

ECOLOGIA POBLACIONAL DE UNA ROSETA GIGANTE, *Espeletia spicata* SCH. BIP. (COMPOSITAE), DEL PARAMO DESERTICO

POPULATION ECOLOGY OF A GIANT ROSETTE, *Espeletia spicata* SCH. BIP. (COMPOSITAE), IN THE DESERT PARAMO

Carlos Estrada y Maximina Monasterio

*Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de Ciencias,
Universidad de Los Andes, Mérida, VENEZUELA*

RESUMEN

En este trabajo se analizan diversos aspectos de la estructura demográfica, la sobrevivencia y las causas de mortalidad en poblaciones de *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), una roseta gigante del Altiandino de Venezuela. El área de estudio se encuentra a 4.200 m, en el Páramo de Piedras Blancas (8° 52' N, 70° 55' O), Sierra de La Culata, en la Cordillera de Mérida. La información proviene de varios años de observaciones en parcelas permanentes y de muestreos intensivos mediante cortes transversales de la población en un momento dado. Las fases más vulnerables del ciclo de vida son las plántulas y juveniles, en las que se observó una gran mortalidad; ésta se reduce en individuos de edad intermedia, que son los que muestran además los más altos valores reproductivos; en las fases más longevas se incrementa de nuevo la mortalidad. Se discuten como posibles fuentes de mortalidad: heladas, soliflucción y déficit hídrico. Se presenta un modelo tentativo de flujo poblacional que trata de cuantificar algunos procesos claves dentro de la dinámica poblacional, como la reproducción (floración, fertilización, desarrollo y maduración de frutos, dispersión de semillas), eventos en el banco de semillas (emergencia de plántulas), así como el patrón de sobrevivencia de la población instalada.

PALABRAS CLAVE: *Espeletia spicata*, Demografía, Patrón de Sobrevivencia, Ciclo de Vida, Páramo Desértico Altiandino, Compositae. Estructura Poblacional.

ABSTRACT

In this work we studied different aspects of the demographic structure, survival and causes of mortality in populations of *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), a caulescent giant rosette species in the Venezuelan Andes. The study area was located at 4200 m in the Paramo de Piedras Blancas (8° 52' N, 70° 55' W), Sierra de La Culata. The results were obtained from several years of observations in permanent plots as well as from intensive samplings in which cross sections at a given moment were obtained. The most vulnerable stages of this species' life cycle were seedlings and juveniles, in which high mortality rates were observed. This rate decreased in individuals of intermediate age, which were also the ones with the highest reproductive values; in the later stages mortality again increased. Possible sources of mortality (frost, solifluction, and water stress) are discussed. A tentative model of population flux is presented to quantify some key processes within the population dynamics, including reproduction (flowering, fertilization, fruit development and seed dispersal), events that take place in the seed bank (seedling emergence) and survival patterns of the installed population.

KEY WORDS *Espeletia spicata*, Demography, Survival Patterns, Life History, Desert Paramo, Compositae, Population Structure.

INTRODUCCION

Los estudios de ecología de poblaciones de plantas en ambientes tropicales fríos son todavía escasos. Sin embargo, se pueden mencionar los realizados por Monasterio (1979, 1986a y 1986b), Smith (1981), Estrada (1979, 1983), Guariguata (1985) y Azócar (en prensa) sobre varias especies de *Espeletia* en los Andes de Venezuela, y los de Smith and Young (1982) en *Senecio keniendron* y Young (1984) en *Lobelia*, ambos en el Monte Kenya, en los Páramos Africanos.

Las especies de *Espeletia* del Páramo Altiandino representan un caso muy singular de adaptación de especies a condiciones tropicales frías (Monasterio 1986a), y muestran patrones adaptativos convergentes con otros taxones que ocupan hábitats ecológicamente similares en Africa, Nueva Guinea y Hawaii (Hedberg y Hedberg 1979, Monasterio 1980a, Monasterio y Vuilleumier 1986).

El presente estudio analiza algunos aspectos de la ecología poblacional de *Espeletia spicata*, una roseta gigante de ciclo de vida largo que vive en ambientes criotérmicamente extremos en la Alta Montaña Tropical de los Andes Venezolanos. Para ello, se presentan y discuten observaciones y resultados sobre parámetros demográficos (natalidad, reclutamiento y mortalidad) y eventos bio-reproductivos (floración, fertilización, y viabilidad de semillas) con el propósito de integrarlos en un modelo global de flujo poblacional que permita una cuantificación de los cambios numéricos que ocurren a lo largo de distintos estadios del ciclo de vida de la especie.

Este trabajo forma parte de un proyecto global sobre la ecología de las poblaciones de *Espeletia* (Monasterio y Estrada 1979) que se adelanta en el Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales. (C.I.E.L.A.T.)

LAS POBLACIONES DE

Espeletia spicata

El área de estudio está ubicada a 4.200 m en el Páramo de Piedras Blancas, (8° 52' N, 70° 55' O), Sierra de la Culata, en la Cordillera de Mérida, Venezuela. El tipo de vegetación prevaleciente corresponde al Páramo Desértico Altiandino (Monasterio 1980b). Información proveniente de 24 años de registros en la estación climatológica de Pico del Aguila, a 2,5 km del sitio de trabajo, nos indica que la temperatura media anual es de 2,8 °C y la diferencia en la temperatura media mensual entre los meses más fríos y más cálidos es de 2,7 °C. las oscilaciones térmicas diarias son de aproximadamente 10°C, y la precipitación media anual, de 800 mm, cae en su mayor parte entre Abril y Diciembre. Esto corresponde a un Clima Tropical de Alta Montaña con régimen unimodal (Monasterio 1986a).

Las poblaciones de *E. spicata* abarcan un rango altitudinal entre 4.000 y 4.300 m, ocupando las laderas de los circos glaciales en posiciones topográficas intermedias, donde los individuos están separados por zonas con muy poca o ninguna vegetación en el estrato bajo (Fig. 1). Las plantas de esta especie, con una densidad de individuos que se aproxima a 0,8 por m², tienden a crecer sobre substratos constituídos por gravas y pequeños bloques angulosos.

Esta especie posee un único tronco sin ramificar, terminado en una roseta apical que presenta muy poca variación estacional en la biomasa foliar. El follaje muerto permanece adherido al tronco, recubriéndolo completamente hasta su base (Monasterio 1980b), como se aprecia en la Fig. 2.

DISEÑO DEL MUESTREO

En Noviembre de 1977, se establecieron parcelas permanentes de 10 m x 10 m dentro de un circo glacial (Fig. 3), donde se registraron 238 individuos de *E. spicata* a lo largo de un gradiente altitudinal de 80 m con pendiente de 15°.



