



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**

PROCESOS PRODUCTIVOS EN POBLACIONES DE *Espeletia timotensis* EN EL PÁRAMO DESÉRTICO

**Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes
como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ecología Tropical**

CARLOS AUGUSTO ESTRADA SANCHEZ

MERIDA - VENEZUELA

Septiembre 1995

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por **ESTRADA SANCHEZ, CARLOS AUGUSTO**, para optar al título de Doctor en Ecología Tropical y que se titula:

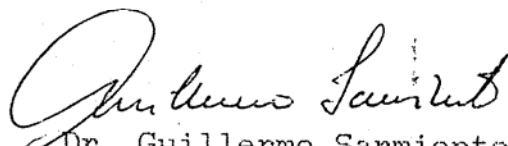
"PROCESOS PRODUCTIVOS EN POBLACIONES DE Espeletia timotesis EN EL PARAMO DESERTICO "

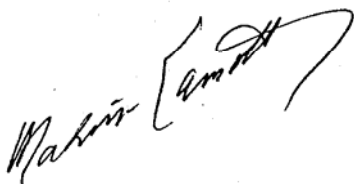
hacen constar lo siguiente:

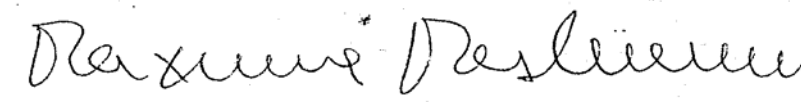
PRIMERO: Que hoy 08-06-95, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado la Dra. Maximina Monasterio **SEGUNDO:** A continuación se discutió si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, la Presidenta del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION CON MENCION HONORIFICA.**

EL JURADO

Dr. Maxime Lamotte


Dr. Guillermo Sarmiento




Dra. Maximina Monasterio

Yannine Z.-

Agradecimientos

- A la Dra. Maximina Monasterio a quien quiero reconocer especialmente, además de su invaluable asesoría y asistencia académica, haberme transmitido su gran entusiasmo y calor humanos en los momentos más acuciantes de esta empresa.
- A los Drs. Guillermo Sarmiento y Maxime Lamotte por los valiosos comentarios hechos al manuscrito.
- A los técnicos David Dugarte, Hely Saúl Rangel y Luis Nieto, quienes con su trabajo y dedicación me apoyaron decididamente en el trabajo de campo.
- A Virginia, como reconocimiento póstumo a su excelente desempeño en el procesamiento del material vegetal.
- A todos aquellos quienes directa o indirectamente colaboraron en el desarrollo de este trabajo.
- Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (C.D.C.H.T.) de la Universidad de Los Andes, por su apoyo logístico durante la realización de esta tesis, a través del Proyecto C-464-90.

RESUMEN

Los ritmos y magnitudes de la producción primaria, así como el patrón de distribución de la biomasa y la fitomasa hacia distintos compartimientos vegetales son analizados para una de las poblaciones de plantas de mayor altitud en el mundo y perteneciente a uno de los sistemas ecológicos más originales del planeta: la Alta Montaña Tropical en los Altos Andes Venezolanos.

Dos poblaciones de rosetas caulescentes gigantes (*Espeletia timotensis* Cuatr), una a 4150 m de altitud y otra a 4400 m, fueron seleccionadas para su estudio en el área del Páramo de Piedras Blancas (08°52'N, 70°48'W), en la Cordillera de Mérida, Venezuela. En individuos marcados de ambas poblaciones se hicieron mediciones de la tasa de producción de hojas por más de dos años consecutivos, al cabo de los cuales se midió en una fracción de ellos la tasa de crecimiento del tallo en altura. Paralelamente se cosechó una muestra de plantas de distintos tamaños en cada población para procesar y separar en el laboratorio los distintos componentes de la fitomasa. Censos para determinar la estructura de tamaños de la población fueron realizados, excepto en el sitio a 4150 m, para el cual ya existía información precedente (Monasterio 1986b). Para la estimación de la fitomasa y la producción se diseñó una versión modificada del método de Análisis Dimensional (Whittaker y Marks 1975) para ajustarse a los singulares rasgos morfoecológicos y ritmos de crecimiento de las rosetas gigantes de *Espeletia*.

Las estimaciones realizadas en esta investigación indican que la producción primaria neta (PPN) en poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia timotensis* en los Altos Andes Tropicales, alcanza un valor entre 100 a 200 g/m²/año; la biomasa total entre 300 y 700 g/m²; y la fitomasa total (biomasa más necromasa foliar en pie) entre 2000 y 5000 g/m². Estos resultados están dentro del rango de los valores estimados de PPN (10 - 400 g/m²/año) y de fitomasa vegetal (100 - 3000 g/m²) para ecosistemas de tundra ártica y alpina; y también en el rango de la PPN y fitomasa en desiertos y semidesiertos (10 - 250 g/m²/año y 100 - 4000 g/m², respectivamente) (Rodin et al. 1975, Whittaker y Likens 1975).

Poblaciones de *Espeletia timotensis* en dos niveles

altitudinales en el Páramo Desértico mostraron diferencias tanto en la PPN como en la biomasa total. La población a 4150 m s.n.m. obtuvo valores de PPN de $107 \text{ g/m}^2/\text{año}$, y de biomasa total de 301 g/m^2 . En cambio, la muestra poblacional a 4400 m mostró una producción de $180 \text{ g/m}^2/\text{año}$ y una biomasa total de 690 g/m^2 .

Probablemente las diferencias en la exposición geográfica de estas poblaciones (S-SE a 4400 m, y N-NE a 4150 m) influyan en un balance global neto anual de radiación solar más favorable para la población a 4400 m (a pesar de su mayor altitud), y por tanto, en una mayor asimilación neta. Sin embargo, debido a la compleja diversidad ambiental prevaeciente en sistemas montañosos tropicales, particularmente en las más altas elevaciones (Sarmiento 1986), no es posible tener por ahora una explicación convincente para las diferencias observadas en la PPN entre ambas poblaciones, especialmente por la falta "in situ" de suficientes registros microclimatológicos, los cuales no fue posible obtener en este trabajo.

Con respecto a las relaciones entre compartimientos vegetales (hojas, tallo, raíces y estructuras reproductivas) se encontró que la roseta foliar es dominante en cuanto a su contribución a la acumulación anual de nueva biomasa, representando en promedio un 92 %, mientras que la proporción de hojas sobre la biomasa total en la población está en un 44-49 %. Los tallos contribuyen a la acumulación anual de biomasa con un 3 %, y las raíces con un 1-2 %, mientras que su proporción sobre la biomasa total está en un 33-43 % para los tallos y un 11-20 % para las raíces. Las estructuras reproductivas aportan en promedio el 7 % de la producción total y su proporción sobre la biomasa total es de un 5 %.

Se espera que el ensayo metodológico empleado y el marco ecológico en el que se ha discutido una buena parte de la información más relevante obtenida en esta investigación, pueda dar algunas pautas para desarrollar en un futuro cercano modelos que permitan evaluar cómo cambia la distribución de la producción y la biomasa (por clases de tamaño y edad) en poblaciones que difieran en su estructura y que tengan diferentes densidades. Se necesitan estudios detallados sobre la microdinámica geomorfológica en el tiempo del substrato, y cómo esto afecta al "nicho regenerativo" u "oportunidad de reclutamiento" a la población. Todo esto son aspectos claves a la hora de comprender la capacidad de restablecimiento o de regeneración de estas poblaciones bajo presiones o procesos naturales, o bajo presiones humanas en el futuro cercano.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. EL TRÓPICO FRÍO.....	1
1.2. LOS ALTOS ANDES TROPICALES.....	4
1.2.1. El ambiente físico.....	4
1.2.1.1. Clima.....	5
1.2.1.2. Geología, Geomorfología y Suelos.....	5
1.2.2. Vegetación.....	7
1.2.2.1. Las rosetas gigantes de <i>Espeletia</i>	7
1.3. LOS PROCESOS PRODUCTIVOS.....	8
1.3.1. Restricciones ecológicas en el Trópico Frío.....	8
1.3.2. Estudios previos de la producción primaria en el Trópico Frío y otros ambientes de montaña.....	11
1.4. PATRONES DE ASIGNACIÓN DE LA BIOMASA.....	12
2. METODOLOGÍA.....	14
2.1. PROCESOS PRODUCTIVOS . ESCALAS DE APROXIMACIÓN.....	14
2.1.1. Aproximaciones metodológicas y conceptuales.....	14
2.1.1.1. El nivel del ecosistema.....	14
2.1.1.2. El nivel poblacional.....	15

2.1.1.3. El nivel del individuo.....	16
2.1.1.4. Relaciones Alométricas.....	17
2.1.1.5. Estudios ecofisiológicos - Aproximación funcional.....	18
2.1.1.6. Relación entre la Producción Primaria Neta y Variables Eco-climáticas	20
2.1.1.7. Breve conclusión sobre aproximaciones metodológicas.....	20
2.1.2. Diferentes escalas espaciales y temporales	21
2.1.2.1. El problema del espacio en el muestreo de <i>Espeletia</i>	21
2.1.2.2. El problema del tiempo	23
2.1.3. Una aproximación demográfica-poblacional a los procesos productivos.....	25
2.2. PATRÓN DE ASIGNACIÓN DE LA BIOMASA. CRITERIOS DE ESTUDIO Y ENFOQUE EMPLEADO.....	26
2.3. PATRONES DE CRECIMIENTO. MANEJO DE LA INFORMACIÓN	27
2.4. DISEÑO DE LA TOMA DE INFORMACIÓN.....	28
2.4.1. Area de estudio. Diseño de campo	28
2.4.2. Estadios del ciclo de vida.....	31
2.4.3. Criterios usados para la toma de datos en el campo.....	33
2.4.3.1. Sitios y poblaciones de estudio.....	33

2.4.3.2. Despliegue foliar	34
2.4.3.3. Cosecha de plantas	37
2.5. PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN	37
2.5.1. Tasa de despliegue foliar	37
2.5.2. Estimación de la Producción Primaria Neta Anual (PPNA) de la Roseta	39
2.5.3. Estimación de la Producción Acumulada Anual (PAA) del Tallo.....	42
2.5.3.1. Procedimientos básicos de cálculo.....	42
2.5.3.2. Pruebas realizadas para la estimación de la PAA del tallo.....	46
2.5.4. Estimación de la Producción Acumulada Anual (PAA) de las raíces	46
2.5.4.1. Procedimientos básicos de cálculo.....	46
2.5.4.2. Comparación entre pesos estimados y observados de raíces.....	48
2.5.5. Estimación de la Producción Reproductiva.....	50
2.5.6. Estimación de la Producción Global de la Población.....	53
2.5.6.1. Determinación de la estructura de tamaños de la población.....	54
2.5.6.2. Procedimientos de estimación de la Producción Global, de la Fitomasa Total y de Tasas de Renovación	58

3. RESULTADOS	62
3.1. PROCESOS PRODUCTIVOS.....	62
3.1.1. Ritmos de los procesos productivos en la biomasa asimilatoria.....	62
3.1.1.1. Modelos logarítmicos de las tasas de despliegue foliar	67
3.1.1.2. Modelos logísticos de la evolución de las tasas de despliegue foliar a lo largo del ciclo de vida.....	70
3.1.2. Dinámica de la Producción Primaria Neta Anual (PPNA)	73
3.1.2.1. PPNA del compartimiento de la roseta foliar.....	73
3.1.2.2. Producción acumulada anual (PAA) del compartimiento del tallo.....	80
3.1.2.3. Producción Acumulada Anual (PAA) del compartimiento de las raíces	84
3.1.2.4. Producción Anual del compartimiento reproductivo	92
3.1.2.5. PPNA global de la población.....	92
3.2. PATRÓN DE ASIGNACIÓN DE LA BIOMASA.....	135
3.2.1. Repartición en distintos compartimientos de la planta	135
3.2.1.1. Análisis porcentual cualitativo.....	135
3.2.1.2. Análisis porcentual estadístico	139

3.2.2. Repartición en los componentes aéreo-subterráneo de la planta.....	144
3.2.3. Repartición de la Fitomasa hacia funciones específicas.....	147
3.2.3.1. Relaciones "raíces - hojas verdes"	147
3.2.3.2. Relaciones "Biomasa asimilatoria-Biomasa no asimilatoria"	149
3.2.3.3. Relaciones "Area foliar - raíces"	149
3.2.3.4. Relaciones "raíces - tallo"	151
3.2.3.5. Relaciones "Area foliar (cm ²) - Biomasa Asimilatoria (g)"	153
3.2.3.6. Relaciones "Necromasa - tallo".....	153
3.2.3.7. Relaciones "Necromasa - Biomasa"	155
3.3. DINÁMICA GLOBAL DE CRECIMIENTO.....	155
3.3.1. Cambios en los distintos componentes de la fitomasa total a lo largo del ciclo de vida.....	155
3.3.2. Dinámica de recambio foliar.....	161
3.3.3. Relaciones alométricas	163
3.3.3.1. Relaciones entre compartimientos de la planta y una variable morfológica simple (la altura del tallo).....	163
3.3.3.2. Relaciones entre tamaño o atributos de órganos o partes vegetales y distintas variables morfológicas	163

3.3.4. Crecimiento del tallo.....	169
4. DISCUSIÓN.....	171
4.1. Los Procesos Productivos en la Alta Montaña Tropical y en distintos ecosistemas terrestres	171
4.2. Diferencias en los procesos productivos en un rango altitudinal.....	175
4.3. Producción y Biomasa de distintos grupos de tamaño de la población - Importancia de la roseta foliar, tallo, raíces y estructuras reproductivas.....	180
4.4. Tiempos de Renovación	182
4.5. Dinámica de la Necromasa Foliar.....	183
4.6. Algunas breves consideraciones metodológicas.....	183
4.7. Patrón de distribución de la fitomasa.....	186
4.8. Una reflexión sobre la dinámica poblacional y los procesos productivos.....	188
5. BIBLIOGRAFÍA.....	189
APÉNDICE.....	202

1. INTRODUCCION

1.1. EL TROPICO FRIO

Por encima del límite altitudinal de vegetación boscosa continua y circunscrito dentro de la franja tropical se encuentra un ambiente único, el Trópico Frío (Monasterio y Sarmiento 1991) o la Alta Montaña Tropical (Monasterio y Vuilleumier 1986), que incluye ecosistemas con formas de vida muy originales que han evolucionado en forma convergente en respuesta a condiciones ecológicas similares en las distintas regiones del planeta donde se encuentran presentes: América Central, Suramérica, África, islas de Nueva Guinea, Borneo, Java, Sumatra y Hawaii. Estas áreas se han diferenciado regionalmente en hábitats de páramo (Andes Septentrionales), afro-alpinos (Este de África), y trópico-alpinos (Hawaii y Malasia) (Monasterio y Vuilleumier 1986).

El estado general del conocimiento ecológico sobre estas áreas, a escala mundial, es presentado por Vuilleumier y Monasterio (1986) en una compilación de trabajos originales con distintos enfoques y a distintas escalas. Además, Smith y Young (1987) hacen una revisión en relación al ambiente físico, ecofisiología, ecología de poblaciones y ecología de comunidades. Aparte de estos dos trabajos no se ha publicado hasta la fecha un nuevo estudio que compile, integre y discuta los últimos trabajos que se han realizado en el Trópico Frío, salvo revisiones sobre el estado del conocimiento a nivel de un cierto taxón, como por ejemplo, sobre la radiación adaptativa de *Espeletia* en el Trópico Frío Andino (Monasterio y Sarmiento 1991) y sobre el género *Dendrosenecio* en los hábitats afroalpinos o páramos africanos (Beck 1986, Mabberley

1986).

Por lo que se desprende de estos trabajos, los ecosistemas del Trópico Frío han sido estudiados desde diversos ángulos y a diferentes niveles de organización. Se conoce algo sobre su génesis e historia evolutiva, sobre la diversidad y distribución de su flora, sobre su dinámica ambiental (Monasterio 1980b, Cuatrecasas 1986, Hedberg 1986, Sarmiento 1986, Van der Hammen y Cleef 1986). Se han hecho grandes avances sobre el conocimiento de las relaciones adaptativas entre el funcionamiento fisiológico de muchas especies vegetales y su ambiente (Baruch 1979; Goldstein y Meinzer 1983, 1984; Goldstein et al. 1985a, 1985b, 1989; Meinzer y Goldstein 1985; Rada et al. 1985, 1987; Schulze et al. 1985; Estrada et al. 1991). Igualmente con respecto a la ecología, reproducción y demografía de poblaciones de rosetas gigantes y otras especies (Smith 1980, 1981; Smith y Young 1982; Young 1981, 1984, 1985; Mabberley 1986; Monasterio 1986a, 1986b; Estrada y Monasterio 1988, 1991; Guariguata y Azócar 1988; Sobrevila 1988; Berry y Calvo 1989; Cavelier et al. 1992). Y estudios sobre la dinámica de grandes conjuntos de especies o comunidades, a nivel fitosociológico, o de interacciones entre especies y entre éstas y su ambiente que han conducido a hacer formulaciones interesantes sobre el concepto de nicho en las plantas (Fariñas y Monasterio 1980). Sobre los procesos productivos, al menos en los Andes Septentrionales, hay estudios sobre la dinámica de descomposición de la necromasa en pie en rosetas gigantes (Garay 1981, Garay et al. 1982), sobre la dinámica de la fitomasa y producción primaria de plantas en cojín en hábitats extremos (Sarmiento-Monasterio 1987), y un trabajo que intenta cuantificar, a un nivel preliminar, la producción primaria de una población de roseta gigante (Monasterio y Lamotte 1987).

A pesar de estas múltiples investigaciones se destaca el poco

conocimiento que hay en ese bioma sobre los procesos productivos en general (Smith y Young 1987), específicamente con respecto a los flujos y transferencias de energía y los cambios en la biomasa al nivel del ecosistema (Monasterio y Vuilleumier 1986). Además, acerca de los patrones de asignación de la fitomasa en distintas especies y formas de vida, no hay suficiente información aparte de los estudios de Monasterio (1979), Calero y Baruch (1986) y Berbesí (1990).

Para investigar los procesos productivos y los patrones de asignación de la fitomasa en los Altos Andes Tropicales de Venezuela, tomamos como objeto central de estudio a las poblaciones de rosetas caulescentes gigantes de *Espeletia timotensis*, las cuales dominan el paisaje vegetal de los pisos montañosos por encima de los 3900-4000 m hasta los 4700 m s.n.m., y en su mayoría están asentadas sobre las laderas de los circos glaciales. Esta escogencia se hizo tomando en cuenta los siguientes puntos: 1) existen numerosos estudios previos de diversa índole (evolutiva, poblacional, demográfica y ecofisiológica) que permiten encuadrar los resultados de la investigación que aquí se presenta en un marco de discusión amplio y coherente; 2) estas poblaciones monopolizan la casi totalidad de la fitomasa en pie existente en el ecosistema, controlando en gran medida la dinámica de los flujos de energía y nutrientes; 3) los individuos de estas poblaciones poseen un único eje vertical con un crecimiento casi constante y continuo lo que permite usar la altura del tallo como una variable demográfica simple; y 4) hasta donde se sabe, las características de la historia y ciclo de vida de estas rosetas gigantes de *Espeletia* muestran rasgos combinados de las conocidas estrategias r y K , dando lugar a una estrategia adaptativa única y novedosa, planteando de este modo una interesante oportunidad para incorporar y contrastar nuestros resultados en un marco original de interpretación ecológica.

En vista de lo ya expuesto, este trabajo se propone contribuir al conocimiento y comprensión de los procesos ecológicos en poblaciones de rosetas caulescentes gigantes, en los Altos Andes Tropicales de Venezuela, a través del estudio de los siguientes aspectos básicos:

- Los procesos productivos al nivel poblacional.
- Los patrones de asignación de la fitomasa y
- Los patrones de crecimiento.

1.2. LOS ALTOS ANDES TROPICALES

Monasterio (1980a) analizó los páramos andinos a un nivel regional definiendo su área geográfica, ubicación latitudinal y altitudinal, rasgos ecológicos globales, y características de su flora y vegetación. Algunos aspectos del ambiente físico se describen en la siguiente sección.

1.2.1. EL AMBIENTE FISICO

Los rasgos que caracterizan al ambiente físico ya han sido exhaustivamente revisados en relación con el clima para el Trópico Frío por Sarmiento (1986) y para los Altos Andes Tropicales en particular por Monasterio (1980a), Monasterio y Reyes (1980), Monasterio (1983, 1986a) y Smith y Young (1987). Para los páramos andinos, los aspectos geológicos han sido analizados por Schubert (1980), el modelado del relieve por Cárdenas (1962) y Schubert (1979), y los suelos por Malagón (1982).

En base a la información citada, se da a continuación, un breve resumen de sus características ambientales más resaltantes.

1.2.1.1. Clima

Climáticamente, el ambiente de los páramos andinos comparte aspectos comunes con las otras áreas ecológicamente equivalentes en el mundo. Por ejemplo, la radiación incidente, longitud del día y temperatura muestran una relativa constancia anual, sumándose a esto las bajas temperaturas y las heladas diarias u ocasionales (Sarmiento 1986). Los impulsos ambientales tienen un ritmo diario característico. Las temperaturas congelantes son comunes en la noche, mientras que durante el día hay, por lo general, períodos de intensa insolación (Monasterio 1986a). También se presentan fuertes contrastes ambientales a nivel del microclima, el cual muestra aspectos muy diferentes en laderas con distintas exposiciones (oriental - mayor insolación, occidental - menor insolación). Por otro lado, los páramos andinos no muestran un único tipo de clima. Al contrario, existe una gran variedad de regímenes climáticos que resultan de complejos factores relacionados con la dinámica de circulación, expansión y contracción de las masas de aire dependiendo de la altitud y la disposición espacial de montañas y valles intramontanos (Sarmiento 1986). Por otro lado, la ocurrencia de heladas da lugar a un característico clima periglacial tropical cuya acción sobre los procesos geomorfogenéticos y de movimiento del suelo tiene profundas consecuencias ecológicas en este ambiente (Monasterio 1986a).

1.2.1.2. Geología, Geomorfología y Suelos

Los Andes Venezolanos se originaron en una secuencia compleja de ciclos de orogénesis y erosión, ocurriendo el último (en actividad todavía) en el Terciario Superior, a fines del

Eoceno. En las más altas elevaciones afloran actualmente rocas metamórficas muy antiguas del Precámbrico pertenecientes al Grupo Iglesias (granitos, gneises y esquistos micáceos) (Schubert 1980).

Los sucesivos cambios climáticos que dieron lugar a las glaciaciones del Cuaternario ejercieron una profunda influencia sobre estos ambientes tropicales fríos, produciendo paisajes con un característico modelado glacial, sobre el cual se ha superpuesto la acción geomorfogenética actual del clima periglacial tropical (Tricart 1970), resultante de ciclos diarios de congelamiento de la superficie del suelo, produciendo rasgos geomórficos como microterracetas y suelos estriados. La zona periglacial actual en los Andes Venezolanos se ubica entre ≈ 3.900 m y el límite inferior de los dos glaciares aún existentes (≈ 4.700 m) (Schubert 1979).

El clima periglacial ha frenado la evolución de los suelos, dando como resultado la presencia de suelos incipientes o esqueléticos (Malagón 1982), al menos, en la zona periglacial superior (por encima de 4000 m de altitud) donde las heladas ocurren todos los días. La acción periglacial hace que se produzca, especialmente en laderas con fuerte pendiente, un lento movimiento del manto superficial del suelo conocido como "soliflucción". Esto introduce una pulsación geomorfogenética y ecológica fundamental al afectar tanto la evolución edáfica como los procesos de reclutamiento poblacional de muchas de las especies vegetales del Trópico Frío.

Los climas periglaciales, definidos por el modelado característico que producen sobre el terreno, permitieron definir en los Altos Andes Venezolanos dos niveles o pisos climática y ecológicamente importantes: el Piso Andino y el

Piso Altiandino (Monasterio 1980b).

1.2.2. VEGETACIÓN

La vegetación de los páramos andinos ha sido analizada para Venezuela por Monasterio (1979, 1980b, 1986a).

Monasterio (1979, 1980b) define e incluye al ecosistema de Páramo Desértico dentro del Piso Altiandino, junto con el Bosque de *Polylepis* y el Desierto Periglacial. El Páramo Desértico presenta un estrato superior y dominante de rosetas caulescentes gigantes de *Espeletia*, un estrato intermedio, bajo y disperso, de pequeñas hierbas y arbustos perennes, y un estrato superficial muy disperso de plantas en cojín y líquenes con una proporción muy alta de suelo desnudo. En esencia, el Páramo Desértico lo podemos caracterizar como un "bosque" abierto de *Espeletia* sobre una matriz de suelo en su mayor parte desnudo.

1.2.2.1. Las rosetas gigantes de *Espeletia*

Los estudios ecológicos fundamentales sobre *Espeletia* ya han sido realizados y analizados por Monasterio (1986a) y Monasterio y Sarmiento (1991). Aquí sólo haremos énfasis en algunos rasgos arquitectónicos y morfoecológicos: son formas arbóreas de crecimiento monopódico y pertenecientes al "modelo arquitectónico de Corner" (Hallé y Oldeman 1970), de crecimiento relativamente lento, casi constante y continuo, con una biomasa verde que presenta muy poca variación anual; sus hojas verdes, dispuestas helicoidalmente en verticilos formando una roseta terminal, tienden a ser más o menos escleromorfas y pubescentes (Monasterio 1979); la médula del tallo tiene un papel importante en el balance hídrico de la

planta (Goldstein y Meinzer 1984), y está rodeado por una capa de hojas muertas que permanecen adheridas al tallo por muchos años, sufriendo un lento proceso de descomposición; es de hacer notar que esta capa de necromasa foliar en pie sirve de hábitat para toda una compleja comunidad de microartrópodos (Garay 1981, Garay et al. 1982). Su sistema radical es relativamente superficial y bastante extenso a nivel horizontal (Monasterio 1980b, Monasterio y Sarmiento 1991)). Cuando ocurre el proceso reproductivo, se desarrollan (en un lapso de 6 a 21 meses, según la especie) ejes de sinflorescencias que parten del centro de la roseta foliar, y están constituidas por racimos de capítulos florales, que producen frutos en aquenios los cuales son dispersados por el viento (Monasterio 1986a) (FOTO 1).

1.3. LOS PROCESOS PRODUCTIVOS

Uno de los objetivos de los estudios ecológicos es llegar a tener una idea más o menos cercana de cómo está constituido y cómo funciona un cierto ecosistema, ya sea a través del estudio de plantas individuales, poblaciones de una cierta especie o conjuntos de especies. Para obtener una cierta comprensión del funcionamiento del ecosistema es preciso conocer los procesos de transferencia, acumulación y recambio de la energía y materiales que fluyen dentro del mismo. Comenzaremos con una consideración de los principales limitantes a los procesos productivos en el Trópico Frío.

1.3.1. RESTRICCIONES ECOLÓGICAS EN EL TRÓPICO FRÍO

A nivel general y en comparación con otros biomas tropicales a altitudes bajas, podemos considerar las bajas temperaturas



FOTO 1.- Roseta caulescente de *Espeletia timotensis* - Individuo adulto.

como una primera restricción a los procesos productivos debido a su efecto de freno sobre las reacciones bioquímicas del proceso fotosintético. Sin embargo, tanto las rosetas caulescentes gigantes de los páramos andinos como de los ambientes afroalpinos son capaces (a pesar de sus diferencias en los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas) de soportar temperaturas foliares congelantes (Rada et al. 1985, Goldstein et al. 1985b) sin que por ello ocurra una significativa reducción en la asimilación de carbono (Goldstein et al. 1989; Schulze et al 1985).

La radiación solar en sí misma no es un factor limitante en el Páramo Desértico pues alcanza un total anual de alrededor de $6.1 \text{ GJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Monasterio 1986a). Sin embargo puede serlo a distintas escalas temporales: durante la estación más húmeda del año la insolación total puede disminuir considerablemente (alta nubosidad) dando lugar a un balance energético desfavorable (Monasterio 1983). Además, en cortos lapsos horarios durante el día se han observado tasas reducidas de asimilación neta de CO_2 , incluso hasta alcanzar valores negativos; esto se ha asociado a bajos valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) debido a bruscas oscilaciones de la insolación (Goldstein et al. 1989). En días claros esto sólo ocurre en horas matutinas tempranas o vespertinas tardías cuando el punto de compensación de luz para *Espeletia timotensis* se alcanza a menos de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de PAR (Saugier et al. en prensa).

El recurso agua en los páramos es relativamente abundante aunque no siempre está disponible ecológicamente, debido a los períodos nocturnos y matinales de congelamiento del agua superficial del suelo (Monasterio 1986a). Esto introduce una restricción hídrica aunque haya suficiente radiación para los procesos de asimilación.

La disponibilidad de nutrientes en general es baja debido, primero, a la escasa alteración química de los substratos parentales rocosos lo cual es un indicio de la incipiente evolución de los perfiles edáficos (Malagón 1982), y segundo, debido a que dicha evolución edáfica es un proceso altamente heterogéneo a nivel horizontal (Sarmiento-Monasterio 1987) lo que hace que los nutrientes se agreguen en las cercanías y por debajo de los microecosistemas "islas" (Monasterio 1986a) representados especialmente por las plantas en cojín y por las rosetas de *Espeletia* (Garay 1981, Garay et al. 1982). Esto ha conducido a la evolución de estrategias de captación y conservación de nutrientes representadas por la presencia de una disposición espacial particular de las raíces y micorrizas en relación con la disposición espacial, mantenimiento y posterior descomposición de la necromasa en pie.

1.3.2. ESTUDIOS PREVIOS DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL TRÓPICO FRÍO Y OTROS AMBIENTES DE MONTAÑA

En varias comunidades de tundra alpina en zonas templadas, los estimados de producción oscilan entre 100 y 700 g/m²/año (Bazilevich et al. 1971, Wielgolaski 1975) con una media de 140 g/m²/año (Whittaker y Likens 1975) y de biomasa de 500 a 1000 g/m² (Wielgolaski 1975). Todos estos estimados incluyen los componentes aéreos y subterráneos de la vegetación.

Estimados preliminares de la Producción Primaria Neta Anual (PPNA) y fitomasa total en el Páramo Desértico Altiandino para poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia* dan valores cercanos a 140 g/m²/año y 4200 g/m² respectivamente (Monasterio y Lamotte 1987); otro estimado de fitomasa total en el Páramo Desértico da un valor de 460 g/m² (Smith y Klinger 1985).

Por otra parte, para una de las formaciones vegetales con condiciones ecológicas mas extremas dentro del Piso Altiandino: el Desierto Periglacial, se tienen estimados de la PPNA y la fitomasa total, correspondientes a poblaciones de plantas en cojín del género *Arenaria*, con valores de 5 a 7 g/m²/año y 26 g/m², respectivamente (Sarmiento-Monasterio 1987).

1.4. PATRONES DE ASIGNACION DE LA BIOMASA

La distribución de los asimilados recién sintetizados por los tejidos fotosintéticos hacia otros órganos o partes vegetales configura una estrategia o patrón de asignación de la "biomasa" que determina en qué proporción estos asimilados son "asignados" a determinado órgano o compartimiento vegetal.

Ahora bien, la distribución de la "fitomasa" presente en un cierto estadio de desarrollo de una planta, es el resultado externo y aparente de la estrategia de asignación de la biomasa. Esa distribución de la fitomasa incluye cómo se reparte la fitomasa total (biomasa y necromasa) en distintos compartimientos vegetales a lo largo de un eje espacial (vertical u horizontal). Los cambios a nivel temporal pueden ser inferidos (con la debida cautela) mediante la comparación de esa distribución en individuos de distintos tamaños o edades.

Otros autores (Harper y Ogden 1970) indican que la estrategia de asignación de la biomasa se puede expresar como el modo particular en que la proporción de la biomasa total de una planta es asignada a órganos vegetativos y reproductivos.

La asignación de biomasa a los distintos compartimientos debe

estar regulada por un mecanismo endógeno fijado genéticamente el cual distribuye los fotosintetatos de una manera tal que se optimice el "fitness" (valor adaptativo o adaptabilidad) de la planta. Como el fitness es un parámetro que integra muchos otros aspectos estructurales y funcionales, esa manera en que se distribuyen los recursos en la planta hacia un determinado compartimiento (entre los otros) debe permitir que se satisfagan al menos parcialmente las demandas derivadas de la presión adaptativa a que está sujeto dicho compartimiento o a que está sujeta la planta entera a consecuencia del estado o condición en que se encuentre dicho compartimiento.

Un aspecto importante en este problema de la asignación de los recursos es que lo que se va a asignar o distribuir es un material que por definición es limitante (los fotosintetatos) y que puede ser usado simultáneamente en diferentes estructuras o funciones alternativas (Harper 1977, Abrahamson y Caswell 1982).

Existen estudios realizados sobre este tema en los páramos andinos (Monasterio 1979, 1986a, 1986b; Monasterio y Sarmiento 1991; Smith y Klinger 1985; Calero y Baruch 1986; Berbesí 1990). En particular Monasterio (1979, 1986a, 1986b) y Monasterio y Sarmiento (1991) definen y discuten el patrón de distribución de la fitomasa para individuos adultos de *Espeletia*. Sin embargo, todavía no se han estudiado los cambios que ocurren en ese patrón a lo largo del ciclo de vida de *Espeletia*.

2. METODOLOGIA

2.1. PROCESOS PRODUCTIVOS . ESCALAS DE APROXIMACION

2.1.1. APROXIMACIONES METODOLÓGICAS Y CONCEPTUALES

2.1.1.1. El nivel del ecosistema

El problema de determinar la PPNA en ecosistemas terrestres ha sido tratado con diversos enfoques dependiendo de la fisonomía y dinámica de cada ecosistema.

En ecosistemas herbáceos templados y tropicales se han empleado los métodos de máximo pico anual de biomasa (San José y Medina 1975), cosechas sucesivas (Sarmiento y Vera 1979), y otros mencionados por Milner y Hughes (1968) y Koechlin y Menaut (1979).

En ecosistemas de carácter leñoso (bosques y arbustales) el método de cosechas sucesivas se ha usado sólo cuando hay muy pocas especies o en "stands" jóvenes, como por ejemplo en el trabajo de Kira et al. (1967) citado por Golley (1978). En la mayoría de los casos, sin embargo, la determinación de la PPNA en sistemas leñosos se ha hecho en base a complejas mediciones de crecimiento en diferentes órganos (tallos, ramas), con una reelaboración de la técnica de cosecha que intenta muestrear distintas clases de tamaño de árboles y arbustos, y luego un posterior tratamiento matemático del crecimiento vegetal en relación al tamaño de la planta (Newbould 1967, Whittaker y Marks 1975, Golley 1978). Estos métodos se resumen en una técnica denominada "Análisis Dimensional" dentro de la cual hay también variantes según

sea el tipo y complejidad del sistema leñoso que se trate. El trabajo clásico en este sentido es el de Whittaker y Woodwell (1968). Otras aproximaciones para la estimación de la PPNA al nivel de comunidades o ecosistemas forestales son las siguientes, citadas por Whittaker y Marks (1975):

- (1) El "enfoque micrometeorológico", el cual consiste en medir la disminución diurna y producción nocturna de CO_2 a lo largo de diferentes estratos de la comunidad, junto con mediciones de la distribución espacial de las hojas y la arquitectura del dosel; las tasas de disminución diurna permiten tener una idea de la tasa de consumo de CO_2 , lo cual a su vez permite estimar la tasa de asimilación de CO_2 en diferentes estratos, corregidas mediante los datos de las tasas de producción nocturna del CO_2 , que representan un estimado de la respiración total en cada estrato.
- (2) El "enfoque de inversión de Brookhaven", el cual es una variante del método anterior y hace uso de las inversiones locales de temperatura las cuales sirven como barrera al escape del CO_2 , permitiendo medir su producción nocturna desde los estratos bajos hacia arriba.
- (3) Un método que hace uso de la "respiración edáfica" como un índice útil de la actividad biológica global en el suelo y como un índice de la productividad primaria, igualando en un sistema en equilibrio la producción con la descomposición.

2.1.1.2. El nivel poblacional

A este nivel se intenta estudiar el problema que nos ocupa al interior de "una" especie vegetal en particular, frecuentemente una especie dominante en un cierto ecosistema

y cuya producción represente una fracción significativa de su producción primaria neta (PPN). Aunque a este nivel se simplifica el tratamiento del sistema, también permite profundizar en algunos aspectos, como por ejemplo, determinar qué fase, edad o tamaño contribuye más a la PPN del sistema (la población), y qué importancia ecológica tiene esto en virtud de las características arquitectónicas, estructurales, funcionales y adaptativas de esa fase, edad o tamaño. En la estimación de la PPN total de la población hay que estimar la contribución de cada una de las clases o estadios, por medio de diferentes procedimientos combinados de cosecha de individuos, análisis dimensional y estimaciones del crecimiento de ciertas partes vegetales.

2.1.1.3. El nivel del individuo

Este nivel es abordado especialmente en estudios de productividad relacionados con investigaciones agronómicas. Lo que normalmente se hace es estudiar el desempeño de plantas individuales (comúnmente bajo condiciones controladas de radiación, temperatura, humedad y suministro de nutrientes, como en invernaderos). Casi siempre corresponden a especies herbáceas con corto ciclo de vida. Se estudia la evolución de su crecimiento en el tiempo, haciendo determinaciones de peso y área foliar y otros rasgos morfológicos en intervalos de tiempo, por lo general, lo más cortos posibles, del orden de un día o una semana. Con esto se estiman ciertos parámetros que caracterizan su crecimiento y/o contribución reproductiva (tasa relativa de crecimiento, tasa de unidad foliar, etc.). Esto permite saber qué factores reguladores son más importantes en cada una de las fases del crecimiento, y aplicar este conocimiento a cultivos específicos y/o a ciertas especies silvestres de interés

humano.

A pesar de su restricción en cuanto a la forma de vida e intervalos de tiempo usados para las mediciones, y en cuanto a las condiciones del control ambiental, esta metodología puede dar algunas pistas sobre el posible comportamiento de muchas especies (incluso arbóreas) en las primeras fases de su ciclo de vida, como en la fase de colonización e implantación, lo cual puede ser decisivo para el desenvolvimiento posterior de la planta y, por ende, de la población, dentro de ciertas y definidas condiciones del ambiente físico y/o de la vegetación (sabanas, bosques, semidesiertos, páramos, etc.).

2.1.1.4. Relaciones Alométricas

La mayoría de los estudios de la PPNA de bosques se basan en mediciones directas de tamaños y pesos de plantas y partes vegetales (Newbould 1967). La síntesis de estas medidas en estimados de producción se puede hacer mediante el sistema de Análisis Dimensional de plantas leñosas (Whittaker y Woodwell 1968, 1971, Whittaker y Marks 1975, Kimmins 1988). Una parte *importante de estos métodos descansa en el establecimiento de regresiones entre variables consideradas independientes como, por ejemplo, la altura del tallo, y variables dependientes como la biomasa y la producción. Sin embargo, estas técnicas para la estimación de la producción son dependientes de la presencia de anillos de crecimiento anuales en las secciones transversales de troncos de árboles, hecho que ocurre en buena parte de las plantas leñosas de la zona templada pero no en la zona tropical y ecuatorial del planeta. Algunas indicaciones se han sugerido para extender esos métodos a condiciones tropicales (Kira y Ogawa 1971), aunque según Whittaker y Marks (1975) esto sólo conduzca a conclusiones*

preliminares.

Otro problema importante es la cuantificación de la "producción" subterránea o, en particular, de la "producción" neta de raíces, la cual es, en la mayoría de los casos, difícil de medir directamente en el campo (Whittaker y Marks 1975). La mayoría de los estimados de producción de raíces se han basado sobre el supuesto de que la proporción de producción a biomasa debe ser semejante para el sistema aéreo o vástago (tronco, ramas y hojas) y para el sistema radical (Newbould 1968, Kira y Ogawa 1971). Algunas evidencias (Santantonio et al. 1977) han hecho sugerir recientemente que la biomasa radical "gruesa" parece incrementar paralelamente al incremento de la biomasa del tronco (Reiners 1988). De ahí que la producción de raíces pudiera ser estimada multiplicando la producción del vástago por la proporción de biomasa radical a biomasa del vástago (Whittaker y Marks 1975). Numerosos métodos para el estudio de las raíces han sido revisados y discutidos por Böhm (1979). El conocimiento de las tasas de recambio y la cantidad de biomasa presente en un momento dado en el compartimiento de raíces finas o raicillas es un problema tradicionalmente difícil de resolver (Reiners 1988), pues varias evidencias indicarían que esas tasas de recambio podrían ser bastante altas, lo cual, de no ser tomadas en cuenta, podría dar lugar a subestimados de la producción anual de biomasa radical; además, la magnitud de la biomasa y las tasas de recambio del complejo de raicillas y micorrizas parecen ser muy variables dependiendo de las condiciones locales del sitio, del "grado de madurez" o edad de la vegetación, y de la época del año (Vogt et al. 1986).

2.1.1.5. Estudios ecofisiológicos - Aproximación funcional

Otro enfoque al estudio de la producción primaria tiene que

ver con los métodos de Intercambio Gaseoso que tratan de cuantificar las tasas de flujo de CO_2 y H_2O entre la planta y su ambiente cercano (Shulze y Koch 1971). Este método, más conveniente para el estudio de diferencias (en tasas de asimilación neta, balance de carbono, eficiencia de uso de agua, etc.) entre especies y en ambientes distintos, parece ser de valor cuestionable para el estudio de la producción primaria a nivel de la comunidad o ecosistema (Whittaker y Marks 1975).

El problema de su utilidad es especialmente enfatizado en ecosistemas en donde las variaciones interdiarias en las condiciones ambientales (que son decisivas a la escala del funcionamiento ecofisiológico del individuo) son bastantes marcadas. Normalmente los diseños de toma de información en el campo intentan "cubrir" un cierto rango de condiciones ambientales: por ejemplo, a nivel diario, se toman medidas a distintos intervalos horarios; luego, a nivel de los distintos regímenes estacionales, se trata de medir en días que estén incluidos en distintas "estaciones" del año. Sin embargo, aunque se hagan hasta 20 sesiones de medición diarias en una estación de por ejemplo, seis meses de duración, no es posible decidir hasta qué punto esos 20 días son "representativos" de las condiciones ambientales sobre un total de 180 días de la estación completa, especialmente cuando se trata de ecosistemas con altas variaciones en condiciones de insolación durante el día y entre días distintos (incluso dentro de una misma estación).

Todo depende del diseño de campo y de la modalidad de las pulsaciones ambientales de cada ecosistema. Si el diseño de toma de información es muy exhaustivo, habría que contar con los altos costos de operación y mantenimiento de equipos y la logística involucrada. Sin embargo, los métodos de intercambio gaseoso son insustituibles y muy valiosos en el

sentido de que son los únicos en medir directamente las tasas de asimilación neta a nivel de las hojas o de la planta entera y, como *información complementaria* podrían ser útiles (para efectos de medición de la producción primaria neta a nivel de la comunidad o población) en ecosistemas relativamente simples donde una o dos especies dominantes abarquen la casi totalidad de la fitomasa total, como es el caso del ecosistema de Páramo Desértico Altiandino que conforma el contexto de nuestro objeto de estudio (las poblaciones de *Espeletia*).

2.1.1.6. Relación entre la Producción Primaria Neta y Variables Eco-climáticas

Esta en realidad no es una técnica de estimar la PPN, mas bien se basa en asociar cálculos ya hechos de PPN en distintos ambientes, con variables eco-climáticas como evapotranspiración potencial, temperatura y precipitación (Rosenzweig 1968). Este enfoque permite cuantificar y modelar la PPN a escala regional, continental o planetaria (Lieth 1972). Tiene sentido como derivación a partir de datos colectados (valores de PPN) para estimar tendencias probables muy generales. En realidad se trata en el fondo de una interpretación estadística. Esto significa que la "tendencia" encontrada no se puede evaluar por un solo valor puntual de PPN obtenido en un sitio dado. Y viceversa, no se puede juzgar la "validez" de un valor obtenido de PPN en un sitio, por su mayor o menor desviación de la tendencia estadística.

2.1.1.7. Breve conclusión sobre aproximaciones metodológicas

En este trabajo interesa conocer los métodos apropiados a

poblaciones de plantas leñosas con largo ciclo de vida como lo son las rosetas gigantes de *Espeletia*. Para ello utilizaremos procedimientos indirectos no-destructivos de estimación de la Producción Primaria Neta tales como el Análisis Dimensional (Whittaker y Marks 1975, Kimmins 1988). Sin embargo, este método será "afinado" adicionalmente para adecuarse a los rasgos peculiares de los ritmos de crecimiento y desarrollo morfológico propios de las rosetas gigantes de *Espeletia* del Páramo Desértico.

2.1.2. DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES Y TEMPORALES

Una de las consecuencias de elegir una u otra de las metodologías o técnicas mencionadas anteriormente es que el ámbito espacial y temporal que puede abarcar cada enfoque cambia correspondientemente. Esto impone necesariamente alcances y restricciones, ventajas y desventajas.

2.1.2.1. El problema del espacio en el muestreo de *Espeletia*

En este trabajo tratamos la escala espacial con referencia a procesos ecológicos específicos (producción primaria, asignación de la fitomasa y patrones de crecimiento), y en un ecosistema (páramo desértico) y objeto de estudio (rosetas gigantes de *Espeletia*) muy bien definidos.

Una primera escala del espacio es la del "terreno", "campo", "superficie" o "nivel altitudinal" a cubrir en el estudio. Tenemos así, a esta escala, dos aspectos del espacio: uno, a nivel horizontal, y el otro, a nivel vertical.

Los criterios para determinar cuánto espacio a nivel horizontal se necesita para obtener resultados "válidos"

dependen mucho del problema en cuestión y de la experiencia obtenida en trabajos anteriores. Por ejemplo, Estrada (1983) y Monasterio (1983) utilizaron un espacio horizontal de 400 m² para establecer parcelas permanentes con el fin de hacer un seguimiento de varios años acerca del comportamiento reproductivo y la tasa de mortalidad de un cierto número de individuos de *Espeletia spicata* (Estrada 1983) y *E. timotensis* (Monasterio 1983). Más adelante, Monasterio (1986a, 1986b) delimita un espacio de alrededor de 5000 m² para hacer un análisis transversal de la estructura de tamaños de una población de aproximadamente 1400 individuos de *E. timotensis*, y Estrada y Monasterio (1988, 1991) delimitan un área de 2000 m² con el mismo fin pero en *E. spicata*. Con esta información se elaboraron modelos de flujo poblacional para ambas especies.

En el caso de este trabajo, se trata de estimar la producción primaria neta en poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia*. Esta producción normalmente se expresa por unidad de superficie. Esto implica que hay que tomar una decisión acerca del tamaño de la muestra poblacional a escoger en el campo, lo cual implica establecer la extensión espacial horizontal que cubre esa muestra poblacional. Normalmente estos casos se resuelven tomando secciones de la población que están constituidos en forma de "parches" o "agregados" sobre una matriz de extensión superficial relativamente desprovista de individuos de dicha población. Si los "parches" son demasiado grandes (desde el punto de vista de la toma y procesamiento de los datos), entonces hay que escoger necesariamente una sección del "parche". Ahora bien, ¿cuál sección espacial escoger?, esto depende también del problema de estudio. Si es un estudio fitosociológico (en el que se determinan frecuencias y abundancias de especies), obviamente hay que valerse de procedimientos de muestreo "al azar estratificado" u otros semejantes que obvian la

preferencia del investigador (Fariñas y Monasterio 1980). Pero, si lo que se trata es de determinar una propiedad o atributo de una población, como por ejemplo, su producción primaria, normalmente el investigador escoge "a dedo" cuál sección poblacional va a delimitar, en base a su experiencia sobre las condiciones más comunes en todo el área que puede presentar una población, tratando entonces que esa sección escogida sea "representativa" de la población en general. Este fue el caso de los trabajos mencionados anteriormente (Estrada 1983; Monasterio 1983, 1986a, 1986b; Estrada y Monasterio 1988, 1991). Las consideraciones anteriores, además de haber sido utilizadas en los páramos andinos tropicales, pueden aplicarse (con las debidas distancias) tanto a un pastizal de sabana tropical como a una sección de selva tropical.

A un nivel espacial vertical se pueden considerar dos escalas: 1) la de la altura de las plantas, y 2) diversos niveles altitudinales, o perfiles verticales debidos a variaciones geomorfológicas en donde se encuentren muestras o representantes del objeto de estudio (plantas individuales, conjuntos poblacionales, o comunidades).

Una segunda escala del espacio es aquélla relativa al ámbito espacial interno a la planta, es decir, a las relaciones espaciales que rigen su tamaño y su forma, en suma, su patrón arquitectónico (Hallé y Oldeman 1970). A esta escala Monasterio (1979, 1986a) analizó el patrón arquitectónico de individuos adultos de *E. timotensis*.

2.1.2.2. El problema del tiempo

La escala temporal de los fenómenos y procesos que ocurren en los ecosistemas, comunidades, poblaciones e individuos es un

factor crítico a tomar en cuenta al momento de planificar el diseño de toma de información ecológica. En el caso que nos ocupa, en especial, el problema de estimar la producción primaria neta en un ecosistema como el páramo desértico se impone primero, una decisión acerca del método a utilizar, como ya vimos en la sección 2.1.1., página 14; segundo, dependiendo del método escogido diseñar las secuencias temporales de medición. En nuestro caso, como ya fue mencionado, se utilizará en forma modificada el método de Análisis Dimensional (Whittaker y Woodwell 1968, Whittaker y Marks 1975). Una de las partes fundamentales de este método mide directamente en el campo la tasa de producción de follaje en plantas de distintos tamaños, lo cual se hace normalmente en ciclos que pueden durar una "estación de crecimiento" (si se trata de algunos ecosistemas extratropicales), o uno o dos años continuos (en ecosistemas tropicales). Otra parte está en medir el peso total de follaje en plantas de distintos tamaños (una sola vez, si ya se tienen evidencias de una cierta constancia de la biomasa foliar, o varias veces en el año, si esa biomasa cambia apreciablemente en el lapso anual). La conjunción de los dos aspectos anteriores permite medir un parámetro clave como lo es la tasa de recambio del sistema foliar, por ejemplo. Toda esta disertación previa permite hacer énfasis en un aspecto muy importante en lo que respecta a las escalas temporales. Este aspecto se refiere a que toda planta en un momento dado es una síntesis completa de su historia ecológica pasada (Evans 1972). Una estimación confiable del peso del follaje y de la tasa de producción del mismo, derivados del seguimiento continuo en ciclos anuales sobre varias plantas, está suministrando precisamente una síntesis lo más completa posible del funcionamiento productivo, al menos en el intervalo de medición. Pero al hacerse sobre plantas de distintos estadios del ciclo de vida, se tiene una

información que resume la historia ecológica de cada planta a distintos intervalos de tiempo a lo largo de su vida.

El enfoque metodológico planteado parcialmente en el párrafo que antecede incluye e integra los efectos que sobre el funcionamiento productivo de las plantas pueden tener las variaciones ambientales a escala diaria y estacional. Por el contrario, las variaciones interanuales sólo quedan incluidas en forma muy incompleta pues son raros los estudios de este tipo (estimación de la producción primaria) que sobrepasen dos o tres años continuos de medición.

Otro aspecto esencial es tener información previa acerca de velocidades estimadas de ciertos procesos como el crecimiento, producción de follaje, reproducción, mortalidad y descomposición. Esto permitirá realizar un diseño acorde con el problema que se investiga.

2.1.3. UNA APROXIMACIÓN DEMOGRÁFICA-POBLACIONAL A LOS PROCESOS PRODUCTIVOS

La búsqueda de una integración o un enfoque holístico entre los procesos demográficos y productivos de una población vegetal tiene un ejemplo en el trabajo clásico de Van Valen (1975) para una palma tropical. Como se explicará más adelante, el enfoque que se propone en esta investigación no es exactamente el mismo del de Van Valen (1975).

En esta parte del trabajo se establecen pautas para el desarrollo de un modelo integrador de los procesos productivos y demográficos en poblaciones de rosetas gigantes del Páramo Desértico, mediante la investigación de los siguientes aspectos concretos:

- 1.- *El estudio de los ritmos temporales de los procesos*

productivos en la biomasa asimilatoria, en particular la dinámica de la producción de nuevas hojas, a dos escalas:

- a lo largo del ciclo de vida, y
- con relación a los cambios estacionales climáticos a lo largo del año.

2.- El estudio de la dinámica de la Producción Primaria Neta Anual (PPNA) a nivel del conjunto de las distintas clases de tamaño-edad de la población. Esta PPNA se traduce en la "producción de peso seco" en distintos compartimientos funcionales de la planta:

- el compartimiento de biomasa asimilatoria: las hojas
- los compartimientos de biomasa no-asimilatoria: tallo, raíces y estructuras reproductivas.

2.2. PATRON DE ASIGNACION DE LA BIOMASA. CRITERIOS DE ESTUDIO Y ENFOQUE EMPLEADO

Estudios previos en *Espeletia* sobre este particular (Monasterio 1979, 1986a, 1986b) permiten establecer una base para establecer enfoques semejantes o desarrollar algunos procedimientos metodológicos adicionales. A continuación se presenta la metodología usada en este trabajo para estudiar el patrón de asignación de la biomasa en distintas fases del ciclo de vida en *E. timotensis*.

1.- Con la información proveniente de los individuos cosechados (secciones 2.4.1., página 28 y 2.4.3.3., página 37) sobre los pesos secos de distintas partes vegetales (rosetas, tallos, necromasa foliar en pie y raíces), se hace primero un análisis porcentual cualitativo con los porcentajes de cada compartimiento en plantas de distintos

tamaños en cada población seleccionada (sección 2.4.1., página 28), elaborando para ello gráficos especiales. Luego, se hace un análisis porcentual estadístico para cada compartimiento por separado; es decir, para poner un ejemplo, se grafican los porcentajes (sobre el peso total de la biomasa) de la roseta de cada individuo de ambas poblaciones (sección 2.4.1., página 28), y se calcula una regresión que mejor se ajuste a esos puntos, con el fin de detectar posibles diferencias entre sitios en la proporción del peso total "asignado" a un compartimiento determinado.

2.- Se suman los distintos componentes de la fitomasa aérea (roseta, tallo y necromasa foliar en pie) en un solo valor y se estudia su relación con la fitomasa subterránea (raíces).

3.- Se establecen relaciones o proporciones entre distintos componentes de la fitomasa con el fin de estudiar cómo se distribuye la fitomasa hacia funciones específicas. Por ejemplo, se calculan proporciones como: "peso de raíces/peso de hojas verdes", "biomasa asimilatoria/biomasa no asimilatoria", etc.

2.3. PATRONES DE CRECIMIENTO. MANEJO DE LA INFORMACION

Los procedimientos que se presentan a continuación, en particular, la metodología de medición de la tasa de despliegue foliar (número de hojas que se "despliegan" del banco central de primordios foliares de la roseta en una cierta unidad de tiempo), tienen su base en estudios previos sobre la dinámica de crecimiento en *Espeletia* (Estrada 1983, Monasterio 1986a, 1986b; y Estrada et al. 1991).

1.- Aquí consideraremos que el peso de diferentes compartimientos de la planta (roseta, tallo, raíces y necromasa foliar en pie) en individuos de distinto tamaño

refleja los cambios en peso de esos compartimientos a lo largo del ciclo de vida de un individuo cualquiera de la población. Si bien la historia ecológica de cada individuo es única, y tiene efectos marcados en la evolución de su desarrollo morfológico y funcional, pensamos que desde una perspectiva poblacional y estadística, es probable que, por ejemplo, el peso "y" de la roseta de un individuo cuando alcance un tamaño "x" estará dentro de un rango " $y \pm e$ " (siendo "e" el error estándar de la media) mostrado por el promedio, en la población, de los individuos de ese tamaño "x".

2.- Con información sobre el número de hojas de la roseta (del procesamiento de los individuos cosechados) y la tasa de despliegue de nuevas hojas (página 38), se estima la tasa de reemplazo foliar.

3.- En particular se examina cómo cambia el área foliar con el cambio en ciertos parámetros o atributos de la planta como el número de hojas de la roseta, el eje mayor de la roseta, la longitud foliar máxima, y la altura del tallo.

4.- Se hace una estimación estadística de la tasa de crecimiento del tallo a partir de los datos colectados en el campo, tal y como se explica en la sección 2.4.1., página 28.

2.4. DISEÑO DE LA TOMA DE INFORMACION

2.4.1. AREA DE ESTUDIO. DISEÑO DE CAMPO

El estudio se desarrolla en el Páramo de Piedras Blancas (08°52'N, 70°48'W), en la Cordillera de Mérida, Venezuela (DIAGRAMA 1). Los rasgos climáticos para esta zona se sintetizan en el DIAGRAMA 2.

