

Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (morichal) en los Altos Llanos centrales venezolanos

Dispersal syndromes in a tropical palm-swamp community in the Venezuelan Llanos

NELSON RAMIREZ e YSALENY BRITO

Departamento de Botánica, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad Central de Venezuela, Apartado 20513, Caracas, Venezuela

RESUMEN

El presente trabajo analiza los síndromes de dispersión de 22 especies de plantas de una comunidad pantanosa en los Altos Llanos centrales de Venezuela. La semilla como unidad de dispersión representa el 63,6%, mientras que el 27,3% son frutos y el 9,1% mericarpos. El 81,8% de los frutos son secos y el 18,2% corresponden a otros tipos de frutos. Los frutos secos son de colores marrones, mientras que los carnosos son predominantemente de color morado. El peso de las semillas es bajo, todas por debajo de 0,12 g. La relación pericarpo/semilla por fruto es elevada, tanto en frutos secos como carnosos. Valores mayores a 1 están asociados a frutos monospermos con semillas grandes y polispermos con numerosas semillas pequeñas. A nivel comunitario se observó que hay un alto porcentaje de especies capaces de utilizar el agua como medio de dispersión (33,3%) junto con las especies ornitocóricas (36,7%), seguidas por las especies anemocóricas (26,7%) y mirmecóricas (3,3%).

Palabras claves: Morichal, síndromes de dispersión, diáspora, pericarpo, mericarpo.

ABSTRACT

Dispersal mechanisms of 22 plant species from a tropical palm-swamp community in the Venezuelan high llanos were analysed on the basis of morphological and functional characteristics of diaspores. The dispersal unit for 63.6% of the species is the seed, for 27.3% the fruit, and for 9.1% mericarps. Among fruits, 81.8% are dry and 18.2% fleshy. Dry fruits have brown colors, and most fleshy fruits are purple. Seed weight is less than 0.12 g for all plant species. The pericarp/seed ratio is high in both dry and fleshy fruit. Values lower than one are associated with monospermous fruits with large seeds or polyspermous fruits with many small seeds. Among the 22 species, 33.3% utilize water as the dispersing agent, 36.7% birds, 26.7% wind and 3.3% ants.

Key words: Palm-swamp community, dispersal syndromes, diaspore, pericarp, mericarp.

INTRODUCCION

En ecosistemas tropicales la complejidad y estructura de las comunidades están asociadas con una gran variedad de adaptaciones para la dispersión (Snow 1971, Janzen 1975). Estas adaptaciones involucran características tales como peso, dimensiones, color, forma y material de reserva, dependiendo del medio o agente dispersante. De acuerdo al grado de especialización morfológica las especies pueden ser dispersadas por uno o más agentes dispersantes (Van der Pijl 1972). Aparentemente la dispersión por animales está mejor representada y posiblemente asociada con la vegetación alta y cerrada de las diferentes comunidades de bosques tropicales (Snow 1971, Howe &

Smallwood 1982, Knight & Siegfried 1983, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). Sin embargo, la anemocoría puede ser dominante en bosques muy secos (Wikander 1984) y en regiones semidesérticas (Howe & Smallwood 1982). El hábito de las plantas también afecta los síndromes de dispersión. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1983) encontraron correlaciones positivas entre el hábito arbóreo y la sinzoocoría, endozoocoría y anemocoría. El hábito herbáceo estaba correlacionado con la epizoocoría y anemocoría, probablemente porque las semillas de plantas herbáceas tienden a ser livianas (Rockwood 1985).

Los morichales en los Altos Llanos centrales de Venezuela son unidades de vegeta-

ción predominantemente arbustivas-herbáceas, aisladas y con una alta especificidad de especies (Brito & Ramírez 1988). La condición de islas biológicas de los morichales permite analizar los síndromes de dispersión de diferentes formas de vida, con la finalidad de hacer inferencias razonables sobre la dispersión de diásporas en una comunidad de macroclima biestacional. La información al respecto es relativamente escasa en la literatura.

