

Historia de vida de *Copaifera pubiflora* Benth. (Fabaceae, Caesalpinioideae) en los altos llanos centrales venezolanos

Resumen

Se describe detalladamente la historia de vida de *Copaifera pubiflora* sobre la base de varios estudios realizados durante la última década y de datos no publicados anteriormente. Los árboles reproductivos de *C. pubiflora* se distribuyen en asociaciones boscosas en los Altos Llanos Centrales Venezolanos. La floración ocurre entre noviembre y diciembre, y la polinización es realizada por abejas. La fructificación se presenta en la extrema sequía. Tres especies de insectos infectan las semillas antes de la dispersión y dos especies de coleópteros depredan las semillas depositadas en el suelo. La dispersión de las semillas es realizada por hormigas, aves y mamíferos; los cuales transportan fuera de la copa del árbol aproximadamente el 50% de las semillas depositadas en el suelo. Las semillas son infectadas además por tres especies de hongos, cuando las condiciones ambientales son más húmedas. La correlación entre los valores promedios de semillas y plántulas juveniles muestra que se requieren 7.74 semillas para la implantación de un juvenil. La curva de sobrevivencia muestra que las plantas entre 0-5 años sufren la mayor mortalidad. El efecto de la distancia de separación del árbol parental sobre los patrones de regeneración mostró que la edad máxima y biomasa por parcela tienden a incrementar con la densidad, a corta distancia del árbol parental.

Palabras claves:

Polinización, Depredación, Dispersión, Demografía, Sobrevivencia, Mortalidad.

Nelson Ramírez

Facultad de Ciencias,
Centro de Botánica Tropical,
Universidad Central de Venezuela
Caracas, Venezuela



Introducción

Durante la pasada década se han realizado varios estudios sobre la dinámica reproductiva y demográfica de *Copaifera pubiflora* en la población de los Altos Llanos Centrales Venezolanos. Esta información, aunque pensada como un todo, ha sido publicada independientemente (Ramírez y Arroyo, 1982; 1984; 1987a; 1987b; 1990). Aunque cada una de estas publicaciones tiene importancia *per se*, el objetivo final de este estudio fue establecer los parámetros biológicos involucrados en la historia de vida de *C. pubiflora*, así como las diversas interdependencias que se pudieran establecer entre *C. pubiflora* y otros organismos: el efecto positivo, como los dispersores de semillas, o negativos como los depredadores

de semillas y hongos patógenos. Quizás lo más justificativo de este trabajo resumen, es la información de gran valor que surge de la interrelación de los datos expuestos en cada una de estas publicaciones independientes y los nuevos tratamientos de la información en un contexto más amplio. De acuerdo a lo anterior, este trabajo pretende establecer en forma general la historia de vida de *C. pubiflora* partiendo desde la formación de óvulos hasta el establecimiento de los individuos reproductivos, haciendo referencia en la medida de lo posible, a las causas de mortalidad en las diversas etapas del ciclo de vida.

Floración y polinización

Los árboles de *C. pubiflora* florecen entre noviembre y diciembre. La floración es sincrónica a nivel poblacional, aunque la actividad floral en cada individuo es asincrónica o intermitente: cada árbol individual produce flores tres o cuatro veces durante el período de floración, separados por cortos intervalos de inactividad floral. Esta condición puede ser interpretada como una estrategia que maximiza la probabilidad de entrecruzamiento, la cual es necesaria para la producción de frutos y semillas en especies autoincompatibles como *C. pubiflora* (Ramírez, 1990).

La floración masiva en *C. pubiflora* atrae un número elevado de polinizadores. Los Anthophoridae (*Xylocopa* sp., *Centris* spp.) y Apidae (*Apis mellifera*, *Melipona favosa*) son las más frecuentes, toman néctar y llevan abundante polen ventralmente. Algunas de estas especies visitantes muestran un comportamiento territorial, especialmente las especies del género *Centris*. En árboles con una distribución espacial contagiosa, floración masiva y polinizadores territoriales. Cortos intervalos de floración intermitente promueven el flujo de polen interespecífico. Muchos polinizadores de árboles con floración masiva son territoriales (Frankie y Baker, 1974; Frankie, et al., 1976), lo que frecuentemente conduce a la geitonogamia (Arroyo, 1976; Augspurger, 1980) por el establecimiento de territorios de los polinizadores bajo condiciones de recursos abundantes.