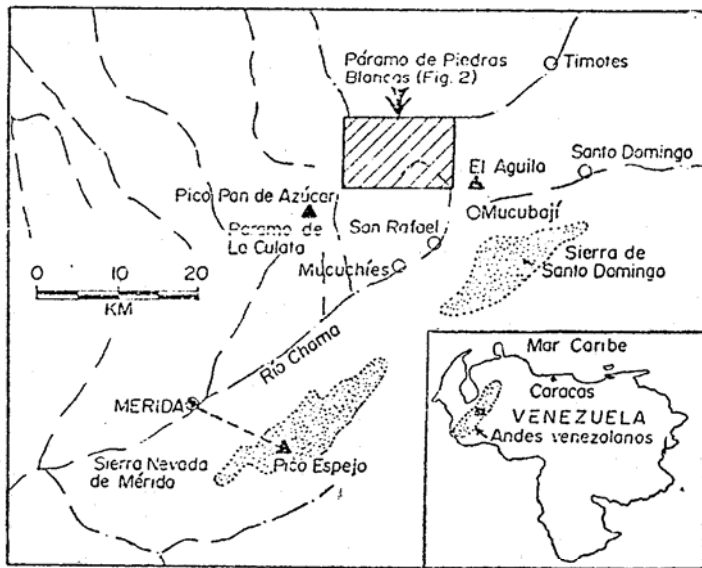


DIAGRAMA 1.- Ubicación a pequeña y mediana escala del Páramo de Piedras Blancas (Schubert 1975).

PICO DEL AGUILA

08° 52' N

70° 48' W

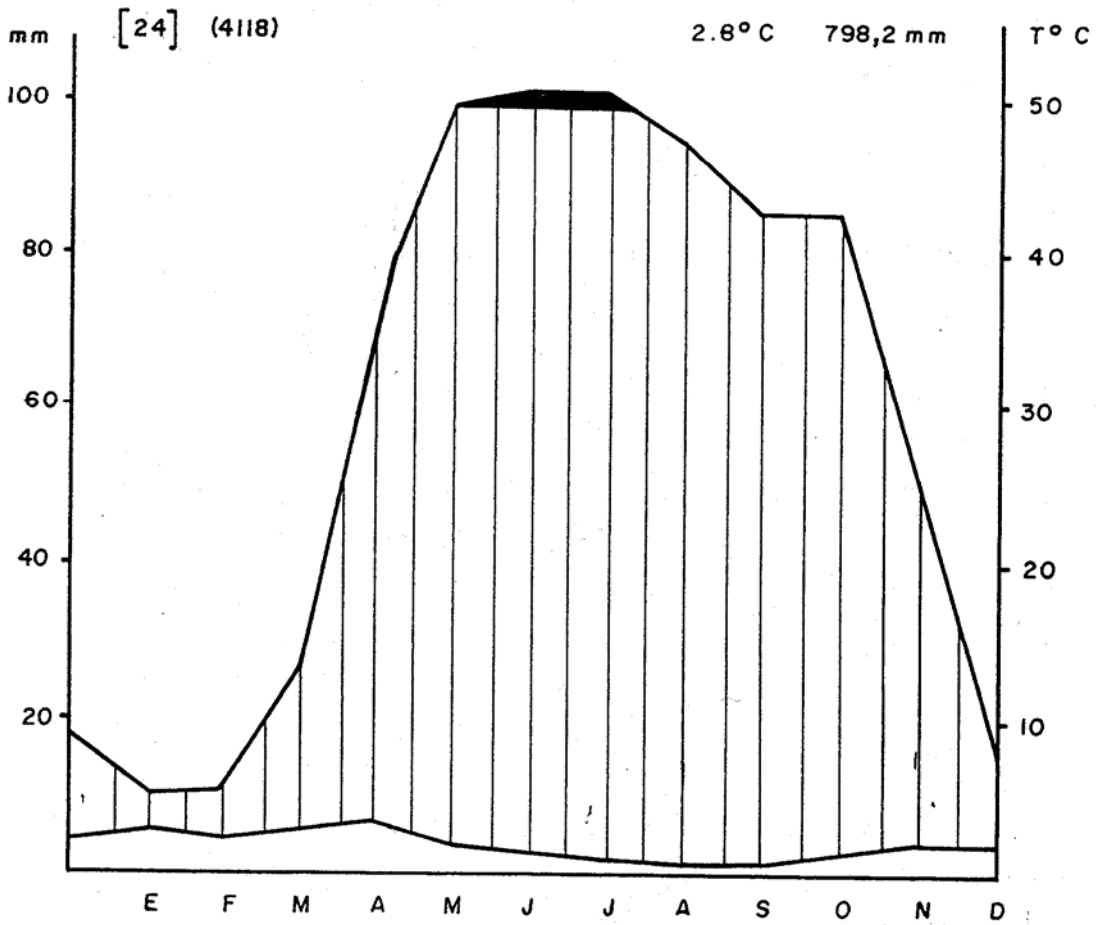


DIAGRAMA 2.- Climadiagrama de la estación de Pico del Aguila dentro del área del Páramo de Piedras Blancas.

Dos poblaciones fueron seleccionadas. Una a 4400 m, con exposición S-SE en el sitio conocido como "Alto de Mifafí" (FOTO 2) y la otra en el sitio de "Las Minas" a 4150 m, exposición N-NE (previamente muestreada también por Monasterio 1983, 1986a, 1986b) (FOTO 3). Se marcaron en cada una de ellas entre 80 y 90 individuos a los que se les midió su altura del tallo, parámetro usado aquí como índice del tamaño de la planta. A intervalos de aproximadamente 2-3 meses se contó en cada una de las plantas marcadas el número de nuevas hojas desplegadas, según Estrada (1983). Estas mediciones fueron hechas entre Marzo de 1991 y Abril de 1993. Al término de un lapso de 789 días en Mifafí y 761 días en Las Minas, se escogió de los individuos marcados para despliegue foliar un grupo de plantas de distintos tamaños en cada población y se les midió el crecimiento en altura del tallo en ese intervalo. En zonas adyacentes a estas poblaciones se escogieron 14 plantas de diversos tamaños, se les midió su altura total y altura del tallo sobre el suelo, y el diámetro de su roseta. Luego se cosecharon, teniendo cuidado en coleccionar la mayor cantidad de raíces presente. Para ello se excavó y procesó el material de suelo en un radio de 50 cm de la planta y hasta una profundidad de \approx 20-25 cm en el suelo. Todas las plantas colectadas fueron llevadas al laboratorio para determinar el peso seco y número de hojas verdes, longitud total y peso seco del tallo, peso seco de las raíces y de la necromasa foliar en pie.

2.4.2. ESTADIOS DEL CICLO DE VIDA

Se escogieron cuatro estadios del ciclo de vida para *E. timotensis* (Estrada et al. 1991). En las plantas juveniles distinguimos tres estadios (I, II y III). Las plantas adultas se agruparon en el estadio IV. Estadio I: corresponde a



FOTO 2.- Población de *Espeletia timotensis* a 4400 m, en el sitio "Altos de Mifafí", en el Páramo de Piedras Blancas.

FOTO 3.- Población de *Espeletia timotensis* a 4150 m, en el sitio de "Las Minas", en el Páramo de Piedras Blancas.



plantas con tallos menores a 5-6 cm de altura sobre el suelo y rosetas foliares entre 10 y 22 cm de diámetro. Estadio II: tallos entre 6 y 12 cm y rosetas entre 22 y 50 cm de diámetro. Estadio III: tallos entre 10 y 26 cm y rosetas entre 50 y 80 cm de diámetro. Estadio IV: tallos entre 24 y 110 cm en altura y rosetas entre 60 y 100 cm de diámetro. Los individuos de los estadios I y II pertenecen a las primeras clases de tamaño y edad en la población y muestran tasas de mortalidad relativamente altas. Los individuos del estadio III muestran tasas de mortalidad moderadas y su roseta foliar tiende a alcanzar una estabilización en su tamaño. El estadio IV, en general (salvo las plantas muy altas), muestra las tasas de mortalidad más bajas y sus individuos pertenecen a las clases intermedias y avanzadas de tamaño y edad en la población.

2.4.3. CRITERIOS USADOS PARA LA TOMA DE DATOS EN EL CAMPO

2.4.3.1. Sitios y poblaciones de estudio

Se escogieron dos poblaciones en dos sitios (uno de los cuales ya había sido muestreado por Monasterio 1983, 1986a, 1986b) altitudinal y espacialmente distintos por dos razones: 1) Obtener datos de al menos otra población para examinar similitudes y diferencias en los resultados y así, ver si es posible ampliar el alcance de los mismos a poblaciones vecinas; y 2) determinar si, con la diferencia altitudinal (250 m) entre los dos sitios, pueden observarse cambios en los procesos productivos, de crecimiento y de asignación de la fitomasa en cada población.

2.4.3.2. Despliegue foliar

Existen ya mediciones de despliegue foliar en *Espeletia* (Estrada 1983; Monasterio 1983, 1986a, 1986b). Lo que sigue no es una descripción de la técnica en sí (la cual es la misma que la descrita en los trabajos mencionados) sino una justificación de algunos criterios utilizados para medir la tasa de despliegue foliar, en particular con referencia al número y tamaño de los individuos seleccionados, el intervalo entre las mediciones, y el lapso total de medición.

Número de individuos: La escogencia del número de individuos por clase de tamaño se hizo tomando en cuenta su pertenencia a determinado ciclo de vida (véase sección anterior), la abundancia de individuos por clase, el tamaño de la planta, y la probabilidad de sobrevivencia de los individuos en cada clase.

La abundancia de plantas juveniles pequeñas es mayor en relación al resto en la población. Pero también la probabilidad de muerte es mayor. Por eso el número de plantas marcadas estuvo sesgado hacia un predominio de plantas juveniles pequeñas, de modo de garantizar que al menos hacia el final del período de aproximadamente dos años de mediciones se contara con un número semejante al de las clases sucesivamente mayores de tamaño.

El tamaño de la planta fue un factor considerado en el muestreo. Plantas muy pequeñas, por ejemplo, cuya altura del tallo es completamente despreciable y no detectable por el sistema de medición empleado (cintas métricas), y con menos de 3-5 cm de altura total, no fueron incluidas en el muestreo para despliegue foliar, debido a las dificultades de manipulación de las hojas y a las características del método de conteo de las hojas (Estrada 1983), el cual podría dañar a rosetas muy pequeñas. Además plantas muy grandes, es decir,

individuos con tallos superiores a 160-165 cm fueron excluidos también por la dificultad de conteo de las hojas de la roseta, debido a la altura.

El agrupamiento en clases de tamaño de las plantas marcadas para despliegue foliar se hizo de modo que tuviera concordancia con los estadios del ciclo de vida ya descritos, y de manera que el número en cada clase no fueran muy distintos entre sí (esto último no fue posible lograrlo a cabalidad). Las clases de tamaño (altura del tallo en cm) elegidas y el número de individuos marcados al inicio de las mediciones en cada sitio o población fueron:

TABLA 1.- N° de plantas marcadas

CLASES DE TAMAÑO (cm)		MIFAFI 4400 m	LAS MINAS 4150 m
I	0-5	19	39
II	6-10	13	13
III	11-20	18	7
IV	21-40	12	16
V	41-80	7	6
VI	> 80	10	11
TOTALES		79	92

Como se podrá observar, las clases de tamaño I, II y III corresponden cercanamente a los estadios I, II y III del ciclo de vida. Las clases subsiguientes pertenecen al estadio IV, es decir son plantas adultas.

Intervalos entre las mediciones: Se decidió un lapso de 2 a 3 meses entre mediciones porque la experiencia en trabajos anteriores (Estrada 1983; Monasterio 1986a, 1986b; Estrada et al. 1991) indica que mientras más corto sea el intervalo se comete un error mayor en el número de hojas que se considera han sido desplegadas del banco central de hojas de la roseta. En los trabajos recién mencionados el intervalo entre mediciones osciló aproximadamente entre 30 a 70 días. La desventaja de usar un intervalo mayor es que no se detectan posibles diferencias intermensuales que pueden dar mucha información. Pero el hecho, comprobado por la experiencia de campo, es que la probabilidad mayor de error en el conteo usando un intervalo más corto se amplifica aún más para las plantas juveniles más pequeñas. Estas sólo producen entre una y tres hojas por mes, lo cual hace que el error se ubique entre el 33 % y el 100 %, si se mide mensualmente. Por tanto, cualquier diseño temporal con el fin de medir la tasa de despliegue foliar, basado en mediciones mensuales, implica obtener una variación mayor relativa al método en sí, que la variación que pudiera realmente estar ocurriendo en la tasa de despliegue. El número total de intervalos en este trabajo fue de 11 en cada población.

Lapso total de medición: Un lapso de aproximadamente dos años fue considerado suficientemente adecuado para cubrir o detectar diferencias interanuales, tal como se hizo en trabajos anteriores (Estrada 1983; Monasterio 1986a, 1986b; Estrada et al. 1991). Además este lapso permite que se pueda detectar y medir el segmento en altura del tallo que creció durante el mismo, y así, registrar con cierta confiabilidad la tasa de crecimiento del tallo.

2.4.3.3. Cosecha de plantas

Cosecha de individuos adultos aislados de *E. timotensis* ya se habían hecho previamente para determinar el patrón de distribución de la fitomasa (Monasterio 1979, 1986a, 1986b) y estudiar indirectamente sus ritmos vegetativos y reproductivos (Monasterio 1986a, 1986b). Pero hasta ahora no se había realizado un programa de colecta de individuos de *Espeletia* de distintos tamaños tal como se indicó en la sección 2.4.1., página 28.

El número de plantas cosechadas resultó de un compromiso entre un número estadísticamente apropiado y un número que fuera factible de procesar en el laboratorio en el tiempo estipulado, tratando de abarcar un rango de tamaños suficientemente amplio. Sin embargo aquí, como para el muestreo para despliegue foliar, la colecta para cosecha estuvo sesgada hacia un número algo mayor de individuos pequeños e intermedios. Con respecto a esto último, no se cosecharon plantas con tallos mayores a 1 m de altura, por lo que significa sacrificar plantas muy grandes y por lo poco práctico de procesarlas en el laboratorio.

2.5. PROCESAMIENTO DE LA INFORMACION

2.5.1. TASA DE DESPLIEGUE FOLIAR

El enfoque planteado por Monasterio (1983, 1986a, 1986b) hace énfasis en presentar cómo, para individuos adultos de *E. timotensis*, los sucesivos intervalos de despliegue de hojas en el tiempo permiten hacerse una idea de la tasa de recambio de la roseta foliar, y por tanto, de la longevidad promedio de las hojas. En cambio Estrada (1983) y Estrada et al. (1991) hacen énfasis en las oscilaciones estacionales de la

tasa de despliegue foliar para plantas de distintos tamaños.

De aquí en adelante, cuando se hable del tamaño de una planta individual de *E. timotensis*, se entenderá que nos referimos a la altura del tallo de esa planta. A continuación se presentan los pasos seguidos en este trabajo para medir la tasa de despliegue foliar y el enfoque usado en el procesamiento de dicha información.

(a) En cada intervalo y para cada planta marcada se cuenta el número de hojas desplegadas y se divide por el número de días transcurridos. Este cociente corresponde a la tasa de despliegue foliar en unidades de "hojas por día" durante el intervalo especificado.

(b) Las 11 tasas de despliegue de cada planta correspondientes a los 11 intervalos del lapso total de medición (789 días en Mifafí y 761 días en Las Minas) se promediaron para obtener un indicador de la "tasa promedio" de despliegue foliar por planta.

(c) Estas tasas promedios se graficaron y sobre los puntos de ese gráfico se hizo una regresión logarítmica.

(d) Bajo el supuesto de que, a partir de un cierto tamaño, ocurre una estabilización en los ritmos productivos, se hizo un ajuste logístico a los puntos de las "tasas promedios" de despliegue foliar (variable dependiente "y" en la TABLA 2, página siguiente):

TABLA 2

Ajuste de la nube de puntos a una curva logística de la forma:

$$y = B / (1 + ke^{-\lambda Bx}), \text{ según Batschelet (1978, p. 357)}$$

donde:

y = variable dependiente.
B = cota máxima de "y", es decir, $y \leq B$.
k y λ son constantes positivas.
e = constante de Euler = 2,7183
x = altura del tallo de la planta.

(e) Otra línea de procesamiento sigue del punto (a). En cada intervalo, se agruparon las tasas de despliegue foliar por clases de tamaño de plantas (sección 2.4.3.2., página 34) y se determinó el promedio y el error estándar de la tasa de despliegue foliar para cada clase. Con estos datos se hicieron curvas e histogramas que muestran el promedio de despliegue foliar por clase de tamaño y por intervalo. Este mismo procedimiento fue el empleado por Estrada (1983) y Estrada et al. 1991).

2.5.2. ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA ANUAL (PPNA) DE LA ROSETA

La PPNA de la roseta foliar se estimó mediante las siguientes relaciones:

$$(1) PPNA_{ros} = P_{ros} / REC_{ros} \quad \text{y} \quad (2) REC_{ros} = HOJ_{ros} / PF_{ros}$$

donde:

$PPNA_{ros}$ = Producción Primaria Neta Anual de la Roseta
(g/individuo)

P_{ros} = Peso de la roseta (g)

REC_{ros} = Tasa de recambio de la roseta (días o años)

HOJ_{ros} = Número de hojas de la roseta

PF_{ros} = Tasa de despliegue foliar (número de hojas por día o año)

En la relación (1), el P_{ros} se obtiene a partir de una regresión estadística sobre los datos de cosecha (sección 2.4.3.3., página 37).

En la relación (2), el HOJ_{ros} se obtiene, también, a partir de una regresión sobre los datos de cosecha. La PF_{ros} proviene de las mediciones de despliegue foliar.

(a) Modelos polinomiales y logarítmicos para estimar la

$PPNA_{ros}$:

Las regresiones sobre los puntos de P_{ros} y de HOJ_{ros} fueron de dos tipos: logarítmica y polinomial, pues ambas dieron buenos coeficientes de determinación (r^2). Esto implica que las estimaciones de la $PPNA_{ros}$ provienen de cuatro combinaciones posibles, que dan lugar a los siguientes modelos de estimación:

(Modelo 1).- P_{ros} , estimado de una regresión polinomial de orden 2*, dividido por la REC_{ros} calculada usando el HOJ_{ros} derivado de una regresión logarítmica.

(Modelo 2).- P_{ros} , estimado de una regresión polinomial de orden 2*, dividido por la REC_{ros} calculada usando el HOJ_{ros} derivado de una regresión polinomial de orden 2*.

(Modelo 3).- P_{ros} , estimado de una regresión logarítmica, dividido por la REC_{ros} calculada usando el HOJ_{ros} derivado de una regresión logarítmica.

(Modelo 4).- P_{ros} , estimado de una regresión logarítmica, dividido por la REC_{ros} calculada usando el HOJ_{ros} derivado de una regresión polinomial de orden 2*.

(*) = En estos casos (regresión polinomial de orden 2), el valor máximo de la regresión en el eje de las ordenadas ($Y =$ peso o nº de hojas de la roseta) se mantuvo constante, de este punto en adelante, para todo valor sucesivo en el eje de las abscisas ($X =$ altura del tallo). Es decir, de las regresiones polinomiales obtenidas se excluyeron los valores "a la derecha" del máximo (pues disminuían progresivamente hasta cero) puesto que no tenían significado bio- y ecológico; por tanto se consideró que luego del máximo de la curva polinomial de orden 2, tanto el número de hojas como el peso de la roseta se estabilizan a partir de una cierta etapa del ciclo de vida, representada aquí en forma indirecta por la altura del tallo.

(b) Modelos logísticos para estimar la $PPNA_{ros}$:

Aparte de las combinaciones de "modelos polinomiales y logarítmicos" ya descritas, se estimó la $PPNA_{ros}$ a partir de ajustes a una curva logística de los datos del P_{ros} y el HOJ_{ros} , considerados como variables dependientes en ese tipo de curva (véase sección 2.5.1., TABLA 2, página 39). Para este modelo logístico de la $PPNA_{ros}$, la REC_{ros} se estimó usando los datos provenientes del ajuste logístico al número de hojas desplegadas por año (PF_{ros}), como se explica en la sección 2.5.1. [d], página 38. Estos puntos de la curva logística de la PF_{ros} fueron multiplicados por 365 para llevarlos a una base anual.

(c) PPNA de la roseta por unidad de superficie foliar

Esto se hizo simplemente dividiendo los puntos de la estimación logística a la $PPNA$ de la roseta entre los puntos del ajuste logístico al área foliar (sección 3.3.3.2., TABLA 19, página 169).

(d) Productividad de la Roseta Foliar

Los valores de la $PPNA_{ros}$ (estimada por el modelo logístico) fueron divididos por los valores del P_{ros} para dar lugar a un parámetro conocido como Productividad de la Roseta Foliar.

2.5.3. ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN ACUMULADA ANUAL (PAA) DEL TALLO

Para el compartimiento del tallo (al igual que para las raíces) consideramos que no se puede hablar de una "producción" neta propiamente dicha sino más bien de una "producción que se acumula" en esos órganos. Ya previamente Monasterio (1979, 1986a, 1986b) ha precisado el carácter acumulativo del crecimiento del tallo y las raíces en *Espeletia*.

2.5.3.1. Procedimientos básicos de cálculo

Para estimar la PAA del tallo se emplearon los siguientes procedimientos:

Procedimiento (1).- Si se resta al peso del tallo (P_2), para un cierto tamaño (X_2) de la planta, el peso del tallo (P_1), para una planta de tamaño menor (X_1), esa diferencia ($P_2 - P_1$) corresponde a la fitomasa que acumuló el tallo durante el intervalo de tiempo ($t_2 - t_1$) correspondiente a la diferencia de tamaño mencionada. Si además se pueden estimar las edades en años que corresponden a los tamaños X_2 y X_1 , entonces la diferencia entre esas edades ($E_2 - E_1$) corresponde al intervalo de tiempo en años transcurrido ($t_2 - t_1$) entre dichas edades. Esto significa que, dividiendo la fitomasa

acumulada ($P_2 - P_1$) entre la diferencia de edades ($E_2 - E_1$) se obtiene un estimado de la PAA de fitomasa del tallo para distintos tamaños de la planta.

Procedimiento (2).- Si se tiene un estimado de la edad en años de la planta, entonces la PAA de fitomasa del tallo puede ser estimada dividiendo la fitomasa total del tallo (en gramos de peso seco) entre la edad. Aunque (como se verá en la sección de Resultados) la producción del tallo calculada de este modo aumenta ligeramente con el tamaño de la planta (debido simplemente a que ambos, el peso del tallo y la edad aumentan con el tamaño), en la base de este procedimiento está la presunción que dicha PAA del tallo se ha mantenido uniforme en toda la vida de la planta, lo cual obviamente no es cierto. En cambio, como ya se explicó, el Procedimiento (1) estima esa PAA del tallo en base a diferenciales de peso y de edad correspondientes a tamaños (etapas del ciclo de vida) específicos. Sin embargo, las estimaciones del Procedimiento (2) se van a usar sólo para comparar cómo se desvía de los otros procedimientos.

Procedimiento (3).- Supongamos que conocemos la tasa anual de crecimiento en altura del tallo para cada tamaño del tallo. Supongamos además que tenemos una planta de tamaño X_1 . Si le sumamos a esta planta el segmento en altura que creció durante un año (usando la tasa mencionada), obtenemos un tamaño X_2 . Supongamos además que se puede estimar el peso del tallo a partir de su altura (si tenemos datos de peso del tallo y hacemos una regresión sobre su altura). Entonces la diferencia de los pesos para los tamaños X_2 y X_1 ($P_2 - P_1$) puede considerarse como un estimado de la PAA de fitomasa del tallo. Esta estimación puede hacerse para cualquier tamaño de la planta.

En cada uno de estos 3 procedimientos, se necesita conocer:

(a) **un estimado del peso del tallo en función de su altura.** Esto se hizo a partir de ajustes estadísticos a los datos de peso seco del tallo obtenidos de las plantas cosechadas (sección 2.4.3.3., página 37) de las que se conocía también su altura del tallo. Los ajustes estadísticos fueron de dos tipos: una regresión logarítmica del peso del tallo (Y) sobre su altura (X), y una regresión lineal entre los mismos parámetros.

(b) **un estimado de la edad de la planta en función de la altura del tallo.** Para esto se necesita conocer la tasa de crecimiento del tallo con respecto a su altura, lo cual es un dato conocido (sección 2.4.1., página 28), cuyos resultados aparecen en la sección 3.3.4., FIGURAS 89 Y 90, página 170. Se calculó un ajuste logarítmico de esta tasa sobre la altura del tallo, y también se hizo un ajuste "logístico" (esto último supone que, tarde o temprano, ocurre una estabilización en la tasa anual de crecimiento en altura del tallo, es decir, considera que esa tasa no puede continuar aumentando indefinidamente como se refleja en el ajuste logarítmico). De este modo la edad de la planta (para cada tamaño) se estimó usando la siguiente fórmula:

$E_2 = E_1 + (h_2 - h_1)/\phi_2$, siendo:

E_2 = Edad (en años) correspondiente a un cierto tamaño "2"

h_2 = tamaño "2" (en cm)

E_1 = Edad correspondiente a un cierto tamaño "1"

h_1 = tamaño "1" (menor al tamaño "2")

ϕ_2 = Tasa anual de crecimiento en altura del tallo (en cm/año) para el tamaño "2".

El cociente $[(h_2 - h_1)/\phi_2]$ indica el diferencial de tiempo transcurrido entre los tamaños h_2 y h_1 . Este diferencial sumado a la edad anterior (E_1) da la edad "actual" (E_2).

Para calcular la edad (E) correspondiente al tamaño (h) más pequeño se usó simplemente la fórmula: $E = h/\phi$.

La diferencia entre h_2 y h_1 debe ser lo más pequeña posible, para disminuir las fuentes de error implícitas en este método. Este cálculo no tendría sentido si se estima la edad en las rosetas de *Espeletia* usando una secuencia de tamaños con intervalos de, por ejemplo, 40 cm, es decir, 0.1, 40, 80, 120, 160, 200 y 240 cm. Si fuera así, para calcular la edad a una roseta de 120 cm de tallo, la fórmula tomaría la siguiente forma:

$$E_{120} = E_{80} + (h_{120} - h_{80})/\phi_{120}$$

en donde en el cociente $[(h_{120} - h_{80})/\phi_{120}]$ la tasa ϕ_{120} se está aplicando al "tiempo" transcurrido para el crecimiento del tallo entre los tamaños de 80 cm y 120 cm, lo cual no es correcto puesto que dicha tasa (derivada de una regresión estadística) es específica para el tamaño de 120 cm. Por eso, en este trabajo, para estimar la edad mediante la fórmula descrita, se usa una secuencia que comienza en un tamaño de 0.1 cm de tallo, y sigue así: 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5 cm, ..., hasta 248.5, 249, 249.5 y, por último, 250.0 cm (tamaño del tallo más alto en los sitios de estudio). Mediante esta técnica, los intervalos de tamaño se reducen a 0.5 cm. Así, para calcular la edad a un tamaño de 12.5 cm, **el error cometido** en aplicar, por ejemplo, la tasa de crecimiento del tallo correspondiente a ese tamaño ($\phi_{12.5}$) en el cociente $[(h_{12.5} - h_{12.0})/\phi_{12.5}]$ **se reduce** sensiblemente puesto que aquí esa tasa (para un tamaño de 12.5 cm) se está aplicando a un diferencial de "tiempo" transcurrido entre los tamaños de 12.5 y 12.0 cm, que prácticamente son casi iguales.

Para calcular la edad (E) correspondiente al tamaño (h) más pequeño se tomó en cuenta un tamaño de 0.1 cm (para obviar las dificultades relativas al número "0" en ciertas

regresiones estadísticas). En este caso, como ya se explicó, se usó la fórmula: $E_{0.1} = h_{0.1}/\phi_{0.1}$.

2.5.3.2. Pruebas realizadas para la estimación de la PAA del tallo

(a).- Para los procedimientos (1), (2) y (3) mencionados anteriormente (sección 2.5.3.1., pagina 38), se empleó inicialmente el estimado logarítmico del peso del tallo y la edad calculada en base a un ajuste logarítmico de la tasa de crecimiento del tallo.

(b).- Posteriormente, se descartaron los procedimientos (2) y (3) como estimados confiables de la PAA del tallo. El (2), por las razones dadas en la sección 2.5.3.1., "Procedimiento (2)", página 43. El (3), porque simplemente dió estimaciones iguales a las del Procedimiento (1).

(c).- A partir del método seguido en el "Procedimiento (1)" se estimó a continuación la PAA del tallo usando un ajuste lineal al peso del tallo y la edad del mismo se calculó en base a un ajuste logarítmico de la tasa de crecimiento del tallo.

(d).- Igual que en (c), pero usando la edad calculada en base a un ajuste logístico de la tasa de crecimiento del tallo.

2.5.4. ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN ACUMULADA ANUAL (PAA) DE LAS RAÍCES

2.5.4.1. Procedimientos básicos de cálculo

Para estimar la PAA de las raíces se emplearon los siguientes dos procedimientos:

(A) Se multiplicó la PAA estimada del tallo por la proporción "(Peso de raíces)/(Peso del tallo)", esta última derivada de los datos de las plantas cosechadas.

Dentro de este procedimiento se probaron tres variantes:

(1) Se usó la PAA del tallo derivada según "sección 2.5.3.1.- Procedimiento (1)", página 42. Y además se empleó para su cálculo regresiones logarítmicas para el "Peso del tallo" y la "Tasa anual de crecimiento del tallo", con respecto a la "Altura del tallo", como se explica en la "sección 2.5.3.1.-apartes (a) y (b)", página 44.

(2) Igual que en (1) excepto que se empleó una regresión lineal (en vez de logarítmica) entre el "Peso del tallo" y su "Altura".

(3) Igual que en (2) pero empleándose aquí un ajuste logístico entre la "Tasa anual de crecimiento del tallo" y la "Altura del tallo" [en vez del ajuste logarítmico empleado en (1)].

(B) Se trató de encontrar una manera de derivar un estimado de la PAA de las raíces, usando para ello, directamente, los datos de peso seco de raíces obtenidos de las plantas cosechadas.

La relación matemática entre el peso observado de las raíces y la altura del tallo se determinó a través de una regresión logarítmica. En esta relación matemática continua se toman "diferenciales de tamaños" los cuales tienen sus correspondientes valores en "diferenciales de peso seco de raíces". Entonces, es posible derivar la "acumulación de nuevo peso seco de raíces entre plantas de dos tamaños", simplemente restando el peso de la planta de tamaño "mayor" del peso de la planta de tamaño "menor". Obviamente ese

intervalo de tamaños debe ser transformado a un intervalo de tiempo. Esto es fácil pues se puede conocer la relación matemática entre la edad y la altura del tallo [sección 2.5.3.1., aparte (b), página 44]. Así, el cociente entre la "producción de nuevo peso seco de raíces en un 'diferencial' de tamaños" y el "tiempo transcurrido en años en ese 'diferencial' de tamaños" (que no es más que la diferencia de sus edades en años) corresponde a la producción acumulada anual en peso seco de raíces. Obviamente, aquí se está presuponiendo que la curva matemática (obtenida de una muestra poblacional de plantas) que describe la relación entre el peso de las raíces y el tamaño de la planta, corresponde también a las diferencias que se podrían observar en el peso de las raíces a lo largo del ciclo de vida de una planta particular.

2.5.4.2. Comparación entre pesos estimados y observados de raíces

Para validar las estimaciones anteriores de la PAA de las raíces se determinó cuál podría ser el peso acumulado de raíces, en relación con el tamaño de la planta, para cada procedimiento de estimación de la producción radical. Luego ese peso acumulado "estimado" se compara con el mejor ajuste estadístico entre los datos disponibles (provenientes de la cosecha de una muestra de plantas en el campo) de peso seco de raíces con respecto al tamaño de la planta. Esta última relación se puede considerar como el peso acumulado "observado" de raíces.

(1) La fórmula usada para calcular el peso acumulado "estimado" de las raíces (en concordancia con el procedimiento (A) indicado en la sección 2.5.4.1., página 47) es la siguiente:

$$\begin{aligned}
 P_1 &= P_0 + PAA_1 \\
 P_2 &= P_1 + PAA_2 * (h_2 - h_1) / \phi_2 \\
 &\cdot \\
 &\cdot \\
 &\cdot \\
 P_n &= P_{n-1} + PAA_n * (h_n - h_{n-1}) / \phi_n
 \end{aligned}$$

donde:

- P_1 = Peso "estimado" (en g) de las raíces al tamaño "1".
- P_2 = Peso "estimado" (en g) de las raíces al tamaño "2".
- PAA_1 = Producción acumulada "estimada" (en g/ind./año) de raíces para el tamaño "1".
- PAA_2 = Producción acumulada "estimada" (en g/ind./año) de raíces para el tamaño "2".
- h_2 = tamaño "2" (en cm)
- h_1 = tamaño "1" (menor al tamaño "2")
- ϕ_2 = Tasa anual de crecimiento en altura del tallo (en cm/año) para el tamaño "2".

El cociente $[(h_2 - h_1) / \phi_2]$ indica el diferencial de tiempo transcurrido entre los tamaños h_2 y h_1 (véase sección 2.5.3.1. (b), página 44).

(2) La fórmula usada para calcular el peso acumulado "estimado" de las raíces, en concordancia con el procedimiento (B) indicado en la sección 2.5.4.1., página 47, es la siguiente:

$$\begin{aligned}
 P_1 &= PAA_1 * E_1 \\
 P_2 &= P_1 + PAA_2 * (E_2 - E_1) \\
 &\cdot \\
 &\cdot \\
 &\cdot
 \end{aligned}$$

$$P_n = P_{n-1} + PAA_n * (E_n - E_{n-1})$$

donde:

P_1 = Peso "estimado" (en g) de las raíces al tamaño "1".

P_2 = Peso "estimado" (en g) de las raíces al tamaño "2".

PAA_1 = Producción acumulada "estimada" (en g/ind./año) de raíces para el tamaño "1".

PAA_2 = Producción acumulada "estimada" (en g/ind./año) de raíces para el tamaño "2".

E_1 = Edad (en años) de la planta correspondiente al tamaño "1"

E_2 = Edad (en años) de la planta correspondiente al tamaño "2"

2.5.5. ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN REPRODUCTIVA

Dado que de los individuos que se cosecharon ninguno estaba en reproducción para el momento de la colecta, la estimación de la producción reproductiva se hizo indirectamente a partir de información presentada por Monasterio (1986b, Tablas VI, VIII y IX).

Monasterio (1986, Tabla VIII) presenta un análisis de los eventos reproductivos ocurridos en un individuo de *Espeletia timotensis* de 121 cm de altura del tallo hasta el momento de su cosecha. Los eventos reproductivos fueron ubicados a partir del reconocimiento de marcas sobre el tronco producidas por la inserción de las inflorescencias. Cada evento reproductivo deja entonces un círculo de marcas en y alrededor del tronco, las cuales están separadas, a lo largo de un cierto segmento en longitud sobre el tronco, de otro círculos de marcas que muestra otro evento reproductivo. El segmento del tronco que está entre dos ciclos reproductivos

representa un tiempo durante el cual la planta adulta se mantuvo en condición vegetativa. De esta manera, Monasterio (1986, Tabla VIII) pudo estimar el peso total de las estructuras reproductivas producidas en cada uno de los 16 eventos reproductivos ocurridos durante el ciclo de vida del individuo colectado.

A continuación se presenta los pasos seguidos para estimar la producción reproductiva anual (expresada en gramos de peso seco por m² de terreno por año) de las distintas clases de tamaños de la población:

(1) En el presente trabajo se usa la lista del peso total de las estructuras reproductivas (peso de las inflorescencias incluyendo los aquenios) y del número total de inflorescencias producidas en cada uno de los 16 eventos reproductivos, presentada por Monasterio (1986, Tabla VIII). Con esa información se calcula el *peso promedio de cada inflorescencia* obtenido por un cierto individuo de la población a lo largo de toda su vida. Por tanto este valor puede aproximarse al peso promedio por inflorescencia a nivel de todos los individuos de una población que se reproducen en un año dado.

(2) Luego, multiplicando el *número promedio de inflorescencias producidas por individuo reproductivo en cada clase de tamaño*, según Monasterio (1986b, Tabla IX), por el *peso promedio de cada inflorescencia* (véase párrafo anterior) obtenemos el *peso reproductivo promedio producido por individuo reproductivo en cada clase de tamaño*.

(3) En otra parte de su trabajo, Monasterio (1986b, Tabla VI, p. 70) aporta información acerca de distintos patrones de frecuencia reproductiva mostrados en una población de 58 individuos adultos estudiados durante siete años consecutivos (1976-1982). De dicha información se deduce en este trabajo

que la frecuencia promedio de reproducción para *Espeletia timotensis* es de **0.205 eventos reproductivos por año**, o, lo que es lo mismo, un evento reproductivo cada 4.9 años. Podemos entonces establecer de lo anterior que, en promedio, aproximadamente cada cinco años se desencadena la reproducción en plantas adultas de *Espeletia timotensis*.

(4) La multiplicación del peso reproductivo promedio producido por individuo reproductivo en cada clase de tamaño por la frecuencia promedio de reproducción en el tiempo (expresada en eventos reproductivos por año), nos da la producción reproductiva promedio anual por individuo adulto, específica de cada clase de tamaño.

(5) Luego el valor obtenido del párrafo anterior (producción reproductiva promedio anual) para cada uno de los individuos de cada clase de tamaño se suma para el total de individuos por clase. Esta última suma representa entonces la producción reproductiva total anual de cada clase de tamaño. Para expresar este último valor por unidad de superficie de terreno, se divide por el área total ocupada por todos los 1423 individuos de la población muestreada por Monasterio (1986b) para el ciclo reproductivo de 1978-1979. Con esto conseguimos la producción reproductiva anual por clase de tamaño.

A continuación se explica porqué se calcula la producción sobre una base anual cuando en realidad el proceso reproductivo en *Espeletia timotensis* dura casi dos años (21 meses), de acuerdo a Monasterio (1986b):

La proporción de los individuos adultos que se reproducen cada año es variable en las poblaciones de *Espeletia timotensis* (Monasterio 1986b). Esta variabilidad, al menos en la población de 58 individuos estudiada por Monasterio (1986b) durante siete años, puede llegar a mostrar años en

los que ninguno de los individuos de la población se reprodujeron, como otros años en los que alrededor de la mitad de los individuos adultos tuvieron evento reproductivo. Sin embargo es muy posible que a nivel de poblaciones cada vez más grandes en número de individuos, sea más baja la probabilidad de que aparezcan años con nula actividad reproductiva. Esto es así, debido a que la reproducción en *Espeletia* es un proceso que parece depender fundamentalmente de mecanismos endógenos a la planta activados por estímulos externos del ambiente (Monasterio 1986b, Estrada y Monasterio 1991). De ahí que, lo que se observa a nivel de la población es sólo la resultante global de procesos y mecanismos que ocurren a nivel del individuo.

Entonces se puede afirmar de lo anterior que todos los años está presente el fenómeno reproductivo a nivel de las poblaciones de *Espeletia timotensis*, aunque dicho proceso muestre una gran variabilidad interanual. Esta conclusión es importante para fundamentar el modo como se puede representar un cuadro global poblacional que muestre la producción anual reproductiva.

2.5.6. ESTIMACIÓN DE LA PRODUCCIÓN GLOBAL DE LA POBLACIÓN

Conviene recordar aquí que, previamente Monasterio y Lamotte (1987) habían diseñado un procedimiento para estimar la producción global de una población de *E. timotensis*. Los procedimientos que siguen han sido inspirados por ese trabajo aunque con algunas modificaciones introducidas en los tamaños de las muestras y en el tratamiento matemático-estadístico de los datos.

Antes de proceder a estimar la Producción Global a nivel

poblacional, es preciso conocer su estructura de tamaños.

2.5.6.1. Determinación de la estructura de tamaños de la población

Se usó la estructura de tamaños de muestras poblacionales de campo previamente seleccionadas (sección 2.4.1., página 28) y, también, de muestras poblacionales generadas por computador de manera que se asemejen a las muestras de campo.

(A) - Muestras poblacionales de campo

1.- Para la población en el sitio de Las Minas (4150 m) se toma la información ya existente de un censo demográfico realizado por Monasterio (1986b). Este censo tiene la información necesaria acerca de la distribución de aproximadamente 1400 individuos según sus tamaños en un área de 5300 m² para una población a ese nivel altitudinal. A partir de estos datos se construyó una distribución de tamaños en clases de 20 cm. La clase mayor fué de individuos mayores a 200 cm.

2.- Para la población en el sitio de Mifafí (4400 m) se tomó la información de un muestreo demográfico realizado allí en Febrero de 1994. Esta muestra consistió de 182 individuos sobre un área de 900 m², y con ella se elaboró una distribución en clases como se hizo para la población de Las Minas.

(B) - Muestras poblacionales generadas por computador

1.- Esto se usó sólo para simular poblaciones en el sitio de Mifafí, de donde la información que se tiene sobre la estructura poblacional de las poblaciones es escaso. Sólo tenemos el censo de 182 individuos ya mencionado. Sin embargo, el recurso de poblaciones "simuladas" por computador

puede emplearse en cualquier sitio en donde se estime o se suponga que la estructura poblacional tenga ciertas características de su distribución de tamaños (mayor o menor proporción de individuos juveniles vs. adultos, distribución muy sesgada o poco sesgada a la derecha, distribución platicúrtica [aplanada] o leptocúrtica [concentrada en un pico]).

2.- Antes de obtener estas poblaciones simuladas, se estudió primero la estructura de la muestra poblacional colectada en el campo en el sitio de Mifafí. A esta muestra la llamaremos en adelante "Poblacion de Mifafí". Además de otros aspectos estadísticos que se examinaron, el punto crítico que se estudió fué la desviación de dicha distribución con respecto a una "distribución normal". Esta desviacion se mide básicamente por dos parámetros: uno es el grado de "disimetría" (mayor o menor alargamiento de uno u otro extremo de la curva normal), y el otro es la "curtosis" (o mayor o menor achatamiento o "apuntamiento" de una curva normal).

3.- Teniendo una idea previa (mediante el estudio anterior) de cuál podría ser la forma que "se podía esperar" para una distribución de tamaños en el sitio a 4400 m en el Alto de Mifafí, se procedió a establecer cuatro (pudieron haber sido tres o cinco) estructuras poblacionales hipotéticas (cada una de 1500 individuos), las cuales variaban según su mayor o menor proporción de individuos juveniles y según el modo en que los individuos tanto juveniles como adultos se distribuyen con respecto al tamaño. Esto implica que el investigador decide (en base a un estudio previo) el porcentaje que va a tener cada clase de tamaño, lo cual quiere decir, en otras palabras, que a este nivel se tiene claro las proporciones relativas entre las clases pero todavía no se sabe nada acerca de cómo se distribuyen los

individuos dentro de cada clase . Esto será el asunto a tratar más adelante. Continuando entonces, estas cuatro hipotéticas poblaciones se llamarán "Caso 1". "Caso 2". "Caso 3" y "Caso 4". La distribución de tamaños de estas cuatro poblaciones siguió el mismo sistema de clases (de 20 en 20 cm, y la última clase mayor a 200 cm) empleado para la población de Las Minas.

4.- La primera clase de tamaños usada aquí (de 0.1 cm a 20.1 cm de altura del tallo) tuvo un tratamiento especial. Esta clase contiene la mayor parte de los individuos juveniles de toda la población, es la que está sujeta a la mayor heterogeneidad interna en cuanto a la distribución de sus individuos según el tamaño, y su mayor o menor importancia relativa a la población global incide decisivamente en el grado en que dicha población esté pasando por un curso temporal de crecimiento, estabilidad o extinción.

5.- Debido a lo recién expresado, se establecieron cinco (pudieron haber sido cuatro o seis) hipotéticas "subdistribuciones de tamaños en el rango de 0.1 a 20.1 cm", subdivididas en cuatro clases de 5 cm. La única diferencia entre ellas consistió en la mayor o menor concentración de individuos (dentro de ese rango) en las clases más pequeñas de 0.1 a 5.1 cm, y de 5.1 a 10.1 cm, con respecto a la proporción de individuos en las subsiguientes clases de 10.1 a 15.1 cm y de 15.1 a 20.1 cm. Estas cinco hipotéticas "subdistribuciones de tamaños de 0.1 a 20.1 cm" se les denominó: "i", "ii", "iii", "iv" y "v". Igual que para las cuatro hipotéticas distribuciones globales anteriores, para éstas cinco subdistribuciones, sólo se tiene claro sus proporciones relativas, pero todavía no se sabe cómo se distribuirán los individuos adentro de cada subclase de 5 cm.

6.- Debido a que se pueden combinar las cinco

"subdistribuciones de 0.1 a 20.1 cm" con las cuatro hipotéticas distribuciones globales para dar un total de 20 distribuciones de tamaños distintas, se calcularon sólo 2 de las 20 combinaciones posibles. Estas dos fueron:

a) el Caso 1 con la 'subdistribución "i"', llamada simplemente Mifafí "1-i" o MIF - "1-i", y

b) el Caso 2 con la 'subdistribución "v"', o MIF - "2-v".

(C) - Generación computarizada de los individuos en cada clase de tamaño

1.- Se calculó el grado de curtosis y de disimetría en cada clase de tamaño de 20 cm, y para el total de la muestras poblacionales de campo de Mifafí y Las Minas.

2.- Luego de estudiar los tipos más comunes de distribuciones estadísticas existentes (Distribución Binomial, Distribución de Poisson, y Distribución Normal) se concluye que la distribución y agregación de los individuos de *Espeletia* en el espacio debe seguir una distribución de Poisson de tipo agregado. Pero, como lo que interesa aquí, en primera instancia, es cómo se agrupan esos mismos individuos por clases de tamaño, entramos en un problema completamente distinto. En este último caso se consideró que la distribución de los individuos dentro de rangos específicos de tamaños sigue distintos patrones mayor o menormente desviados de una teórica "distribucion Normal" de tamaños.

3.- Si los individuos se agregan por tamaños siguiendo patrones más o menos desviados de la "normalidad", entonces se decidió generar aleatoriamente distintos tamaños de individuos dentro de cada clase de tamaño hasta copar o alcanzar el número absoluto de individuos que le corresponde a cada clase de tamaño según el porcentaje previamente

establecido en el aparte (B)-párrafo 3, y según el número total de individuos de la población que fué de 1500. Un ejemplo ilustrará esto más claramente:

Si para una clase de tamaño, por ejemplo de 60.1 a 80.1 cm, le asignamos un porcentaje de 10 % del total de 1500 individuos, entonces esa clase consistirá de 150 individuos. Luego se le ordena al computador generar aleatoriamente 150 números que sean mayores o iguales a 60.1 cm y menores que 80.1 cm. El mismo procedimiento se hizo para cada una de las "subdistribuciones de 5 cm" dentro de la clase de 0 a 20 cm.

Por supuesto, los datos numéricos de las distribuciones hipotéticas generadas por computador, el Caso "1-i", y el Caso "2-v", se presentarán en la sección 3.1.2.5. de "RESULTADOS", página 92.

2.5.6.2. Procedimientos de estimación de la Producción Global, de la Fitomasa Total y de Tasas de Renovación

(A) - Estimación de la Producción Global

1.- La producción global anual para cada planta en la población se estima aquí como la suma de :

(a) *la producción anual de biomasa en hojas*, calculada según lo mostrado en la sección 2.5.2., aparte [b], página 41, usando para ello directamente las fórmulas (1) y (2) (página 39) de esa sección.

(b) *la producción acumulada anual de biomasa en tallos*, calculada como se indica en la sección 2.5.3.2., apartes [c] y [d], página 46. La aplicación de estos procedimientos produce unas curvas para las cuales es necesario encontrar una función matemática que mejor se ajuste a ellas con el fin

de usarlas en el cálculo posterior de la producción acumulada anual de biomasa en tallos por clases de tamaño. Dichas funciones, estimadas como regresiones a los puntos de las curvas, se presentan en las FIGURAS 1 y 2 del Apéndice.

(c) la producción acumulada anual de biomasa en raíces (véase sección 2.5.4.1, sección [B], página 47). Igual que para el caso de los tallos, las regresiones a las curvas producidas en este caso aparecen en las FIGURAS 26 y 27 en la sección 3.1.2.3., página 87, de "Resultados".

(d) la producción anual de biomasa reproductiva (véase sección 2.5.5., página 50).

2.- Luego, la producción global por compartimiento funcional (hojas, tallo, raíces y estructuras reproductivas) y por clase de tamaño "x" en la población se calcula sumando la producción en hojas, la producción acumulada en tallos y raíces, y la producción reproductiva de cada planta perteneciente a esa "x" clase de tamaño. En este punto es cuando se usan las distribuciones de tamaños ya mencionadas en la sección 2.5.6.1., página 54. En total se ponderó la Producción Global, la Fitomasa Total (ver más adelante el aparte "B") y las Tasas de Renovación (ver el aparte "C" en esta misma sección) para las siguientes 4 poblaciones:

- a) la muestra poblacional de Las Minas a 4150 m.
- b) la muestra poblacional de Mifafí a 4400 m.
- c) las dos poblaciones "simuladas" por computador: los Casos "1-i" y "2-v".

En la población "real" de Mifafí, y en las dos poblaciones "simuladas" para Mifafí no se calculó la producción de biomasa reproductiva debido a que no hay datos sobre el comportamiento reproductivo para estas poblaciones ubicadas a

4400 m.

(B) - Estimación de la Fitomasa Total

1.- Con los datos de cosecha, se hicieron regresiones estadísticas del peso seco de los compartimientos de la roseta, del tallo, de las raíces y de la necromasa foliar en pie, sobre la altura del tallo (considerado éste como índice del tamaño de la planta).

Para la roseta se usó un ajuste a una función logística con datos de la TABLA 5 en la sección 3.1.2.1., página 77, FIGURA 75; para el tallo se usó un ajuste lineal (FIGURA 76); para las raíces y la necromasa foliar en pie, ajustes logarítmicos (FIGURA 81, y FIGURA 3 del Apéndice, respectivamente).

2.- Con estas regresiones y las distribuciones poblacionales de tamaños ya previamente establecidas y seleccionadas, se ponderó la biomasa total de la roseta, tallo y raíces por clases de tamaño. y la Fitomasa Total (suma de la Necromasa más la Biomasa Total).

3.- La biomasa reproductiva total por clase de tamaño se calculó multiplicando el número total de inflorescencias producidas por clase de tamaño, según Monasterio (1986b, Tabla IX) por el peso promedio por inflorescencia, deducido de Monasterio (1986b, Tabla VIII). Por tanto, en este trabajo se presentará la biomasa reproductiva como la que estuvo presente en una población de *Espeletia timotensis* para el ciclo reproductivo de los años 1978 y 1979, según datos de Monasterio (1986b). Esta población es la que en este trabajo llamamos "población de Las Minas". La biomasa reproductiva para la población de Mifafí no se estimó debido a la completa falta de datos reproductivos para esta población.

4.- Por último, con toda la información anterior se determinó la Biomasa Total (suma de la roseta, tallo, raíces y estructuras reproductivas) y la Fitomasa Total (suma de la Necromasa más la Biomasa Total) por clase de tamaño.

(C) - Tasas Globales de Renovación de la Biomasa

Dividiendo la Biomasa Total existente en un determinado compartimiento, por su respectiva Tasa de Producción se obtiene la Tasa de Recambio para dicho compartimiento, a nivel de la población. Este parámetro no se calcula para el compartimiento reproductivo debido a que el proceso reproductivo es de carácter discontinuo en el tiempo y se extiende (a nivel individual) durante 21 meses.

3. RESULTADOS

3.1. PROCESOS PRODUCTIVOS

3.1.1. RITMOS DE LOS PROCESOS PRODUCTIVOS EN LA BIOMASA ASIMILATORIA

Tasa de despliegue foliar

El comportamiento de la tasa de despliegue foliar, estimada como n° de hojas producidas por día, en una escala temporal (días, o estaciones "seca" o "húmeda" en el año) y a lo largo del ciclo de vida (en diferentes clases de tamaño), se muestra en las FIGURAS 1, 2, 3 y 4. Las FIGURAS 3 y 4 muestran básicamente la misma información que las FIGURAS 1 y 2, respectivamente, salvo que en éstas están representados los errores estándar de las medias, y en aquéllas la representación tridimensional ayuda a visualizar mejor las oscilaciones estacionales, especialmente en los casos en que las tasas de producción son similares entre clases de tamaño cercanas.

La tasa diaria de despliegue foliar en plantas menores a 5 cm en la población de mayor altitud (Mifafí), osciló alrededor de 0,05 hojas por día (una hoja cada veinte días) sin mostrar un patrón definido con respecto a los períodos húmedo y seco del año (FIGURAS 1 Y 3). Para plantas del mismo tamaño en la población a menor altitud relativa (Las Minas), dicha tasa osciló alrededor de 0,07 hojas por día (una hoja cada quince días) con un comportamiento similar al de la población de Mifafí (FIGURAS 2 Y 4).

Las plantas ubicadas en la clase de tamaño inmediata

pos de tamaño en la población de Mifafí (4400 m). Las barras verticales indican el error estándar de media.

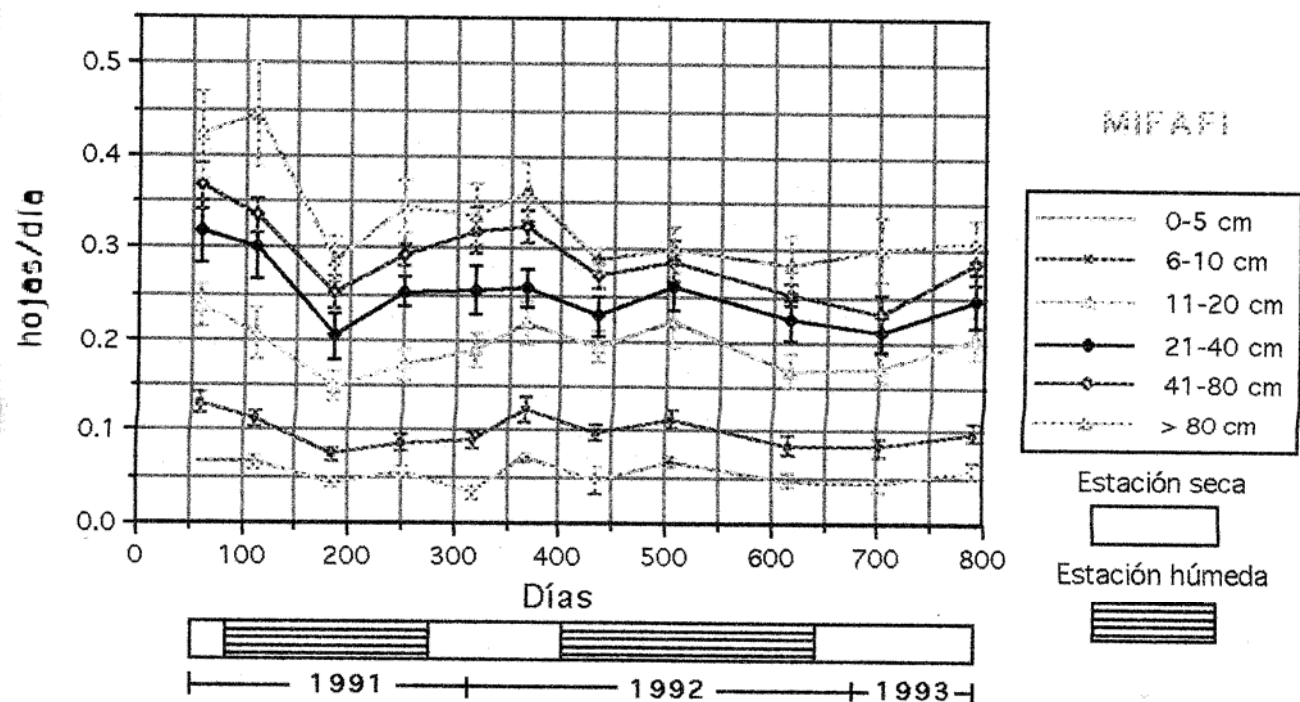


FIGURA 2.- Tasa diaria de despliegue foliar en el lapso 1991-1993, para individuos de distintos tamaños de tamaño en la población de Las Minas (4150 m). Las barras verticales indican el error estándar de la media.

