterar las comunidades de plantas nativas en ambientes áridos en el neotropico y se exploran las consecuencias más probables de su invasión, opciones de manejo y se proponen posibles líneas futuras de investigación que puedan contribuir a aminorar o eliminar el impacto de especies invasoras en este tipo de ambientes.

El proceso de invasión de organismos exóticos, desde el punto de vista de la conservación, involucra cuatro fases: introducción, establecimiento, expansión e impacto (Shigesada & Kawasaki 1997; Andersen *et al.* 2004). Los factores causales que permiten que *K. daigremontiana* y *S. gigantea* alcancen las diferentes fases de este proceso se resumen en las Figuras 6.1 y 6.2. Las dos especies de estudio fueron introducidas de manera deliberada en el país, debido al alto valor ornamental y facilidad de propagación de ambas plantas. Estas especies pueden ser encontradas en diversos viveros y jardines a nivel nacional. *K. daigremontiana* ha sido introducida en diversas regiones de Venezuela y puede ser considerada como de amplia distribución (Steyermark & Huber 1978). En la mayoría de las localidades donde ha sido introducida, forma pequeños parches y las plantas adultas son de menor talla que las encontradas en el área de estudio (I. Herrera, observación personal). *S. gigantea* ha sido introducida en

☑ Introducción

- Valor ornamental
- Fácil propagación

☑ Establecimiento

- Plántulas de origen asexual con alta supervivencia
- Formación de parches densos
- Hábitat similar al nativo
- Ausencia de enemigos naturales
- Exclusión de plantas nativas

☑ Impacto

- Efectos inhibitorios sobre plántulas de cactáceas por alelopatía

☑ Expansión

- Dispersión limitada de semillas
- Disponibilidad de hábitats adecuados: áreas sombreadas

Figura 6.1.

Fases alcanzadas en el proceso de invasión de *Kalanchoe daigremontiana* y los factores causales más importantes de la invasión.

☑ Introducción

- Valor ornamental
- Fácil propagación

☑ Establecimiento

- Propagación vegetativa
- Hábitat similar al nativo
- Ausencia de enemigos naturales
- Coexistencia con plantas nativas

☒ Impacto

- No se identificaron efectos negativos sobre las comunidades de plantas nativas

☑ Expansión

- Dispersión de semillas a larga distancia
- Disponibilidad de hábitats adecuados: bajo árboles

Figura 6.2.

Fases alcanzadas en el proceso de invasión de *Stapelia gigantea* y los factores causales más importantes de la invasión.

diversas regiones, pero parece mantenerse confinada a jardines. En vida silvestre sólo se encuentra en el área de estudio y en terrenos del antiguo Jardín Botánico de la ciudad de Maracaibo, donde sólo hay un parche de aproximadamente 40 m^2 (Edo. Zulia) (J.R. Ferrer-París, Centro de Ecología, IVIC, comunicación personal).

El establecimiento de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* en zonas áridas tropicales está asociado a una característica que presentan en común, la capacidad de reproducción asexual. Esta propiedad les permite ocupar un espacio más rápido y eficientemente, ya que la producción de nuevos individuos no es regulada por la cantidad de frutos producidos y la posibilidad fortuita de la germinación de semillas (Angevine & Handel 1986; Hutchings 1988; Reichard & Hamilton 1997; Lloret *et al.* 2005). Para *K. daigremontiana* el modelo poblacional desarrollado en el Capítulo 5 reveló que la supervivencia de las plántulas de origen asexual es el factor más importante en determinar el éxito de su establecimiento. Dentro del género *Kalanchoe*, las especies *K. daigremontiana* y *K. tubiflora* son las que producen plántulas de origen asexual en mayor cantidad, mientras que otras especies sólo producen este tipo de propágulo bajo estrés (Toelken & Leistner 1986). *K. daigremontiana* y *K. tubiflora* y su híbrido las únicas dentro del género que han sido clasificadas como invasoras. En el caso de *S. gigantea*, un modelo poblacional preliminar para una población mostró que la producción y supervivencia de ramets es directamente proporcional a la tasa de crecimiento poblacional (M.J. Hernández & I. Herrera, datos nos publicados). Hasta ahora no existen estudios que permitan determinar si *S. gigantea* tiene mayor o menor capacidad de propagarse vegetativamente que otras del género, pero sí se ha señalado que *S. gigantea* es la especie con los parches más abundantes en su región de origen (Mulej & Strlic 2002; Bester 2006). Para las dos especies de estudio, la reproducción sexual vía

producción de semillas parece afectar poco la probabilidad del establecimiento de una población. En *K. daigremontiana* se debe a la baja supervivencia de plántulas sexuales comparada con la de las plántulas asexuales. En *S. gigantea,* probablemente a que la propagación vegetativa es una forma más rápida de producir nuevos individuos, ya que un parche de esta planta de 2-4 m^2 puede producir 67 ramets en un año, mientras que las plántulas desarrolladas a partir de la germinación de semillas deben crecer al menos por tres años para poder florecer (F. Hübner, comunicación personal) y además la eficiencia de producción de frutos en esta especie es relativamente baja. La alta contribución de la reproducción asexual al éxito del establecimiento de plantas exóticas ha sido reportada anteriormente por diferentes autores (Baker 1974; Cronk & Fuller 1995; Reichard 1997; Lloret *et al.* 2005).

El establecimiento de las dos especies exóticas podría estar favorecido por las características del hábitat receptor. Las exóticas de estudio fueron introducidas en un hábitat con condiciones climáticas similares a las de su región de origen *K. daigremontiana* y *S. gigantea* provienen de otras zonas áridas (Hannan-Jones & Playford 2002; Mulej & Strlic 2002; Bester 2006), por lo cual están bien adaptadas a las condiciones de estrés que caracterizan a estos ambientes áridos en Venezuela. La compatibilidad o similitud entre el hábitat de origen y el receptor es usualmente considerada como una condición que favorece la invasión (Chicoine *et al.* 1986; Rejmánek 2000).

