

**Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela**



Nelson Ramirez; Mary Kalin Arroyo

*Biotropica*, Vol. 22, No. 2 (Jun., 1990), 124-132.

Stable URL:

<http://links.jstor.org/sici?sici=0006-3606%28199006%2922%3A2%3C124%3AEPDCPB%3E2.0.CO%3B2-E>

*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](mailto:support@jstor.org).

## Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela<sup>1</sup>

Nelson Ramirez y Mary Kalin Arroyo

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Dpto. de Botánica, Aptdo. 20513. Caracas, Venezuela

### RESUMEN

El presente estudio analiza la dinámica poblacional de *Copaifera pubiflora* (Leguminosae, Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. La periodicidad en la producción de brotes anuales asociados a anillos xilemáticos permite estimar la edad. Un total de 1001 brotes son producidos anualmente en una muestra de 2373 ápices de plantas de diferentes edades durante dos años ininterrumpidos de estudio. En una muestra de 2070 plantas menores de 30 años, la matriz de correlación entre la edad, altura, diámetro y número de hojas muestra niveles estadísticamente significativos ( $P < 0.0001$ ). La tasa de crecimiento expresada por la ecuación lineal del diámetro versus la edad indica que hay un incremento de 0.2595 cm/año para todas las clases de edades. La estructura de edades de juveniles asociados a árboles parentales muestra una alta proporción de individuos entre dos y nueve años de edad. En contraste la estructura de edades para juveniles no asociados a parentales, mostró una alta proporción de individuos entre tres y seis años de edad. La estructura de edades de juveniles entre 1 y 30 años muestra una tendencia decreciente agrupándolos en rangos de cinco años. Los patrones de variación en las proporciones de las clases de edades de plantas juveniles están asociados con los patrones de floración-fructificación masiva interanual de aproximadamente cinco años. La estructura de edades de árboles reproductivos muestra gran variación en las proporciones de edades. En este caso, sólo se observa una tendencia decreciente agrupándolos en rangos de 15 años. La curva de poder de función expresada en rangos de 10 años, muestra un comportamiento de "J" invertida.

### ABSTRACT

This study analyzes the population dynamics of *Copaifera pubiflora* (Leguminosae, Caesalpinioideae) in the Venezuelan central savanna. The annual periodicity of shoot production, associated with xylematic rings, is an estimate of age. Shoot production occurs during the dry season. Average shoot production per apical meristem was 1.001 annually, as recorded during two uninterrupted years. Correlations between age, diameter at cotyledonal level, height and leaf number were significant. The growth rate, calculated as a linear regression of diameter versus age, showed an increment of 0.2595 cm/year for all age classes. The age structure of juveniles associated with parent trees showed a high proportion of juveniles among two and nine years old. In contrast, the age structure of juvenile plants not associated with parent trees showed a high proportion of juveniles among three and six years old. A decreasing stepped-down distribution is only found when age classes are grouped in five-years range. The variation in the proportion of the age of juvenile plants could be associated with the interannual five years flowering-fructification pattern recorded. The age structure of reproductive trees is markedly irregular and a stepped down distribution is only reached clustering by 15 year age groups. The power function analysis for all age classes in ten year age groups showed a "J" reverse form.

LA CARACTERIZACIÓN DEMOGRÁFICA en árboles tropicales y de zonas templadas involucra la estimación de la edad. La producción anual de brotes de crecimiento climáticamente rítmicos ha permitido establecer que en especies de árboles tropicales hay periodicidad cambial (Mariaux 1969, 1981). Sin embargo, la dificultad de precisar la edad en especies tropicales, ha conducido a la caracterización en clases de tamaño (e.g., Hartshorn 1975). La comparación entre el diámetro y la edad de algunas especies de

pinos, ha mostrado que los diámetros son marcadamente diferentes a los datos de edad (Knowles & Grant 1983). Además, en algunos árboles tropicales el incremento anual del diámetro, es dependiente del diámetro del árbol, de la presencia y el crecimiento de árboles vecinos (Primack *et al.* 1985).

En árboles de las zonas templadas y tropicales la producción de semillas y el potencial de semillas viables parece no tener efecto sobre el número de vástagos que permanecen en la población después de varios años (Herr 1971, Hartshorn 1975). En otros casos, los patrones de regeneración poblacional en ondas están asociados a la incorporación masiva

<sup>1</sup> Received 6 July 1988, revision accepted 13 March 1989.

de la progenie (Harper 1977, Kohyama 1982, Kohyama & Fujita 1981), en cuyo caso, el agrupamiento de clases de edad esconde variaciones de mortalidad y reclutamiento (Harper 1977). Aparentemente, los patrones interanuales de floración y fructificación masiva reflejan la estructura de edades de los juveniles y parece promover la oportunidad de regeneración de la población (Kohyama 1982). En este sentido, Sprugel (1984) destaca que después de pasar una onda de regeneración, aumenta la densidad de plantas mayores de 25 cm alto.