Figura 1.- Rosetales de *E. spicata* ocupando diversas posiciones sobre laderas de un antiguo circo glacial, en el Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m (Foto Carlos Estrada).

Para cada individuo se determinó la altura total, altura del tronco, diámetro de la roseta, presencia-ausencia de restos de inflorescencias y de inflorescencias en desarrollo o maduras. En años sucesivos, se obtuvieron datos tanto de mortalidad (incluidos aquí hasta 1983) como de parámetros reproductivos (hasta 1984). Para efectos de este trabajo, estas parcelas se usaron para determinación de la tasa media anual de mortalidad tamaño-específica, mientras que la información de carácter reproductivo se discute en Estrada y Monasterio (1987).

Espeletia spicata tiene un ciclo de vida de aproximadamente 120 años (Monasterio 1986a). Para obtener un registro temporal de los niveles de mortalidad en la población es necesario el seguimiento año tras año de sus individuos durante, por lo menos, varias decenas de años. Se ha tratado de superar esta dificultad realizando un muestreo que registre un corte transversal de la población en el tiempo. Para ello se demarcaron cuatro franjas de 500 m² adyacentes a las parcelas permanentes. En ellas se midieron 1.568 indivi-



Figura 2.- *E. spicata* sobre gravas y bloques angulosos en el Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m (Foto Carlos Estrada).

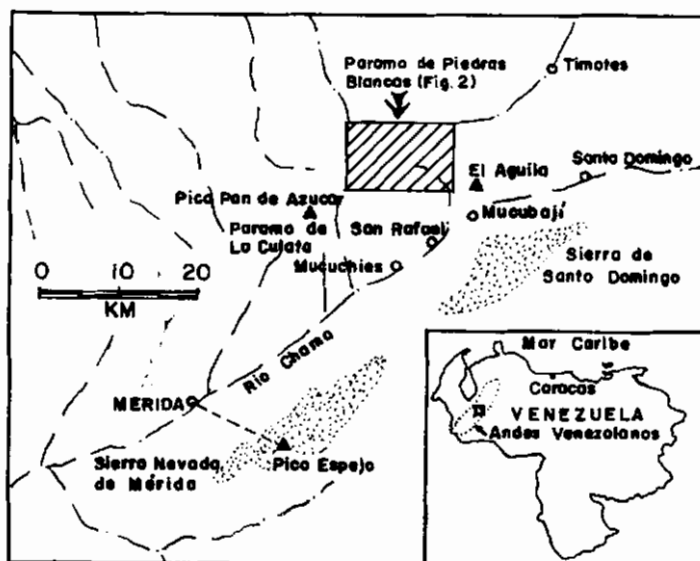


Figura 3.- Ubicación a pequeña y mediana escala el Páramo de Piedras Blancas (tomado de Schubert 1975).

duos, registrándose los mismos datos iniciales ya mencionados para las parcelas permanentes. En este muestreo se detectaron tres ciclos reproductivos (1981, 1982 y 1983).

RESULTADOS Y DISCUSION

Un modelo de flujo poblacional

A partir de los datos obtenidos en las franjas muestreadas sobre 2.000 m² se elaboró una tabla de vida que muestra los resultados del análisis transversal de una población de *E. spicata* para el ciclo 1981-1982 (Tabla 1). Esta información se puede presentar, tal como lo hace Sarukhán (1978), como un modelo tentativo de flujo demográfico (Fig. 4). Este modelo incluye flujos numéricos que muestran cuál podría ser la naturaleza de los cambios cuantitativos a lo largo del ciclo de vida que afectan a una cohorte inicial de semillas producidas en el ciclo reproductivo de 1981-1982, pasando por los subsiguientes estadios de plántulas, juveniles y adultos.

Los compartimientos de la parte inferior de la Fig. 4 contienen los números absolutos de individuos correspondientes a diferentes clases de tamaño de la muestra poblacional de 1.568 plan-

tas (columnas 1 y 2 - Tabla 1). El conjunto de estos compartimientos forman la Estructura de Tamaños de la Población. Inmediatamente por encima de estos cuadrados están los valores de fecundidad (media de ejes florales por individuo reproductivo), obtenida con los datos de las columnas 3 y 4 de la Tabla 1.

La segunda serie de cuadrados por encima de los anteriores contienen el número absoluto de ejes florales producidos por el conjunto de los individuos de cada grupo de tamaño. Esto da un total de 4.996 ejes florales producidos. Como cada eje floral produce en promedio 20,51 capítulos, con variaciones estadísticamente no significativas con respecto al tamaño del individuo (Estrada y Monasterio 1987), y cada capítulo 162,4 flores femeninas (Berry 1986), tenemos un total de 102.468 capítulos que produjeron 16,6 millones de flores femeninas.

El destino posterior de las flores femeninas es presentado en las porciones superior e izquierda de la Fig. 4 donde se observan otros compartimientos que incluyen ya sea flores, semillas o plántulas. Esto se analizará más adelante.

TABLA 1. Análisis transversal y parámetros demográficos de la población de *Espeletia spicata* correspondiente al muestreo de 2.000 m² en 1981-1982.

CLASE DE TAMAÑO (ALTURA DEL TRONCO) (cm)	NUMERO TOTAL DE INDIVIDUOS	NUMERO DE INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS	NUMERO DE EJES FLORALES	FECUNDIDAD (EJES FLORALES POR INDIVIDUO REPRODUCTIVO)
0 - 20	921	26	284	10,92
21 - 40	282	147	1.735	11,80
41 - 60	195	130	1.457	11,21
61 - 80	96	59	803	13,61
81 - 100	53	34	588	17,29
101 - 120	18	10	104	10,40
121 - 160	3	2	25	12,50
TOTALES	1.568	408	4.996	

La población como sistema ecológico

Podemos considerar a las poblaciones de *E. spicata* como sistemas naturales dinámicos que interactúan en forma compleja y simultánea con múltiples factores ambientales, y que se encuentran en un estado de equilibrio en el espacio y en el tiempo.

El enfoque sistemático aplicado a poblaciones naturales implica considerarlas como unidades funcionales integradas por diversos compartimientos o subsistemas. Estos subsistemas pueden mostrar grados variables de persistencia espacio-temporal, así como también modos distintos de interacción ecológica.