La ausencia de enemigos naturales tales como herbívoros, que pudieran tener efectos significativos sobre la supervivencia de las dos exóticas en la localidad de estudio, constituye otro factor causal del establecimiento de estas plantas en la región. La 'hipótesis de liberación de enemigos naturales' propone que las especies exóticas se

hacen muy abundantes debido a la carencia de enemigos naturales en el hábitat recientemente colonizado (Maron & Vilà 2001; Keane & Crawley 2002; Mitchell & Power 2003; Torchin *et al.* 2003; Mitchell *et al.* 2006). Los herbívoros vertebrados generalistas tienen los mayores efectos sobre la supervivencia de las plantas (Parker *et al.* 2006). En el área de estudio, el herbívoro que cumple con estas características es el chivo (*Capra hircus*), que fue introducido hace 500 años en la localidad (Ojasti *et al.* 2001). El chivo no afecta la supervivencia de las dos especies exóticas, pues prácticamente no las consume, pero sí afecta negativamente a las especies vegetales nativas (Laskowski 1993). El chivo, al consumir exclusivamente plantas nativas, afecta negativamente la abundancia de las mismas en el área de estudio y puede favorecer de forma indirecta el incremento en abundancia de *K. daigremontiana* y *S. gigantea*. Esta idea coincide con los resultados de Parker *et al.* (2006), quien encuentra a partir de un metaanálisis que los herbívoros introducidos incrementan la abundancia de plantas exóticas y disminuyen la abundancia de plantas nativas. Asimismo, esta idea coincide con la 'hipótesis fusión' ('meltdown hypothesis', en inglés) que sostiene que especies exóticas facilitan el establecimiento de otras exóticas (Richardson & Pysek 2006). Parker *et al.* (2006) también encontraron que la presencia de herbívoros generalistas nativos puede disminuir la abundancia de plantas exóticas, pero en el área de estudio no hay herbívoros de éste tipo, lo cual podría disminuir la 'resistencia biótica' de la comunidad a la invasión de plantas en el área de estudio.

K. daigremontiana y *S. gigantea* difieren en su forma y magnitud de expansión en el Sector 'Padre Diego' del P.N. 'Cerro Saroche', lo cual se evidencia en las diferencias en sus patrones de distribución en dicho sector del parque. La distribución de *K. daigremontiana* en la localidad de estudio está restringida a un sólo parche, posiblemente

porque la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas de origen sexual es limitado. Por esta razón, probablemente el proceso de invasión de *K. daigremontiana* ha iniciado una fase de expansión caracterizada por el incremento en área del único parche presente. Por su parte, *S. gigantea* forma diversos parches en una zona relativamente amplia del área de estudio, lo que sugiere que esta especie ha alcanzado su fase de expansión al establecer varios focos de invasión. Esto último puede deberse a que sus semillas tienen la capacidad de dispersarse a largas distancias, debido a las adaptaciones morfológica que le permiten a las semillas desplazarse por medio del viento. La tasa de expansión de *S. gigantea* probablemente sea mayor que la de *K. daigremontiana*, ya que la expansión de plantas exóticas ocurre más rápido cuando se establecen diferentes parches que actúan como focos de invasión independientes (Moody & Mack 1988; Shigesada & Kawasaki 1997). Sin embargo, la expansión de *S. gigantea* por el establecimiento de nuevos parches puede verse limitada por la disponibilidad de árboles que actúen como nodrizas, que como se demostró son requeridas por esta planta exótica.

En general, la expansión de especies de plantas está asociada a la tasa de dispersión de semillas y la distribución de hábitats adecuados (Shigesada & Kawasaki 1997). La tasa de dispersión depende de la capacidad de dispersión y del número de semillas producidas. La capacidad de dispersión de semillas parece ser mayor para *S. gigantea* que para *K. daigremontiana*. Sin embargo, las dos especies tienen relativamente alta producción de semillas, lo cual puede favorecer la expansión de ambas en la localidad. El gran número de semillas producidas por *K. daigremontiana* está asociado a que esta especie no requiere de polinizadores para producir semillas, ya que es autógama. En *S. gigantea*, la alta abundancia de polinizadores ((moscas)) en el área de estudio puede favorecer la producción de semillas, a pesar de ser autoincompatible y de su

especializado sistema de polinización. En *K. daigremontiana* la independencia de polinizadores para la producción de semillas puede favorecer su expansión, lo que coincide con el perfil de especies invasoras propuesto por Baker (1974), mientras que para *S. gigantea* la posibilidad de formar relaciones mutualistas (polinizadores) representa un recurso que favorece la invasión (Mitchell *et al.* 2006).

La otra característica que puede afectar la expansión de plantas exóticas es la disponibilidad y distribución de hábitats adecuados. Para las dos especies de estudio, la germinación de semillas y establecimiento de plántulas de origen sexual es facilitada por la sombra producida por otras plantas. Los parches de *S. gigantea* se establecen principalmente bajo árboles nativos, sugiriendo que las zonas más arboladas pueden ser más invadidas que las áreas abiertas, sin embargo, esta es una aproximación simplificada del problema. Una predicción más precisa de las áreas que pueden ser ocupadas por las plantas exóticas de estudio puede ser obtenida al construir mapas de hábitat adecuados, basados en la distribución actual de las especies y de diferentes variables ambientales (Hirzel *et al.* 2002).

Los impactos que *K. daigremontiana* y *S. gigantea* pueden ocasionar en los ecosistemas áridos invadidos son considerablemente distintos. A pesar de que *K. daigremontiana* se encuentra en un área relativamente restringida dentro de la localidad de estudio, la población establecida puede afectar sustancialmente la comunidad de plantas nativas en la localidad. Esta especie puede inhibir la repoblación de cactáceas nativas por efectos alelopáticos. Además, es posible que *K. daigremontiana* ocasione la muerte de animales domésticos y silvestres por el consumo de sus partes florales, ya que las flores contienen sustancias tóxicas concentradas (Mckenzie & Armstrong 1986; Mckenzie & Dunster 1986; Mckenzie *et al.* 1987). Estas toxinas pueden también poner

en riesgo la salud de las personas que habitan en la zona. Por el contrario, *S. gigantea* está más extendida en el área de estudio, coexiste con las plantas nativas y actúa como otra planta nodriza que facilita la repoblación de cactáceas nativas, lo cual probablemente se deba a que *S. gigantea* mejora las condiciones microclimáticas para el establecimiento de plántulas nativas y las protege de la herbivoría camuflageándolas. Además, una investigación que se realizó simultáneamente a ésta, evaluó el suelo en el área de estudio, revelando que *K. daigremontiana* puede incrementar significativamente la cantidad de materia orgánica disponible, la capacidad de intercambio catiónico y la concentración de calcio, mientras que *S. gigantea* no altera significativamente las principales propiedades del suelo (N. Chacón *et al.*, datos no publicados). Los resultados sugieren que *K. daigremontiana,* además de inhibir la repoblación de plantas nativas, también puede modificar algunas propiedades del suelo, lo cual puede contribuir a la exclusión de especies nativas y favorecer la invasión de esta exótica. La capacidad invasiva de *K. daigremontiana* puede ser reforzada por el efecto inhibitorio que esta especie ejerce sobre la repoblación de algunas especies nativas, ya que hace disponible un mayor número de micrositios para el establecimiento de nuevas plántulas de esta exótica. Asimismo, el incremento en la concentración de calcio en el suelo producido por el establecimiento de *K. daigremontiana* puede favorecer su invasión, ya que esta planta puede crecer más rápido en suelos con mayores concentraciones de calcio (de Kreij & Van Leeuwen 2001). Por último, los parches de *K. daigremontiana* son mucho más densos que los de *S. gigantea*, lo cual puede estar asociado con el mayor impacto que ocasiona *K. daigremontiana* sobre la comunidad vegetal en comparación con *S. gigantea*. Apoyando la idea de Parker *et al.* (1999) de que la densidad alcanzada por una planta exótica determina su impacto sobre la comunidad receptora.