La regeneración de plantas juveniles de *Copaifera pubiflora* ocurre cerca del árbol parental y en sitios donde hay una vegetación arbórea (Ramírez & Arroyo 1982). El estudio poblacional de *C. pubiflora* basado en anillos xilemáticos, permite comparar las pautas de crecimiento y las estructuras de edades entre ambos sitios. Los datos globales aportan información sobre la estructura de edades a nivel poblacional. Por otra parte, se pretende estimar el posible efecto de los períodos interanuales de fructificación masiva sobre la incorporación de plantas juveniles en la población.

## AREA DE ESTUDIO

Este estudio fue realizado en la Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. La Estación Biológica de los Llanos está situada aproximadamente 12 Km al SE de Calabozo, Edo. Guárico (8°56'N; 67°25'), la cual es un área de sabana relativamente natural, que ha sido protegida contra el pastoreo y otras actividades del hombre por más de 20 años.

El clima de la Estación Biológica de los Llanos presenta una marcada estacionalidad, entre el período lluvioso y el período seco (Monasterio & Sarmiento 1968, Walter & Medina 1971). La precipitación media anual varía entre 1200 y 1300 mm. El período lluvioso comprende seis meses (Mayo a Octubre), presentando una máxima precipitación en Agosto y cuatro meses donde hay menos de 20 mm de precipitación. Abril y Noviembre son considerados meses de transición (Monasterio & Sarmiento 1968).

La temperatura media anual es de 27 a 28°C, con una variación entre el mes más caliente y el mes menos caliente de aproximadamente 3°C y, por lo tanto, es clasificado como un clima megatérmico (Monasterio & Sarmiento 1968). Los suelos de la Estación Biológica de los Llanos y alrededores están constituidos por sedimentos fluviales de diferentes granulometría, encontrándose desde cantos rodados hasta arcillas, predominando las arenas. Según Sar-

miento y Monasterio (1968), los suelos de las mesas a menudo se complican por la presencia de frecuentes corazas lateríticas fósiles ("Arrecifes"), los cuales varían en profundidad y frecuentemente emergen a la superficie. Foldats y Rutkis (1965) enfatizan la dominancia de la fracción de grava, en todos los horizontes.

La vegetación de la Estación de los Llanos descrita por Blydenstein (1963) está representada por un típico pastizal, interrumpido por árboles aislados de mediano tamaño y por grupos de árboles que constituyen las llamadas "matas" (Aristeguieta 1966). El pastizal se encuentra dominado por varias especies de *Trachypogon* y disperso en este, aparecen fundamentalmente tres especies leñosas: *Curatela americana* (Dilleniaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) y *Bowdichia virgilioides* (Leguminosae). Las "matas" en cambio están constituidas principalmente por árboles: *Copaifera pubiflora* (Leguminosae), *Spondian mombin* (Anacardiaceae), *Vochysia venezuelana* (Vochysiaceae), *Xylopia aromatica* (Annonaceae), *Cassia moschata* (Leguminosae), *Lonchocarpus ernestii* (Leguminosae) y *Luehea candida* (Tiliaceae), entre otras especies.

## MATERIALES Y METODOS

*Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae, Caesalpinioideae) es un árbol tropical distribuido en la región Central y Occidental de Venezuela (Xena *et al.* 1983). En la Estación Biológica de los Llanos, *C. pubiflora* alcanza 27 m alto. La densidad promedio de árboles es de 1.04 árboles/hectárea en 277 hectáreas censadas. En los Altos Llanos Centrales de Venezuela, *C. pubiflora* se encuentra en bosques deciduos, semideciduos y sabanas. En este último habitat el desarrollo de las plantas está limitado en las agrupaciones arbóreas (Ramírez & Arroyo 1982), llamadas localmente "matas" (Aristeguieta 1966).

**DETERMINACIÓN DE LA EDAD.**—La producción de brotes de crecimientos y su relación con la edad de las plantas, fue determinada de acuerdo a dos parámetros de crecimiento: 1.—En un total de 2373 ápices de plantas juveniles y reproductivas, se estimó la frecuencia y estacionalidad en la producción de brotes vegetativos. Los datos fueron registrados mensualmente por dos años consecutivos. Además se determinó la presencia de cicatrices asociada a la producción de brotes de crecimiento. 2.—El número de anillos xilemáticos asociados a cada brote fue determinado en las ramas bajo estudio.

**RELACIONES ALOMÉTRICAS.**—Las plantas juveniles con un número menor de 30 brotes de crecimiento, fueron caracterizadas en su altura, diámetro del tallo a nivel coriledonal, número de hojas y edad. Adicionalmente se estableció la relación entre el diámetro del tronco y la edad para todas las clases de edades.