Area de Estudio

El presente trabajo fue realizado en una comunidad de morichal en los Altos Llanos centrales de Venezuela, situada en el Estado Guárico, aproximadamente a 17 km del sureste de Calabozo (8°56'N, 67°25'W) a una altitud de 74 m s.n.m. Dicha área corresponde a un morichal conocido como el "Morichal Largo", que colinda con el río Orituco y se encuentra bordeado por un área de sabana sometida durante años a pastoreo e intervención humana.

Los morichales se originan en las cañadas y nacientes de ríos cuyos suelos están incluidos dentro de la formación Mesa (Sarmiento & Monasterio 1968). El clima del morichal coincide con el macroclima del área; la temperatura es notablemente isotérmica, con medias anuales entre 24 y 28°C. La precipitación varía a lo largo del año, con una marcada biestacionalidad, característica de toda región llanera, con períodos de lluvia y sequía bien marcados. El período de lluvia comprende seis meses (mayo a octubre) con máxima precipitación en agosto y cuatro meses con menos de 20 mm. Abril y noviembre son considerados meses de transición (Sarmiento & Monasterio 1968, Walter & Medina 1971). La precipitación media anual es de 1.332 mm. Aunque hay una notable disminución en el nivel del agua durante el período seco, los morichales permanecen en gran parte anegados por la presencia de afluentes naturales de agua. En los morichales del sur de Calabozo han sido reportadas 114 especies (Aristiguieta 1968). De 34 especies estudiadas, más del 50% son específicas de los morichales, respecto a las sabanas circundantes (Brito & Ramírez 1988).

En la estructura de los morichales pueden distinguirse tres estratos; uno arbóreo discontinuo, representado principalmente por *Mauritia flexuosa* (Palmae); uno inter-

medio arbustivo con *Ludwigia lithospermiifolia* (Onagraceae), *Miconia stephanantera* (Melastomataceae) como elementos resalantes y el más bajo y diverso dominado por hierbas. Estas comunidades predominantemente herbáceas con palmas como elemento florístico resalante han sido descritas por Beard (1944) como pantano de palmeras. Más recientemente Pires & Prance (1985) definen estas comunidades en el Amazonas de Brasil como Buritizal (formaciones de *Mauritia*).

Los morichales se distinguen por ser comunidades que presentan cierto aislamiento respecto a comunidades similares. Las condiciones edáficas de humedad y el relieve del suelo permiten distinguir un área de vegetación predominantemente arbustiva y herbácea, las cuales recientemente se han podido destacar que están estrechamente asociadas a comunidades pantanosas de la palma *Mauritia* (Brito & Ramírez 1988).

MÉTODOS

Observaciones preliminares en el campo permitieron detectar los posibles medios de dispersión de diásporas en 22 especies de morichal. Estas especies fueron seleccionadas por ser las más representativas. En un muestreo de 1.350 m² estas especies fueron las más abundantes y frecuentes (Brito & Ramírez 1988). Además determinamos las características morfológicas, así como las dimensiones y peso de las unidades de dispersión para caracterizar los síndromes de dispersión. Por otra parte, la capacidad de flotación de las diásporas podría ser indicativa de la importancia del agua como medio de dispersión en la comunidad pantanosa. Los pesos de frutos y semillas se estimaron en veinte unidades por especie. Sobre la base de estos datos se determinó la relación pericarpo/semilla (P/S) para cada especie. Esta representa la relación entre el peso promedio de las semillas y el peso promedio del fruto (P/S = peso total del fruto-peso total de las semillas/peso total de las semillas).

La capacidad de flotación fue determinada colocando un número conocido de las diásporas (semillas, frutos o mericarpos) en un recipiente con agua durante treinta días. El tiempo y el número de unidades que permanecían flotando, así como la capacidad germinativa en condiciones sumergidas o flotantes, fueron registrados periódica-

mente. El valor acumulativo de las diásporas flotantes por unidad de tiempo sugiere la posible eficiencia del agua como agente único o complementario de dispersión. Los síndromes de dispersión se determinaron según los criterios dados por Van der Pijl (1972).