Bajo esta perspectiva analizaremos a continuación el modelo poblacional propuesto para *E. spicata* (Fig. 4):

En primer lugar tenemos un Subsistema 1 al que podemos denominar como la Población Instalada que contiene individuos desde el estadio

juvenil hasta los adultos más longevos. Este subsistema, como unidad ecológica, se caracteriza por una permanencia temporal en un área dada a escala de decenas de años. A escalas de tiempo mayores, por ejemplo de centenas de años, el subsistema poblacional mencionado va reciclándose a sí mismo, pudiendo crecer, extinguirse, mantenerse estable o desplazarse gradualmente a otras áreas. A escala de miles de años, este subsistema empieza a operar principalmente como unidad evolutiva.

En segundo lugar, un Subsistema 2 que incluye a la reproducción con la sucesión de sus diferentes fenofases (floración, fertilización, desarrollo y maduración de frutos, y dispersión de semillas). Este proceso se desarrolla en la planta y su escala temporal es de uno a dos años.

En último lugar, un Subsistema 3 que abarca los procesos de dispersión y germinación hasta el primer año de vida de las plántulas. En este caso el escenario ecológico incluye el banco de semillas y los micro-hábitats edáficos en la interfa-

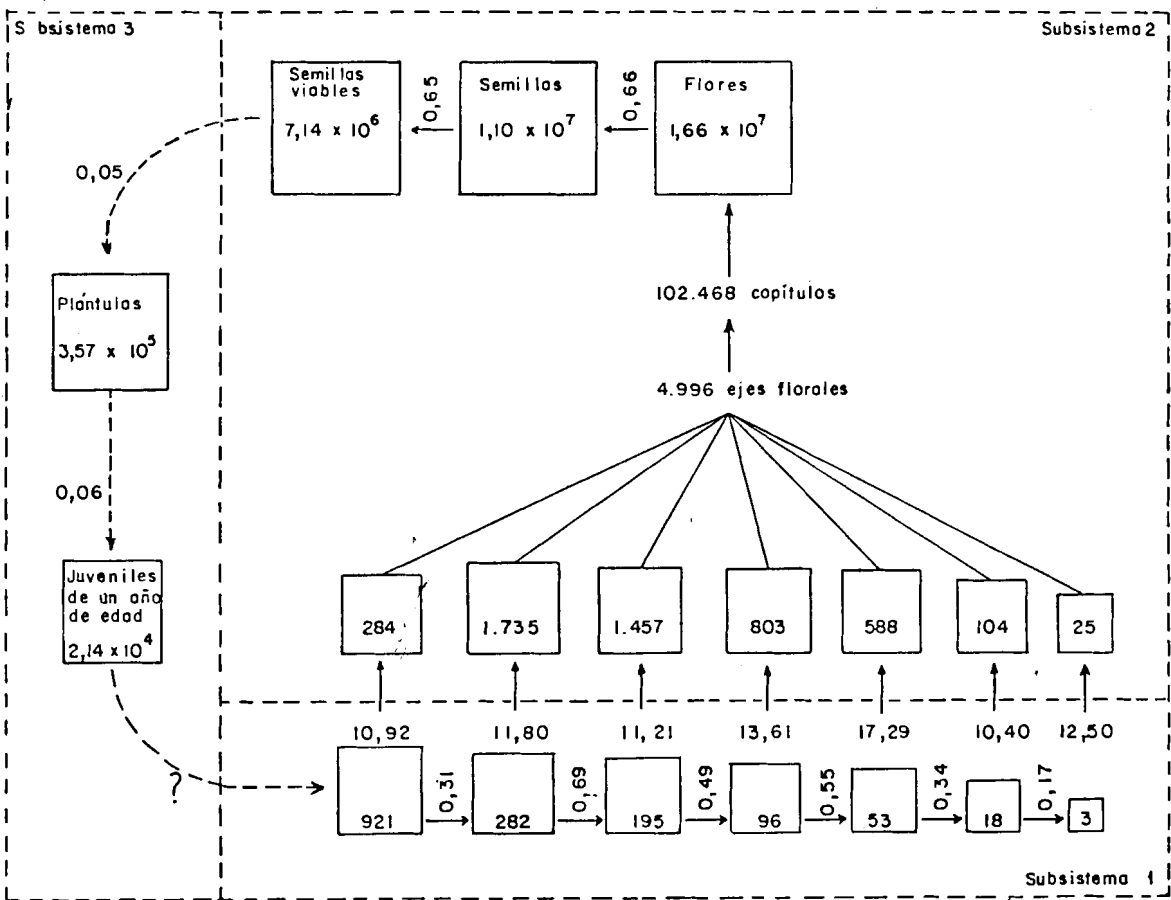


Figura 4.- Modelo de flujo poblacional para *E. spicata* establecido a partir de los datos de la Tabla 1. El tamaño de los cuadrados corresponde al logaritmo del número de individuos (flores, semillas, plántulas, juveniles y adultos) contenidos en ellos. Los números sobre las flechas y entre los cuadrados representan las probabilidades esperadas de supervivencia entre un estadio y el siguiente. Para explicación adicional, véase el texto.

se ambiental cercana a la superficie del suelo, con una escala de tiempo asociada a la duración o vida media de latencia de las semillas viables en el suelo antes de que germinen, mas el primer año después de la emergencia. Sobre este aspecto no hay estudios detallados para *E. spicata*, pero si para *E. timotensis*, otra especie relacionada del Páramo Desértico, en la que la vida media de un cohorte de semillas se ha estimado en unos cinco años (Guariguata 1985).

Los cambios demográficos en la fase de transición plántula-juvenil, o de establecimiento, no han sido cuantificados hasta ahora.

Como hemos hecho énfasis en el carácter tentativo del modelo propuesto aquí para

E. spicata, haremos brevemente una consideración crítica de sus límites y posibilidades:

Los valores numéricos que se muestran en los distintos compartimentos y flujos en el modelo (Fig. 4) son estimaciones hechas para un ciclo determinado (1981-1982). Además, los ciclos temporales de reciclaje demográfico entre las tres partes del modelo son distintos, lo cual hace que las estimaciones numéricas dentro de cada una de ellas no sean completamente comparables con las de cualquier otra. Sin embargo, este modelo sugiere los órdenes de magnitud implicados en los cambios demográficos que ocurren a lo largo de distintos estadios del ciclo de vida, como también permite analizar el siste-

ma poblacional global a diversas escalas espacio-temporales. Actualmente se trabaja en un modelo en el que los valores numéricos de los distintos compartimientos puedan compararse en tiempos similares.

Estructura Poblacional

Antes de iniciar el análisis de la estructura poblacional señalaremos que la información demográfica para plantas tropicales con largos ciclos de vida es escasa y difícil de obtener debido a serios problemas teóricos y metodológicos (Hickman 1979, Sarukhán 1980, White 1980).