**MUESTREO.**—Para establecer el muestreo se han distinguido dos categorías. La primera consiste de plantas con un diámetro  $\leq 3$  cm a nivel del nudo coriledonal y una altura de 3 m que incluye plántulas y juveniles. La otra categoría abarca juveniles de edad superior a 29 años y árboles reproductivos. Esta distribución fue hecha por conveniencia del muestreo. Los individuos de la primera categoría, fueron muestreados en dos formas: 1.—Para aquellos individuos dispersos en pequeñas agrupaciones arbóreas, se establecieron 14 parcelas de una hectárea (aproximadamente al 18,6 % del área total de distribución de *Copaiifera pubiflora* en la Estación Biológica de los Llanos). En esta área se establecieron 425 parcelas de 1 m<sup>2</sup> para el censo de los juveniles (Ramirez & Arroyo 1982). 2.—Para individuos cercanos al árbol parental, se seleccionaron 30 árboles reproductivamente maduros, que comprendieran diferentes clases de edades. Por debajo de cada uno de estos árboles, se estableció una transecta a partir de la base del tronco. La transecta tenía 1 m de ancho y desde 7 a 43 m de largo, dividida en intervalos de 1 m. En estas áreas, se determinó el número de plantas y su edad, esto último por las cicatrices anuales de los brotes de crecimiento, que persisten hasta más de 30 años. Un método similar ha sido empleado para plantas juveniles de especies de la zona templada (Hett 1971, Hett & Loucks 1972, Leak 1975, para *Abies balsamea*, *Tsuga canadensis*, *Picea rubens*, *Betula papyrifera*, *Sorbus americana*).

En la segunda categoría, se muestrearon todos los individuos con una edad superior a 29 años en 33 hectáreas de la Estación Biológica de los Llanos. La edad fue determinada cuantificando el número de anillos de crecimiento en el tronco. Las muestras fueron obtenidas por la extracción de un cilindro de madera del interior del tronco, a una altura de 1.25 m con un "Increment Borer." En el laboratorio, los cilindros fueron cortados superficial y perpendicularmente a las fibras de la madera, posteriormente se humedecieron con fluoro-glucinol acidificado, y se contaron los anillos de crecimiento en un microscopio estereoscópico. La edad estimada de esta manera fue corregida sumando la edad correspondiente a una altura de 1.25 m; ésta última fue

estimada promediando todos los valores de edad para todas las plantas de esta altura ( $\bar{x} = 14$  años;  $DS = 0.529$ ).

**CURVA DE PODER DE FUNCIÓN.**—Finalmente se construyó una curva potencial o de poder de función según Leak (1975); en base a los registros de densidad poblacional en las áreas arbóreas con individuos reproductivos (33 hectáreas); en áreas sin elementos reproductivos (13 hectáreas) y para ambos casos (46 hectáreas). La densidad de la muestra examinada fue extrapolada al área de las "matas" y sabana, en base a densidades estimadas previamente. El área de las "matas" fue determinada por fotografías aéreas utilizando dos métodos: 1.—Planimétrico (midiendo el área de las "matas") y 2.—Por peso. Las áreas boscosas en las fotografías, fueron cortadas, pesadas y equiparadas con las áreas conocidas. El área total fue estimada como promedio de ambos métodos indirectos.

## RESULTADOS

**BROTOS DE CRECIMIENTO Y EDAD.**—La población de *Copaiifera pubiflora* en la Estación Biológica de los Llanos, comprende plantas cuya edad puede ser mayor de 200 años. La producción de brotes de crecimientos en *Copaiifera pubiflora* ocurre durante el período seco (Fig. 1). La producción de brotes en plantas juveniles ocurre ligeramente más temprano que en los árboles reproductivos. Los árboles tienden a producir sus brotes en la extrema sequía, frecuentemente después de la diseminación de las semillas.

**ALOMETRÍA Y TASA DE CRECIMIENTO.**—Las relaciones alométricas entre las variables estimadas de plantas juveniles de *Copaiifera pubiflora* muestran niveles estadísticamente significativos (Table 1). El número de hojas es la variable menos correlacionada con el diámetro y con la altura. Sin embargo, estas dos últimas variables muestran el mejor ajuste de correlación (Table 1). La edad de los juveniles de *C. pubiflora* está mejor determinada por la altura de la planta aunque el porcentaje de variación controlado por regresión es de 63,55 por ciento ( $r^2 = 0,6355$ ). El diámetro del tallo a nivel coriledonal es la segunda variable en importancia y sólo controla el 51,38 por ciento de la variación. El número de hojas muestra el nivel más bajo de correlación.

El largo del brote expresado como la elongación promedio del tallo relativo a la edad, tiende a disminuir hasta los 5 años de edad en plantas que crecen a altas densidades cercanas al parental (Fig.