Si bien *K. daigremontiana* tiene un patrón de distribución restringido en el área de estudio con respeto a *S. gigantea*, este patrón se invierte a nivel regional. *K. daigremontiana* se encuentra en vida silvestre en diferentes zonas del país, incluyendo otras zonas áridas, mientras que *S. gigantea* parece sólo haberse establecido en la localidad de estudio. Así que a una escala más amplia *K. daigremontiana* tiene mayor probabilidad de establecerse e invadir más zonas áridas que *S. gigantea*. Además, los efectos negativos ocasionados por *K. daigremontiana* sugieren que esta especie debería tener prioridad de manejo frente a *S. gigantea*, que parece no ser nociva para este ambiente árido.

Las opciones de manejo disponibles actualmente para el control de *K. daigremontiana* involucran la extracción física y el uso de herbicidas, siendo la segunda opción la más adecuada en el área de estudio, porque los parches de esta planta pueden ser muy difíciles de extraer mecánicamente, dado a que son muy densos y de gran tamaño. El control biológico que afecte la supervivencia de plántulas de origen asexual será la mejor opción para el control de esta planta. Actualmente, la asignación de este control se encuentra en fase experimental (Witt 2004). Por otra parte, una estrategia para el control de está exótica por disminución de recursos (Blumenthal 2005) no es aplicable en *K. daigremontiana* y puede ser poco efectiva para su control, como ocurre en otras plantas invasoras (Seastedt 2007). Los recursos que parecen incrementar la invasión de *K. daigremontiana* en el área de estudio son el calcio y el suelo arcilloso (N. Chacón *et al.*, datos no publicados), pero no hay una tecnología para disminuir estos recursos. Una estrategia adicional que podría disminuir la invasión de *K. daigremontiana*, e inclusive la de *S. gigantea*, es la exclusión de los chivos; sin embargo, esta medida aunque relevante ecológicamente no es aplicable desde el punto de vista socioeconómico, ya que los

lugareños viven de la cría de caprinos. En todo caso, independientemente de la estrategia que se utilice para controlar a *K. daigremontiana*, es necesario involucrar e informar a los lugareños acerca del problema causado por esta especie con el fin de reducir el traslado de propágulos asexuales a nuevos sitios y evitar riesgos a la salud, ya que en la localidad se desconocen los efectos tóxicos de esta especie.

Por último, poco es conocido acerca del efecto del cambio global sobre el proceso de invasión de plantas exóticas. La conversión de hábitat por deforestación en la localidad podría no afectar la tasa de invasión de *K. daigremontiana* y podría disminuir la invasión de *S. gigantea,* pues ésta es una especie no pionera que requiere de plantas nodrizas. Para *K. daigremontiana* las perturbaciones que involucren el incremento de nutrientes podrían favorecer su establecimiento (Hannan-Jones & Playford 2002; N. Chacón *et al.*, datos no publicados). Otras evidencias sugieren que elevadas concentraciones de CO_2 atmosférico asociadas al cambio climático global pueden incrementar el éxito y dominancia de plantas exóticas, particularmente de anuales, en ecosistemas áridos (Smith *et al.* 2000). Por esta razón, es de esperar que el incremento de las concentraciones de CO_2 atmosférico pudieran favorecer principalmente la invasión de *K. daigremontiana*, por su condición de planta bianual.

Para concluir, esta tesis representa el primer documento científico que registra la invasión de *K. daigremontiana* y *S. gigantea* en zonas áridas del Caribe, y posiblemente sea el primer estudio formal de invasiones de plantas en estas zonas áridas. Por lo tanto, la información presentada de distribución, historia de vida, efectos y propuesta de manejo debería ser considerada como el punto de partida y de referencia para los subsiguientes estudios sobre la invasión de estas dos especies de plantas y de otras plantas exóticas que se están estableciendo o invaden ecosistemas áridos de la región caribeña. Asimismo,

este trabajo puede ser útil para identificar atributos biofísicos de las zonas áridas que las hacen vulnerables al establecimiento de plantas exóticas

Esta tesis se concentró en la evaluación de las fases iniciales del proceso de invasión, las cuáles han sido pobremente estudiadas (Puth & Post 2005). Para completar el estudio de la invasión de *K. daigremontiana* y *S. gigantea*, se propone como investigación futura la evaluación de la fase de expansión de ambas especies, lo que involucra el estudio de la tasa de dispersión de propágulos y la disponibilidad de hábitats adecuados. Asimismo, es necesario evaluar en detalle las características del hábitat, tales como perturbaciones, tipo de suelo, presencia de cuerpos de agua, etc., que podrían favorecer el proceso de invasión. En este tema, ya se han iniciado algunos estudios de suelo que permitirán definir cuáles propiedades del suelo pueden favorecer el establecimiento de las dos plantas exóticas en la localidad de estudio (N. Chacón *et al.*, datos no publicados). Finalmente, se sugiere la necesidad de invertir en el manejo de *K. daigremontiana* en el área de estudio y en otras zonas áridas, así como evaluar más detalladamente la aparente inocuidad y expansión de *S. gigantea.*

CAPÍTULO 7: LITERATURA CITADA

REPÚBLICA BOLIVARIANA DE VENEZUELA
DIRECCIÓN GENERAL
DIRECCIÓN REGIONAL LARA
INSTITUTO NACIONAL DE PARQUES

Adler LS. 2000. The ecological significance of toxic nectar. O*ikos* 91: 409-420.

Akçakaya H. 1998. *RAMAS GIS: Linking landscape data with population viability analysis (ver. 3.0)*. Setauket, New York: Applied Biomathematics.

Akçakaya H. 2005. *RAMAS GIS: Linking landscape data with population viability analysis (ver. 5.0)*. Setauket, New York: Applied Biomathematics.

Anable M, McClaran M & Ruyle G. 1992. Spread of introduced lovegrass *Eragrostis lehmanniana* in southern Arizona, USA. *Biological Conservation* 61: 181-188.

Andersen MC. 2005. Potential applications of population viability analysis to risk assessment for invasive species. *Human and Ecological Risk Assesment* 11: 1083-1095.

Andersen MC, Adams H, Hope B & Powell M. 2004. Risk assessment for invasive species. *Risk analysis* 24: 787-793.

Angevine MW & Handel SN. 1986. Invasion of forest floor space, clonal architecture and population growth in the perennial herb *Clintonia borealis*. *Journal of Ecology* 74: 547-560.

Arim M, Abades SR, Neill PE, Lima M & Marquet PA. 2006. Spread dynamics of invasive species. *PNAS* 103: 374-378.

Association IST. 1985. International rules for seed testing 1985. *Seed Science & Technology* 13: 300-520.

