

Ségrégation en populations des cactacées

ITALO SEREY E. * et JAVIER SIMONETTI Z. **

RÉSUMÉ

Les relations spatiales, la phénologie de la floraison et la surface photosynthétisante ont été étudiées dans des populations de *Trichocereus litoralis* et de *Neoporteria subggibosa*. On a constaté une ségrégation spatiale entre les populations de *T. litoralis* et de *N. subggibosa*, lesquelles diffèrent en outre, en ce qui concerne les dates de floraison et la surface photosynthétisante. Ces résultats sont considérés comme correspondant à des différences à l'intérieur de la niche hyper-espace de la communauté.

MOTS-CLÉS : *Cactacées - Populations - Concurrence.*

SUMMARY

The spatial relationships, flowering time and photosynthetic surface area of both *Trichocereus litoralis* and *Neoporteria subggibosa* populations are studied. The populations of *T. litoralis* and *N. subggibosa* are spatially segregated from each other. Furthermore, they differ in both flowering time and photosynthetic surface area. This results are considered as differences within the niche hyperspace of community.

KEY-WORDS: *Cactaceas - Populations - Segregation.*

Une des propriétés des populations dans la nature est la variation temporelle du nombre et de la structure des âges, qui est le reflet de leur dynamique. Une autre propriété, fréquemment oubliée, est leur structure spatiale (PIELOU, 1974). Chacune de ces propriétés est affectée par la communauté où elles habitent (SEREY *et al.*, 1980).

Il a été signalé que les populations de *Trichocereus litoralis* (Joh.) Looser et de *Neoporteria subggibosa* (Haw.) Br. et R. ont une structure éco-morphologique très semblable (SEREY, 1978). Ce fait permet de supposer qu'elles sont potentiellement des populations compétitives. Dans son analyse, SEREY (1978) n'inclut ni la structure spatiale ni la variation temporelle de certains processus périodiques des populations étudiées. Ces variables peuvent être traitées comme des axes de différenciation à l'intérieur d'une communauté (WHITTAKER, 1975).

Pour expliquer la coexistence des populations de ces cactacées, il faut nécessairement qu'elles se trouvent, pour le moins, situées de façon différente sur un axe de la communauté (WHITTAKER, 1975 : 78). L'objet de cette étude est de montrer l'existence d'une ségrégation tant en ce qui concerne leur disposition spatiale que l'utilisation des ressources dans le temps.

La détection de la ségrégation spatiale entre les populations de *T. litoralis* (*Tl*) et *N. subggibosa* (*Ns*) a été faite en mesurant la fréquence du voisinage le plus proche

* Laboratorio de Ecología, Departamento de Biología, Universidad de Chile. Casilla 130-V, Valparaíso, Chile.

** Laboratorio de Ecología, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D. Santiago, Chile.

pour les quatre combinaisons possibles : *Tl-Tl*, *Tl-Ns*, *Ns-Tl* et *Ns-Ns*. On considère comme individu de base celui qui est le plus proche d'un point choisi au hasard (PIELOU, 1961).

En même temps, on a observé la fréquence de l'état phénologique de 74 individus de *T. litoralis* et 78 de *N. subggibosa*.

On a calculé la surface photosynthétique assimilatrice (*PSA*) de 30 individus de chaque population. Sur chaque individu on a mesuré le nombre de branches de la tige, leurs longueur et largeur. La surface a été calculée par l'approximation des tiges à un cylindre, car chaque branche a un diamètre constant.

L'échantillonnage a été fait sur des dunes fixées proches de Quintero (Valparaíso) au mois de septembre à la fin de l'hiver. Toutes les mesures ont été faites sur un même ensemble d'individus.

Les nombres observés des combinaisons du plus proche voisinage sont indiqués dans le tableau I. Les valeurs les plus élevées se trouvent entre voisins de la même espèce. Les valeurs théoriques de chaque combinaison sont mentionnées entre parenthèses. La valeur $\chi^2 = 0,0139$ ($P < 0,05$) indique qu'il y a ségrégation spatiale entre les populations (cf. PIELOU, 1961).

TABLEAU I

Valeurs des plus proches voisins entre T. litoralis et N. subggibosa. Les valeurs supérieures indiquent le nombre observé des combinaisons du plus proche voisinage. Les valeurs théoriques sont mentionnées entre parenthèses.

