

ASPECTOS DE LA ESTRATEGIA DEL CICLO VITAL
DE Coespeletia spicata

CARLOS AUGUSTO ESPERADA S.

Trabajo presentado ante la Ilustre Universidad de Los Andes como requisito para optar al Grado de Licenciado en Biología.

Mérida, Abril de 1979.

El presente trabajo se ha realizado en el Laboratorio de Ecología Vegetal del Departamento de Biología bajo la dirección de la Doctora Maximina Monasterio.

AGRADECIMIENTO

A la Dra. Maximina Monasterio por su valiosa orientación y apoyo brindados al trabajo, a Héctor Molina y Iina Sarmiento quienes ayudaron en gran medida en el trabajo de campo, a Gladys Lobo por su colaboración en la transcripción del manuscrito, al grupo de Ecología Vegetal en pleno por su estímulo y apoyo, y a todos aquellos que de una u otra manera contribuyeron en la realización del presente trabajo.

C O N T E N I D O

I. INTRODUCCION.....	1
II. DESCRIPCION DE LA ESPECIE.....	4
III. DESCRIPCION DEL AREA.....	4
III.1. Ubicación.....	4
III.2. Características ambientales.....	5
III.3. Vegetación.....	7
III.4. Uso de la tierra.....	8
IV. METODOLOGIA.....	8
IV.1. Fenología.....	10
IV.2. Rendimiento reproductivo.....	11
IV.3. Variabilidad reproductiva.....	12
IV.4. Crecimiento y diferenciación.....	13
IV.5. Estructura poblacional.....	14
V. RESULTADOS Y DISCUSION.....	14
V.1.a. Descripción de las clases fenológi- cas típicas.....	14
V.1.b. Fenología.....	17
V.2. Rendimiento reproductivo.....	21
V.3. Variabilidad reproductiva.....	23
V.4. Crecimiento y diferenciación.....	25
V.5. Niveles de organización vegetal. Pa- trones de crecimiento y diferenciación en estructuras reproductivas. Variabi	

lidad fenológica.....	26
V.6. Estructura poblacional.....	28
VI. CONCLUSIONES.....	37
Resumen.....	38
Referencias bibliográficas.....	40

I.- INTRODUCCION.

Hasta el presente, los estudios sobre estrategias adaptativas de poblaciones vegetales a condiciones ambientales específicas son muy escasos y, particularmente, es poco lo que se sabe sobre la biología de especies individuales en los trópicos. Sin embargo, debemos señalar que ya sobre el particular existen importantes estudios en los trópicos de Venezuela: Monasterio (1979), Monasterio y Sarmiento (1976) y Ataroff (1975).

De ahí que se hace necesario favorecer los estudios de la dinámica y estructura de poblaciones vegetales, así como estudios comparativos de los presupuestos de tiempo y energía de los individuos y poblaciones tropicales, que valoren la posición de determinada especie en una comunidad mediante el examen de la rapidez y estrategia con que adquieren y gastan la energía (Farnworth & Golley, 1977). Por otro lado se ha sugerido (Sarmiento, 1972) como especies prioritarias para estos estudios en los trópicos, a las especies de mayor "éxito ecológico" en los distintos ecosistemas, en especial las dominantes, las adaptadas a ambientes extremos, etc., entre otras.

Dentro de este contexto se ha ubicado el presente trabajo como una contribución concreta y específica al estudio y comprensión de la estrategia evolutiva global de las plantas que constituyen la vegetación del ecosistema de páramo, en el ambiente de la alta montaña tropical de los Andes venezolanos.

El concepto de "estrategia evolutiva global" ha sido establecido por Monasterio (1979) para significar "una serie de aspectos esenciales del ciclo de vida y el comportamiento ecológico de una po-

blación vegetal. Varios componentes integran esta definición más amplia de estrategia: forma de crecimiento, arquitectura, aloca- ción de energía y minerales, ritmos vegetativos y reproductivos, administra- ción y protección del banco de semillas, funcionalidad y ritmos dia- rios, morfoecología, desarrollo y maduración de las fases en la es- tructura demográfica, interacción con otras poblaciones (polinizado- res, predadores, utilizadores, competidores.")

En el presente trabajo en particular, se trata de analizar algunos aspectos en la estrategia del ciclo vital de una especie do- minante, Coespeletia spicata, dentro de la formación vegetal de Pá- rama Desértico Altiandino. Estos aspectos son los siguientes:

1. Fenología

2. Análisis de una parte de la dinámica poblacional, en par- ticular el rendimiento del proceso reproductivo hasta la etapa de fe- cundación.

3. Variabilidad reproductiva a distintos niveles de organi- zación vegetal (población, planta y órganos y estructuras reproducti- vas).

4. Crecimiento y diferenciación en estructuras reproductivas.

5. Estructura poblacional.

Estableciendo correlaciones de estos aspectos entre sí y con las condiciones ambientales, se plantean las siguientes cuestiones:

1. De qué manera las presiones selectivas del ambiente pueden estar a- fectando la dinámica y estructura poblacional en Coespeletia spicata y cómo pueden influir en su ciclo vital.

2. Hasta que punto el comportamiento fenológico de la especie actúa co- mo una respuesta adaptativa frente a aspectos físico-ambientales y/o

bio-ecológicos del medio ambiente.

3. Qué significado ecológico tienen los patrones de crecimiento, desarrollo y diferenciación, así como la variabilidad fenológica y reproductiva en esta especie.

Puede ser útil aclarar aquí algunas cuestiones relacionadas con los aspectos arriba mencionados.

Relacionado con la fenología, dinámica y aún también con la estructura de poblaciones se plantea el problema de qué criterios son o no válidos para establecer el cambio del estado juvenil al estado a dulto en una planta.

Doorenbos (1965) establece que "una característica fisiológica general de la fase juvenil es su incapacidad para formar flores", aunque reconoce que "no sería práctico aplicar esta definición a plantas leñosas, debido a que se conoce muy poco sobre los factores que afectan la floración en los árboles". De todos modos se manifiesta aquí lo afirmado por Harper & White (1974) de que "el rasgo demográfico esencial de la fase juvenil es la ausencia de reproducción sexual". Robinson & Wareing (1969) también han estudiado el problema, pero siempre enfocado desde un punto de vista estrictamente fisiológico.

Es posible emplear un criterio más ecológico que refleje el papel de cada individuo en la población, comunidad y ecosistema considerados globalmente (Monasterio, 1979). Por el momento en este trabajo no profundizaremos más este tema considerándose juvenil a aquellos individuos que todavía no han florecido por vez primera.

II.- DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

Botánicamente, esta especie ha sido descrita bajo la denominación Espeletia spicata Sch. Bip. Wedd. Chlor. And. 1: 65.1355., por Aristiguieta (1964). Cuatrecasas en 1976 ubicó esta especie en el nuevo género Coespeletia (Torres, 1978).

En breves palabras, esta planta presenta rasgos morfológicos y morfoecológicos peculiares: hojas mesófilas, alargadas y estrechas, con gran pubescencia; ausencia de abscisión foliar produciendo una envoltura protectora de hojas muertas alrededor del tronco permitiéndole enfrentar con "éxito" el duro ambiente de altas oscilaciones térmicas y heladas diarias que prevalece (véase sección III).

La arquitectura de esta planta se ubica en el modelo arquitectónico de "Corner" de "árbol monocaule policárpico", propuesto por Hallé y Oldeman (1970), con crecimiento apical continuo e indefinido del tronco. De acuerdo con esto esta planta presenta "en su fase vegetativa una estructura aérea formada por un único eje construido por un sólo y mismo meristema apical, terminado por una roseta" (Monasterio, 1979) alcanzando alturas máximas de unos tres metros.

III. DESCRIPCION DEL AREA.

III.1. Ubicación.

El sitio de estudio se encuentra a una altura de aproximadamente, 4.250 m s.n.m., a unos 5 km al noroeste de Pico del Aguila, y está ubicado en el Páramo de Piedras Blancas, dentro del área de Páramo Altiandino más extensa en Venezuela (Fig. 1), en los Andes noroccidentales venezolanos (Sierra de la Culata), en el Estado Mérida (Fig. 2).