Bais HP, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway RM & Vivanco JM. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301: 1377-1380.

Baker H. 1955. Self-compatibility and establishment after "long distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-349.

Baker H. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24.

Baker H. 1975. Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7: 37-41.

Baldwin J. 1938. Hybrid of *Kalanchoe daigremontiana* and *K. verticillata*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 76: 343-345.

Baldwin J. 1938. *Kalanchoe*: The genus and its chromosomes. *American Journal of Botany* 25: 572-579.

Balsamo RA & Uribe EG. 1988. Leaf anatomy and ultrastructure of the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana*. *Planta* 173: 183-189.

Barad G. 1990. Pollination of stapeliads. *Cactus & Succulent Journal* 62: 130-140.

Baraza E, Zamora R & Hódar JA. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148-156.

Barthell SM & Nair SK. 2003. Establishment risk for invasive species. *Risk analysis* 24: 833-845.

Baruch Z. 1996. Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of Neotropical savannas. En: Silva, eds. *Biodiversity and Savanna ecosystem processes*. Berlin: Springer-Verlag, 79-163.

Baruch Z & Goldstein G. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO_2 assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121: 183-192.

Batygina TB, Bragina EA & Titova GE. 1996. Morphogenesis of propagules in viviparous species *Bryophyllum daigremontianum* and *B. calycinum*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 65: 127-133.

Bazzaz F. 1990. Plant-plant interactions in successional environments. En: Grace JB & Tilman D, eds. *Perspectives on plant competition*. California: Academic Press, Inc.

Beissinger SR & Westphal MI. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841.

Belnap J & Phillips SL. 2001. Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications* 11: 1261-1275.

Bertness ME & Callaway RM. 1994. Positive interactions in comunidades. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.

Bester SP. 2006. *Stapelia L.* http://www.plantzafrica.com/plantqrs/stapelia.htm. Revisado en línea: Febrero de 2007.

Blumenthal D. 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310: 243-244.

Blumenthal D & Jordan N. 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Science* 49: 509-519.

Boiteau P & Allorge-Boiteau L. 1995. *Kalanchoe (Crassulacées) de Madagascar systématique, écophysiologie et phytochimie*. Paris:

Brooker RW & Callaghan TV. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.

Brooks M. 1999. Habitat invasibility and dominance by alien annual plants in the western Mojave Desert. *Biological invasions* 1: 325-337.

Brown C & Gubb A. 1986. Invasive alien organisms in the Namib Desert, Upper Karoo and the arid and semi-arid savannas of western southern Africa. En: McDonald IAW, F.J. Kruger & A.A. Ferrar, eds. *The ecology and management of biological invasions in the southern Africa.* Oxford: Oxford University Press, 93-108.

Bruyns PV. 2002. The southern african genera of the stapeliads. *Aloe* 39: 52-63.

Buckley YM, Briese DT & Rees M. 2003. Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. II. Construction and use of an individual-based model to predict population dynamics and the effects of management strategies. *Journal of Applied Ecology* 40: 494-507.

Burd M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* 60: 83-139.

Burgess TL, Bowers JE & Turner RM. 1991. Exotic plants at the desert laboratory, Tucson, Arizona. *Madroño* 38: 96-114.

Burgman MA. 2004. Strategies for plant population viability modeling. En: Akçakaya HR, Burgman MA, Kindvall O, Wood CC, Sjögren-Gulve P, Hatfield JS & McCarthy MA, eds. *Species Conservation and Management*: Oxford University Press, 17-22.

Byrd JH & Castner JL. 2001. Insects of forensic importance. Em: Castner JL, eds. *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigations*. Washington, D.C.: CRC Press, 43-80.

Callaway RM, Kikvidze Z & Kikodse D. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89: 275-282.

Callaway RM & Pugnaire FI. 1999. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.

Campbell DR. 1989. Inflorescences size, test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany* 76: 730-738.

Caswell H. 2001. *Matrix population models*. USA: Sinauer Associates, Inc.

Chesson P, Gebauer RLE, Schwinning S, Huntly N, Wiegand K, Ernest MSK, Sher AA, Novoplansky A & Weltzin JF. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141: 236-253.

Chicoine TK, Fay PK & Nielsen GA. 1986. Predicting weed migration from soil and climate maps. *Weed Science* 34: 57-61.

Chornesky EA & Randall JM. 2003. The threat of invasive alien species to biological diversity: setting a future course. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 67-76.

Christopher JT & Holtum AM. 1996. Patterns of carbon partioning in leawes of crassulacean acid metabolism species during deacidification. *Plant Psysiology* 112: 393-399.

Cleverly JR, Smith SD, Sala A & Devitt DA. 1997. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave Desert floodplain: the role of drought. *Oecologia* 111: 12-18.

Coblentz BE. 1990. Exotic organisms: A dilemma for conservation biology. *Conservation Biology* 4: 261-271.

Collier MH, Vankat JL & Hughes MR. 2002. Dimished plant richness and abundance bellow *Lonicera maacki*, an invasive shrub. *American Midland Naturalist* 147: 60-71.

Connell JH & Slatyer RO. 1977. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

Connor JK & Rush S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum. Oecologia* 105: 509-516.

Cousens RD & Mortimer M. 1995. *Dynamics of weed populations*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.

Craine SI & Orians CM. 2004. Pitch Pine (*Pinus rigida* Mill.) invasión of Cape Cod pond shores alters abiotic environment and inhibits indigenous herbaceous species. *Biological Conservation* 116: 181-189.

Crawley MJ, Harvey PH & Purvis A. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Phiosophical Transaction Royal Society London B.* 351: 1251-1259.

Cronk CB & Fuller JL. 1995. *Plantas invasoras: la amenaza para los ecosistemas naturales.* Uruguay: Pueblos y Plantas N° 2. WWF-UK, UNESCO y Royal Botanic Gardens, Kew. Editorial Nordan Comunidad.

Cruden RW. 1977. Polle-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31.

Cruden RW. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222.

Daehler CC. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 183-211.

D'Antonio CM. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 71: 83-95.

D'Antonio CM & Mahall BE. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis,* and two native shrub species in California coastal shrub. *American Journal of Botany* 78: 885-894.

D'Antonio CM, Meyerson L & Denslow J. 2001. Research Priorities related to invasive exotic species. En: Soule M, Orians G & Boersma D, eds. *Conservation Biology: Research priorities for the coming decade*. Covelo, CA: Island Press, 59-80.

D'Antonio CM & Vitousek PM. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.

Davis AS. 2006. When does it make sense to target the weed seed bank? *Weed Science* 54: 558-565.

de Kreij C & Van Leeuwen JL. 2001. Growth of pot plants in treated coir dust as compared to peat. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32: 2255-2265.

de Pietri DE. 1992. Alien shrubs in a national park: Can they help in the recovery of natural degraded forest? *Biological conservation* 61: 127-130.

de Viena ML, Sühring S & Manly BF. 2001. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) with potential nurse plants. *Plant Ecology* 156: 193-197.