Uno de estos problemas es el de la correlación entre tamaño y edad el cual no ha sido resuelto para *E. spicata*. Esto tiene que ver con el hecho de que los efectos de ambientes pasados no necesariamente tienen el mismo peso para plantas distintas (Evans 1972). Por esto se ha dicho que "si un árbol es muy joven es probable que sea pequeño, pero si él es pequeño puede tener cualquier edad" (Harper 1977). Como la edad en plantas parece tener menos importancia que el tamaño en características tan fundamentales como son la probabilidad de muerte, la duración del período juvenil y el comportamiento reproductivo (Harper y White 1974, Cook 1979) se ha optado por la interpretación ecológica de la dinámica demográfica de la población en términos del tamaño de sus individuos.

La estructura de las poblaciones de *E. spicata* está dominada por individuos pertenecientes a las categorías de tamaño más pequeñas. Un 60% se agrupa en la categoría menor a 20 cm de altura del tallo, un 30% entre 21 y 60 cm, y un 10% entre 61 y 160 cm (Fig. 5-a). Esta estructura de tamaños en forma de "J invertida" se ha atribuido a poblaciones que presentan una distribución de tamaños estable integrada por distintos grupos de edad (Silvertown 1982). El mismo patrón en la estructura poblacional observado para *E. spicata* se ha documentado para especies arbóreas en el trópico de baja altitud (Van Valen 1975, Enright 1982), en latitudes extratropicales

en ambientes alpinos (Lorimer 1980, Knowles y Grant 1983) y árticos (Hett y Loucks 1976, Léger y Payette 1981).

El primer grupo o clase de tamaño (0 a 20 cm) contiene individuos con un rango de tamaños muy heterogéneo. Las contrastantes condiciones microclimáticas a lo largo del gradiente vertical desde la superficie del suelo hasta unos dos metros por encima del mismo en el Páramo Desértico (Monasterio 1979) como en ambientes alpinos extratropicales (Tranquillini 1964) imponen presiones ambientales diferenciales sobre individuos de distinto tamaño. En consecuencia es interesante conocer como es la estructura de tamaños dentro de la categoría inicial de 0 a 20 cm. Los resultados indican que el 80% de los individuos en esa categoría son menores a 5 cm de altura del tallo, y de éstos caso la mitad tienen menos de 0,5 cm (la altura del tallo, por debajo de este límite, no es medible por el método adoptado). Esto se ilustra en la Fig. 5-b. Esta última categoría de plantas menores de 0,5 cm de tallo representa el estadio más joven en el ciclo de vida que ha sido censado directamente en el campo en toda el área muestral estudiada (2.000 m²). Este grupo de tamaño se ubica en la crítica fase transicional de establecimiento que ocurre entre el estadio de plántula propiamente dicho (sólo con las hojas cotiledóneas) y aquellos individuos juveniles que ya han alcanzado un tamaño estable de su roseta foliar y, por tanto, con una probabilidad relativamente mayor de alcanzar la condición reproductiva.

La interpretación de la estructura de tamaño de la población en términos demográficos es posible si se tiene en cuenta que los elementos de una tabla de vida "horizontal" y los de una "vertical" solo resultan equivalentes en poblaciones que desarrollan una distribución de edad estable bajo condiciones de crecimiento constante (Pielou 1977, Elseth y Baumgardner 1981).

Considerando la prolongada longevidad de las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, podría ser válido suponer que, a muy corto plazo

