

Variacion Espacial y Temporal en la Depredacion de Semillas de *Copaifera publiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela



Nelson Ramirez; Mary K. Arroyo

Biotropica, Vol. 19, No. 1 (Mar., 1987), 32-39.

Stable URL:

<http://links.jstor.org/sici?sici=0006-3606%28198703%2919%3A1%3C32%3AVEYTEL%3E2.0.CO%3B2-U>

Biotropica is currently published by The Association for Tropical Biology and Conservation.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of JSTOR's Terms and Conditions of Use, available at <http://www.jstor.org/about/terms.html>. JSTOR's Terms and Conditions of Use provides, in part, that unless you have obtained prior permission, you may not download an entire issue of a journal or multiple copies of articles, and you may use content in the JSTOR archive only for your personal, non-commercial use.

Please contact the publisher regarding any further use of this work. Publisher contact information may be obtained at <http://www.jstor.org/journals/tropbio.html>.

Each copy of any part of a JSTOR transmission must contain the same copyright notice that appears on the screen or printed page of such transmission.

JSTOR is an independent not-for-profit organization dedicated to creating and preserving a digital archive of scholarly journals. For more information regarding JSTOR, please contact support@jstor.org.

Variación Espacial y Temporal en la Depredación de Semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela¹

Nelson Ramírez and Mary K. Arroyo²

Departamento de Botánica, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apto. 21201, Caracas, Venezuela

²Dirección actual: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla N°653, Santiago de Chile, Chile

RESUMEN

El análisis del efecto que ocasionan los insectos depredadores predispersión (*Apion* sp., *Rhinochenus brevicollis*, y una larva de microlepidoptera no identificada) y los depredadores postdispersión (*Spermologus copaiferae* y *Tricorinus herbarius*) en las cercanías de árboles de *Copaifera pubiflora* (Leguminosae: Caesalpinioideae) se describe detalladamente. La depredación predispersión incrementa de 34 a 78 por ciento al aumentar la distancia de separación del tronco; esta pauta decrece rápidamente a distancias superiores donde la densidad de semillas es mínimo. La pauta de depredación postdispersión decrece de 28 a 8 por ciento con la distancia de separación del árbol parental, siguiendo la distribución de las semillas a distancias superiores de 11 m, no hay mortalidad de semillas. El efecto global es dependiente de la distribución de semillas. El porcentaje de depredación es aproximadamente constante por debajo de la copa de árboles individuales y varía entre 30 y 50 por ciento entre los árboles examinados. Fuera de la copa los niveles de depredación son bajos.

La intensidad de ataque por *S. copaiferae* es dependiente de la densidad y del tiempo de exposición. En 60 días, la depredación incrementa de 19 a 92 por ciento en una densidad de 19.4 semillas/m², y cuando la densidad media es de 41.8 semillas/m² el porcentaje de depredación solo cambia ligeramente (de 57 a 69%).

Los niveles de depredación predispersión analizados en dos poblaciones diferentes durante cuatro años ininterrumpidos, muestran tendencias crecientes y decrecientes, así como variaciones en la abundancia relativa de las especies de insectos depredadores. En la población de El Sombrero el depredador más abundante es *Apion* sp. y los niveles de depredación total varían de 10 a 40 por ciento entre 1978 y 1980. En la población de El Río Orituco el principal agente depredador es *R. brevicollis* donde los niveles de depredación varían de 10 a 50 por ciento entre 1977 y 1980.

ABSTRACT

The damage caused by predispersal seed predators (*Apion* sp., *Rhinochenus brevicollis*, and an unidentified moth) and postdispersal seed predators (*Spermologus copaiferae* and *Tricorinus herbarius*) is found mainly near *Copaifera pubiflora* (Leguminosae: Caesalpinioideae) parent trees. Predispersal seed predation increases from 34 percent near the trunk to 78 percent outside the canopy and then decreases drastically towards the outer areas where seed density declines. Postdispersal seed predation decreases from 28 to 8 percent with the distance, following seed distribution. At 11 m from the trunk, there is no seed predation. Overall effect depends on seed distribution, and it is negligible towards these outer areas where the reproductive tree grows. The effect under canopy is almost constant in each tree and changes from 30 to 50 percent among trees.

The intensity of attack by *S. copaiferae* depends on density and exposure time. In 60 days, seed predation increases from 19 to 92 percent in a density of 19.4 seeds/m², but when the average density is higher (41.8 seeds/m²), seed predation only changes slightly (from 57 to 69%).

Levels of predispersal seed predation were studied in two populations during an uninterrupted four-year period. Seed predation among individuals and populations of trees is variable. In the population of El Sombrero, *Apion* sp. is abundant. Seed predation changes from 10 to 40 percent between 1978 and 1980. In the population of Río Orituco, the main insect predation is *R. brevicollis*, but levels of predispersal seed predation were similar to those in El Sombrero between 1977 and 1980. These patterns are associated with the fruit-bearing periods previously recorded.