DEH. 2003. *Osphilia teniupes (Coleoptera: Curculionidae).* Department of the environment and Heritage. Australian Government. http://deh.gov.au/ biodiversity/trade-use /invitecomment/osphilia.html. Revisado en línea: abril 2007.

Dinerstein E, Olson, D Graham, D Webster, A Primm, Bookbinder S & Ledec. G. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Washington, EEUU: WWF. Banco Mundial.

Doak DF, Thomson DM & Jules ES. 2002. PVA for plants: understanding the demographic consequences of seed banks for population health. En: McCullough D, eds. *Population Viability Analysis*, 312-337.

Dobson AP & Rodríguez JP. 2001. Conservation Biology. *Encyclopedia of Biodiversity* 1: 855-864.

DOFAW. *Hawaii's most invasive horticultural plants.* http://www.state.hi.us/dlnr/dofaw/hortweeds/specieslist.htm. Revisado en línea: julio de 2002.

Dorning M & Cipollini D. 2006. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maacki*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects. *Plant Ecology* 184: 287-296.

Drake J. 2004. Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk analysis* 24: 795-802.

Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M & Williamson M. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester:

Dunbar KR & Facelli JM. 1999. The impact of a novel invasive species, *Orbea variegata* (African carrion flower) on the chenopod shrublands of South Autralia. *Journal of Arid Enviroments* 41: 37-48.

El-Ghareeb R. 1991. Vegetation and soil changes induced by *Mesembryanthemum crystallinum* L. in a Mediterranean desert ecosystem. *Journal of Arid Enviroments* 20: 321-330.

Ellstrand NC & Rosse ML. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74: 123-131.

Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. New York: John Wiley & Sons.

Evans R & Belnap J. 1999. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in arid ecosystems. *Ecology* 80: 150-160.

Evans RR, Rimer R, Sperry L & Belnap J. 2001. Exotic plant invasions alters nitrogen dynamics in arid grassland. *Ecological Applications* 11: 1301-1310.

Ewel J, O' Dowd D, Bergelson J, Daehler CC & D'Antonio CM. 1999. Deliberate introductions of species: Research needs. *BioScience* 49: 619-630.

Fajardo L. 2007. Bases ecológicas para la restauración de bosques secos tropicales en la Península de Macanao, Isla de Margarita. Instituto Venezolano de

Investigaciones Científicas. Tesis de Grado presentada como requisito parcial para optar al Título de Doctor en Ciencias mención Ecología. 176 pp.

Fonteyn PJ & Mahall BE. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology* 69: 883-886.

Funk JL & Vitousek PM. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature* 446: 1080-1081.

García D & Obeso JR. 2003. Facilitation by herbivory-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus bacata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26: 739-750.

Gilpin ME & Soulé ME. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. En: M.E. S, eds. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer associates, Inc.

Goergen E & Daehler CC. 2002. Factors affecting seedlings recruitment in an invasive grass (*Pennisetum setaseum*) and a native grass (*Heteropogon contortus*) in the Hawaiian Islands. *Plant Ecology* 161: 147-156.

Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J & Stewart-Oaten A. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80: 1118-1131.

González V. 2003. *La vegetación de la isla de Margarita y sus interrelaciones con el ambiente físico*, Isla de Margarita: Libro de resúmenes del V Congreso venezolano de ecología.

Goodfray C & Crawley MJ. 1998. Introductions. En: Sutherland W, eds. *Conservation Science and action*. USA: Blackwell Science, 39-65.

Gorchov DL & Trisel DE. 2003. Competitive effects of the invasive shrub, *Lonicera maacki* (Rupr.) Herder (Caprifoliaceae), on the growth and survival of native tree seedlings. *Plant Ecology* 166: 13-24.

Gordon DR. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8: 975-989.

Gotelli NJ. 1995. *A primer of ecology*. USA: Sinauer Associates, Inc.

Grases C & Ramírez N. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 46: 1095-1108.

Greenberg CH, Smith LM & Levey DJ. 2001. Fruit fate, seed germination and growth of an invasive vine- an experimental test of "sit and wait" strategy. *Biological Invasions* 3: 363-372.

Groner MG. 1974. Intraspecific Allelopathy in *Kalanchoe daigremontiana*. *Botanical Gazette* 135: 73-79.

Groner MG. 1975. Allelopathic influence of *Kalanchoe daigremontiana* on other species of plants. *Botanical Gazette* 136: 207-211.

Guo Q, Rundel PW & Goodall DW. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Enviroments* 38: 465-478.

Hager HA. 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139: 140-149.

Hannan-Jones MA, Lowe AJ, Scott KD, Graham GC, Playford JP & Zalucki MP. 2005. Isolation and characteriztion of microsatellite loci from mother of millions,

Bryophyllum delagoense (Crassulaceae), and its hybrid with *Bryophyllum daigremontianum*, 'Houghton's hybrid'. *Molecular Ecology Notes* 5: 770-773.

Hannan-Jones MA & Playford JP. 2002. The biology of Australian Weeds 40. *Bryophyllum* Salisb. species. *Plant Protection Quarterly* 17: 42-57.

Harper JL. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press London.

Heidinga L & Wilson SD. 2002. The impact of an invading alien grass (*Agropyron cristatum*) species turnover in native praire. *Diversity and Distribution* 8: 249-258.

Henderson S, Dawson TP & Whittaker RJ. 2006. Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography* 30: 25-46.

Heyneman AJ. 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia* 60: 198-213.

Hierro JL & Callaway RM. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant Soil* 256: 29-39.

Higgins SI & Richardson DM. 1996. A review of models of alien plant spread. *Ecological Modelling* 87: 249-265.

Higgins SI, Richardson DM & Cowling RM. 1996. Modelling invasive plant spread: the role of plant-environment interactions and model structure. *Ecology* 77: 2043-2054.

Hirzel AH, Hausser J, Chessel D & Perrin N. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.

Hobbs R & Huenneke LF. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-357.

Huber O & Alarcón C. 1988. Mapa de tipos de Vegetación de Venezuela. Caracas, Venezuela, MARNR.

Huenneke LF & Thompson JK. 1995. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conservation Biology* 9: 416-425.

Hulme PE & Bremner ET. 2006. Assesing the impat of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology* 43: 43-50.

Hutchings MJ. 1988. Differential foraging for resources and structural plasticity in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 200-203.

Hyatt LA & Araki S. 2006. Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel range. *Biological invasions* 8: 261-275.

Jaimes I & Ramírez N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination speificity. *Plant Systematics and Evolution* 215: 25-36.

Jordan WP & Nobel PS. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.

Jürguens A, Dötterl S & Meve U. 2006. The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae-Asclepioideae-Ceropegieae). *New Phytologist* 172: 452-468.

Keane & Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-176.