RESULTADOS

Sobre la base de los caracteres hasta ahora analizados, se estimaron las posibles adaptaciones de las diásporas para el proceso de dispersión; el peso, tamaño, color, forma, arilo, y la presencia de tejido aerenquimatoso son las adaptaciones presentes en las diásporas del morichal. Sin embargo, algunas especies no presentan adaptaciones aparentes. La capacidad de flotación estimada en porcentaje completa las características analizadas. Es notable que todas las diásporas (semillas, frutos o mericarpos) de las especies analizadas, exceptuando a *Heliconia psittacorum* tienen capacidad de flotar. Los porcentajes más altos en *Mayaca sellowiana*, *Schultesia brachyptera* y *Cuphea o'donelli*, especies de hábitat acuáticos, tienen semillas adaptadas a la dispersión por agua. Los valores más bajos corresponden a especies con frutos carnosos o secos adaptados a la dispersión biótica (Tabla 1). Asimismo, se pudo observar que sólo tres especies del total analizado presentaron un considerable porcentaje de semillas (alrededor del 40%) germinadas en condición flotante o sumergida.

Entre las 22 especies de una comunidad de morichal destacan las semillas como unidad de dispersión (N= 14; 63,6%); en contraste, frutos (N= 6; 27,3%) y mericarpos (N= 2; 9,1%) son unidades menos frecuentes. De los 81,8% de las especies que producen frutos secos, el 63,6% (N= 14) son capsulares, mientras que el 9,1% (N= 2) son de tipo legumbre y el 9,1% (N= 2) corresponden a otros tipos de frutos secos. Por otra parte, entre las 18 especies con frutos secos, 65% son dehiscentes y 35% indehiscentes. Los frutos carnosos (N= 4) son de tipo baya y representan el 18,2% de la muestra. En frutos secos predominan varios tonos de marrón; los colores más claros de marrón a cremoso son menos frecuentes. Entre los frutos carnosos predomina el color morado. Las semillas producidas en 11 especies presentan tonalidades de marrón (ver Tabla 2) y 5 especies producen semillas de color negro.

Las dimensiones estimadas oscilan entre 0,45 y 3,09 cm de largo y entre 0,23 y 1,05 cm de ancho, en frutos. Las semillas miden de 0,31 a 7,02 mm de largo y 0,22 a 5,35 mm de ancho. El tamaño de las diásporas varía más ampliamente dado que incluye frutos y semillas. De acuerdo a los síndromes de dispersión, el tamaño de las diásporas carnosas varía de 0,66 a 1,47 cm de largo y de 0,58 a 1,05 cm de ancho. Las diásporas dispersadas por el agua y ocasionalmente por aves granívoras son semillas comparativamente más pequeñas. Este grupo de diásporas varía de 0,43 a 2,71 mm de largo y de 0,28 a 4,11 mm de ancho. Las diásporas anemocóricas son frecuentemente semillas, y de tamaño menor (Tabla 2). El peso estimado en la mayoría de las diásporas es variable. En frutos, el peso seco varía de muy livianos con 0,000116 g a los de máximo peso con 0,42126 g, y en semillas es de 0,000018 a 0,129611 g (Tabla 2). De acuerdo a los síndromes de dispersión el peso de los frutos carnosos varía de 0,01 a 0,40 g. Los pesos de frutos y semillas pequeñas dispersadas por el agua u otro mecanismo adicional varían desde 0,0001 a 0,05 g en los mericarpos de *Aeschynomene pratensis*. Las diásporas anemocóricas presentan los menores pesos (Tabla 2).

La relación pericarpo/semilla (P/S) es variable de acuerdo a la especie. Valores superiores a 1 responden a una mayor utilización de energía en producción de tejido carnoso asociado con una dispersión biótica con valores entre 1,03 y 3,94, o frutos secos con tejido rígido de protección, asociados a la dispersión por agua o aire. Los valores de P/S varían entre 1,5090 y 5,5988 e incluyen especies con pocas semillas como *Caperonia pallustris*, *Croton hirtus*, *Hyptis conferta*, *Mayaca sellowiana* y *Rechsteineria ignea* (Tabla 1). Los valores menores que 1 corresponden a especies con frutos secos o carnosos, las cuales invierten mayor energía en la producción de numerosas semillas pequeñas (*Clidemia capitellata*, *Desmoscelis villosa*, *Pterolepis glomerata*, *Xyris laxifolia* y *X. savanensis*) o con pocas semillas grandes de mayor peso (*Aeschynomene pratensis*, *Hyptis dilatata*, *Mimosa camporum*, *Cuphea o'donellii*, *Diodia multiflora*, *Heliconia psittacorum*, *Rhynchospora barbata* y *R. velutina*). En este grupo, los síndromes de dispersión pueden ser bióticos (aves y hormigas) o abióticos (agua y viento) (Tabla 1).