ENTRE LAS NUMEROSAS ESTRATEGIAS seleccionadas en las plantas para evadir el ataque de los insectos depredadores, la cantidad de semillas producidas, desempeña uno de los papeles más importantes dentro de los modos de "escape." En este sentido, se han investigado varios aspectos básicos que ocurren en muchos árboles tropicales. La dis-

tribución de las semillas en las cercanías del árbol parental generalmente delimita las pautas de depredación. Janzen (1970) señala dos pautas que deben esperarse en la depredación predispersión y postdispersión: depredación dependiente de la densidad y depredación dependiente de la distancia. En relación a estas ideas, Janzen (1970) deriva el concepto de saturación. A altas densidades la cantidad de semillas depredadas es menor por saciación de

¹ Received 12 November 1984, revision accepted 26 June 1985.

los depredadores. Este aspecto es reforzado, por el consecuente efecto que promueve la presencia de años de máxima fructificación. Generalmente se han asociado niveles bajos de depredación en años de máxima fructificación (v.g., Janzen 1975) y altos niveles de depredación en años de baja producción de semillas (v.g., Janzen 1975, Sork y Boucher 1977).

La pauta señalada anteriormente se manifiesta a nivel poblacional. Sin embargo, la estrategia a nivel individual puede ser distinta: períodos asincrónicos alternados y no predecibles. Este comportamiento ocasiona que los depredadores de semillas permanezcan sin adaptarse (Hawthorn y Hayne 1978), y además promueve que los niveles de depredación sean pocos predecibles, tal como lo señala Zimmerman (1980) en *Polemonium* (Polemoniaceae).

El objetivo general de este estudio es determinar la pauta de depredación por insectos en *C. pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Se analiza el efecto de los depredadores predispersión y postdispersión en las cercanías de los árboles parentales. También, se examinan los niveles de depredación predispersión, para dos poblaciones durante cuatro años consecutivos.

ÁREA DE TRABAJO

Este trabajo fue realizado en base de poblaciones de *C. pubiflora*, situadas en los Altos Llanos Centrales, Edo. Guárico, Venezuela. El sitio principal del trabajo fue la Estación Biológica de los Llanos, de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, situada aproximadamente 12 km al S.E., de Calabozo (8°56'N, 67°25'O), la cual es un área de sabana relativamente natural, que ha sido protegida contra el pastoreo y otras actividades del hombre por más de 10 años. Parte de este trabajo fue hecho en el área del estero adyacente al Río Orituco, situado a 4 km al Sur de la Estación Biológica de los Llanos (Vía El Caballo) y en área de sabana arbolada situada a 16 km de El Sombrero (bosque). El primero de estos dos últimos sitios se caracteriza por ser más húmedo que la Estación Biológica de los Llanos; en contraste, el área de El Sombrero se caracteriza por ser muy seca, ambas son intervenidas por la actividad del hombre (quema y pastoreo). Sin embargo, los macroclimas de ambos sitios son similares (Walter y Medina 1971).

El término Llano se refiere a grandes extensiones de tierra las cuales se caracterizan por tener un relieve plano. En contraste, sabana incluye la existencia de un estrato bajo predominante de gramíneas continuo o interrumpido por elementos arbóreos. La vegetación de la Estación Biológica de los Llanos descrita por Blydenstein (1963) está representada por un típico pastizal, interrumpido por árboles aislados de mediano tamaño y por agrupaciones arbóreas de tamaño variable rodeadas por sabanas. Estas agrupaciones de árboles, arbustos y hierbas son denomi-

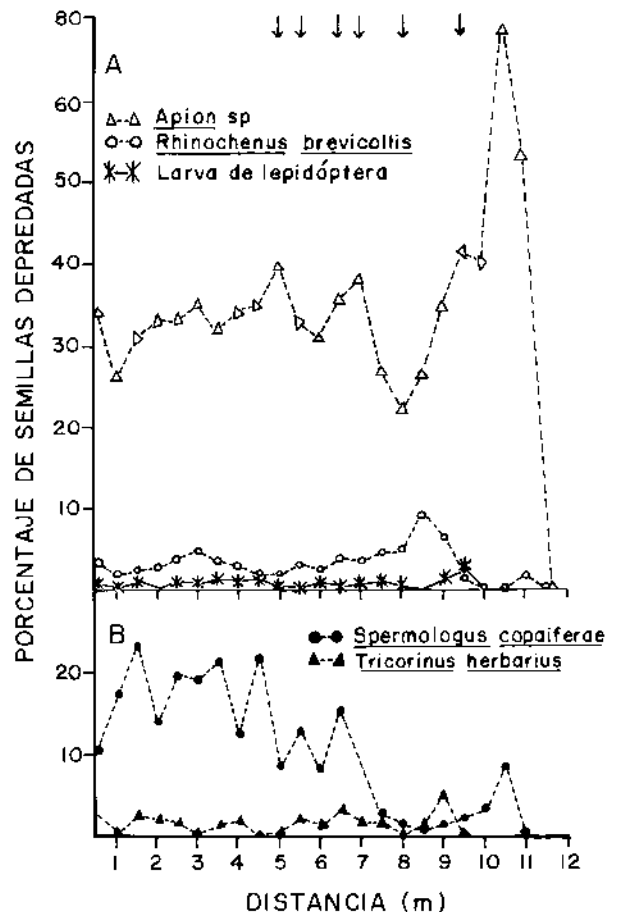


FIGURA 1. Porcentaje promedio de semillas destruidas por los depredadores predispersión (A) y por los depredadores postdispersión (B), en relación a la distancia medida desde la base del tronco, hasta fuera de la "mata"; expresado como el promedio de 12 árboles diferentes. Flechas en la parte superior indican el tamaño de la copa en los distintos árboles muestreados.