Keller WF. 1981. Hordenine from *Stapelia gigantea*. *Journal of Natural Products* 44: 366-367.

Knapp LB & Canham D. 2000. Invasion of an old-growth forest in New York by *Ailanthus altissima*: sapling growth and recruitment in canopy gaps. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127: 307-315.

Krivánek M & Pysek P. 2006. Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment chemes in the Czech Republic (Central Europe). *Diversity and Distribution* 12: 319-327.

Kruse M, Strandberg M & Strandberg B. 2000. Ecological effects of allelopathic plants - a Review. Silkeborg, Denmark, National Environmental Research Institute: 66.

Lahaye WS, Gutierres RJ & Akçakaya HR. 1994. Spotted owl metapopulation dynamics in southern california. *Journal of Animal Ecology* 63: 775-785.

Lake JC & Leishman MR. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226.

Lakowski L. 1993. Estudio con fines de manejo de la vegetación leñosa del Paque Nacional "Cerro Saroche", Estado Lara, Venezuela. *Biollania* 9: 91-94.

Lampo M & De Leo GA. 1998. The invasion ecology of the toad *Bufo marinus*: from South America to Australia. *Ecological Applications* 8: 388-396.

Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.

LandProtection. 2006. Mother of millions *Bryophyllum* species. Pest series. Queensland Government. Department of Natural Resources and water.

Larrea-Alcázar DM & Soriano PJ. 2006. Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* En Prensa.

Larrea-Alcázar DM & Soriano PJ. *en prensa.* Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiaridvalley in western Venezuela. *Plant Ecology.*

Larrea-Alcázar DM & Soriano PJ. *en prensa.* Columnar cacti-shrub relationships in an Andean semiaridvalley in western Venezuela. *Plant Ecology.*

Laskowski L. 1993. Estudio con fines de manejo de la vegetación leñosa del Parque Nacional "Cerro Saroche", Estado Lara, Venezuela. *Biollania* 9: 91-94.

Lawrence JG, Colwell A & Sexton OJ. 1991. The ecological impact of allelopathy in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). *American Journal of Botany* 78: 948-958.

Le Maitre DC, van Wilgen BW, Chapman RA & McKelly DH. 1996. Invasive plants and water resources in the Western Cape Province, South Africa: modeling the consequences of a lack of management. *Journal of Applied Ecology* 33: 161-172.

Lee CS, Cho HJ & Yi H. 2004. Stand dynamics of introduced black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantation underdifferent disturbance regimes in Korea. *Forest Ecology and Management* 189: 281-293.

Lenz TI & Facelli JM. 2003. Shade facilitates an invasive stem succulent in chenopod shrubland in South Australia. *Austral Ecology* 28: 480-490.

Levine JM & D' Antonio CM. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.

Levine JM, Vila M, D' Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K & Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceeding of the Royal Society of London series B, Biological sciences* 270: 775-781.

Lindenmayer DB & Lacy RC. 1995. Metapopulation viability of leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri*, in fragmented old growth ash forest. *Ecological Applications* 5: 164-182.

Lloret F, Médail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P & Hulme PE. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on mediterranean island. *Journal of Ecology* 93: 512-520.

Lloyd DG. 1965. Evolution of self-compatibility and racial defferentiation in *Leaveworthia* (Cruciferae). *Contributions of the Gray Herbarium* 195: 3-134.

Lockwood JL, Cassey P & Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 223-228.

Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.

Loope L, Sánchez P, Tarr P, Loope W & Anderson R. 1988. Biological invasions of arid land nature reserves. *Biological Conservation* 44: 95-118.

López RP. 2003. Soil seed banks in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* 168: 85-92.

Lortie CJ & Callaway RM. 2006. Re-analysis of meta-analisis:suport for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7-16.

MacDougall AS & Turkington R. 2005. Are invasive species the drivers or pasangers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86: 42-55.

Mack RN. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78: 107-121.

Mack RN. 2002. Natural barriers to plant naturalizations and invasions in the Sonoran desert. En: Tellman B, eds. *Invasive exotic species in the Sonora Region*. Tucson: The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, 63-77.

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M & Bazzaz F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.

Maestre FT, Valladares F & Reynolds JF. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.

Maestre FT, Valladares F & Reynolds JF. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and biotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94: 17-22.

Marco DE & Páez SA. 2000. Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraeae ternifolia* Montane forests of central Argentina. *Environmental management* 26: 409-419.

Marco DE, Páez SA & Cannas SA. 2002. Species invasiveness in biological invasions: a modelling approach. *Biological invasions* 4: 193-205.

Maron JL & Vilà M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361-373.

Marone L & Horno ME. 1997. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661-670.

Martin PH. 1999. Norway maple (*Acer platanoides*) invasion of a natural forest stand: understorey consequences and regeneration pattern. *Biological invasions* 1.

McCullagh P & Nelder JA. 1999. *Generalized linear models*. Monographs on statistics and applied probability 37. Segunda edición. CHAPMAN & HALL/CRC.

McEvoy PB & Coombs EM. 1999. Biological Control of plant invaders: regional patterns, field experiments, and structured ppulation models. *Ecological Applications* 9: 387-401.

Mckenzie RA & Armstrong TR. 1986. Poisoning of cattle by *Bryophyllum* plants. *Queensland Agricultural Journal* 112: 105-108.

Mckenzie RA & Dunster PJ. 1986. Hearts and flowers: Bryophyllum poisoning of cattle. *Australian Veterinary Journal* 63: 222-227.

Mckenzie RA, Franke FP & Dunster PJ. 1987. The toxicity to cattle and bufadienolide content of six Bryophyllum species. *Australian Veterinary Journal* 64: 298-301.

Meekins JF & McCarthy BC. 1999. Competitive ability of *Alliaria petiolata* (Garlic Mustard, Brassicaceae), an invasive, nonindigenous forest herb. *International Journal of Plant Science* 160: 743-752.

Menges ES. 2000. Population viability analysis in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 51-56.

Meve U & Liede S. 1994. Floral Biology and pollination in stapeliads- new results and literature review. *Plant Systematics and Evolution* 192: 99-116.

Meyer BN, Mclaughlin JL & Keller WF. 1981. Candicine from *Stapelia gigantea*. *Planta Medica* 43: 304-306.

Meyer JY & Florence J. 1996. Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvences* DC. (Melastomataceae). *Journal of Biogeography* 23: 775-781.

Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, Gilbert GS, Hufbauer RA, Klironomos JN, Maron JL, Morris WF, Parker IM, Power AG, Seabloom EW, Torchin ME & Vázquez DP. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology letters* 9: 726-740.

Mitchell CE & Power AG. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625-627.

Mollison D. 1986. Modelling biological invasions: chance, explantion, prediction. *Phiosophical of the Transaction Royal Society of London B.* 314.

Moody ME & Mack RN. 1988. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology* 25: 1009-1021.