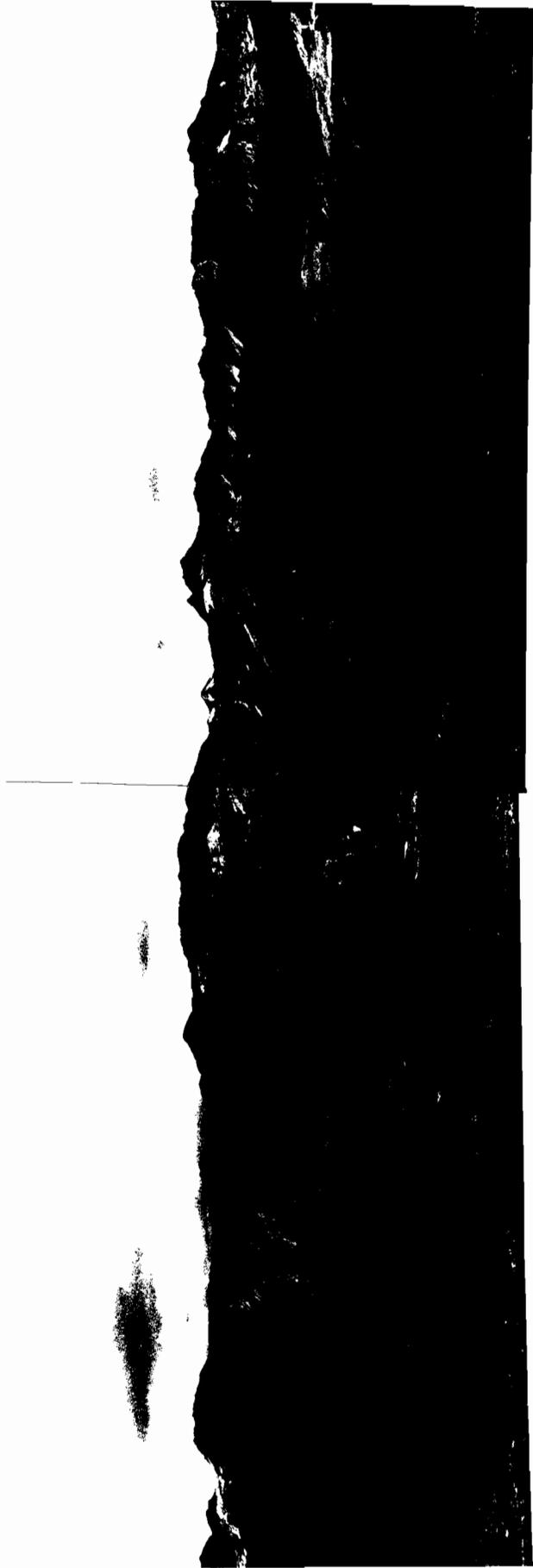


FIGURA N.º 1 .- Páramo de Piedras Blancas. Vista panorámica.

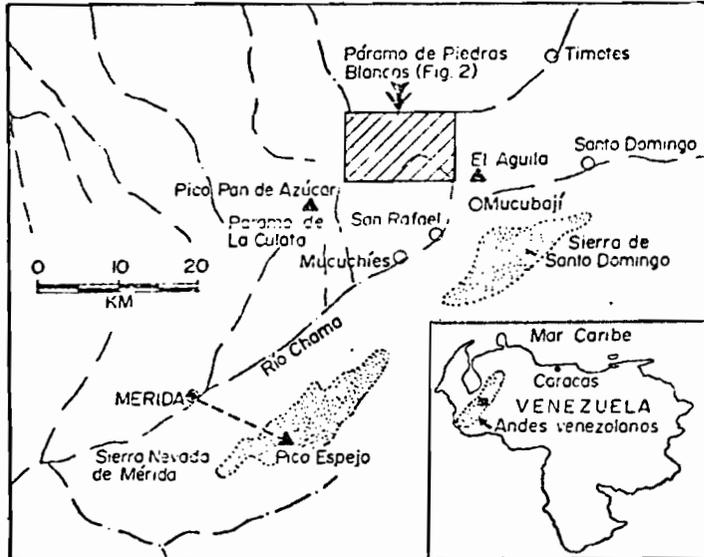


FIGURA Nº 2 .- Ubicación a pequeña y mediana escala del Páramo de Piedras Blancas (tomado de Schubert, 1975)

III.2. Características ambientales

A nivel general, el ambiente global en los páramos es el resultado conjunto de los levantamientos tectónicos finales de la cordillera de los Andes en los períodos Terciario y Cuaternario, así como del modelado del relieve por la acción de las sucesivas glaciaciones ocurridas durante el Pleistoceno, produciéndose un peculiar ambiente de clima frío, bajo condiciones netamente tropicales: la Alta Montaña Tropical.

El substrato geológico de la región consta de afloramientos del basamento cristalino, correspondientes al Grupo Iglesias, constituidos en la zona fundamentalmente por rocas ígneas ácidas (batolitos de granito) de edad Paleozoica (Léxico Estratigráfico de Venezuela, 1956).

El relieve actual en el área presenta rasgos de geomorfogénesis glacial, particularmente como consecuencia de la última glaciación conocida como Glaciación Mérida (Schubert, 1975). Esos rasgos de escultura y erosión glacial han sido descritos para el área de estudio por Schubert (1975).

Por otro lado, la región está sometida actualmente a la acción de procesos de geomorfogénesis periglacial debido a la acción de un Clima Periglacial Tropical el cual ha sido definido por Tricart (1970) como un Clima de Montaña de bajas latitudes caracterizado fundamentalmente por la alta frecuencia de heladas, casi diarias, que ejercen efectos pronunciados sobre la superficie del substrato, mediante procesos de congelamiento-descongelamiento, que crean un "stress" permanente de inestabilidad en el microambiente superficial del "suelo".

Las condiciones climáticas generales están representadas en

la Fig. 3, a partir de registros de 24 años en la estación climatológica de Pico del Aguila, a 4118 m s.n.m., a escasos 5 km del sitio de trabajo.

El régimen de distribución de las precipitaciones presenta estacionalidad anual, ubicándose la estación "seca" entre los meses de Diciembre a Marzo y la estación "húmeda" entre Abril y Noviembre. La precipitación media anual es de 798,2 mm. La temperatura media anual es de 2,8°C, ocurriendo una apreciable isoterminia anual, pero, de acuerdo a datos provenientes de mediciones microclimáticas puntuales, de un ciclo diario, realizadas tanto en la estación "seca" (Dic.-Mar.), el 12 y 13 de Enero de 1978, como en la "húmeda" (Ab.-Nov.), el 1º y 2 de Agosto de 1978 en un sitio representativo dentro del área de trabajo, es posible afirmar que las oscilaciones térmicas diarias en la temperatura del aire cercano al suelo y en la temperatura del suelo superficial tienden a ser bastante pronunciadas (30º-50º C en superficie, 10º-20º C a 10 cm sobre el suelo y 8º-15º C a 150 cm sobre la superficie) con variaciones en su magnitud relacionadas con la estacionalidad hídrica anual. A lo largo de la estación "seca" (Dic.-Mar.) las oscilaciones térmicas diarias en el ambiente en general son más pronunciadas que en la estación "húmeda" (Ab.-Nov.). La ocurrencia de heladas en el área es prácticamente diaria durante todo el año sin presentar una distribución estacional (Monasterio, 1979a). Los niveles de radiación solar e insolación alcanzan sus máximos en la estación "seca" del año.

Localmente el área de trabajo está ubicada dentro de un antiguo circo glacial, en laderas de posición intermedia, sobre depósitos coluviales que presentan "suelos" muy incipientes y muy poco desarrollados (en algunos sitios prácticamente casi no existen suelos propiamente dichos), afectados casi diariamente por procesos de solifluación.