TABLA 1

Características morfológicas de frutos y semillas de 22 especies del morichal.
Morphological characteristics of fruits and seeds from 22 plant species from the morichal.

Forma de vida	Promedio de semilla/fruto	Relación pericarpo/semillas	Unidad de dispersión	Adaptación	% de flotabilidad	Síndrome
ARBOLES						
<i>Vismia falcata</i>	118,35	3,94	Fruto	Color	78,0 (S)	O
ARBUSTOS						
<i>Clidemia capitellata</i> var. <i>dependes</i>	643,76	0,53	Fruto	Color	92,7 (S)	O
<i>Ludwigia lithospermifolia</i>	1688,20	3,74	Semilla	Peso y tamaño	84,4 (S)	A
<i>Miconia stephanantera</i>	74,08	1,03	Fruto	Color	59,7 (S)	O
SUFRUTICES						
<i>Caperonia pallustris</i>	3,00	1,62	Semilla	SAA	94,4 (S)	H - O
<i>Croton hirtus</i>	2,36	3,34	Semilla	SAA	93,1 (S)	O - H
<i>Cuphea o'donellii</i>	2,77	0,82	Semilla	SAA	98,2 (S)	O - H
<i>Desmoscelis villosa</i>	383,50	0,41	Semilla	SAA	93,4 (S)	O - H
<i>Hypsis conferta</i> var. <i>angustifolia</i>	2,77	1,51	Semilla	Arilo	76,2 (S)	M
<i>Hypsis dilatata</i>	2,46	0,99	Semilla	SAA	88,8 (S)	O
<i>Mimosa camporum</i>	2,39	0,71	Mericarpo	Forma	68,7 (ME)	O
<i>Rechsteineria ignea</i>	1544,73	2,22	Semilla	Ala	94,0 (S)	A
<i>Sauvagesia rubiginosa</i>	24,33	ND	Semilla	Peso y tamaño	98,5 (S)	A
HIERBAS						
<i>Aeschynomene pratensis</i> var. <i>caribaeae</i>	5,74	0,10	Mericarpo	Forma	70,6 (ME)	H
<i>Diodia multiflora</i>	2,77	0,82	Semilla	Forma	96,0 (S)	H
<i>Heliconia psittacorum</i>	2,11	0,54	Fruto	Color	00,0 (S)	O
<i>Mayaca sellowiana</i>	11,34	5,60	Semilla	Aerenquima	98,1 (S)	H
<i>Pterolepis glomerata</i>	503,74	0,40	Semilla	Forma	96,7 (S)	H
<i>Rhynchospora barbata</i>	1,00	ND	Fruto	Peso	96,5 (F)	A
<i>Rhynchospora velutina</i>	1,00	ND	Fruto	Peso	96,4 (F)	A
<i>Xyris laxifolia</i> var. <i>delta</i>	404,90	0,39	Semilla	Peso y forma	96,0 (S)	A
<i>Xyris savanensis</i>	367,13	0,34	Semilla	Peso y forma	87,1 (S)	A

H = Hidrocoria; O = Ornitocoria; A = Anemocoria; M = Mirmecoria; S = Semilla; F = Fruto; ME = Mericarpo; ND = No disponible; SAA = Sin adaptación aparente.

TABLA 2

Síndromes de dispersión de las diásporas de 22 especies de plantas del morichal.
Dispersal syndromes of 22 plant species from the morichal.