		Plante base		
		<i>T. litoralis</i>	<i>N. subggibosa</i>	
Plus proche voisinage	<i>T. litoralis</i>	66 (45,07)	13 (33,93)	79
	<i>N. subggibosa</i>	27 (47,93)	57 (36,07)	84
		93	70	163
		$\chi^2 = 0,0139$ $P < 0,05$		

Le tableau II montre les fréquences des individus en fleurs de chacune des espèces. La différence des fréquences est significative selon l'épreuve des proportions : $0,435 < (0,446) < 0,457$ ($P < 0,05$) (SNEDECOR & COCHRAN, 1967). Ce résultat permet de supposer que les deux populations ne fleurissent pas au même temps.

La surface photosynthétique assimilatrice de *T. litoralis* (moyenne $3\,102,94 \text{ cm}^2 \pm 556,85 \text{ ES}$) est statistiquement différente de celle de *N. subggibosa* (moyenne $545,19 \text{ cm}^2 \pm 52,58 \text{ ES}$) : $t = 3,826$ ($P < 0,05$).

TABLEAU II

État phénologique du *T. litoralis* et *N. subggibosa* : fréquence des individus en fleur et sans fleur.

	En fleur	Sans fleur	Proportion
<i>T. litoralis</i>	3	71	0,04225
<i>N. subggibosa</i>	38	40	0,95000

Différence des proportions : $0,435 < (0,446) < 0,457$ $P < 0,05$.

YEATON & CODY (1976) ont proposé qu'une PSA élevée implique nécessairement soit un système racinaire plus grand ou plus efficace pour obtenir l'eau du sol, soit un microhabitat plus humide.

Les observations du terrain nous montrent que *N. subggibosa* se situe de préférence au sommet des dunes, donc plus xérique, tandis que *T. litoralis* se trouve plus bas, donc en milieu plus mésique.

Ceci est en accord avec les idées de YEATON & CODY (1976). En plus, le système racinaire de *Neoporteria* est plus réduit que celui de *Trichocereus* (SEREY, 1978).

Le fait que la floraison s'opère de manière indépendante suggère que les ressources du milieu sont utilisées séparément dans le temps. L'époque de floraison de *N. subggibosa* est antérieure à celle de *T. litoralis*, et cela en raison des conditions topographiques.

L'épreuve de ségrégation spatiale nous montre que ces deux populations superposées dans la même surface sont séparées sur le plan horizontal, d'une manière telle qu'elles profitent de l'espace de façon complémentaire. L'ensemble de ces faits permet la coexistence de leurs populations.

L'analyse de la structure éco-morphologique de ces deux espèces faite par SEREY (1978) suggère qu'elles sont potentiellement compétitives; néanmoins elles cohabitent dans une même communauté.

Il résulte de notre étude que deux populations d'espèces structurellement semblables utilisent l'espace, le temps et les ressources de la communauté de façon distincte.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de WHITTAKER (1975) selon laquelle les espèces à l'intérieur d'une communauté ont tendance à être complémentaires plutôt qu'à devenir compétitrices directes. On peut dire, que les populations de *T. litoralis* et *N. subggibosa* sont différenciées dans la niche-hyperespace de la communauté (cf. SABO & WHITTAKER, 1979), ce qui permet d'expliquer leur coexistence.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été partiellement financée par « Servicio de Desarrollo Científico y Creación Artística, U. de Chile ». H. Van HASSELT a participé à la traduction de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

- PIELOU E., 1961. — Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationships. *J. Ecol.*, **49**, 255-259.
- PIELOU E., 1974. — *Population and Community Ecology*. Gordon & Breach Publishers, New York, VIII + 421 p.
- SABO S. & WHITTAKER R., 1979. — Bird niches in a subalpine forest: an indirect ordination. *Proc. Natl. Acad. Sc. U. S. A.*, **76**, 1338-1342.
- SEREY I., 1978. — *La végétation des dunes de Quintero au nord de Valparaíso (Chili)*. Thèse, U. de Rennes, France, 160 p.
- SEREY I., BUSTAMANTE R. & GUERRERO I., 1980. — Competencia intraespecífica en plantas de las Dunas de Quintero. II. *Baccharis concava* Pers. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, déposé.
- SNEDECOR G. & COCHRAN W., 1967. — *Statistical Methods*. 6^e éd. The Iowa State University Press, Iowa, 593 p.
- WHITTAKER R., 1975. — *Communities and Ecosystems*. 2^e éd. Ed. MacMillan, New York, 385 p.
- YEATON R. & CODY M., 1976. — Competition and spacing in plant communities: The Northern Mohave Desert. *J. Ecol.*, **62**, 689-696.