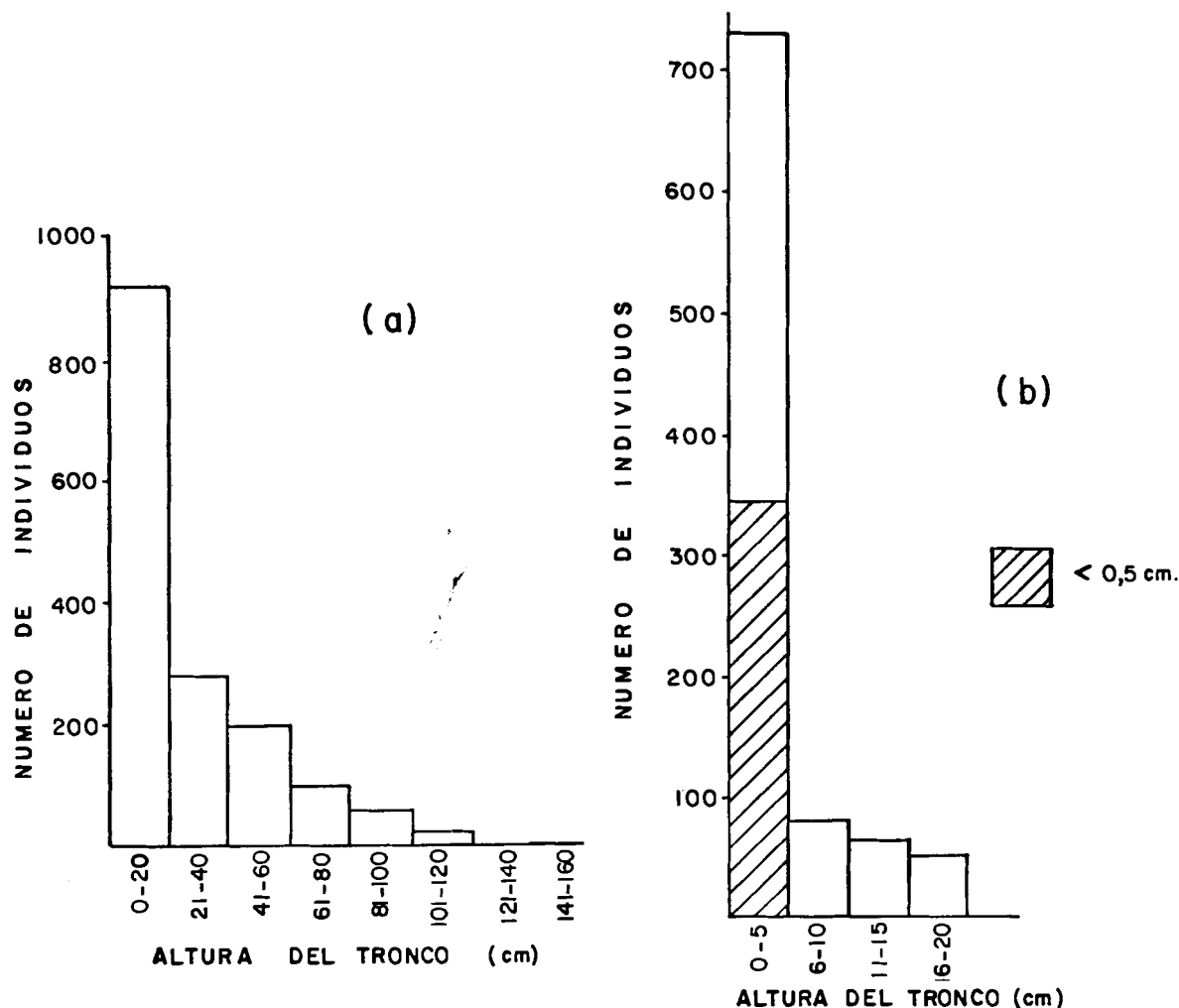


Figura 5.- a) Distribución en grupos de tamaño de una población de *E. spicata*. Páramo Desértico a 4.200 m. b) Distribución en grupos de tamaño para la categoría "0 a 20 cm" de una población de *E. spicata*. Páramo Desértico a 4.200 m.

(5 a 10 años) sus poblaciones se comporten demográficamente como si estuvieran en estado estable y estacionario. Bajo esta suposición, los grupos de tamaño de la población se pueden considerar como elementos de una tabla de vida vertical. Esto permitiría elaborar una curva de sobrevivencia cuya pendiente sea proporcional a la tasa de mortalidad tamaño-específica.

La Fig. 6-a muestra la tendencia de sobrevivencia para las poblaciones de *E. spicata*. Se destacan tres intervalos o fases con tasas diferenciales de mortalidad: las fases I y III con las tasas más altas y la fase II con tasas menores aunque no despreciables. La fase I incluye en su mayoría

a individuos juveniles y muy pocos adultos. La fase II, reúne a individuos adultos de tamaño intermedio, mientras que la fase III comprende los adultos más longevos.

Hay una notable subestimación en el número de individuos que debieran estar incluidos en la fase I de la curva. Muy probablemente un cierto número de plántulas y juveniles menores de 1-1,5 cm de altura total (incluyendo la roseta foliar), no fueron registrados en el muestreo de campo que cubrió un área relativamente extensa. Según los resultados y predicciones de Azócar (en prensa) sobre la emergencia y sobrevivencia de plántulas de *E. spicata* suponemos que un nú-

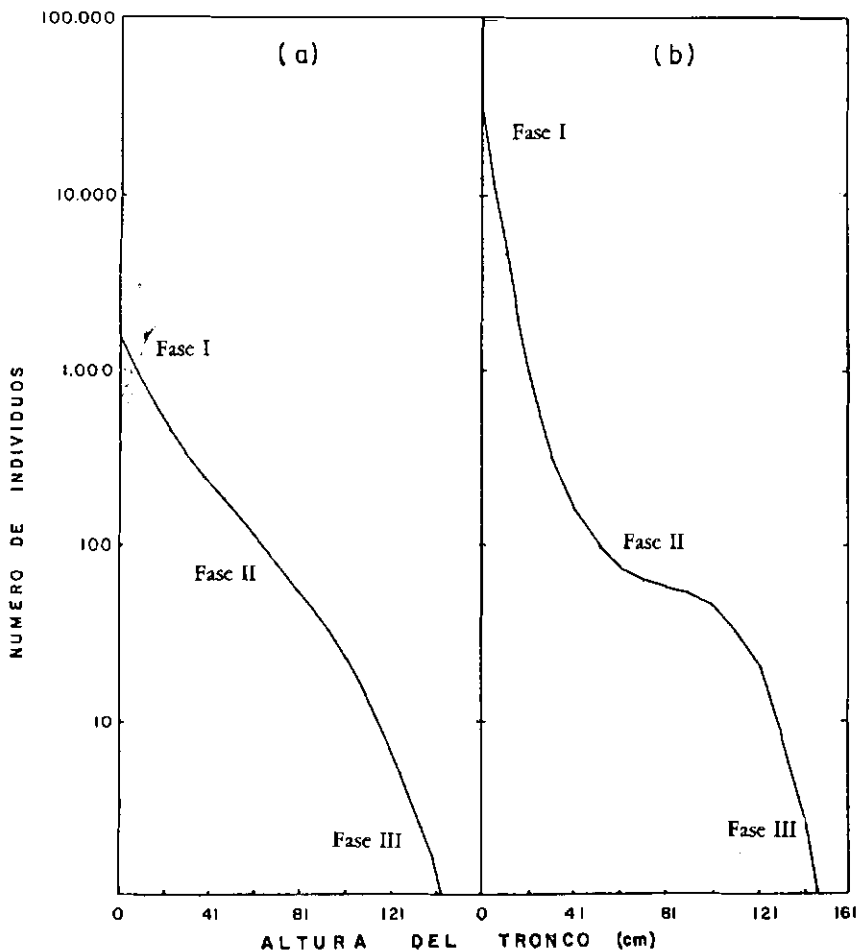


FIGURA 6.- Curvas de sobrevivencia basadas en un corte transversal de una población de *E. spicata* Páramo Desértico a 4.200 m. a) Basada en datos de 1568 individuos registrados en 2.000 m². b) Basada en los mismos datos que (a) pero añadiendo 100.000 plántulas hipotéticas no registradas en el censo. Explicación adicional en el texto. Regresiones: a) $Y = 3,18 - 0,03(X) + 0,0023(X)^2 - 0,0000012(X)^3$ $r^2 = 0,996$ $n = 7$ b) $Y = 4,51 - 0,098(X) + 0,0012(X)^2$ $r = 0,928$ $n = 8$

mero de 100.000 plántulas es un buen estimado del número real que emergieron en el sitio de estudio en 1981. Al añadir estas plántulas al total de individuos realmente censados, se produce, como era lógico esperar, un incremento de la pendiente en la Fase I y una disminución en la Fase II. Esto se ilustra en la Fig. 6-b y sugiere tasas aún más altas de mortalidad durante las etapas tempranas del ciclo de vida y más reducidas en etapas intermedias.

Registros reales de sobrevivencia en *E. spicata*: Los niveles teóricos de sobrevivencia

deducidos de un corte transversal de la población muestral (Fig. 6-a y 6-b) son consistentes con registros de mortalidad tomados de poblaciones permanentes marcadas en el campo. Observaciones de números de muertes ocurridas en cada grupo de tamaño durante un lapso de 5,3 años indican tasas anuales medias de mortalidad de un 4% para el conjunto de los individuos de la primera clase de tamaño de 0 a 20 cm (que abarca un rango muy heterogéneo de tamaños), de 1 a 2% para los grupos intermedios, y de 4 a 5% para individuos mayores de 100 cm. A estos resultados se les pueden añadir los de Azócar (en

prensa) para la sobrevivencia en los primeros estadios de vida: la tasa de mortalidad para plántulas emergidas de semillas recién producidas es de un 94% hasta el primer año de vida. Para las plántulas que emergen un año después de la producción de semillas, la tasa de mortalidad hasta el primer año de vida alcanza un 99%.