Fructificación

La maduración de los frutos ocurre entre los meses de extrema sequía (marzo-abril) y es ligeramente asincrónica en cada individuo, relacionada a la floración intermitente. Esta pauta parece tener importancia sobre la depredación de semillas pre y post-dispersión: la disponibilidad diferencial de frutos en distintos estados de desarrollo durante la etapa de ovoposición de los insectos depredadores pre-dispersión, promueve que éstos ovopositen las primeras vainas que se producen. Así, frutos producidos más tarde pueden escapar de la

depredación pre-dispersión. Una situación similar puede ocurrir en la depredación post-dispersión.

Producción de semillas

Un promedio de 138,4 semillas/m² son producidas en las cercanías de los árboles parentales. El número promedio de frutos producidos por inflorescencia fue de 2,6, partiendo de un promedio de 159,0 flores/inflorescencia. El porcentaje de formación de frutos fue de 1,6%. Si consideramos que el número de semillas por fruto es de 1,1; el número de inflorescencias requeridas para cubrir el promedio de 138,4 semillas/m² es de 86,6, la cantidad de flores es de 11.978,0 y el número de óvulos corresponde a dos veces el número de flores (dos óvulos por flor). Esto evidencia el elevado costo en la producción de semillas. Si consideramos la reducción progresiva en las unidades reproductivas (óvulos y semillas), la disminución de óvulos por inflorescencia es la más pronunciada, superior a la mortalidad de plantas juveniles (Ramírez y Arroyo, 1990).

Semillas abortadas

La proporción de semillas abortadas es variable entre árboles de *Copaifera pubiflora*. Un promedio de 13,6 semillas/m² representa sólo una pequeña fracción de la cosecha (Tabla 1).

Depredación de semillas

Tres especies de insectos depredadores pre-dispersión infectan las semillas de *C. pubiflora* (Ramírez y Arroyo 1987a, b). *Apion* sp. ovoposita las vainas en los primeros estados de desarrollo, y *Rhinochenus brevicollis* ovoposita los frutos verdes (Fig. 1). El número de insectos que emerge por semillas fue de 1 para *R. brevicollis* y de 1-8 para *Apion* sp. (Ramírez y Arroyo, 1987a). El primero se alimenta de la semilla, mientras que *Apion* sp. se alimenta del arilo, lo que posteriormente se traduce en la deformación de la semilla infectada (Ramírez y Arroyo, 1987a). Aparentemente, la eficiencia en la utilización de las semillas (número de insectos por semillas) está relacionada con los niveles de depredación y con el tamaño del insecto: *Apion* es mucho más pequeño que *R. brevicollis*. Además, cuando el fruto es infectado simultáneamente por ambas especies de insectos, *R. brevicollis* muere. El fenómeno de reinfección de semillas por *Apion* sp. y *R. brevicollis* no ocurre, mientras que una larva de microlepidóptera no identificada si reinfecta las semillas, pero ésta es poco frecuente (Ramírez y Arroyo, 1987a).

La intensidad de depredación pre-dispersión varía desde 4,9% a 5,2% entre árboles (Ramírez y Arroyo, 1987a). La depredación pre-dispersión interanual varía de

TABLA 1

Densidad de semillas producidas y densidad de juveniles por m²

FACTORES QUE AFECTAN LA DENSIDAD	DENSIDAD DE SEMILLAS (Semillas/m ²)				RESTA	
	INTERVALO (N)	X	(DS)	%	N	(%)
SEMILLAS PRODUCIDAS	105,0-178,6	138,4	(28,67)	-	-	-
SEMILLAS ABORTADAS	6,7-33,1	13,6	(7,7)	9,8	128,6	(92,9)
DEPREDACION PRE-DISPERSION						
<i>Microlepidoptera</i>	0,0-4,0	0,7	(1,4)	0,5	127,9	(92,4)
<i>R. brevicollis</i>	0,9-3,2	1,6	(0,8)	1,1	126,3	(91,3)
<i>Apion sp.</i>	15,4-59,4	41,4	(16,5)	29,9	84,9	(61,3)
TOTAL	19,8-60,4	43,7	(15,7)	31,5	84,9	(61,3)
SEMILLAS DISPERSADAS	26,6-91,5	50,6	(20,7)	36,6	34,3	(24,8)
DEPREDACION POST-DISPERSION						
<i>S. copaiferae</i>	1,1-37,8	13,4	(11,6)	9,7	20,9	(15,1)
<i>T. herbarius</i>	0,0-0,3	0,1	(0,1)	0,1	20,8	(15,0)
TOTAL	2,3-38,0	13,5	(11,5)	9,8	20,8	(15,0)
HONGOS PATOGENOS						
<i>A. wentii</i>	0,2-0,5	0,3	(0,1)	0,2	20,5	(14,8)
<i>Penixillum sp.</i>	0,1-1,1	0,5	(0,4)	0,4	20,0	(14,5)
TOTAL	0,3-1,7	0,8	(0,6)	0,6	20,0	(14,5)
PLANTULAS < 1 AÑO (Cercanas al parental)	0,0-23,5	1,6 ^{&}	(4,5)	1,2 ^{&}	18,4	(13,3)
PLANTULAS < 1 AÑO (Distantes del parental)	0,0-4,0	0,2 ^{&}	(0,7)	0,4 ^{*&}	50,2 [*]	(99,2) [*]