Moragues E. 2005. Flora alóctona de las Islas Baleares.Ecología de dos especies invasoras: *Carpobrotus edulis & Carpobrotus aff. acinaciformis*. Universitat de les Illes Balears. Para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. 354 pp.

Mulej I & Strlic M. 2002. Stapeliads, morphology and pollination. *Welwitschia* 5: 6-13.

Mull JF & MacMahon JA. 1996. Factors determining the spatial variability of seed densities in a shrub-steppe ecosystem: the role of harvester ants. *Journal of Arid Enviroments* 32: 181-192.

Muller-Landau HC, Levin SA & Keymer JE. 2003. Theoretical perspectives on evolution of long-distance dispersal and the example of specialized pests. *Ecology* 84: 1957-1967.

Musil CF. 1993. Effect of invasive Australian acacias on the regeneration, growth and nutrient chemistry of South African lowland fynbos. *Journal of Applied Ecology* 30: 361-372.

Muth NZ & Pigliucci M. 2006. Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93: 188-196.

Nair MG, Epp MD & Burke BA. 1988. Ferulate esters of higher fatty alcohols and allelopathy in *Kalanchoe daigremontiana*. *Journal of Chemical Ecology* 14: 589-603.

Nassar JM & Emaldi UJ. 2004. *Cactáceas venezolanas con potencial agroecológico: producción de frutos, regeneración natural y aprovechamiento de frutos de cardón dato (Stenocereus griseus) y cardón lefaria (Cereus repandus).* Caracas: Informe técnico presentado al FONACIT.

Nassar JM & Ramírez N. 2004. Reproductive biology of melon cactus, Melocactus curvispinus (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 31-44.

Neubert MG & Parker IM. 2004. Projecting rates of spread for invasive species. *Risk analysis* 24: 817-831.

Nicolson SW & Fleming PA. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution* 238: 139-153.

Nicolson SW & Van Wyk PV. 1998. Nectar sugars in Proteaceae: Patterns and Processes. *Australian Journal of Botany*: 489-504.

Ojasti J, González E, Szeplaki E & García L. 2001. *Informe sobre las especies exóticas en Venezuela*. Caracas, Venezuela: MARNR.

Ollerton J & Liede S. 1997. Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 593-610.

Orr SP, Rudgers JA & Clay K. 2005. Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology* 181: 153-165.

Parker IM. 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications* 10: 726-743.

Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson M, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE & Goldwasser L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions* 1: 3-19.

Parker JD, Burkepile DE & Hay ME. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science*: 1459-1461.

ParksWatch. 2001. *Fortaleciendo los Parques para proteger la Biodiversidad.* http://www.parkswatch.org/main.php?l=spa. Revisado en línea: 01/03/2004.

Parra V, Vargas CF & Eguiarte LE. 1993. Reproductive Biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* 80: 153-159.

Perrins J, Williamson M & Fitter A. 1992. Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecologica* 13: 517-533.

Peters H. 2001. *Clidemia hirta* invasion at the Posh Forest Reserve: an unexpected plant invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica* 33: 60-68.

Pheloung PC, Williams PA & Halloy SR. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Enviromental Management* 57: 239-251.

Pimentel D, Lach L, Zuninga R & Morrison D. 2000. Environmental and economic cost of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-64.

Pimm SG, Russell G, Gittleman J & Brooks T. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.

Possingham HP, Lindenmayer DB & McCarthy MA. 2001. Population viability analysis., eds. *Encyclopedia of Biodiversity*, 831-842.

Proctor M, Yeo P & Lack A. 1996. *The natural history of pollination*. London: UK:HarperCollins.

Pulliam HR, Dunning JB & Liu J. 1992. Population dynamics in complex landscapes: A case study. *Ecological Applications* 2: 65-177.

Puth LM & Post DM. 2005. Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology letters* 8: 715-721.

Pyke GH & Waser NM. 1981. The production of dilute nectars by hummingbirds and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270.

Pysek P & Pysek A. 1995. Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in diferent habitats in the Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 6: 711-718.

Radford IJ & Cousens RD. 2000. Invasiveness and comparative life history traits of exotic and indigenous *Senecio* in Australia. *Oecologia* 125: 531-542.

Rambuda TD & Johnson SD. 2004. Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions* 10: 409-416.

Randall R. 2002. *Global Compendium of Weeds.* http://www.hear.org/gcw/. Revisado en línea: 20 de febrero de 2004.

Reichard SH. 1997. *What traits distinguish invasive plants from non-invasive plants?* California Exotic Pest Plant Council. Symposium Proceedings.

Reichard SH & Hamilton CW. 1997. Predicting invasions of woody plants into North America. *Conservation Biology* 11: 193-203.

Reichman OJ. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.

Reichman OJ. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran desert soils. *Journal of Biogeography* 11: 1-11.

Rejmánek M. 1989. Invasibility of plant communities. En: Williamson M, eds. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 369-388.

Rejmánek M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.

Rejmánek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25: 497-506.

Rejmánek M & Richardson DM. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.

Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ & Rejmánek M. 2000. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Review* 75: 63-93.

Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ & Rejmánek M. 2000a. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Review* 75: 63-93.

Richardson DM & Pysek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of speciesinvasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.

Roberts KJ & Anderson RC. 2001. Effect of garlic mustard (*Alliaria petiolata* (Beib.Cavara & Grande)) extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM). *American Midland Naturalist* 146: 146-152.

Rodríguez JP, Lazo R, Solorzano LA & Rojas-Suárez F, Eds. (2004). *Cartografía digital básica de las áreas naturales protegidas de Venezuela: parques nacionales, monumentos naturales, refugios de fauna, reservas de fauna y reservas de biósfera.* versión 1.0, CDROM y en línea. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Conservación Internacional Venezuela, UNESCO y Oficina Nacional de Diversidad Biológica del Ministerio del Ambiente y de los recursos naturales., Disponible en internet: http://ecosig.ivic.ve.

Ruiz-Zapata T & Arroyo MTK. 1978. Plant reproductive biology of a secundary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.

Salazar M & Gutiérrez T. 2002. Estudio de la diversidad biológica en el Parque Nacional 'Cerro Saroche'. Barquisimeto, MARNR. Dirección estadal ambiental Lara. División de diversidad biológica.: 50 pp.

Schafer C & Luttge U. 1987. Water translocation in *Kalanchoe daigremontiana* during periods of drought. *Plant, Cell and Environment* 10: 761-766.

Schenk HJ & Mahall BE. 2002. Positive and negative plant interactions contribute to a north-south-patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* 132: 402-410.

Seastedt T. 2007. Resourceful invaders. *Nature* 446: 985-986.

Sebert-Cuwillier E, Paccaut F, Chabrerie O, Endels P, Goubet O & Decocq G. 2007. Local population dynamics of invasive tree species with a complex life hystorycycle: A stochastic matrix model. *Ecological Modelling* 201: 127-143.