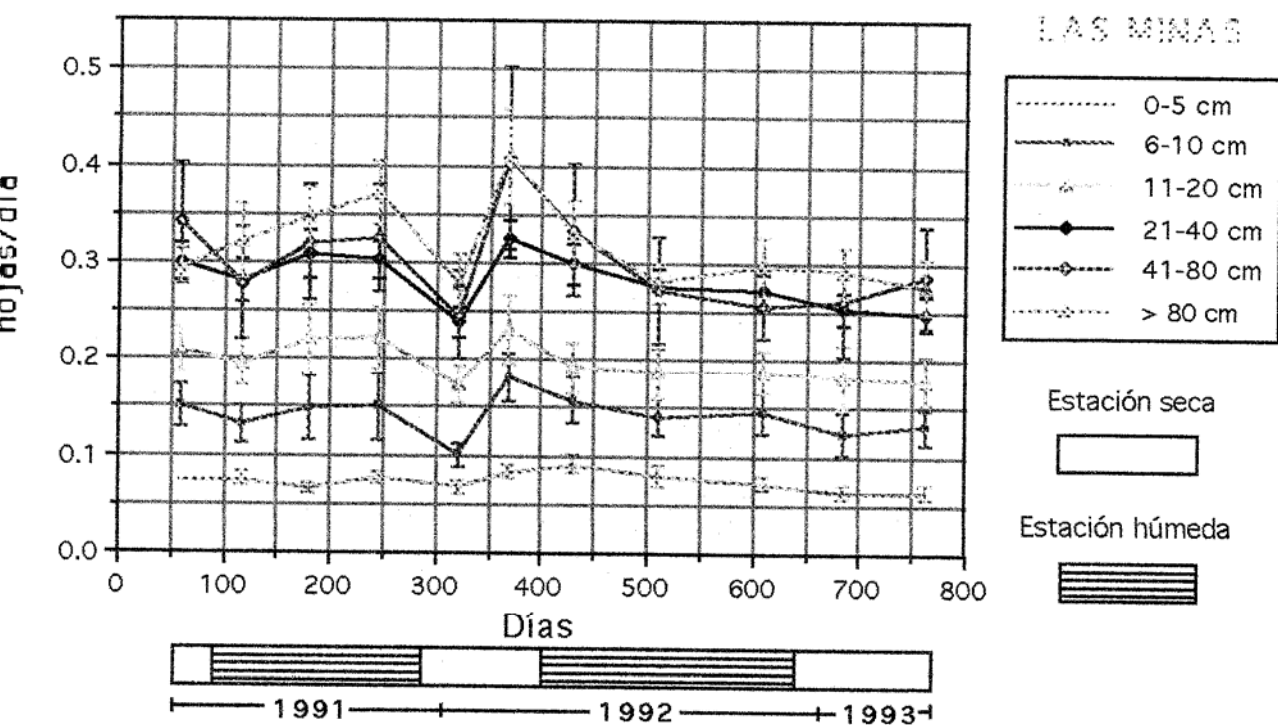


FIGURA 3.- Tasa diaria de despliegue foliar en el lapso 1991-1993, para individuos de distintos grupos de tamaño en la población de Mifafí (4400 m). Representación tridimensional.

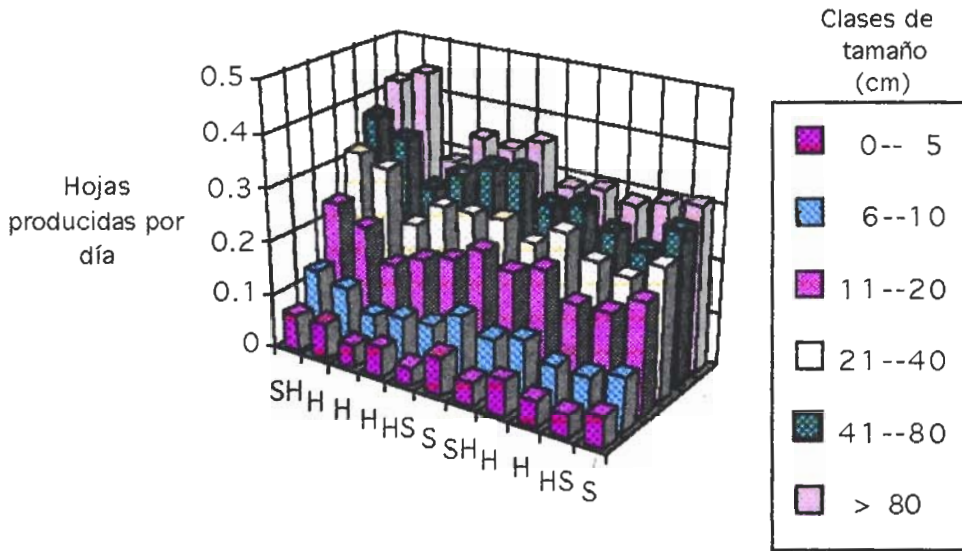
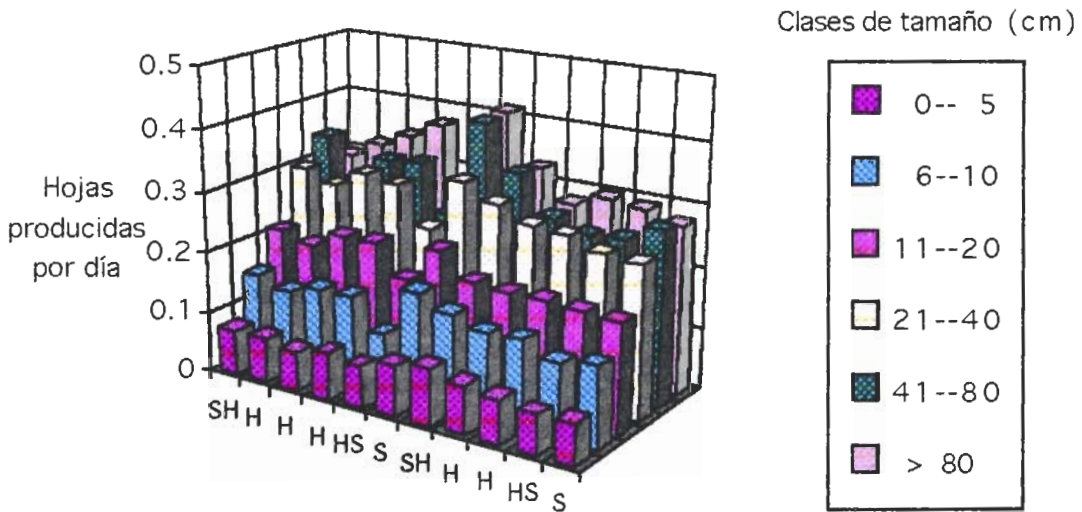


FIGURA 4.- Tasa diaria de despliegue foliar en el lapso 1991-1993, para individuos de distintos grupos de tamaño en la población de Las Minas (4150 m). Representación tridimensional.



superior, de 6 a 10 cm, mostraron mayores valores de despliegue foliar que los de las plantas menores a 5 cm, en ambas poblaciones. En Mifafí estas plantas produjeron entre 0,07 y 0,13 hojas por día (FIGURA 1) con una cierta tendencia a mostrar valores mayores hacia la estación seca (FIGURA 3), y en Las Minas entre 0,10 y 0,18 hojas por día (FIGURA 2) con ningún patrón estacional definido (FIGURA 4).

Las plantas de tamaño entre 11 y 20 cm también produjeron más hojas que la clase inmediata inferior con valores similares en ambas poblaciones (alrededor de 0,2 hojas por día) aunque las oscilaciones estacionales fueron mayores en Mifafí en comparación con Las Minas (FIGURAS 1 y 2). Se observa además en la población de Mifafí, valores algo más altos en la estación seca en relación a la estación húmeda (FIGURA 3). El patrón estacional es indefinido para la población de Las Minas (FIGURA 4).

Las plantas entre 21 y 40 cm produjeron en ambas poblaciones entre 0,20 y 0,32 hojas por día (una tasa superior a la clase de tamaño inmediata inferior) con patrones temporales no claramente asociados a una estación hídrica en particular (FIGURAS 1,2,3 y 4).

Las plantas entre 41 a 80 cm y las mayores a 80 cm produjeron hojas a tasas similares, entre 0,23 y 0,45 hojas por día, en ambas poblaciones (FIGURAS 1 y 2), aunque los máximos en Mifafí ocurrieron a principios del lapso de estudio (Marzo-Abril 1991) (FIGURA 3) y en Las Minas a mitad de dicho lapso (Marzo-Abril 1992) (FIGURA 4).

La variabilidad estacional en la tasa de despliegue foliar difiere entre las dos poblaciones. Con respecto a la población de Mifafí, dicha tasa en la población de Las Minas muestra menos variaciones estacionales a lo largo del año;

sólo 2 grupos de tamaño de las 6 clases de tamaño que se utilizaron (la de 21-40 cm y la de > 80 cm) mostraron una heterogeneidad estadísticamente significativa [TABLA 3, ver asterisco (*)] entre los intervalos de medición. En cambio, la producción de hojas en la población de Mifafí, mostró variaciones estadísticamente significativas, en 4 de los 6 grupos de tamaño (0-5 cm, 6-10 cm, 41-80 cm y > 80 cm):

POBLACIONES	Clases de tamaños (cm)	F _s	df (v ₁ , v ₂)	P
MIFAFI 4400 m s.n.m.	0 - 5	2.28	10,172	0.0158 (*)
	6 - 10	3.08	10,130	0.0015 (*)
	11 - 20	1.65	10,186	0.0957
	21 - 40	1.83	10,119	0.0630
	41 - 80	4.73	10,66	0.00004(*)
	> 80	2.76	10,98	0.0049 (*)
LAS MINAS 4150 m s.n.m.	0 - 5	1.39	10,376	0.1820
	6 - 10	0.77	10,130	0.6580
	11 - 20	0.51	10,66	0.8762
	21 - 40	2.05	10,164	0.0317 (*)
	41 - 80	0.66	10,55	0.7557
	> 80	1.93	10,108	0.0490 (*)

TABLA 3.- Resultados del Análisis de Varianza (ANOVA) para la variación estacional en la tasa de despliegue foliar en individuos de distintas clases de tamaños de dos poblaciones (Mifafí y Las Minas). F_s = Valor F del ANOVA ; df = grados de libertad ; P = nivel de probabilidad. El asterisco (*) en la columna "P" indica que existe variación estacional estadísticamente significativa en la tasa de despliegue foliar.

Tres tendencias globales se perfilan: primero, hay un sucesivo aumento en la tasa de despliegue foliar en plantas sucesivamente más grandes; segundo, en una dimensión temporal la población de Mifafí produjo más hojas hacia finales de la estación seca de 1991 (FIGURA 3) y, en cambio, la población de Las Minas hizo lo mismo pero a mitad de la estación seca de 1992 (FIGURA 4); y tercero, la población en el sitio de mayor altitud (Mifafí) es la que muestra signos de mayor

variabilidad estacional en su funcionamiento productivo foliar (TABLA 3).

Si comparamos las dos poblaciones (Mifafí y Las Minas), en relación a las tasas de despliegue foliar en cada clase de tamaño, vemos que son muy similares, salvo las plantas menores a 5 cm y entre 6 y 10 cm, las cuales difirieron sensiblemente (FIGURAS 1 y 2).

Esto se puede ver mejor en las FIGURAS 5 y 6, en las que se aprecia claramente que las tasas de producción de hojas para individuos juveniles (clases de tamaño de 0-5 y 6-10 cm) son menores en la población a mayor altitud (Mifafí) en comparación con lo encontrado en la población a menor altitud relativa (Las Minas).

3.1.1.1. Modelos logarítmicos de las tasas de despliegue foliar

De acuerdo a lo expuesto en la sección 2.5.1. (página 37), se promedió la tasa de despliegue foliar (en unidades de hojas por día) para cada planta en todo el lapso de medición (≈ 26 meses en Mifafí y ≈ 25 meses en Las Minas). El resultado se presenta en las FIGURAS 7 y 8, en las que cada punto representa la tasa de despliegue foliar promedio de cada planta en todo el lapso de medición. Se puede apreciar una menor dispersión de los puntos hacia las plantas de menor tamaño, y una mayor dispersión o variación de la tasa de despliegue foliar hacia las plantas más altas, especialmente en la población de Las Minas (FIGURA 8). La curva que aparece en cada figura es la línea que mejor se ajusta a los puntos.

Este ajuste es una regresión logarítmica. Sin embargo, como nos interesa intentar hacer algunas predicciones sobre cuál será el comportamiento de la tasa de despliegue de hojas con

FIGURA 5.- Tasa diaria de despliegue foliar en el lapso 1991-1993, para individuos menores a 5 cm de tamaño en ambas poblaciones. Las barras verticales indican el error estándar de la media.

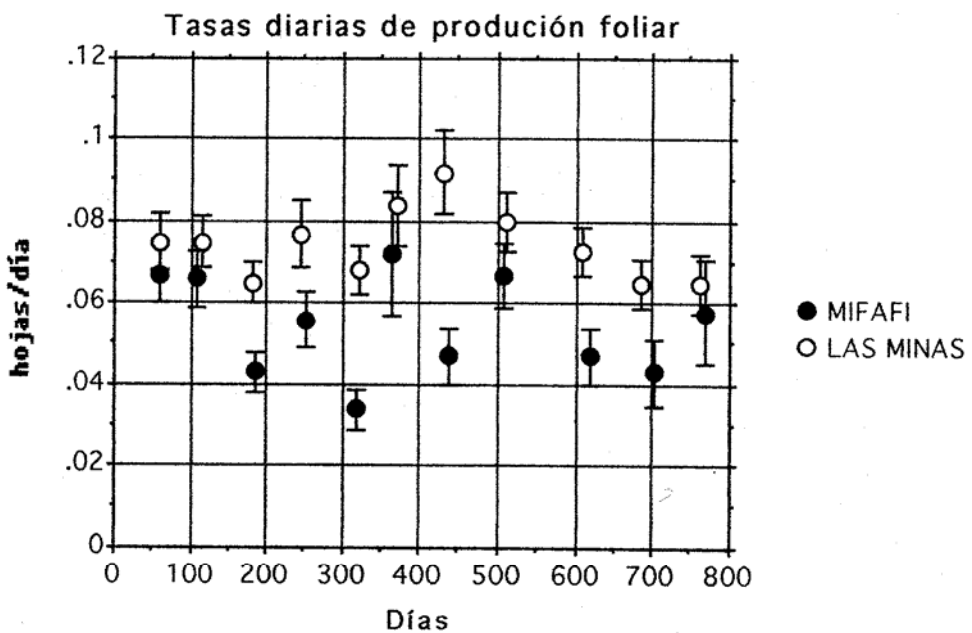
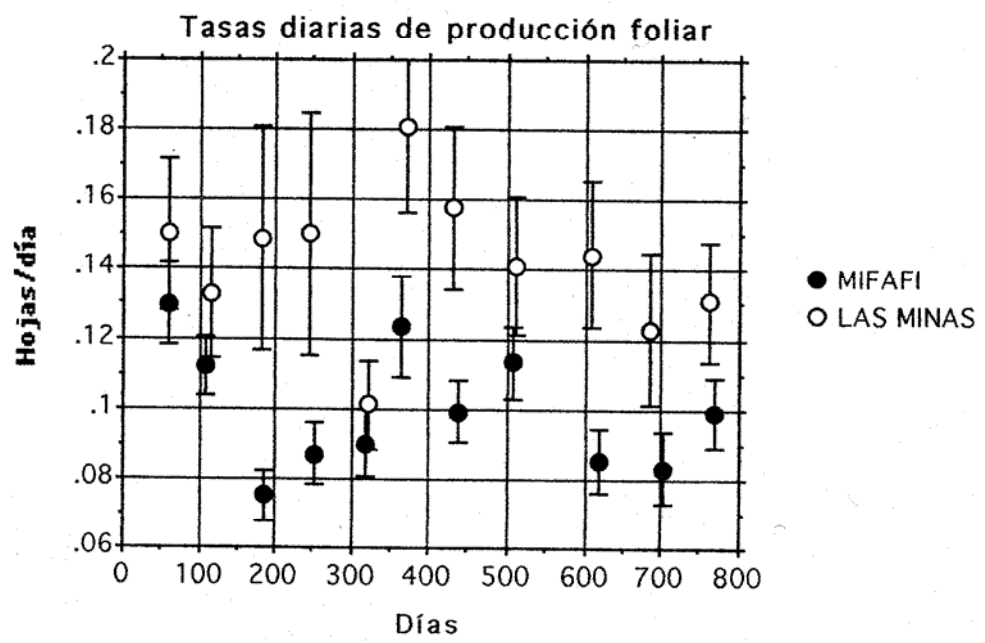


FIGURA 6.- Tasa diaria de despliegue foliar en el lapso 1991-1993, para individuos de 6 a 10 cm de tamaño en ambas poblaciones. Las barras verticales indican el error estándar de la media.



tamaño, en el lapso 1991-1993 en individuos de la población de Mifafi (4400 m).

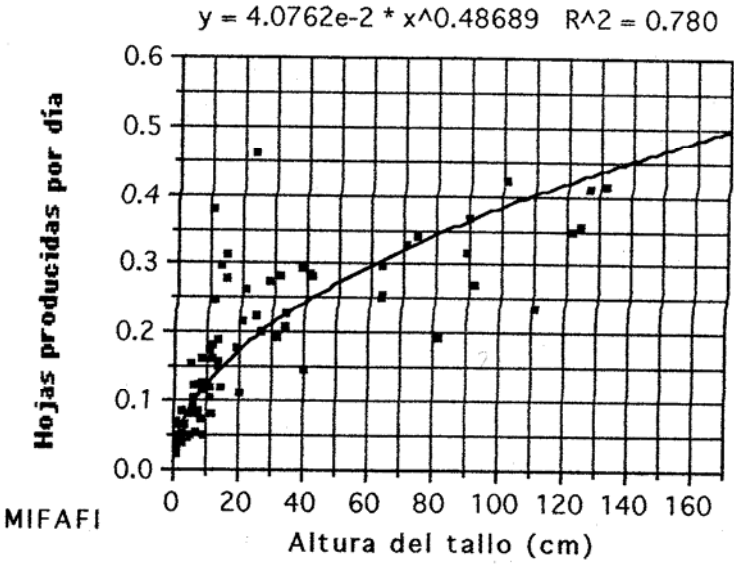
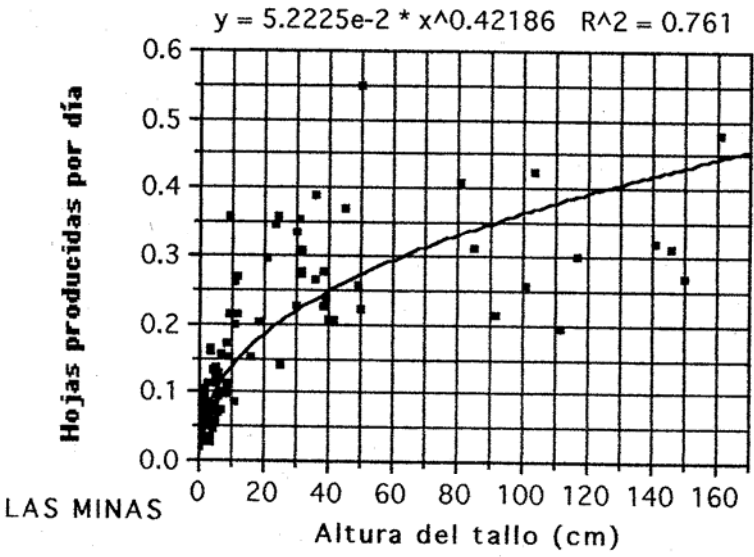


FIGURA 8.- Ajuste logarítmico a la tasa de despliegue foliar promedio por planta, con respecto a su tamaño, en el lapso 1991-1993 en individuos de la población de Las Minas (4400 m).



respecto al tamaño de las plantas, el problema de un ajuste logarítmico es que, para plantas altas, tiende a sobreestimar dicha tasa. Además, aunque ese ajuste sea el más adecuado desde una perspectiva estadística, implica que la tasa de despliegue foliar continuará indefinidamente aumentando a medida que aumenta el tamaño de la planta, lo cual no se ajusta a los hechos. Uno de los supuestos más probables es que los ritmos productivos tenderán a estabilizarse o disminuirán con la longevidad de la planta. Y justamente esto es lo que parece ocurrir si observamos con detenimiento los puntos en las FIGURAS 7 y 8 (haciendo caso omiso de la curva de ajuste).

3.1.1.2. Modelos logísticos de la evolución de las tasas de despliegue foliar a lo largo del ciclo de vida

El comportamiento de la tasa de producción de nuevas hojas bajo el supuesto de que, a partir de un cierto tamaño, ocurre una estabilización en los ritmos productivos se presenta en las FIGURAS 9 y 10.

Los datos matemáticos relativos a las curvas logísticas de las FIGURAS 9 y 10 se presentan en el TABLA 4. Para detalles sobre la curva logística, véase la sección 2.5.1.[TABLA 2, página 39)].

TABLA 4

TASA DE DESPLIEGUE FOLIAR

Ajuste de los datos a una curva logística (TABLA 2):

parámetros:	MIFAFI	LAS MINAS
B =	0.35	0.32
k =	9	7
λ =	0.35	0.55

respecto a su tamaño, en el lapso 1991-1993 en individuos de la población de Mifafí (4400 m).

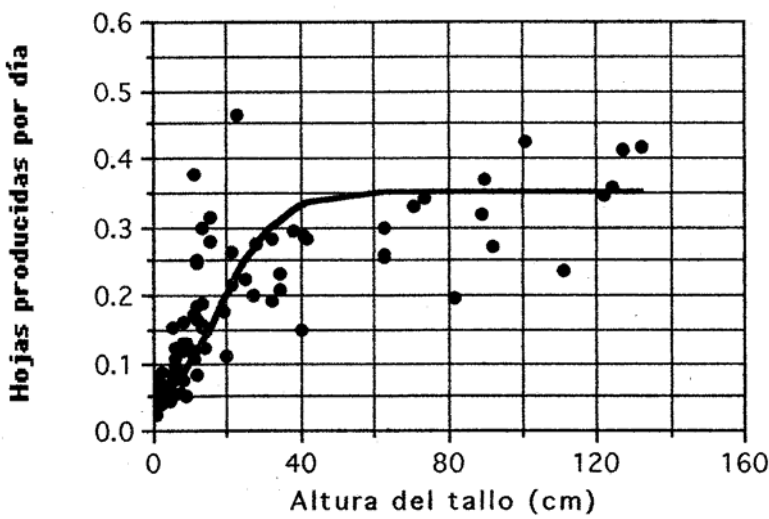
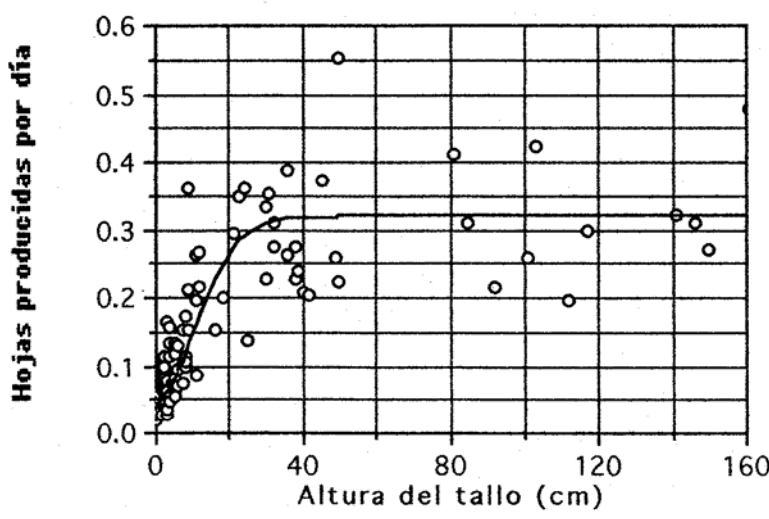


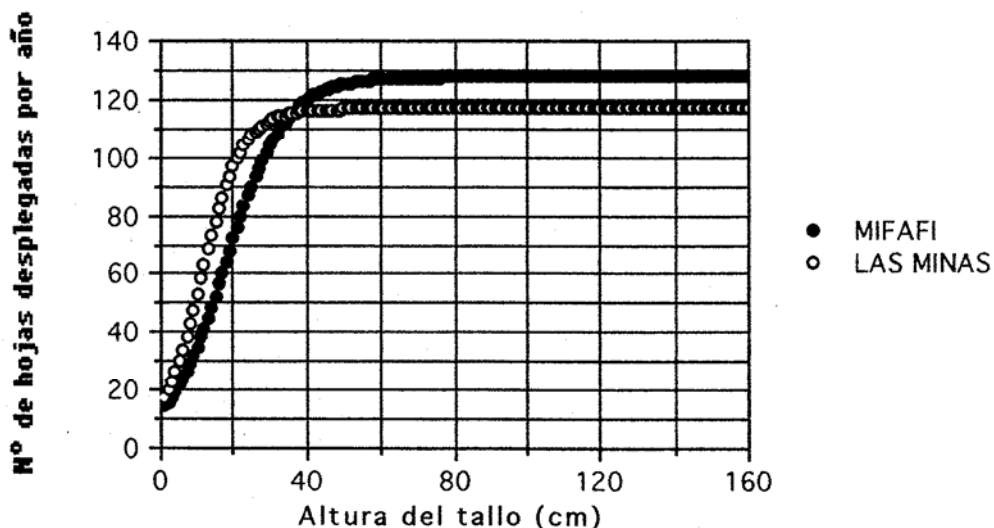
FIGURA 10.- Ajuste logístico al promedio de la tasa de despliegue foliar diaria por planta, con respecto a su tamaño, en el lapso 1991-1993 en individuos de la población de Las Minas (4400 m).



Se puede apreciar que la estabilización en los ritmos de despliegue foliar se alcanza en plantas algo más grandes (tallo \approx 40 cm) para la población a mayor altitud (Mifafí) y en plantas algo menores (tallo \approx 30 cm) para la población a menor altitud relativa (Las Minas). Además se observa que los niveles de estabilización tienen valores similares en ambas poblaciones (entre 0,32 y 0,35 hojas por día).

Si transformamos estos datos de "número de hojas desplegadas por día" a unidades de "hojas por año", y colocamos solamente las curvas de ajuste logístico (sin los puntos) de las dos poblaciones en un mismo gráfico, obtenemos la FIGURA 11.

FIGURA 11.- Ajuste logístico al promedio de la tasa de despliegue foliar anual por planta, con respecto a su tamaño, en el lapso 1991-1993 en individuos de ambas poblaciones.



En esta figura se puede comparar más fácilmente lo que ya habíamos descrito para las FIGURAS 9 y 10; es decir, que en lo que respecta al número de nuevas hojas desplegadas en una unidad de tiempo cualquiera, ambas poblaciones se diferencian muy poco.

3.1.2. DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA NETA ANUAL (PPNA)

A continuación se describen los resultados correspondientes a los cambios de la PPNA estimada con respecto a la altura del tallo de la planta. Examinaremos primero la producción de cada compartimiento de la planta (roseta foliar, tallo, raíces y estructuras reproductivas) y después, la producción global de la población. También se presenta información sobre "productividad foliar", es decir, sobre la tasa de producción con respecto a la fitomasa inicial existente.

3.1.2.1. PPNA del compartimiento de la roseta foliar

Se obtuvieron dos grupos de resultados en la estimación de la PPNA. Uno, corresponde al uso de ajustes logarítmicos y polinomiales; el otro, se refiere al ajuste de los datos a curvas logísticas.

Además se presenta, más adelante, la PPNA de la roseta por unidad de superficie foliar.

(A) Combinaciones de modelos polinomiales y logarítmicos

Las FIGURAS 12 y 13 presentan cuatro modelos distintos de estimación de la PPNA de la roseta foliar. La forma cómo se estimaron dichas curvas se explica en la sección 2.5.2.(a), página 40.

Como se puede observar, las curvas 3 y 4 en las FIGURAS 12 y 13 no tienen mucho significado bio-ecológico, pues tienden a aumentar en forma exponencial, y obviamente la PPNA de la roseta foliar no puede incrementar indefinidamente con el tamaño de la planta. La curva 2 en ambas FIGURAS 12 y 13, también aumenta indefinidamente pero en forma más lenta. Por

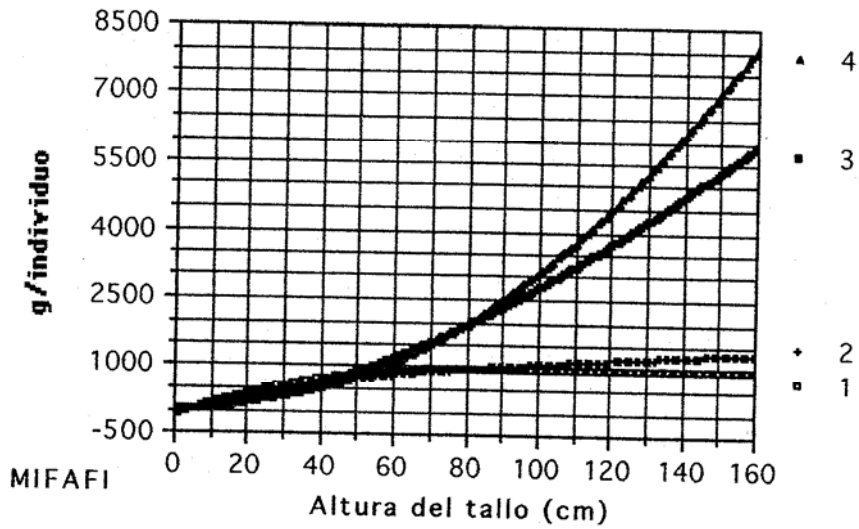
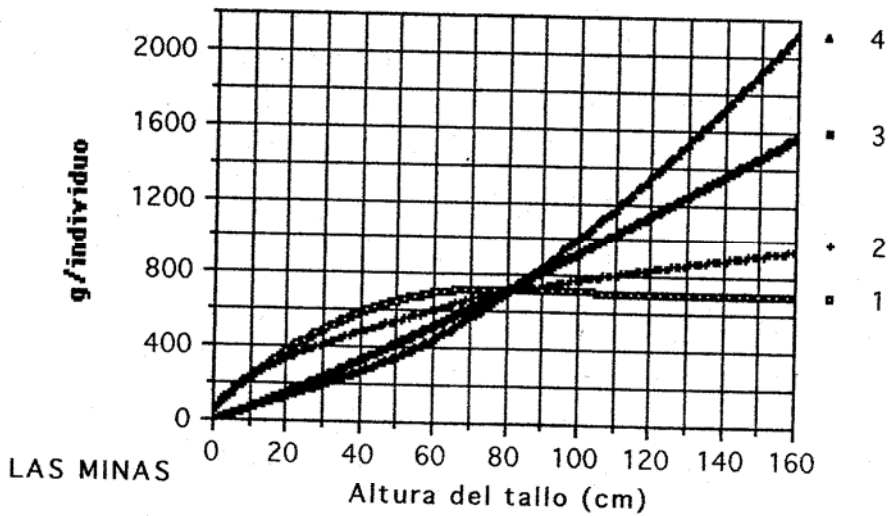


FIGURA 13.- Representación de cuatro modelos (1, 2, 3, y 4) de estimación de la producción foliar en relación al tamaño de la planta, para la población de Las Minas.



ejemplo, para la curva 2 en la población de Mifafí, un individuo con 300 cm de altura del tallo produciría un poco más de 1800 g de hojas anualmente. Esto significa que nos quedamos con la curva 1 (más coherente con la dinámica de los procesos bio-ecológicos) la cual se estabiliza en ambas poblaciones cuando las plantas alcanzan unos 60 cm de altura del tallo. El nivel de estabilización en Mifafí alcanza a 994 g/individuo/año (FIGURA 12). En Las Minas este nivel es de 698 g/individuo/año (FIGURA 13).

(B) Modelo logístico

Usando ajustes logísticos para estimar la PPNA de la roseta los niveles de estabilización se alcanzan, igualmente como en las FIGURAS 12 y 13, a partir de ≈ 60 cm de altura del tallo (véase la FIGURA 14): los niveles son más o menos similares, un poco más alto para Mifafí (1045 g/individuo/año), y un poco más bajo para Las Minas (584 g/individuo/año).

Los parámetros de los ajustes logísticos al Peso de la Roseta y al Número de Hojas de la Roseta (variables para calcular la $PPNA_{ros}$, véase sección 2.5.2., páginas 39-40), se presentan en las TABLAS 5 y 6. Para detalles sobre la curva logística, véase la sección 2.5.1. [TABLA 2, página 39].

Los datos del número de hojas desplegadas por año (la otra variable que se necesita para calcular la $PPNA_{ros}$, véase sección 2.5.2., página 39) provienen de los ajustes logísticos presentados en la sección 3.1.1.2., FIGURAS 9 y 10, TABLA 4 (página 70), multiplicados por 365 para llevarlos a una base anual.

TABLA 5PESO DE LA ROSETA

Ajuste de los datos a una curva logística (TABLA 2):

parámetros:	MIFAFI	LAS MINAS
B =	1800	850
k =	45	35
λ =	0.000092	0.00015

TABLA 6NUMERO DE HOJAS DE LA ROSETA

Ajuste de los datos a una curva logística (TABLA 2):

parámetros:	MIFAFI	LAS MINAS
B =	220	170
k =	6	5
λ =	0.001	0.0006

Resalta que los valores de PPNA de la roseta foliar estimados para las plantas de la población de Mifafí sean más altos que los de la población de Las Minas. Recordando el modo como se estimó la producción (véase la página anterior), esto puede explicarse si se tiene en cuenta que: 1.- en lo que respecta al número de nuevas hojas desplegadas en una unidad de tiempo cualquiera, ambas poblaciones se diferencian muy poco (FIGURA 11, sección 3.1.1.2., página 72); 2.- el peso estimado de la roseta foliar (para plantas adultas) resultó ser poco más del doble en plantas de Mifafí que en las plantas de Las Minas (TABLA 5, parámetro B, página 77, y FIGURA 75, sección 3.3.3.1. página 157); 3.- lo anterior resulta a su vez de dos cosas: una, que el n° de hojas de la roseta tiende a ser algo mayor en Mifafí con respecto a Las Minas (TABLA 6) y, la otra, que las hojas de Mifafí son significativamente más pesadas (mayor peso específico foliar) que las de Las Minas

(véase FIGURA 15).

(C) PPNA de la roseta por unidad de superficie foliar

Se desprende de las FIGURAS 16 y 17 dos aspectos notables:

1) Se manifiesta una oscilación de las curvas, para plantas menores a 40-50 cm de altura del tallo, lo cual pudiera explicarse como un "artefacto matemático" causado por el modo como se calcularon dichas curvas (véase sección 2.5.2. [c], página 41). Desafortunadamente, la presencia de esas oscilaciones matemáticas no permite decir nada acerca de qué pasa con las plantas menores a 40-50 cm de altura del tallo, en relación al asunto que se analiza aquí.

2) Los niveles de estabilización de la tasa de producción anual estimada de biomasa verde por unidad de área foliar difieren entre las plantas de las dos poblaciones. En Mifafí es bastante mayor, alcanzando $\approx 77 \text{ mg/cm}^2/\text{año}$ (FIGURA 16). En Las Minas llega a $45 \text{ mg/cm}^2/\text{año}$ (FIGURA 17).

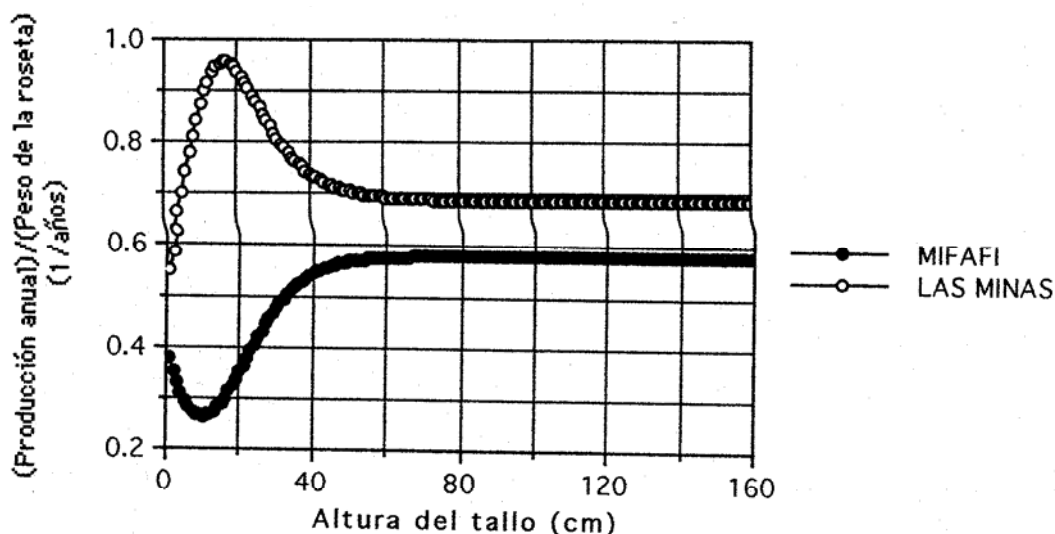
(D) Productividad foliar

La productividad foliar, medida como la tasa de producción anual neta de hojas en relación al peso seco de hojas de la roseta, se muestra en la FIGURA 18:

En dicha figura se presentan las mismas oscilaciones matemáticas que se presentaron en las FIGURAS 16 y 17, dejando por fuera del análisis a las plantas menores a ≈ 50 cm de altura del tallo. En el caso de la FIGURA 18, los puntos que forman las curvas resultan de dividir el ajuste logístico a la PPNA de la roseta foliar (FIGURA 14) entre el ajuste logístico al peso seco de la roseta (TABLA 5).

Con respecto al parámetro de "productividad" vemos que si la producción anual de todas las hojas fuera igual al peso de la roseta, entonces la productividad sería igual a la unidad. En la FIGURA 18 se indica que, para la población de Mifafí, la producción de nueva biomasa verde alcanza cada año a $\approx 60\%$ del peso de la roseta. En Las Minas, la producción anual equivale a $\approx 70\%$ del peso de la roseta. Lo que se acaba de decir se aplica, por supuesto, solamente a plantas mayores a ≈ 50 cm de altura del tallo.

FIGURA 18.- Modelo logístico de estimación para la productividad foliar en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones.



3.1.2.2. Producción acumulada anual (PAA) del compartimiento del tallo

Como se explica en la sección 2.5.3., página 42, se utilizaron varios procedimientos y pruebas para estimar la tasa de PAA de fitomasa en el tallo. Según lo expuesto en la sección 2.5.3.1.- procedimientos (1), (2) y (3), páginas 42-43, y en la sección 2.5.3.2. (a), página 46, los resultados

se muestran en las FIGURAS 19 y 20.

Lo primero que resalta de la comparación de los dos gráficos es que la PAA (según esta primera prueba) es 4 a 5 veces mayor en plantas de Mifafí que en plantas de Las Minas. Segundo, en cada gráfico se observa que los valores de las estimaciones según los procedimientos (1) y (3) coinciden en una misma línea o curva, mientras que las estimaciones derivadas del procedimiento (2) están en el orden de 1/5 menos. Tercero, los valores de acumulación presentados en estas figuras parecen bastante sobreestimados. No es posible que una planta longeva con $\approx 2,5$ m de altura del tallo esté acumulando cada año más de 1 kg de fitomasa. La única curva de estos gráficos que parece ser más razonable es la del procedimiento (2) en la FIGURA 20; tasas de PAA de alrededor de 10, 20, 30 ó 40 g por individuo y por año en el tallo, a lo largo de su vida, parecen tener más sentido.

Según lo expuesto en la sección 2.5.3.2. (c), página 46, los resultados se muestran en la FIGURA 21. La tasa estimada de PAA en fitomasa del tallo para Mifafí aumenta paulatinamente con el tamaño del individuo hasta alcanzar unos 50 g para individuos de 2 m y medio. Para la población de Las Minas, esta estimación alcanza aproximadamente 25-30 g para las plantas de mayor tamaño.

Hasta aquí, todas las estimaciones anteriores (FIGURAS 19, 20 y 21) muestran un patrón en el cual un incremento en el tamaño de la planta se refleja en un aumento en la tasa anual de producción acumulada de fitomasa del tallo.

En cambio, en la FIGURA 22, obtenida según la metodología indicada en la sección 2.5.3.2. (d), página 46, dicha tasa aumenta hasta un cierto tamaño de la planta (70-80 cm de altura del tallo) para luego estabilizarse en aproximadamente 26 g/individuo en plantas de Las Minas y en 19 g/individuo en

FIGURA 19.- Distintos modelos de estimación (números 1, 2, y 3 a la derecha del gráfico) de la producción acumulada anual del tallo por planta en relación a su tamaño, para la población de Mifafí. Para la derivación de dichos modelos ver explicación adicional en el texto.

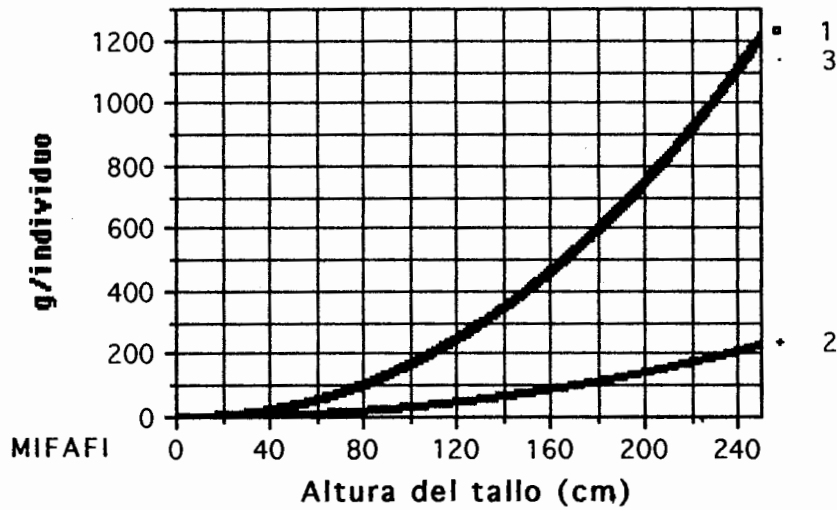


FIGURA 20.- Distintos modelos de estimación (números 1, 2, y 3 a la derecha del gráfico) de la producción acumulada anual del tallo por planta en relación a su tamaño, para la población de Las Minas. Para la derivación de dichos modelos ver explicación adicional en el texto.

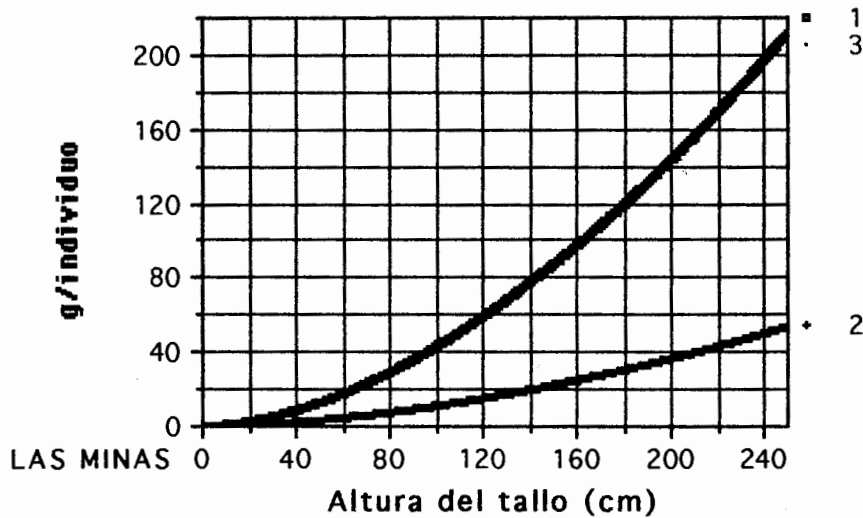


FIGURA 21.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual (PAA) del tallo en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones. En este caso, para el cálculo de la PAA se usó un ajuste lineal al peso del tallo y la edad del mismo se calculó en base a un **ajuste logarítmico** de su tasa de crecimiento. Explicación adicional en el texto.

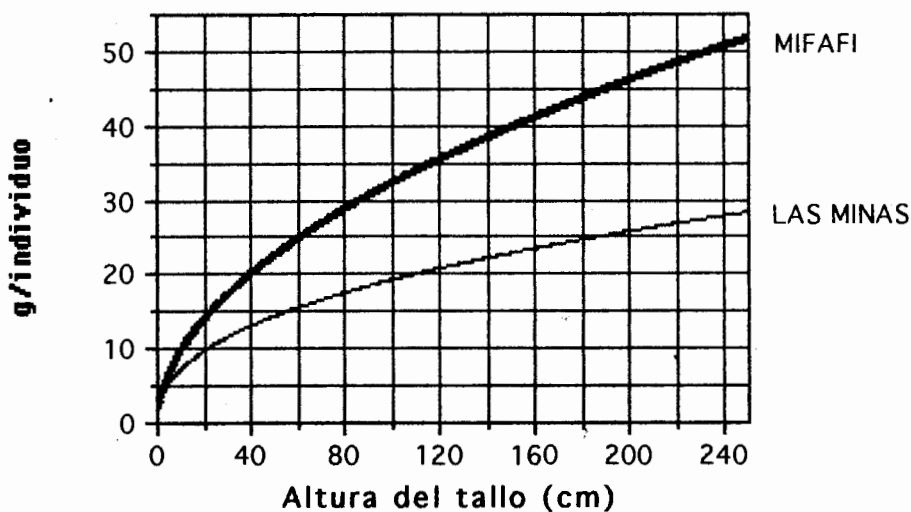
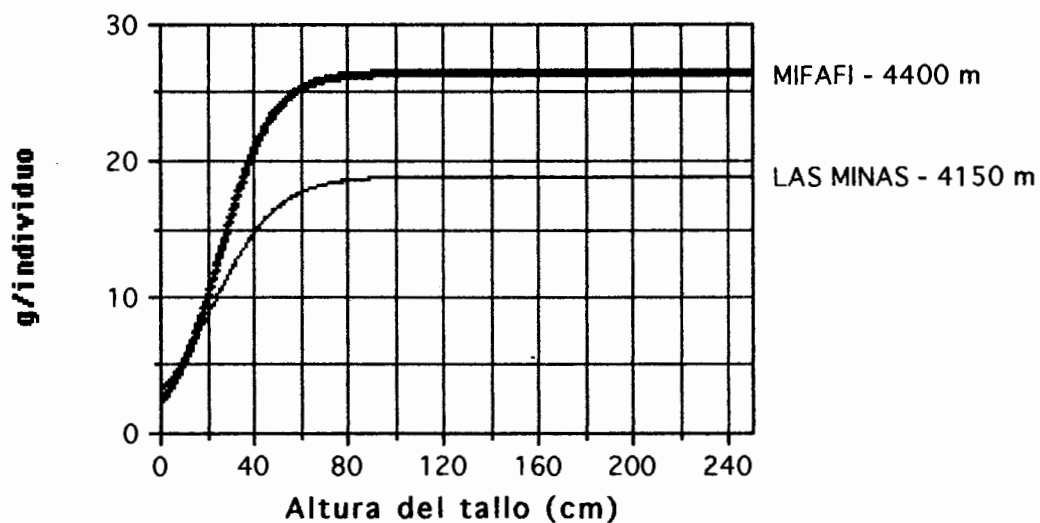


FIGURA 22.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual (PAA) del tallo en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones. En este caso, para el cálculo de la PAA se usó un ajuste lineal al peso del tallo y la edad del mismo se calculó en base a un **ajuste logístico** de su tasa de crecimiento. Explicación adicional en el texto.



plantas de Mifafí.

3.1.2.3. Producción Acumulada Anual (PAA) del compartimiento de las raíces

A.- Tasas de PAA

La tasa anual de PAA de fitomasa en las raíces, según la metodología expuesta en la sección 2.5.4.1., procedimiento (A), variante (1) (página 47), se muestra en la FIGURA 23. La PAA en las raíces de plantas de la población de Mifafí parece estar sobreestimada, especialmente para individuos de gran tamaño; el patrón aquí es de una tasa de aumento casi constante (casi lineal) hasta alcanzar más de 110 g/individuo/año en plantas de 250 cm de tamaño. En Las Minas, el patrón es similar pero con valores 4-5 veces menores que en Mifafí.

Otra prueba de estimación, según lo expuesto en la sección 2.5.4.1., procedimiento (A), variante (2) (página 47), se muestra en la FIGURA 24.

En dicha figura, la evolución de la tasa de PAA de raíces con el tamaño de la planta muestra un comportamiento muy distinto a lo mostrado hasta ahora. Las curvas parten de una asíntota, cuyos valores máximos están entre 60 y 70 g/individuo para el tamaño "0", para luego disminuir de un modo exponencial hasta estabilizarse (a partir de un tamaño de ≈ 40 cm) en un rango de alrededor de 3 a 10 g/individuo. El patrón es prácticamente el mismo en las dos poblaciones, sólo que aparece una tasa algo "mayor" para la población de Mifafí en comparación con la de Las Minas.

FIGURA 23.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual de las raíces en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones. Para la derivación de este modelo ver explicación adicional en el texto.

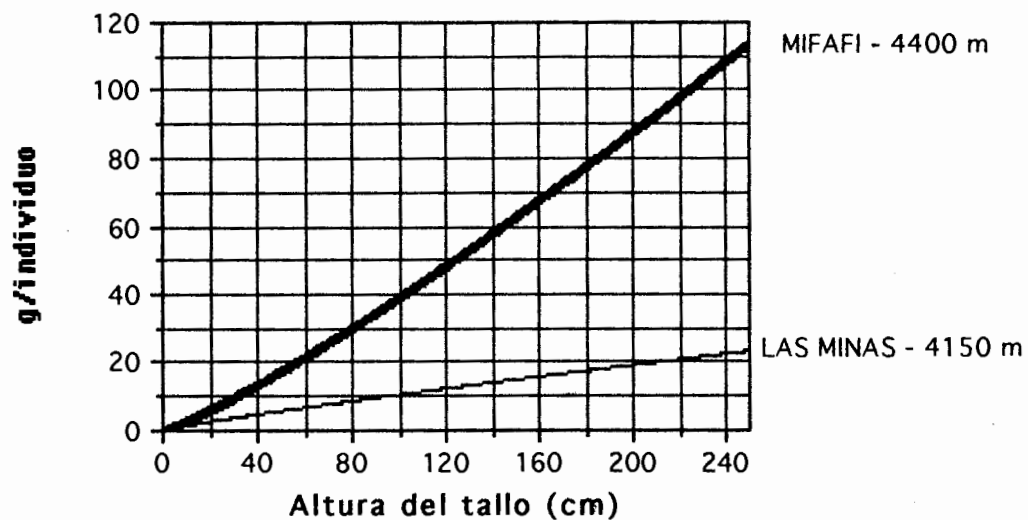
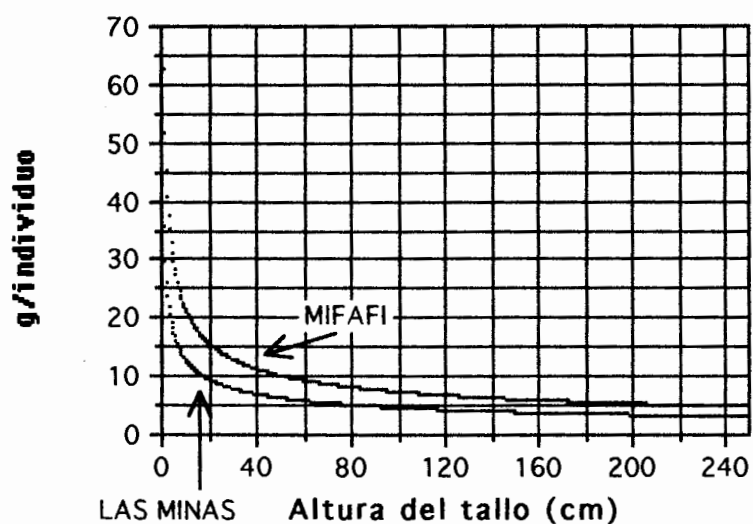
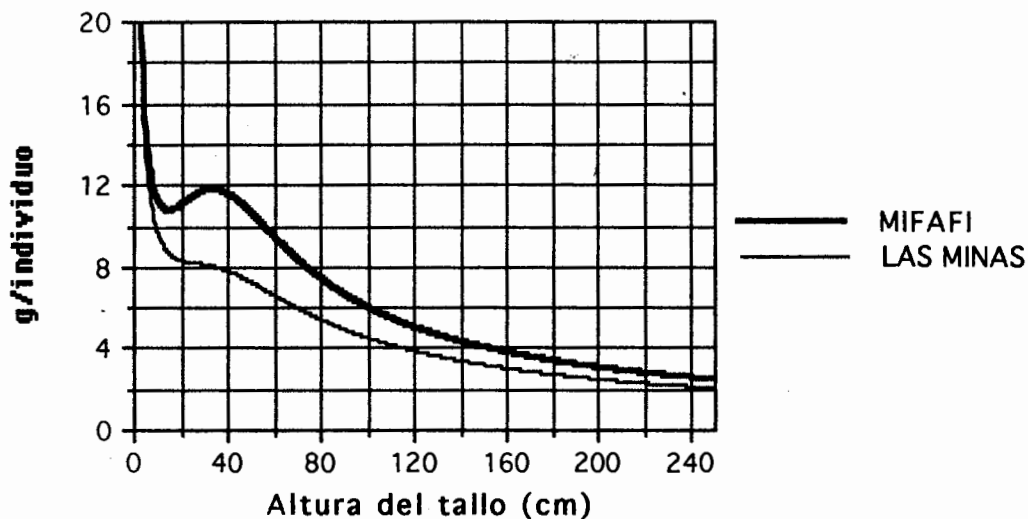


FIGURA 24.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual de las raíces en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones. Para la derivación de este modelo ver explicación adicional en el texto.



La FIGURA 25 muestra otro modelo de estimación, según lo expuesto en la sección 2.5.4.1., procedimiento (A), variante (3) (página 47).

FIGURA 25.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual de las raíces en relación al tamaño de la planta, para ambas poblaciones. Para la derivación de este modelo ver explicación adicional en el texto.



En este caso el patrón es similar al de la FIGURA 24, aunque con algunas "irregularidades" en las curvas, lo cual debe ser un artefacto matemático inherente al procedimiento de cálculo empleado. Las curvas parten de una asíntota con valores máximos entre 70 y 100 g/individuo para el tamaño "0" (estos valores no se muestran en el gráfico con el fin resaltar la escala vertical y mostrar las diferencias entre las dos poblaciones), disminuyendo abruptamente hasta unos 8-12 g/individuo (en plantas de \approx 30 cm de tamaño), y luego paulatinamente hasta un rango de 2-4 g/individuo para plantas mayores a 160 cm.

Las FIGURAS 26 y 27 muestran otro modelo de estimación, según lo expuesto en la sección 2.5.4.1., procedimiento (B), página 47.

FIGURA 26.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual de las raíces en relación al tamaño de la planta, para la población de Mifafí. Para la derivación de este modelo ver explicación adicional en el texto.

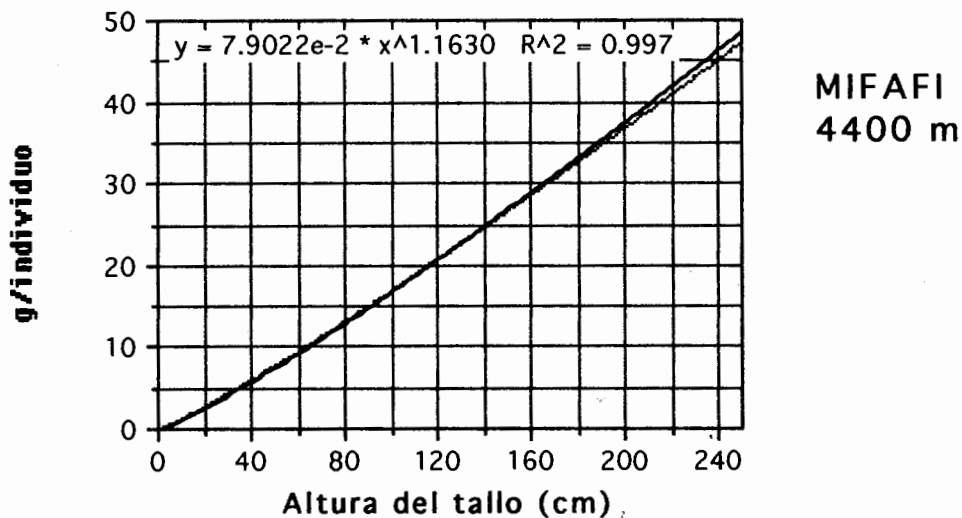
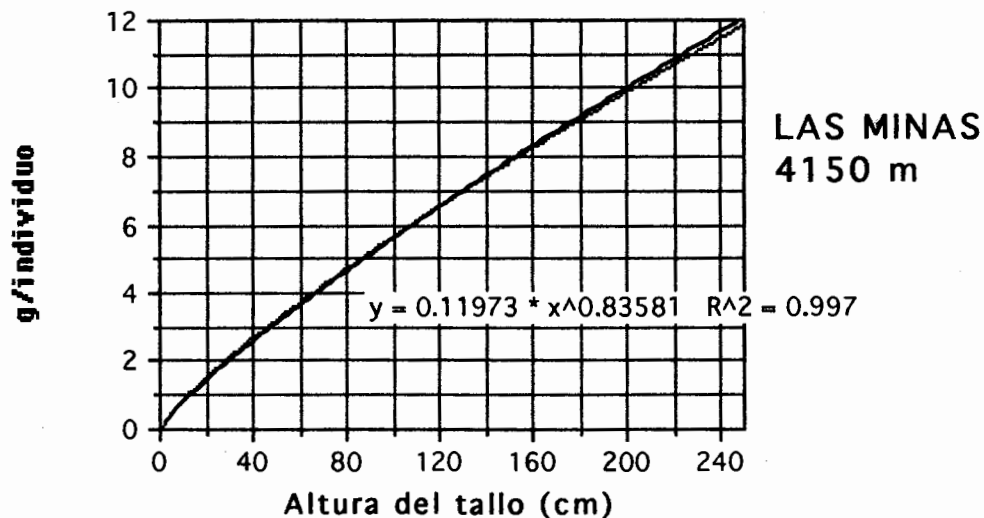


FIGURA 27.- Modelo de estimación de la producción acumulada anual de las raíces en relación al tamaño de la planta, para la población de Las Minas. Para la derivación de este modelo ver explicación adicional en el texto.