nadas localmente "matas" (Aristeguieta 1966). Es precisamente en estas "matas" donde se encuentran los individuos adultos y juveniles de *C. pubiflora*; pudiéndose considerar uno de los principales constituyentes de estas agrupaciones arbóreas. Los individuos adultos de *C. pubiflora* poseen una altura variable, hasta de 27 mts. La floración ocurre a finales del año, y los frutos maduran entre Febrero y Marzo.

METODOLOGÍA

DEPRADACIÓN PREDISPERSIÓN.—En el transcurso del mes de Marzo de 1977, se procedió a coleccionar frutos de 20 árboles de la Estación Biológica de los Llanos. Estas muestras fueron tomadas directamente de los árboles con una

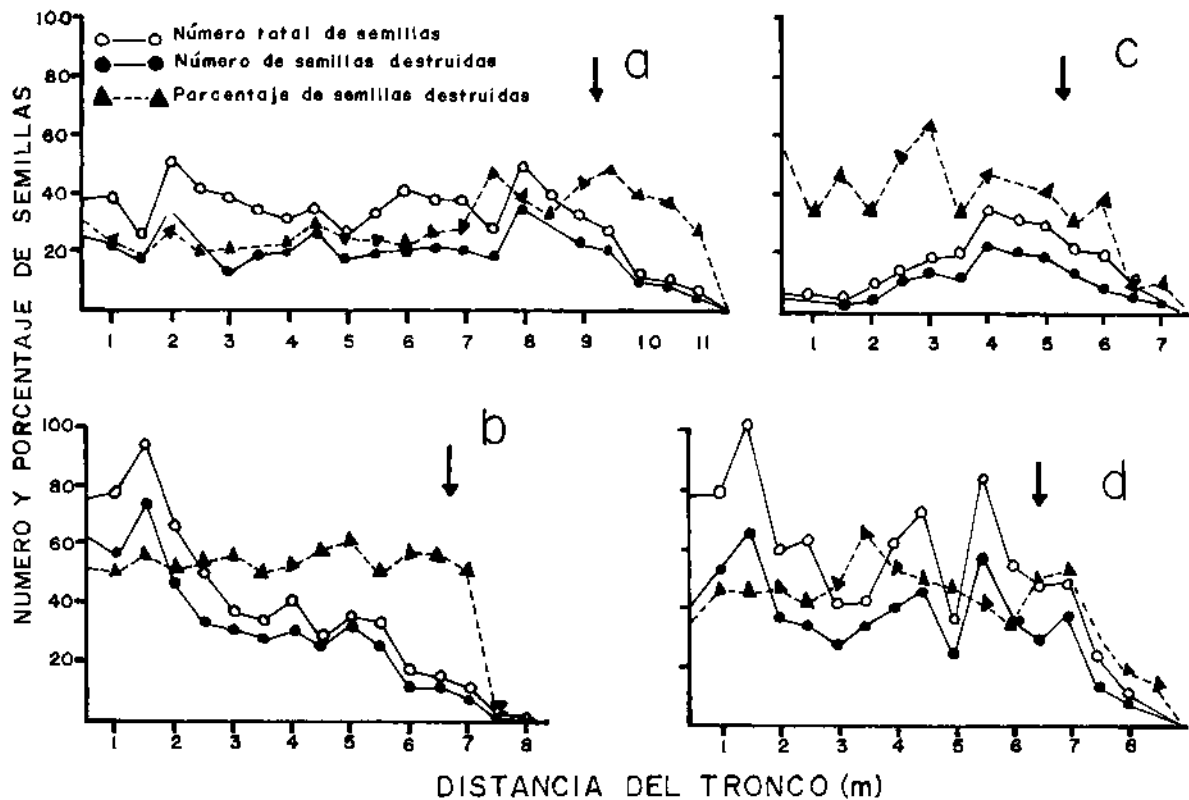


FIGURA 2. Distribución del número de semillas y el porcentaje de depredación en función de la distancia, medida desde la base del tronco. Estos resultados son obtenidos promediando tres muestras hechas para cada uno de los cuatro árboles (a, b, c, y d). Las flechas indican el borde de la copa del árbol.

vara podadora, tanto del borde como del interior de la copa, para evitar errores por posibles preferencias de los depredadores en el follaje. Posteriormente se determinó: el número de vainas y semillas colectadas; el número de semillas dañadas y el tipo de depredador. Las semillas restantes fueron depositadas en frascos previamente acondicionados para la aereación; los cuales se revisaron quincenalmente durante cinco meses, para determinar el efecto total de los depredadores. Esta metodología fue repetida durante los años 1978, 1979, y 1980, en siete árboles de la población de El Río Orituco y en ocho árboles de El Sombrero, con la finalidad de determinar la variación temporal en la depredación postdispersión.