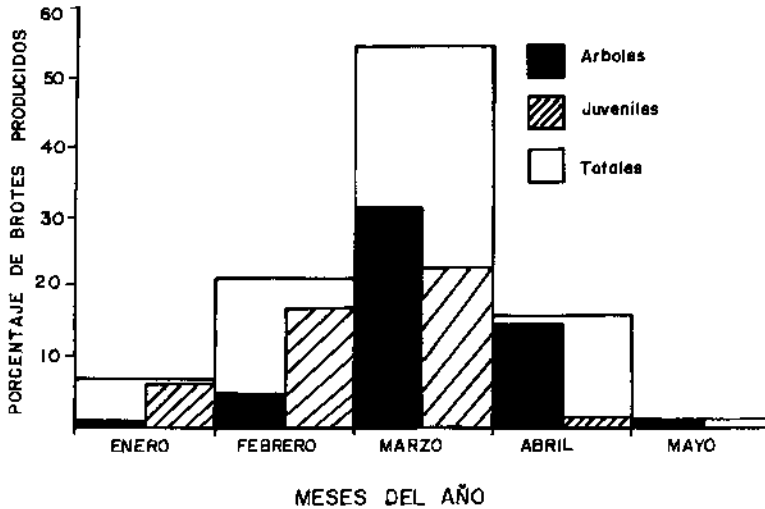


FIGURA 1. Porcentaje de brotes producidos por meristema apical en función del tiempo provenientes de 1245 tallos de 50 árboles adultos y 1128 tallos de 1000 plantas juveniles de *Copaifera pubiflora*.

2). En contraste, para juveniles a bajas densidades el incremento es cada vez mayor en relación con la edad (Fig. 2).

La relación entre la edad y el diámetro del tronco a nivel del suelo, muestra que el diámetro de las plantas tiene un comportamiento variable con la edad (Fig. 3). Sin embargo, se encontró una relación estadísticamente significativa entre ambas variables ( $N = 2697$ ,  $r = 0.8388$ ;  $P < 0.001$ ). La pendiente de la ecuación indica que el diámetro incrementa 0.2595 cm/año.

ESTRUCTURA DE EDADES.—La estructura de edades para juveniles dispersos en la sabana, muestran una gran proporción de individuos entre 3 y 6 años (Fig. 4A). En la Figure 4B se representa la estructura de edades para individuos desde menos de 1 año hasta 29 años para juveniles asociados a árboles parentales. En este caso, hay una gran proporción de individuos

entre 2 y 9 años. El estadístico de Kolmogorov-Smirnov, permite establecer una diferencia estadísticamente significativa entre las estructuras de edades de plantas juveniles de la sabana y de las "matas" ( $g^2 = 2$ ,  $\chi^2 = 54.87$ ;  $P < 0.001$ ). El porcentaje de

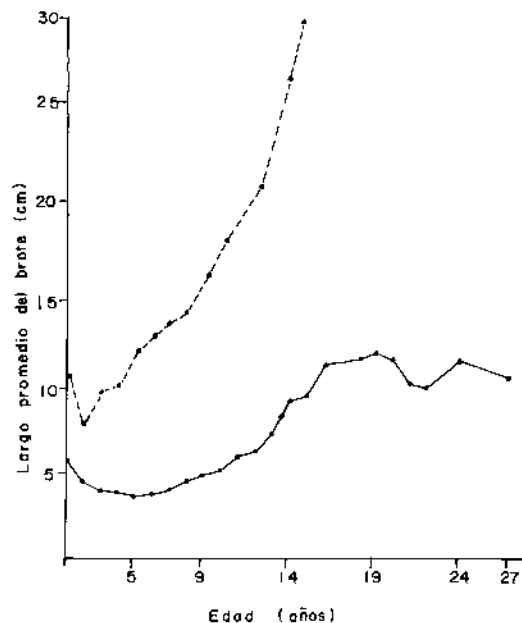


FIGURA 2. Relación entre el largo promedio del brote y la edad, en juveniles cerca del árbol parental — en juveniles en "matas" pequeñas - - - en *Copaifera pubiflora*.

TABLA 1. Matriz de correlación entre la edad y las características de las plantas juveniles menores de 30 años.

	Edad	Diámetro	Largo	Nº de hojas
Edad	1.0000			
Diámetro	0.7168	1.0000		
Largo	0.7972	0.8379	1.0000	
Nº de hojas	0.5704	0.7190	0.7391	1.0000

$N = 2070$ .

$P < 0.0001$  para todas las correlaciones.

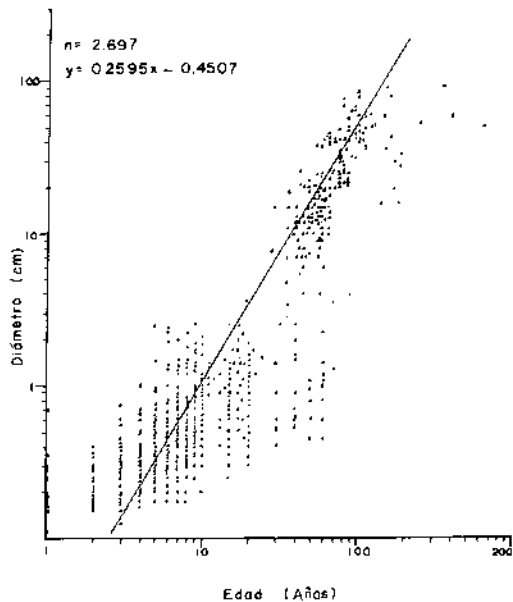


FIGURA 3. Regresión lineal entre el logaritmo de la edad y el logaritmo del diámetro a nivel del suelo para *Copaifera pubiflora*.

plantas agrupadas en intervalos de 5 años muestra una tendencia decreciente (Fig. 4C) y el efecto de pocos individuos entre 0-4 años es atenuado en la progenie a nivel poblacional. La estructura de edades

para individuos adultos presenta fluctuaciones similares en la distribución de las distintas clases de edades (Fig. 5A). En este caso, sólo se puede establecer una tendencia decreciente, agrupando los árboles en rangos de 15 años (Fig. 5C), y sólo es aproximada agrupándolos en rangos de 10 años (Fig. 5B).