Esta consistencia entre los valores esperados y observados en la tasa de mortalidad, nos sugiere que las suposiciones hechas para interpretar el modelo en términos demográficos son bastante plausibles y, además, refuerza la coherencia interna de sus valores y flujos numéricos.

Posibles Causas de mortalidad

Plántulas: El proceso de soliflucción de las partículas del suelo (Schubert 1975, Malagón 1982) produce una alta inestabilidad edáfica a escala del microhábitat ocupado por las plántulas, convirtiéndose probablemente en un importante factor de mortalidad para las mismas. El proceso de congelamiento-descongelamiento del suelo superficial, ocurre casi diariamente en el Páramo Desértico y actúa como un importante factor selectivo sobre las poblaciones de *Espeletia* sp (Monasterio 1986a).

Daños fisiológicos por heladas y/o marchitamiento debido a desecamientos temporales (a escala estacional o diaria) de la superficie del suelo, podrían ser asimismo factores de mortalidad en plántulas (Tranquillini 1964, Billings y Mooney 1968, Bliss 1971, Smith 1984, Monasterio 1986a).

El movimiento del suelo por soliflucción se manifiesta de forma recurrente, todos los días en las primeras horas de la mañana. Las heladas ocurren casi diariamente, aunque su efecto sobre las plántulas puede variar según la intensidad de duración (minutos u horas). Es de suponer que durante la estación húmeda (Abril a Noviembre) la posibilidad de que ocurran desecamientos superficiales del suelo con el consiguiente riesgo de marchitamiento para las plán-

tulas, se restringe a determinados días soleados durante algún momento cercano al mediodía. Durante la estación seca, el riesgo de déficit hídrico y marchitamiento de plántulas debe ser muy alto, manifestándose esta presión selectiva casi diariamente y por períodos más extensos en el día.

Hay que señalar que la dificultad en medir el microambiente percibido por una plántula individual ha impedido un conocimiento preciso del porqué una planta sobrevive mientras otra muere (Cook 1979).

Transición plántula-juvenil: Los individuos juveniles muy pequeños podrían ser afectados por presiones selectivas semejantes a las que actúan sobre las plántulas (Monasterio 1986a). Sin embargo, a medida que ellos van produciendo nuevas hojas y desarrollando su sistema radical, de alguna manera se hacen menos susceptibles a tales presiones. Es en estas condiciones cuando comienza la fase de establecimiento. La planta tiende a afincarse en el suelo, se hace metabólicamente carbono-independiente (por el desarrollo de nuevas hojas) e inicia un proceso de crecimiento y desarrollo acelerado (a escala de los pequeños individuos) que le permitirá evadir las rigurosas condiciones microambientales cercanas a la superficie del suelo. Durante este proceso, el individuo juvenil tendrá mayores o menores probabilidades de sobrevivir dependiendo de las condiciones microtopográficas que le rodeen y de su particular constitución genética. Se puede producir asimismo un mejor balance térmico para la planta si ésta está rodeada en su inmediata vecindad por guijarros, bloques de piedra, o incluso alguna pequeña hierba o arbusto (Geiger 1966). También influyen en un ambiente térmico favorable la presencia en el suelo de restos de hojarasca. Empíricamente se ha podido constatar esto (aunque no experimentalmente todavía) por observaciones de campo que indican una mayor frecuencia de plántulas y juveniles sobre substratos microespacialmente heterogéneos.

Transición juvenil-adulto: Factores como una densa pubescencia foliar, la capa de hojas marcescentes alrededor del tallo y la médula del tronco comienzan a desarrollarse en el estadio juvenil y ayudan en la regulación del balance hídrico de la planta (Baruch y Smith 1979, Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983, Meinzer y Goldstein 1985). Se ha postulado y comprobado experimentalmente que el bajo nivel de "capacidad hídrica" (relación entre el volumen de médula del tronco y el área foliar) (Goldstein et al. 1985) y la falta de habilidad de ajuste osmótico a períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo (Goldstein et al. 1985, Orozco 1986) son causas de mortandad relevantes en individuos juveniles.

El cambio de alta mortalidad en la Fase I, a mortalidad reducida en la Fase II (Fig. 6) coincide con la presencia gradual, de una médula más desarrollada, una gruesa capa de hojas marcescentes adherida al tallo y la ubicación de la yema de crecimiento apical (protegida en el centro de la roseta foliar) a niveles más altos por encima del suelo y por tanto en condiciones microclimáticas más atemperadas que las que prevalecen cerca del substrato (Monasterio 1979).

A lo largo del ciclo de vida, la intensidad de las presiones selectivas del ambiente parece alcanzar su más alto nivel sobre las poblaciones de plántulas y juveniles poco desarrollados. Sólo aquellos que sobreviven al intenso filtro ambiental (soliflucción, heladas y déficit hídrico) tienen alguna probabilidad de alcanzar la madurez reproductiva y suministrar descendencia a la siguiente generación.

Eventos reproductivos

Nos ocuparemos aquí de examinar una parte del modelo de flujo poblacional que incluye las fases transicionales de flores, semillas totales producidas y semillas viables dispersadas (Fig. 4 - Subsistema 2), resaltando los rangos de variabilidad, en magnitud y frecuencia, inherentes a dichos eventos reproductivos. La discusión que

sigue está basada tanto en resultados nuestros como en evidencias suministradas por otros autores.

Floración: En la Tabla 1 los individuos que mostraron las más altas tasas de sobrevivencia se agrupan en las clases de tamaño II y III abarcando 1/3 del total de la población censada. Estos individuos aportaron 2/3 del total de inflorescencias producidas.

El modelo de flujo poblacional para *E. spicata* muestra el ciclo reproductivo de 1981-1982 (Fig. 4). Aunque hay actividad reproductiva todos los años, la fracción de individuos adultos que florecen en la población puede oscilar desde un 1% hasta un 80% entre años sucesivos (Estrada y Monasterio 1987). Se puede argumentar que aumentando el tamaño de la unidad de tiempo sobre la cual vamos a comparar el desempeño reproductivo global de la población, es posible suponer que las diferencias mostradas entre un intervalo y otro se hicieran cada vez menos importantes.