DEPREDACIÓN POSTDISPERSIÓN.—A finales de Marzo de 1977, cuando las semillas de *C. pubiflora* habían caído, se procedió a cuantificar el efecto de los depredadores postdispersión en 12 árboles. Para determinar la pauta de depredación relacionada al momento de la caída, se hicieron observaciones de Abril y Mayo, para dos árboles diferentes.

Para establecer la pauta de depredación postdispersión

en función de la distancia de separación del árbol parental, se estableció una transecta por debajo de aquellos árboles fructificados. Cada transecta tenía un metro de ancho, dividida en intervalos de 0.5 m, y se prolongaba desde la base del tronco hasta 5 m fuera del borde de la "mata," de igual forma como lo describen Ramírez (1978) y Ramírez y Arroyo (1982). En cada intervalo de 0.5 m, se colectó todo el material vegetal seco, del cual fueron separadas las semillas y se determinó: el número de semillas dañadas por los depredadores predispersión y postdispersión. Las semillas restantes fueron guardadas en frascos previamente acondicionados para la aereación, los cuales fueron revisados quincenalmente durante cinco meses, para cuantificar el efecto total.

RESULTADOS

Las características generales sobre la forma, tiempo de ataque, parte de la semilla consumida por las larvas de los insectos, características de emergencia, así como las interrelaciones de los depredadores de semillas en *C. pubiflora* Benth., han sido descritas por Ramírez (1978); N.

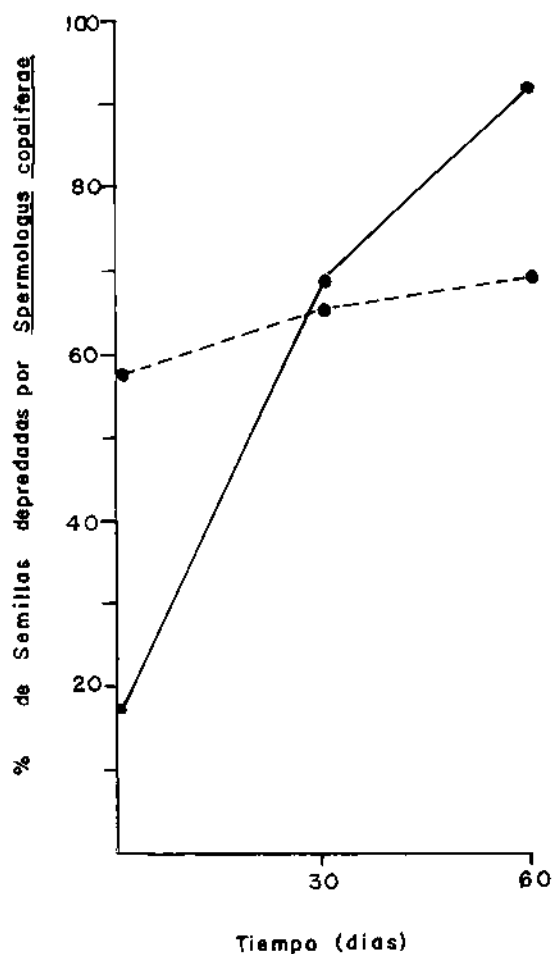


FIGURA 3. Variación temporal en la depredación de semillas ocasionada por *Spermologus copaiiferae*, para semillas coleccionadas por debajo de la copa de dos árboles diferentes, con distintas densidades. — = 19.4 semillas/m², - - - - = 41.8 semillas/m².

Ramírez y M. K. Arroyo (en preparación). En dichos trabajos, se reseñan a *R. brevicollis* Chevrolat, *Apion* sp. (Curculionidae), y una larva de Microlepidoptera no identificada como depredadores predispersión, y *S. copaiiferae* Marshall (Curculionidae), y *T. herbarius* Gorth. (Anobiidae) como depredadores postdispersión.

DEPREDACIÓN DE SEMILLAS EN RELACIÓN A LA DISTANCIA DE SEPARACIÓN DEL ÁRBOL PARENTAL.—En general, *R. brevicollis* y *Apion* sp. afectan la disponibilidad de las semillas desde la base del tronco hasta el borde de la "mata." El efecto de *Apion* es más acentuado a distancias superiores, fuera de la copa del árbol (Fig. 1A). En este sentido, es notorio que donde es más acentuado el efecto de los depredadores predispersión, la proporción de semillas destruidas por *S. copaiiferae* es relativamente menor. El efecto

general es decreciente con la distancia (Fig. 1B). La consecuencia del efecto de los depredadores predispersión se resume en que reduce la cantidad de semillas para los depredadores postdispersión, así como también, reducen el rango de distribución y abundancia de las semillas en las cercanías del árbol. *T. herbarius* y la larva de la mariposa presentan un efecto poco acentuado y continuo en las cercanías de los árboles parentales (Fig. 1A, B).