PICO DEL AGUILA

08° 52' N

70° 48' W

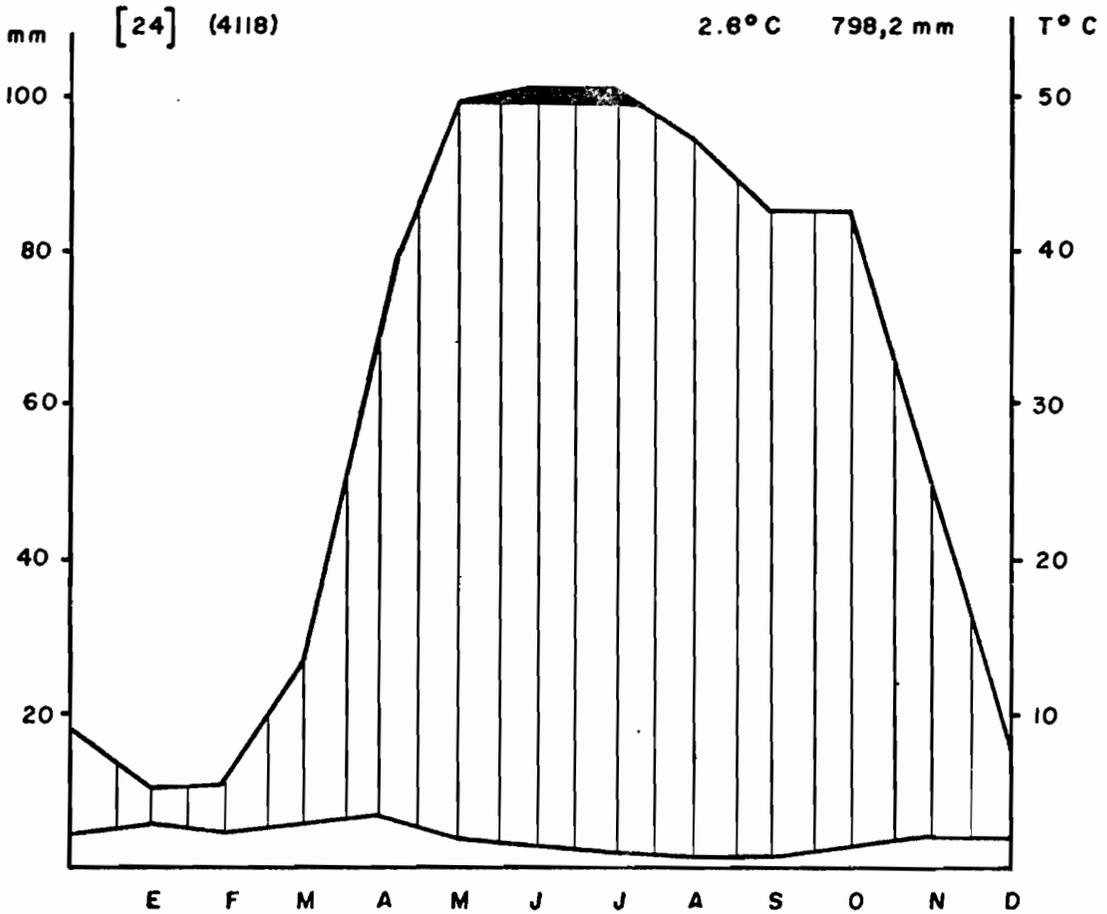


FIGURA Nº 3 .- Climadiagrama de la estación de Pico del Aguila. Registro de 24 años.

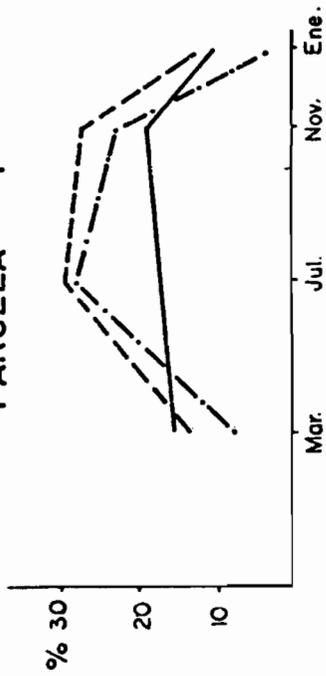
A partir de mediciones de la humedad edáfica en $\%$ en peso seco, sobre muestras de suelo (con una proporción de material grueso menor que el 20 $\%$ en sólo algunas de ellas), llevadas a cabo en los meses de Marzo, Julio, Noviembre y Enero (Fig. 5) se observa un incremento general en la humedad del "suelo", entre 20 y 40 $\%$, desde la superficie hasta alrededor de 30 cm durante la estación lluviosa del año y una disminución de la humedad hasta un rango de 5 a 15 $\%$ durante la estación "seca". Se están haciendo análisis de muestras de suelos para determinar, entre otras cosas, su textura y constantes hídricas y así poder interpretar mejor los datos de humedad en el "suelo" para establecer si hay agua disponible durante el año (lo cual, parece que es bastante probable) o si hay pequeños períodos durante la estación "seca", en los que se alcance el punto de marchitez permanente.

III.3. Vegetación.

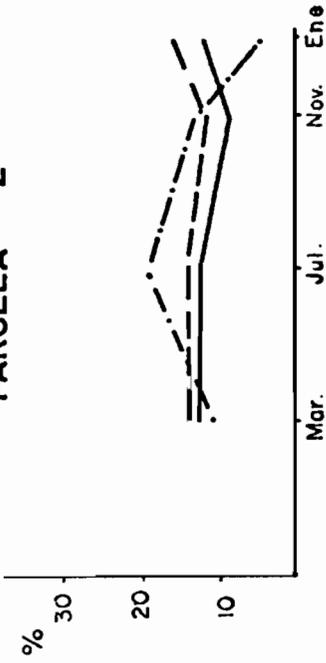
La vegetación de los páramos de Venezuela ha sido estudiada por Monasterio (1979a), de cuyo trabajo citamos la mayor parte de la información que sigue a continuación:

El área de estudio está situada dentro del piso Altiandino el cual se ha definido como "una región morfoclimática caracterizada por la presencia de un clima periglacial intenso". La formación vegetal dominante en el área es el Páramo Desértico Altiandino (Fig. 6) con un rango altitudinal de 4.100 a 4.600 m, en el Páramo de Piedras Blancas. Fisonómicamente, esta formación "es un Rosetal alto y abierto" constituida por dos estratos, uno superior "entre 1 y 3 m de altura y de 5 a 30 $\%$ de cobertura" con presencia de rosetas arborescentes pertenecientes al género Esneletia, y otro estrato inferior prácticamente "a ras del suelo", con una cobertura bastante discontinua entre 2 y 40 $\%$, consistente de "plantas en cojines densos y achatados con tendencia a desarrollar una forma circular" y cuyas especies más importantes "pertenecen a los géneros Azorella, Arenaria, Acicacne y Luci-

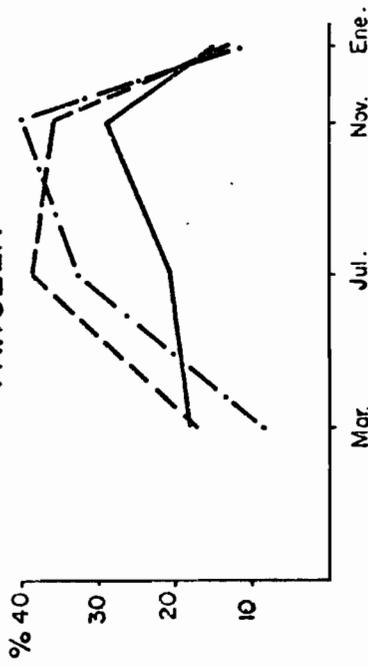
PARCELA 1



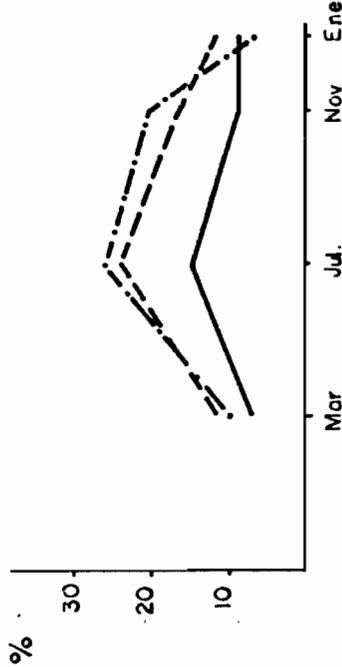
PARCELA 2



PARCELA 3



PARCELA 4



- · - · - · 0-5 cm
 - - - - - > 10 cm
 - - - - - > 30 cm

FIGURA Nº 5 .- Secuencia anual en la Humedad del suelo (% peso seco) en la transecta de Coespeletia spicata, en el Páramo de Piedras Blancas, a 4.250 m s.n.m. Datos de 1978 y 1979.



FIGURA Nº 6 .- Páramo Desértico - Rosetal interdigitado de Coespeletia spicata y Espeletia semiglobulata

lia ..."; también se encuentran en este estrato inferior algunas plantas acaules en roseta y algunos arbustos, arborescentes de pequeño tamaño.

Dentro de esta formación vegetal se estudia a la especie Coespeletia spicata que en el área de trabajo forma una asociación vegetal conocida como Rosetal de Coespeletia spicata, la cual "ocupa un rango altitudinal entre 4.000 y 4.300 m", encontrándose sobre "posiciones topográficas intermedias en las pendientes de los circos"; el substrato donde se encuentra es heterogéneo (coexistencia de gravas y bloques angulosos) permitiendo la presencia de arbustos y formas en común en el estrato inferior. El estrato superior de "rosetas monocaules alcanza hasta 3 m de altura".

Es importante recalcar aquí que esta especie, Coespeletia spicata, está sometida a un consumo por algunos insectos u hongos, particularmente en las hojas.

III.4. Uso de la tierra.

El área de estudio puede ser considerada como un campo abierto donde ocurre un pastoreo muy extensivo por ganado vacuno y equino. Lamentablemente en esta zona se han establecido vertederos de basura en algunos sitios, los cuales dadas las condiciones permanentes de bajas temperaturas demorarían mucho tiempo para el reciclaje de los productos de descomposición (sin hablar de los productos no biodegradables). De ahí, que se impone la protección de estos ambientes que son el origen de las principales cuencas hidrológicas de la región occidental de Venezuela.