Comparando ambas figuras (la 26 y la 27), se observa un patrón similar: aumento sostenido (casi lineal) de la tasa de PAA en raíces con el tamaño de la planta. Además, las estimaciones para Mifafí dan valores entre 2 y 4 veces mayores (según el tamaño de la planta) que para Las Minas. Como ejemplo, en Mifafí (FIGURA 26), plantas en un rango de tamaños entre 40 y 160 cm acumulan cada año entre 5 y 30 g de fitomasa de raíces; en Las Minas (FIGURA 27), plantas en un rango de tamaños entre 40 y 160 cm acumulan cada año entre 3 y 8 g de fitomasa de raíces.

B.- Pesos estimados y observados de raíces

La fitomasa acumulada de raíces, estimada según el modelo de la FIGURA 23, siguiendo el procedimiento indicado en la sección 2.5.4.2. (1) (página 48), se muestra en las FIGURAS 28 y 29, y se compara con la línea de regresión sobre los datos observados de peso seco de raíces.

En ambas figuras los valores estimados superan en más del 50 % a los valores "observados" (estrictamente no son datos "observados", sino un ajuste estadístico a los datos observados, pero emplearemos este término por comparación con los valores "estimados" de otros modelos).

La fitomasa acumulada de raíces, estimada según el modelo de la FIGURA 24, siguiendo el procedimiento indicado en la sección 2.5.4.2. (1) (página 48), se muestra en las FIGURAS 30 y 31, y se compara con una línea de regresión (lineal, en esta comparación, pues el ajuste es mejor) sobre los datos observados de peso seco de raíces. Esta misma línea de ajuste lineal a los datos observados puede sobreponerse (si se quiere, para efectos de comparación) a los gráficos de las FIGURAS 28 y 29.

FIGURA 28.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Mifafí. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 23.

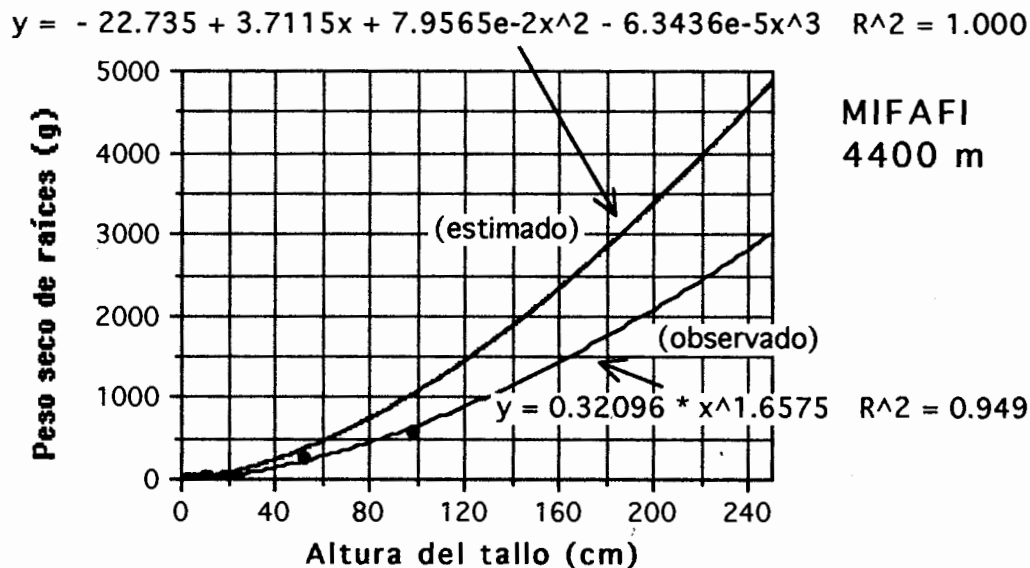


FIGURA 29.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Las Minas. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 23.

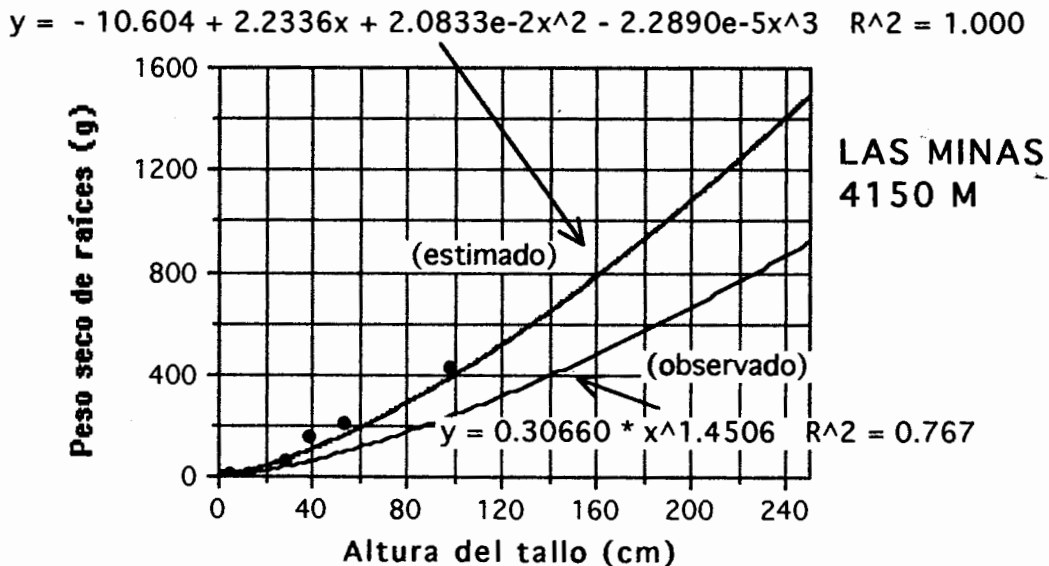


FIGURA 30.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Mifafi. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 24.

$$y = 446.87 + 42.021x - 0.65574x^2 + 5.1910e-3x^3 - 1.9347e-5x^4 + 2.7126e-8x^5$$

$$R^2 = 0.985$$

MIFAFI
4400 m

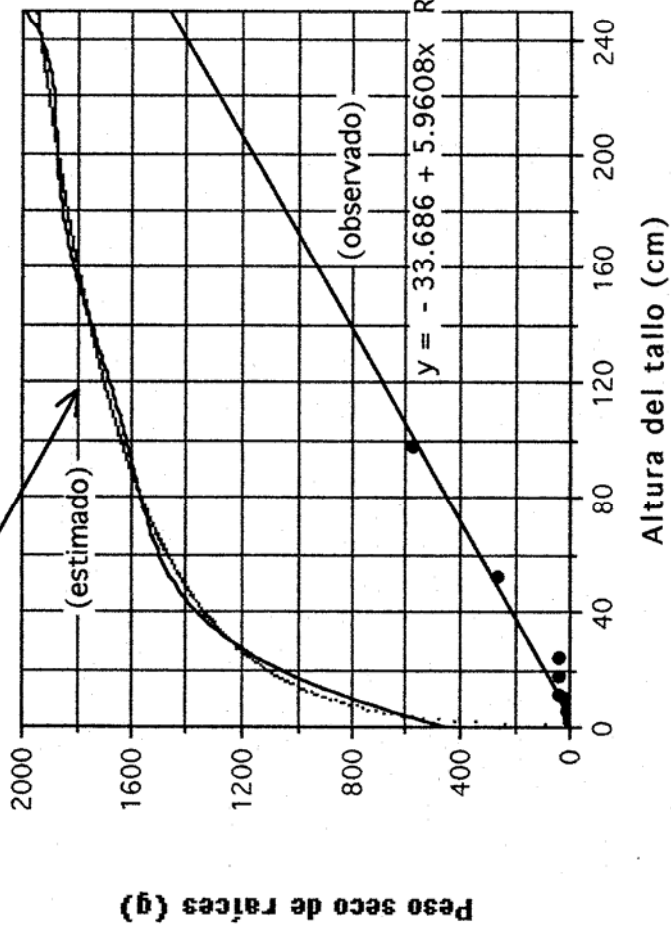
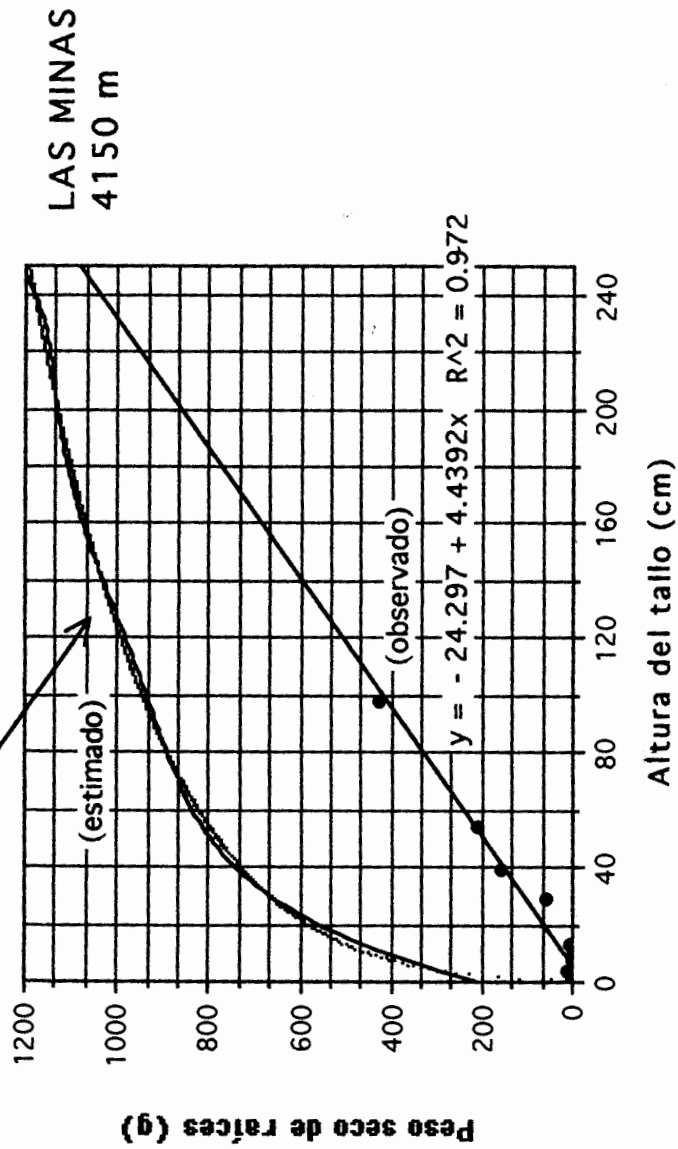


FIGURA 31.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Las Minas. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 24.

$$y = 208.34 + 23.397x - 0.34270x^2 + 2.6611e-3x^3 - 9.8270e-6x^4 + 1.3704e-8x^5$$

$R^2 = 0.993$



En las FIGURAS 30 y 31 se observa una gran sobreestimación de la fitomasa acumulada en raíces, si se supone una tasa de PAA como la del modelo de la FIGURA 24.

La fitomasa acumulada de raíces, estimada según el modelo de la FIGURA 25, siguiendo el procedimiento indicado en la sección 2.5.4.2. (1) (página 48), se muestra en las FIGURAS 32 y 33.

Igual que para el caso de las FIGURAS 30 y 31, se observa en las FIGURAS 32 y 33 una gran sobreestimación de la fitomasa acumulada en raíces.

3.1.2.4. Producción Anual del compartimiento reproductivo

Este aspecto será analizado en el aparte (B) de la siguiente sección 3.1.2.5.

3.1.2.5. PPNA global de la población

(A) - Estructuras de tamaños de las poblaciones

Como se explicó en la sección 2.5.6., página 54, es preciso conocer la estructura de tamaños de la población antes de estimar su PPNA global. Para ello, y siguiendo lo expuesto en la sección 2.5.6.1., aparte (B), párrafo 3 (página 55), se presentan en la TABLA 7 las distribuciones de tamaños (en porcentajes y en números absolutos) de cada una de las poblaciones hipotéticas en Mifafí elaboradas para efectos de simulación (los Casos "1", "2", "3" y "4"). En la TABLA 8 se presenta lo mismo para la población de Las Minas a 4150 m y la población de Mifafí a 4400 m.

FIGURA 32.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Mifafi. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 25.

$$y = 461.53 + 42.097x - 0.65736x^2 + 5.20555e-3x^3 - 1.9405e-5x^4 + 2.7211e-8x^5$$

$$R^2 = 0.985$$

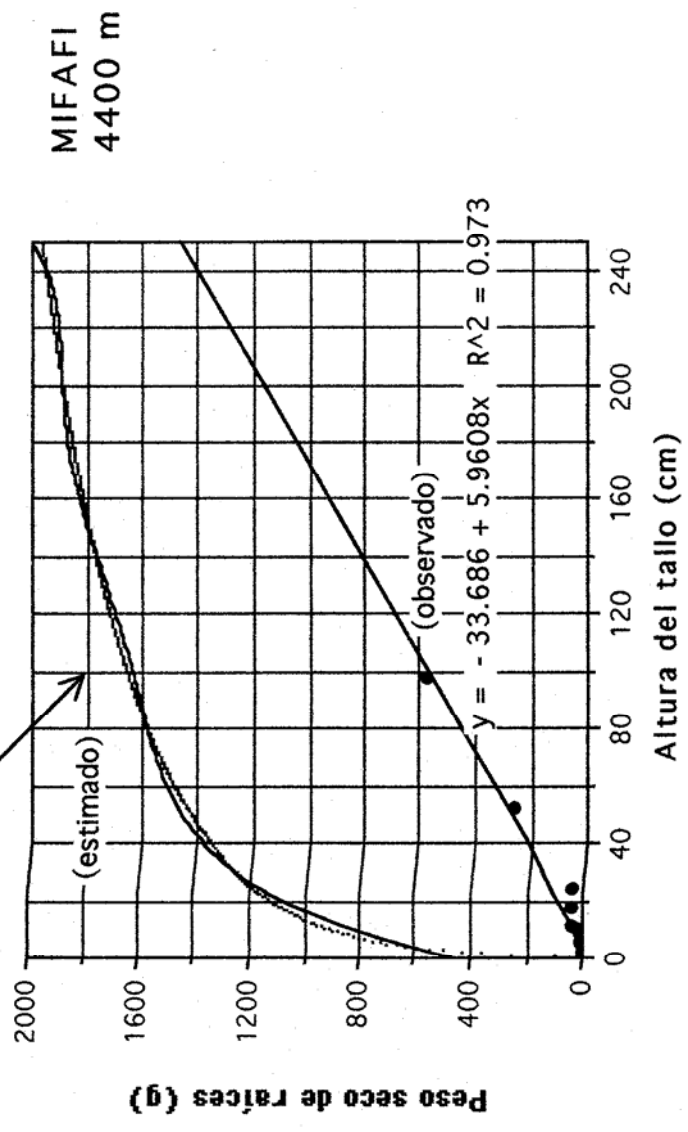
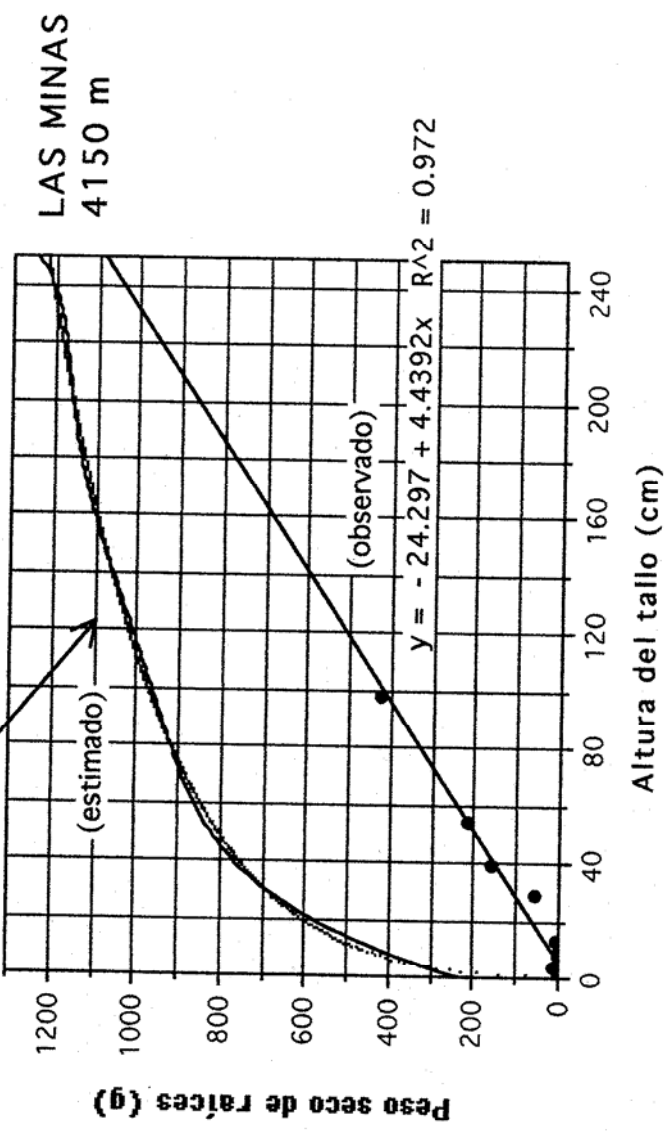


FIGURA 33.- Comparación entre pesos observados y estimados de raíces para cada tamaño de la planta, en la población de Las Minas. Estimación del peso de las raíces según el modelo de la FIGURA 25.

$$Y = 233.52 + 23.527x - 0.34547x^2 + 2.68660e-3x^3 - 9.9265e-6x^4 + 1.3850e-8x^5$$

$$R^2 = 0.992$$



Poblaciones hipotéticas en Mifafí, a 4400 m

Area = 6522 m²

N°: 1500 individuos

Densidad = 0.23 individuos/m²

Clases	Rangos de tamaños (cm)	%				N°			
		Caso 1	Caso 2	Caso 3	Caso 4	Caso 1	Caso 2	Caso 3	Caso 4
1	0.1 - 20.0	25	15	8	30	375	225	120	450
2	20.1 - 40.0	12	12	12	10	180	180	180	150
3	40.1 - 60.0	15	10	7	12	225	150	105	180
4	60.1 - 80.0	10	13	13	8	150	195	195	120
5	80.1 - 100.0	7	12	10	15	105	180	150	225
6	100.1 - 120.0	11	15	11	7	165	225	165	105
7	120.1 - 140.0	8	8	8	6	120	120	120	90
8	140.1 - 160.0	4	5	8	4	60	75	120	60
9	160.1 - 180.0	5	2	10	5	75	30	150	75
10	180.1 - 200.0	1	6	9	1	15	90	135	15
11	≥ 200.1	2	2	4	2	30	30	60	30

BLA 8.- Distribución de tamaños (en porcentajes y números absolutos) en las poblaciones de Mifafí y Las Minas.

Distribuciones de tamaños

		Las Minas	Mifafí		
Area =		5300	900	m ²	
N° =		1424	182	individuos	
Densidad =		0.27	0.202	individuos/m ²	
Clases	Rangos de tamaños (cm)	%		N°	
		Las Minas	Mifafí	Las Minas	Mifafí
1	0.1 - 20.0	39%	16%	549	30
2	20.1 - 40.0	14%	6%	201	11
3	40.1 - 60.0	12%	10%	166	18
4	60.1 - 80.0	11%	11%	151	20
5	80.1 - 100.0	10%	10%	149	18
6	100.1 - 120.0	6%	15%	83	27
7	120.1 - 140.0	4%	12%	56	21
8	140.1 - 160.0	3%	11%	37	20
9	160.1 - 180.0	1%	3%	14	6
10	180.1 - 200.0	1%	5%	8	9
11	≥ 200.1	0.28%	1%	4	2

Parte de la información de las TABLAS 7 y 8, se presenta en forma gráfica en la FIGURA 34, donde se muestran las distribuciones de tamaños (en porcentaje, lo que facilita su comparación) de las cuatro poblaciones hipotéticas en Mifafí (Casos 1, 2, 3 y 4) y de los dos censos demográficos realizados en el campo en los sitios de Mifafí (4400 m) y Las Minas (4150 m).

Siguiendo lo expuesto en la sección 2.5.6.1., **aparte (B), párrafos 4 y 5** (página 56), se presentan en la TABLA 9 cinco "subdistribuciones hipotéticas de tamaños" para el rango de 0.1 a 20.0 cm, o sea para la primera clase de tamaño de las poblaciones de los Casos 1, 2, 3 y 4 de la TABLA 7.

Como se puede observar en la TABLA 9, se escogieron de 20 combinaciones posibles, dos de ellas: las dos poblaciones "simuladas" correspondientes a los Casos "1-i" y "2-v". En dicha tabla se muestran resaltadas (dentro de un recuadro, en "negrita" y con mayor tamaño) las distribuciones de tamaños dentro de la clase de 0.1 a 20.0 cm que se seleccionaron: la distribución "i" para el Caso 1, y la distribución "v" para el Caso 2.

Se escogió en primer lugar el Caso 1 (véase la FIG 34, TABLA 7), porque representaba en cuanto a la forma de su distribución demográfica de tamaños, una situación intermedia entre la población de Las Minas, a 4150 m, y la población de Mifafí, a 4400 m (FIG 34, TABLAS 7 y 8). La población de Las Minas muestra una alta proporción de individuos (39 %) en la 1ra. clase. La población de Mifafí en cambio sólo muestra un 16 % para la misma clase inicial.

Hay que tener en cuenta que el censo de campo realizado en Mifafí no fué lo suficientemente exhaustivo en cuanto a un número mayor de individuos medidos; sólo se censaron 182

BLA 9.- Cinco distribuciones de tamaños "teóricas" (i, ii, iii, iv y v) para la clase de tamaño de 0.1 a 20.0 subdivididas en las subclases (de 5 cm cada una) I, II, III y IV. Aplicación de estas distribuciones a la clase 0.1 a 20.0 cm de los Casos teóricos 1, 2, 3 y 4 en Mifafí.

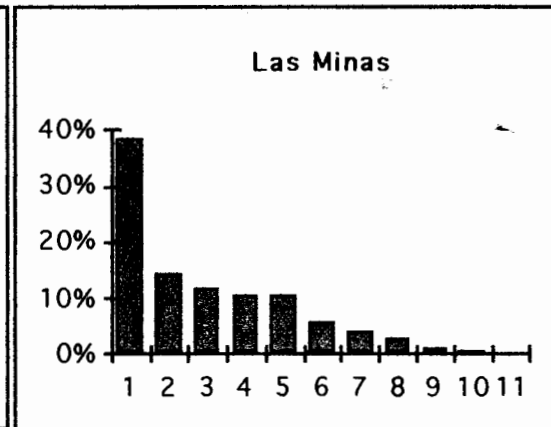
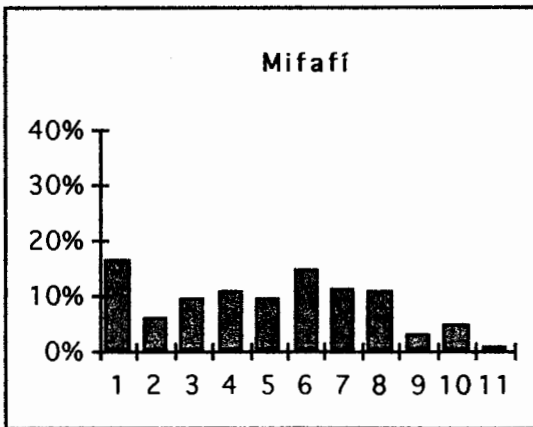
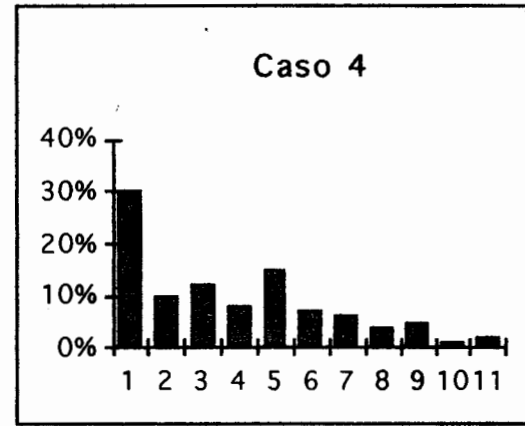
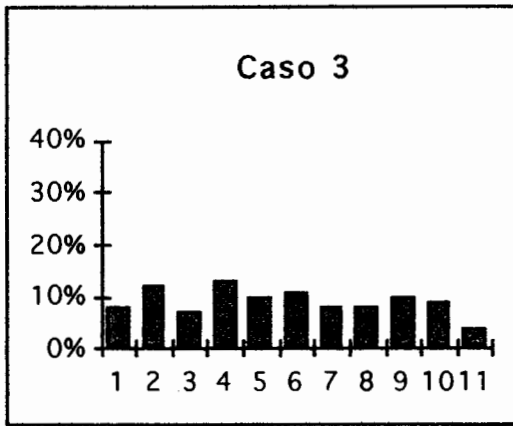
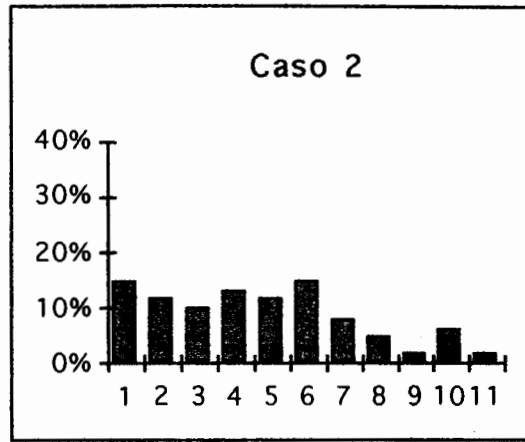
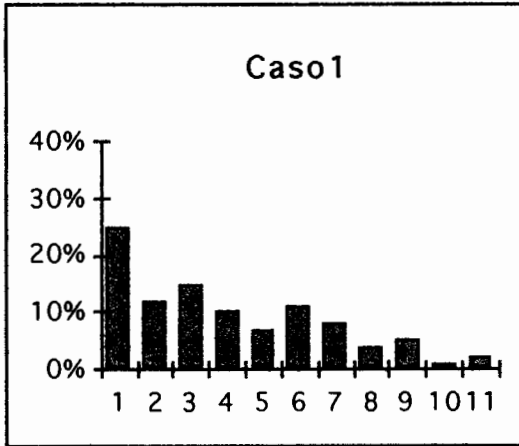
Cinco casos de distribución de tamaños para la 1ra. clase
de 0.1 a 20.0 cm, en los Casos 1, 2, 3 y 4

Clases (cm)	i	ii	iii	iv	v
I (0.1 - 5.0)	0.50	0.8	0.7	0.4	0.35
II (5.1 - 10.0)	0.15	0.07	0.15	0.3	0.15
III (10.1 - 15.0)	0.20	0.08	0.09	0.2	0.3
IV (15.1 - 20.0)	0.15	0.05	0.06	0.1	0.2

Subdivisiones de la clase 1 (de 0.1 a 20.0 cm) de 5 cm c/u

i	Clase 1	I	II	III	IV
Caso 1	375	188	56	75	56
Caso 2	225	113	34	45	34
Caso 3	120	60	18	24	18
Caso 4	450	225	68	90	68
ii	Clase 1	I	II	III	IV
Caso 1	375	300	26	30	19
Caso 2	225	180	16	18	11
Caso 3	120	96	8	10	6
Caso 4	450	360	32	36	23
iii	Clase 1	I	II	III	IV
Caso 1	375	263	56	34	23
Caso 2	225	158	34	20	14
Caso 3	120	84	18	11	7
Caso 4	450	315	68	41	27
iv	Clase 1	I	II	III	IV
Caso 1	375	150	113	75	38
Caso 2	225	90	68	45	23
Caso 3	120	48	36	24	12
Caso 4	450	180	135	90	45
v	Clase 1	I	II	III	IV
Caso 1	375	131	56	113	75
Caso 2	225	79	34	68	45
Caso 3	120	42	18	36	24
Caso 4	450	158	68	135	90

FIGURA 34.- Distribución de tamaños en poblaciones teóricas (Casos 1, 2, 3 y 4) y reales (Mifafi y Las Minas). El eje de abscisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1. El eje de las ordenadas representa el porcentaje de individuos en cada clase de tamaño.



individuos. Es posible que, con un muestreo poblacional más amplio en ese sitio, se pueda encontrar una mayor proporción de individuos en la 1ra. clase, que lo que se pudo obtener sobre los 182 individuos. Sin embargo, suponemos que esa proporción de individuos en la 1ra. clase no debe ser mayor en Mifafí que el 40 % mostrado por la población en Las Minas, a una menor altitud relativa, y por tanto, sujeta a presiones ecológicas relativamente menos intensas (por variaciones térmicas y soliflujión a nivel del suelo) sobre los individuos juveniles.

Debido a este razonamiento se escogió la población teórica del Caso 1, para representar cómo podría ser una estructura de tamaños en una hipotética población en Mifafí a 4400 m. Si se observa con cuidado el gráfico del Caso 1 en la FIGURA 34 se podrá ver que la proporción en la 1ra. clase es menor que la mostrada en Las Minas; además, las proporciones a partir de la clase sexta (de 100.1 a 120.0 cm) en adelante son mayores en el Caso 1 que en el sitio de Las Minas, lo cual se corresponde con la experiencia de campo y con el muestreo de Mifafí (mostrado también en la FIG 34) de que en las poblaciones a mayor altitud hay una preponderancia de individuos relativamente más longevos en comparación con las poblaciones de sitios altitudinalmente más bajos.

Adicionalmente se escogió el Caso 2 para la segunda población a simular, para tener una representación de una población con relativamente pocos individuos juveniles (que tienden a concentrarse en la 1ra. clase de 0 a 20 cm) en comparación con una mayor importancia de los adultos más longevos. Esta situación se observa en el campo en algunos sitios a distintas altitudes dentro del rango altitudinal de distribución de *Espeletia timotensis* (3900 m - 4700 m), pero es más frecuente en altitudes mayores, en particular, sobre

laderas empinadas dentro de altos circos glaciales, en donde las poblaciones están sujetas a mayores presiones ambientales a nivel de la superficie del suelo, y por tanto, su probabilidad de reclutamiento se ve disminuída con el consecuente reflejo de esta situación en la generación de una distribución demográfica con mayor preponderancia de individuos adultos en rangos intermedios de tamaños.

La escogencia de las distribuciones teóricas de tamaño adentro de la 1ra. clase de 0 a 20 cm (véase la TABLA 9, distribuciones "i, ii, iii, iv y v") fué una cuestión más o menos subjetiva pero basada en la experiencia de 17 años de trabajo de campo con *Espeletia*. Esa experiencia dice que, cuando uno observa una población en la que hay una concentración relativamente alta de individuos en la 1ra. clase de tamaño, un subsecuente análisis de cómo se distribuyen esos individuos adentro de la 1ra. clase muestra también que tienden a concentrarse en los tamaños más pequeños.

Por ejemplo, la selección del patrón "i" de distribución para la 1ra. clase del Caso 1 se basó en el criterio de que (como se puede observar en la TABLA 9) dicha distribución "i" muestra una concentración importante (50 %) de individuos en el primer rango de tamaños "I" que equivale a la subclase de 0.1 a 5.0 cm. Las siguientes tres subclases (II = de 5.1 a 10.0 cm, III = de 10.1 a 15.0 cm y IV = de 15.1 a 20.0 cm) muestran una tendencia a "estabilizarse" en porcentajes de 15 a 20 %.

En cambio, para la población teórica del Caso 2 (véase la FIG 34), consistente en una población con una preponderancia de individuos más longevos y una relativamente débil representación de individuos juveniles, se seleccionó para la distribución de los individuos adentro de la 1ra. clase de

0.1 a 20.0 cm, al patrón "v". Este patrón "v" (véase la TABLA 9) indica que los individuos de la 1ra. clase se distribuyen de una forma algo irregular pero con una ligera tendencia a concentrarse también en los tamaños más pequeños. Esto es algo que se ha observado por experiencia de campo: poblaciones de sitios altos con estructuras demográficas inestables (a un nivel temporal) tienden a mostrar patrones de distribución similares a escalas más reducidas adentro de las clases más jóvenes o de menor tamaño.

(B) - Tasas globales de Producción

Los modelos ya presentados y seleccionados, que estiman la Producción Primaria Neta Anual del compartimiento de la roseta foliar (sección 3.1.2.1., FIG 14, página 76) y las Tasas de Producción Acumulada Anual de fitomasa en los compartimientos del tallo [secciones 2.5.3.2.(c) y 2.5.3.2.(d) (página 46), FIGURAS 21 y 22] y las raíces [sección 2.5.4.1., procedimiento (B) (página 47), FIGURAS 26 y 27] se usan en adelante junto con los datos demográficos de las poblaciones de campo (Las Minas y Mifafí) y teóricas (Casos "1-i" y "2-v" en Mifafí) (véanse las TABLAS 7, 8 y 9, y la FIGURA. 34), para estimar la Producción global del compartimiento de la roseta foliar y la PAA global de los compartimientos de tallo y raíces, discriminados por clases de tamaños. Para esto se sigue el procedimiento indicado en la sección 2.5.6.2., aparte (A), página 58.

La producción global estimada, en $g/m^2/año$, en Las Minas (FIGURA 35, TABLA 10) es notablemente menor a la de Mifafí (FIGURA 36, TABLA 11), en la mayoría de las clases de tamaño y en los valores totales. Esto está en concordancia con:

- (a) lo expresado en la sección 3.1.2.1. (B) (página 75), que brevemente dice que los individuos de Mifafí, teniendo una producción foliar anual en número de hojas similar a la

FIGURA 35.- Producción global estimada (a.1) y distribución de tamaños en porcentaje de individuos (a.2) en la población de Las Minas. El eje de las abcisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

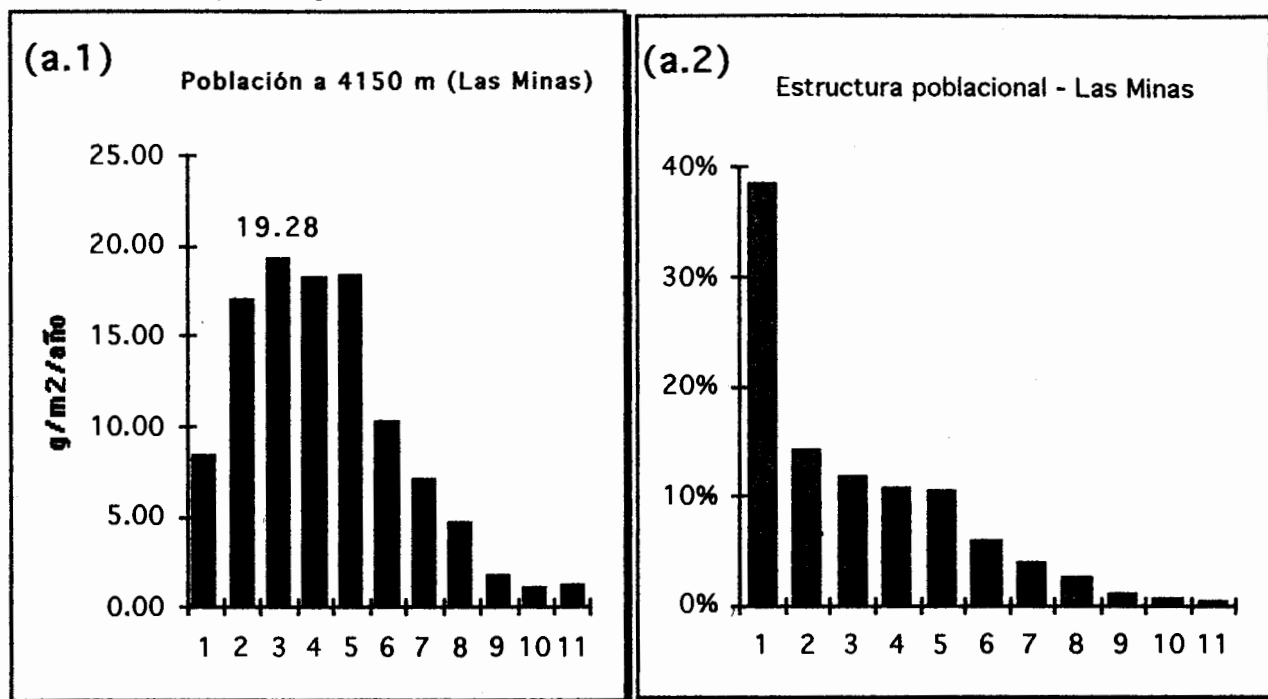


FIGURA 36.- Producción global estimada (a.1) y distribución de tamaños en porcentaje de individuos (a.2) en la población de Mifafí. El eje de las abcisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

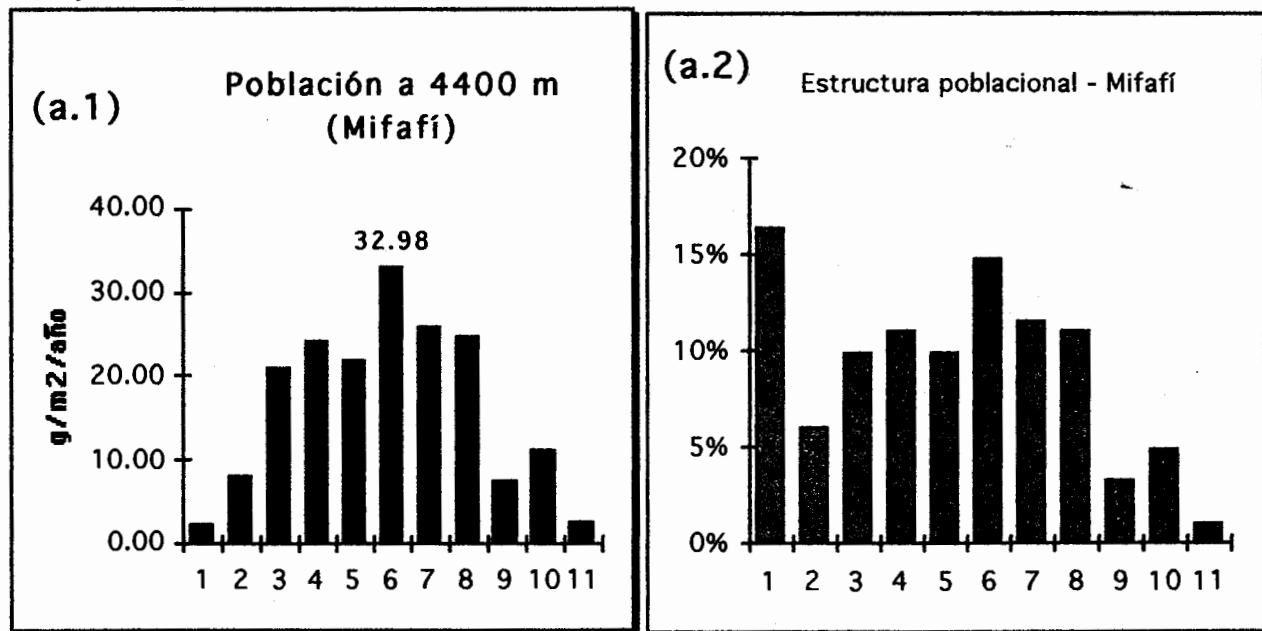


TABLA 10.- Producción global estimada (en $g/m^2/año$) para distintos tamaños y compartimientos vegetales en la población de Las Minas. (c) = estimación según modelo de la Fig 21, (d) = estimación según modelo de la Fig 22.

Población: LAS MINAS
 Altitud = 4150 m
 Tamaño = 1423 individuos
 AREA = 5300 m²
 Densidad = 0.27 ind/m²

Tasas de Producción (roseta foliar)
 y de Acumulación (tallo y raíces)

(UNIDADES EN G/M2/AÑO)

Clases (cm)	ROSETA	TALLO (c)	TALLO (d)	RAICES	REPRODUCCION	TOTAL (c)	TOTAL (d)
0-20	6.68	0.52	0.50	0.07	1.10	8.36	8.34
20-40	15.44	0.40	0.47	0.08	1.15	17.07	17.14
40-60	17.63	0.44	0.50	0.10	1.11	19.28	19.34
60-80	16.62	0.48	0.52	0.12	1.01	18.23	18.27
80-100	16.42	0.54	0.53	0.15	1.30	18.41	18.40
100-120	9.15	0.33	0.30	0.10	0.70	10.26	10.24
120-140	6.17	0.23	0.20	0.07	0.58	7.06	7.03
140-160	4.08	0.16	0.13	0.06	0.34	4.64	4.61
160-180	1.54	0.06	0.05	0.02	0.21	1.84	1.83
180-200	0.88	0.04	0.03	0.01	0.14	1.07	1.06
>200	0.99	0.05	0.03	0.02	0.14	1.20	1.19
TOTAL=	95.60	3.25	3.26	0.79	7.79	107.42	107.44

TABLA 11.- Producción global estimada (en $g/m^2/año$) para distintos tamaños y compartimientos vegetales en la población de Mifafí. (c) = estimación según modelo de la Fig 21, (d) = estimación según modelo de la Fig 22.

Población: MIFAFI
 Altitud = 4400 m
 Tamaño = 182 individuos
 AREA = 900 m²
 Densidad = 0.202 ind/m²

Tasas de Producción (roseta foliar)
 y de Acumulación (tallo y raíces)

(UNIDADES EN G/M2/AÑO)

Clases (cm)	ROSETA	TALLO (c)	TALLO (d)	RAICES	TOTAL (c)	TOTAL (d)
0-20	1.96	0.25	0.16	0.03	2.25	2.15
20-40	7.77	0.19	0.20	0.05	8.02	8.02
40-60	20.25	0.45	0.46	0.16	20.86	20.86
60-80	23.18	0.61	0.57	0.25	24.05	24.01
80-100	20.90	0.63	0.54	0.30	21.84	21.74
100-120	31.36	1.05	0.81	0.57	32.98	32.74
120-140	24.39	0.88	0.62	0.54	25.81	25.55
140-160	23.23	0.88	0.58	0.59	24.69	24.40
160-180	6.97	0.28	0.17	0.21	7.46	7.35
180-200	10.45	0.44	0.26	0.35	11.25	11.07
^200	2.32	0.11	0.06	0.10	2.53	2.48
TOTAL =	172.77	5.80	4.43	3.15	181.73	180.36

de Las Minas y un número de hojas por roseta algo mayor, tienen unas hojas significativamente más "pesadas" (mayor peso específico foliar), y así, el peso total de la roseta (en individuos de tamaños intermedios a mayores) es significativamente mayor (casi el doble) que el de individuos de tamaño equivalente en Las Minas.

- (b) las distintas estructuras de tamaños entre Las Minas (FIGURA 35, a.2) y Mifafí (FIGURA 36, a.2). En efecto, la muestra poblacional de Mifafí, aunque escasa (182 individuos), refleja lo observado en el campo, es decir, una preponderancia de individuos de mayor tamaño en la población, en comparación con poblaciones a altitudes menores, como la de Las Minas. Una mayor proporción de individuos de gran tamaño en Mifafí (FIGURA 36, a.2) combinada con el hecho de que la roseta foliar produce biomasa en mayor cantidad justamente en esas clases de tamaño (FIGURA 14) permite que resulte una mayor producción de biomasa en hojas, las cuales representan el 90-95 % de la producción total de la población, como se puede apreciar en las TABLAS 10 y 11.

Para las poblaciones teóricas en Mifafí, Caso "1-i" (FIGURA 37, a.1) y Caso "2-v" (FIGURA 37, b.1), las diferencias entre ellas en la producción global están directamente relacionadas con las distintas estructuras de tamaño de ambas poblaciones (FIGURA 37, a.2 y b.2, respectivamente). Por ejemplo, la población teórica "Mifafí 1-i" (TABLA 12) muestra menores valores totales de producción que lo mostrado por la otra población "Mifafí 2-v" (TABLA 13). Esto se explica si se observa que esta última población tiene una estructura de tamaños (FIGURA 37, b.2) en la que predomina la importancia de individuos de tamaño intermedio y mayores, y por tanto se aplica el razonamiento dado en el párrafo (b) inmediatamente

FIGURA 37.- Producción global estimada (1) y distribución de tamaños en porcentaje de individuos (2) en dos poblaciones teóricas, "Caso 1-i" (a) y "Caso 2-v" (b) en Mifafí. El eje de las abscisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

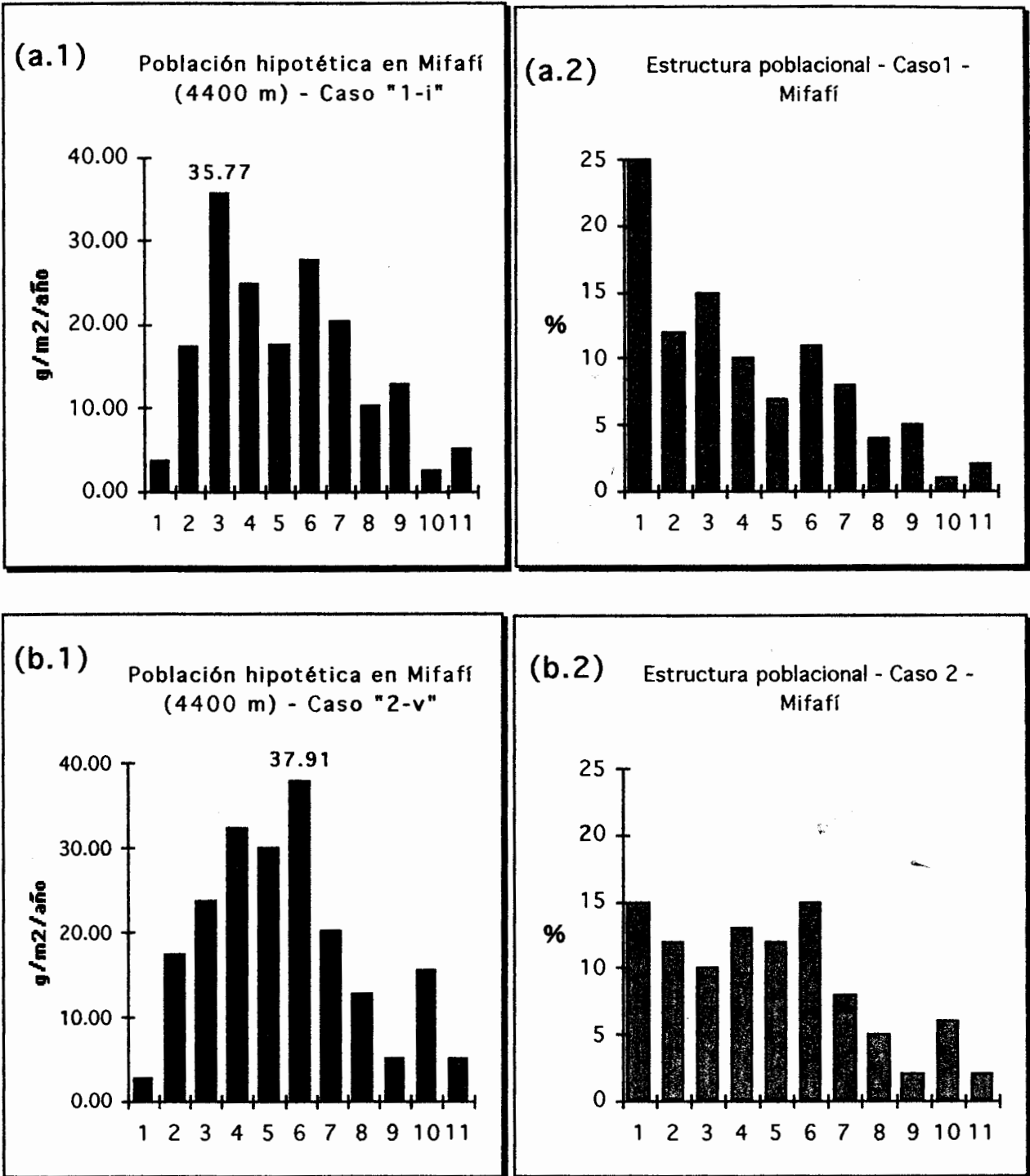


TABLA 12.- Producción global estimada (en g/m²/año) para distintos tamaños y compartimentos vegetales en una población teórica (Caso "1-i") en Mifafí. (c) = estimación según modelo de la Fig 21, (d) = estimación según modelo de la Fig 22.

Población: MIFAFI - Caso "1-i"
 Altitud = 4400 m
 Tamaño = 1500 individuos
 AREA = 6521.7 m²
 Densidad = 0.23 ind/m²

Tasas de Producción (roseta foliar)
 y de Acumulación (tallo y raíces)

(UNIDADES EN G/M²/AÑO)

Clases (cm)	ROSETA	TALLO (c)	TALLO (d)	RAICES	TOTAL (c)	TOTAL (d)
0-20	3.25	0.41	0.23	0.05	3.71	3.53
20-40	16.81	0.43	0.44	0.11	17.35	17.36
40-60	34.73	0.77	0.78	0.26	35.77	35.78
60-80	23.98	0.63	0.59	0.26	24.86	24.82
80-100	16.82	0.51	0.43	0.24	17.57	17.50
100-120	26.44	0.88	0.68	0.47	27.79	27.60
120-140	19.23	0.69	0.49	0.42	20.34	20.14
140-160	9.62	0.37	0.24	0.25	10.23	10.10
160-180	12.02	0.48	0.30	0.35	12.86	12.68
180-200	2.40	0.10	0.06	0.08	2.59	2.55
>200	4.81	0.22	0.12	0.19	5.22	5.12
TOTAL=	170.12	5.48	4.37	2.68	178.28	177.17

TABLA 13.- Producción global estimada (en g/m²/año) para distintos tamaños y compartimentos vegetales en una población teórica (Caso "2-v") en Mifafí. (c) = estimación según modelo de la Fig 21, (d) = estimación según modelo de la Fig 22.

Población: MIFAFI - Caso "2-v"
 Altitud = 4400 m
 Tamaño = 1500 individuos
 AREA = 6521.7 m²
 Densidad = 0.23 ind/m²

Tasas de Producción (roseta foliar)
 y de Acumulación (tallo y raíces)

(UNIDADES EN G/M²/AÑO)

Clases (cm)	ROSETA	TALLO (c)	TALLO (d)	RAICES	TOTAL (c)	TOTAL (d)
0-20	2.38	0.27	0.18	0.04	2.69	2.60
20-40	16.96	0.43	0.44	0.11	17.51	17.52
40-60	23.12	0.51	0.52	0.17	23.81	23.81
60-80	31.17	0.82	0.77	0.33	32.32	32.27
80-100	28.84	0.87	0.74	0.41	30.12	29.99
100-120	36.06	1.20	0.93	0.65	37.91	37.64
120-140	19.23	0.69	0.49	0.41	20.33	20.14
140-160	12.02	0.46	0.30	0.31	12.79	12.63
160-180	4.81	0.19	0.12	0.14	5.14	5.07
180-200	14.42	0.61	0.36	0.49	15.52	15.27
>200	4.65	0.22	0.12	0.19	5.05	4.95
TOTAL=	193.67	6.27	4.97	3.25	203.20	201.90

anterior a éste.

Pasamos ahora al análisis de las diferencias en producción entre distintos compartimientos vegetales.

Una presentación gráfica de las tasas (en valores absolutos de $\text{g/m}^2/\text{año}$) de producción de biomasa en la roseta foliar y de PAA de peso seco en tallo y raíces para Las Minas y Mifafí, se muestra en la FIGURA 38. La producción reproductiva se muestra sólo para la población de Las Minas. La FIGURA 39 muestra la misma información pero expresada en valores relativos. Igual que en las Figuras 38 y 39, las Figuras 40 y 41 se refieren a las poblaciones teóricas de Mifafí (Casos "1-i" y "2-v"). Los datos de la FIGURA 38 provienen de las TABLAS 10 y 11, y los de la FIGURA 40, de las TABLAS 12 y 13.

Los grupos de tamaño que contribuyen más a la producción de biomasa de hojas verdes en la población de *Espeletia timotensis* en Las Minas (FIGURA 38, a.1), pertenecen a las clases 2, 3, 4 y 5. Si revisamos su estructura de tamaños (FIGURA 35, a.2; TABLA 8, "Las Minas") vemos que esas clases representan en conjunto el 43 % de los individuos de la población. En cambio, la clase 1 que incluye al 39 % de toda la población (FIGURA 35, a.2; TABLA 8, "Las Minas") contribuye muy poco al total de producción de hojas. En cuanto a las clases restantes (6, 7, 8, 9, 10 y 11), el comportamiento en la producción de hojas (FIGURA 38, a.1) es proporcional a sus respectivas importancias relativas en la población (FIGURA 35, a.2).