FORMA DE VIDA ESPECIE (FAMILIA)	Tipo Morfológico	Color		Dimensiones				Peso (g)		
		Fruto	Semilla	Fruto (cm)		Semilla (mm)		Fruto	Semilla	
				Largo	Ancho	Largo	Ancho			
ARBOLES										
<i>Vismia falcata</i> Rusby (GUTTIFERAE)	Baya	(C)	Marrón	Negra	1,47	1,05	2,678	0,810	0,4079	0,000695
ARBUSTOS										
<i>Clidemia capitellata</i> (Bompl.) D. Don var. <i>dependens</i> (Don) Macbr. (MELASTOMATACEAE)	Baya	(C)	Morado	Ambar	0,98	0,64	0,613	0,340	0,0101	0,000030
<i>Ludwigia lithospermifolia</i> (Mich.) Hars (ONAGRACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	1,20	0,60	0,857	0,331	0,2737	0,000037
<i>Miconia stephanantera</i> Ule (MELASTOMATACEAE)	Baya	(C)	Morado	Ambar	0,66	0,58	0,870	0,468	0,0105	0,000717
SUFRUTICES										
<i>Caperonia pallustris</i> (L.) St. Hil. (EUPHORBIACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón-Verde	Marrón	0,46	0,77	2,366	2,428	0,517	0,006294
<i>Croton hirtus</i> L'. Herit (EUPHORBIACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	0,45	0,34	2,240	3,040	0,0441	0,004301
<i>Cuphea o'donellii</i> Lourt. (LYTHRACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	0,55	0,22	1,834	1,446	0,0040	0,001673
<i>Desmoscelis villosa</i> (Aubl.) Naud. (MELASTOMATACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	1,02	0,51	0,414	0,298	0,2854	0,000528
<i>Hyptis conferta</i> Pohl ex Benth. var. <i>angustifolia</i> Benth. (LABIATAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Negra	0,91	0,25	1,406	0,612	0,0014	0,000172
<i>Hyptis dilatata</i> Benth. (LABIATAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	0,53	0,23	0,591	0,285	0,0009	0,000199
<i>Mimosa camporum</i> Benth. (LEGUMINOSAE, MIMOSOIDEAE)	Legumbre	(S)	Marrón	Marrón	0,96	0,33	2,750	1,965	0,0263	0,006462
<i>Reichsteineria ignea</i> (Mart) Fritsch. (GESNERIACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Marrón	1,81	0,77	1,811	0,274	0,0925	0,000018
<i>Sauvagesia rubiginosa</i> St. Hil (OCHNACEAE)	Cápsula	(S)	Crema	Marrón	ND	ND	0,309	0,294	ND	0,000021
HIERBAS										
<i>Aeschynomene pratensis</i> var. <i>caribaeae</i> Rub. (LEGUMINOSAE, PAPILIONOIDEAE)	Legumbre- Lomento	(S)	Marrón	Negra	3,09	0,43	2,660	4,110	0,0527	0,008208
<i>Diodia multiflora</i> DC. (RUBIACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Negra	0,94	0,23	2,710	1,715	0,0036	0,000996
<i>Heliconia psittacorum</i> L. f. (MUSACEAE)	Baya	(C)	Morado	Marrón	1,04	0,87	7,015	5,325	0,3983	0,127600
<i>Mayaca sellowiana</i> Kunth. (MAYACACEAE)	Cápsula	(S)	Beige	Negra	0,79	0,57	2,093	0,725	0,0242	0,000321
<i>Pterolepis glomerata</i> (Rottb) Miq. (MELASTOMATACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Ambar	1,16	0,45	0,430	0,320	0,0158	0,000425
<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth. (CYPERACEAE)	Aquenio	(S)	Marrón	Marrón	ND	ND	2,650	0,850	0,0001	ND
<i>Rhynchospora velutina</i> (Kunth.) Boeck (CYPERACEAE)	Aquenio	(S)	Marrón	Ambar	ND	ND	2,400	1,495	0,0011	ND
<i>Xyris laxifolia</i> Martius var. <i>Delta</i> (XYPERACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Ambar	0,84	0,63	0,697	0,242	0,0084	0,000069
<i>Xyris savanensis</i> Miguel (XYRIDACEAE)	Cápsula	(S)	Marrón	Ambar	0,76	0,55	0,624	0,219	0,0071	0,000049

S = Seco; C = Carnoso; ND = No disponible.