IV. METODOLOGIA.

Como primer paso, se establecieron en el área de estudio 4

parcelas de 100 m² c/u a lo largo de una toposecuencia con una variación altitudinal de alrededor de 80 m entre la parcela más alta (Nº 4) y la más baja (Nº 1). (Fig. 7).

El substrato en cada una de las parcelas presenta rasgos diferenciales propios: la parcela 1 tiene un suelo superficialmente poroso, esponjoso, sin señales de estructuración poligonal ni evidencias claras de movimiento de soliflucción. El microrelieve es poco acentuado. La parcela 2 presenta un substrato bastante homogéneo con señales de estructuración poligonal y soliflucción. El microrelieve es acentuado. La parcela 3 tiene un "suelo" con estructuración de grumos terrosos superficiales por congelamiento-descongelamiento del agua de escurrimiento superficial, micromodelado en canales sinuosos y modelado superficial del terreno en microterracetas. En la parcela 4 el suelo está bastante estructurado con bloques terrosos de hasta 7 cm de altura con gravilla inserta en ellos, produciendo una máxima acentuación del microrelieve.

Es importante tener en cuenta que aún dentro de cada una de las parcelas hay una gran heterogeneidad en cuanto a las características generales descritas arriba.

En todas las parcelas se marcaron todos los individuos de Coespeletia spicata presentes, identificándolos con una chapa metálica marcada por un número.

De aquí en adelante, a cada uno de los aspectos señalados en la Introducción para estudiar la estrategia del ciclo vital de Coespeletia spicata le corresponde un método y procedimiento específico de obtención y manejo de la información.

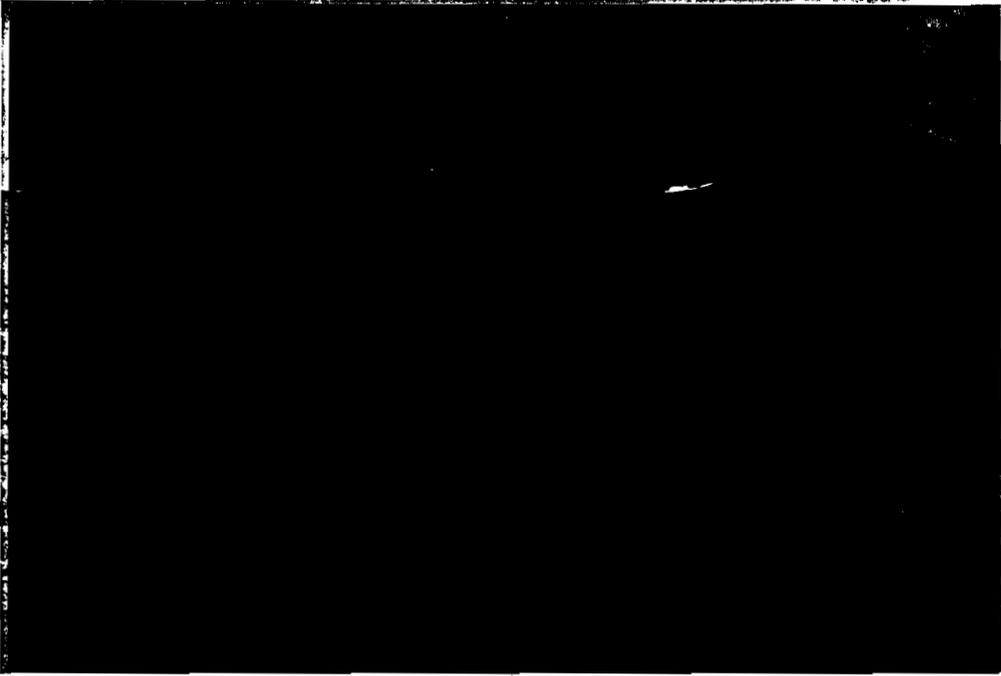


FIGURA Nº 7 .- Area de trabajo. Ubicación de las 4 parcelas de la transecta de Coespeletia spicata.

IV.1. Fenología.

Antes, aclararemos algunos conceptos.

El término fenología se ha referido al "estudio de la periodicidad en el tiempo de los eventos biológicos y su relación con los cambios climáticos estacionales" (Report of the US/IBP Phenology Committee, July 1972). Los términos fenofase, fenorritmo y estrategia fenológica, entre otros, han sido definidos por Monasterio y Sarmiento, (1976). Se conoce como "fenofase" a una etapa observable del desarrollo vegetal, claramente circunscrito en el tiempo, que es llevada a cabo por un individuo en un sitio y ecosistema dados durante un período preciso de observación. El "fenorritmo" está constituido por los ritmos anuales de las fenofases, para ese período de observación, mientras que el concepto de "estrategia fenológica" se refiere a la relación entre la fenodinámica de una especie y las condiciones ambientales y competitivas bajo las cuales realiza su ciclo anual. La "fenodinámica" para una población de una especie está constituida por el ciclo anual de los eventos fenológicos, dado por la sucesión o la superposición de sus fenofases, en un sitio y ecosistema dados.

Los estudios sobre la fenología de la especie se llevaron a cabo en dos líneas de trabajo:

a) Por un lado, el examen de la ocurrencia (en 1978) de cada una de las fenofases se llevó a cabo mediante censos fenológicos cualitativos (Cuadro Nº 1) y semicuantitativos (Cuadro Nº 2) así como observaciones de carácter personal, tal como se muestra en el Cuadro Nº 3.

b) Por otro lado, se recolectaron muestras de inflorescencias (véase sección IV-3-b) entre Junio y Agosto de 1978 para completar la información de carácter fenológico que falta en el Cuadro Nº 3 entre Abril y Septiembre, y para estudiar la secuencia de las fenofases reproduc-

ESTRATEGIA GLOBAL EN ESPECIES DEL PARAMO

Fecha: 27-4-78

Parcela: 2

Lugar: V. V.

Especie: *S. ...*

No. Ind.	Alt. total	Alt. Roseta	Alt. Roseta	Diámetro Roseta	Sin/Proc. Repr. Act.	Form. de Inflor.	Boton.	Flor	Fruto	Rest. Inf.	Juven. S/F.	Juv. lra. F.
1												
2												
3												
4												
5												
6												
7												
8												
9												
10												
11												
12												
13												
14												
15												
16												
17												
18												
19												
20												
21												
22												
23												
24												
25												
26												
27												
28												
29												
30												
31												
32												
33												
34												
35												
36												
37												
38												
39												
40												
41												
42												
43												
44												
45												
46												
47												
48												
49												
50												

CUADRO Nº 1 .- Formulario donde se registra los datos fenológicos cualitativos.

RITMO DE LAS ESPECIES DEL PARAMO. FENOLOGIA SEMI-CUANTITATIVA.

FECHA 21-9-71 ESTACION FENOLOGICA No. 3 NOMBRE DE LA ESP. Coccoloba spicata

INDIVIDUOS OBSERVADOS

60 62 * 63 65 66 * 67 68 69 * 70 71 72 * 73 74 * 75 76 *

ESTADO VEGETATIVO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
No. Yema foliar apical activa													
No. Yemas foliares axilares activas													
No. Yemas sin actividad													
No. Yemas en deterioro													
Crecimiento inicial de hojas apical axilar													
No. Crecimiento lateral													
No. Ramificación lateral													
Pollaje joven													
Pollaje maduro													
Pollaje senescente													
Pollaje caído													
ESTADO REPRODUCTIVO													
No. Yemas florales													
No. Inflorescencia en desarrollo													
No. Inflorescencias desarrolladas													
No. Capítulos													
No. Inflorescencias secas													
Restos de inflorescencias													
Flor en botones													
Flor madura													
Flor seca e pasada													
Frutos en iniciación													
Frutos maduros													
Frutos viejos													
Restos de frutos													
Frutos en dispersión													
No. Semillas en dispersión													

OBSERVACIONES:

1978

19 Enero = inspección visual

23 Febrero = registro en la parcela 1 del número de inflorescencias y rango de longitud de las mismas para cada individuo.

9 Marzo = igual que lo anterior pero en todas las parcelas.

30 Marzo = registro en las parcelas 1 y 2 del número de inflorescencias y rango de longitud de las mismas para cada individuo.

27 Abril = censo fenológico cualitativo en todas las parcelas.

7 Septiembre = Observación de apreciación personal en todas las parcelas.

16, 21 y 29 Septiembre = censos fenológicos semicuantitativos en todas las parcelas.