En Mifafí (FIGURA 38, a.2), los grupos de tamaño que contribuyen más a la producción de biomasa verde son las clases 3, 4, 5, 6, 7, y 8. Las diferencias en producción de hojas entre estas clases son un reflejo casi exacto de sus

FIGURA 38.- Producción global estimada ($g/m^2/año$), por compartimientos vegetales, en las poblaciones de Las Minas (1) y Mifafí (2). (a) = roseta; (b) = tallo, estimación según modelo de la Figura 21; (c) = tallo, estimación según modelo de la Figura 22. (d) = estructuras reproductivas. En (b) y (c), las barras oscuras corresponden al tallo y las barras claras a las raíces. El eje de las abcisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

g/m²/año

LAS MINAS

MIFAFI

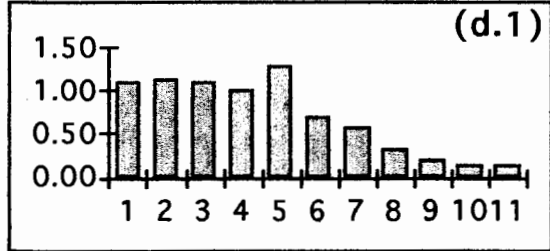
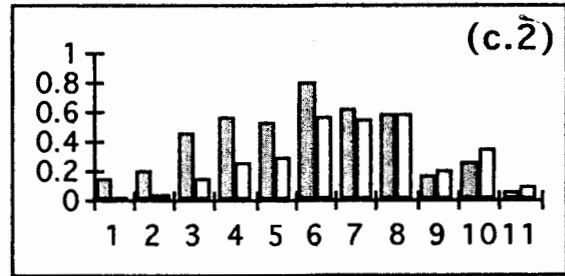
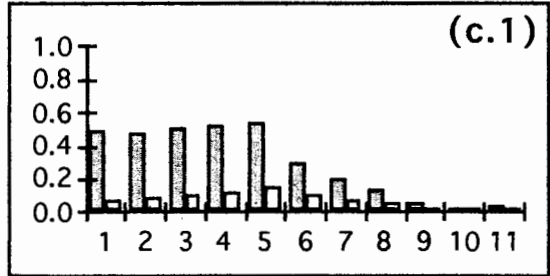
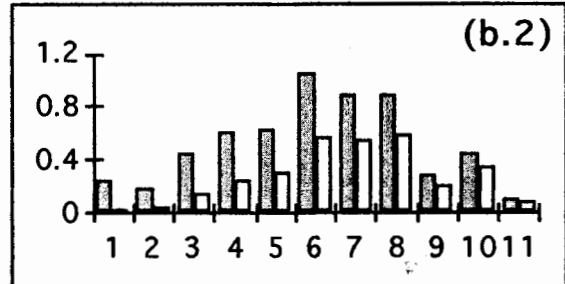
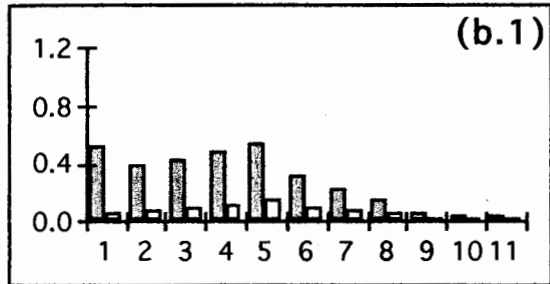
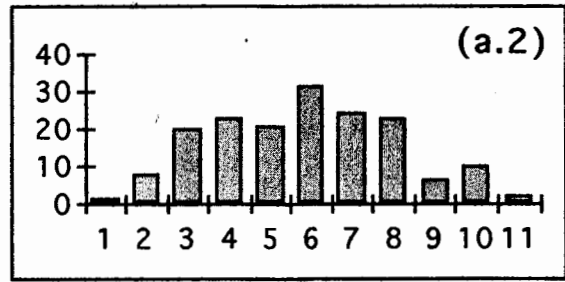
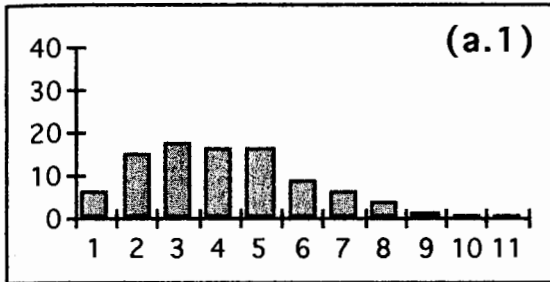


FIGURA 39.- Producción global estimada (% del total), por compartimientos vegetales, en las poblaciones de Las Minas (1) y Mifafí (2). (a) = roseta; (b) = tallo, estimación según modelo de la Fig 21; (c) = tallo, estimación según modelo de la Fig 22. (d) = estructuras reproductivas. En (b) y (c), la línea continua corresponde al tallo y la segmentada a las raíces. El eje de las abcisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

% del total

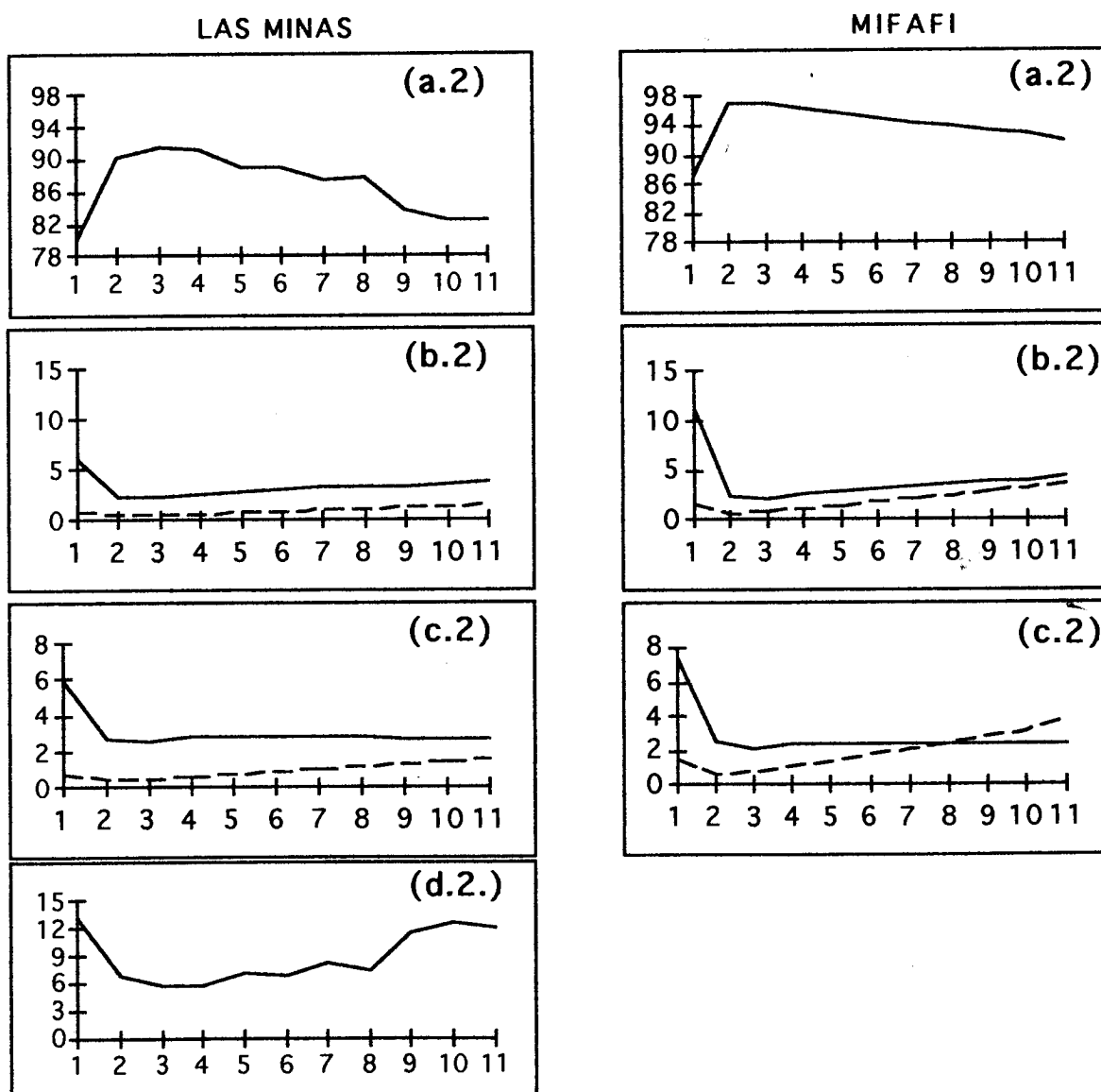


FIGURA 40.- Producción global estimada ($\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$), por compartimientos vegetales, en dos poblaciones teóricas en Mifafí, "Caso 1-i" (1) y "Caso 2-v" (2). (a) = roseta; (b) = tallo, estimación según modelo de la Fig 21; (c) = tallo, estimación según modelo de la Fig 22. En (b) y (c), las barras oscuras corresponden al tallo y las claras a las raíces. El eje de las abscisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

$\text{g}/\text{m}^2/\text{año}$

MIFAFI "1-i"

MIFAFI "2-v"

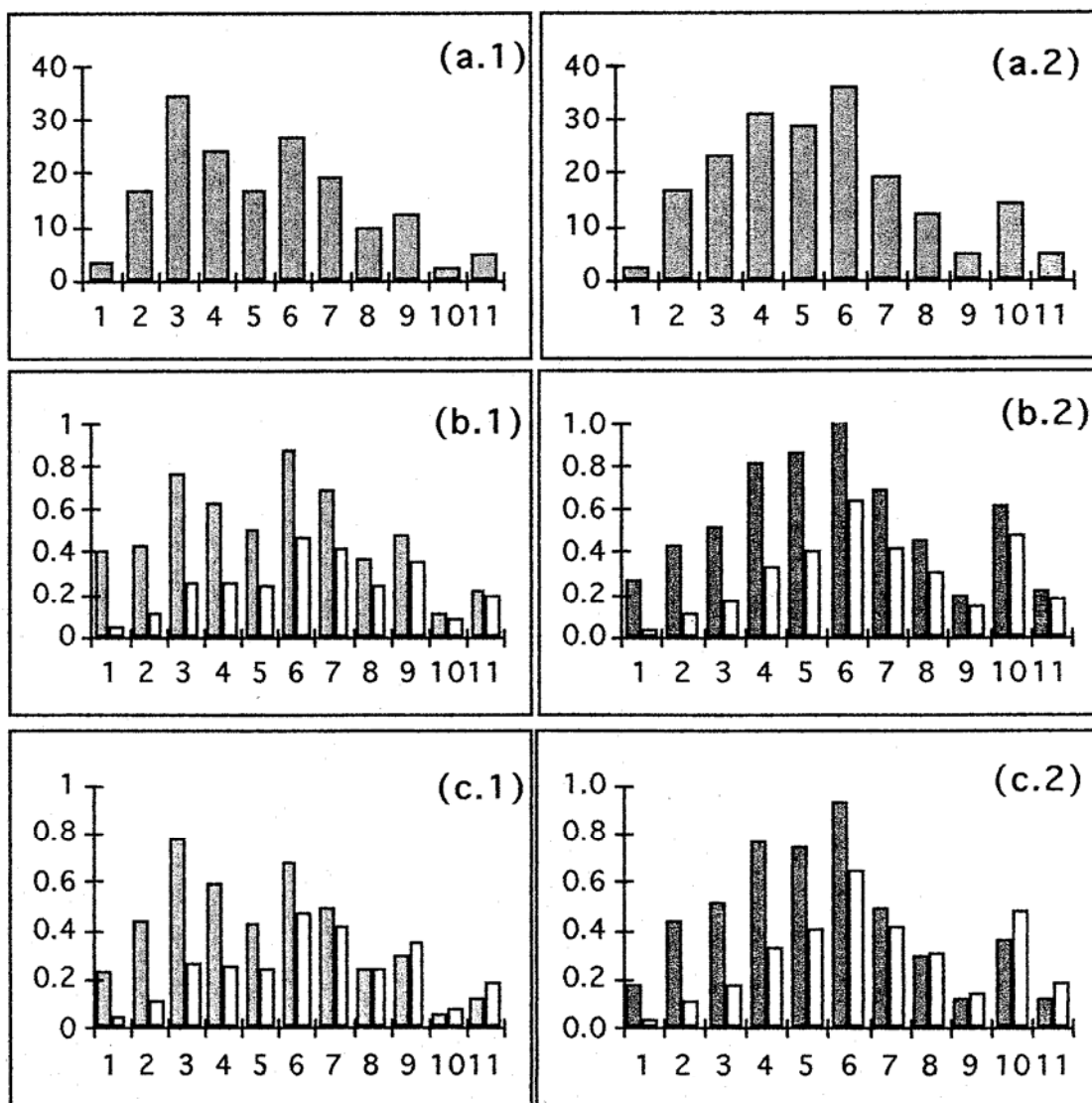
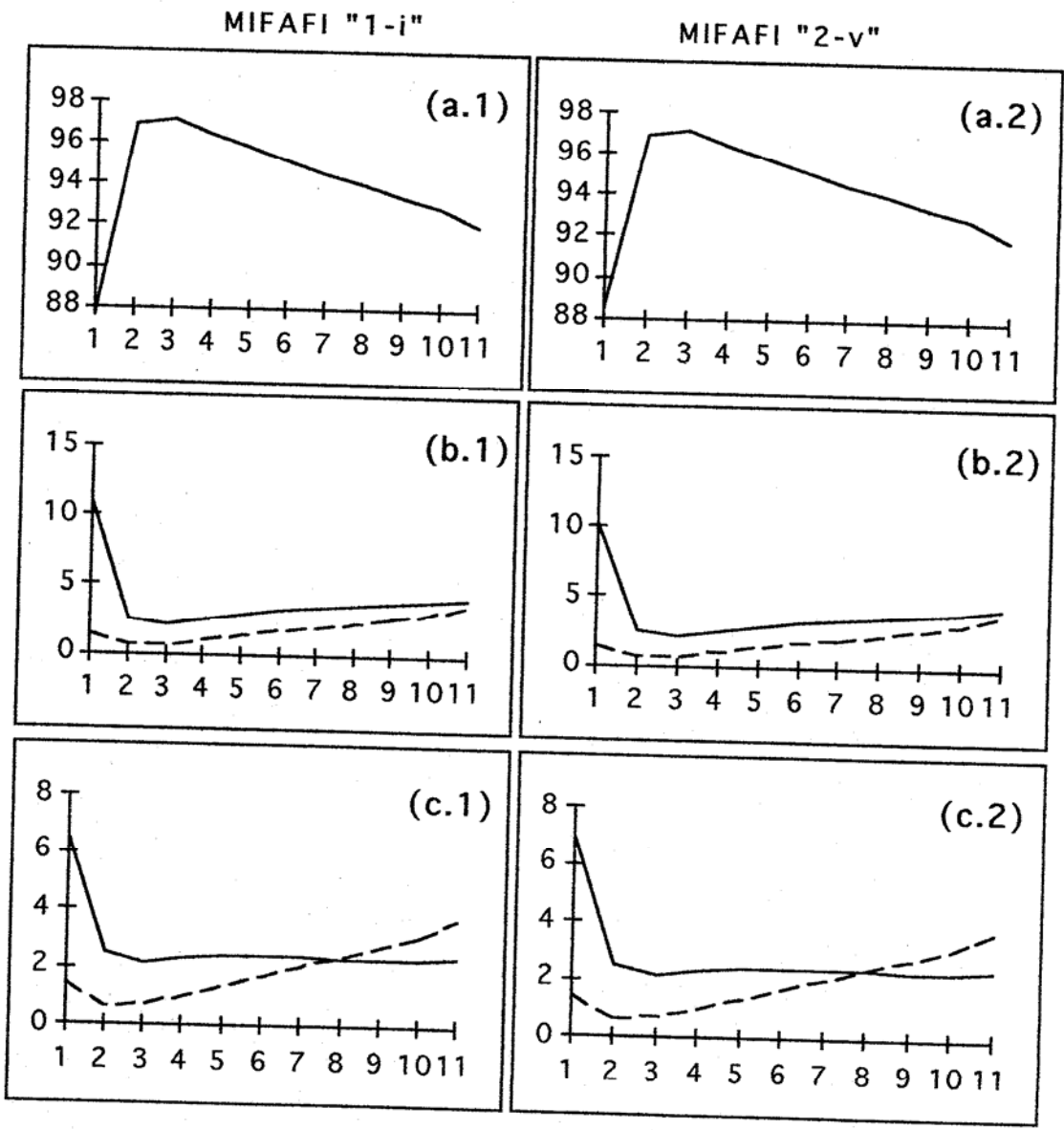


FIGURA 41.- Producción global estimada (% del total), por compartimientos vegetales, en dos poblaciones teóricas en Mifafí, "Caso 1-i" (1) y "Caso 2-v" (2). (a) = roseta; (b) = tallo, estimación según modelo de la Fig 21; (c) = tallo, estimacion según modelo de la Fig 22. En (b) y (c), la línea continua corresponde al tallo y la segmentada a las raíces. El eje de las abcisas representa las clases de tamaño. Para todas las clases, cada número multiplicado por 20 da el tamaño máximo en cm de la altura del tallo de sus individuos, salvo la clase 11 que incluye individuos de tamaños mayores o iguales a 200.1 cm.

% del total



diferencias en importancia relativa en la población (véanse las mismas clases en la FIGURA 36, a.2). Esto simplemente es consecuencia del comportamiento logístico del modelo empleado aquí (FIGURA 14) para la estimación de la tasa anual de producción de biomasa foliar por individuo. Dicha tasa es baja en individuos pequeños (FIGURA 14) y aumenta en individuos mayores, estabilizándose en tamaños que corresponden a la clase 3 (40.1 a 60.0 cm).

El patrón, con respecto al tamaño, mostrado por la tasa anual de PAA de biomasa en tallos y raíces en Las Minas (FIGURA 38, b.1, c.1) y Mifafí (FIGURA 38, b.2, c.2), es similar al de la tasa de producción de biomasa verde de cada población (FIGURA 38, a.1 y a.2, respectivamente).

En relación al compartimiento reproductivo (FIGURA 38, d.1) se observa un patrón de mayor producción para las primeras clase de tamaño disminuyendo hacia clases mayores.

Hasta aquí hemos analizado los patrones de producción en Las Minas y Mifafí, en relación con las clases de tamaño. A continuación haremos énfasis en las diferencias entre los compartimientos de roseta, tallo, raíces y estructuras reproductivas. Pero antes haremos una obvia pero necesaria aclaratoria:

Toda la producción de la población proviene de la ganancia neta en asimilados obtenida por las hojas verdes mediante el proceso de fotosíntesis. Lo que aquí se registra como "producción acumulada anual de peso seco" en tallo y raíces es sólo una estimación de la tasa de crecimiento anual de esos compartimientos. Dicho crecimiento es posible por la translocación de recursos desde los sitios de producción (las hojas) a los sitios de uso, transformación o almacenamiento (tallo y raíces). Lo mismo se aplica para la "producción

reproductiva", salvo que en este caso no se acumula la producción puesto que el proceso reproductivo es discontinuo en el tiempo a nivel individual y su magnitud a nivel de la población muy variable en ciclos polianuales.

Como se mencionó anteriormente, el compartimiento de la roseta foliar es dominante en cuanto a su contribución a la acumulación de nueva biomasa (FIGURA 39, compárense las gráficas "a" [roseta] con las gráficas "b", "c" y "d" [tallos, raíces y estructuras reproductivas]). Por ejemplo, para la primera clase de tamaño en la población de Las Minas (FIGURA 39, a.1), la producción de la roseta foliar representa el 80 % del total de nueva biomasa acumulada cada año por todos los individuos de dicha clase. Esa proporción se hace máxima en las clases "2" (20.1 a 40.0 cm) y "3" (40.1 a 60.0 cm) con un 91 %, disminuyendo paulatinamente en clases subsiguientes hasta un 83 % para la última clase (individuos \geq a 200.1 cm). Complementariamente, la contribución "productiva" (acumulación de peso seco) de los tallos a toda la población está casi siempre en un orden menor al 10 % (FIGURA 39, b.1 y c.1), y la de las raíces es incluso más baja no sobrepasando al 2 %. Las estructuras reproductivas contribuyen con un porcentaje de alrededor de 6-8 % en las clases intermedias pero alcanzando una proporción mayor en la primera clase y en las últimas clases de tamaño, en las que llega hasta un 13 % del total de nueva biomasa producida cada año en dichas clases.

Las diferencias en las proporciones relativas entre los compartimientos de roseta, tallo y raíces siguen un patrón similar en la población de Mifafí (FIGURA 39, a.2, b.2, y c.2).

Las dos curvas que describen aquí la PAA del tallo (gráficas "b" y "c" en la FIGURA 39) se diferencian en que una de

ellas (la curva "b"), luego de alcanzar un mínimo en las clases "2" y "3" comienza a aumentar levemente a una tasa casi constante, mientras que la otra (la curva "c"), luego del mínimo, se "estabiliza" manteniéndose constante en un valor prácticamente invariable. Esto se comprende si se recuerdan los modelos utilizados para calcular dichas curvas (el modelo de la FIGURA 21, para las curvas "b", y el de la FIGURA 22, para las curvas "c") en las FIGURAS 38, 39, 40 y 41.

El análisis que se ha hecho de las FIGURAS 38 y 39 se puede aplicar del mismo modo para las FIGURAS 40 y 41, que corresponden a las poblaciones teóricas (elaboradas como ejercicio de simulación y comparación) que suponemos pueden presentarse en el sitio de Mifafí, a 4400 m. Para ello basta comparar las estructuras de tamaños de dichas poblaciones (FIGURA 37, a.2 y b.2) con los patrones y curvas de las gráficas incluidas en las FIGURAS 40 y 41, y recordar las relaciones de dichos patrones con los modelos de los cuales derivaron: FIGURA 14 (para la roseta foliar) y FIGURAS 21 y 22 (para el tallo).

(C) - Componentes de la Fitomasa en la Estructura Poblacional

De acuerdo a lo expuesto en la sección 2.5.6.2., aparte (B) (página 60), se presentan las TABLAS 14, 15, 16 y 17 donde se muestran los valores totales estimados de biomasa en la roseta, tallos, raíces, estructuras reproductivas (estas últimas, sólo para la población de Las Minas), y de necromasa foliar en pie, todos ellos discriminados por clases de tamaño. En dichas tablas, la columna "TOTAL (BIOM)" se refiere a la Biomasa Total, igual a la suma de la biomasa de la roseta, del tallo y de las raíces (y las estructuras reproductivas, en la TABLA 10). La columna "TOTAL (FITOM)" indica la Fitomasa Total equivalente a la Biomasa Total más

TABLA 14.- Valores totales de componentes de la Biomasa y la Fitomasa (en g/m²) para distintos grupos de tamaños en la población de Las Minas.

Población: LAS MINAS	
Altitud =	4150 m
Tamaño =	1423 individuos
AREA =	5300 m ²
Densidad =	0.27 ind/m ²

Valores de Biomasa y Fitomasa

(UNIDADES EN G/M²)

Clases	ROSETA	TALLO	RAICES	NECROMASA	REPRODUCCION	BIOMASA TOTAL	FITOMASA TOTAL
0-20	7.81	1.17	0.74	12.01	0.37	10.08	22.09
20-40	19.40	9.88	1.76	54.49	1.39	32.44	86.93
40-60	24.86	14.30	2.83	118.37	1.72	43.71	162.07
60-80	24.08	19.04	4.20	220.47	2.06	49.38	269.85
80-100	23.89	24.73	5.95	371.51	3.07	57.64	429.15
100-120	13.31	17.14	4.46	320.21	2.01	36.92	357.13
120-140	8.98	13.75	3.81	305.89	1.98	28.52	334.41
140-160	5.93	10.53	3.09	273.20	1.22	20.78	293.98
160-180	2.25	4.52	1.39	133.97	0.81	8.97	142.94
180-200	1.28	2.98	0.97	102.69	0.41	5.65	108.34
> 200	1.44	4.00	1.41	168.84	0.54	7.40	176.24
Total =	133.23	122.05	30.61	2081.64	15.59	301.48	2383.12

TABLA 15.- Valores totales de componentes de la Biomasa y la Fitomasa (en g/m²) para distintos grupos de tamaños en la población de Mifafi.

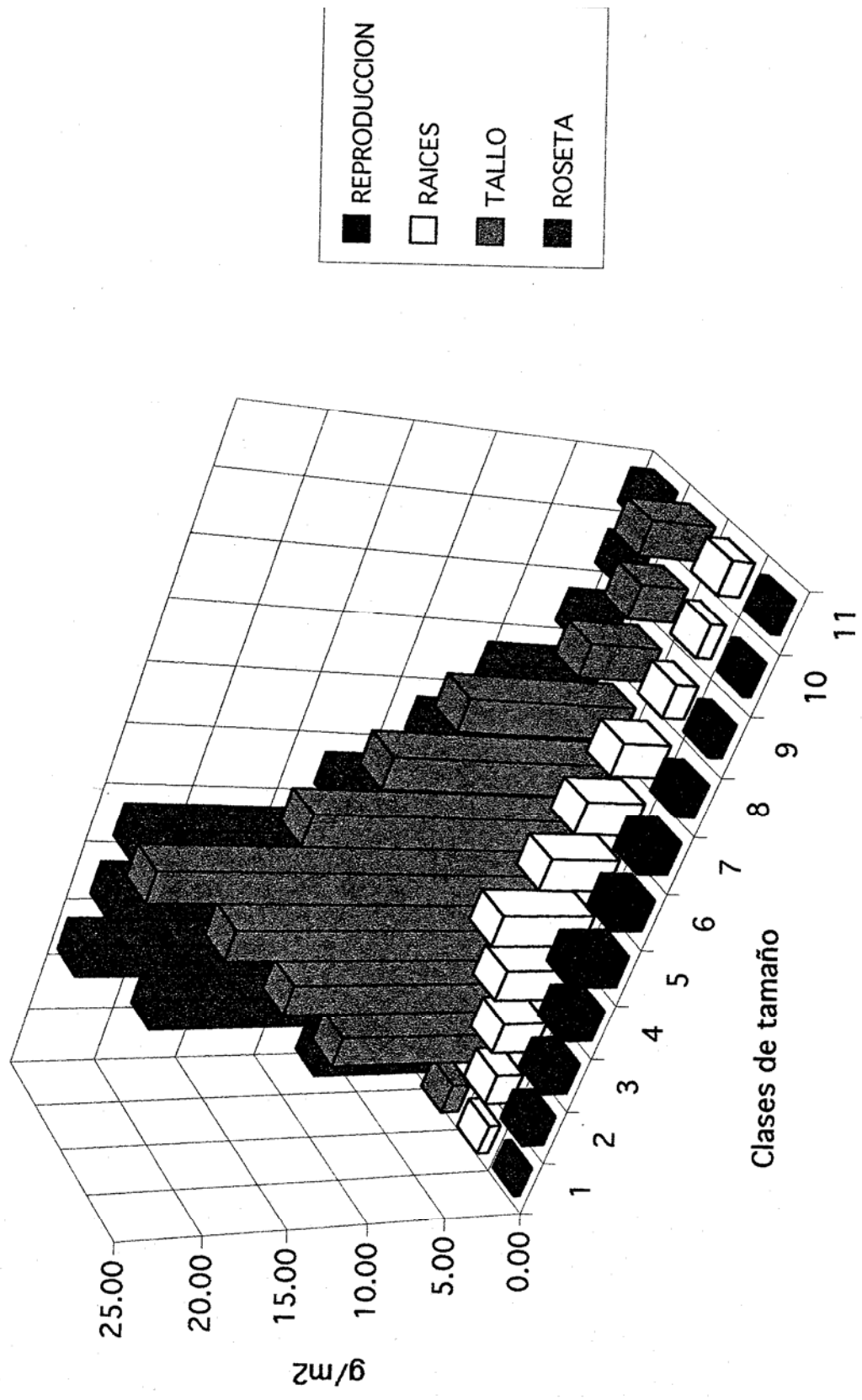
Población: MIFAFI	
Altitud =	4400 m
Tamaño =	182 individuos
AREA =	900 m ²
Densidad =	0.202 ind/m ²

Valores de Biomasa y Fitomasa

(UNIDADES EN G/M²)

Clases	ROSETA	TALLO	RAICES	NECROMASA	TOTAL (BIOM)	TOTAL (FITOM)
0-20	6.65	0.46	0.46	5.31	7.58	12.89
20-40	16.16	4.04	1.13	27.89	21.33	49.22
40-60	35.55	12.94	4.47	171.43	52.96	224.38
60-80	39.98	20.93	8.53	430.32	69.44	499.76
80-100	36.00	24.71	11.53	720.70	72.24	792.94
100-120	54.00	45.99	24.04	1777.79	124.03	1901.82
120-140	42.00	42.80	24.69	2109.05	109.48	2218.53
140-160	40.00	45.75	28.17	2646.37	113.92	2760.29
160-180	12.00	16.06	10.83	1155.72	38.89	1194.61
180-200	18.00	26.72	19.14	2228.51	63.86	2292.38
> 200	4.00	7.06	5.61	753.38	16.67	770.05
Total =	304.34	247.45	138.60	12026.46	690.40	12716.85

FIGURA 42.- Distribución de componentes de la Biomasa (estructuras reproductivas, raíces, tallo y roseta) por clases de tamaño en la población de Las Minas.



la Necromasa. En adelante, cuando se hable de "necromasa" se entenderá (salvo indicación expresa) que se trata de "necromasa foliar en pie".

Comencemos por examinar cómo se distribuyen los componentes de la Biomasa (roseta, tallo, raíces y estructuras reproductivas) y la Necromasa por unidad de superficie de terreno y por clases de tamaño en la población de Las Minas (TABLA 14, Figs 42 y 43):

Los componentes dominantes en cuanto a su biomasa a nivel de la población son la roseta y el tallo (TABLA 14, FIGURA 42) alcanzando valores de 25 g/m^2 para ambos, en la clase "3" para la roseta foliar y en la clase "5" para el tallo. La biomasa de raíces muestra su valor más alto, 6 g/m^2 , en la clase "5". La biomasa reproductiva es el componente que alcanza los menores valores en relación a la biomasa total por m^2 de terreno; su valor mayor (3 %) se muestra en la clase de tamaño "5" (FIGURA 42). Los cuatro componentes, roseta, tallo, raíces y estructuras reproductivas, muestran un patrón en forma de "campana" en cuanto a la distribución de su biomasa en los distintos grupos de tamaño de la población, concentrándose los valores mayores en tamaños intermedios (clases de tamaño 3, 4, 5 y 6 para la roseta; clases 4, 5 y 6 para el tallo; clases 4, 5, 6 y 7 para las raíces; y clases 3, 4, 5, 6 y 7 para las estructuras reproductivas).

Si en la TABLA 14, dividimos los valores de las columnas de la roseta, tallo y raíces entre el total de biomasa para cada clase, tendremos una idea de la variación de la importancia relativa de cada compartimiento con respecto al total de biomasa en cada clase de tamaño. Así, la mayor importancia relativa de la biomasa de la roseta a lo largo del eje de tamaños se manifiesta en la primera clase con un 77 % (con

FIGURA 43.- Repartición de la Biomasa y la Necromasa por clases de tamaño en la población de Las Minas.

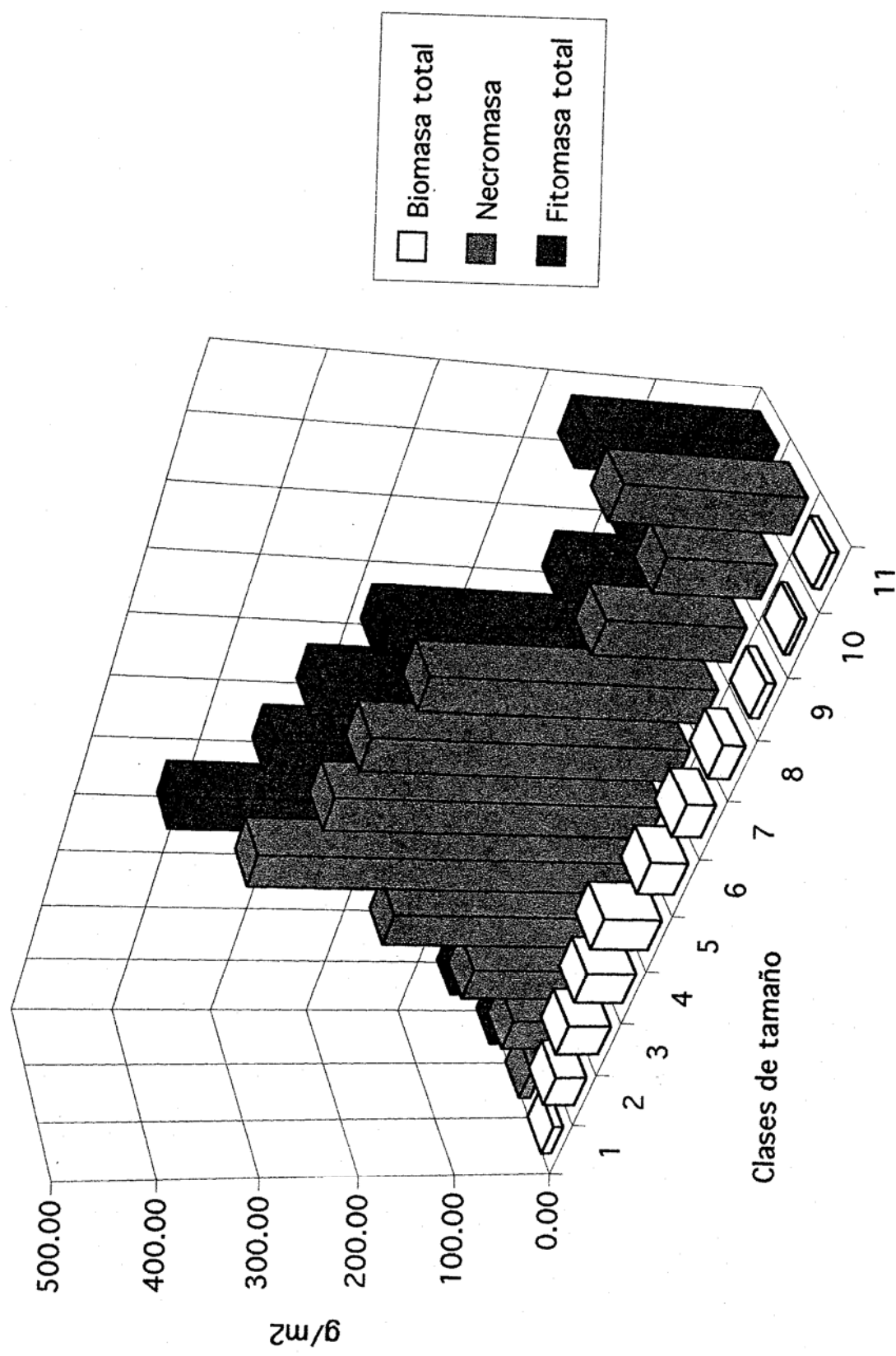
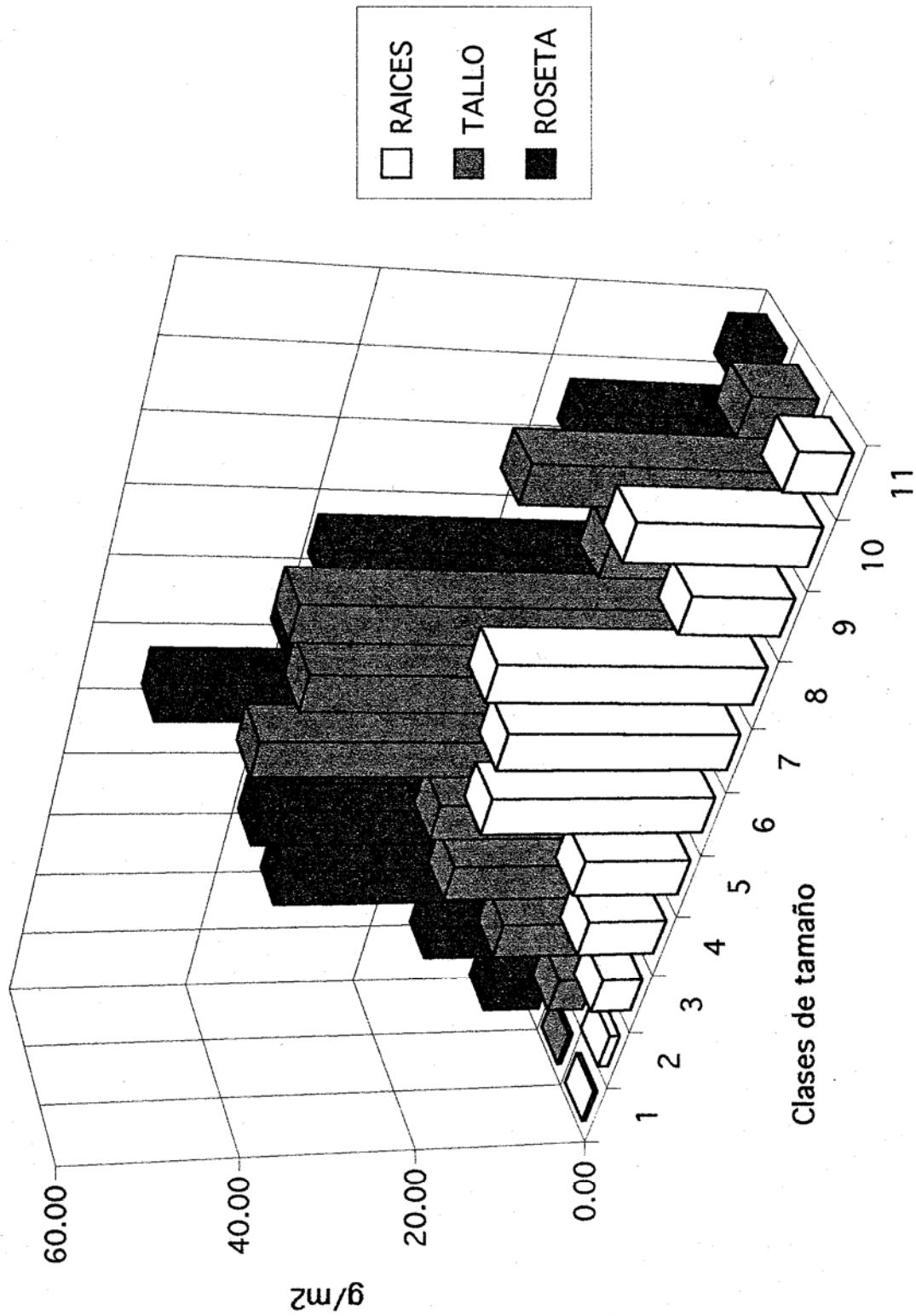


FIGURA 44.- Distribución de componentes de la Biomasa (raíces, tallo y roseta) por clases de tamaño en la población de Mifafi.



respecto al total de biomasa en esa clase) y en las clases 2 y 3, cuando alcanza un 57-60 %; en cambio muestra un mínimo en la última clase (la 11) cuando abarca sólo un 20 %. La biomasa del tallo, al principio, en la primera clase es poco importante, un 12 % del total en dicha clase, luego alcanza a la mitad en las clases 6, 7 y 8 hasta llegar a un máximo de 54 % en el grupo de individuos de mayor tamaño. Las raíces en los individuos más pequeños de la primera clase apenas dan cuenta de menos del 1 % de la biomasa total en esa clase; pero paulatinamente este porcentaje va aumentando hasta alcanzar un 20 % para los individuos más altos de la población (clase 11). Las estructuras reproductivas, en las primeras seis clases contribuyen con el 4-5 % de la biomasa total por clase; en las últimas cinco clases aumenta su participación con un 7-8 %.

A continuación se comparan, por clases de tamaño, la biomasa total con relación a la necromasa total, y con respecto a la Fitomasa (Biomasa más Necromasa) total, en la población de Las Minas (FIGURA 43 y TABLA 14): las mayores cantidades de biomasa y necromasa por m^2 aparecen en la clase "5" con 58 g/m^2 y 372 g/m^2 , respectivamente, totalizando 429 g/m^2 en fitomasa. El compartimiento de la necromasa foliar es dominante en toda la población, y siempre mayor al 50 % de la Fitomasa Total en cada clase, alcanzando un 96 % en el grupo de los individuos más altos (clase 11). Por contrapartida, la biomasa total alcanza su máxima importancia relativa (respecto a la fitomasa total) en la primera clase de tamaños, cuando apenas llega al 46 %, disminuyendo progresivamente en grupos de tamaños mayores hasta un 4 % en la última clase.

La distribución de los componentes de la Biomasa (roseta, tallo raíces) y la Necromasa por unidad de superficie de

terreno y por clases de tamaño en la población de Mifafí (TABLA 15, Figs 44 y 45) muestra algunas diferencias con respecto a la población de Las Minas. Primero, los valores absolutos en biomasa de roseta, tallo y raíces son mayores en Mifafí que en Las Minas (compárense las TABLAS 14 y 15). Segundo, la importancia relativa de las raíces en Mifafí (FIGURA 44) es bastante más notoria de lo que se muestra en la población de Las Minas (FIGURA 42). Tercero, los valores máximos de biomasa en Mifafí están más desplazados hacia clases mayores de tamaños (FIGURA 44) que lo que sucede en Las Minas (FIGURA 42); esto está en relación directa a las diferencias en las estructuras de tamaño entre las poblaciones de Las Minas y Mifafí (FIGURA 34). Lo dicho para los componentes de la biomasa en Mifafí, en comparación con Las Minas, es válido también para los valores de necromasa y biomasa total (compárense la FIGURA 45 con la FIGURA 43).

El análisis realizado para las poblaciones de Las Minas y Mifafí en cuanto a la distribución de la biomasa y la necromasa en las distintas clases de tamaños de la población, se puede hacer del mismo modo para las poblaciones teóricas en Mifafí, Caso "1-i" (FIGURAS 46 y 47, TABLA 16) y Caso "2-v" (FIGURAS 48 y 49, TABLA 17). Conviene también aquí comparar estos resultados con las estructuras de tamaños de dichas poblaciones (FIGURA 34, Caso 1 y Caso 2). No es relevante hacer de nuevo un análisis detallado de estas poblaciones, pues en este caso estamos tratando con poblaciones hipotéticas simuladas que pueden variar al criterio del investigador. Lo importante es que el análisis hecho a las muestras poblaciones reales de Las Minas y Mifafí, marca unas pautas para examinar poblaciones teóricas adicionales que sean generadas por computador para efectos de simulación y comparación.

FIGURA 45.- Repartición de la Biomasa y la Necromasa por clases de tamaño en la población de Mifafi.

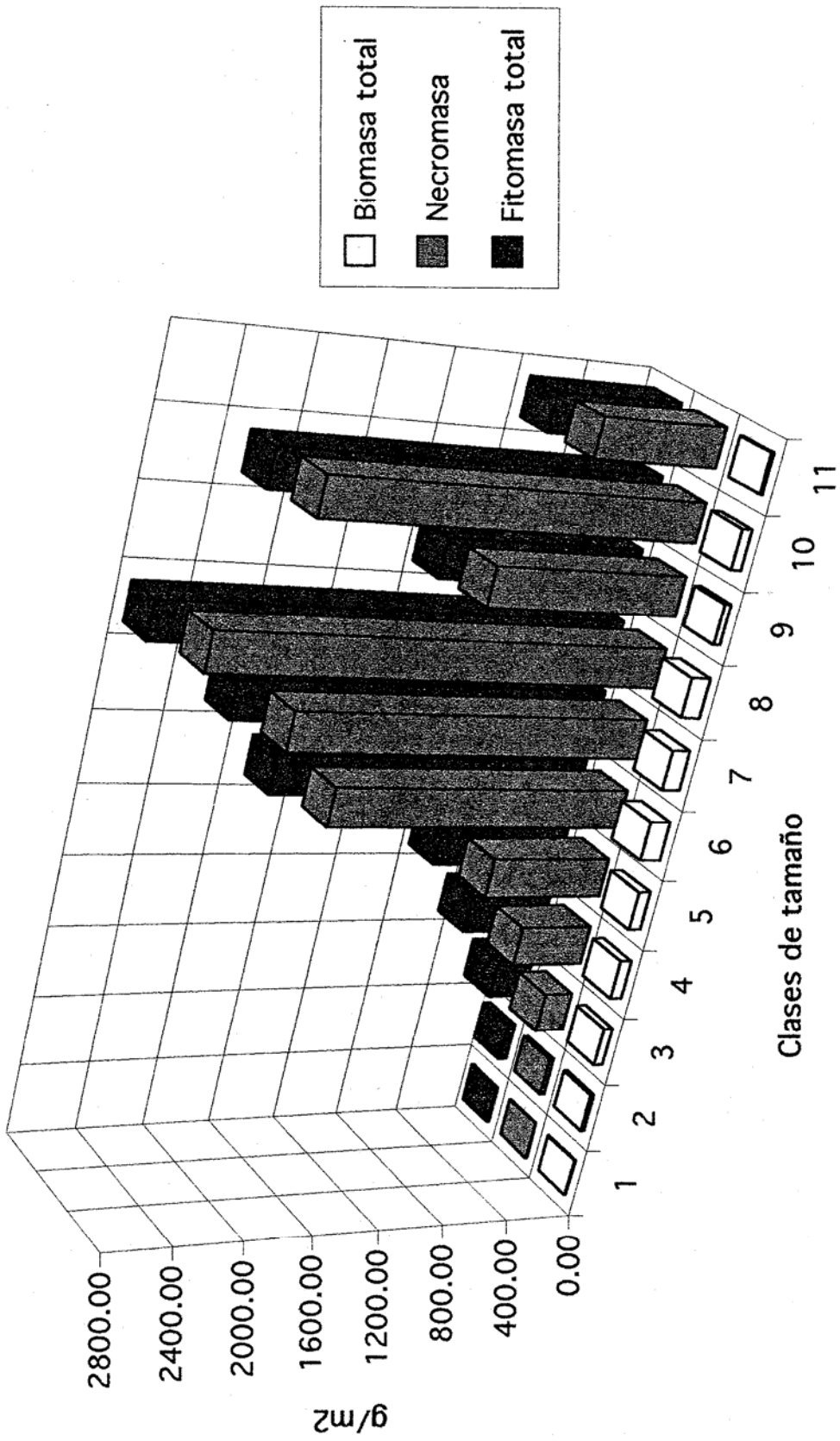


Tabla 16.- Valores totales de componentes de la Biomasa y la Fitomasa (en g/m²) para distintos grupos de tamaños en una población teórica (Caso "1-i") en Mifafí.

Población: MIFAFI - Caso "1-i"
 Altitud = 4400 m
 Tamaño = 1500 individuos
 AREA = 6521.74 m²
 Densidad = 0.23 ind/m²

Valores de Biomasa y Fitomasa

(UNIDADES EN G/M2)

Clases	ROSETA	TALLO	RAICES	NECROMASA	TOTAL (BIOM)	TOTAL (FITOM)
0-20	10.59	-0.17	0.70	8.40	11.11	19.51
20-40	35.37	8.84	2.47	60.00	46.67	106.68
40-60	61.15	21.81	7.48	282.65	90.44	373.09
60-80	41.38	21.24	8.58	427.99	71.20	499.19
80-100	28.98	19.52	9.01	553.48	57.51	610.99
100-120	45.54	37.89	19.56	1421.18	103.00	1524.18
120-140	33.12	32.87	18.69	1564.81	84.69	1649.49
140-160	16.56	19.21	11.93	1134.10	47.71	1181.80
160-180	20.70	27.28	18.23	1923.02	66.20	1989.22
180-200	4.14	6.14	4.39	510.21	14.67	524.88
> 200	8.28	14.23	11.13	1467.42	33.64	1501.06
Total =	305.81	208.85	112.17	9353.25	626.83	9980.08

Tabla 17.- Valores totales de componentes de la Biomasa y la Fitomasa (en g/m²) para distintos grupos de tamaños en una población teórica (Caso "2-v") en Mifafí.

Población: MIFAFI - Caso "2-v"
 Altitud = 4400 m
 Tamaño = 1500 individuos
 AREA = 6521.74 m²
 Densidad = 0.23 ind/m²

Valores de Biomasa y Fitomasa

(UNIDADES EN G/M2)

Clases	ROSETA	TALLO	RAICES	NECROMASA	TOTAL (BIOM)	TOTAL (FITOM)
0-20	7.89	0.84	0.55	6.74	9.29	16.03
20-40	35.53	8.90	2.49	60.89	46.92	107.80
40-60	40.74	14.50	4.97	187.75	60.21	247.96
60-80	53.79	27.49	11.08	550.29	92.36	642.65
80-100	49.68	33.51	15.49	952.71	98.68	1051.38
100-120	62.10	52.01	26.95	1968.05	141.06	2109.11
120-140	33.12	32.79	18.61	1554.71	84.52	1639.23
140-160	20.70	23.93	14.82	1404.29	59.45	1463.74
160-180	8.28	10.96	7.34	777.80	26.58	804.38
180-200	24.84	36.89	26.43	3077.80	88.16	3165.96
> 200	8.00	14.01	11.08	1483.76	33.10	1516.86
Total =	344.68	255.83	139.82	12024.77	740.32	12765.10

FIGURA 46.- Distribución de componentes de la Biomasa (raíces, tallo y roseta) por clases de tamaño - Población teórica en Mifafi - Caso "1-1".

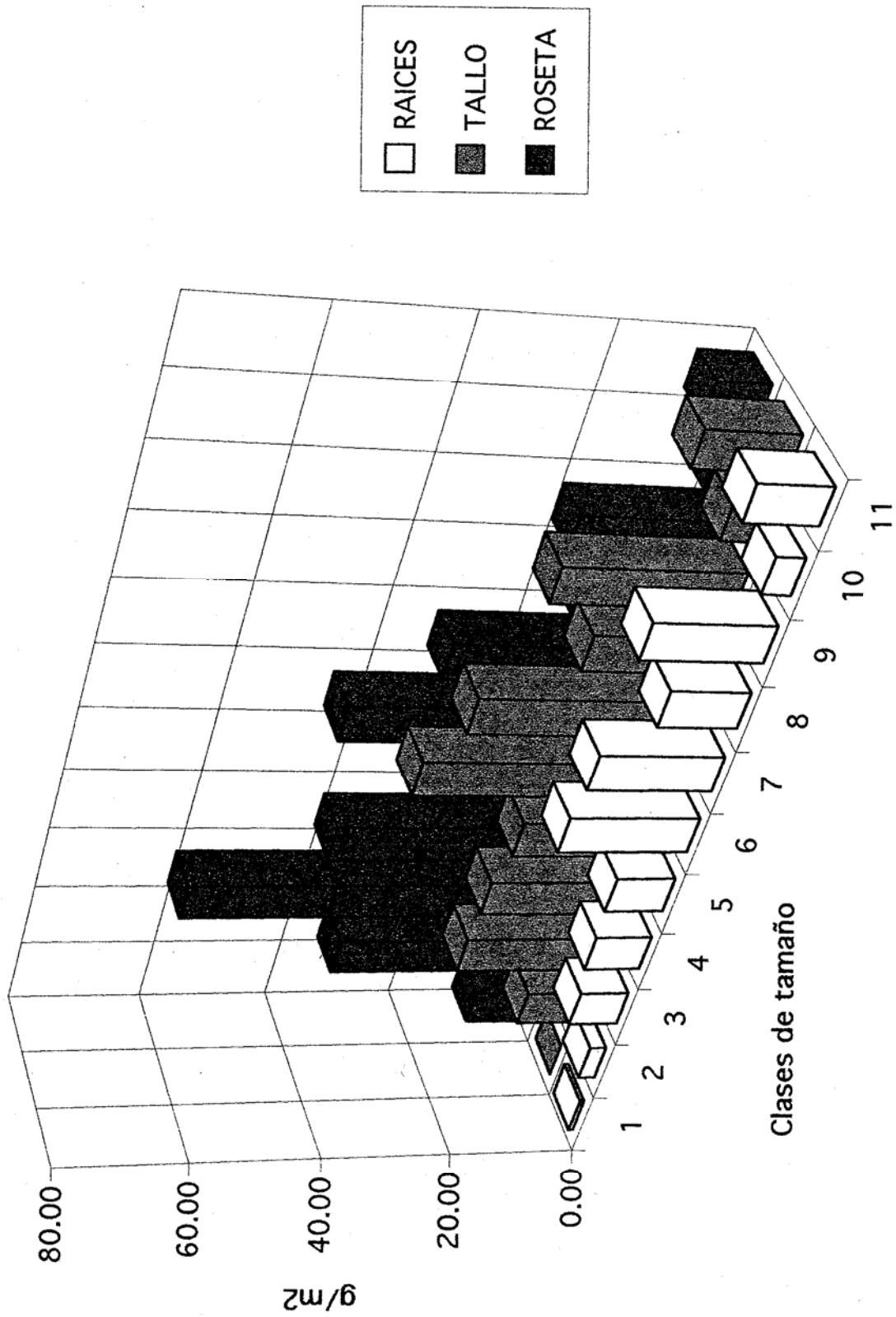


FIGURA 47.- Repartición de la Biomasa y la Necromasa por clases de tamaño - Población teórica en Mifafí - Caso "I-I".

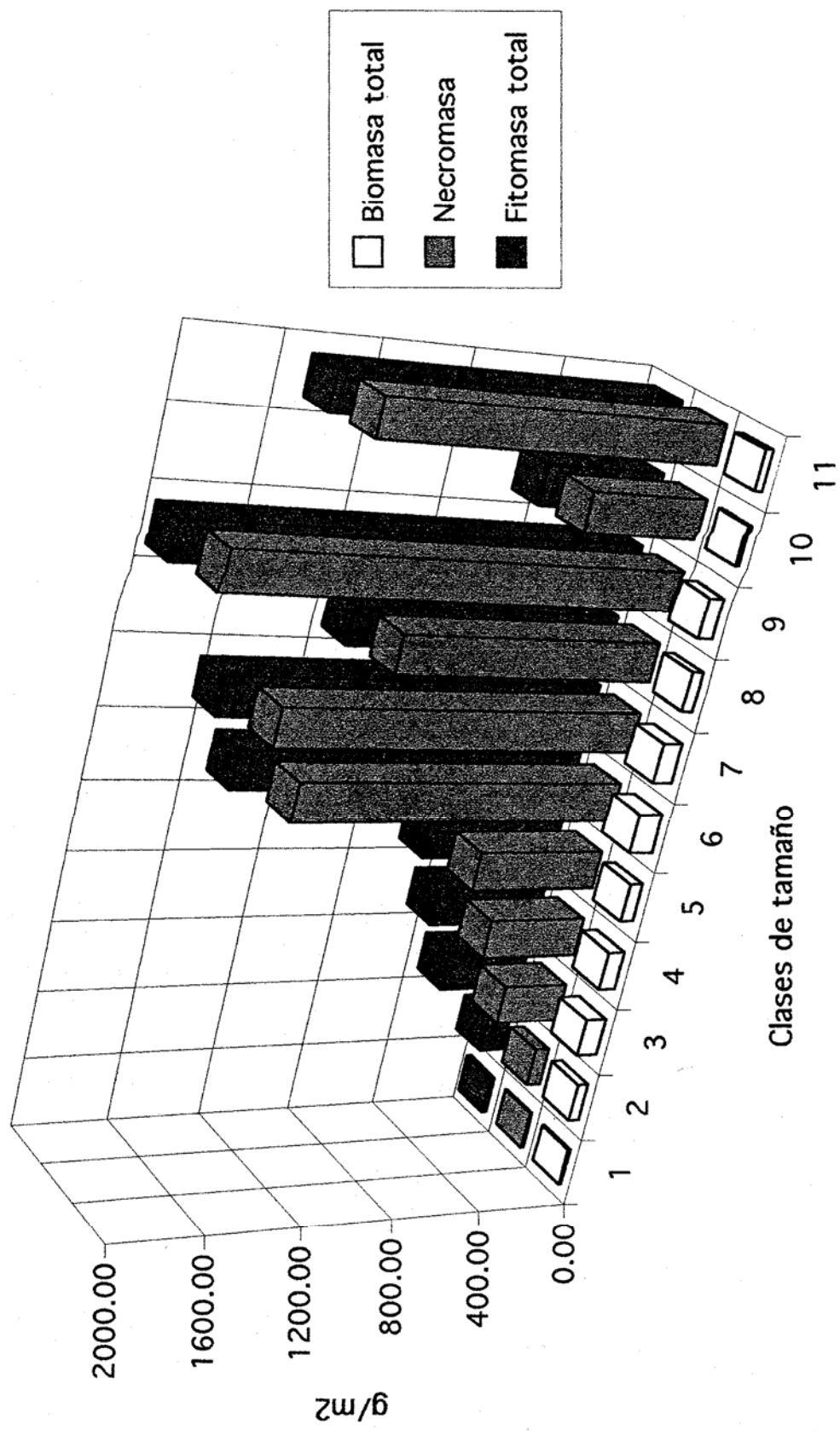


FIGURA 48.- Distribución de componentes de la Biomasa (raíces, tallo y roseta) por clases de tamaño - Población teórica en Mifañi - Caso "2-v".