Mortalidad de inflorescencias: Durante el ciclo reproductivo de 1978-1979 hubo una mortalidad de ejes florales del 13% (Estrada 1979). En mayo de 1980 una alta proporción de las inflorescencias de ese año fueron dañadas irreversiblemente por daños mecánicos producidos, aparentemente, por un peso excesivo causado por nevadas copiosas.

En 1981 florecieron 408 plantas que produjeron 5.000 inflorescencias, de las cuales una cierta fracción puede haberse atrofiado. Si suponemos una intensidad de daño similar a la de 1978 (13%) quedarían entonces unos 4.350 ejes florales. Estos llevan unos 90.000 capítulos o cabezuelas que contienen alrededor de 20 millones de flores femeninas.

Las nevadas como factor de variabilidad externo a la población depende de cambios meteorológicos estocásticos pero predecibles en su ocurrencia.

Fertilización - Viabilidad y dispersión de semillas: Los niveles de fertilidad natural parecen estar limitados por la cantidad de polen efectivo en el ambiente (Berry 1986), el que depende de la densidad de individuos en flor. Durante 1978, la tasa de floración (porcentaje de adultos totales en flor) fue de un 80% y la tasa de fertilidad natural (porcentaje de aquenios con embrión) se estimó en un 66% (Estrada 1979). Durante los años 1983 y 1984, las tasas de floración fueron de 1% y 50%, y las tasas de fertilidad natural de 4,6% y 70,8% respectivamente (Berry 1986, Estrada y Monasterio 1987). Esta relación directa entre intensidad de floración y probabilidad de fertilización acentúa aún más la variabilidad interanual en la producción de semillas. También pueden ocurrir variaciones intraespecíficas en los niveles de fertilidad natural dentro de un mismo ciclo reproductivo. Un ejemplo de esto es suministrado para *E. timotensis*; durante 1983 la fertilidad natural es una muestra de 25 individuos mostró un rango de 6 al 60% (Guariguata 1985).

La información sobre viabilidad de semillas de *Espeletia spicata* indica una viabilidad cercana al 65% de los aquenios con embriones desarrollados (Berry 1986).

Se estima que en los meses de la estación seca se dispersan unos dos tercios del total de semillas. Posteriormente la dispersión continúa a tasas menores extendiéndose por un lapso de varios meses hasta quizás algo más de un año (Estrada 1979).

Eventos en el suelo

Los procesos de importancia demográfica que ocurren en el escenario ecológico del suelo (Fig. 4 - Subsistema 3) incluyen los eventos en el banco de semillas, la germinación y su sobrevivencia).

Las observaciones sobre germinación indican que ésta ocurre casi continuamente todo el año. Sin embargo, sólo una fracción de semillas

germina cada año, lo que ha hecho pensar en la existencia de mecanismos de latencia (Azócar, en prensa). Este proceso se ha cuantificado también para *E. timotensis* (Guariguata 1985). Esto nos sugiere que la dinámica interna del banco de semillas en el suelo podría estar actuando como un "buffer" o estabilizador absorbiendo quizás buena parte de la variación introducida por la alta intermitencia interanual en la oferta de semillas (Estrada y Monasterio 1987).

A partir de un estimado de las semillas variables en el suelo, Azócar (en prensa) deduce una probabilidad de emergencia de plántulas de *E. spicata* de un 5% y encuentra además que para el segundo año (después de la dispersión de semillas) la probabilidad de emergencia se reduce a un 1%. La sobrevivencia en condiciones de campo desde el estadio de plántula hasta el primer año de vida oscila de un 1 a 6%. Haciendo un balance, y tomando en cuenta los factores de variación implicados en distintos estadios del ciclo de vida, podemos decir que la sobrevivencia global neta de las semillas hasta el estadio de individuos de un año de edad muestra una alta variabilidad oscilando desde un valor de casi 0,1 al 0,03%.

Actualmente se trabaja en la elaboración de un modelo predictivo sobre la dinámica de poblaciones de *E. spicata*. Para ello tenemos registros de reproducción y mortalidad durante varios años para una población inicial de unos 240 individuos. Una primera discusión del comportamiento reproductivo de esta especie durante 8 años sucesivos se encuentra en Estrada y Monasterio (1987). Estudios sobre tasas de producción foliar y crecimiento del tronco permitirán establecer una relación aproximada entre el tamaño y la edad de la planta. Podemos adelantar aquí que la probabilidad de que un individuo de un año de edad sobreviva 10 años más (hasta unos 3 cm de altura del tronco) se ha estimado en un 1 a 5%. En el esquema que hemos propuesto aquí, la transición que va desde los individuos de 1 año hasta el grupo que con-

forma la primera clase de tamaño es todavía incierta.

CONCLUSIONES GENERALES

- 1.- En el ciclo de vida de *E. spicata*, las presiones selectivas del ambiente alcanzan su más alto nivel sobre las plántulas y los juveniles en sus primeras fases de desarrollo.
- 2.- Un individuo adulto genera en un solo evento reproductivo, la capacidad de producir entre 35.000 y 60.000 nuevas flores femeninas, formándose luego entre 15.000 y 25.000 semillas viables, de las que sólo tres de cada mil logran sobrevivir hasta el primer año de vida.
- 3.- Las poblaciones de *E. spicata* en el Altandino de Venezuela pueden considerarse como un impactante ejemplo de éxito adaptativo en ambientes criotérmicos tropicales. Entre los rasgos del ciclo de vida terminantes de este "éxito" podemos mencionar los siguientes:
 - a) El alto valor reproductivo de los individuos de tamaño intermedio en la población.
 - b) La existencia de mecanismos de latencia en las semillas (Guariguata 1985), lo cual permitiría "dosificar" en ciclos polianuales los riesgos de mortalidad sobre semillas y plántulas.
 - c) Las adaptaciones morfoecológicas y anatómicas como la capa de hojas marcescentes alrededor del tallo y la existencia de una médula en el tronco de plantas adultas pueden actuar como reguladores del balance hídrico y, así incrementar las probabilidades de sobrevivencia.
 - d) La prolongada longevidad y la estrategia policárpica en la reproducción les permite optimizar la inversión energética en la descendencia futura, en un ambiente en donde la variabilidad interanual en el régimen estacional de distribución de las lluvias puede ejercer una influencia fundamental

sobre la frecuencia e intensidad de las presiones selectivas claves como son el "stress" criotérmico-hídrico y la inestabilidad mecánica de la superficie del substrato (por soliflucción). Estas presiones actúan sobre la fase más vulnerable del ciclo de vida: el establecimiento de nuevos individuos a partir de las plántulas.