Food Preferences by *Octodon degus* (Rodentia Caviomorpha): Their Role in the Chilean Matorral Composition

Javier A. Simonetti and Gloria Montenegro

Instituto de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile,
Casilla 114-D, Santiago, Chile

Summary. The food preferences of *Octodon degus* are examined in laboratory test. Results indicate that degus prefer new rather than mature leaves of Chilean matorral shrubs, and that degus do not discriminate between new leaves (equivalents of shrub seedlings) of different shrub species. The significance of degus preferences in relation to matorral composition is discussed.

Introduction

Central Chile matorral is dominated by evergreen sclerophyllous shrubs over a stationnal herbaceous layer (see Mooney 1977). Predominant shrubs are *Colliguaya odorifera*, *Kageneckia oblonga*, *Quillaja saponaria* and *Lithraea caustica* (see Mooney 1977).

The effects of herbivorous small mammals on the matorral vegetation depend on the following herbivores' niche dimensions: microhabitat utilization and food preferences (Fuentes and Simonetti 1981). The distribution and abundance of plant species, and the composition of the plant community can be affected by herbivores (Harper 1969, Fuentes and Etchégaray 1981).

It has been shown that, in the Chilean matorral, the native rodent *Octodon degus* restricts its foraging activity to the neighbourhood of protecting bushes or stone walls (Glanz 1977; Fuentes and Le Boulengé 1977; Jaksic et al. 1979). Fuentes and Jaksic (1981; see also Fuentes and Simonetti 1981) have experimentally shown that degus are capable of killing seedlings of *Quillaja saponaria*, growing near their refuges. Hence, prior to the introduction of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), degus could have modified the spatial distribution of shrubs as *Q. saponaria*. At present, rabbits are responsible for seedling mortality both beneath and between shrubs, thus altering the natural renewal of the matorral (Fuentes and Jaksic 1981; Fuentes and Simonetti 1981; see also Simonetti and Fuentes 1981).

We report here the results of an experiment designed to test two hypotheses on the feeding preferences of *O. degus*. The first hypothesis is that *O. degus* does not discriminate between mature leaves of shrubs and seedlings, therefore the impact of this rodent upon seedlings will depend on their relative abundance as compared to the number of mature leaves available.

The second hypothesis is that *O. degus* does not have feeding preferences to the particular seedlings of various shrub species.

Materials and Methods

Fuentes and Simonetti (1981; see also Simonetti and Montenegro 1980) have shown that degus prefer to eat mature leaves of *Colliguaya odorifera* rather than of *Quillaja saponaria*, and that it does not discriminate between *C. odorifera* and *Kageneckia oblonga* or between *K. oblonga* and *Q. saponaria* leaves. Then, for degus, the most palatable mature leaves would be those of *C. odorifera* followed by *K. oblonga* and *Q. saponaria*.

To determine if degus feed selectively on seedlings of these shrubs, we offered the same amount (g) of fresh new and mature leaves of two shrub species at a time (see Table 1). This simple procedure allowed us to verify if degus discriminate between new and mature leaves and if they prefer some specific shrub seedling. Unpublished data of G. Montenegro support the criterion that new leaves and seedlings are equivalent in terms of morphology and leaf density (see Montenegro et al. 1980).

Leaves were weighed before and after feeding; the difference

Table 1a. Amount (g) of leaves eaten by captive *Octodon degus*. Figures are mean \pm two standard error; *n* is the sample size

Shrub	Leaves		<i>n</i>
	mature	new (seedling)	
<i>Colliguaya odorifera</i>	0.26 \pm 0.10	0.70 \pm 0.08	24
<i>Kageneckia oblonga</i>	0.32 \pm 0.28	0.79 \pm 0.16	14
<i>Quillaja saponaria</i>	0.28 \pm 0.20	0.58 \pm 0.24	10

Table 1b. Differences in the consumption of leaves by *Octodon degus*. Values are the probability in which the two means of shrub leaves consumed are statistically different

Shrub	leaves	<i>C. odorifera</i>		<i>K. oblonga</i>		<i>Q. saponaria</i>	
		new	mature	new	mature	new	
<i>C. odorifera</i>	mature	≤ 0.001	> 0.11	≤ 0.001	> 0.86	≤ 0.001	
	new	–	≤ 0.001	> 0.76	≤ 0.001	> 0.32	
<i>K. oblonga</i>	mature		–	≤ 0.001	= 0.10	≤ 0.001	
	new			–	≤ 0.001	> 0.24	
<i>Q. saponaria</i>	mature				–	< 0.01	

between weights, corrected for dehydration, corresponds to the amount consumed. Leaves were offered once a day for five hours in the morning, this is, during the first period of activity of *O. degus* (Fulk 1976). During each experiment, commercial pellets were offered as alternative food, and water was supplied *ad libitum*. Leaves were collected at ground level, at the canopy height reachable by degus.