[&] Representan valores de plántulas/m².^{*} Calculado en base a el promedio de semillas dispersadas.

10% a 50%. La variación entre años ha sido asociada con los patrones de floración masiva interanual (Ramírez y Arroyo, 1987b). El intervalo de semillas depredadas pre-dispersión/m² varía desde 19,8 hasta 60,4, con una media de 43,7. El porcentaje en base al promedio es de 31,5% y no difiere notablemente del porcentaje en base al número de semillas presentes en ese momento. Esto sugiere que la depredación pre-dispersión no está afectada por eventos precedentes.

La producción de semillas abortivas puede afectar ligeramente los niveles de depredación. Cuando los niveles de semillas abortivas están cercanos o superiores al 10%, la depredación pre-dispersión es inferior al 3%.

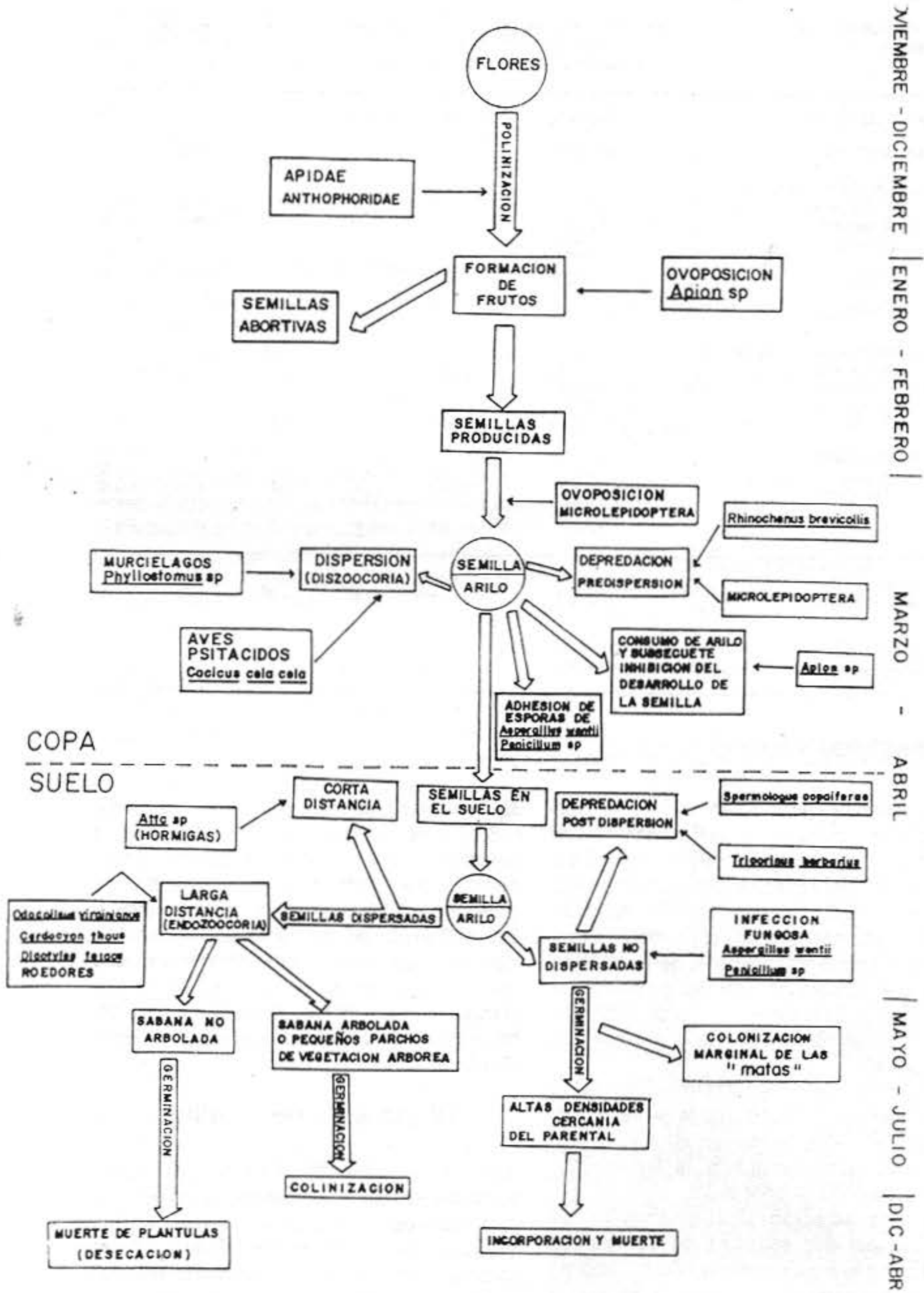
La depredación post-dispersión es realizada por dos especies de coleópteros (Fig. 1): *Spermoloqus copaiferae* (Curculionidae) y *Trycorynus herbarius* (Anobiidae). El ataque ocurre principalmente sobre semillas despojadas de su arilo. Por cada semilla infectada por *S. copaiferae* emergen 2-4 insectos. El período de emergencia de ambos depredadores ocurre entre abril y mayo (Ramírez y Arroyo, 1987a). La intensidad de la depredación post-dispersión varía de 2,3 hasta