27 Noviembre = censo fenológico semicuantitativo en toda la transecta.

1979

31 Enero = Observación de apreciación personal en todas las parcelas.

CUADRO N° 3 .- Cronograma de las observaciones y censos fenológicos realizados entre Enero-1978 y Enero-1979.

tivas a nivel del desarrollo en los capítulos florales.

El estudio del desarrollo floral de los capítulos se llevó a cabo utilizando el procedimiento de esquematizar ese desarrollo mediante el ordenamiento de las diversas etapas del mismo en una secuencia. Ahora bien, se trata de detectar y describir aquellas etapas características dentro de este desarrollo que tengan un sentido biológico y ecológico definido y que a la vez, tengan la propiedad de ser reconocidas visualmente con facilidad mediante la observación de rasgos morfológicos y eventos funcionales propios.

Con base en lo anterior se tipificaron seis etapas del desarrollo floral del capítulo. A esas etapas se les ha puesto el calificativo de "clases fenológicas" para significar su carácter biológico periódico en el tiempo y para enfatizar la relación que, por lo menos a un nivel poblacional y estadístico, tengan con el ritmo de los factores ambientales.

IV.2. Rendimiento reproductivo.

En este trabajo se estudia un aspecto dentro de la dinámica poblacional (ver esquema 1): el proceso reproductivo, del cual se analiza concretamente el aspecto del rendimiento reproductivo. Se cuantificaron por tanto las etapas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 del esquema N° 2. Para lograrlo se siguieron los siguientes pasos:

a) Utilizando parte de la información obtenida de los censos de fenología se determinó el N° de individuos que florecen de la muestra total y el N° de individuos adultos que florecen, y se hizo un contaje del N° de inflorescencias producidas en promedio por cada individuo (del cual se desprende el \bar{f} de mortalidad en inflorescencias a partir del N° de inflorescencias sanas por individuo) y el N° de capítulos florales por inflorescencia.

PRODUCCION DE
SEMILLAS

EVENTOS EN
EL SUELO
(germinación)

PROCESO
REPRODUCTIVO

ESTABLECIMIENTO
DE LAS
PLANTULAS

CRECIMIENTO Y DESARROLLO
DE LOS INDIVIDUOS
EN LA POBLACION

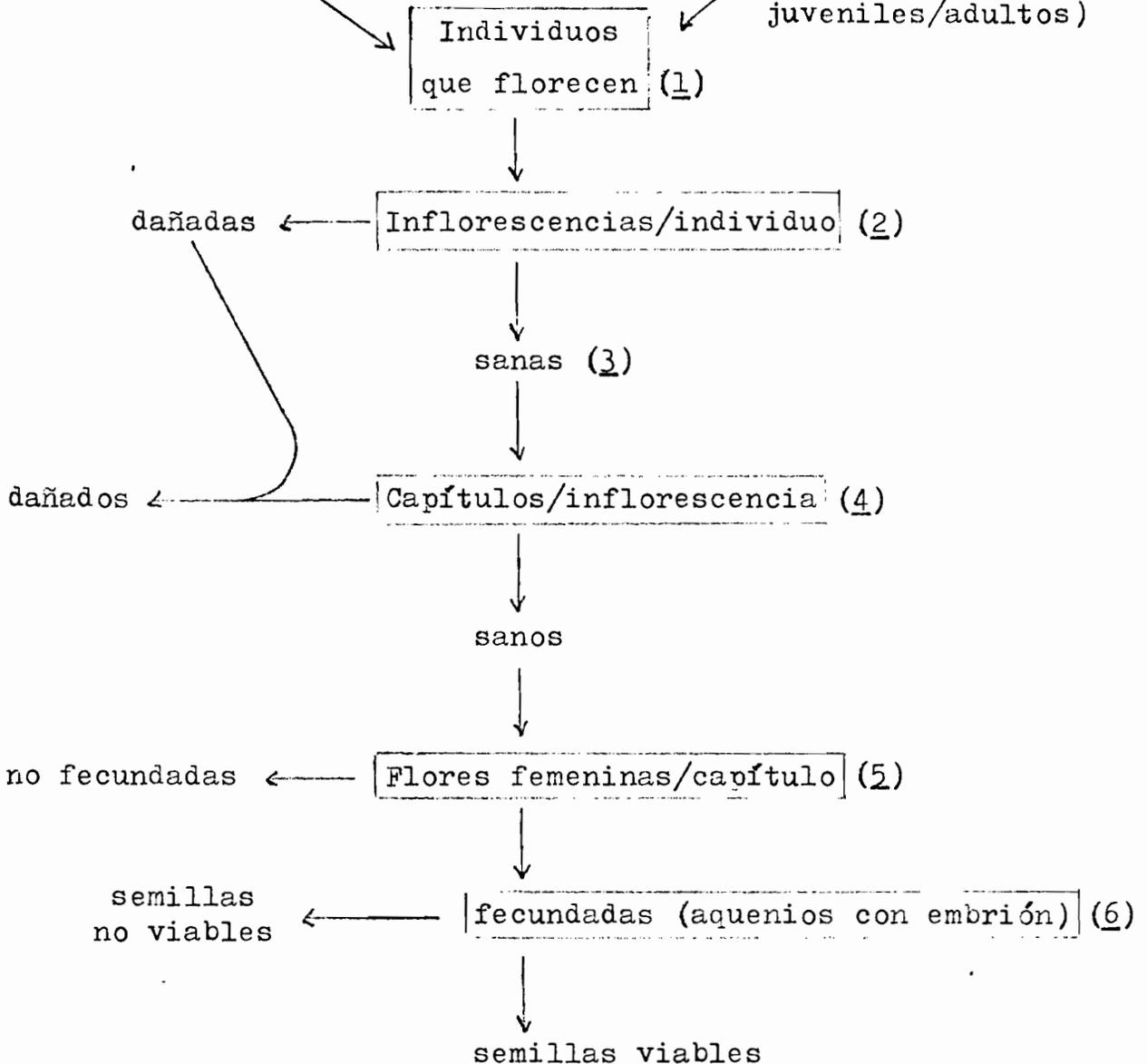
(estado juvenil, madurez reproductiva, senescencia
y muerte)

ESQUEMA Nº 1.- Rasgos generales de la dinámica poblacional
en plantas superiores.

Frecuencia de
floración en
la población

Estructura reproductiva
de la población.

(proporción
juveniles/adultos)



ESQUEMA Nº 2.- Proceso reproductivo - representación esquemática.

b) A partir de 10 capítulos en fenofase de maduración de frutos, recolectados en áreas adyacentes a las parcelas, se determinó el número promedio de flores femeninas por capítulo, contando el Nº total de frutos en proceso de maduración en cada capítulo. Se parte del hecho de que toda flor femenina produce un aqenio, lo cual fue ampliamente observado en el laboratorio cuando se hizo el estudio de la sucesión de las fenofases en los capítulos.

c) A partir de 11 capítulos en fase de dispersión de sus frutos se determinó el Nº promedio de flores femeninas fecundadas por capítulo que equivale al Nº promedio de aqenios potencialmente viables por capítulo, de la siguiente forma:

En cada capítulo se escogieron tres verticilos de frutos (aqenios), uno superior "a", uno intermedio "b" y uno inferior "c" (Fig. Nº 8). Cada verticilo se identificó con una letra y cada capítulo con un número. Se tomaron de cada verticilo 10 aqenios en cada capítulo, lo cual constituye una "muestra". Por ejemplo la muestra "8-b" corresponde a 10 aqenios recolectados en el verticilo intermedio de frutos del capítulo Nº 8. En cada muestra se contaron cuáles aqenios tenían embrión (evidencia de fecundación) y cuáles no, utilizando para ello una lupa estereoscópica.

A partir de esta información de 330 aqenios en total se calcularon el porcentaje promedio de fecundación por verticilo del capítulo floral y el porcentaje promedio de fecundación en el capítulo.