El efecto global de los depredadores dentro del borde de la "mata" está afectado por la distribución de las semillas caídas, la cual está determinada en gran parte, por la forma y tamaño de la copa. En árboles jóvenes con la copa abierta y aplanada, las semillas tienen máxima densidad cerca del borde de la copa del árbol (Fig. 2c). En los árboles de mayor tamaño, con la copa más hemisférica, la máxima densidad de semillas ocurre en las cercanías del tronco y disminuye hacia el borde de la copa (Fig. 2b), en donde puede ocurrir un nuevo incremento producido por la superposición del follaje que promueve una mayor acumulación de semillas (Fig. 2d). Para árboles con una copa de radio mayor de 10 m, la distribución de semillas es muy variada; sin embargo, pueden notarse máximos de densidad en lugares cercanos y distantes del tronco (Fig. 2a). Las diferencias en la pauta de distribución de las semillas desde el tronco hasta el borde de la "mata" se reflejan en las características de la depredación. Cuando la densidad de semillas es elevada, el número absoluto de semillas depredadas es alto; sin embargo, la proporción de semillas destruidas a altas densidades es inferior que la dañada a bajas densidades (Fig. 2). De aquí, es evidente que la probabilidad de sobrevivencia de las semillas es mucho más alta cuando la densidad relativa es mayor.

RELACIONES DE DENSIDAD Y TIEMPO DE EXPOSICIÓN.—El rango de infección de *S. copaiiferae* está limitado a las cercanías de los árboles individuales. Además, esta especie de insecto está capacitada para reinfestar las semillas de *C. pubiflora* (Ramírez 1978, N. Ramírez y M. K. Arroyo, no publicado). La capacidad de reinfestar, promueve que el daño ocasionado en las semillas incremente con el tiempo de exposición. El porcentaje de semillas depredadas por *S. copaiiferae* incrementa desde 19 hasta 92 por ciento, en un período de 60 días, aunque el incremento puede ser menor (de 57% a 69% para el mismo tiempo; Fig. 3). Cuando la cantidad de semillas destruidas inicialmente es alta, el incremento en un período de 60 días es relativamente bajo. En contraste, cuando el porcentaje inicial de semillas destruidas es bajo, el incremento con el tiempo es claramente mayor. La variación encontrada en las pautas temporales de depredación de *S. copaiiferae* está asociada con la densidad de las semillas. En este sentido, la cantidad de semillas depositadas por unidad de área afectan los niveles de depredación. Cuando la densidad de semillas es baja, los niveles de depredación son altos (hasta