38,0 semillas depredadas/m². con una media (13,6) más de tres veces menor que la depredación pre-dispersión (Tabla 1). El efecto de los depredadores post-dispersión en base al número inicial de semillas/m² es bajo (9,8%). Sin embargo, el porcentaje de semillas depredadas en función del número de semillas que permanecen en el suelo es de 44,2% (Tabla 1). Este efecto depredador es casi totalmente efectuado por *Spermoloqus copaiferae* (Tabla 1).

Dispersión de semillas

La dispersión de semillas representa un evento en el cual el 50,6% de las semillas/m² son transportadas fuera de la copa del árbol, lo que representa el 62,4% de las semillas depositadas inicialmente (Tabla 1). La dispersión es realizada por aves, murciélagos y monos antes de caer al suelo por barocoria (Ramírez y Arroyo, 1982; Fig. 1). Las semillas depositadas en el suelo son dispersadas por mamíferos y hormigas (Ramírez y Arroyo, 1982; Fig. 1). La dispersión de semillas es un fenómeno que incrementa desde la maduración de los frutos hasta la llegada de las lluvias. El porcentaje de semillas dispersadas depende

FIGURA 1



Representación esquemática de la historia de vida de *Copaifera pubiflora*, destacando los eventos que se suceden en la copa del árbol y en el suelo. El margen derecho muestra la escala del tiempo

de la cantidad inicial; aparentemente, la mayor acumulación de semillas produce un efecto de atracción mayor a los agentes visitantes (Ramírez y Arroyo, 1982). El número de semillas dispersadas/m² varía desde 26,6 hasta 91,5 entre árboles individuales (Tabla 1). El promedio es de 50,6 lo que representa el 36,6% del total de semillas/m² (Tabla 1); es decir que más de 1/3 de las semillas son dispersadas fuera de la copa del árbol parental. La dispersión de semillas reduce los niveles de depredación (Janzen, 1971; 1972). En *C. pubiflora* la dispersión de semillas contribuye a reducir los niveles de depredación: cuando la dispersión es superior al 50% la depredación total no excede al 40% (Ramírez y Arroyo, 1987a).

· Infección de semillas por hongos

La infección de semillas y plántulas por hongos puede ser un factor determinante en la mortalidad de plantas juveniles (Augspurger, 1983). Las semillas de *Copaifera pubiflora* son infectadas por tres especies de hongos. Esto ocurre cuando las condiciones ambientales se hacen más húmedas por el comienzo del período lluvioso (Ramírez y Arroyo, 1984). *Mortierella* sp. (Mucorales, Mortierellaceae) sólo es considerado un escarificador natural, mientras que *Aspergillus wentii* y *Penicillium* sp. son patógenos de las semillas (Ramírez y Arroyo, 1984). En algunos casos, las semillas infectadas por hongos germinan, pero las plántulas terminan por morir. En términos generales, el total de semillas infectadas por hongos/m² varía desde 1,25 a 1,67. El porcentaje en base al promedio es de 0,73%. La cantidad de semillas infectadas en base al promedio inicial/m² es de 5,87. Esto sólo representa una pequeña fracción de la cosecha.