En líneas generales, la condición poblacional de *Copaifera pubiflora* es visualizado a través de una curva de poder de función. Las plantas menores de 50 años, muestran una tendencia pronunciada y acentuadamente descendente en la sabana (Fig. 6). A nivel de 25 años de edad hay ausencia de individuos y posterior a esta clase hay un ligero incremento. A nivel de la población completa, la disminución en la densidad para juveniles entre 1 y 10 años es menos pronunciada que para los dos intervalos siguientes. Las clases de edades superiores a 30 años, presentan una reducción gradual y para árboles de edad superior a 100 años hay ligeras variaciones no perceptibles en el gráfico (Ver Fig. 5):

### DISCUSION

Los ciclos rítmicos de crecimiento en árboles tropicales pueden ser anuales, bianuales o irregulares (Longman 1978). Aunque la formación de anillos

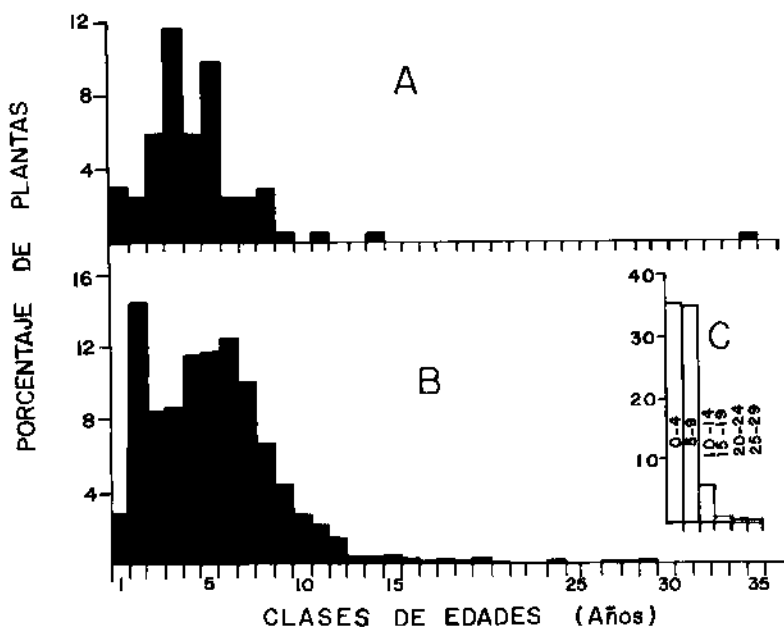


FIGURA 4. Estructura de edades para plantas juveniles que crecen en agrupaciones arbóreas distantes del árbol parental (A), para la muestra total de juveniles asociados a árboles reproductivos (B) y para estos últimos agrupados en rangos de cinco años (C).