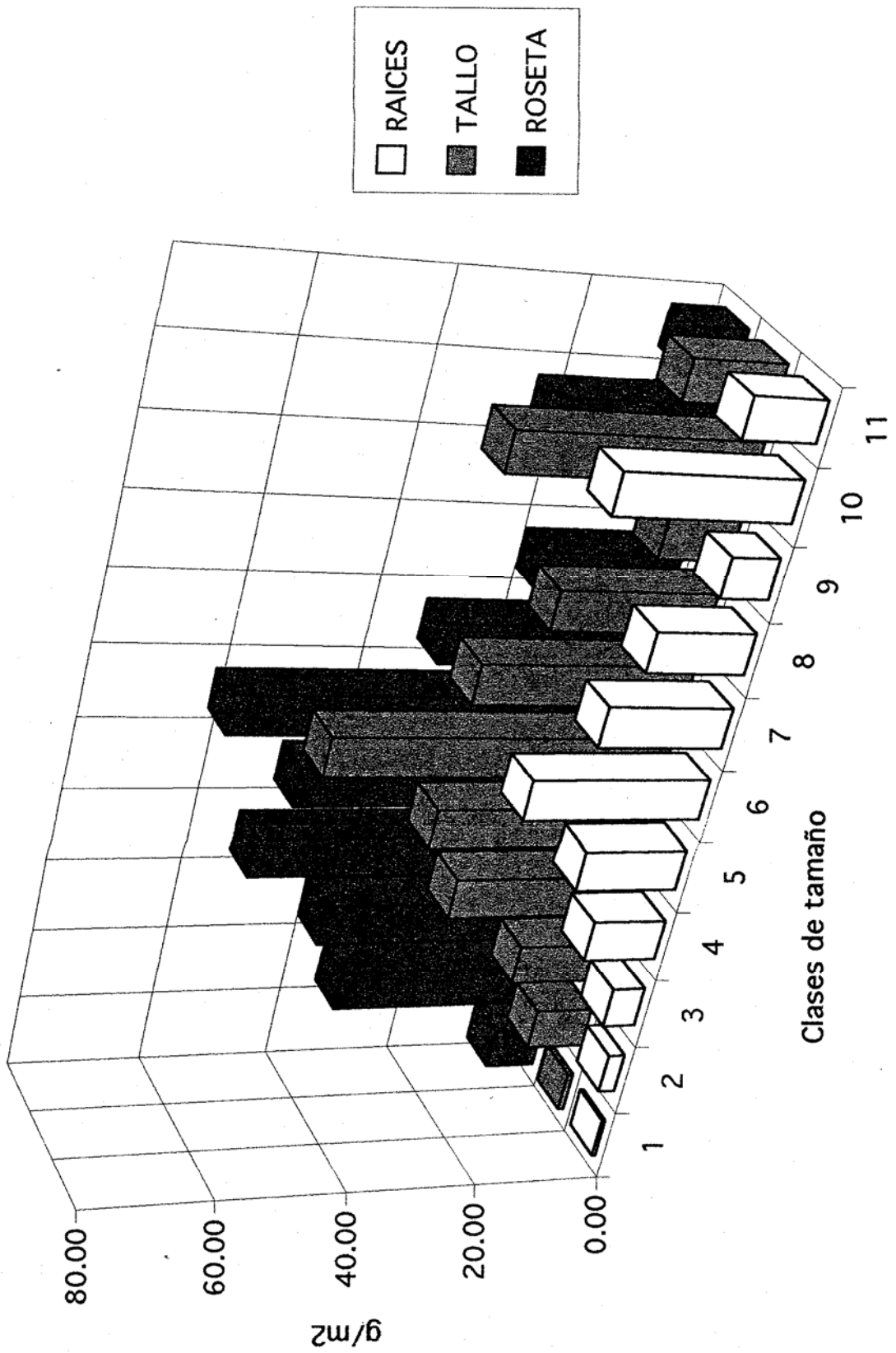
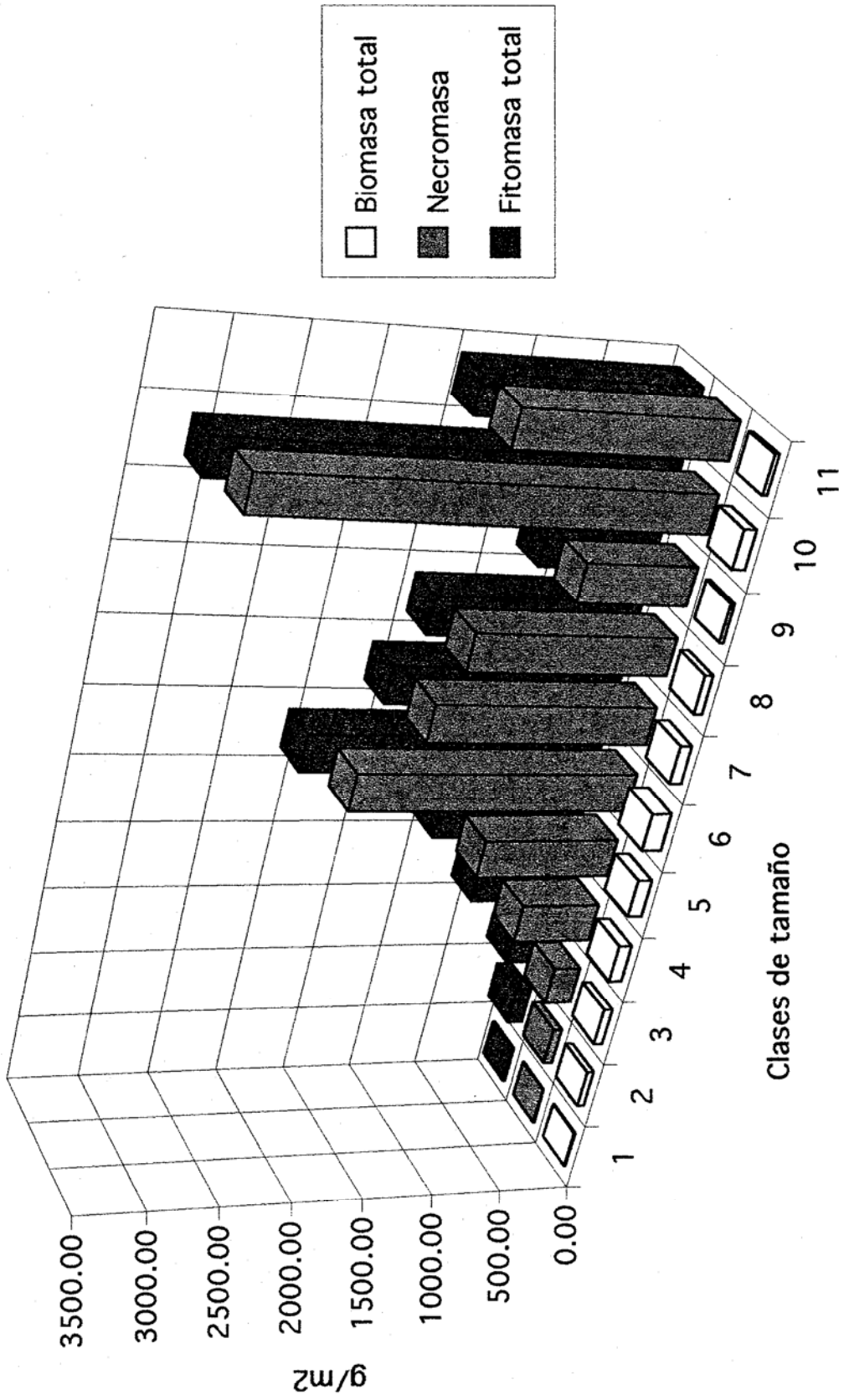


FIGURA 49.- Repartición de la Biomasa y la Necromasa por clases de tamaño - Población teórica en Mifafí - Caso "2-v".



(D) - Síntesis de Resultados - Producción, Fitomasa y Tasas de Renovación en la Población

En la TABLA 18 se presenta una síntesis de los valores globales de Producción y Fitomasa para cada población analizada. Se incluye además una estimación de las Tasas de Renovación de cada componente salvo para las estructuras reproductivas y la necromasa, de las cuales hablaremos posteriormente.

La producción total estimada, por los modelos presentados en este trabajo, en la población de Las Minas es de $107 \text{ g/m}^2/\text{año}$; en Mifafí es de $180 \text{ g/m}^2/\text{año}$; y en las poblaciones teóricas simuladas para el sitio de Mifafí es de $178 \text{ g/m}^2/\text{año}$ (Caso "1-i") y $203 \text{ g/m}^2/\text{año}$ (Caso "2-v"). El aporte de las rosetas foliares representa el 90-95 % de la producción total. El de los tallos es del orden del 3 %, para las raíces es de un 2 %, y el de las estructuras reproductivas (sólo en la población de Las Minas) alcanza a un 7 %. La producción global notablemente más alta estimada en las poblaciones de Mifafí (un promedio de $190 \text{ g/m}^2/\text{año}$) en comparación a la de Las Minas ($107 \text{ g/m}^2/\text{año}$) es consecuencia, en primer lugar, de las diferencias de los modelos matemáticos aplicados a los dos sitios, especialmente para la estimación de la producción de la roseta foliar (véase la Figura 14 y los comentarios que la acompañan en el texto), y en segundo lugar, de las diferencias en las estructuras poblacionales, lo cual ya fue discutido.

La Biomasa total estimada en Las Minas es de 301 g/m^2 ; en Mifafí, 690 g/m^2 (2,4 veces mayor que en Las Minas); y en los Casos teóricos "1-i" y "2-v", 627 y 740 g/m^2 , respectivamente (TABLA 18). En este caso, las diferencias entre las estimaciones para las poblaciones de Mifafí y la de Las Minas son consecuencia de:

Tabla 18.- Valores totales, a nivel de la población, de la producción global estimada, de los componentes de la Biomasa y la biomasa, y de las tasas de recambio de la biomasa, en las poblaciones de Mifafí y Las Minas, y en las poblaciones teóricas (casos "1-i" y "2-v") en Mifafí.

RESUMEN GLOBAL DE RESULTADOS:

FITOMASA (g/m ²)	LAS MINAS	MIFAFI	MIFAFI	
			Caso "1-i"	Caso "2-v"
ROSETA	133.23	304.34	305.81	344.68
TALLO	122.05	247.45	208.85	255.83
RAICES	30.61	138.60	112.17	139.82
REPRODUCCION	15.59 -	-	-	-
NECROMASA	2081.64	12026.46	9353.25	12024.77
Biomasa total	301.48	690.40	626.83	740.32
Fitomasa total	2383.12	12716.85	9980.08	12765.10

PPN (g/m ² /año)	LAS MINAS	MIFAFI	MIFAFI	
			Caso "1-i"	Caso "2-v"
ROSETA	95.60	172.77	170.12	193.67
TALLO	3.25	4.43	5.48	6.27
RAICES	0.79	3.15	2.68	3.25
REPRODUCCION	7.79 -	-	-	-
TOTAL	107.42	180.36	178.28	203.20

Tasa de renovación (años)	LAS MINAS	MIFAFI	MIFAFI	
			Caso "1-i"	Caso "2-v"
ROSETA	1.4	1.8	1.8	1.8
TALLO	37.6	55.8	38.1	40.8
RAICES	38.6	43.9	41.8	43.0
Biomasa total	2.8	3.8	3.5	3.6

(a) la aplicación, en el cálculo de la biomasa de la roseta, de los datos de la TABLA 5 (sección 3.1.2.1., aparte (B) (página 77).

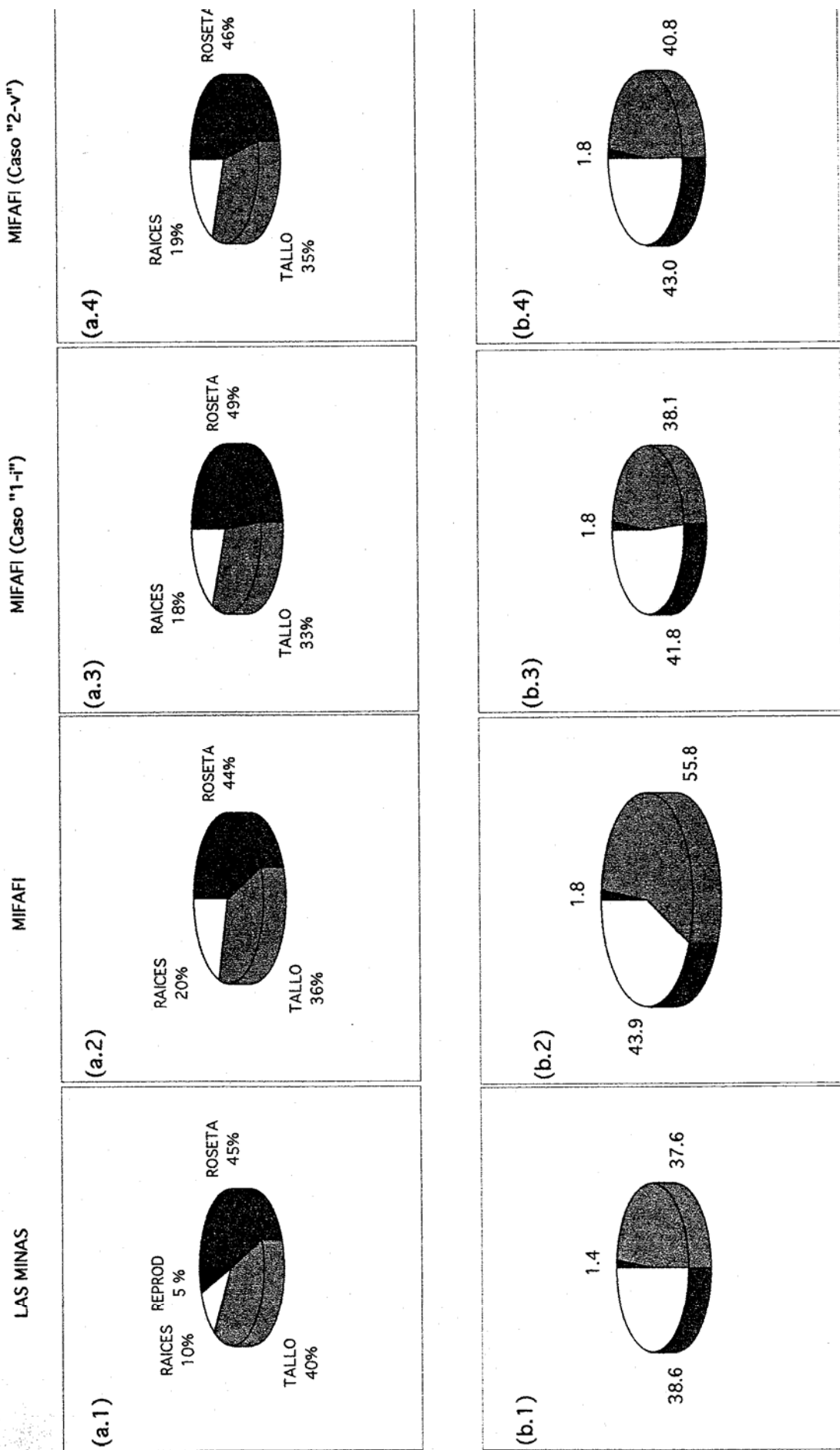
(b) del mayor peso específico foliar en individuos de Mifafí (FIGURA 15).

(c) y de las diferencias en las estructuras de tamaño entre poblaciones de ambos sitios (ver FIGURA 34: "Mifafí", "Las Minas", "Caso 1" y Caso 2").

La distribución porcentual de la biomasa a nivel poblacional (FIGURA 50, gráficas "a") indica que las rosetas dan cuenta del 44-49 % de la biomasa total de la población; los tallos, de un 33 a un 40 %; las raíces de un 10 a un 20 %; y las estructuras reproductivas de un 5 % (sólo para Las Minas). En Las Minas, la importancia relativa de las raíces (10 %) es menor que en Mifafí (18-20 %). Los tallos tienen una importancia relativa menor en Mifafí (33-36 %) que en Las Minas (40 %). Aparentemente no hay diferencias con respecto a las rosetas foliares.

La Necromasa, en la TABLA 18, corresponde a la masa de hojas muertas que rodea al tallo. En Las Minas alcanzó a un total de unos 2 kg/m²; en la muestra poblacional de campo en Mifafí, 12 kg/m², y en las poblaciones teóricas en Mifafí, 9 kg/m² (Caso "1-") y 12 kg/m² (Caso "2-v"). La diferencia tan grande (casi 5-6 veces más necromasa en Mifafí que en Las Minas) puede deberse a la fórmula utilizada en cada caso (véase FIGURA 3 del Apéndice). Sin embargo, esas regresiones fueron hechas sobre datos reales obtenidos de las cosechas de plantas en el campo. La otra causa de esa gran diferencia está relacionada con la mayor proporción de individuos de mayor tamaño en las poblaciones de Mifafí. De todas formas, con respecto a las regresiones de la FIGURA 3 del Apéndice,

FIGURA 50.- Distribución porcentual de la Biomasa (a) y Tasa de Renovación en años (b), por compartimientos de la planta (raíces, tallo y roseta) en poblaciones muestreadas (Las Minas y Mifafi) y "simuladas" (Casos "1-i" y "2-v" en Mifafi). En (a.1) se incluye el compartimiento reproductivo.



es posible que los extremos terminales (por encima de 100 cm de altura del tallo, que corresponde a la máxima altura obtenida para los individuos cosechados) de esas rectas estén sobreestimando la cantidad de necromasa foliar por individuo.

Para tener una idea de cuál puede ser ese error de sobreestimación, se hizo un breve cálculo, para la población teórica de Mifafí, Caso "1-i", en el sentido de suponer que todos los individuos mayores a 100 cm de tamaño tengan un promedio de 50 Kg de necromasa foliar por planta (véase en la FIGURA 3 del Apéndice, la intersección de "100 cm" en el eje "X" con aproximadamente "50000 g" en el eje "Y"). Si esto fuera así, el total para la necromasa en esa población (Caso "1-i") en la TABLA 18 no sería de 9353 g/m² sino del orden de 5000 g/m², lo cual indicaría una diferencia de 2.5 veces más necromasa en Mifafí que en Las Minas. Hay que tener en cuenta que, si bien es cierto que individuos de 200 cm de tamaño deberían tener una cantidad considerablemente mayor de necromasa que individuos de 100 cm (los cuales, de los cosechados en el campo, en el sitio de Mifafí, no tenían más de 16 Kg de necromasa), también es probable que una proporción algo mayor de esa necromasa en individuos más longevos (mayor tamaño), haya sido descompuesta, en relación con individuos de menor edad (menor tamaño). De todo esto puedo concluir que ese error de sobreestimación puede estar en el orden del 50-60 %. Esto implicaría que los totales para la necromasa foliar en las poblaciones de Mifafí de la TABLA 18 estén en el orden de 4000 a 5000 g/m², lo cual hace de todas formas una diferencia de 2 a 2.5 veces más necromasa foliar por m² en Mifafí que en Las Minas.

La tasa estimada de renovación del total de las rosetas foliares en las poblaciones de Mifafí fueron todas de 1.8 años, contra 1.4 años para Las Minas (TABLA 18, FIGURA 50,

gráficas "b"). Para los tallos, dichas tasas estuvieron en el orden de 40-50 años con tendencia aparente de mayores tasas en Mifafí que en Las Minas. La situación es algo más pareja para las raíces, con un orden de \approx 40 años para el reciclado de su biomasa.

Habría que decir aquí algo con respecto a las llamadas "tasas de renovación" de los tallos y las raíces. Las rosetas foliares después de una cierta edad o tamaño de la planta alcanzan una estabilización en su desarrollo, es decir, un número más o menos constante de hojas por roseta, lo que hace que las tasas de entrada (nuevas hojas) y salida de biomasa (muerte de hojas) a la roseta sean similares. En contraposición a esto, el incremento de peso de los tallos y las raíces con la edad (y por tanto, hasta cierto punto también, con el tamaño) no alcanza una estabilización. Son órganos de crecimiento acumulativo. Y lo son, porque la tasa a la cual acumulan peso (por crecimiento de nuevo tejido mediado por translocación de asimilados desde las hojas) es considerablemente mayor a la tasa de pérdida de peso por mortalidad, la cual en el caso de los tallos se manifiesta en el reciclado de su corteza. Desafortunadamente no fué posible en este trabajo dilucidar este punto. La situación para las raíces es bastante más compleja que esto, pues habría que tomar en cuenta la producción y muerte de raicillas, aspecto que no fué estudiado en detalle aquí.

La breve discusión precedente se enmarca a nivel del individuo. Si pasamos al nivel poblacional, hay que tomar en cuenta los factores de la dinámica demográfica (nacimiento y muerte de individuos de diferentes tamaños). Por tanto, si una población está en equilibrio, es decir, su número no aumenta ni disminuye, entonces podemos decir también que la biomasa de sus tallos y raíces permanece la misma, al menos durante el rango de tiempo en el que se supone que se

mantenga dicho equilibrio. Si esto es así, tiene sentido hablar de una "tasa de renovación" de los tallos y raíces.

El tiempo de renovación de la necromasa depende para su estimación de una medida de la tasa de descomposición de la misma. Esto no se hizo en este trabajo, pero sí en el de Lamotte et al. (1989). Este aspecto se trata en la sección 4. de "Discusión".

El tiempo de renovación de la biomasa reproductiva no se intenta aquí estimarla dividiéndola entre su producción anual, debido a que lo que se presenta como biomasa reproductiva es una representación del ciclo reproductivo de 1978-1979 según información de Monasterio (1986b). Como en ese mismo trabajo se indica, la variabilidad interanual en la magnitud del proceso reproductivo a nivel poblacional es bastante alta. Por eso no tiene mucho sentido estimar su tasa promedio de renovación en la población. Lo que sí es un hecho es que, a nivel individual la biomasa reproductiva permanece por un lapso de aproximadamente dos años. Pero esa permanencia en el individuo tiene un notable carácter discontinuo en el tiempo, pudiendo (en un extremo) ocurrir la reproducción al año siguiente, o transcurrir hasta 7 años o más de nula actividad reproductiva hasta que se desencadena el siguiente evento reproductivo.

Por último, habría que decir que las cifras para la tasa de renovación de la biomasa total en la TABLA 18 (alrededor de 3 a 4 años) enmascaran en realidad diferentes tasas de reciclado en compartimientos distintos en la población, como lo son las rosetas, los tallos y las raíces, y en consecuencia, hay que tomarlas con mucho cuidado.

3.2. PATRON DE ASIGNACION DE LA BIOMASA

En los resultados de esta sección (3.2.) y los de la sección siguiente (3.3.) no se presenta información sobre el componente de la reproducción debido a que en todos los individuos que se cosecharon, con el fin de hacer estos análisis, ninguno de los adultos mostraron estructuras reproductivas actuales en el momento de su colecta.

3.2.1. REPARTICIÓN EN DISTINTOS COMPARTIMIENTOS DE LA PLANTA

3.2.1.1. Análisis porcentual cualitativo

A.- Repartición de la Fitomasa

En base al procesamiento de los datos de las plantas cosechadas (sección 2.4.1. página 28) se muestra a continuación, para ambos sitios de Mifafí y Las Minas, un análisis en cantidades porcentuales de cómo se reparte la fitomasa total en los compartimientos de la roseta foliar, la necromasa foliar, el tallo y las raíces en *Espeletia timotensis*, en individuos de distintos tamaños, o, expresado en una escala temporal, a lo largo de su ciclo de vida (FIGURAS 51 y 52).

En esas gráficas no se observan diferencias notables en la distribución de la fitomasa entre los dos sitios. Examinando conjuntamente ambos gráficos, se destaca la preponderancia del compartimiento de la necromasa foliar, especialmente en individuos mayores a 10-20 cm de altura del tallo. A tamaños menores a éste, los recursos asignados a la roseta foliar son dominantes en relación al total. Las proporciones dedicadas a tallo y raíces son, comparativamente, bastante

FIGURA 51.- Repartición porcentual de los componentes de la fitomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí.

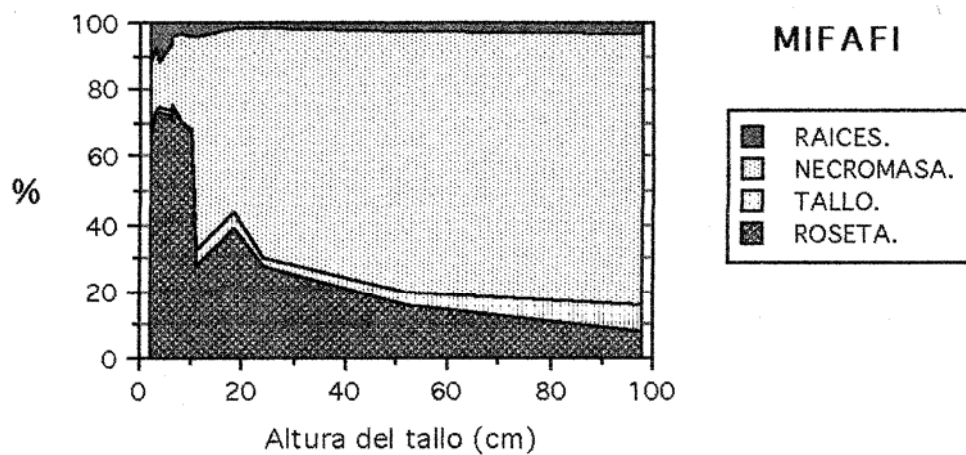
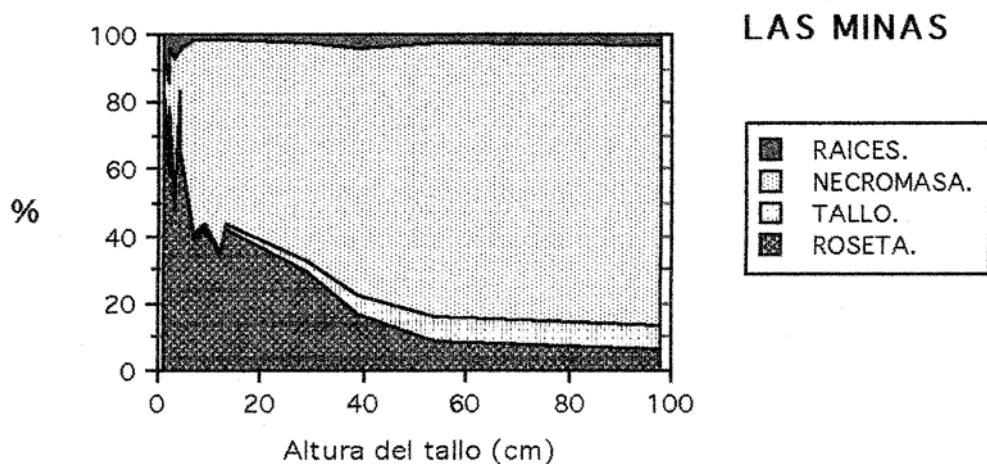


FIGURA 52.- Repartición porcentual de los componentes de la fitomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Las Minas.



menores; en individuos juveniles muy pequeños se observa un aumento de la importancia de las raíces, y, con respecto al tallo, su proporción relativa en la planta tiende a aumentar con su tamaño.

Un análisis más detallado de la distribución de la fitomasa, se hizo para los individuos ubicados en el rango de 0 a 10 cm de altura del tallo. Si volvemos a observar con cuidado las FIGURAS 51 y 52 poniendo especial atención a la "zona" del intervalo de 0 a 10 cm de altura del tallo, se podrá notar que hay unas variaciones muy sutiles en el gráfico de Las Minas (FIGURA 52) que no son fáciles de comparar con la misma "zona" en el gráfico de Mifafí (FIGURA 51). Para superar este escollo, se hizo una "amplificación" de esta zona para los dos sitios. Esto se muestra en las FIGURAS 53 y 54. Se puede ver con más claridad que los individuos de Mifafí en ese rango de tamaño (en su mayoría juveniles) asignan un porcentaje alto ($\approx 70 \%$) de su fitomasa total a la roseta foliar, mientras que individuos del mismo tamaño y fase del ciclo de vida en Las Minas, asignan un porcentaje más variable, pero en conjunto menor, a la roseta de hojas verdes. Además, se puede observar que el compartimiento de las raíces tiene una importancia similar en individuos juveniles de Mifafí y de Las Minas.

Volviendo a las FIGURAS 53 y 54, vemos que en ellas el "peso" o importancia porcentual del tallo en el patrón de distribución es difícil de detectar.

B.- Repartición de la Biomasa

Pero, otros modos de analizar esa misma información revela algunas diferencias interesantes. Por ejemplo, sacaremos del análisis el compartimiento de la necromasa foliar y analizaremos más en detalle cómo es la distribución de la

de distintos tamaños colectados en Mifafi. Análisis detallado en el rango de 0 a 10 cm de tamaño.

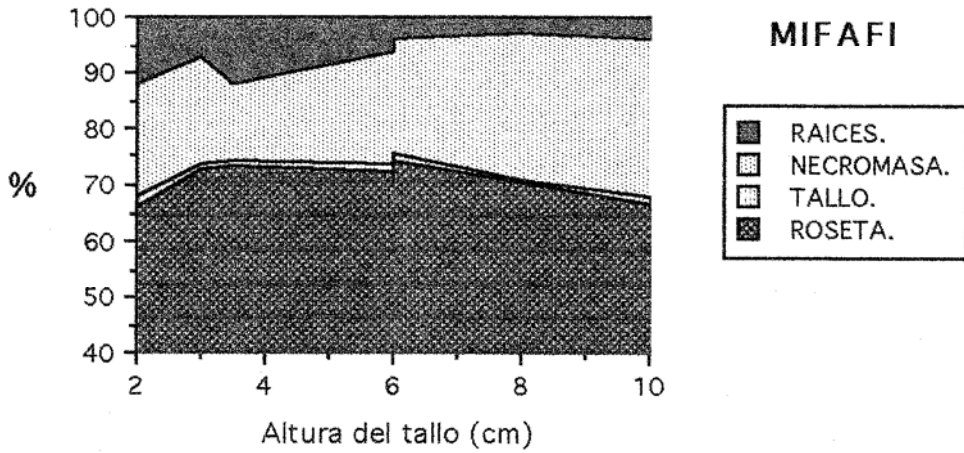
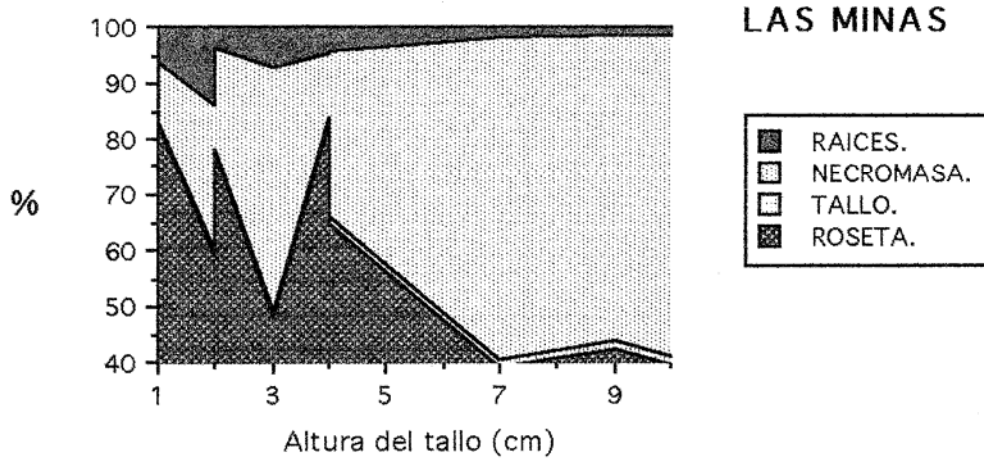


FIGURA 54.- Repartición porcentual de los componentes de la fitomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Las Minas. Análisis detallado en el rango de 0 a 10 cm de tamaño.



biomasa . En este caso el 100 % lo constituye la suma del peso seco de la roseta foliar, tallo y raíces. Graficando los porcentajes (en forma de área) de cada uno de estos compartimientos para todo el rango muestreado de tamaños, obtenemos las Figuras 55 y 56. En éstas se destacan varios aspectos:

Con respecto a la biomasa total el compartimiento de la roseta de hojas verdes es dominante. Esto se mantiene hasta que la altura del tallo de las plantas alcanza unos 50 cm para la población de Las Minas, o unos 80 cm para la de Mifafí. A partir de estos tamaños, el peso seco de la roseta foliar se hace menor al 50 % del total de la biomasa.

Los individuos de Las Minas de más de 40 cm de altura del tallo (FIGURA 56), asignan un porcentaje algo mayor de sus recursos de biomasa al compartimiento del tallo, en comparación con individuos del mismo tamaño en Mifafí (FIGURA 55). Para analizar la repartición porcentual en peso de las raíces y tallos en individuos más pequeños, se hizo un análisis detallado para individuos menores a 10 cm de tamaño. En Mifafí (FIGURA 57), el porcentaje de raíces sobre la biomasa total se mantiene en un 1-2 % para los individuos juveniles de 0 a 10 cm; en Las Minas (FIGURA 58), este porcentaje es más variable, manteniéndose en un 0,5 a 1 % hasta los 4 cm de altura del tallo, y luego aumentando notablemente hasta un 3-4 % en el intervalo de 4 cm a 10 cm.

3.2.1.2. Análisis porcentual estadístico

Se hicieron regresiones estadísticas sobre el % en peso seco de cada compartimiento dentro de la fitomasa total de la planta. Los resultados se muestran en las FIGURAS 59, 60, 61

FIGURA 55.- Repartición porcentual de los componentes de la biomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí.

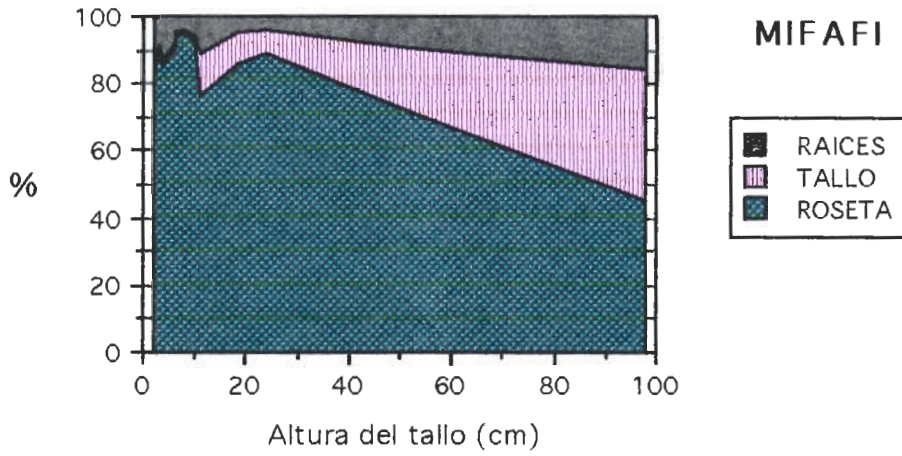


FIGURA 56.- Repartición porcentual de los componentes de la biomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Las Minas.

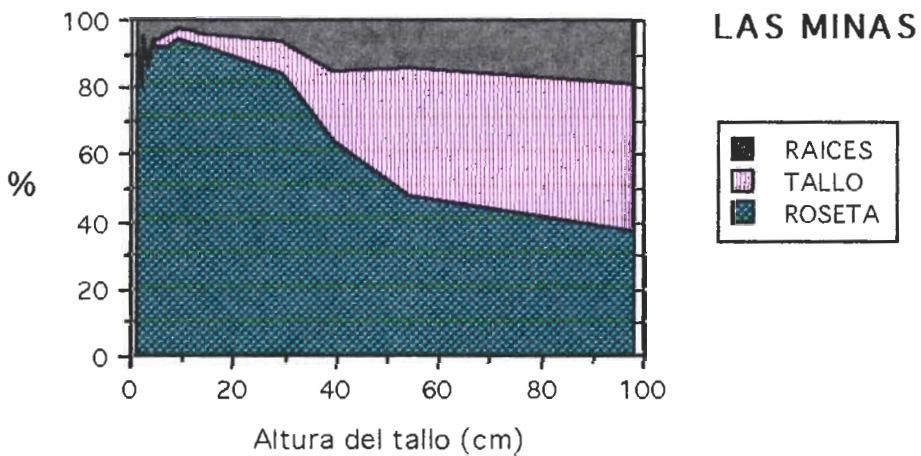


FIGURA 57.- Repartición porcentual de los componentes de la biomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí. Análisis detallado en el rango de 0 a 10 cm de tamaño.

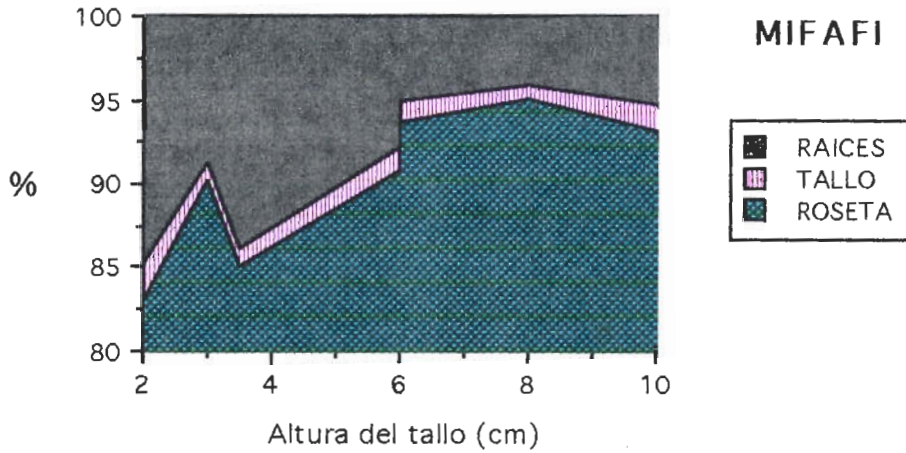


FIGURA 58.- Repartición porcentual de los componentes de la biomasa total en individuos de distintos tamaños colectados en Las Minas. Análisis detallado en el rango de 0 a 10 cm de tamaño.

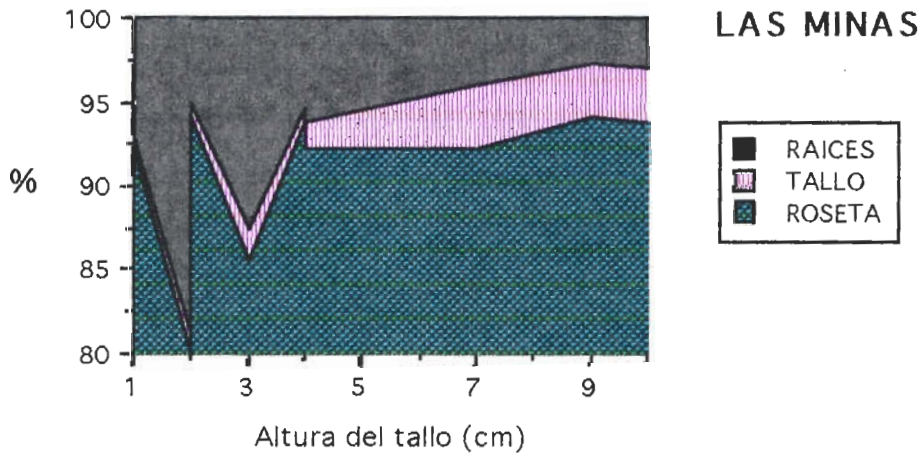


FIGURA 59.- Proporción del peso de la roseta sobre la fitomasa total. Comparación estadística entre individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

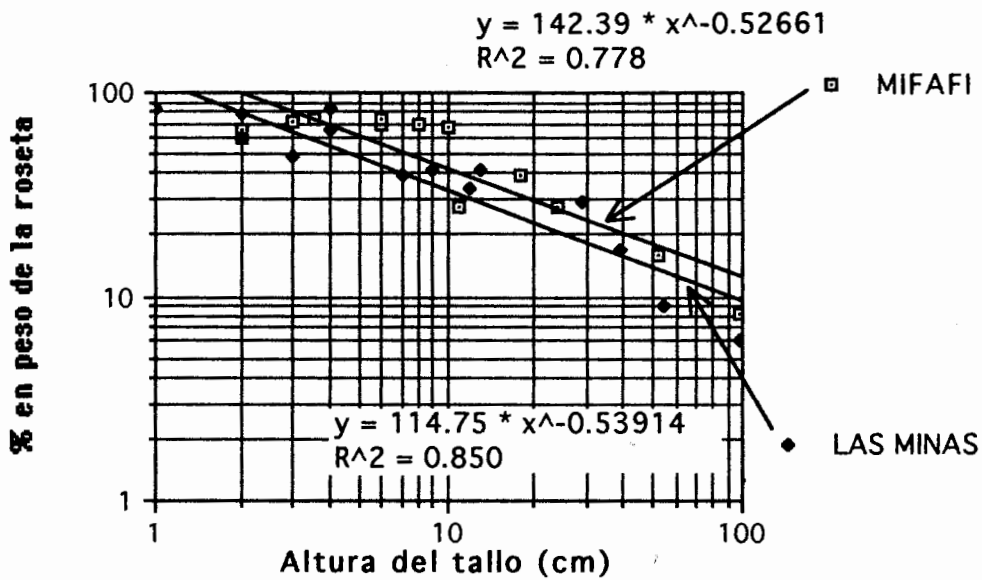


FIGURA 60.- Proporción del peso del tallo sobre la fitomasa total. Comparación estadística entre individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

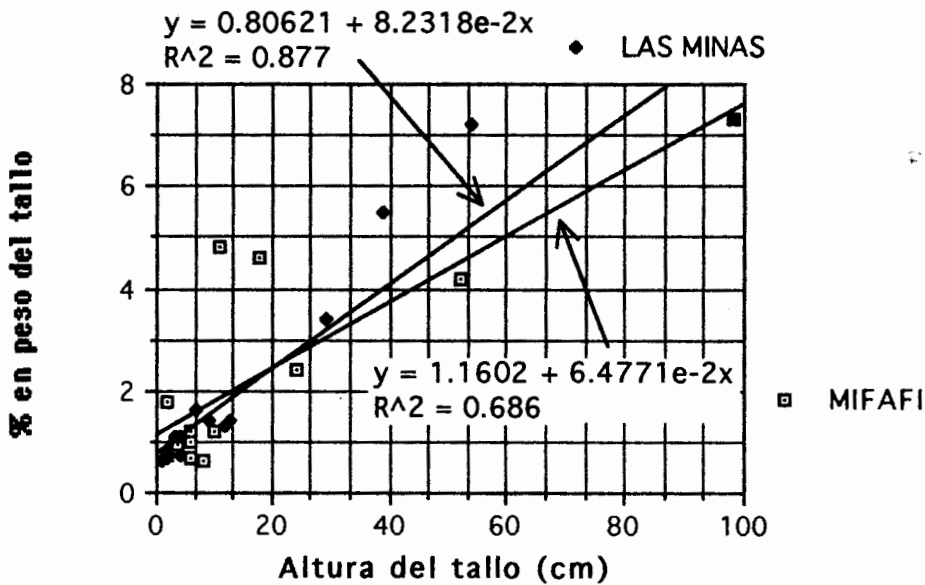


FIGURA 61.- Proporción del peso de la necromasa sobre la fitomasa total. Comparación estadística entre individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

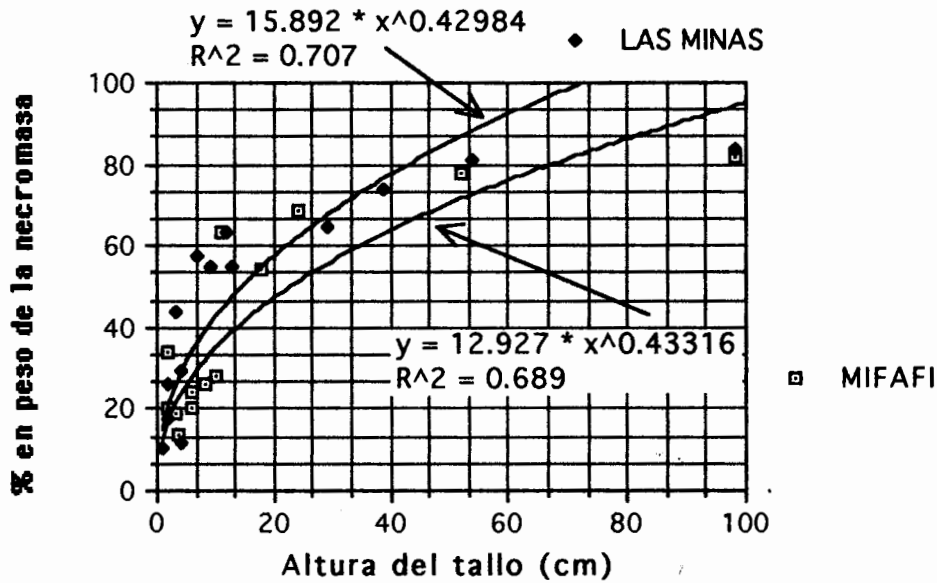
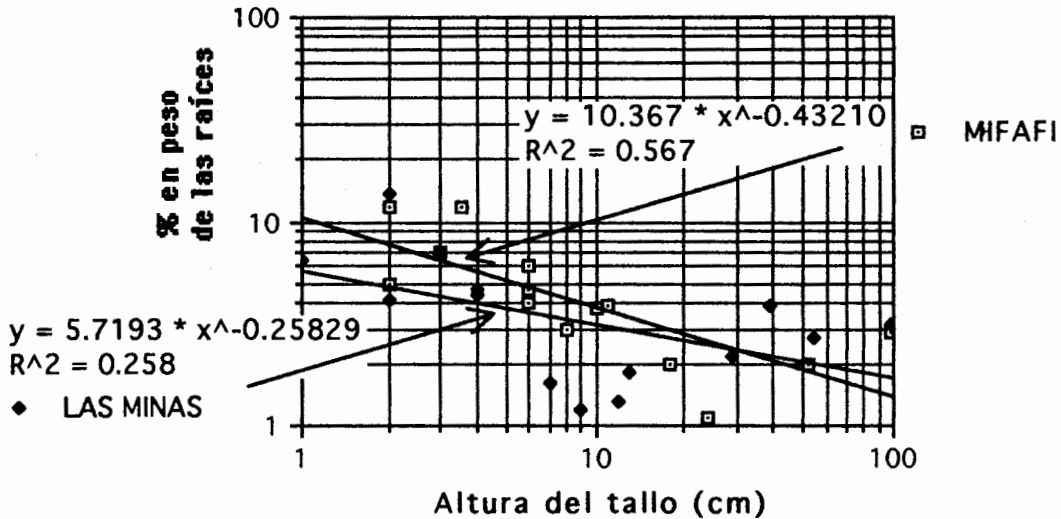


FIGURA 62.- Proporción del peso de las raíces sobre la fitomasa total. Comparación estadística entre individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.



y 62. De acuerdo a un análisis estadístico de las curvas en esas gráficas, no se encontraron diferencias significativas entre sitios en la proporción de cada compartimiento (roseta, tallo, raíces y necromasa) en la fitomasa total.

3.2.2. REPARTICIÓN EN LOS COMPONENTES AÉREO-SUBTERRÁNEO DE LA PLANTA

A lo largo del eje espacial vertical, la distribución de la fitomasa puede medirse por la proporción "fitomasa aérea/fitomasa subterránea" o su recíproco ("fitomasa subterránea/fitomasa aérea").

Dicha proporción no mostró diferencias para los individuos de ambos sitios (Mifafí y Las Minas), considerando todo el rango de tamaños (FIGURA 63).

Cuando se consideró sólo el rango de tamaños de 0 a 20 cm (en su mayoría individuos juveniles) se encontró lo siguiente:

La proporción "fitomasa aérea/fitomasa subterránea" no muestra diferencias para individuos muy pequeños (≤ 5 cm de altura del tallo) de ambos sitios (Mifafí y Las Minas), pero para individuos entre 5 y 20 cm de altura del tallo, esa proporción es menor (mayor importancia relativa de las raíces) en el sitio más extremo y más alto de Mifafí, que lo observado en el sitio de Las Minas, para el mismo rango de tamaños (FIGURA 64).

Un aspecto importante de esta figura es que, en el rango de tamaños de 0 a 20 cm de altura del tallo, se observa en Las Minas un aumento significativamente mayor en la proporción "fitomasa epígea/fitomasa hipógea" (mayor pendiente de la recta) que lo que se observa en Mifafí. Un análisis

FIGURA 63.- Relación entre la fitomasa hipógea y epígea en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

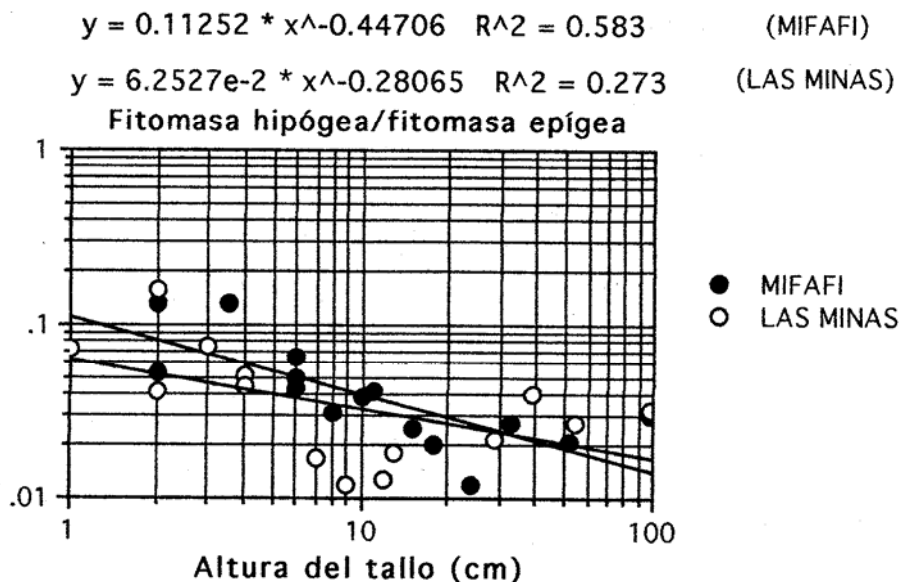


FIGURA 64.- Relación entre la fitomasa epígea y la fitomasa hipógea, para individuos menores a 20 cm de tamaño en las poblaciones de Mifafí y Las Minas. MIFAFI: $Y = 2.272 * X + 6.111$; $r^2 = 0.802$; $P < 0.001$. LAS MINAS: $Y = 5.695 * X + 4.937$; $r^2 = 0.747$; $P < 0.005$. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.

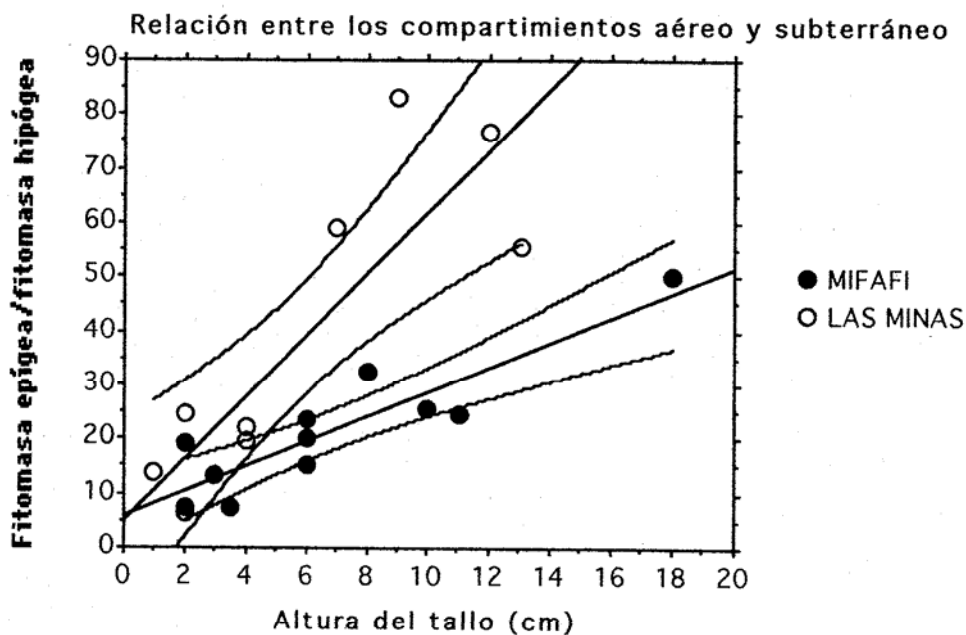


FIGURA 65.- Relación entre la fitomasa de raíces y la biomasa foliar en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

$$y = 8.7343e-2 + 4.2337e-3x \quad R^2 = 0.643 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 7.5653e-2 + 6.3785e-3x \quad R^2 = 0.763 \quad (\text{LAS MINAS})$$

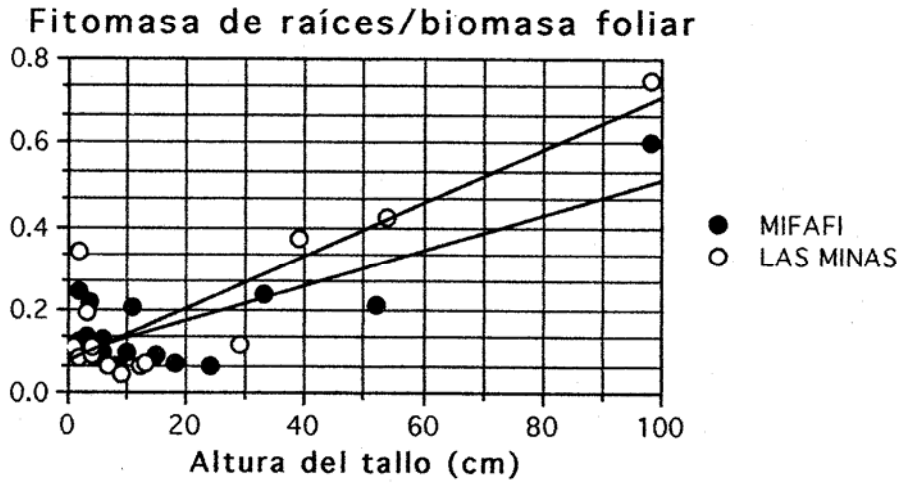
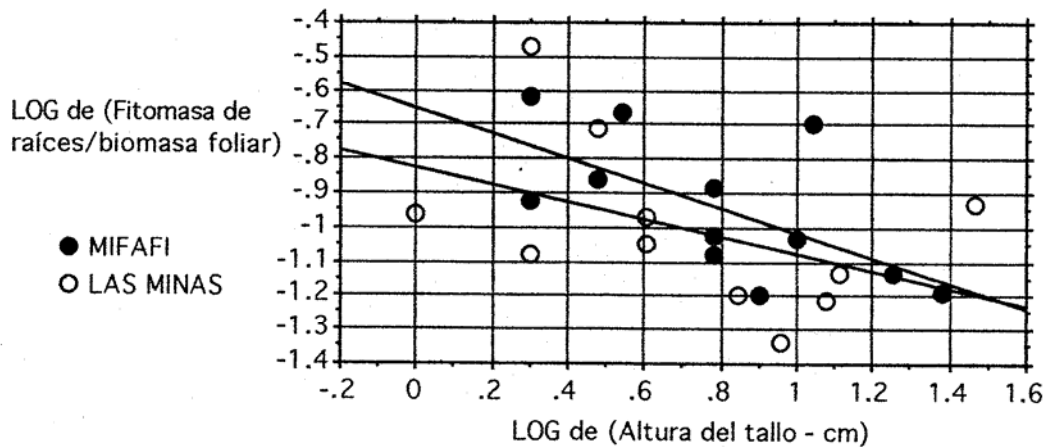


FIGURA 66.- Relación entre la fitomasa de raíces y la biomasa foliar en individuos menores a 30 cm de tamaño en las poblaciones de Mifafí y Las Minas. MIFAFI: $\log(Y) = -0.363 * \log(X) - 0.654$; $r^2 = 0.384$; $p = 0.0318$. LAS MINAS: $\log(Y) = -0.252 * \log(X) - 0.829$; $r^2 = 0.197$; $p = 0.1711$.



estadístico diseñado para probar la significación de las diferencias entre las pendientes de las regresiones (Sokal y Rohlf 1981, Box 14.8) mostró *diferencias significativas* ($F_s = 9,02$; $P < 0.005$) entre Mifafí y Las Minas en lo que respecta a la variación de la proporción "fitomasa epigea/fitomasa hipógea" con la "altura del tallo", en el rango ya indicado.

3.2.3. REPARTICIÓN DE LA FITOMASA HACIA FUNCIONES ESPECÍFICAS

3.2.3.1. Relaciones "raíces - hojas verdes"

Un aspecto que merece atención es investigar la inversión que tiene que hacer una planta en raíces para garantizar un suministro adecuado de agua y nutrientes hacia las hojas. Un modo de averiguarlo es midiendo la proporción "fitomasa de raíces/biomasa foliar". Entre las muestras de individuos de Mifafí y Las Minas (entre 0 y 100 cm de tamaño) no hay diferencias significativas en dicha proporción (FIGURA 65). Conviene observar que dentro del rango de 0 a 30 cm, individuos de distintos tamaños muestran valores similares. Pero, más allá de ese rango, especialmente por encima de 50 cm de altura del tallo sí se evidencia la tendencia al aumento de dicha proporción. Este aumento es causado simplemente porque la biomasa de la roseta ya se ha estabilizado en su desarrollo, mientras que la fitomasa de las raíces siempre está en aumento (órganos acumulativos en su desarrollo).