Regeneración cercana al parental

La cantidad de semillas no dañadas que permanecen intactas en las cercanías del árbol parental varía entre individuos y en relación a la distancia de separación del árbol parental. La distribución de las semillas depositadas en el suelo frecuentemente se presenta en forma decreciente desde la base del tronco del árbol parental hasta fuera de la copa del árbol (Ramírez y Arroyo, 1987). La depredación de semillas (Ramírez y Arroyo, 1987) y las plantas juveniles (Ramírez y Arroyo, 1982) mostraron una distribución similar. El efecto de los hongos patógenos fue menor cerca del tronco del árbol parental y mayor en áreas de transición de la unidad boscosa (transición sabana-bosque); en la sabana no hay infección por patógenos (Ramírez y Arroyo, 1984). La correlación entre los valores promedios de semillas y plantas juveniles destaca que son requeridas 7,7 semillas para la implantación de un juvenil. El

número de plantas juveniles menores de un año/m² cercanas de los árboles parentales varía hasta 23,5 plántulas/m², con un promedio de 1,6, lo que representa el 1,1% en base al número inicial de semillas depositadas en el suelo y el 10,1% en base al número de semillas que permanecen en ese momento. Estos valores son aproximados a los estimados por la correlación señalada anteriormente. El número de plántulas distribuidas distante del árbol parental mostró valores comparativamente más bajos (Tabla 1). El porcentaje de semillas que germinan, distantes del árbol parental, relativo al número de semillas dispersadas/m² representa sólo una pequeña fracción de la cosecha. En este sentido se puede notar que el éxito de colonización de nuevas áreas está sujeto a una mortalidad mucho mayor que la de aquellas que permanecen cerca del árbol parental, a pesar que éstas últimas están sometidas a depredación y patógenos.

Estructura de edades

La edad de los juveniles de *C. pubiflora* estimada por las cicatrices de los brotes de crecimiento asociados con anillos xilemáticos (Ramírez y Arroyo, 1990) mostró que de un promedio de 138,4 semillas/m² depositadas inicialmente en las cercanías del árbol parental sólo el 1,2% alcanzan el estado de plántula (Tabla 1).

Las proporciones de plantas juveniles por clases de edad no mostró una tendencia decreciente con el incremento en la edad. Esta distribución de las clases de edad está asociada con los patrones de floración-fructificación masiva interanual de aproximadamente cinco años (Ramírez y Arroyo, 1990). La estructura de edades de plantas juveniles sólo mostró una tendencia decreciente cuando fueron considerados grupos de cinco años de edad (Ramírez y Arroyo, 1990). La estructura de edad para árboles reproductivos mostró variaciones mayores, y sólo se observó una tendencia escalonada cuando se agrupan en rangos de 15 años.

La curva de poder de función diseñada por Leak (1975) mostró que la población de *C. pubiflora* en los Altos Llanos Centrales de Venezuela tiene una distribución de «j» invertida, en la cual una gran cantidad de plantas juveniles mueren en las primeras etapas de vida. Dicha distribución concuerda con la tolerancia a la sombra (Whitmore, 1975) y con lo esperado para plantas policárpicas de vida larga y con una mortalidad acentuada en las etapas juveniles (Piñero, et al., 1984; Silvertown, 1982). La curva de sobrevivencia estimada para juveniles menores de 30 años de edad, suponiendo estabilidad demográfica y entre años de estudio (1977 y 1982), mostró que las tres curvas de sobrevivencia son esencialmente similares entre sí. Sin embargo, la comparación

entre las curvas de 1977 y 1982 mostró diferencias estadísticamente significativas, principalmente asociado a las proporciones de plantas presentes entre 0-8 años. Similarmente, la edad específica de mortalidad entre grupos de edades de cinco años tuvo una tendencia en forma de zig-zag con el incremento en la edad, donde las plantas de 0-5 años mostraron la mayor mortalidad. Esta particularidad demográfica puede estar asociada con los patrones de floración y fructificación previamente descritos.