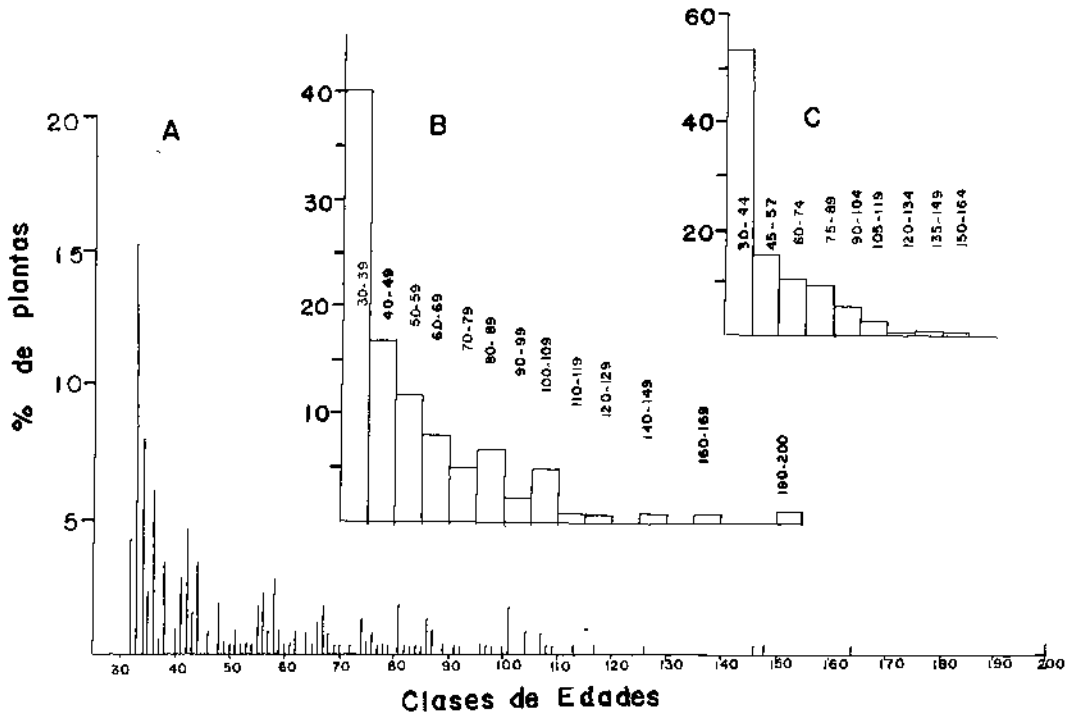


FIGURA 5. Estructura de edad para árboles de *Copaifera pubiflora* con una edad superior a 30 años; A. por años; B. agrupados en rangos de 10 años; C. agrupados en rangos de 15 años.

xilemáticos en árboles tropicales puede ser irregular, hay especies climáticamente rítmicas (Tomlinson & Longman 1981). La periodicidad cambial (Mariaux 1969) y la extensión rápida del vástago (Tomlinson & Longman 1981) han permitido describir la edad en especies tropicales. La producción sincrónica y estacional de brotes de crecimiento, la persistencia de cicatrices de los catáfilos en juveniles y la concomitante formación de anillos xilemáticos por cada brote de crecimiento, permiten estimar la edad de *Copaifera pubiflora*.

En árboles tropicales se ha encontrado regresiones significativas entre el diámetro y la altura (Airy-Smith 1952). La mayor correlación en *C. pubiflora* ocurre entre el diámetro y la altura. La altura de las plantas predice con mayor exactitud el diámetro y el número de hojas que las otras variables consideradas. El diámetro, altura y el número de hojas son variables fenotípicas controladas en parte por el ambiente. Los bancos de plantas juveniles cercanas al árbol parental tienen un crecimiento menor que plantas distantes a bajas densidades (Ramírez & Arroyo 1982). Aparentemente, el diámetro, la altura y el número de hojas en juveniles de *C. pubiflora* ajustan sus proporciones a las condiciones del ambiente.

La tasa de crecimiento anual expresada como el incremento en el diámetro de árboles tropicales, varía entre 6,6 a 10,5 mm/año en árboles vigorosos. Sin embargo, el incremento anual puede ser menor (Hazlett 1987). Las tasas de crecimiento en bosques mixtos de *Artocarpus* y Dipterocarpaceae puede ser menor en el orden 2,1 a 27 mm por año (Primack *et al.* 1985). El incremento anual en el diámetro de *Copaifera pubiflora* es comparativamente menor. En la mayoría de los estudios las mediciones se restringen al grupo de árboles excluyendo plántulas y juveniles. Además, los árboles jóvenes crecen más lentamente que los de edad avanzada (Lang & Knight 1983, Piñero *et al.* 1984, Primack *et al.* 1985). La tasa de crecimiento expresada por la ecuación lineal revela un incremento de diámetro comparativamente lento. El diámetro a nivel del suelo (en árboles y en el nudo cotiledonal en plantas juveniles) puede introducir elementos de discusión. Sin embargo, hay gran variabilidad del diámetro relacionado a la edad en *C. pubiflora* y otros árboles tropicales (Primack *et al.* 1985), y de zonas templadas (Knowles & Grant 1983).

La edad máxima determinada en el muestreo de *C. pubiflora*, en la Estación Biológica de los Llanos, es aproximadamente 200 años. Esta cifra es

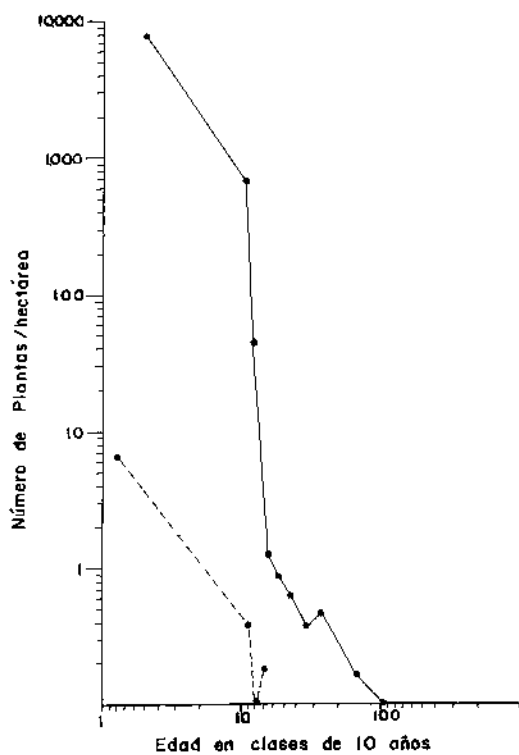


FIGURA 6. Curvas de poder de función para juveniles distantes de árboles parentales --- (13 hectáreas), y la población total examinada — (46 hectáreas).

muy parecida a lo reportado para *Hymenaea coubaril* por Janzen (1975), especie taxonómicamente relacionada del Neotropico. *Copaifera pubiflora* e *Hymenaea coubaril* están en el rango inferior de edades conocidas. Es interesante notar que estos dos árboles tropicales son de vida relativamente corta, comparados con árboles de zonas templadas (Cottan *et al.* 1959, Harper & White 1974, Leak 1975).