Results

Independently of the shrub species, degus consume significantly higher amounts of new leaves ($P < 0.001$; Student's test. Table 1). Furthermore, degus consume similar amounts of new leaves from different shrub species: there are no significant differences between its consumption ($P > 0.30$; Table 1).

Discussion

Our results indicate first, that degus prefer eating new leaves (i.e. seedlings) rather than mature leaves of *C. odorifera*, *K. oblonga* or *Q. saponaria*; second, that degus do not discriminate between new leaves (seedlings) of different species.

The preferences exhibited by degus are important only if they are expressed in the matorral. This appears to be the case for *O. degus*.

By one hand, in both disturbed and mature matorral, degus are capable of killing seedlings of *Q. saponaria* growing near their refuges (Fuentes and Jaksic 1981; Fuentes and Simonetti 1981). Moreover, degus do not select any particular shrub species as its refuge, it only seek their protection under the canopy (Yáñez and Jaksic 1978).

By the other hand, about 80% of the seeds of *C. odorifera* are dispersed within a radius of 12 m from the center of the parental shrub, and 40% of the total seeds fall under the canopy protection (Giliberto et al. 1980); then, it can be assumed that seedlings have a similar distribution (see Harper 1977).

Hence, seedlings of shrubs are available and reachable by the degus in the field. Since degus do not discriminate between them, we can propose that, at least for the shrub species described here, degus do not alter the matorral composition.

Acknowledgements. M. Rojas and B. Morales provided us the degus. Financial support was obtained from grants DIUC 71/81 to G. Montenegro and Andean Project MAB (UNEP-UNESCO) 1105-77-01.

References

- Fuentes ER, Etchegaray J (1981) Defoliation patterns in matorral ecosystems. In: F Kruger, F Siegfried (eds), Proceedings Third International Conference on Mediterranean Type Ecosystems, in press
- Fuentes ER, Jaksic FM (1981) The role of European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Chilean matorral: shrub species and refuge effects. *J Appl Ecol*: accepted
- Fuentes ER, Le Boulenger P (1977) Predation et compétition dans la structure d'une communauté herbacée secondaire du Chili central. *Terre et Vie* 31:313-326
- Fuentes ER, Simonetti JA (1981) Plant patterning in the Chilean matorral: are the roles of native and exotic mammals different? In: Dynamics and Management of Mediterranean Type Ecosystems: An International Symposium
- Fulk GW (1976) Notes on the activity, reproduction and social behaviour of *Octodon degus*. *J Mamm* 57:495-505
- Glanz WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Unpublished Ph D Thesis, University of California, Berkeley
- Giliberto J, Gutiérrez JR, Hajek ER (1980) Temperature effect on autochory in *Colliguaya odorifera* (Euphorbiaceae). *Int J Biometeor* 24:199-202
- Harper JL (1969) The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp Biol* 22:48-62
- Harper JL (1977) The population biology of plants. Academic Press, London
- Jaksic FM, Fuentes ER, Yáñez JL (1979) Spatial distribution of the Old World rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *J Mamm* 60:207-209
- Montenegro G, Jordan M, Aljaro ME (1980) Interactions between Chilean matorral shrubs and phytophagous insects. *Oecologia* 45:346-349
- Mooney HA (ed) (1977) Convergent evolution in Chile and California Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross, Pennsylvania
- Simonetti JA, Fuentes ER (1981) Microhabitat at release by European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile: adult vs juvenile patterns. *Oecologia (Berl)*: submitted
- Simonetti JA, Montenegro G (1980) Preferencias por arbustos de *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). *Arch Biol Med Exper* 13:112
- Yáñez J, Jaksic F (1978) Historia natural de *Octodon degus* (Molina) (Rodentia, Octodontidae). *Publ Ocas Mus Nac Hist Nat (Chile)* 27:3-11

Received July 28, 1981