Shabana M, Gonaid M, Salama MM & Abdel-Sattar E. 2006. A novel Alkaloid from *Stapelia hirsuta*. *Turk Journal Chemistry* 30: 89-92.

Sher AA, Marshall DL & Taylor JP. 2002. Establishment patterns of native *Populus* and *Salix* in the presence of invasive nonnative *Tamarix*. *Ecological Applications* 12: 760-772.

Shigesada N & Kawasaki K. 1997. *Biological invasions: theory and practice*. Oxford: Oxford University Press.

Smith C, Lonsdale WM & J. F. 1999. When to ignore advice: invasion predictions and decision theory. *Biological invasions* 1: 89-96.

Smith C, Ouden JD & Müller-Schärer H. 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43: 305-312.

Smith G. 2004. *Kalanchoe* species poisoning in pets. Toxicology Brief. *Veterinary Medicine* November 2004: 933-936.

Smith R & Rivero A. 1991. Los recursos ecológicos de la zona árida de los alrededores de Barquisimeto. Capítulo VII. En: Ortega F, eds. *Ecología del estado Lara*. Portuguesa: Revista Biollania. Edición especial Nº 1.

Smith RF. 1975. Ecología de las plantas leñosas del espinar de los estados Lara y Falcón de Venezuela y clave ilustrada en bases a sus características vegetativas. *Acta Botanica Venezuelica* 10: 87-129.

Smith SD, Huxman TE, Zitzer SF, Charlet TN, Housman DC, Coleman JS, Fenstermakerk LK, Seemann JR & Nowak RS. 2000. Elevated CO^2 increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* 408: 79-82.

Sokal RR & Rohlf FJ. 1981. *Biometry*. New York: W. H. Freeman.

Sosa V & Fleming TH. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plant? En: Fleming TH & Valiente-Banuet A, eds. *Columnar cacti and their mutualists*. Arizona: Univesity of Arizona Press, 306-323.

Staples GW, Herbst D & Imada CT. 2000. Survey of invasive or potentially invasive cultivated plants in Hawai'i. *Bishop Museum Occasional Papers* 65: 1-35.

Steyermark J & Huber O. 1978. *Flora del Ávila*. Caracas, Venezuela: Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales.

Sutherland S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.

Swingle CF. 1934. The easiest plant in the world to propagate. *Journal of Heredity* 25: 73-74.

Tecco PA, Gurvich DE, Díaz S, Pérez-Harguideguy N & Cabido M. 2006. Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31: 293-300.

Thuiller W, Richardson DM, Rouget M, Proches S & Wilson JR. 2006. Interaccions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology* 87: 1755-1769.

Toelken HR & Leistner OA. 1986. *Bryophyllum delagoense. The Flowering Plants of Africa 49, pl 1938.*

Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ & Kuris AM. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.

Tucker KC & Richardson DM. 1995. An expert system for screening potentially invasive alien plants in South African Fynbos. *Journal of Enviromental Management* 44: 309-338.

UICN. 1999. *La diversidad biológica de ecosistemas de zonas secas, mediterráneos, áridos, semiáridos, de pastizales y sabanas*. Cuarta reunión del órgano subsidiario de asesoramiento científico, técnico y tecnológico. Montreal, Canadá:

Valiente-Banuet A, del Coro M, Rojas-Martínez A, Casas A, Godínez-Alvarez H, Silva C & Davila-Aranda P. 2002. Biotic Interactions and population dynamics of columnar cacti. En: Fleming TH & Valiente-Banuet A, eds. *Columnar cacti and their mutualists*. Arizona: Univesity of Arizona Press, 225-240.

Verling E, Ruiz GM, Smith LD, Galil B, Miller AW & Murphy KR. 2005. Supply-side invasion ecology: characterizing propagule pressure in coastal ecosystems. *Proceeding of the Royal Society of London series B, Biological sciences* 272: 1249-1257.

Vitousek PM. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.

Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH & Tilman DG. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7.

Vitousek PM, D' Antonio CM, Loope L, Rejmánek M & Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.

Vitousek PM & Walker LR. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.

Wadsworth RA, Collingham YC, Willis SG, Huntley B & Hulme PE. 2000. Simulating the spread and management of alien riparin weeds: are they out of control? *Journal of Applied Ecology* 37: 28-38.

Walker LR & Vitousek PM. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* 72: 1449-1455.

Webster CR, Nelson K & Wangen SR. 2005. Stand dynamics of an insular population of an invasive tree, *Acer platanoides*. *Forest Ecology and Management* 208: 85-99.

Welden CW & Slauson WL. 1986. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *Quaterly Review of Biology* 61: 23-44.

West P & Nabhan GP. 2002. Invasive plants: their occurrence and possible impact on the Central Gulf Cost of Sonora and the Midriff Islands in the Sea of Cortés. En: Tellman B, eds. *Invasive exotic species in the Sonoran Region*. Tucson: The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, 91-111.

Williams DG & Baruch Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystems consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* 2: 123-140.

Williamson MH & Fitter A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.

Wilson MF, Leigh L & Felger R. 2002. Invasive exotic plants in the Sonoran desert. En: Tellman B, eds. *Invasive exotic species in the Sonoran Region*. Tucson: The University of Arizona Press.

Witt ABR. 2004. Initial screening of the stem-boring weevil *Osphilia tenuipes*, a candidate agent for the biological control of *Bryophyllum delagoense* in Australia. *BioControl* 49: 197-209.

Wyatt R & Broyles S. 1994. Ecology and evolution of reproduction in milkweeds. *Annual Review of Ecology & Systematics* 25: 423-441.

Wyatt R, Broyles S & Lipow S. 2000. Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. *Systematic Botany* 25: 171-180.

Yurkonis KA & Meiners SJ. 2004. Invasion impacts local species turnover in a successional system. *Ecology letters* 7: 764-769.

Yurkonis KA, Meiners SJ & Wachholder BE. 2005. Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *Journal of Ecology* 93: 1053-1061.

CURRICULUM VITAE

DATOS PERSONALES

Nombre: Ileana Talía Herrera González

Lugar y fecha de nacimiento: Caracas, 13 de octubre de 1977

Nacionalidad: Venezolana

ESTUDIOS REALIZADOS

1994 Liceo Francisco Espejo, Bachiller en ciencias

2001 Universidad Central de Venezuela, Licenciado en Biología

CARGOS DESEMPEÑADOS

1998 Preparador I (Asistente de docencia I) Escuela de Biología, U.C.V. 1998.

1998-2000 Preparador II (Asistente de docencia II) Escuela de Biología, U.C.V.

2001-2007 Estudiante graduado de doctorado del I.V.I.C.

CAMPO EN QUE HA TRABAJADO Y/O PUBLICADO

Ecología de invasiones de plantas

Biología de la conservación

Distribución geográfica de plantas

HONORES Y DISTINCIONES

Becario del FONACIT de 2001-2005

Becario del I.V.I.C. de 2005-2006