Caracterizando por clases de tamaño, Hett y Loucks (1972) en su trabajo con *Abies balsamea*, *Picea glauca* y *Tsuga canadiensis* y agrupando a los individuos en rangos de tamaños, observaron que las poblaciones tenían una estructura de tamaños en forma de "J" invertida. Agrupando a los individuos en clases de edad de 15 años, la población de *C. pubiflora* de la Estación Biológica de los Llanos, tiene una estructura de este tipo, con una mortalidad pronunciada en las etapas juveniles. El largo promedio del brote decrece hasta los 5 años de edad y no experimenta incrementos sustanciales hasta aproximadamente los 9 años. Aparentemente hay una etapa crítica cercana a los 9 años de edad y de aquí las proporciones decrecen menos acentuadamente,

sin cambios drásticos. Una situación similar ha sido reportada para árboles de zonas templadas (Hett 1971) y tropicales (Hartshorn 1975). La curva de poder de función refleja una situación similar. La estructura de edades de "J" invertida ha sido frecuentemente considerada como una distribución estable o autoregenerativa (Sarukhân 1980, Silvertown 1982). En *Copaifera pubiflora* sólo se alcanza una distribución de edades decreciente, en grupos de 5 años para juveniles y de 15 años para adultos. Whitmore (1975) asocia las plantas juveniles tolerantes a la sombra con la distribución de "J" invertida. Además en plantas polícarpas de vida larga los juveniles tienen frecuentemente un alto riesgo de mortalidad (ej. Piñero *et al.* 1984) descrito por una curva de sobrevivencia de tipo III (Deevey 1947, Silvertown 1982).

Los períodos alternos de fructificación han sido considerados como pobres indicadores de la estructura de edades (Harper & White 1974). Sin embargo, Putwain *et al.* (1968); Putwain y Harper (1970); Sarukhân y Gadgil (1974) Kohyama y Fujita (1981) y Kohyama (1982) han indicado que puede existir un aumento de plántulas con un incremento en el número de semillas sembradas. En *C. pubiflora* existen períodos interanuales de 4 a 6 años, en las cuales la floración y fructificación son máximos (Table 2). En 1974 la fructificación fue elevada y descende a niveles mínimos en 1976; en 1977 hubo un ligero incremento. Aparentemente, un incremento en la cosecha, produce un incremento en el número de plántulas, e influye la estructura de edades en los primeros estadios del ciclo de vida. La estructura de edades de juveniles asociados a árboles individuales tienen un bajo porcentaje de individuos entre 1 y 3 años. En *C. pubiflora* puede existir restricciones por altas densidades de plántulas precedentes. Esta condición puede afectar notablemente el establecimiento de nuevas plántulas (Sarukhân y Harper, 1973). Las plantas juveniles de las "maras" crecen a densidades superiores (Ramírez & Arroyo 1982). Sin embargo, la repetida producción de semillas sobre largos períodos, parece promover la oportunidad de regeneración de la población (Kohyama 1982).

Finalmente, la brotación sincronizada y estacional asociada a anillos xilemáticos permite estimar la edad en *Copaifera pubiflora*, destacándose una gran variabilidad del diámetro del tallo relacionado a la edad y una tasa de crecimiento comparativamente lenta. La estructura de edades muestra una distribución de "J" invertida. Sin embargo, la distribución de plantas juveniles por años no es escalonada ni decreciente; probablemente, las propor-



TABLA 2. *Patrones de floración interanual de Copaifera pubiflora. Datos recopilados por Mary K. Arroyo.*

Año de observación	Arboles en Floración	
	Estación Biológica N (%)	Laguna de Los Patos N (%)
1974	88 (80)	— (—)
1975	50 (45)	146 (77)
1976	42 (38)	62 (33)
1977	58 (53)	83 (44)
Número total de arboles	110	189

ciones de plantas juveniles pueden estar afectadas por los ciclos de fructificación masiva interanual, depredación de semillas (Ramirez & Arroyo 1987), la disponibilidad de agentes de dispersión y densidades de juveniles precedentes. El crecimiento y desarrollo de *C. pubiflora* sólo ocurre en las "matas" donde existe previa colonización de otros elementos

arbóreos y nunca en la sabana uniestrata (Ramirez & Arroyo 1982). Los suelos de la sabana presentan una barrera mecánica en forma de conglomerado de profundidad variable que determina la fisonomía de la vegetación (Foldats & Rutkis 1965). Aparentemente la distribución de suelos profundos son determinantes en la regeneración y el establecimiento de *C. pubiflora*.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a R. Wulff por los comentarios sobre el manuscrito. A C. Gil por la realización de los gráficos y a M. López por el trabajo mecanográfico. Al apoyo económico del proyecto de investigación CONICIT N° 3126 SI y el Consejo de 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, Edo. Guárico. Este trabajo forma parte de la tesis de Licenciatura del Departamento de Botánica, Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela.