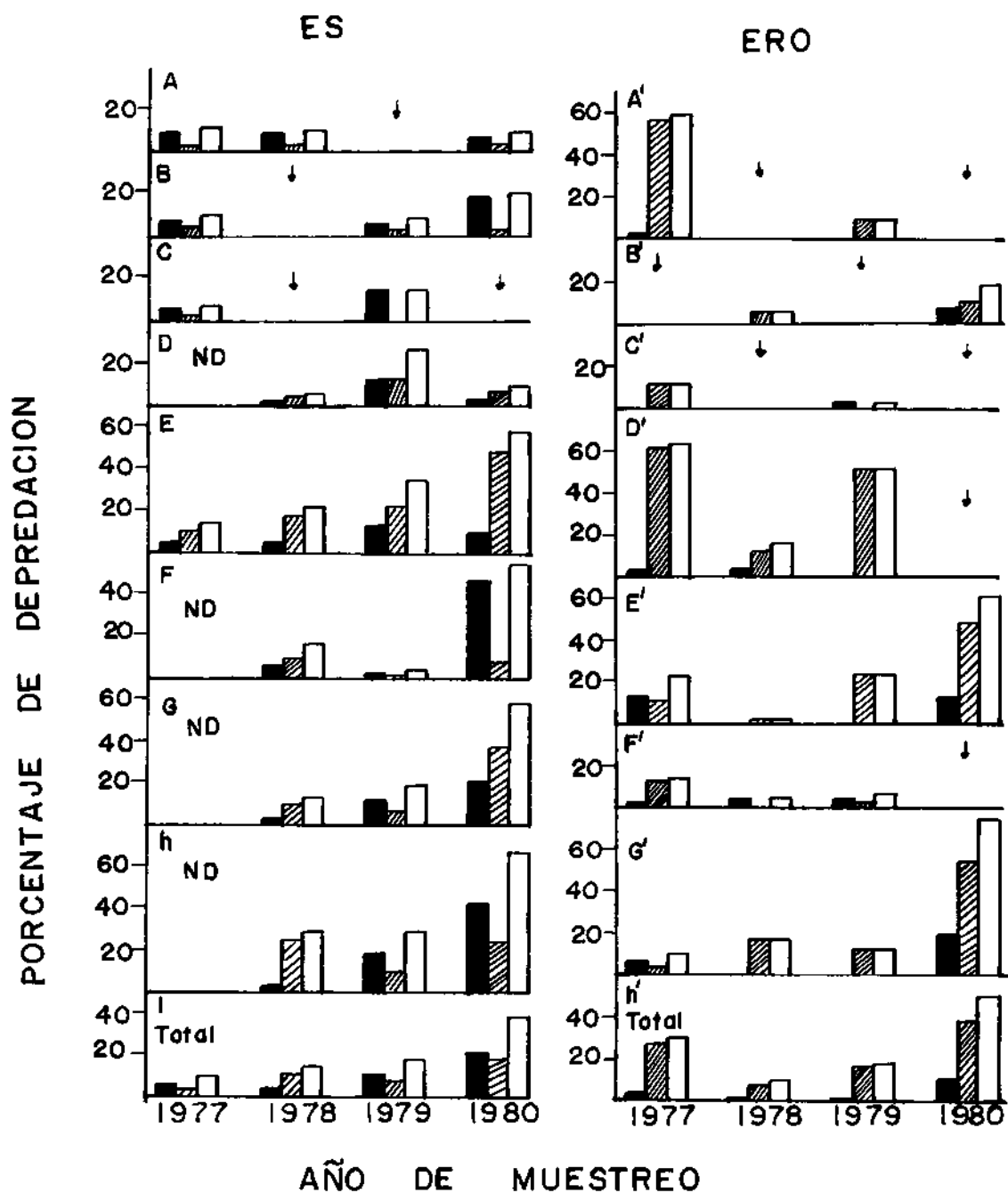


FIGURA 4. Variación interanual de la depredación predispersión (■ *Apion* sp., ▨ *R. brevicollis*, y □ total) para dos poblaciones: El Sombrero (ES); ocho árboles de A a h. El Río Orizuelo (ERO); siete árboles de A' a G'. Las flechas verticales indican ausencia en la fructificación. Base de los gráficos (I y h') presentan los porcentajes promedio de depredación para cada año de muestreo, excluyendo árboles sin fructificación. ND = No disponible.

100%). A medida que la densidad de semillas incrementa, el grado de infección y destrucción efectiva decrece ($N = 8$, $Y = 98.08 - 1.72X$, $r = 0.787$, $P < 0.05$) y puede ocasionar descensos hasta el 50 por ciento. Las dos

situaciones descritas están interrelacionadas y en conjunto reflejan la existencia de limitaciones en la capacidad de infección de *S. copaiiferae*. Consecuentemente, este fenómeno impide la destrucción de semillas.

DEPREDACIÓN EN EL TIEMPO.—Las razones por las cuales las diferentes especies vegetales varían la producción de semillas interanualmente, pueden tener distintos orígenes; sin embargo, proporcionan un efecto particular en la pauta interanual de la depredación de semillas. Las características de la depredación predisposición para dos poblaciones de *C. pubiflora*, relacionado al daño ocasionado por cada especie de insecto y el comportamiento de cada árbol individual, varía notablemente en años consecutivos (Fig. 4).

En líneas generales, los árboles que permanecen reproductivos por más de dos años consecutivos experimentan un incremento progresivo en los niveles de depredación predisposición (Fig. 4F, G, h, E', G'). En contraste, cuando los árboles interrumpen su fructificación por un año, entonces los niveles de depredación disminuyen en la siguiente cosecha o, alternativamente, se mantienen a niveles bajos (Fig. 4A', B', C', A, B, C). Un tercer tipo de comportamiento menos frecuente fue observado; los niveles de depredación interanual pueden oscilar asincrónicamente. En este caso, la depredación interanual varía entre tres años consecutivos de máximos a mínimos alternados (Fig. 4D, F).

La comparación de los niveles de depredación predisposición para las dos poblaciones examinadas muestran tendencias similares pero desfasadas. La población de El Sombrero presentó una tendencia creciente desde 1977 hasta 1980 (Fig. 4I), en la cual el incremento está asociado a cualquiera de las dos especies de insectos involucradas. En contraste, la población del Río Orituco presentó porcentajes de depredación cercanos al 30 por ciento en 1977, posteriormente decrece a 10 por ciento en 1978. En los dos años siguientes, se observó un incremento progresivo, el cual alcanza un valor máximo de 50 por ciento en 1980. El incremento en la destrucción de semillas para la población de El Sombrero es ocasionado por *Apion* sp., lo cual contrasta con los resultados de la otra población analizada. Sin embargo, la comparación de los niveles de depredación predisposición entre las dos poblaciones, no muestra diferencias significativas. En definitiva, el comportamiento general de los niveles de depredación predisposición a nivel poblacional denota claramente alternancias graduales entre valores máximos y mínimos interanuales, que probablemente reflejan patrones cíclicos de fructificación y depredación.