IV.3. Variabilidad reproductiva.

a) Este aspecto fue abordado de dos modos:

- Apreciación personal mediante exámen visual directo en el campo sobre las plantas y en el laboratorio sobre las muestras. De este modo

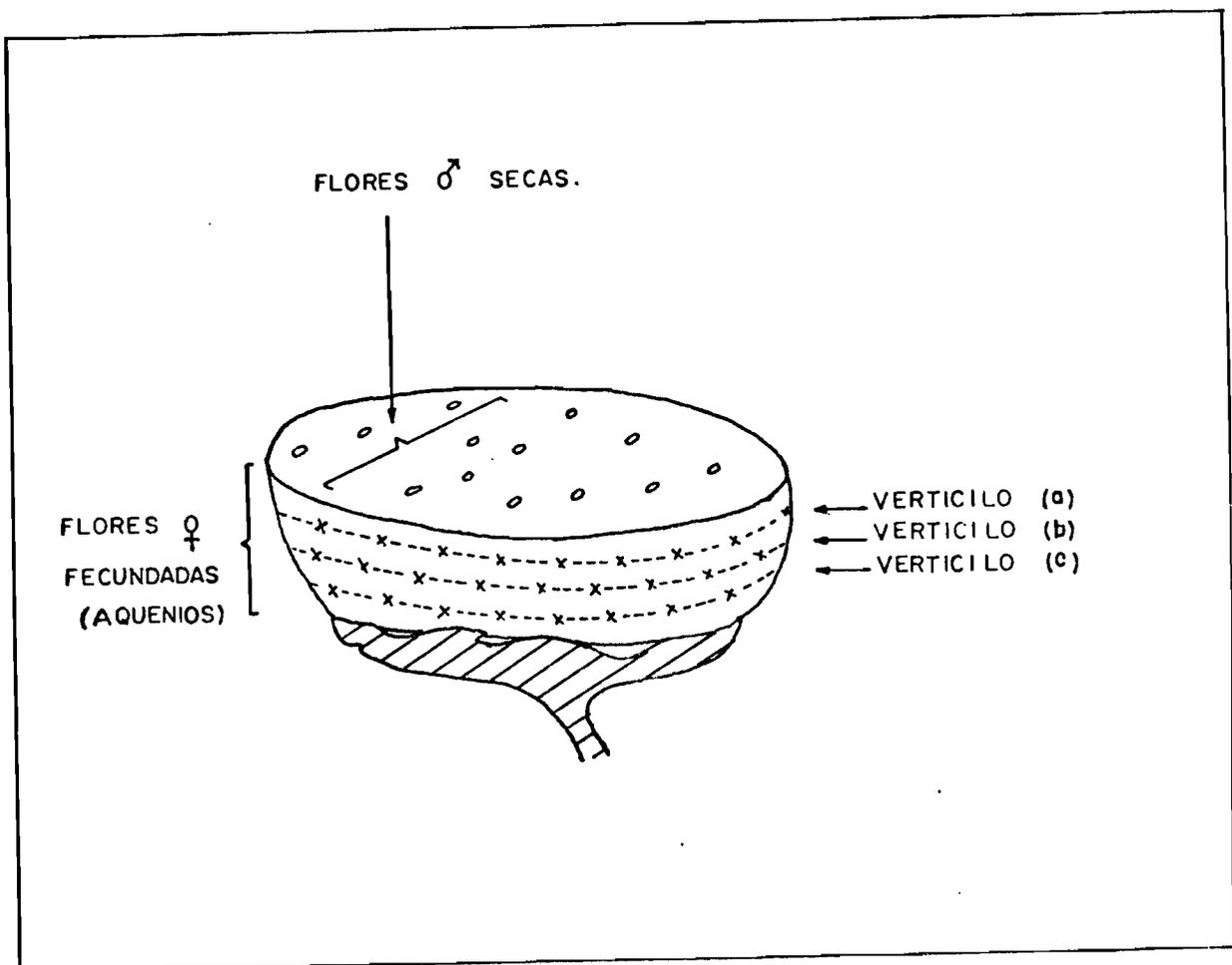


FIGURA Nº 8 .- "Verticilos" de aquenios muestreados en el capítulo floral.

se estudió la variabilidad en el desarrollo de las inflorescencias a nivel de la planta, y en la disposición espacial de los capítulos en distintos estados de desarrollo, a nivel de la inflorescencia.

- Información recogida en censos fenológicos, medida de parámetros tales como longitud de la inflorescencia, diámetro promedio de los capítulos por inflorescencia, Nº de capítulos por inflorescencia y estado fenológico de la misma. De este modo se trata de establecer las posibles relaciones entre esos parámetros para determinar si un parámetro está ligado o depende de otro.

b) El material de partida para estos estudios se obtuvo mediante el siguiente procedimiento de muestreo:

Cada 2 a 3 semanas, entre el 8 de junio y el 2 de agosto de 1978, se recolectaron en las áreas adyacentes a c/u de las parcelas un total de 6 inflorescencias por parcela, a razón de dos inflorescencias por planta individual, usando el criterio de escoger 2 inflorescencias "pequeñas" en una planta, 2 inflorescencias "medianas" en otra planta y 2 inflorescencias "grandes" en otra más. Se usó este criterio selectivo para tratar de obtener información con respecto a la relación que pueda existir entre los parámetros ya mencionados anteriormente.

IV.4. Crecimiento y diferenciación.

Con el fin de estudiar el crecimiento de las inflorescencias se marcaron el 6 de abril de 1978 (colocándoles un pedacito de alambre fino alrededor del eje floral) 80 inflorescencias distribuidas en aproximadamente 20 por cada parcela, teniendo la precaución inicial de seleccionar inflorescencias con distintas longitudes para observar posibles variaciones en la tasa de crecimiento entre las inflorescencias más cortas y las más largas. Las mediciones se hicieron durante intervalos de 2 a 3 semanas en la mayoría de los casos.

IV.5. Estructura poblacional.

La distribución de los individuos por clases de altura se determinó mediante el siguiente procedimiento:

- a) Se hicieron censos demográficos en cada una de las parcelas el 15 de septiembre de 1978. Estos censos involucran la medida para cada individuo de los siguientes parámetros: altura total, altura del tronco o tallo, longitud vertical o altura de la roseta y diámetro de la misma.
- b) Para la medida de dichos parámetros se utilizaron unas barras métricas metálicas.
- c) Los datos de los censos fueron ordenados de manera de agrupar las alturas totales y del tronco de los individuos según rangos o clases de altura para así construir histogramas que representen la distribución de los individuos de las muestras poblacionales de todas y cada una de las parcelas.

V.- RESULTADOS Y DISCUSION.

V.1.a. Descripción de las clases fenológicas "típicas".

A una escala de análisis mayor, se estudió la secuencia de las fenofases a nivel del desarrollo floral del capítulo pudiéndose tipificar seis "clases fenológicas" en su desarrollo, que se describen a continuación:

Clase I = Capítulos cerrados. Flores masculinas y femeninas en formación. En estadios más avanzados ya se observa polen en formación.

Clase II = Capítulos abiertos. (La medida de la abertura es incierta

puesto que se realiza mediante el despliegue de brácteas escamosas que recubren el capítulo en varios verticilos; esta abertura no se manifiesta en progresivo ensanchamiento de una zona concéntrica circular libre de brácteas, debido a que éstas últimas no se despliegan, en la mayoría de los casos, sincrónicamente.)

Flores masculinas y femeninas no visibles exteriormente. Internamente el rasgo más notable es la formación, ya evidente, de polen en las flores masculinas periféricas y en menor medida en las flores masculinas del centro (desarrollo y maduración con sentido centrípeto).

Clase III = Flores masculinas y/o femeninas visibles a simple vista. La aparición de unas y/u otras se da en las siguientes cuatro formas no excluyentes entre sí:

(1) Aparecen simultáneamente en toda la periferia del capítulo (en el radio) flores femeninas.

(2) Aparecen simultáneamente en toda la periferia del capítulo flores masculinas.

(3) Aparecen en algunos sectores de la periferia del capítulo, flores femeninas.

(4) Aparecen en algunos sectores de la periferia del capítulo, flores masculinas.

En estadios más avanzados, comienza en algunas flores masculinas a abrirse la corola pero sin dispersión de polen todavía.

Clase IV = Liberación de polen en una o más flores masculinas. En algunas hay evidencia visual de polinización.

El aspecto visual típico está determinado por la presencia de un "anillo" concéntrico amarillo de flores masculinas en su mayoría liberando polen. Hacia afuera del anillo, es decir, hacia las zonas periféricas del capítulo predomina la presencia de flores masculinas (de aspecto verdoso amarillento a marrón) que han descargado todo o casi todo su polen y que están en proceso de marchitamiento, y también la presencia de flores femeninas (ya polinizadas y muy probablemente, fertilizadas) en la zona radial del capítulo y cuyos estigmas comienzan a tomar un color púrpura oscuro; hacia la parte interna del "anillo", es decir, hacia el centro del capítulo predomina la presencia (a veces ausente o no muy clara) de flores masculinas emergentes, la mayor parte de las cuales no han iniciado la antesis.

A medida que progresa el desarrollo del capítulo el anillo concéntrico va reduciéndose hacia el centro del mismo, en otras palabras, las flores masculinas del centro inician la antesis y comienzan a liberar su polen. Cuando éstas ya están completamente descargadas de polen, el capítulo ha concluido su etapa de desarrollo correspondiente a esta clase fenológica.

Internamente, por medio de un corte transversal, es posible observar frutos en formación, con mayor probabilidad en las últimas fases del desarrollo de esta clase fenológica.