Finalmente, es posible establecer que el síndrome de ornitocoría es predominante en esta comunidad. Además de las especies que producen frutos carnosos dispersados por aves, otras especies que no tienen adaptaciones aparentes para la dispersión, puedan ser ocasionalmente dispersadas por pájaros granívoros, o alternativamente transportadas por el agua. La comunidad de morichal puede ser caracterizada por la dominancia de agentes abióticos sobre los agentes bióticos (Figura 1).

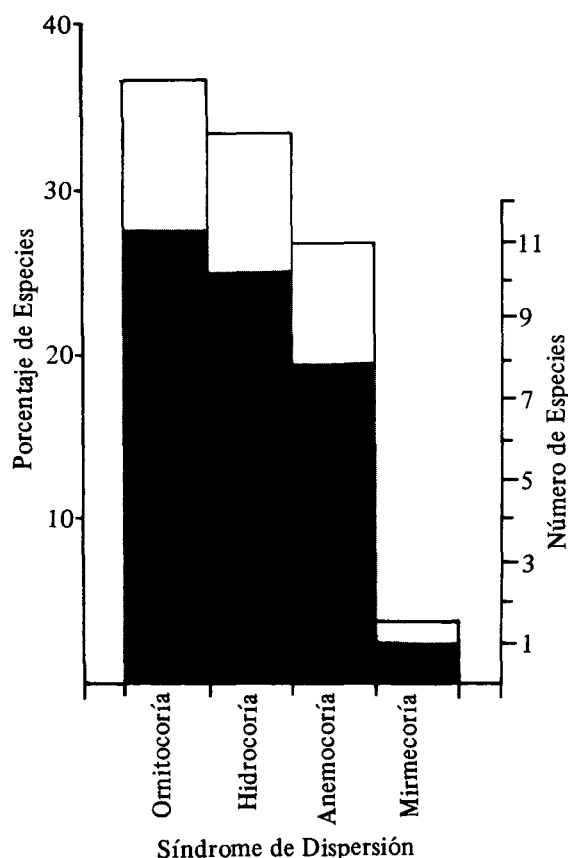


Fig. 1: Porcentaje de especies según síndrome de dispersión de plantas dispersadas por los distintos mecanismos de dispersión. Barras negras: número de especies; barras blancas: porcentaje de especies. Percentage of plant species according to dispersal syndrome dispersed by different agents. Black bars, species number; white bars, species percentage.

DISCUSION

Varios autores coinciden en señalar que la estructura y complejidad de la vegetación en ecosistemas tropicales involucran una serie de interrelaciones que resultan en una amplia gama de adaptaciones para la dispersión (Snow 1971, Janzen 1975, Howe

1977, 1979, Howe & Smallwood 1982, Augspurger 1983). Van der Pijl (1972) postula que las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y anatómicas están asociadas a los medios de dispersión. La dispersión de diásporas involucra adaptaciones en cuanto a peso y tamaño. En este sentido, Salisbury (1942) asocia el tamaño y peso de la diáspora dispersada por el viento a comunidades abiertas. Las adaptaciones para una dispersión biótica están asociadas con algunas características (o combinaciones de éstas) como el color, olor, material de reserva, excrecencias protectoras, tamaño, etc. (Howe & Smallwood 1982). Además, Van der Pijl (1972) argumenta que la ausencia aparente de adaptaciones en las diásporas conlleva una falta de discriminación por parte del agente dispersor y generalmente la dispersión es de tipo endozocórica. Además, las diásporas pueden ser polícoras (la dispersión ocurre por varios agentes bióticos).