DISCUSIÓN

La depredación pre- y postdispersión, en semillas de *C. pubiflora* está restringido a las cercanías del árbol parental. Fuera de este límite, el efecto a los depredadores predisposición es prácticamente nulo, debido a la ausencia de semillas. La depredación postdispersión es más acentuada en las cercanías del árbol parental. Los niveles de depredación decrecen a medida que aumenta la distancia

de separación del tronco. El efecto de *Apion* sp., y *R. brevicollis*, en las cercanías del árbol parental, denotan una pauta de depredación predisposición que contrasta con las descritas por Janzen (1971). Estos niveles de depredación están inversamente correlacionados con la densidad y la distancia. En contraste, *S. copaiiferae* depreda las semillas parcialmente dependiente de la densidad.

El efecto sumatorio de la depredación de semillas por insectos en *C. pubiflora* se describen dos tendencias: (1) entre la base del tronco y el borde de la "mata," la depredación incrementa o permanece constante, y el número de semillas depredadas sigue los patrones de distribución de las semillas (dependiente de la densidad) (cf. Wilson y Janzen 1972); (2) fuera de la influencia del árbol parental la depredación decrece notoriamente, principalmente asociado a la escasez o ausencia de semillas. Estas características permiten que la pauta general de depredación de semillas en *C. pubiflora* se ajuste, en líneas generales, a los modelos señalados por Janzen (1971).

Siguiendo la misma línea de ideas, varios autores han señalado la importancia en la producción de grandes cosechas con la finalidad de saciar el efecto de los depredadores (Janzen 1970, 1971, 1972, 1975; Wilson y Janzen 1972; Vandermeer 1975; Hawthorn y Hayne 1978). En *C. pubiflora*, se combinan dos variables (distribución y densidad de semillas) que determinan la pauta global de depredación. Los niveles de depredación son bajos a cortas distancias, debido a las altas densidades de semillas presentes. La cantidad de semillas que sobreviven están inversamente relacionadas al número de semillas destruidas. Las altas densidades de semillas reducen el ataque por saturación de los insectos depredadores.

En este punto, es importante destacar que los niveles de depredación postdispersión para *C. pubiflora* incrementan en función del tiempo. El porcentaje de semillas destruidas por *S. copaiiferae* depende de la cantidad depredada inicialmente, pero no es exponencial, sino que decrece por unidad de tiempo. De manera similar, Ramírez (1978) y Ramírez y Arroyo (1982) han destacado un comportamiento parecido cuando analizan los niveles de dispersión de semillas en función del tiempo de exposición. La mayor cantidad de semillas son dispersadas durante el primer mes de deposición en el suelo. La tasa de dispersión decrece notoriamente en los dos meses siguientes. Esta reducción probablemente está asociada a la disminución ocasionada por los depredadores y dispersantes. La acción de estos organismos reducen la atracción que produce la gran acumulación de semillas.

La actividad de los agentes dispersantes juegan un papel muy importante en la biología reproductiva de muchas especies tropicales, y en algunos casos puede tener un efecto particular, reduciendo el efecto de los insectos depredadores (Janzen, 1969, 1970, 1971, 1972). En este sentido, Vandermeer (1975) ha diseñado modelos gráficos para interpretar la interacción entre agentes disper-

santes y los depredadores de semillas. El modelo describe un punto de equilibrio cuando los niveles de dispersión y depredación en un período de fructificación alcanzan valores similares. En *C. pubiflora*, dicho punto de equilibrio podría estar cercano a los 30 días de la deposición de las semillas en el suelo. Este intervalo corresponde al tiempo en el cual la actividad de depredadores y agentes dispersantes es más acentuada. Consecuentemente, este período representa la fase crítica en la sobrevivencia de las semillas, el cual puede ser reducido, aumentando el tamaño de la cosecha y de aquí, que más semillas sean dispersadas.

Las pautas de regeneración en las cercanías del árbol parental y en lugares distantes han sido descritas previamente para *C. pubiflora* (Ramírez 1978; Ramírez y Arroyo 1982, 1984). La densidad de juveniles y plántulas presenta una distribución decreciente con la distancia de separación del árbol parental. Estas características destacan las pautas de depredación y regeneración de un árbol tropical en un ambiente heterogéneo. La sobrevivencia de juveniles está restringida en el interior de las "matas" y en lugares distantes pero con condiciones biológicas similares. La abundancia de juveniles de *C. pubiflora* está influenciada principalmente por la cantidad de semillas y el número de sitios seguros, tal como lo reportan Cavers y Harper (1967) y Harper y White (1971).

M. K. Arroyo (datos no publicados) analizó detalladamente los patrones fenológicos de floración y fructificación de *C. pubiflora*, en la localidad de El Río Orituco, desde 1974 hasta 1977. Dicho estudio indica que los niveles de floración sufren una reducción del 40 por ciento entre 1974 y 1976 y posteriormente ocurre un ligero incremento en 1977. El tiempo entre máximos y mínimos de floración-fructificación pueden ocurrir entre tres a cuatro años. Bajo estas condiciones, en la población de El Río Orituco, los niveles de floración se acoplan inversamente a los porcentajes de depredación. La depredación en 1977 para la población de El Río Orituco es alto, comparado con los años siguientes. Los niveles de floración-fructificación son bajos en 1977, pero se encuentran en la fase ascendente en el ciclo de floración, por lo tanto los niveles de depredación se contraen en los dos años siguientes. En resumen, los años de máxima fructificación representan niveles bajos de depredación predisposición (v.g. Fig. 4I, año 1979) y los años de mínima fructificación pueden ser críticos (v.g. Fig. 4h', año 1980). Además

estudios previos señalan que los niveles de depredación incrementan cuando la depredación de semillas en años anteriores fueron altos (Vandermeer 1975, Zimmerman 1980), y la depredación es más acentuada en años de baja producción de semillas (Griffin 1971, Gibson 1972, Sork y Boucher 1977).