Clase V = En estadios recientes dentro de esta clase fenológica el aspecto externo presenta numerosos puntos amarillo pálidos sobre fondo marrón; estos puntos amarillos no son más que los estilos estériles que han emergido de las flores masculinas. En estadios más avanzados el aspecto es de un color marrón en la mayor parte de la superficie del capítulo producido por el marchitamiento de las flores masculinas. En cualquier caso, esta clase fenológica se caracteriza por la finalización del proceso de liberación de polen, la ocurrencia de la fenofa-

se de fructificación (cuando los frutos son evidentes) y la de madurez (cuando los frutos alcanzan la madurez antes de su diseminación).

La etapa correspondiente a esta clase fenológica termina cuando comienza a hacerse efectiva la dispersión de los frutos.

Clase VI = Esta clase se caracteriza por el proceso de dispersión de los frutos. En este estadio todas las estructuras del capítulo están completamente secas y se observa un esponjamiento notable del capítulo que obviamente facilita la dispersión de los frutos.

El aspecto visual externo del capítulo es el de una estructura casi esférica con un color dominante marrón caoba.

V.l.b. Fenología.

En las figuras 9 y 10 se resume el trabajo realizado sobre la fenología de la especie, a un nivel poblacional.

El fenorritmo de Coespeletia spicata presentado en la figura 9 se puede analizar en base tanto a su comparación con el ritmo de los factores ambientales como a su relación con las estrategias fenológicas de otras especies del mismo género estudiadas por Monasterio (1979).

Comparando la ocurrencia y secuencia de las fenofases con la ocurrencia y secuencias de eventos y ritmos ambientales durante el año 1973 tenemos que:

- La emergencia de los ejes florales coincide con oscilaciones térmicas diarias bastante amplias, mayor insolación y radiación solar, y fotoperíodo más corto (11 $\frac{1}{2}$ horas), es decir, durante la estación "seca" del año, de Diciembre a Marzo (Monasterio, 1979).

X = Emergencia de la inflorescencia ● = Fructificación y maduración de frutos.
 ⊗ = Diferenciación de la inflorescencia Δ = Dispersión de frutos.
 ○ = Floración ← - - - - = Intervalo del tiempo de crecimiento en inflorescencias.
 ■ = Liberación de polen ——— = Producción y senescencia foliar continuas.

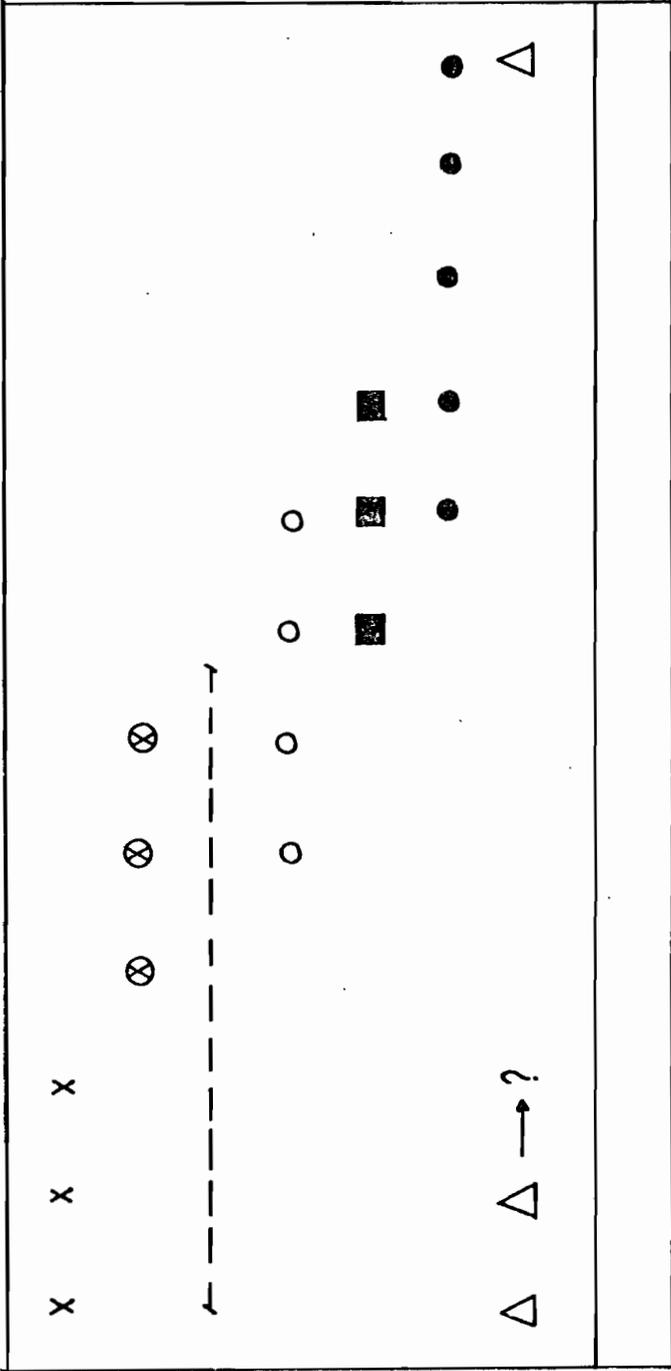


FIGURA Nº 9 .- Fenorritmo en Coespeletia spicata (año 1978)

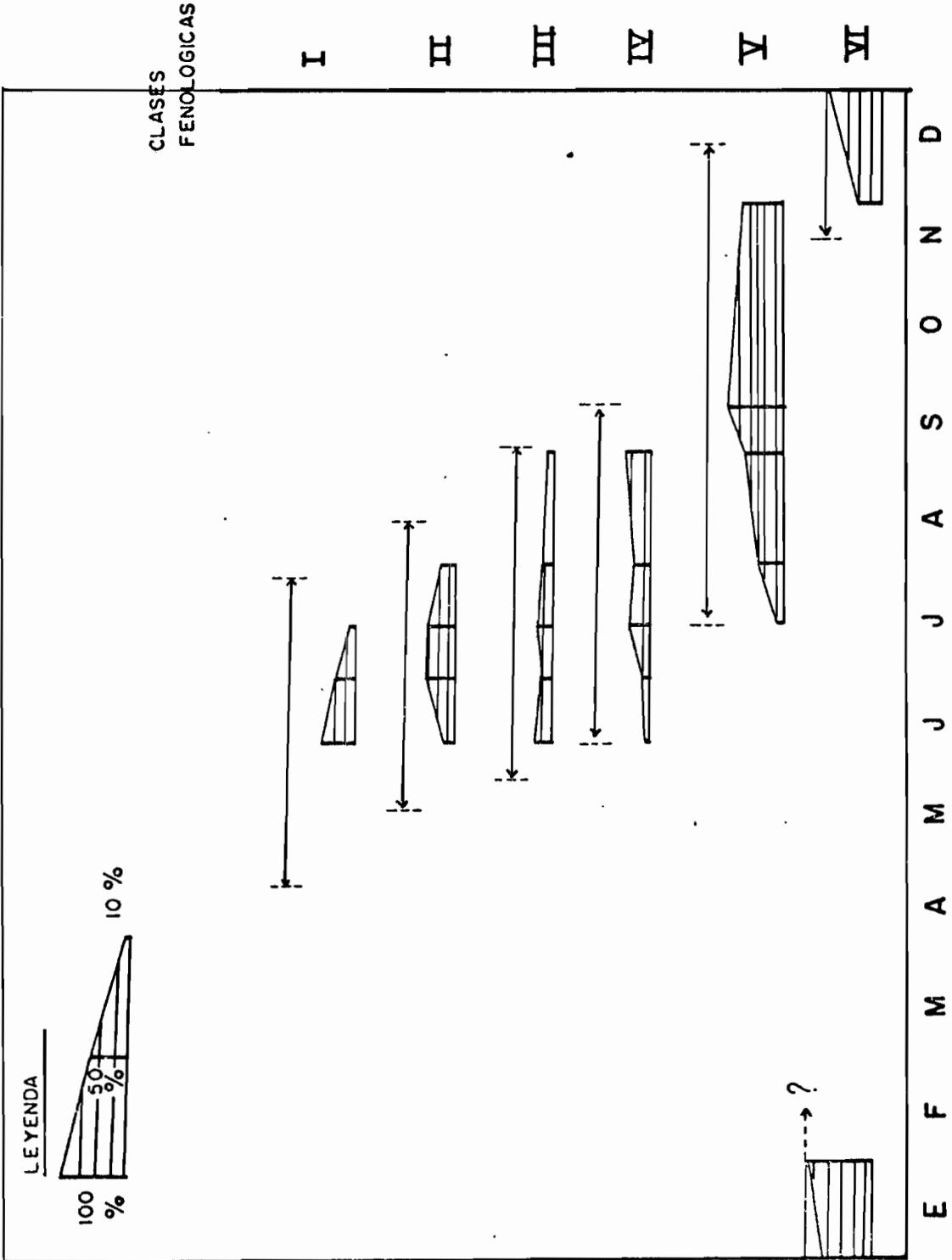


FIGURA Nº 10 .-- Secuencia anual y cuantificación parcial de la importancia relativa de cada una de las fenofases en Coespeletia spicata (año 1978)

- Las fenofases de floración, liberación de polen y maduración de frutos ocurren desde Mayo hasta Diciembre, es decir en su mayor parte dentro de la estación "húmeda" coincidiendo con oscilaciones térmicas diarias relativamente amortiguadas, menor insolación y fotoperíodo más largo (12 $\frac{1}{2}$ horas) .