El análisis de los síndromes de dispersión en la comunidad de morichal muestra que de 22 especies estudiadas, en el 63,6% de los casos la dispersión ocurre a través de semillas y en el resto, por el fruto; más del 80% de los frutos son secos. Evidentemente las especies muestran poca especialización morfológica para la dispersión. En bosques tropicales se ha reportado una alta proporción de especies con frutos carnosos adaptados a la dispersión por aves y mamíferos (Howe & Smallwood 1982, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). Los gremios de animales de alimentación generalista fueron encontrados dominantes en plantas herbáceas (May 1982). Además, las plantas herbáceas y arbustivas frecuentemente producen semillas más livianas que los árboles (Rockwood 1985). La fructificación prolongada está asociada con agentes poco específicos, de modo que la disponibilidad de frutos y semillas cubre un tipo de estrategia oportunista o poco selectiva (Snow 1981). En el morichal, los períodos de fructificación son extensos, no menores de cuatro meses; en algunas especies (*Melochia villosa*, *Desmoscelis villosa*, *Xyris savanensis*, *X. laxifolia*, *Pterolepis glomerata*) los frutos persisten en la planta por largos períodos, incluso hasta la próxima floración (Ramírez & Brito 1987). La ausencia de colores vivos, combinaciones de colores y escasez de frutos carnosos puede en principio sugerir que los medios de dispersión son poco selectivos en el proceso.

Las dimensiones estimadas de frutos y semillas así como su peso son pequeños y más bien corresponden al hábito herbáceo (Rockwood 1985). Estas especies frecuentemente son autocóricas y anemocóricas (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). Baker (1972) discute que las variaciones en peso están relacionadas con factores ambientales, tales como temperatura, humedad del suelo o altitud; señala además, que el peso de la semilla aumenta con un incremento en la sequía del suelo. En el morichal, probablemente el régimen hídrico de humedad permanente en el suelo es un factor ambiental importante. El costo energético en producción de frutos y semillas en las especies del morichal está más asociado con una mayor utilización de la energía en producir numerosas semillas y poco tejido protector. Un número menor de especies producen pocas semillas relativamente grandes en frutos con pericarpos delgados, y semillas relativamente grandes en frutos carnosos. De esta manera pueden maximizar la recompensa o costo de la dispersión.

Se han establecido diferentes patrones en los procesos de dispersión en plantas de ecosistemas tropicales (Snow 1981). La frecuencia de los síndromes de dispersión en los trópicos asocia la dispersión biótica con ecosistemas cerrados de bosques, donde la mayoría de las especies arbóreas son dispersadas por aves y mamíferos (Howe & Smallwood 1982, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). En contraste, las comunidades predominantemente herbáceas (incluyendo comunidades pioneras) se caracterizan por la presencia de diásporas pequeñas y livianas con mecanismos de dispersión predominantemente abióticos (Dansereau & Lems 1957, Opler *et al.* 1980, Howe & Smallwood 1982). En el morichal, las condiciones ambientales son un factor determinante en los mecanismos de dispersión. La vegetación baja y abierta predomina en este ecosistema aun cuando no es vegetación colonizadora y ello favorece la dispersión por el viento. Las distancias de separación entre morichales (la distancia promedio entre morichales en los Altos Llanos centrales de Venezuela es de $25,91 \pm 18,25$ km; calculado de Blydenstein 1962) puede limitar la dispersión por el viento, pero las diminutas diásporas anemocóricas podrían superar estas distancias. En contraste, el agua parece ser un medio de dispersión más efectivo a larga distancia

y a corta distancia, puesto que el morichal colinda con el río Orituco, a lo largo del cual se establecen otros morichales y es posible la dispersión de semillas. La dispersión biótica ocurre mayormente por aves frugívoras, hormigas, y ocasional o accidentalmente por aves granívoras. La disponibilidad de agua en los morichales durante todo el año promueve que numerosos animales visiten dicha comunidad, más frecuentemente durante la estación seca. Probablemente, esta característica contribuye a la dispersión por animales.