Finalmente, ¿porqué se ha seleccionado en *C. pubiflora* la producción de grandes cosechas interanuales como estrategia básica en el escape de las semillas de los insectos depredadores? La hipótesis consecuente está basada en la tasa de evolución para los organismos pertenecientes al sistema presa-depredador, la cual es marcadamente desproporcional para la relación semilla de árboles-insecto. En *C. pubiflora*, la relación del largo de vida depredador/presa (semilla) es aproximadamente 2/200 años. De acuerdo al principio de la "Reina Roja" (Van Valen 1973, 1974; Maynard-Smith 1976), esta proporción pone de manifiesto, ventaja en la tasa de evolución del depredador. Cualquier tipo de defensa mecánica, química, etc., que aparezca por mutación en la población de árboles será superada por el insecto depredador antes que dicha defensa sea incorporada a nivel poblacional. La estrategia en árboles tropicales estará dirigida a través de manifestaciones de tipo ecológico (v.g. saturaciones interanuales, asincronía) que afecten las poblaciones de depredadores, sin permitir a los insectos expresar respuestas adaptativas inmediatas a dicho mecanismo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración prestada en la identificación de los Curculionidos al Dr. D. Whitehead, National Museum, Washington D.C., y al Dr. F. Español, Museo de Zoología, Barcelona, España, por la identificación de los especímenes Anobiidae. A Haydeé Fariñas, por su asistencia técnica, C. Gil y W. Gago, por la realización de gráficos. A los estudiantes N. Leal y J. Szwarlbolt por su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo forma parte de la tesis de licenciatura del Departamento de Botánica, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, del primer autor, y fue realizado bajo la dirección del segundo autor. Este trabajo fue apoyado por el proyecto de Investigación del Consejo Desarrollo Científico y Humanístico, ambos del segundo autor, y el financiamiento de Pre-grado del CONICIT, otorgado al primer autor. En especial, queremos agradecer la amplia colaboración prestada por la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, y al personal de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, Estado Guárico.

LITERATURA CITADA

- ARISTEGUIETA, L. 1966. Florula de la estación biológica de los Llanos. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 24: 228-307.
BLYDENSTEIN, J. 1963. La sabana de *Trachypogon* del Alto Llano. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 102: 139-206.
CAVERS, P. B., y J. L. HARPER. 1967. Studies in the dynamic of plant populations. I. The fate of seeds and transplants introduced into various habitats. J. Ecol. 55: 59-71.
GIBSON, L. P. 1972. Insects that damage white oak acorns. U.S. Forest Service Research Paper N.E-220.
GRIFFIN, J. R. 1971. Oak regeneration in the upper Carmel Valley, California. Ecology 52: 862-868.

- HARPER, J. L., y J. WHITE. 1971. The dynamics of plant populations. In P. J. den Boer and G. R. Grodwell (Ed.). Dynamics of populations, pp. 41-63. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- HAWTHORN, W. R., y P. D. HAYNE. 1978. Seed production and predispersal seed predation in the biennial Compositae species *Arcium minus* (Hill) Bernh. and *A. lacpa* L. *Oecologia* 34: 283-291.
- JANZEN, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- . 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- . 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predator in time and space. *Ecology* 52: 964-979.
- . 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53: 350-361.
- . 1975. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science* 189: 145-147.
- MAYNARD-SMITH, J. 1976. A comment on the Red Queen. *Am. Nat.* 111: 325-330.
- RAMÍREZ, N. 1978. Dinámica demográfica, depredación de semillas y mecanismos de dispersión en *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Tesis Esc. Biología. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- , 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. Venez. Cienc. Nat.* 140: 291-311.
- , y ———. 1984. Infección de semillas por hongos en *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 142: 165-173.
- SORK, V. L., y D. H. BOUCHER. 1977. Dispersal of Sweet Pignut Hickory in a year of low fruit production, and the influence of predation by a Curculionid Beetle. *Oecologia* 28: 289-299.
- VANDERMEER, J. H. 1975. A graphical model of insect seed predation. *Am. Nat.* 109: 147-160.
- VAN VALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theory* 1: 1-30.
- . 1974. Two modes of evolution. *Nature* 252: 298-299.
- WALTER, H., y E. MEDINA. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 119/120: 212-240.
- WILSON, D. E., y D. H. JANZEN. 1972. Predation of *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology* 53: 954-959.
- ZIMMERMAN, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: predispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.