La tasa finita de crecimiento para las plantas juveniles distribuidas en las cercanías de los árboles parentales fue de 1,06. Este valor indica que existe un equilibrio demográfico, y refuerza la condición de estabilidad demográfica aportada por la distribución de «j» invertida, y por la ausencia de jerarquía de edad o tamaño (el logaritmo de la biomasa promedio por planta juvenil/m² no cambia significativamente con la edad promedio). Esta condición encontrada en áreas bajo las copas de árboles parentales, parece estar relacionada con la deposición de semillas y la incorporación casi permanente de juveniles en estas áreas.

Efecto de la distancia

La distribución de las semillas de *Copaifera pubiflora* es decreciente respecto a la distancia

de separación de los árboles parentales (Ramírez y Arroyo, 1987b). La densidad de plantas mostró la misma tendencia. Ambas mostraron una correlación estadísticamente significativa. La proporción de semillas depredadas fue constante en relación con la distancia, sin embargo, el efecto de los depredadores pre y pos-dispersión no afectó significativamente los patrones de distribución de semillas ni la densidad de plántulas.

Un análisis canónico discriminante mostró una correlación significativa entre la variable canónica densidad-distancia y la variable canónica edad-altura-diámetro-número de hojas de las plantas individuales. Este análisis destacó que la edad, altura y número de hojas tienden a incrementar con la distancia de separación del árbol parental. Una segunda correlación canónica en base a la densidad-distancia como primer componente canónico y las características de las plantas juveniles por parcela (edad máxima, edad promedio, biomasa y altura máxima) como segundo componente canónico, mostró niveles estadísticamente significativos ($r^2=0,43$; $p<0,0001$). La primera variable canónica estaba determinada por la distancia y la segunda variable canónica estaba determinada por la edad máxima. Si se considera sólo 20 m de separación del tronco del árbol parental, la

distancia máxima de ocupación de las clases de edades decrece con el incremento en la edad ($r=-0,85$; $p<0,001$), y si se excluyen los juveniles mayores de 28 años entre 0-20 m bajo la copa del árbol, la distancia máxima de ocupación de plantas juveniles incrementa significativamente con la edad ($r=0,59$; $p<0,05$).

En resumen, las plantas juveniles de *Copaifera pubiflora* mostraron dos tendencias regenerativas de acuerdo a la distancia de separación del árbol parental: 1. La edad de las plantas individuales tiende a incrementar con la distancia y 2. La edad máxima y biomasa por unidad de área incrementa con la densidad. La distancia máxima de ocupación de juveniles hasta 32 años de edad decrece con el incremento en la edad. Esta segunda pauta mostró que los juveniles tienden a alcanzar edades avanzadas cerca de parentales bajo condiciones de altas densidades.



REFERENCIAS

- Arroyo, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms. A stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25, 543-548.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass flowering of tropical shrub (*Hybanthus prunifolium*): influence of pollinator attraction and movement. *Evolution* 34, 475-488.
- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platydictyon elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71, 759-771.
- Frankie, G. W. and H. B. Baker. 1976. The importance of pollinator behavior in the reproductive biology of tropical trees. *J. Ecol.* 64, 1049-1057.
- Frankie, G. W., P.A. Opler and K.S. Bawa. 1976. Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64, 1049-1057.
- Janzen, D.H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. bean from predator in time and space. *Ecology* 52, 964-979.
- Janzen, D. H. 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53, 350-361.
- Leak, W. A. 1975. Age distribution in virgin red spruce and northern hard woods. *Ecology* 56, 1451-1454.
- Piñero, D., P. Martínez-Ramos and J. Sarukhan. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72, 979-991.
- Ramírez, N. 1990. El efecto de algunas características de las plantas en la producción de frutos y semillas. Tesis Doctoral Universidad Central de Venezuela, Fac. Ciencias, Postgrado en Botánica.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo, 1982. Mecanismos de dispersión y dinámica de regeneración en *Copaifera pubiflora* Benth. (Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 140, 291-311.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo, 1984. Infección de semillas por hongos en *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 142, 165-173.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo, 1987a. Infección, emergencia e interacciones competitivas entre los depredadores de semillas en *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Acta Cient. Venezolana* 38, 216-225.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo, 1987b. Variación especial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela, *Biotrópica* 19, 32-39.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo, 1990. Estructura poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotrópica* 22, 124-132.
- Silvertown, J. W. 1982. *Introduction to plant population ecology*. Longman London and New York.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford, Oxford University Press.