Es importante destacar, de acuerdo a todas las características señaladas, que en los morichales probablemente exista una dualidad de medios de dispersión. Un alto porcentaje de las semillas de las diferentes especies tiene gran capacidad de flotar, incluso en aquellas adaptadas a la dispersión por aves. Esto nos lleva a concluir que posiblemente varias especies garantizan la colonización mediante dos o más agentes dispersantes. Esto resulta una ventaja adaptativa en el morichal si se toma en cuenta que el flujo de polen está considerablemente restringido entre estas comunidades, por la separación entre estas formaciones vegetales, y porque existe una gran especificidad de hábitat entre las especies que se encuentran en los morichales (Brito & Ramírez 1988).

AGRADECIMIENTOS

Deseamos dar las gracias por la identificación de los especímenes botánicos a: J.J. Wurdack, J. Steyermark, G. Agostini, A. Castillo, C. Cristóbal, R. Vahl y L. de Cárdenas; por la ayuda prestada en el trabajo de campo a: G. Leal, O. Hokche, D. Vásquez, G. Rodríguez, M. Brito. A M. López y a C. Gil por el trabajo mecanográfico y los gráficos; a A. Herrera por sus correcciones lingüísticas y a Peter Feinsinger y Juan Armesto, quienes arbitraron cuidadosamente el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ARISTIGUIETA L (1968) Consideraciones sobre la flora de los morichales al norte del río Orituco. *Acta Botánica Venezolana* 3: 3-22.
- AUGSPURGER CK (1983) Wind dispersal of fruit with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*, Leguminosae). *American Journal of Botany* 70: 1031-1037.
- BAKER HG (1972) Seed weight in relation to environmental condition in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- BEARD JS (1944) Climax vegetation in Tropical America. *Ecology* 25: 127-128.
- BLYDENSTEIN J (1962) La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 102: 139-206.

- BRITO Y & N RAMIREZ (1988) Algunas características estructurales y especificidad de la vegetación en una comunidad pantanosa de los altos llanos centrales venezolanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 145: 15-35.
- DANSEREAU P & K LEMS (1957) The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montréal* 71: 5-52.
- GOTTSBERGER G & I SILBERBAUER-GOTTSBERGER (1983) Dispersal and distribution in the Cerrado Vegetation of Brazil. *Sonderband Naturwissenschaftliche. Vereinigung. Hamburg.* 7: 315-352.
- HOWE HF (1977) Bird activity and seed dispersal of a Tropical Wet forest tree. *Ecology* 58: 539-549.
- HOWE HF (1979) Fear and frugivory. *American Naturalist* 114: 925-931.
- HOWE HF & J SMALLWOOD (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- JANZEN DH (1975) Ecology of plants in the tropics. *Studies in Biology* Nº 58. The Camelot Press Ltd., Southampton.
- KNIGHT RS & WR SIEGFRIED (1983) Inter-relationships between type, size and colour of fruits and dispersal in Southern African trees. *Oecologia* 56: 405-412.
- MAY PG (1982) Secondary succession and breeding bird community structure: Patterns of resource utilization. *Oecologia* 55: 208-216.
- OPLER PA, HG BAKER & GW FRANKIE (1980) Plant reproductive characteristics during secondary succession in Neotropical lowland forest ecosystems. *Biotrópica* sup. 12: 40-46.
- PIRES JM & GT PRANCE (1985) The vegetation types of the Brazilian Amazon. Key environments: Amazonia. In: GT Prance and TE Lovejoy (eds.) 110-145. Pergamon Press, New York.
- RAMIREZ N & Y BRITO (1987) Patrones de floración y fructificación en una comunidad pantanosa tipo morichal (Calabozo-Guarico, Venezuela). *Acta Científica Venezolana* 38: 376-381.
- ROCKWOOD LL (1985) Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in Neotropical forest. *Biotropica* 17: 32-39.
- SALISBURY J (1942) The reproductive capacity of plants. G Bell & Sons, London.
- SARMIENTO G & M MONASTERIO (1968) Corte ecológico del estado Guárico. *Contribución Nº 51 de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28: 115-116.
- SNOW DW (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SNOW DW (1979) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotrópica* 13: 1-14.
- VAN DER PIJL (1972) Principles of dispersal in higher plants. (2nd ed.). Springer Verlag, New York.
- WALTER H & E MEDINA (1971) Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119/120: 212-240.
- WIKANDER T (1984) Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotrópica* 16: 276-283.