Un análisis más detallado de la proporción "fitomasa de raíces/biomasa foliar" para el rango de 0 a 30 cm se muestra en la FIGURA 66. Allí tampoco se observan diferencias

FIGURA 67.- Relación entre la biomasa asimilatoria y no asimilatoria en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

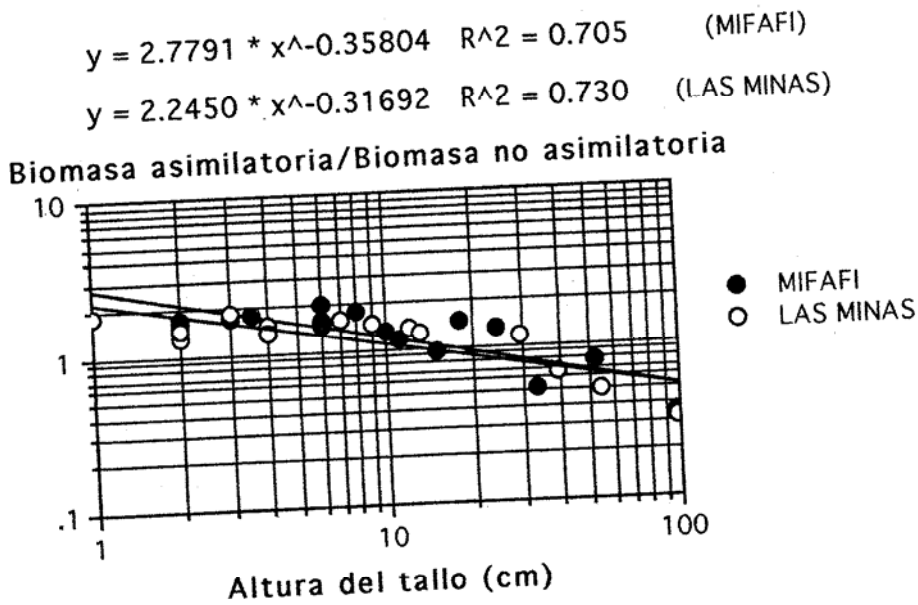
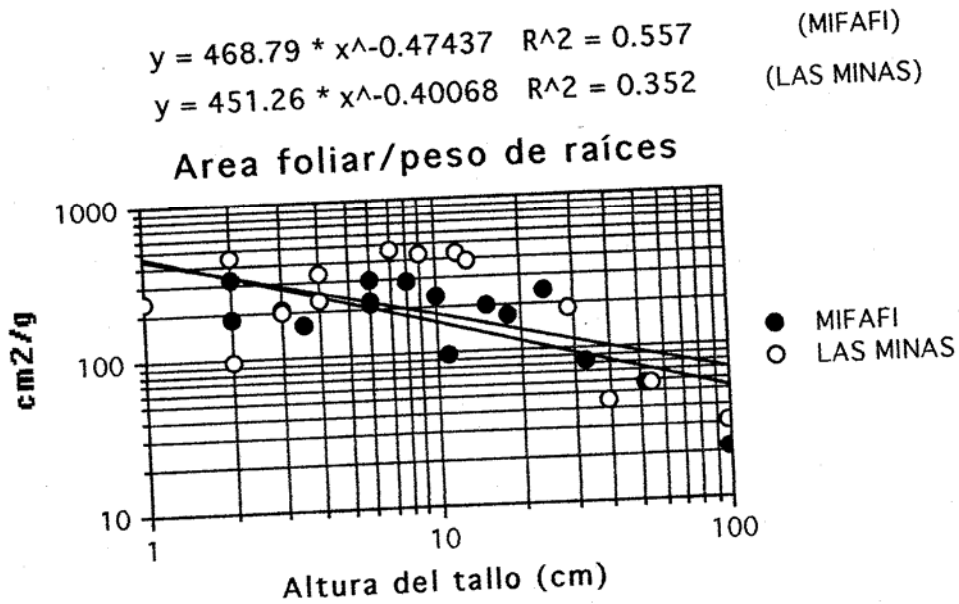


FIGURA 68.- Relación entre el área foliar y el peso de las raíces en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.



relevantes entre Mifafí y Las Minas.

3.2.3.2. Relaciones "Biomasa asimilatoria-Biomasa no asimilatoria"

Considerando la biomasa asimilatoria como el peso de las hojas verdes de la roseta, y la biomasa no asimilatoria como la suma del peso de: 1) las hojas muy jóvenes no verdes, 2) los pecíolos foliares, 3) el tallo y 4) las raíces, se calculó la proporción "Biomasa asimilatoria-Biomasa no asimilatoria". Esta razón mide en forma relativa la cantidad de tejido fotosintético (en gramos) necesario para mantener una cantidad "unitaria" (un gramo) de biomasa no asimilatoria. La idea es ver si hay diferencias para plantas de un mismo tamaño en ambas poblaciones (Mifafí y Las Minas). Los resultados fueron negativos en ese sentido (FIGURA 67). Basta con indicar que se observa la tendencia esperada a lo largo del ciclo de vida (en individuos de distintos tamaños), es decir, que dicha proporción es mayor en individuos juveniles pequeños (alrededor de 2 o 3, para un tamaño de 1 cm) y bastante menor en individuos adultos (un poco más de 0.5 para un tamaño de 100 cm). Una diferencia de 6 a 4 veces entre ambos extremos de tamaño.

3.2.3.3. Relaciones "Area foliar - raíces"

La relación entre el área foliar y el peso de las raíces puede ser otra manera de examinar lo planteado en la sección 3.2.3.1., página 147. Dicha proporción puede verse como "la cantidad de superficie transpiradora y captadora de CO₂ (área foliar) que está asociada a una unidad de tejido captador de agua y nutrientes (raíces)". Los resultados no muestran diferencias significativas entre ambas poblaciones de Mifafí y

FIGURA 69.- Relación entre el peso de las raíces y el peso del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

$$y = 21.131 * x^{-1.0108} \quad R^2 = 0.798 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 12.777 * x^{-0.86242} \quad R^2 = 0.847 \quad (\text{LAS MINAS})$$

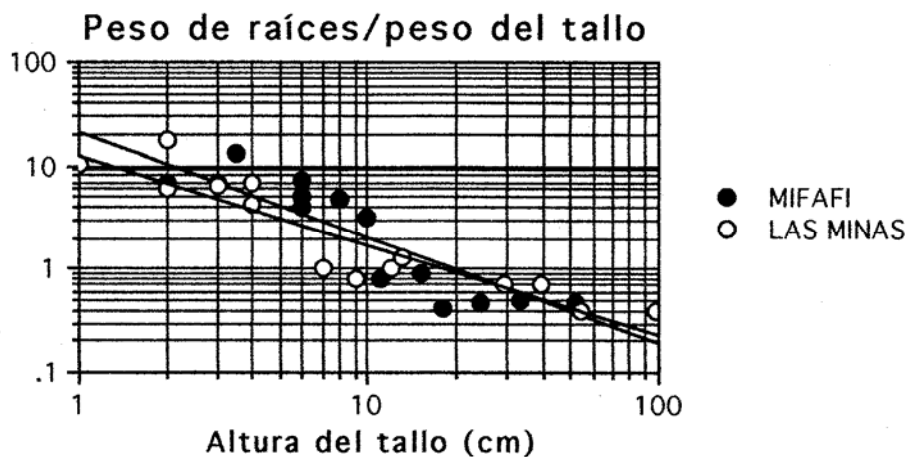
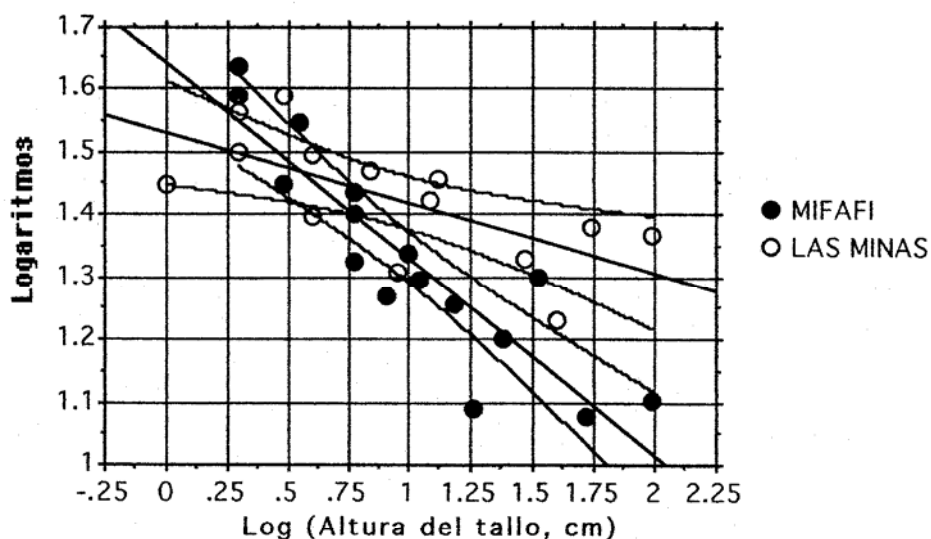


FIGURA 70.- Relación entre el área foliar y la biomasa asimilatoria en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.

Area foliar (cm²)/Biomasa Asimilatoria (g)



Las Minas (FIGURA 68). Las pendientes de las rectas muestran la tendencia esperada: dicha proporción es mayor en individuos juveniles pequeños, y menor en adultos intermedios a grandes. Otra vez, las regresiones sobre el rango total de tamaños (0 a 100 cm) ocultan diferencias interesantes. Por ejemplo, hasta un tamaño de aproximadamente 30 cm, cualquier individuo puede tener valores semejantes para esa proporción [las fluctuaciones en la distribución de los puntos puede deberse parcialmente a un cierto error, igual para todos, en la estimación del peso de las raíces]. Sólo para individuos mayores a 40 cm dicha proporción tiende a disminuir con el tamaño del individuo. Sintetizando, a medida que los individuos de *Espeletia timotensis* crecen y se van desarrollando, el desarrollo del compartimiento foliar va más o menos parejo con el desarrollo de las raíces, hasta que alcanzan un tamaño de 40-50 cm, cuando la estabilización del desarrollo de la roseta hace que dicha proporción realmente empiece a disminuir (porque las raíces siguen acumulando tejido).

3.2.3.4. Relaciones "raíces - tallo"

La proporción "peso de raíces/peso del tallo" refleja la relación entre la cantidad de tejido captador de agua y nutrientes por unidad de tejido conductor (y almacenador) de dichos elementos. Como los dos compartimientos (raíces y tallos) son de desarrollo acumulativo, la relación entre ellos indicaría quién acumula más o si acumulan lo mismo a lo largo del ciclo de vida. Los resultados arrojan la conclusión de que, en *Espeletia timotensis*, la tasa a la que se acumulan los tejidos del tallo es mayor a la tasa de acumulación de tejido de raíces (FIGURA 69) debido a que la proporción "raíz/tallo" disminuye con el tamaño de la planta.

FIGURA 71.- Relación entre el peso de la necromasa y el peso del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

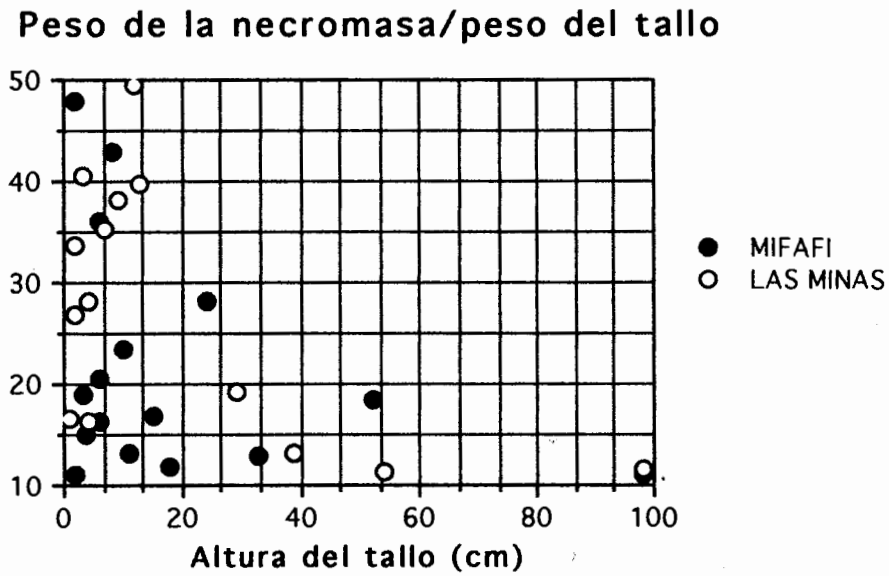
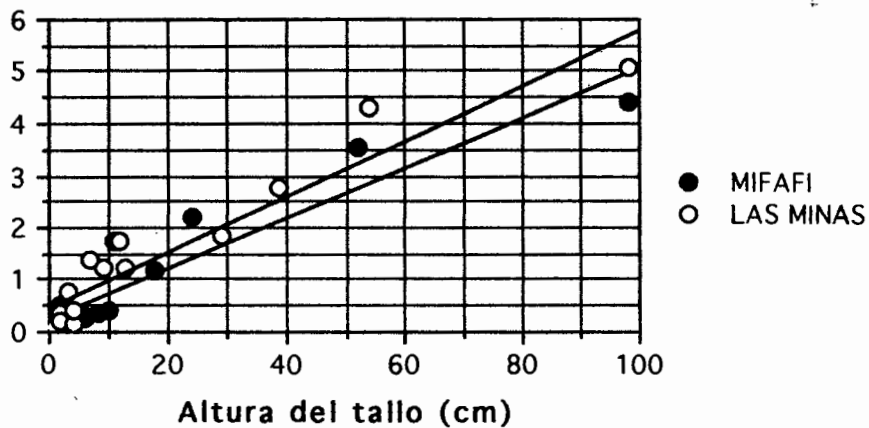


FIGURA 72.- Relación entre el peso de la necromasa y el peso de la biomasa en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

$$y = 0.27454 + 4.8062e^{-2x} \quad R^2 = 0.874 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 0.48658 + 5.3317e^{-2x} \quad R^2 = 0.907 \quad (\text{LAS MINAS})$$

Peso de la necromasa/Peso de la biomasa



Además, no hay diferencias apreciables entre las poblaciones de Mifafí y Las Minas en este aspecto. Conviene hacer observar los grandes cambios en el ciclo de vida. La biomasa de las raíces de individuos juveniles muy pequeños (1-3 cm) es alrededor de 10-20 veces mayor que la del tallo, mientras que en individuos adultos (30 a 100 cm) sólo alcanza a la mitad. Una diferencia de 20 a 40 veces entre ambos extremos de tamaños. Aquí puede influir parcialmente el hecho de que, sin duda, hubo subestimación del peso de las raíces, especialmente en individuos de mayor tamaño.

3.2.3.5. Relaciones "Area foliar (cm^2) - Biomasa Asimilatoria (g)"

Esta relación (FIGURA 70), aunque de una manera algo distinta, ya fue examinada anteriormente en la FIGURA 15, en la que se grafica el "peso específico foliar" (gramos de hoja por cm^2 de superficie foliar). En este caso (FIGURA 70) es la relación recíproca, la cual se puede tratar de forma similar. Lo que se extrae de las FIGURAS 15 y 70 es que las hojas de los individuos (mayores a 10 cm de tamaño) de Mifafí son significativamente más pesadas por unidad de área, que las de individuos de tamaño equivalente en Las Minas.

3.2.3.6. Relaciones "Necromasa - tallo"

La relación entre el peso de la necromasa y el peso del tallo para cada individuo, en las muestras de plantas cosechadas en Mifafí y Las Minas, se presenta en la FIGURA 71. Los intentos de ajustar dichos puntos a algún tipo de curva no dieron resultado. Pero, hay aspectos interesantes a observar. Los individuos entre 0 y 20 cm muestran una gran variabilidad en este aspecto: entre 10 a 50 veces el peso del tallo en

Minas. MIFAFI: $Y = 221.238 * X - 1142.202$; $r^2 = 0.968$; $P < 0.0005$; LAS MINAS: $Y = 146.699 * X - 773.686$; $r^2 = 0.978$; $P < 0.0005$.Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.

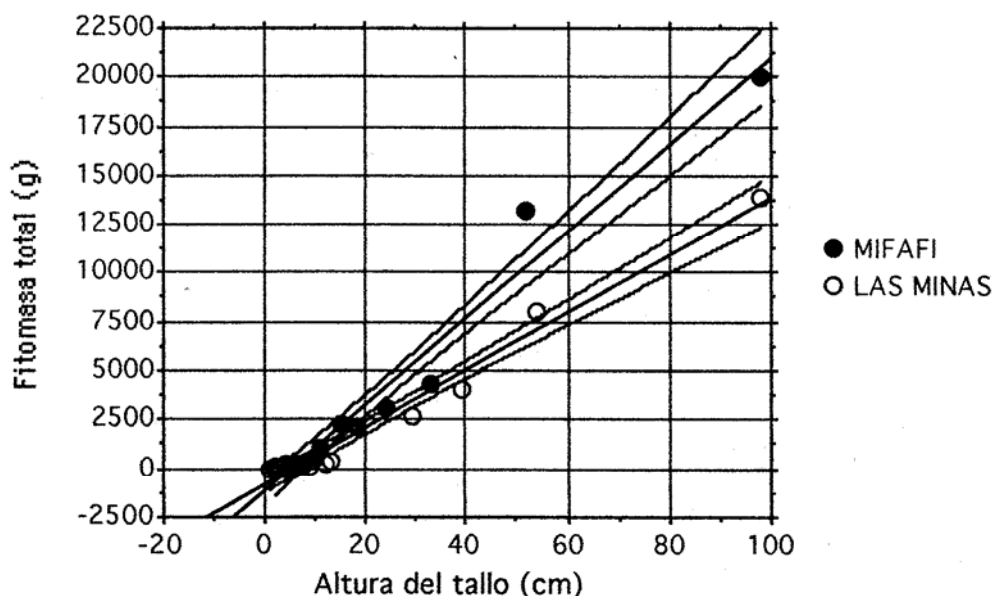
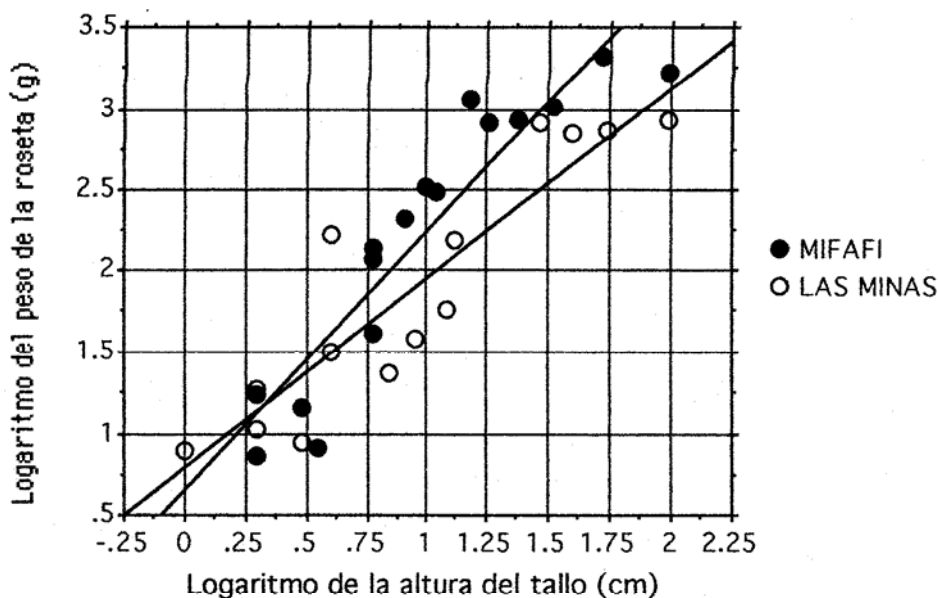


FIGURA 74.- Peso de la roseta en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafi y Las Minas. MIFAFI: $\log(Y) = 1.592 * \log(X) + 0.649$; $r^2 = 0.853$; $p < 0.0005$; LAS MINAS: $\log(Y) = 1.174 * \log(X) + 0.785$; $r^2 = 0.827$; $p < 0.0005$.



necromasa foliar. Esa variación disminuye, para individuos entre 30 y 60 cm, a un rango de 10 a 20 veces. para los únicos individuos de 98 cm en cada sitio, la proporción es de un poco más de 10 veces. Este análisis gráfico-cualitativo nos lleva a sugerir que hay una tendencia a una menor importancia relativa de la necromasa foliar respecto al tallo, a medida que aumenta el tamaño de la planta.

3.2.3.7. Relaciones "Necromasa - Biomasa"

La proporción de necromasa foliar a biomasa total (hojas verdes, tallo y raíces) aumenta linealmente con el incremento en tamaño de la planta (FIGURA 72) para ambos sitios (Mifafí y Las Minas), no observándose diferencias significativas entre ellos.

Podemos decir entonces que, a medida que la planta crece hay una tendencia a que la misma (considerada como un "microecosistema isla") tienda a acumular materia muerta en forma de hojarasca en pie a una tasa mayor al incremento de la biomasa total. Pero en cuanto muere y cae al suelo, ya no hay más incremento de biomasa y la necromasa continúa su descomposición (ya iniciada mientras la planta estaba viva) a una tasa mayor por su contacto con el suelo y la consecuente mayor humedad.

3.3. DINAMICA GLOBAL DE CRECIMIENTO

3.3.1. CAMBIOS EN LOS DISTINTOS COMPONENTES DE LA FITOMASA TOTAL A LO LARGO DEL CICLO DE VIDA

La fitomasa total por planta es significativamente mayor en

la población de Mifafí que en la de Las Minas, salvo en los individuos menores a aproximadamente 20 cm de tamaño, para los cuales no hay diferencias entre sitios (FIGURA 73).

La biomasa de la roseta foliar por planta no presentó diferencias significativas entre sitios para todo el conjunto de la muestra de individuos cosechados (FIGURA 74). Sin embargo, este análisis estadístico oculta un hecho significativo: los últimos dos individuos más grandes cosechados en cada sitio tenían 52 y 98 cm de tamaño en Mifafí, y 54 y 98 cm en Las Minas (véase en la FIGURA 73 los últimos dos círculos para cada sitio). En la FIGURA 74 se puede ver que estos individuos son los que están en las abscisas con valores un poco menores a 1.75 (logaritmo decimal de 56) y 2.0 (logaritmo decimal de 100). El peso correspondiente de la roseta para los dos individuos más grandes de Mifafí están en el orden de 1700 y 2000 g. En cambio, para Las Minas, dicho peso está alrededor de 700 y 900 g. Justamente en este rango de tamaños (a partir de 50 cm de altura del tallo) el tamaño (y por tanto el peso) de las rosetas tiende a estabilizarse. Es curioso que el peso de las rosetas más grandes cosechadas en Mifafí resultaron tener más del doble del peso que las correspondientes en Las Minas. Lamentablemente un número "apropiado" (desde un punto de vista estadístico) de individuos de estos tamaños o mayores, no fue posible cosechar y procesar por las razones dadas en la sección 2.4.3.3., página 37. Esto impide probar o demostrar estadísticamente que, al menos para los individuos adultos de tamaño superior a 50 cm, las rosetas en Mifafí son más pesadas que las de Las Minas. Pero, tomando en cuenta otras evidencias dadas al final de la sección 3.1.2.1. (B) (página 75), es muy probable que, luego de la estabilización de su desarrollo, las rosetas en Mifafí tengan una biomasa significativamente mayor que en Las Minas (véase el ajuste logístico al peso de la roseta, TABLA 5, sección 3.1.2.1.

FIGURA 75.- Peso de la roseta en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. Ajuste logístico a los datos (TABLA 5).

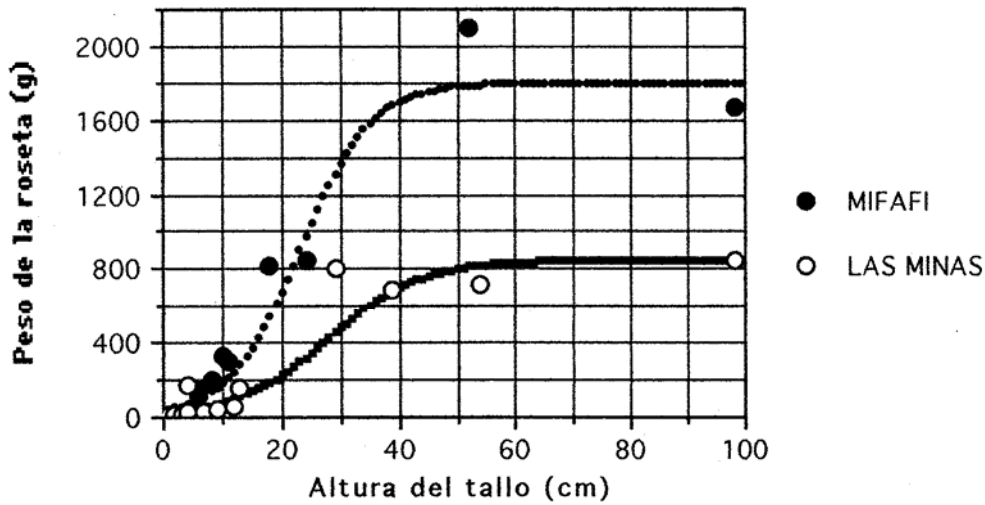
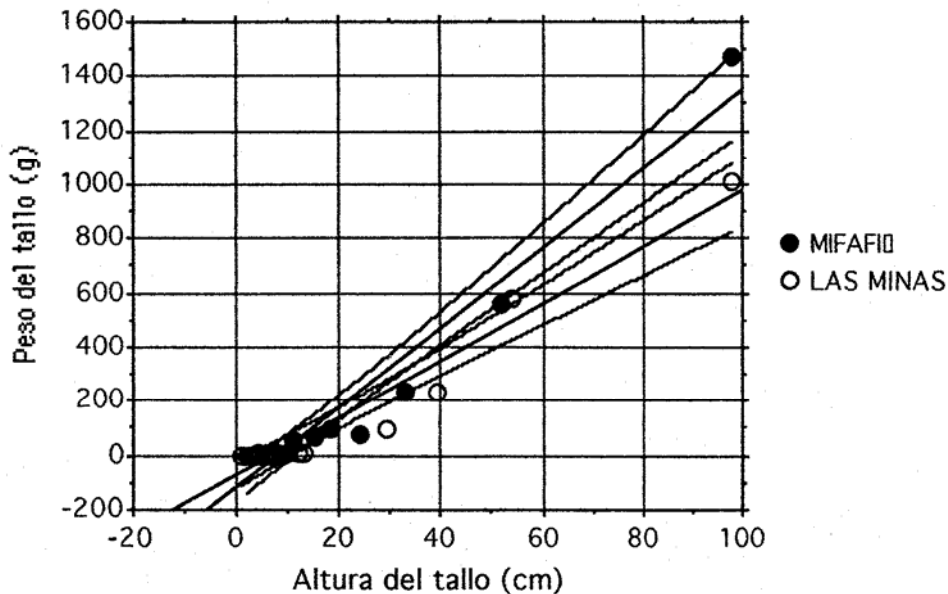


FIGURA 76.- Peso del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. MIFAFÍ: $Y = 14.694 * X - 113.208$; $r^2 = 0.950$; $P < 0.0005$; LAS MINAS: $Y = 10.488 * X - 70.454$; $r^2 = 0.948$; $P < 0.0005$. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.



(B) (página 77), y FIGURA 75 en esta misma sección).

La biomasa del tallo por planta fue mayor en Mifafí con respecto a Las Minas, pero sólo para individuos mayores a aproximadamente 40 cm de tamaño (FIGURA 76).

El peso seco de la necromasa foliar en pie por planta mostró valores significativamente mayores en Mifafí en comparación con Las Minas, salvo los individuos menores a aproximadamente 25 cm de tamaño, entre los cuales no hay diferencias entre sitios (FIGURA 77).

La fitomasa subterránea o de raíces por planta presentó valores mayores en Mifafí en relación a Las Minas sólo para plantas mayores a aproximadamente 40 cm (FIGURA 78).

Los resultados anteriores indican una tendencia más o menos persistente en relación a que individuos de la población de Mifafí, en su mayoría adultos de tamaño intermedio a alto, muestren una mayor fitomasa total o por compartimiento en comparación a individuos de tamaño comparable en la población de Las Minas. Esta tendencia es más marcada para la Fitomasa Total y la Necromasa Foliar en Pie, menos acentuada para los compartimientos de Tallo y Raíces, y con respecto a la Roseta Foliar inexistente estadísticamente (salvando los comentarios ya hechos a este último punto). Un rasgo común es que en prácticamente todos los individuos juveniles no se observó diferencia alguna entre sitios con respecto al asunto analizado.

Si observamos los resultados para la fitomasa total por planta (FIGURA 73), es interesante notar que el compartimiento que puede estar produciendo las mayores diferencias es la necromasa foliar, puesto que es el que contribuye en mayor grado a la fitomasa total.

FIGURA 77.- Peso de la necromasa en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. MIFAFI: $Y = 178.851 * X - 1137.988$; $r^2 = 0.961$; $P < 0.0005$; LAS MINAS: $Y = 121.073 * X - 724.354$; $r^2 = 0.969$; $P < 0.0005$. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.

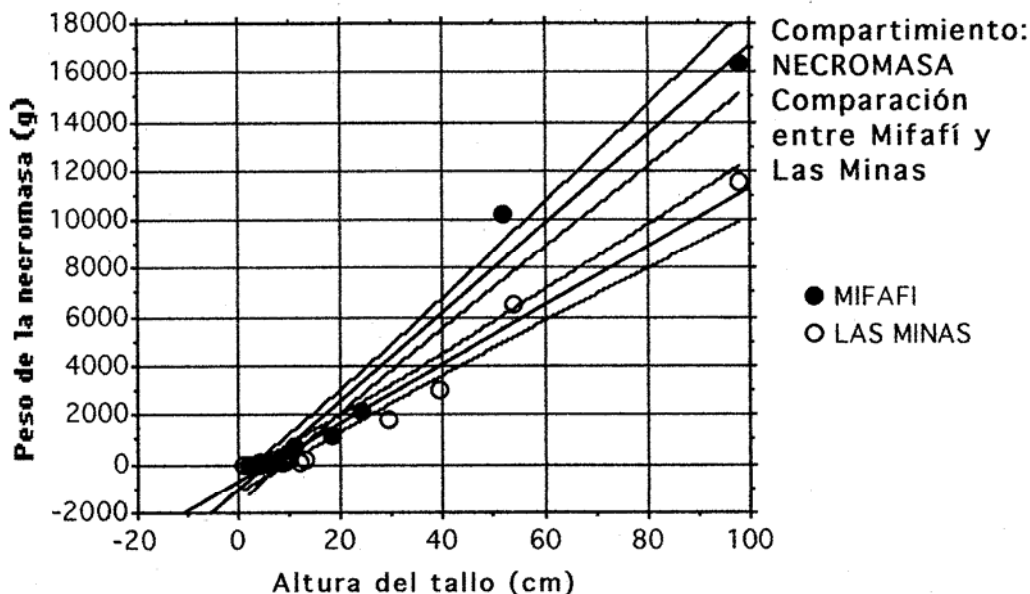


FIGURA 78.- Peso de las raíces en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. MIFAFI: $Y = 5.883 * X - 35.333$; $r^2 = 0.966$; $P < 0.0005$; LAS MINAS: $Y = 4.439 * X - 24.297$; $r^2 = 0.972$; $P < 0.0005$. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.

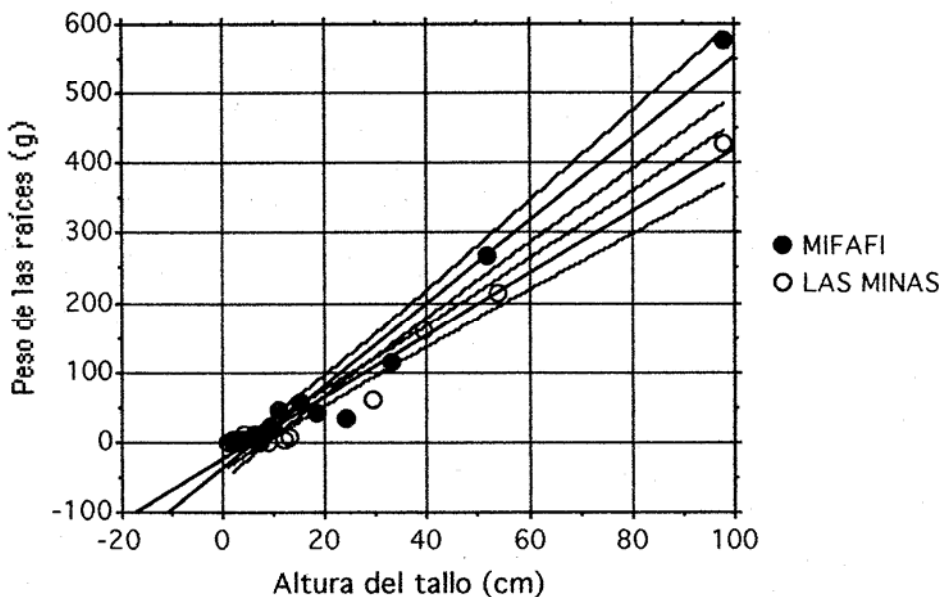


FIGURA 79.- Número de hojas por roseta en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafi y Las Minas. Ajuste logístico (TABLA 6).

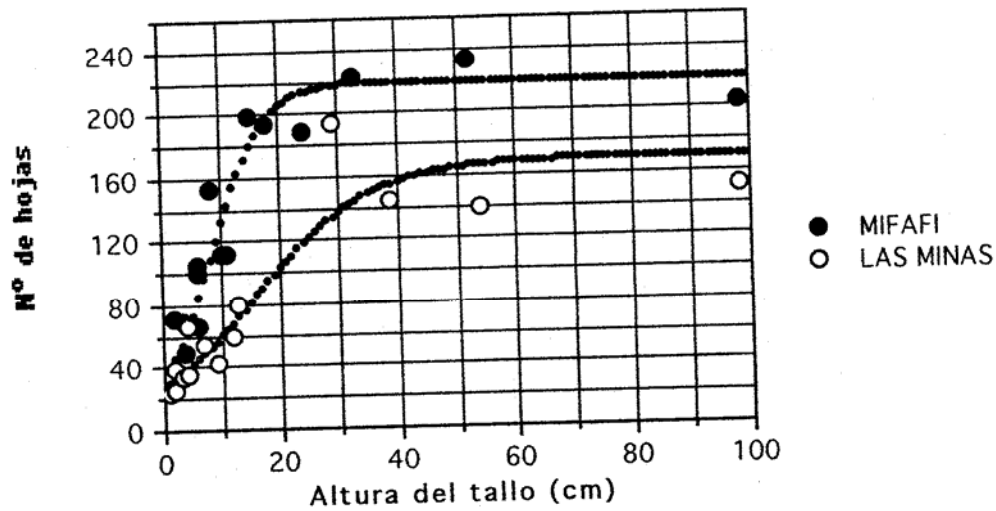
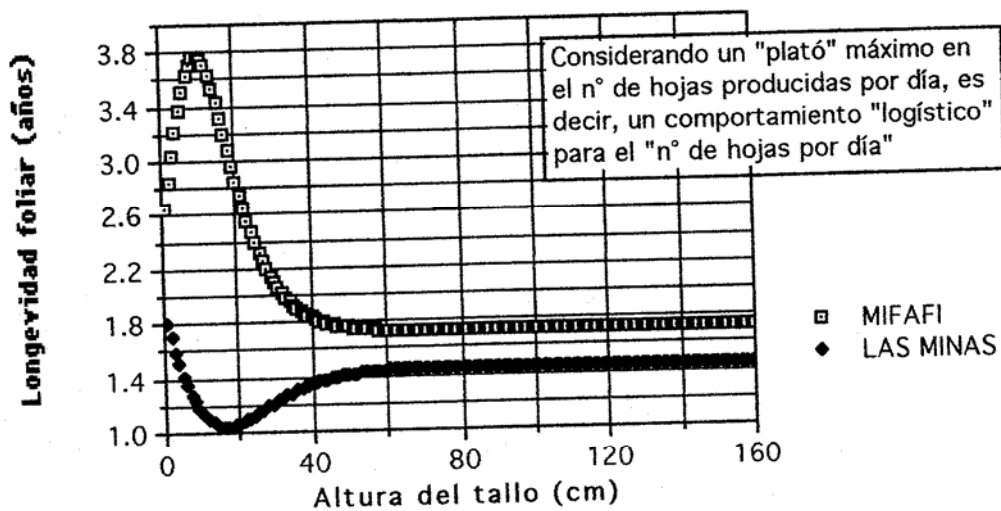


FIGURA 80.- Tiempo estimado de recambio de la roseta o longevidad foliar por planta con respecto a su tamaño, para ambas poblaciones. Representación de un modelo logístico de estimación según lo explicado en el texto.



3.3.2. DINÁMICA DE RECAMBIO FOLIAR

El número de hojas por roseta en individuos de Mifafí y Las Minas se muestra en la FIGURA 79, en la que los puntos en cada sitio fueron ajustados a curvas logísticas, más acordes con el hecho de que el desarrollo de las rosetas se estabiliza a partir de una cierta edad o tamaño de la planta. En esa figura se puede ver que la roseta con mayor número de hojas en la muestra de individuos de Las Minas tenía ≈ 195 hojas, mientras que en Mifafí ese número alcanzó a ≈ 235 hojas. Los datos de las funciones que rigen a estas curvas están en la TABLA 6.

La tasa diaria de producción de nuevas hojas en ambos sitios ya se describió en la sección 3.1.1.1., página 67 (FIGURAS 7 Y 8), para los modelos logarítmicos, y en la sección 3.1.1.2., página 70 (TABLA 4, FIGURAS 9, 10 Y 11), para los modelos logísticos.

La tasa de recambio del número de hojas de la roseta (o longevidad foliar), se estimó por la división de los puntos del ajuste logístico del número de hojas de la roseta (FIGURA 79) entre los puntos al ajuste logístico de la tasa numérica de producción de hojas (FIGURA 11). Dicha tasa de recambio se muestra en la FIGURA 80. Se observa en el rango entre 0 y 40 cm de tamaño unas oscilaciones las cuales pudieran explicarse como un "artefacto matemático" causado por el modo como se calcularon dichas curvas. Lo interesante es que la tasa de recambio, en este modelo logístico (FIGURA 80), se estabiliza en ≈ 1.75 años para las rosetas de Mifafí, y en ≈ 1.45 años para Las Minas. Conviene destacar que estos resultados son similares a los encontrados en ambos sitios (Mifafí y Las Minas) para la tasa de recambio de la biomasa de la roseta foliar a nivel de toda la población (TABLA 18).

FIGURA 81.- Peso de las raíces en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. Ajuste logarítmico.

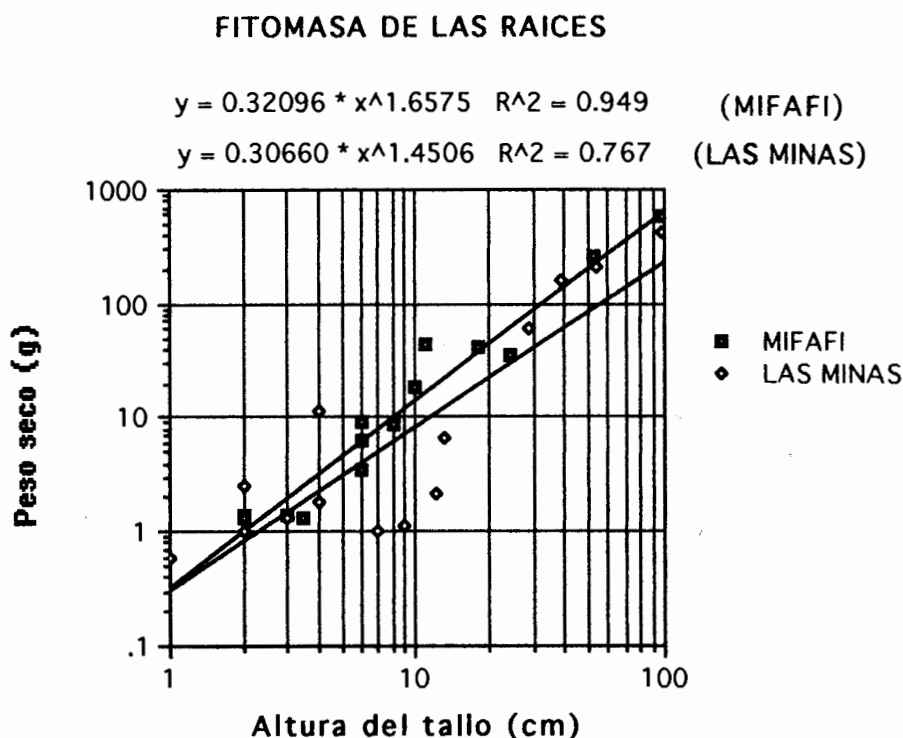
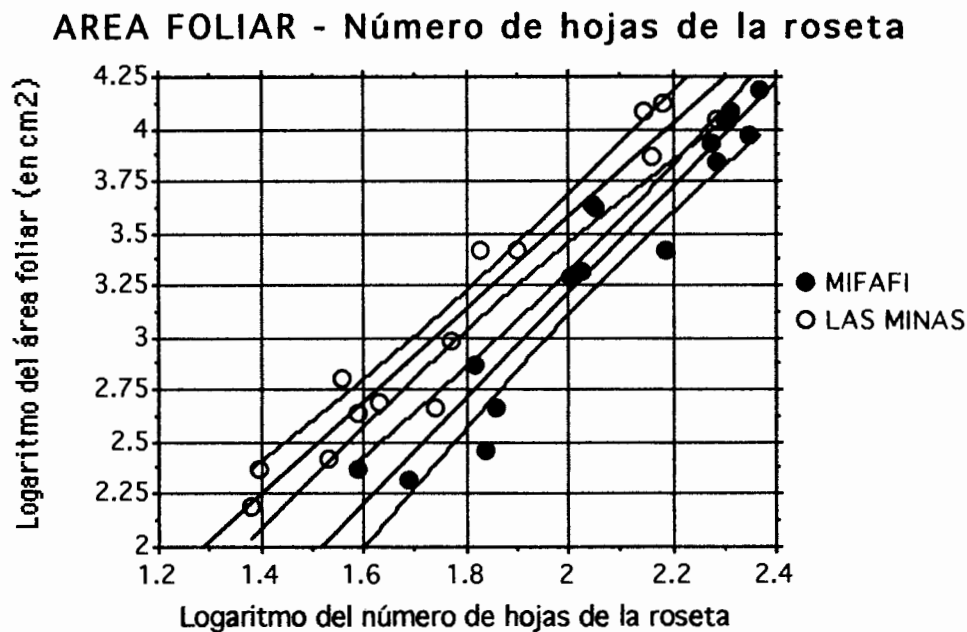


FIGURA 82.- Relación entre el área foliar y el número de hojas de la roseta en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas. MIFAFI: $y = 0.0147 * (x^{2.5260})$, $r^2 = 0.921$; LAS MINAS: $y = 0.1383 * (x^{2.2196})$, $r^2 = 0.945$. Las franjas alrededor de las líneas de regresión son los límites de confianza del 95 % para los estimados de Y dado cualquier valor de X. Las zonas de superposición indican que no hay diferencias para los estimados de Y entre los dos sitios.



3.3.3. RELACIONES ALOMÉTRICAS

3.3.3.1. Relaciones entre compartimientos de la planta y una variable morfológica simple (la altura del tallo)

Las relaciones alométricas entre el tamaño de los compartimientos de la planta (roseta, tallo, raíces y necromasa) ya fueron descritas en las FIGURAS 74, 75, 76, 77 y 78 de la sección 3.3.1. (página 155). En este punto sólo se indica lo siguiente:

a) Puesto que el modelo de la FIGURA 75 se corresponde más con el desarrollo real de la roseta, se sugiere aquí la conveniencia de utilizarlo para estimar su biomasa, dada una cierta altura del tallo.

b) La relación entre la fitomasa de las raíces y la altura del tallo se presenta adicionalmente en la FIGURA 81 con un ajuste logarítmico para efectos de comparación.

3.3.3.2. Relaciones entre tamaño o atributos de órganos o partes vegetales y distintas variables morfológicas

(A) Area foliar

Un atributo importante desde varios puntos de vista (morfológico y ecofisiológico) es el área foliar. Aquí se examinan algunas relaciones entre el área foliar y cuatro parámetros distintos: el número de hojas de la roseta (FIGURA 82), el eje mayor de la roseta (FIGURA 83), la longitud foliar máxima de la roseta (FIGURA 84) y la altura del tallo (FIGURAS 85 y 86).

El área foliar de hojas de individuos juveniles en Las Minas es significativamente mayor al área foliar de la misma

FIGURA 83.- Relación entre el área foliar y el eje mayor de la roseta en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

$$y = 1.2681 * x^{2.0861} \quad R^2 = 0.992 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 2.6029 * x^{1.8799} \quad R^2 = 0.943 \quad (\text{LAS MINAS})$$

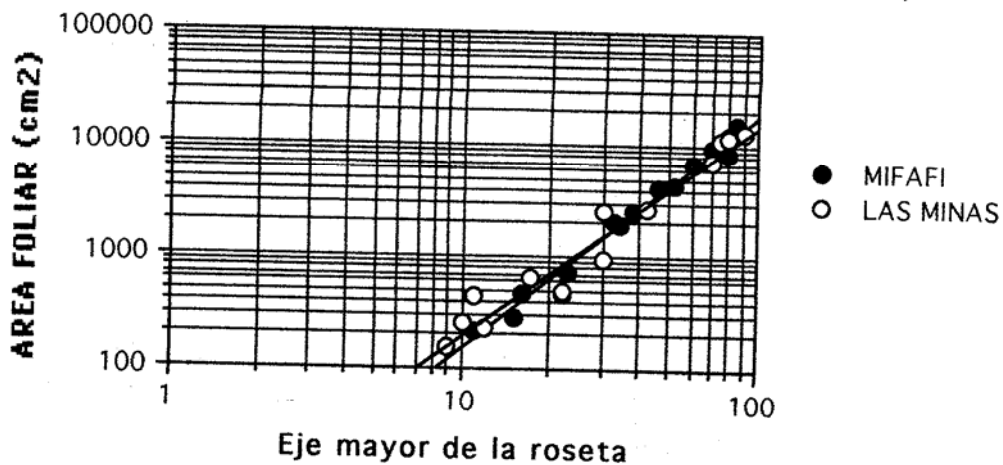


FIGURA 84.- Relación entre el área foliar y la longitud foliar máxima en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

$$y = 0.38098 * x^{2.8575} \quad R^2 = 0.971 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 0.13712 * x^{3.0504} \quad R^2 = 0.965 \quad (\text{LAS MINAS})$$

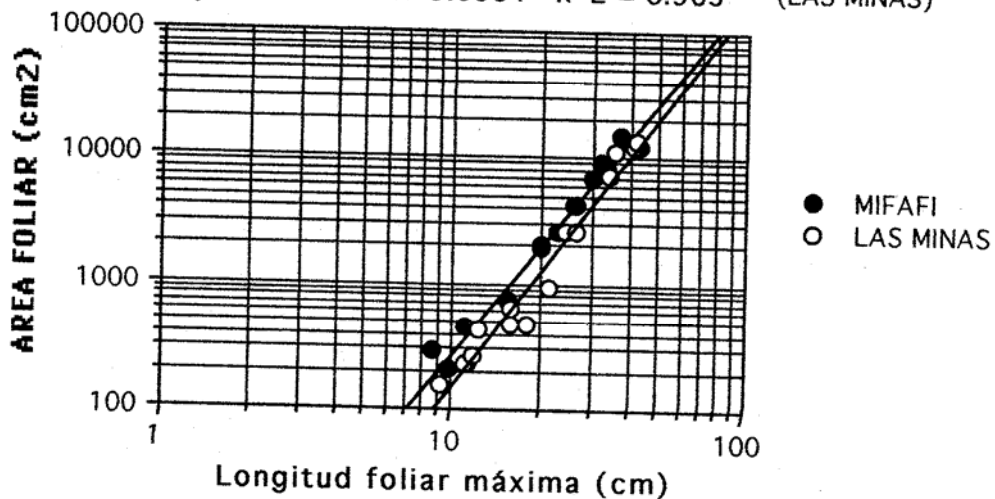


FIGURA 85.- Relación entre el área foliar y la altura del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí. Ajustes logísticos según datos de la TABLA 19. Para efectos de comparación se muestra un ajuste lineal: $y = 2201.5 + 152.22 (x)$, $r^2 = 0.606$; y otro logarítmico: $y = 151.04 * (x^{1.2019})$, $r^2 = 0.822$.

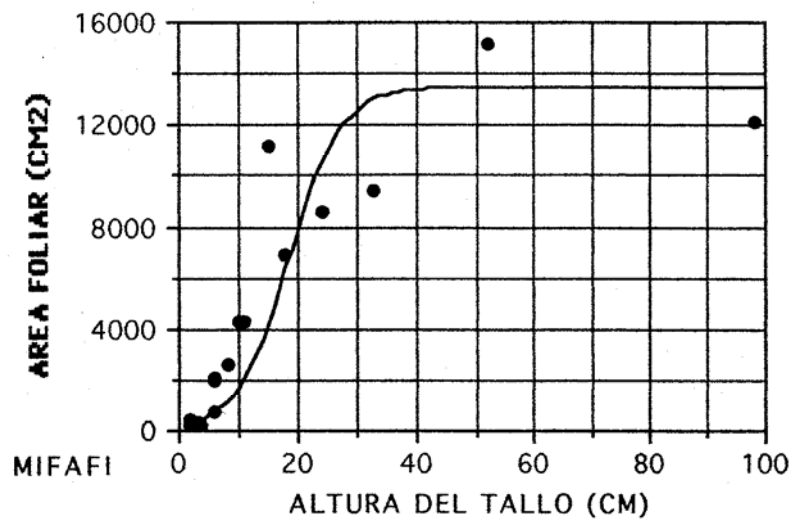
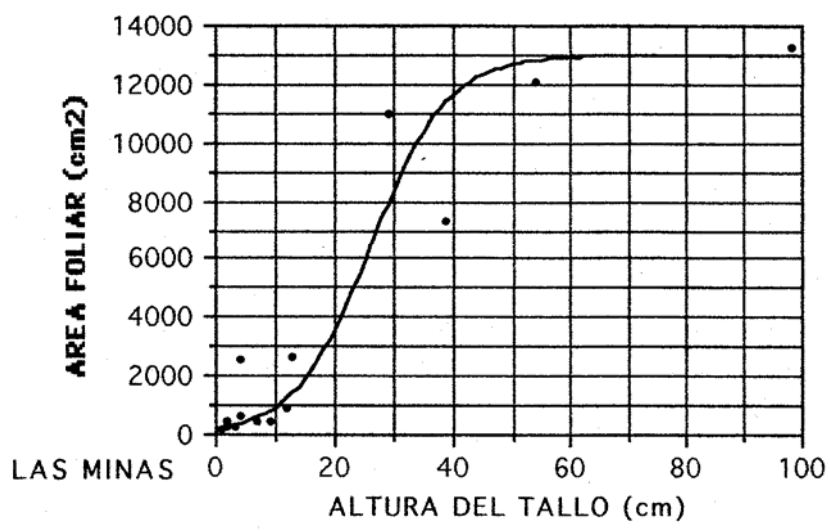


FIGURA 86.- Relación entre el área foliar y la altura del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Las Minas. Ajustes logísticos según datos de la TABLA 19. Para efectos de comparación se muestra un ajuste lineal: $y = 573.16 + 160.53 (x)$, $r^2 = 0.808$; y otro logarítmico: $y = 139.34 * (x^{1.0473})$, $r^2 = 0.821$.



categoría de individuos en Mifafí. Eso es lo que se desprende del análisis de la FIGURA 82. En dicha figura los valores de los ejes de las abscisas (log. del número de hojas) y las ordenadas (log. del área foliar) son logaritmos decimales. Si se observa con cuidado se podrá ver que las franjas alrededor de las líneas de regresión (que corresponden a los límites de confianza del 95 %) se comienzan a superponer a valores de las abscisas, superiores a ≈ 2.2 . El antilogaritmo de "2.2" es 158. Es decir, a partir de individuos que tengan rosetas con un número superior a ≈ 160 hojas, no hay diferencias significativas entre ambos sitios. Pero, para individuos con rosetas cuyo número total de hojas sea menor a ≈ 160 hojas, sí hay diferencias entre ambos sitios. Esos individuos corresponden al estadio I y II, y están en condición juvenil (según lo explicado en la sección 2.4.2., página 31). En cambio, para el área foliar de individuos juveniles del estadio III y todos los adultos (estadio IV) no hay diferencias significativas entre ambas poblaciones (Mifafí y Las Minas).

La relación entre el área foliar y los siguientes dos parámetros: el eje mayor de la roseta (FIGURA 83) y la longitud foliar máxima (FIGURA 84) se ajustaron muy bien (altos coeficientes de determinación) a una función logarítmica. Esto ocurre así debido a que el área foliar es un atributo de dos dimensiones (superficie), mientras que el eje mayor de la roseta y la longitud foliar máxima son atributos de una sola dimensión (longitud). Además, sucede que tanto el área foliar como esos dos atributos tienden a alcanzar una estabilización a lo largo del desarrollo de la planta. Con respecto a eventuales diferencias entre sitios (Mifafí y Las Minas), no se observaron diferencias significativas.

La relación entre el área foliar y la altura del tallo se presenta en forma separada para cada sitio (Mifafí: FIGURA 85; Las Minas: FIGURA 86). Se presenta en ambas figuras un ajuste logístico (TABLA 19), el cual refleja con mayor propiedad el curso real del desarrollo de la roseta a lo largo del ciclo de vida de la planta.

TABLA 19

AREA FOLIAR DE LA ROSETA

Ajuste de los datos a una curva logística (TABLA 2):

parámetros:	MIFAFI	LAS MINAS
B =	13500	13000
k =	70	60
λ =	0.000017	0.000012

Para comparación, en la leyenda de ambas figuras se muestran los ajustes lineales y logarítmicos. En particular, el ajuste lineal en Mifafí (ver leyenda a FIGURA 85) entre el área foliar y la altura del tallo tuvo un ajuste bastante menor ($r^2 = .606$) al obtenido con otros parámetros de la roseta (FIGURAS 82, 83 y 84), todos con coeficientes de determinación (r^2) superiores a 0.92. Esto se explica recordando que el área foliar es un atributo que aumenta al principio del desarrollo y luego alcanza una estabilización; en cambio la altura del tallo es una variable que siempre está aumentando durante la vida de la planta.

(B) Peso foliar máximo

Se trató de investigar la relación entre la hoja más pesada que tiene un individuo y su altura del tallo, en ambas poblaciones. Los resultados indican que, a medida que el individuo crece aumenta el peso foliar máximo, y no hay diferencias significativas entre sitios (FIGURA 87). Sin embargo, conviene llamar la atención de que estamos comparando un parámetro que tiende a la estabilización (peso

FIGURA 87.- Relación entre el peso foliar máximo y la altura del tallo en individuos de distintos tamaños colectados en Mifafí y Las Minas.

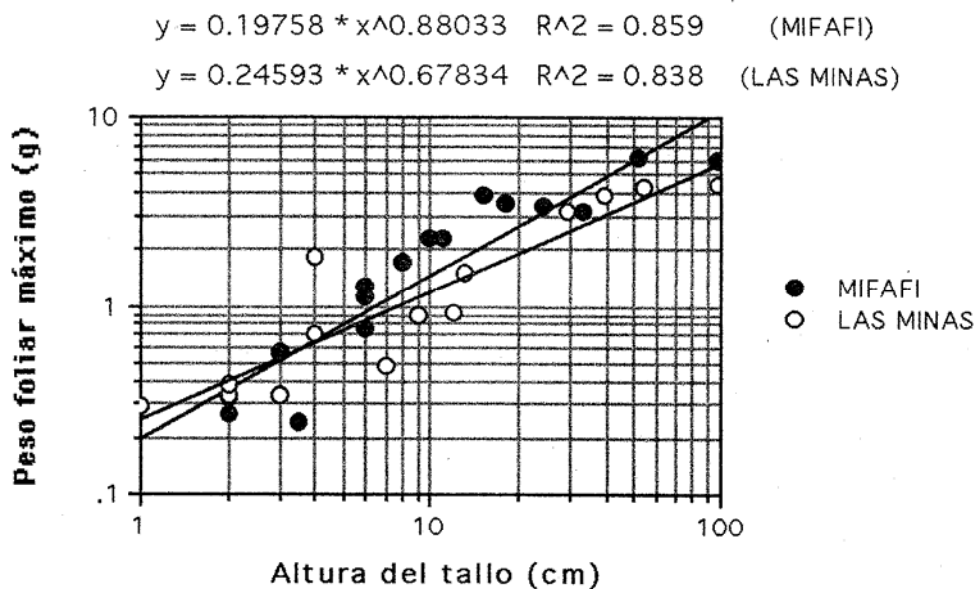
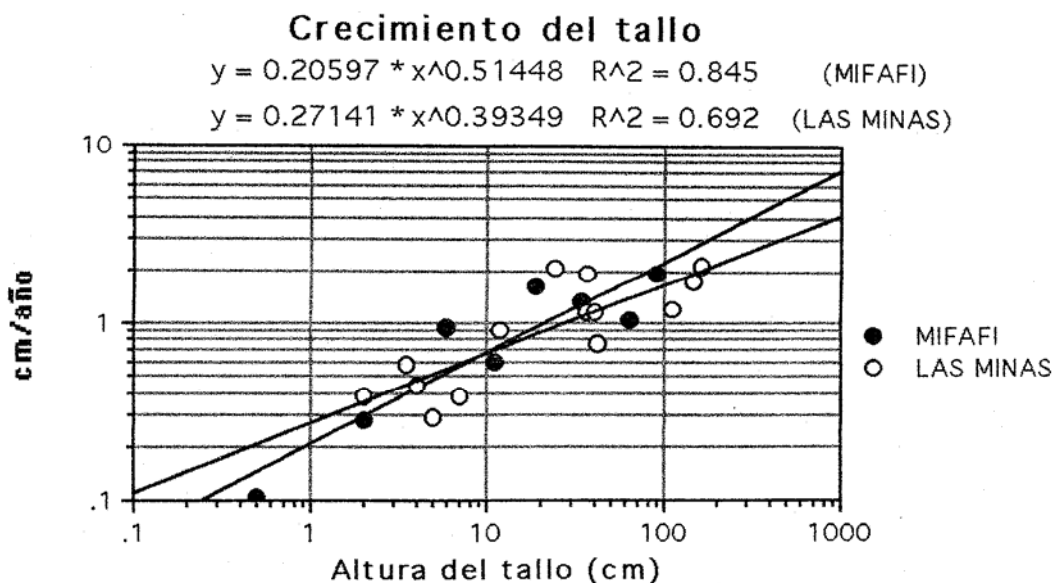


FIGURA 88.- Tasa de crecimiento del tallo en individuos medidos en Mifafí y Las Minas, según lo especificado en la sección 2.4.1.



foliar máximo) con otro que tiene un comportamiento acumulativo (altura del tallo). Esto hace que esas regresiones entre esos parámetros sólo sean válidas estrictamente para el rango de tamaños de los individuos cosechados. Si queremos predecir lo que pueda pasar a tamaños mayores, hay que hacer un ajuste logístico.