AGRADECIMIENTOS

Queremos dejar constancia de nuestro agradecimiento a los Profesores Guillermo Sarmiento y Otto Solbrig por las valiosas sugerencias durante la realización de este trabajo, a Oscar Zabala, Lina Sarmiento y Dimas Acevedo por su ayuda en el muestreo y procesamiento de datos, y a Hely Saul Rangel y David Dugarte por su apoyo en el trabajo de campo.

Este Proyecto fue financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (Proyecto C-289-86) y MAB-UNESCO contrato ROSTLAC N° 241.768.7, instituciones a las que queremos dejar testimonio de nuestro reconocimiento.

LITERATURA CITADA

- Azócar, A. 1988. Análisis de la emergencia y establecimiento de plántulas de *Espeletia spicata*, una especie del Páramo Desértico. Acta Científica Venezolana (en prensa).
- Baruch, Z. y Smith, A. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuela Andes. *Oecologia* 38: 71-82.
- Berry, P. 1986. La Biología reproductiva del género *Espeletia* en los Andes Venezolanos. Trabajo de Ascenso. Universidad Simón Bolívar. Caracas, 147 p.
- Billings, W.D. y Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-38.
- Cook, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants, 207-31. En: Solbrig O.T., Jain S., Johnson G. y Raven P.H. (eds.) *Topics in Plant Population Biology*. New York, Columbia University Press.

- Elseth, G.D. y Baumgardner, K.D. 1981. Population Biology. D. Van Nostrand Company, New York, 623 pp.
- Enright, N.J. 1982. The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. III. Population dynamics of sample stands. Australian Journal of Ecology 7: 227-237.
- Estrada, C. 1979. Aspectos de la Estrategia del Ciclo Vital de *Coespeletia spicata*. Tesis de Licenciatura, ULA 41.
- Estrada, C. 1983. Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría. ULA, 143 p.
- Estrada, C. y Monasterio, M. 198. Comportamiento reproductivo de una roseta gigante andina *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae). Sometido a Oecologia Plantarum.
- Evans, G.C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. University of California Press, Berkeley.
- Geiger, R. 1966. The climate near the ground. Cambridge, Mass. Harvard University Press.
- Goldstein, G. y Meinzer, F. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. Plant, Cell and Environment 6: 649-56.
- Goldstein, G. Meinzer, F. y Monasterio, M. 1985. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an andean giant rosette species. Oecologia Plantarum 6: 263-75.
- Guariguata, M. 1985. Dispersión, dinámica del banco de semillas y germinación en *Espeletia timotensis* Cuatr. (Compositae). Tesis de Licenciatura, Universidad Simón Bolívar, 102 p.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. London, Academic Press, 892, pp.
- Harper, J.L. y White, J. 1974. The demography of plants. Annual Review Ecology and Systematic 5: 419-63.
- Hedberg, I. y Hedberg, O. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. Oikos 33: 297-307.
- Hett, J.M. y Loucks, O.L. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology 6: 1029-44.
- Hickman, J.C. 1979. The basic biology of plant numbers, pp. 232-63. In: Solbrig O.T., Jain S. Johnson, G., y Raven P.H. (eds.) Topics in Plant Population Biology. New York, Columbia University Press.
- Knowles, P. and Grant, M.C. 1983. Age and size structure analyses of Engelmann spruce, Ponderosa pine, Lodgepole pine, and Limber pine in Colorado. Ecology 64: 1-9.
- Légère, A. and Payette, S. 1981. Ecology of a black spruce (*Picea mariana*) clonal population in the hemiarctic zone, northern Quebec: population dynamics and spatial development. Arctic and Alpine Research 13: 261-76.
- Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern appalachian virgin forest. Ecology 61: 1169-84.
- Malagon, D. 1982. Evolución de los suelos en el Páramo Andino. CIDIAT, Mérida, 222 pp.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. Ecology 66: 512-20.
- Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el Altandino de Venezuela, 117-46. En: Salgado-Laboriau (ed.) El Medio Ambiente Páramo. Unesco-IVIC, Caracas.
- Monasterio, M. 1980a. Los Páramos Andinos como Región Natural. Características Biogeográficas Generales y Afinidades con otras Regiones Andinas, pp. 15-27. En: Monasterio, M. (ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1980b. Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela, pp. 93-158. En: Monasterio, M. (ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1986a. Adaptive Strategies of Espeletia in the Andean Desert Paramo. 49-80. En: Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press.
- Monasterio, M. 1986b. Recherches Ecologiques sur les Espeletia du Páramo Désertique des Hautes Andes Tropicales du Venezuela. Tesis de Estado en Ciencias Naturales. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 123 pp.
- Monasterio, M. y Estrada, C. 1979. Análisis de la Estrategia Global en especies del Páramo Desértico. Proyecto C-136-79, Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

- Monasterio, M. y Vuilleumier, F. 1986. High Tropical Mountain Biota of the World, En: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. New York: Oxford University Press, pp. 3-7.
- Orozco, A. 1986. Economía hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- Sarukhan, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees, pp. 163-84. En: Tomlinson, P.B. y Zimmermann, M.H. (eds.). Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press.
- Sarkhan, J. 1980. Demographic problems in tropical systems, 161-88. En: Solbrig, O.T. (ed.) Demography and Evolution in Plant Populations. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Schubert, C. 1975. Glaciation and Periglacial Morphology in the Northwestern Venezuelan Andes. *Eiszeitalter y Gegenwart* 26: 196-211.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. New York. Longman.
- Smith, A.P. 1979. Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette species. *Biotropica* 11 (1): 43-7.
- Smith, A.P. 1981. Population dynamics of Venezuelan. *Espeletia*. *Smithsonian Contributions in Botany* 48: 1-45.
- Smith, A.P. 1984. Postdispersal parent-offspring in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist* 123: 354-70.
- Smith, A.P. y Young, T.R. 1982. The cost of reproduction in *Senecio kenioidendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia (Berlin)* 55: 243-7.
- Tranquillini, W. 1964. The physiology of plants at high altitudes *Annual Review of Plant Physiology*. 15: 345-62.
- Van Valen, L. 1975. Life, death, and energy of a tree. *Biotropica* 7: 259-69.
- White, J. 1980. Demographic Factors in Populations of Plants, pp. 21-48. En: Solbrig, O.T. (ed.) Demography and Evolution in Plant Populations. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Young, T.P. 1984. The comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* of Mount Kenya. *Journal of Ecology* 72: 637-50.