## BIBLIOGRAFIA

- AIRY-SMITH, H. K. 1952. On the distribution of *Pisonia grandis* R. Br. (Nyctaginaceae), with special reference to Malaysia. Kew Bull. 87-97.
- ARISTEGUIETA, L. 1966. Flora de la Estación Biológica de los Llanos. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 110: 228-307.
- BLYDENSTEIN, J. 1963. La sabana de Trachypogon del alto llano. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 102: 139-206.
- COTTAN, W. P., J. M. TURKER, AND R. DROBNICK. 1959. Some clues to Great Basin postpluvial climates provided by oak distribution. Ecology 40: 361-377.
- DEEVEY, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. Q. Rev. Biol. 22: 283-314.
- FOLDATS, E., Y E. RUTKIS. 1965. Influencia mecánica del suelo sobre la fisonomía de algunas sabanas del llano Venezolano. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. XXV: 356-392.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London, 892 pp.
- , AND J. WHITE. 1974. The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- HARTSHORN, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. Tropical Ecological Systems. Springer Verlag, New York, pp. 41-51.
- HAZLETT, D. L. 1987. Seasonal cambial activity for *Pentaclethra*, *Goeltziasia* and *Carapa* trees in Costa Rican lowland forest. Biotropica 19: 357-360.
- HETT, J. M. 1971. A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings. Ecology 52: 1071-1074.
- AND D. L. LOUCKS. 1972. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Ecology 56: 1029-1044.
- JANZEN, D. H. 1975. Behavior of *Hymenaea coubaril* when its predispersal seed predator is absent. Science 189: 145-147.
- KNOWLES, P., AND M. C. GRANT. 1983. Age and size structure analysis of Engelmann Spruce, Ponderosa pine, Lodgepole pine and Limber pine in Colorado. Ecology 64: 1-9.
- KOBYAMA, T. 1982. Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare. II. Reproductive and life history traits. Bot. Mag. Tokyo 95: 167-181.
- , AND N. FUJITA. 1981. Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare. I. Survivorship curve. Bot. Mag. Tokyo 94: 55-68.
- LANG, G. E., AND D. H. KNIGHT. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. Ecology 64: 1075-1080.
- LEAK, W. B. 1975. Age distribution in virgin red spruce and northern hard woods. Ecology 56: 1451-1454.
- LONGMAN, K. A. 1978. Control of shoot extension and bud dormancy: external and internal factors. In B. Tomlinson and M. H. Zimmermann (Eds.). Tropical trees as living systems, pp. 465-495. Cambridge University Press, New York.
- MARIAUX, A. 1969. La périodicité des cernes dans le bois de limba. Bois et Forêts des tropiques. 128: 39-54.

- . 1981. Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. *Bois et Forêts des tropiques*. 128: 20–30.
- MONASTERIO, M., Y G. SARMIENTO. 1968. Análisis ecológico y fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. 27(113–114): 477–524.
- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, AND J. SARUKHÂN. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72: 977–991.
- PRIMACK, R. B., P. S. ASHTON, P. CHAI, AND H. S. LEE. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. *Ecology* 66: 577–588.
- PUTWAIN, P. D., AND J. L. HARPER. 1970. Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *R. acetosella* L. in grassland. *J. Ecol.* 58: 251–264.
- , D. MACHIN, AND J. L. HARPER. 1968. Studies in the dynamics of plant populations. II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. *J. Ecol.* 56: 421–431.
- RAMIREZ, N., Y M. K. ARROYO. 1982. Mecanismo 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 ———. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae:Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* 19: 32–39.
- SARMIENTO, G. Y M. MONASTERIO. 1968. Corte ecológico del estado Guárico. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 113/114: 83–160.
- SARUKHÂN, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. Chapter 8: 161–215. In O. Solbrig (Ed.), *Demography and evolution in plant population*. Botanical monographs Vol. 15. University of California Press.
- , AND M. GADGIL. 1974. Studies on plant demography; *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62: 921–936.
- , AND J. L. HARPER. 1973. Studies on plant demography; *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flow and survivorship. *J. Ecol.* 62: 151–177.
- SILVERTOWN, J. W. 1982. *Introduction to plant population ecology*. Longman London and New York. 209 pp.
- SPRUGEL, D. G. 1984. Density, biomass, productivity and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. *Ecol. Monogr.* 54: 165–186.
- TOMLINSON, P. B. AND K. A. LONGMAN. 1981. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. In F. H. Bormann and G. Berlyn (Eds.), *Age and growth rate of tropical trees*, pp. 7–19. Yale Univ. School of Forestry and Environment Studies. Bulletin No. 94.
- WALTER, H., Y E. MEDINA. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 119/120: 212–240.
- WHITMORE, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the far east*. Oxford, Oxford University Press.
- XENA, DE ENRECH, N., M. T. K. ARROYO, Y J. LAUGENHEIM. 1983. Sistemática del Género *Copaifera* L. (Leguminosae: Caesalpinioidea, Detarieae) en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 14: 239–290.
-