3.3.4. CRECIMIENTO DEL TALLO

La tasa de crecimiento del tallo con respecto a su altura se presenta para ambos sitios en la FIGURA 88 con un ajuste logarítmico, y en las FIGURAS 89 (Mifafí) y 90 (Las Minas) con un ajuste logístico (TABLA 20).

Al menos para el rango de individuos medidos (véase la sección 2.4.1., página 28), no se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento del tallo entre las muestras poblacionales de Mifafí y Las Minas (FIGURA 88). Los ajustes logísticos para esta relación en ambos sitios resultaron ser también bastante similares (FIGURAS 89 Y 90).

TABLA 20
CRECIMIENTO DEL TALLO

Ajuste de los datos a una curva logística (TABLA 2):

parámetros:	MIFAFI	LAS MINAS
B =	1.8	1.8
k =	10	5
λ =	0.05	0.04

FIGURA 89.- Tasa de crecimiento del tallo en individuos medidos en Mifafí. Ajuste logístico según datos de la TABLA 20.

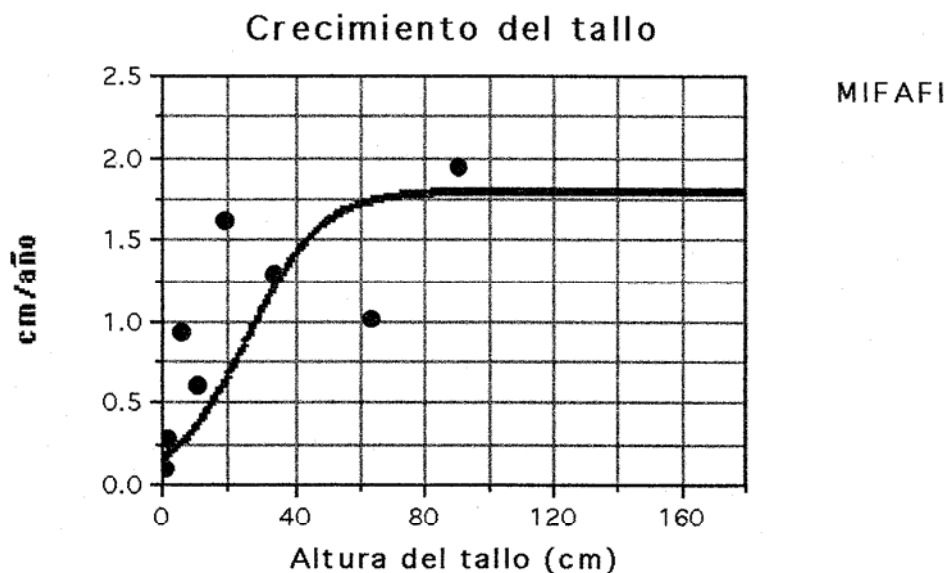
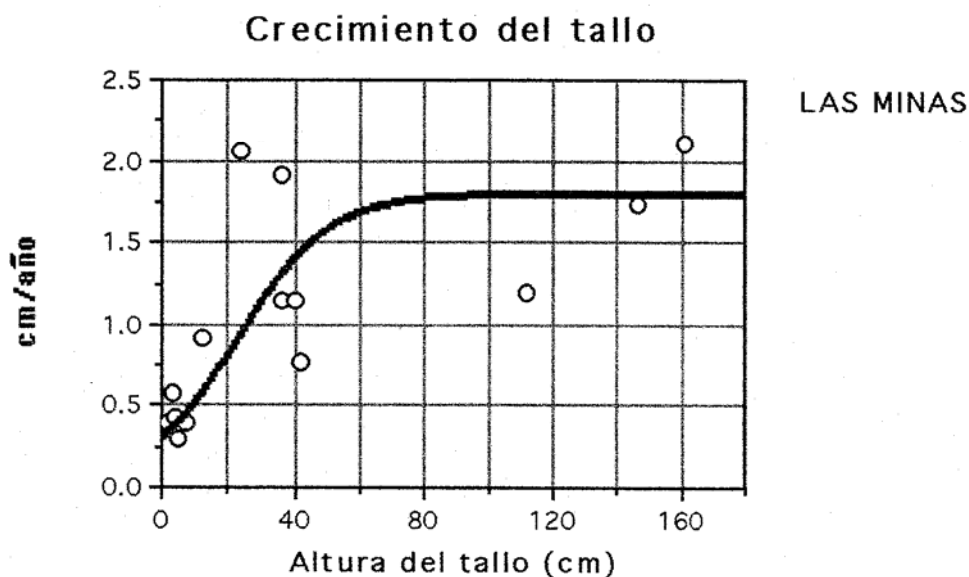


FIGURA 90.- Tasa de crecimiento del tallo en individuos medidos en Las Minas. Ajuste logístico según datos de la TABLA 20.



4. DISCUSION

4.1. Los Procesos Productivos en la Alta Montaña Tropical y en distintos ecosistemas terrestres

Las estimaciones realizadas en esta investigación indican que la producción primaria neta (PPN) en poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia timotensis* en los Altos Andes Tropicales, alcanza un valor entre 100 a 200 g/m²/año; la biomasa total entre 300 y 700 g/m²; y la fitomasa total (biomasa más necromasa foliar en pie) entre 2000 y 5000 g/m², éstos últimos corregidos de una posible sobrestimación de la necromasa (páginas 130 y 132).

De acuerdo a los estimados presentados aquí para la producción primaria neta en poblaciones de *Espeletia timotensis* (144 g/m²/año, promedio entre una población a 4150 m y otra a 4400 m) y considerando lo propuesto por Sarmiento-Monasterio (1987), de que el conjunto de las otras especies del Páramo Desértico puedan representar, aproximadamente, un 25 % de la producción estimada para *Espeletia*, se puede sugerir entonces una producción primaria neta global estimada para el Páramo Desértico cercana a 180 g/m²/año. En base a la estimación de la producción de *Espeletia* hecha por Monasterio y Lamotte (1987), de 140 g/m²/año, Sarmiento-Monasterio (1987) estimó la producción global para el Páramo Desértico en 170 g/m²/año.

Nuestros resultados están más o menos dentro del rango de los valores estimados de PPN (10 - 400 g/m²/año) y de fitomasa vegetal (100 - 3000 g/m²) para ecosistemas de tundra ártica y alpina; y también en el rango de la PPN y fitomasa en desiertos y semidesiertos (10 - 250 g/m²/año y 100 - 4000

g/m², respectivamente) (Rodin et al. 1975, Whittaker y Likens 1975). Como un dato curioso, Bellot et al. (1992), usando la caída de hojarasca como un estimador indirecto de la producción primaria neta, encontraron en un bosque mediterráneo de encina (*Quercus ilex*) una producción de 230 g/m²/año, valor comparable al obtenido en este trabajo para rosetales de *Espeletia* .

Nuestros estimados de PPN y biomasa total se sintetizan y se comparan en forma gráfica en la FIGURA 91 con datos de varios ecosistemas compilados por Sarmiento (1984) y con una estimación preliminar de la PPN y biomasa total para el Páramo Desértico hecha por Monasterio y Lamotte (1987) (TABLA 21).

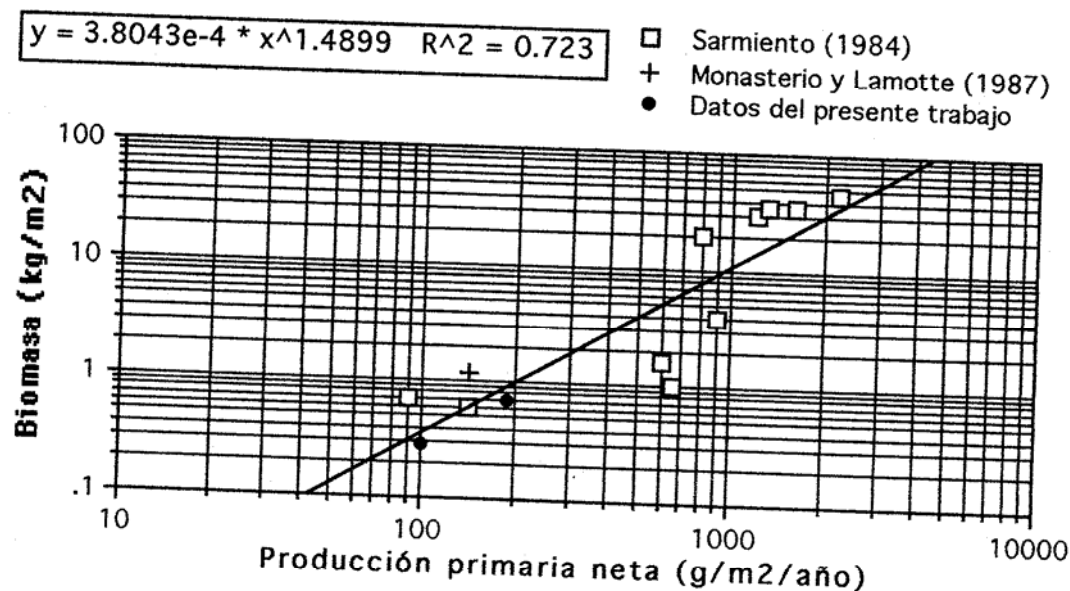
En lo que respecta a los datos presentados en este trabajo (TABLA 21), y los suministrados por Rodin et al. (1975) y Whittaker y Likens (1975) destaca el hecho de que, desde un punto de vista productivo, las poblaciones de *Espeletia timotensis* se comportan como algunos ecosistemas de tundra ártica y alpina, y de desiertos y arbustales de semidesiertos. Incluso, se encuentran muy cerca del rango inferior dado para pastizales templados y sabanas tropicales (200 g/m²/año) por Whittaker y Likens (1975).

Conviene entonces plantearse, qué factores pueden estar regulando la producción primaria neta en el ecosistema de Páramo Desértico, y en particular, en poblaciones de *Espeletia timotensis* . En la introducción a este trabajo se hizo una primera reflexión sobre posibles restricciones ecológicas en el Trópico Frío (sección 1.3.1., páginas 8-10). Previamente, Sarmiento-Monasterio (1987) sugirió algunas ideas sobre la misma cuestión. A continuación sintetizaremos lo propuesto en ambas fuentes:

Excepto indicación expresa, los datos provienen de Sarmiento (1984).

ECOSISTEMAS	PPN media g/m2/año	Biomasa vegetal media kg/m2
Selva tropical	2200	45.00
Selva tropical estacional	1600	35.00
Bosque siempreverde templado	1300	35.00
Bosque decídúo templado	1200	30.00
Sabanas tropicales	800	20.00
Pastizales templados	900	4.00
Tundra y alpino	600	1.60
Desierto y semidesierto	140	0.60
Agroecosistemas	90	0.70
Páramo Desértico (Monasterio y Lamotte 1987)	650	1.00
Páramo Desértico (Datos del autor; promedio de poblaciones a 4400 m)	140	1.20
Páramo Desértico (Datos del autor; población a 4150 m)	190	0.69
	107	0.30

FIGURA 91.- Biomasa y Producción Primaria Neta en varios ecosistemas.



Factores que favorecerían los procesos productivos

- 1.- La isoterminia anual de los trópicos, manteniendo los procesos productivos durante todo el año.
- 2.- En ciertos lapsos horarios durante el día se pueden alcanzar temperaturas relativamente altas que favorecerían el proceso fotosintético.
- 3.- Debido a las bajas temperaturas dominantes, las tasas respiratorias deben ser relativamente bajas.

Factores que pueden limitar los procesos productivos

- 1.- Las bajas temperaturas medias, actuando como un freno a las reacciones bioquímicas del proceso fotosintético.
- 2.- La estacionalidad hídrica anual, generando probables situaciones de balance hídrico desfavorable durante la estación seca (cuando hay mayor insolación) y balance energético desfavorable por baja insolación media durante la estación de lluvias (cuando hay mayor humedad en el medio).
- 3.- La ocurrencia de heladas en todo el año, aunque más probables y frecuentes durante la estación seca, lo cual genera en horas matutinas una sequía edáfica fisiológica (agua congelada en el suelo superficial) impidiendo a las plantas reponer el agua que pierden por transpiración, con el consecuente estrés hídrico que puede limitar el crecimiento o causar, incluso, la muerte de la planta.
- 4.- El acentuado oligotrofismo de los suelos (Malagón 1982, Sarmiento-Monasterio 1987).

Una de las consecuencias de las grandes oscilaciones térmicas a nivel de la superficie del suelo, especialmente durante la estación seca, es que los procesos de congelamiento-descongelamiento generan una alta inestabilidad mecánica a nivel de los microhábitats edáficos, aumentando el movimiento superficial del suelo por soliflucción y colocándose así una

importante barrera ecológica a la colonización por las plantas de estos ambientes, y en particular, a los procesos de "reclutamiento" poblacional de individuos de *Espeletia*. Esto hace que, necesariamente, la cobertura y densidad de las plantas sean relativamente bajas. Y como la producción primaria neta neta se expresa regularmente por unidad de superficie de terreno, la dinámica demográfica influida por factores ambientales hace que dicha producción tienda a ser baja, incluso si a nivel de las plantas individuales pueda llegar a ser importante.

4.2. Diferencias en los procesos productivos en un rango altitudinal

Poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia timotensis* en dos niveles altitudinales en el Páramo Desértico mostraron diferencias tanto en la PPN como en la biomasa total. La población a 4150 m s.n.m. obtuvo valores de PPN de 107 g/m²/año, y de biomasa total de 301 g/m². En cambio, la muestra poblacional a 4400 m mostró una producción de 180 g/m²/año y una biomasa total de 690 g/m². Además, para las dos poblaciones "simuladas" en el sitio a 4400 m, los estimados resultaron en 178-203 g/m²/año en PPN, y 627-740 g/m² en biomasa total. Pensamos que la causa esencial de estas diferencias radica en lo siguiente:

Por un lado, las hojas de los individuos que más contribuyeron a la PPN en la población (clases intermedias de tamaño; TABLAS 10, 11, 12 Y 13) resultaron ser significativamente más pesadas (mayor peso específico foliar) en el sitio a mayor altitud (Mifafí, 4400 m) en comparación con el sitio a menor altitud relativa (Las Minas, 4150 m) (FIGURA 15). Por otro lado, la tasa de producción en número de hojas, no mostró diferencias significativas para plantas

de esas clases de tamaño (FIGURAS 1 y 2), sino sólo para plantas menores a 10 cm (FIGURAS 5 y 6). Por lo tanto, lógicamente, la PPN resultó significativamente mayor en el sitio a mayor altitud que en el de menor altitud.

Lo anterior plantea cuál puede ser la causa o el significado adaptativo del mayor peso específico foliar en hojas de individuos de *Espeletia* en poblaciones ubicadas en la porción superior de su rango de distribución altitudinal.

Longevidad foliar, esclerofilia, bajas tasas fotosintéticas y oligotrofismo en relación con los procesos productivos

La dinámica demográfica foliar de *Espeletia timotensis*, examinada por Monasterio (1986b) y los estudios sobre tasas de despliegue y de renovación foliar en *Espeletia timotensis* y *E. spicata* (Estrada 1983) permiten indicar que las hojas de *Espeletia* son bastante longevas. En particular, las hojas de *Espeletia timotensis* tienen un promedio de vida de 19 meses dentro de un rango observado de 13-23 meses (Estrada 1983). Además, la dinámica de producción de hojas en *Espeletia* es secuencial, es decir, no produce hojas en "bloques" o cohortes, sino una por una a lo largo de una disposición espacial helicoidal de las hojas de la roseta alrededor de la yema de crecimiento apical del tallo. Una dinámica secuencial de producción foliar junto a una longevidad foliar superior a un ciclo anual hace que siempre haya biomasa verde presente en la planta, que es lo que efectivamente sucede con las rosetas caulescentes de *Espeletia*.

La mayoría de las hojas siempreverdes son esclerófilas con un alto peso específico foliar y contenidos de nitrógeno relativamente bajos (Chabot y Hicks 1982). El contenido de nitrógeno en hojas de *Espeletia timotensis* (Goldstein et al. 1989) es bastante bajo a juzgar por datos de Rodin y Bazilevich (1967), citado por Chabot y Hicks (1982).

En un ambiente como el del Páramo Desértico, en el que hay varios tipos de restricciones ambientales (bajas temperaturas, sequía fisiológica) que pueden limitar las tasas de asimilación neta, en el que existe un acentuado oligotrofismo el cual está frecuentemente asociado a la ocurrencia de hojas escleromorfas (Chabot y Hicks 1982), el costo de construcción foliar debe ser bastante alto, y por tanto, la longevidad foliar debería aumentar permitiendo "amortizar" dicho costo.

Si suponemos que una variación de 1,5 °C en la temperatura media anual (tomando un descenso térmico de 0,6 °C por 100 m de altitud) entre dos sitios separados altitudinalmente en 250 m (Mifafí, 4400 m; Las Minas, 4150 m), implica un aumento del estrés ambiental en el sitio más alto (temperaturas más bajas, procesos de crecimiento más lentos; tasas de mineralización de la necromasa más lentas y por tanto mayor oligotrofismo), entonces esto podría explicar parcialmente el porqué las hojas de *Espeletia timotensis* a 4400 m son más "pesadas" (FIGURA 15) y más longevas (FIGURA 80) que a 4150 m. En base a este hecho se puede sugerir que la población a 4400 m podría estar en una fase de diferenciación ecotípica (en relación a la población a 4150 m) causada por la adaptación a un ambiente más extremo.

Toda la discusión anterior deja patente, sin embargo, una aparente paradoja. Los individuos de poblaciones de sitios altos despliegan cada año un número de hojas similar que el desplegado por individuos de sitios más bajos (FIGURAS 7, 8, 9, 10 Y 11). Pero, como las hojas de aquéllos son más pesadas que la de éstos (FIGURA 15), la tasa de producción anual de biomasa foliar por planta (FIGURA 14), por unidad de superficie foliar (FIGURAS 16 y 17) y por unidad de superficie del terreno (TABLAS 10 y 11) fueron siempre más altas en el sitio a mayor altitud. Hay que recordar que no

do diferencias entre sitios en el área foliar total por planta (TABLA 19, página 156). Además, la diferencia en densidad, aunque menor a 4400 m (0.20 individuos/m²) que a 4150 m (0.27 individuos/m²), no fue suficiente para compensar la gran diferencia en producción de biomasa foliar por planta (FIGURA 14), y por eso, la producción global de biomasa foliar a nivel de la población fue mayor a 4400 m (173 g/m²/año; TABLA 11) con respecto a 4150 m (96 g/m²/año; TABLA 10). Esta conclusión es, en cierta forma, sorprendente.

Las explicaciones planteadas para dilucidar las diferencias en el peso específico foliar y en la longevidad foliar entre poblaciones a distintas altitudes, se contradicen cuando tratan de explicar el hecho (documentado por las mediciones realizadas en esta investigación) de que las poblaciones a mayor altitud con un supuesto mayor estrés ambiental, están efectivamente incorporando más biomasa cada año (mayor producción) que las poblaciones a menor altitud.

Una posible salida a este dilema es suponer que, aunque potencialmente exista un mayor estrés en distintas condiciones ambientales en sitios más altos, las poblaciones en esos sitios han desarrollado por adaptación mecanismos que les permiten una más eficiente captación de toma de CO₂, una mayor eficiencia de uso de agua y una óptima economía de nutrientes, en relación con los mismos mecanismos en poblaciones ubicadas en sitios altitudinalmente un poco más bajos, donde el estrés ambiental global es algo menor.

Una salida al aparente dilema es que haya fuentes de error en los cálculos. Sin embargo, el error, si existe, no puede ser tan grande como para explicar las diferencias observadas en la producción foliar entre sitios.

En esta cuestión es conveniente tener en cuenta la alta heterogeneidad espacio-ambiental presente en la alta montaña.

tropical, no sólo a nivel altitudinal sino también a nivel horizontal; las poblaciones estudiadas a 4400 m tenían una exposición S-SE mientras que aquellas ubicadas a 4150 m, una exposición N-NE. Es conocido ampliamente que las exposiciones que dan hacia el sur en localidades ubicadas hacia el hemisferio norte (como las que se estudian aquí) muestran un balance neto calórico más favorable que las exposiciones que dan hacia al norte. Esto puede producir en las poblaciones a 4400 m con exposición S-SE un balance global neto anual en el presupuesto calórico más favorable en relación a poblaciones ubicadas a la misma altitud pero con exposición opuesta. Por otro lado, las poblaciones a 4150 m con exposición N-NE se verían sujetas a la situación inversa en relación a otras poblaciones a la misma altitud con exposición hacia el sur. Si la posible ventaja en el balance calórico de las poblaciones a 4400 m con exposición S-SE supera o compensa los supuestos efectos ambientales térmicos desfavorables debidos a una mayor altitud (con respecto a la población con exposición N-NE a 4150 m), entonces podría explicarse parcialmente la mayor producción primaria estimada en este trabajo para las poblaciones a mayor altitud.

Lo anterior hace patente la extrema importancia de contar con suficientes registros climatológicos y microclimatológicos en un ambiente con tan alta diversidad ambiental como lo es la alta montaña tropical. Esta información no fue posible obtenerla para este estudio, lo cual hace difícil una interpretación ecológica más profunda de los fenómenos observados. Se necesitarán, por tanto, futuras mediciones ambientales exhaustivas sobre los sitios de estudio para ampliar la comprensión de lo que puede estar ocurriendo.

4.3. Producción y Biomasa de distintos grupos de tamaño de la población - Importancia de la roseta foliar, tallo, raíces y estructuras reproductivas

El grado en que los distintos grupos de tamaño en la población dan un aporte más o menos substancial a la producción primaria global depende de la relación entre la producción de cada compartimiento y el tamaño del individuo, lo cual a su vez depende del modelo de estimación empleado. En este trabajo se empleó los modelos de las FIGURAS 14, 21, 22, 26 Y 27. También depende de la estructura poblacional, lo cual ya fué suficientemente examinado (sección 3.1.2.5. (B), pp. 68-70). Lo que destacaremos aquí es que, como consecuencia de los factores mencionados, los grupos de tamaño que dieron una mayor contribución "productiva" fueron los ubicados en rangos intermedios en la población, los cuales son justamente los que poseen las tasas más bajas de mortalidad (Monasterio 1986a, 1986b).

El compartimiento de la roseta foliar es dominante en cuanto a su contribución a la acumulación anual de nueva biomasa, representando en promedio un 92 %, mientras que la proporción de hojas sobre la biomasa total en la población está en un 44-49 %. Los tallos contribuyen a la acumulación anual de biomasa con un 3 %, y las raíces con un 1-2 %, mientras que su proporción sobre la biomasa total está en un 33-43 % para los tallos y un 11-20 % para las raíces. Las estructuras reproductivas aportan en promedio el 7 % de la producción total y su proporción sobre la biomasa total es de un 5 %.

Las rosetas foliares son dominantes en cuanto a su producción y biomasa. Los tallos contribuyen muy poco a la producción total aunque su presencia como biomasa en la población es

importante. Las estructuras reproductivas aportan a la producción total el doble de lo aportado por los tallos en un año, pero la magnitud relativa de su biomasa es sólo 1/8 de la de los tallos.

Las raíces tienen una "producción" aparentemente insignificante y una biomasa bastante baja aunque no despreciable. Sin embargo, este último punto queda bastante oscuro. Probablemente la mayor fuente de error de las estimaciones realizadas en este trabajo provienen del tratamiento dado al compartimiento de las raíces. Ese error, suponemos, no viene tanto de los procedimientos de cálculos empleados para estimar su "producción", sino más bien del proceso mismo de colecta del material en el campo, el cual con toda certeza fue subestimado. No es posible indicar aquí a cuánto asciende exactamente el grado de subestimación del peso de raíces de los individuos cosechados. Lo que sí está claro es que ese error debe haber sido mayor en individuos de mayor tamaño. Con respecto a la fitomasa de raíces en individuos grandes, podríamos arriesgarnos a sugerir que el peso "real" podría estar en un 20-30 % más que el colectado. En relación con la "producción" radical el problema es más arduo, pues se desconoce por completo cuál es la dinámica de formación y reciclado de raicillas finas, y en qué medida esto cuenta en la producción anual radical.

Otra segunda fuente importante de error creemos que puede provenir de las mediciones de la tasa de crecimiento del tallo, de las cuales depende las estimaciones de las tasas de acumulación neta ("producción") del tallo. Pensamos que hubiera sido conveniente haber medido la tasa de crecimiento del tallo en más individuos, especialmente en el sitio a mayor altitud (Mifafí, 4400 m) donde sólo se pudieron hacer 8 mediciones de crecimiento del tallo a distintos tamaños.

4.4. Tiempos de Renovación

Quizás uno de los resultados más interesantes es que los tiempos de renovación de la biomasa de hojas (roseta foliar), calculados a partir de las relaciones Biomasa-Producción, fueron mayores en el sitio a mayor altitud, 1.8 años, (mayor longevidad foliar) que en el sitio a menor altitud, 1.4 años, (menor longevidad foliar). Esto ya fue discutido en la sección 4.3.

Los tiempos de renovación de la biomasa de tallos y raíces estuvieron en el orden de 40 a 50 años. Esto quiere decir que la biomasa verde se está reciclando 30 veces más rápido que la biomasa de tallos y raíces.

Con respecto al comportamiento de la biomasa reproductiva, no es relevante estimar su tasa de reciclado puesto que el proceso reproductivo es discontinuo y aperiódico en el tiempo. Incluso el mismo hecho de tratar de estimar su producción media anual sólo sirve para tener una idea de su contribución global a los procesos de la producción a nivel poblacional; pero está claro que esos valores medios de producción para un proceso discontinuo como lo es la reproducción en *Espeletia* no dice mucho acerca de la magnitud de su contribución cuando dicho fenómeno se desencadena en la población. En este caso, la situación real es la presencia de una alta variabilidad reproductiva a lo largo de ciclos polianuales, y de una alta complejidad en la secuencia temporal del proceso reproductivo tal como lo ha documentado Monasterio (1986b).

4.5. Dinámica de la Necromasa Foliar

Los valores estimados para la Necromasa foliar difirieron notablemente entre sitios a distintas altitudes. Por ejemplo, a 4150 m se estimó para toda la población un valor de 2 kg/m², mientras que a 4400 m alcanzó a 4-5 kg/m² (corregidos de una posible sobrestimación, como se explica en las páginas 130 y 132). Aunque los valores "reales" no sean exactamente iguales a los estimados aquí, las diferencias manifestadas pueden estar indicando que efectivamente hay una mayor acumulación de necromasa en sitios más altos, relacionada con tasas más lentas de descomposición debido a temperaturas medias más bajas. Lamotte et al. (1989) sugiere que las hojas muertas pueden permanecer hasta 150 años adheridas al tallo de las *Espeletias*. Este tiempo podría ser incluso mayor en poblaciones ubicadas a niveles altitudinales superiores, como la población de Mifafí, a 4400 m, estudiada en este trabajo.

4.6. Algunas breves consideraciones metodológicas

Los datos presentados en este trabajo, junto a la estimación de Monasterio y Lamotte (1987), se ajustan muy estrechamente a la tendencia de los datos reunidos por Sarmiento (1984) (FIGURA 91). Esto puede ser un indicador de que los procedimientos del método de Análisis Dimensional, aplicados aquí en forma modificada para las poblaciones de rosetas gigantes de *Espeletia timotensis* del Páramo Desértico, representan una herramienta predictiva válida y útil para estimar la PPN y la biomasa total en dichas poblaciones. Otros estudios han hecho un amplio uso del método de Análisis Dimensional, con variaciones particulares en cada caso, y

casi siempre en sistemas forestales de zonas templadas (TABLA 22). Todas las estimaciones anteriores estuvieron en el rango dado por Whittaker y Likens (1975) y Rodin et al. (1975) para el tipo de ecosistema correspondiente.

Papel de los estudios de intercambio gaseoso

El valor de las técnicas de intercambio gaseoso para estimar la producción primaria está en que, solamente a través de cuidadosas determinaciones de fotosíntesis neta y respiración diurna y nocturna se pueden obtener estimados confiables de la producción bruta. Por otro lado, las diferencias entre especies y variedades en la producción neta y bruta tienen un importante interés práctico en agricultura y silvicultura; Esto requiere de información lo más completa posible sobre la influencia de factores externos (intensidad de luz, temperatura del aire, déficit de presión de vapor) y factores de la planta (especialmente la temperatura foliar, resistencias estomáticas y otras resistencias foliares) sobre la fotosíntesis neta y la respiración con el fin de desarrollar modelos de la producción vegetal terrestre. Pero, para que estos modelos tengan un buen valor predictivo, se debe tomar en cuenta la compleja influencia de amplias fluctuaciones en los factores ambientales y vegetales mencionados entre días distintos, entre estaciones del año, y entre un año y otro, lo cual obviamente es una ingente tarea. Mientras la información sobre la variación de estos factores no se conozca con cierta certeza no pueden extenderse, mediante generalizaciones apresuradas, los resultados de las técnicas de intercambio gaseoso, por lo general puntuales, a estimaciones de la producción primaria neta a nivel de ecosistemas (Walker 1975).

Ecosistema	Lugar	Biomasa vegetal (kg/m ²)	PPN (g/m ² /año)	Fuente
Bosque siempreverde templado	Wisconsin, U.S.A.	15	2300	Ruark y Bockheim (1988)
Bosque siempreverde templado	Montañas Rocosas en Norteamérica	16-39	790-1190	Comeau y Kimmins (1989)
Bosque siempreverde templado	Seattle, Washington, U.S.A.	83	1680	Grier et al. (1981)
Bosque siempreverde templado	Oregon, U.S.A.	76	600	Harcombe et al. (1990)
Bosque de aliso templado-subtropical	Himalayas orientales (India)	11-61	1300	Sharma y Ambasht (1991)
Bosques de robles	Himalaya Central (Pakistán)	29-47	1600-2100	Rawat y Singh (1988)
Bosque seco tropical	India	6.7	1130-1920	Singh y Singh (1991)
Encinar mediterráneo	España	11	650	Lledó et al. (1992)
Arbustal de <i>Prosopis</i>	Desierto de Sonora, U.S.A.	1.4	370	Sharifi et al. (1982)

TABLA 22.- Algunos estudios sobre Biomasa y PPN en los que se usó la técnica del Análisis Dimensional.

4.7. Patrón de distribución de la fitomasa

Los compartimientos que se reparten en forma predominante la fitomasa total son la necromasa foliar y la biomasa foliar de la roseta. Los tallos y las raíces tienen una importancia relativamente menor. Sin embargo, en etapas tempranas del ciclo de vida, la roseta supera en importancia a la necromasa y la importancia relativa de las raíces se hace mayor. En etapas intermedias y avanzadas del ciclo de vida domina la necromasa, aumentando ligeramente la importancia del tallo; recíprocamente la importancia de la roseta se hace menor, igualmente que el de las raíces.

El papel de la necromasa foliar tiene que considerarse bajo distintas perspectivas. Una de ellas es la escasez de nutrientes disponibles en los suelos incipientes de los altos páramos, por lo que la necromasa funcionaría como un "pool" de nutrientes y, junto con las asociaciones micorrízicas, permitiría un "cortocircuitado" del ciclo de los nutrientes (Monasterio y Sarmiento 1991) que impida el lavado de los mismos para su incorporación inmediata a la planta. Otro aspecto es su papel como "amortiguador" de las oscilaciones térmicas externas que influyen en la conductividad hidráulica (Goldstein y Meinzer 1983, 1984; Estrada et al. 1991).

El desarrollo del tallo es de tipo acumulativo y vertical. Este tipo de crecimiento trae varios problemas a ser resueltos: 1.- Una mayor superficie de tallo se expone al ambiente, por lo que se explica el rasgo que tienen las *Espeletias* de mantener las hojas adheridas al tronco aun después de su muerte, formando una gruesa capa de necromasa foliar alrededor del tallo que lo protege de las bajas temperaturas externas. 2.- Aumenta la distancia vertical por la que hay que transportar contra la gravedad el agua

absorbida por las raíces; de ahí que se haya seleccionado la formación dentro del tallo de un reservorio de agua en la médula; ésta se extiende (como un cono cuyo vértice está hacia abajo) desde la base del tallo hasta su extremo superior, permitiendo amortiguar las tensiones hídricas existentes entre las hojas verdes y las raíces.

Los resultados no mostraron significativas diferencias entre sitios a distintas altitudes en cuanto al % en peso seco de cada compartimiento dentro de la fitomasa total de la planta (FIGURAS 59, 60, 61 y 62).

Hay una ligera evidencia (harían falta muestreos más exhaustivos) de una mayor importancia relativa de las raíces en individuos juveniles de poblaciones ubicadas a un mayor nivel altitudinal. Dada la fuerte presión ambiental a esas alturas, una manera en que una pequeña planta podría ganar tiempo ante la constante posibilidad de muerte, es invertir en el desarrollo de las raíces de modo que se garantice hasta cierto grado sus posibilidades de obtener nutrientes y agua, almacenar reservas estratégicas, y establecerse lo más firmemente posible en el substrato de modo de contrarrestar la presión del movimiento del suelo por soliflucción.

Las pruebas que se hicieron de diferentes proporciones entre compartimientos y grupos de compartimientos de la planta no dieron resultados significativos acerca de diferencias entre poblaciones a distintas altitudes.

4.8. Una reflexión sobre la dinámica poblacional y los procesos productivos

Se espera que el ensayo metodológico empleado y el marco ecológico en el que se ha discutido una buena parte de la información más relevante obtenida en esta investigación, pueda dar algunas pautas para desarrollar en un futuro cercano unas primeras aproximaciones a modelos que permitan evaluar cómo cambia la distribución de la producción y la biomasa (por clases de tamaño y edad) en poblaciones que difieran en su estructura y que tengan diferentes densidades. Esto podría relacionar poblaciones "en crecimiento", "en equilibrio", o "en extinción" con ciertos patrones de producción y biomasa. Se necesitan estudios detallados sobre la microdinámica geomorfológica en el tiempo del substrato, y cómo esto afecta al "nicho regenerativo" u "oportunidad de reclutamiento" a la población. Esto permitirá saber qué situaciones (de "rejuvenecimiento", "madurez" o "envejecimiento" poblacional) son más probables o si todas son igualmente probables. Además, cómo estas distintas condiciones ambientales se distribuyen y van cambiando en el espacio y en el tiempo. Todo esto son aspectos claves a la hora de comprender la capacidad de restablecimiento o de regeneración de estas poblaciones bajo presiones o procesos naturales, o bajo presiones humanas en el futuro cercano.

5. BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMSON W.G. y H. CASWELL. 1982.- On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology*, **63** (4): 982-991.
- BARUCH Z. 1979.- Elevational differentiation in *Espeletia schultzei* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology* **60**(1): 85-98.
- BATSCHLET E. 1978.- *Matemáticas básicas para biocientíficos*. Editorial Dossat, S.A. Madrid, España.
- BAZILEVICH N.I., A.V. DROZDOV Y L.E. RODIN. 1971.- World forest productivity, its basic regularities and relationship with climatic factors. En: DUVIGNEAUD P. (Ed.) *Productivity of Forest Ecosystems*. Proc. Brussels Symp. 1969, Ecology and Conservation, vol. 4, pp. 111-40. Paris: UNESCO.
- BECK E. 1986.- Biology of afroalpine *Dendrosenecio* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* **152**: 123-31.
- BELLOT J., J.R. SÁNCHEZ, M.J. LLEDÓ, P. MARTÍNEZ y A. ESCARRÉ. 1992.- Litterfall as a measure of primary production in Mediterranean holm-oak forest. *Vegetatio* **99-100**: 69-76.
- BERBESÍ N. 1990.- *Estrategias de Asignación de Biomasa y Nutrientes en Plantas del Páramo Andino en un gradiente sucesional y sus variaciones estacionales*. Tesis de Grado. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

- BERRY P. E. y R. N. CALVO. 1989.- Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76 (11): 1602-14.
- BÖHM W. 1979.- *Methods of Studying Root Systems*. Ecological Studies 33. Springer-Verlag. Berlin.
- CALERO A.G. y BARUCH Z. 1986.- Patterns in altitudinal and seasonal biomass allocation in two contrasting plant life forms from a tropical mountain biome. *Biotropica* 18 (3): 189-194.
- CARDENAS A. L. 1962.- El glaciario pleistoceno en las cabeceras del Chama. *Revista Geográfica* 3: 173-194.
- CAVELIER J., J. L. MACHADO y D. VALENCIA. 1992.- Leaf demography and Growth Rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a Caulescent Rosette in a Colombian Paramo. *Biotropica* 24(1): 52-63.
- CHABOT B.F. y D.J. HICKS. 1982.- The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 229-59.
- COMEAU P.G. y J.P. KIMMINS. 1989.- Above- and below-ground biomass and production of lodgepole pine on sites with differing soil moisture regimes. *Can. J. For. Res.* 19 (4): 447-54.
- CUATRECASAS J. 1986.- Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 267-303. Oxford University Press.
- ESTRADA C. 1983.- *Dinámica del crecimiento y reproducción de Espeletia en el Páramo Desértico*. Tesis de Maestría.

Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

- ESTRADA C. y MONASTERIO, M. 1988.- Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del Páramo Desértico. *Ecotrópicos*, 1 (1): 25-39.
- ESTRADA C. y MONASTERIO, M. 1991.- Comportamiento reproductivo de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del Páramo Desértico. *Ecotrópicos*, 4 (1): 1-17.
- ESTRADA C., GOLDSTEIN G. y MONASTERIO M. 1991.- Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* and *Espeletia timotensis*, two giant rosettes of the Desert Paramo in the Tropical Andes. *Acta Ecologica* 12 (5): 603-616.
- EVANS G.C. 1972.- *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. University of California Press. Berkeley.
- FARIÑAS M. y M. MONASTERIO 1980.- La Vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de Ordenamiento y su interpretación ecológica. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 263-307.
- GARAY I. 1981.- Le peuplement de microarthropodes dans la litiere sur pied de *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis*. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 18(2): 209-219.
- GARAY I. y L. SARMIENTO-MONASTERIO y M. MONASTERIO. 1982.- Le paramo désertique: éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. En: LEBRUN Ph., H. M. ANDRÉ, A DE MEDTS, C. GRÉGOIRE-WIBO and G. WAUTHY (eds). *New Trends in Soil Biology* (Proceedings of the VIII. International

Colloquium of Soil Zoology), pp. 127-134, Louvain-La Neuve (Belgium).

GOLDSTEIN G. y F. MEINZER. 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. y F. MEINZER. 1984. The role of capacitance in the water balance of andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment* 7: 179-86.

GOLDSTEIN G., F. MEINZER y M. MONASTERIO. 1985a. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an andean giant rosette species. *Oecologia Plantarum* 6(20) nº 3: 263-75.

GOLDSTEIN G., F. RADA y A. AZÓCAR. 1985b.- Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-52.

GOLDSTEIN G., F. RADA, M.O. CANALES y O. ZABALA. 1989.- Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia Plantarum* 10 (4): 359-70.

GOLLEY F. B. 1978.- Gross and net primary production and growth parameters. En: UNESCO/UNEP/FAO. *Tropical forest ecosystems*. pp. 233-248. Paris: Unesco.

GRIER C.C., K.A. VOGT, M.R. KEYES y R.L. EDMONDS. 1981.- Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.* 11: 155-67.

GUARIGUATA M. R. y A. AZÓCAR. 1988.- Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis*

(Compositae), an andean giant rosette. *Biotropica* 20
(1): 54-9.

HALLÉ F. Y OLDEMAN R. A. A. 1970.- *Essai sur le architecture
et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.*
Paris: Masson.

HARCOMBE P.A., M.E. HARMON y S.E. GREENE. 1990. Changes in
biomass and production over 53 years in a coastal
Picea sitchensis - *Tsuga heterophylla* forest
approaching maturity. *Can. J. For. Res.* 20: 1602-10.

HARPER J.L. y J. OGDEN. 1970.- The reproductive strategy of
higher plants. I. The concept of strategy with special
reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58: 681-698.

HARPER, J.L. 1977.- *Population Biology of Plants.* Academic
Press, London, England.

HEDBERG O. 1986.- Origins of the Afroalpine Flora. In:
VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude
Tropical Biogeography*, pp. 443-468. Oxford University
Press.

KIMMINS J.P. 1988.- Community organization: methods of study
and prediction of the productivity and yield of forest
ecosystems. *Can. J. Bot.* 66 (12): 2654-72.

KIRA T. y H. OGAWA. 1971.- Assessment of primary production
in tropical and equatorial forests. En: DUVIGNEAUD P.
(Ed.) *Productivity of Forest Ecosystems.* Proc.
Brussels Symp. 1969, Ecology and Conservation, vol. 4,
pp. 309-21. Paris: UNESCO.

KIRA T., H. OGAWA y K. OGINO. 1967.- Comparative ecological
studies on three main types of forest vegetation in
Thailand. IV. Dry matter production with special

- reference to the Khao Chong rain forest. En: KIRA T. y K. IWATA. (eds.). *Nature and Life in S.E. Asia*, 6: 149-174. Kyoto: Fauna and Flora Research Society.
- KOECHLIN J. y J. C. MENAUT. 1979.- Phenology and primary production. En: UNESCO/UNEP/FAO. *Tropical grazing land ecosystems*. pp. 119-145. Paris: Unesco.
- LAMOTTE M., I. GARAY y M. MONASTERIO. 1989.- Le grandi linee del funzionamento di un ecosistema tropicale di montagna. *S.IT.E. Atti*, 7:61-66.
- LIETH H. 1972.- Modeling the primary productivity of the world. *Nature and Resources* 8 (2): 5-10.
- LLEDÓ M.J., J.R. SÁNCHEZ, J. BELLOT, J. BORONAT, J.J. IBÁÑEZ y A. ESCARRÉ. 1992.- Structure, biomass and production of a resprouted holm-oak (*Quercus ilex* L.) forest in NE Spain. *Vegetatio* 99-100: 51-59.
- MABBERLEY D. J. 1986.- Adaptive Syndromes of the Afroalpine Species of *Dendrosenecio*. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 81-102. Oxford University Press.
- MALAGON D. 1982.- *Evolución de los suelos en el Páramo Andino*. CIDIAT, Mérida, 222 pp.
- MEINZER F. y G. GOLDSTEIN. 1985.- Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66(2): 512-20.
- MILNER C. y R. ELFIN-HUGHES. 1968.- *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. IBP, Handbook 6, London: Blackwell.

- MONASTERIO M. 1979.- El Páramo Desértico en el Altiandino de Venezuela. En: SALGADO-LABORIAU (Ed.) *El Medio Ambiente Páramo*, pp. 117-146. UNESCO-IVIC, Caracas.
- MONASTERIO M. 1980a.- Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 15-27.
- MONASTERIO M. 1980b.- Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 93-158.
- MONASTERIO M. 1983.- *Adaptación de especies al trópico frío: el caso Espeletia en el Páramo Desértico*. Trabajo de Ascenso Profesor Titular. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 109 pp.
- MONASTERIO M. 1986a.- Adaptive Strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 49-80. 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 M. LAMOTTE. 1987.- La production d'une population d'*Espeletia timotensis* dans un écosystème de haute montagne tropicale (Andes du Venezuela). *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 305, Série III, p. 687-90.

- MONASTERIO M. y S. REYES. 1980.- Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91.
- MONASTERIO M. y SARMIENTO L. 1991.- Adaptive Radiation of *Espeletia* in the Cold Andean Tropics. *Tree* 6 (12):387-391.
- MONASTERIO M. y F. VUILLEUMIER. 1986.- Introduction: High Tropical Mountain Biota of the World. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 3-7. Oxford University Press.
- NEWBOULD P.J. 1967.- *Methods for estimating the primary production of forests*. IBP, Handbook 2, Oxford and Edinburgh: Blackwell.
- NEWBOULD P.J. 1968.- Methods of estimating root production. En: ECKARDT F.E. (Ed.) *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level*. Proc. Copenhagen Symp., 1965, Natural Resources Research, vol. 5, pp. 187-90. Paris: UNESCO.
- RADA F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR y F. MEINZER. 1985.- Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 8: 501-7.
- RADA F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR y F. TORRES. 1987.- Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38(188): 491-7.
- RAWAT Y.S. y J.S. SINGH. 1988.- Structure and function of oak forests in Central Himalaya. I. Dry matter dynamics.

Annals of Botany 62 (4): 397-411.

- REINERS W.A. 1988.- Achievements and Challenges in Forest Energetics. En: POMEROY, L.R. y ALBERTS, J.J. (Eds.) *Concepts of Ecosystem Ecology*. Ecological Studies 67, pp. 73-114. Springer-Verlag, New York.
- RODIN L.E. y BAZILEVICH N.I. 1967.- *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*. Edinburgh, London: Oliver & Boyd. 388 pp.
- RODIN L.E., BAZILEVICH N.I. y ROZOV N.N. 1975.- Productivity of the world's main ecosystems. En: REICHLER D.E., J.F. FRANKLIN y D.W. GOODALL (Eds.). *Productivity of World Ecosystems*, pp.13-26, National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- ROSENZWEIG M.L. 1968.- Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *Am. Nat.* 102 (923): 67-74.
- RUARK G.A. y J.G. BOCKHEIM. 1988.- Biomass, net primary production, and nutrient distribution for an age sequence of *Populus tremuloides* ecosystems. *Can. J. For. Res.* 18 (4): 435-43.
- SAN JOSE J. J. Y E. MEDINA. 1975.- Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. En: GOLLEY F. B. y E. MEDINA. (Eds.) *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Ecological Studies 11, pp. 251-264. Springer-Verlag, New York.
- SANTANTONIO D., MERMANN, R.K., OVERTON, W.S. 1977.- Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia* 17: 1-13.

- SARMIENTO G. 1984.- *Los ecosistemas y la ecosfera*. Blume, Barcelona.
- SARMIENTO G. 1986.- Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 11-45. Oxford University Press.
- SARMIENTO G. y M. VERA. 1979.- Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cs. Nat.* 136: 5-41
- SARMIENTO-MONASTERIO L. 1987.- *El Páramo Altiandino: Producción Primaria, Asignación de la Biomasa, Descomposición y Demografía de Arenaria jahnii* Brake, una planta en cojín. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes, Mérida, 189 p.
- SCHARMA E. y R.S. AMBASHT. 1991.- Biomass, Productivity and Energetics in Himalayan Alder Plantations. *Annals of Botany* 67: 285-93.
- SCHUBERT C. 1975.- Glaciation and periglacial morphology in the Northwestern Venezuelan Andes. *Eiszeitalter u. Gegenwart*. Band 26. Seite 196-211. Obringem/Wurttt.
- SCHUBERT C.. 1979.- La zona del páramo: Morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En: SALGADO-LABORIAU (Ed.) *El Medio Ambiente Páramo*, pp. 11-27. UNESCO-IVIC, Caracas.
- SCHUBERT C. 1980.- Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: historia, breve síntesis, el Cuaternario y bibliografía. En: MONASTERIO, M. (Ed.) *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 29-46.

- SCHULZE E.D. y KOCH W. 1971.- Measurement of primary production with cuvettes. En: DUVIGNEAUD P. (Ed.) *Productivity of Forest Ecosystems*. Proc. Brussels Symp. 1969, Ecology and Conservation, vol. 4, pp. 141-57. Paris: UNESCO.
- SCHULZE E.D., BECK E., SCHEIBE R. y ZIEGLER P. 1985.- Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *Oecologia* **65**: 207-13.
- SHARIFI M.R., E.T. NILSEN, P.W. RUNDEL. 1982.- Biomass and net primary production of *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) in the Sonoran Desert of California. *Amer. J. Bot.* **69** (5): 760-7.
- SINGH L. y J.S. SINGH. 1991.- Species structure, dry matter dynamics and carbon flux of a dry tropical forest in India. *Annals of Botany* **68**: 263-73.
- SMITH A. P. 1980.- The paradox of plant height in an andean giant rosette species. *Journal of Ecology* **68**: 63-73
- SMITH A. P. 1981.- Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* **48**: 1-45.
- SMITH A. P. y T. P. YOUNG. 1982.- The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia* **55**: 243-7
- SMITH A.P. y YOUNG T.P. 1987.- Tropical alpine plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 137-58.
- SMITH J.M.B. y KLINGER L.F. 1985.- Aboveground:belowground phytomass ratios in Venezuelan paramo vegetation and their significance. *Arctic and Alpine Research*. **17** (2): 189-98.

- SOBREVILA. C. 1988.- Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzei*. *American Journal of Botany* 75 (5): 701-24.
- SOKAL R.R. y ROHLF F.L. 1981.- *Biometry*. W.H. Freeman and Company. San Francisco.
- TRICART J. 1970.- *Geomorphology of Cold Environments*. MacMillan. St. Martins Press, New York, 318 pp.
- VAN DER HAMMEN T. y A. M. CLEEF. 1986.- Development of the High Andean Páramo Flora and Vegetation. In: VUILLEUMIER, F. y MONASTERIO, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 153-201. Oxford University Press.
- VAN VALEN L. 1975.- Life, Death, and Energy of a Tree. *Biotropica* 7 (4): 260-269.
- VOGT K.A., GRIER C.C., VOGT D.J. 1986.- Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.* 51: 303-377.
- VUILLEUMIER F. y M. MONASTERIO (Eds.). 1986.- *High Altitude Tropical Biogeography*. New York: Oxford University Press.
- WALKER R. B. 1975.- Measurement of primary productivity by gas exchange studies in the IBP. En: REICHLER D.E., J.F. FRANKLIN y D.W. GOODALL (Eds.). *Productivity of World Ecosystems*, pp.60-63, National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- WHITTAKER R.H. y G.M. WOODWELL. 1968.- Dimension and production relations of trees and shrubs in the

Brookhaven Forest, New York. *J. Ecol.* **56**: 1-25.

WHITTAKER R.H. y G.M. WOODWELL. 1971.- Measurement of net primary production of forests. En: DUVIGNEAUD P. (Ed.) *Productivity of Forest Ecosystems*. Proc. Brussels Symp. 1969, Ecology and Conservation, vol. 4, pp. 159-75. Paris: UNESCO.

WHITTAKER R.H. y LIKENS G.E. 1975.- The biosphere and man. En: LIETH H. y R.H. WHITTAKER. (Eds.) *Primary Productivity of the Biosphere*. Ecological Studies 14, pp. 305-328, Springer-Verlag, New York.

WHITTAKER R.H. y P.L. MARKS. 1975.- Methods of assessing terrestrial productivity. En: LIETH H. y R.H. WHITTAKER. (Eds.) *Primary Productivity of the Biosphere*. Ecological Studies 14, pp. 55-118. Springer-Verlag, New York.

WIELGOLASKI F.E. 1975.- Productivity of tundra ecosystems. En: REICHLER D.E., J.F. FRANKLIN y D.W. GOODALL (Eds.). *Productivity of World Ecosystems*, pp. 1-12, National Academy of Sciences, Washington, D.C.

YOUNG T. P. 1981.- A general model of comparative fecundity for semelparous and iteroparous life histories. *The American Naturalist* **118**: 27-36.

YOUNG T. P. 1984.- The comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* on Mount Kenya. *Journal of Ecology* **72**: 637-50.

YOUNG T. P. 1985.- *Lobelia telekii* herbivory, mortality, and size at reproduction: variation with growth rate. *Ecology* **66**(6): 1879-83.

APÉNDICE

FIG 1 (modificado de la Figura 21)

ACUMULACION ANUAL DEL TALLO

$$y = 3.8367 + 0.46049x - 2.0869e-3x^2 + 4.1387e-6x^3 \quad R^2 = 0.933 \quad (\text{MIFAFI})$$

$$y = 2.8630 + 0.29267x - 1.5331e-3x^2 + 3.1514e-6x^3 \quad R^2 = 0.795 \quad (\text{LAS MINAS})$$

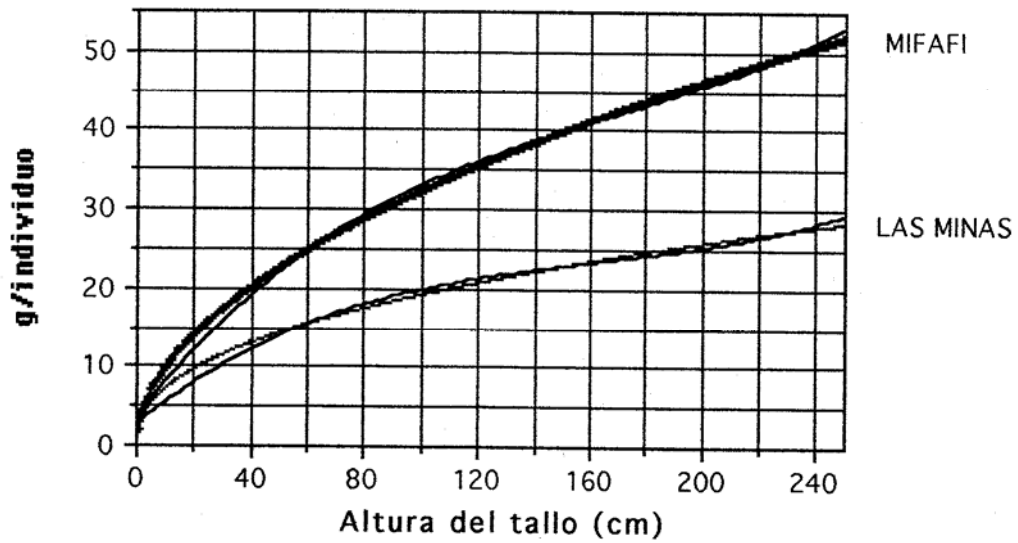


FIG. 2 (modificado de la Figura 22)

$$y = -1.4087 + 0.81274x - 8.3051e-3x^2 + 3.5633e-5x^3 - 5.4685e-8x^4 \quad (\text{MIFAFI})$$

$R^2 = 0.987$

$$y = 1.3938 + 0.49040x - 4.8791e-3x^2 + 2.0543e-5x^3 - 3.1098e-8x^4 \quad (\text{LAS MINAS})$$

$R^2 = 0.994$

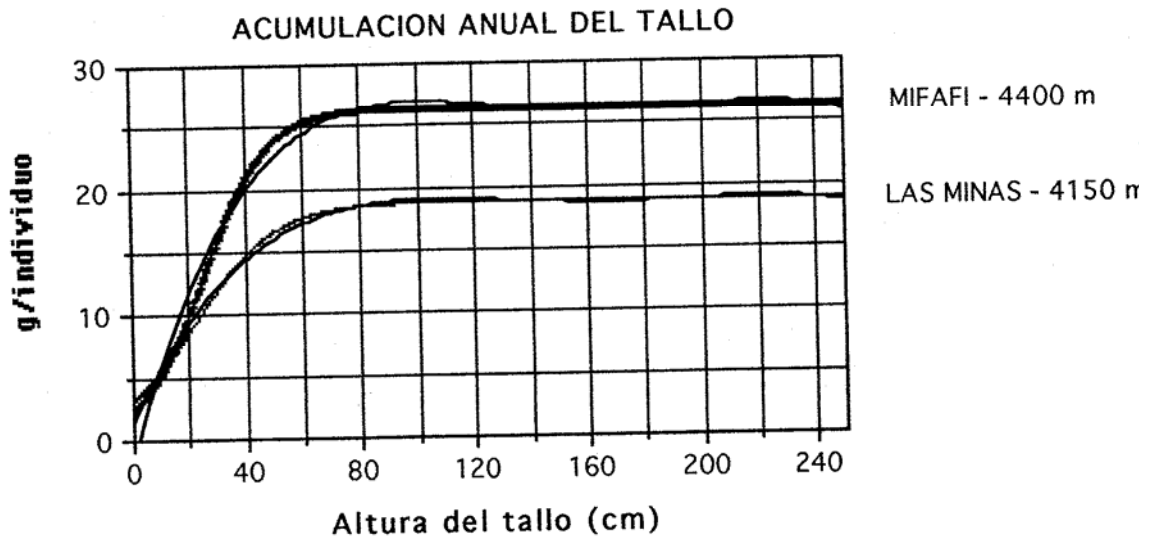


FIG 3

NECROMASA FOLIAR

$y = 0.39775 * x^{2.5234}$ $R^2 = 0.911$ \square MIFAFI

$y = 0.84466 * x^{2.1422}$ $R^2 = 0.953$ \bullet LAS MINAS