- El proceso de dispersión de los frutos es relativamente intenso al principio (a partir de muestras de capítulos en fase de dispersión recolectados a finales de Enero-1979, aproximadamente a los dos meses y medio del inicio del proceso de dispersión se encontró que alrededor de los 2/3 de los aguenuos se dispersaron) y comienza a finales de Noviembre y principios de Diciembre coincidiendo con el inicio de la estación "seca" (Dic.-Mar.). La culminación de este proceso no tiene un límite fijo en el tiempo y tiende a prolongarse a lo largo de intérvalos posiblemente mayores que un año.

Ahora bien, salvo aquellos factores del clima asociados con la estacionalidad hídrica anual (índice de nubosidad, insolación, radiación solar y variaciones en el termoperiodismo diario), es conveniente tener en cuenta la observación de Monasterio (1979) de que el carácter repetitivo del clima netamente diario en el piso Altiandino le imprime al ambiente una situación de constancia a lo largo del año. Por tanto es factible plantearse la hipótesis de que bajo estas circunstancias de relativa constancia en las condiciones ambientales no se desarrollen en la vegetación respuestas adaptativas que impliquen un ajuste estacional en el tiempo de su comportamiento vegetativo y reproductivo, sino que tales respuestas se producen más como una reacción a las propias condiciones permanentemente drásticas del ambiente que como reacción a ritmos estacionales del mismo.

De ahí que las posibles relaciones de interacción que estarían incidiendo en el comportamiento fenológico y reproductivo de Co-

espeletia spicata tengan que ver en gran medida con relaciones de co-evolución y coexistencia ecológica con otros grupos de especies vegetales en el ambiente del piso Altiandino (Monasterio, 1979). Es decir, que muy probablemente la selección hacia una determinada estrategia fenológica se ha realizado de manera de establecer una separación temporal y espacial, sobre todo entre las especies de los géneros Espeletia y Coespeletia, de los nichos ecológicos del Páramo Desértico.

En la figura 10 se ha intentado cuantificar la importancia relativa a lo largo del tiempo de cada una de las fenofases que ocurren en el proceso reproductivo de Coespeletia spicata.

En un primer examen se observa que existe un alto grado de superposición en la ocurrencia de las fenofases durante el año.

La fenofase I, cuando los capítulos florales están todavía cerrados, en "botones", ocupa un intervalo de aproximadamente 3 meses. Aún cuando no haya registros cuantitativos de esta fenofase para los meses de Abril y Mayo, observaciones de carácter cualitativo en el campo indican que la misma comienza a tener importancia a finales del mes de Abril precisamente en pleno proceso de diferenciación y crecimiento de las inflorescencias, alcanza un máximo a finales de Mayo y principios de Junio, y culmina a finales de Julio.

La fenofase II, capítulos abiertos sin flores visibles, también dura 3 meses, entre Mayo y Agosto, alcanzando su máximo hacia principios de Julio.

La fenofase III, flores visibles sin liberación de polen todavía, se extiende alrededor de 3 meses y medio, entre finales de Mayo y principios de Septiembre, y tiene la particularidad de no exhibir un patrón acentuado de comienzo, máximo y culminación, sino que manifies-

ta variaciones en su importancia relativa a lo largo del tiempo con valores menores que los que presentan las otras fenofases, es decir que esta es una fenofase de transición y de corta duración, debido a que el intervalo de tiempo entre el brote y antesis de la flor y la liberación de polen es relativamente corto.

La fenofase IV, liberación de polen, se extiende entre principios de Junio y finales de Septiembre, presentando como la fenofase III oscilaciones en su importancia relativa. Puede ser interesante recordar que esta fenofase está presente en la época en que ocurren la mayor parte de las precipitaciones de nieve en el año.

La fenofase V, maduración de los frutos, dura 5 meses aproximadamente, extendiéndose entre los meses de Julio y Diciembre. Hacia finales de Septiembre, cuando ocurre el máximo, todos los individuos de Coesneletia spicata presentan esta fenofase.

La fenofase VI, dispersión de los frutos, se inicia en Noviembre y a partir de Febrero ya todos los individuos están en proceso de dispersión de sus frutos. Esta fenofase, como se dijo anteriormente, se prolonga en muchos individuos durante uno o más años.

Utilizando la información de las Tablas 1 y 2 que contienen los diámetros de todos los capítulos recolectados el 13 de Julio y el 2 de Agosto de 1978, respectivamente, se hizo un exámen detenido para ver si un determinado estado de desarrollo floral del capítulo guarda relación con alguna dimensión del mismo, tal como su diámetro. Los resultados de este exámen aparecen en la Tabla 3.

Los resultados muestran que existe una tendencia en los capítulos en estadio fenológico más avanzado a presentar un diámetro mayor, pero también el grado de dispersión es bastante alto como para

PARCELA 4

PARCELA 3

PARCELA 2

PARCELA 1

Fecha	Clase	102/31	106.5/21	65.5/18	66/17	72/20	77/22	95/23	93/24	63.5/21	65/19	91.5/34	91/31	89/23	97/25	62/19	66.5/20	74/27	75/27	101/25
1	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
2	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
3	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
4	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
5	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
6	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
7	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
8	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
9	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
10	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
11	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
12	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
13	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
14	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
15	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
16	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
17	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
18	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
19	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
20	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
21	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
22	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
23	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
24	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
25	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
26	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
27	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
28	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
29	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II
30	I	II III IV	II IV	III IV	III IV	III IV	III IV	IV V	IV V	II	I II	II III IV	II III IV	II	II	II	II	II III IV	II III IV	II

C? = Clases fenológicas; l = longitud de la inflorescencia; Nc = Número de cañutos de la inflorescencia; Dc = Diámetro de los cañutos.
 TABLA N.º 1. Estado fenológico y diámetro de los capítulos recolectados el 13 de julio de 1978.

622

Muestreo 13 de Julio - 1978

Clase fenológica	diámetro promedio del capítulo	desviación típica	Nº de capítulos
I	12.6	1.28	50
II	15.9	1.89	253
III	18.3	1.68	113
IV	20.6	1.84	158
V	21.3	1.16	3
<u>Muestreo 2 de Agosto - 1978</u>			
I	10.0	4.15	6
II	14.3	2.15	121
III	18.3	1.83	84
IV	19.8	1.40	114
V	20.2	1.96	260

TABLA Nº 3 .- Valores estadísticos del diámetro de los capítulos según su clase fenológica.

darse cuenta (mediante sencillos cálculos estadísticos) que ninguna de las medias aritméticas es significativamente diferente de cualquier otra. Esto quiere decir que no se le puede asignar a ningún estadio fenológico del capítulo un específico y determinado tamaño, pero sí se puede establecer los rangos de tamaño (diámetro) en que pueden encontrarse los capítulos según su estado de desarrollo, aún y cuando exista un alto grado de superposición entre los rangos de tamaño de cada uno de los distintos estadios fenológicos.

V.2. Rendimiento reproductivo.

Los resultados obtenidos de la cuantificación de las etapas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 del esquema N° 2 se muestran en la Tabla N° 4.

Si calculamos a partir de la Tabla N° 4 el número total de aqúenios producidos por cada individuo si no hubiera habido ninguna mortalidad en las inflorescencias y si la fecundación hubiera sido del 100 %, y lo comparamos con el número total promedio de aqúenios potencialmente viables producidos por cada individuo bajo las condiciones reales, se observa que el producto de este proceso selectivo en términos de eficiencia, desde la producción inicial de frutos hasta el nivel en que ocurre el proceso de fecundación, alcanza un valor de un 57 %. Es decir, que sólo el 57 % de los aqúenios producidos por cada individuo son potencialmente viables.

En otras palabras, esto ilustra parcialmente el modo cómo ópera la "resistencia ambiental" sobre el potencial biótico y reproductivo de la especie. Esta resistencia ambiental está representada por: el deterioro que ocurre sobre cierto porcentaje de las inflorescencias, la probabilidad de fertilización polínica y posterior fecundación de las flores femeninas, y (a niveles que no se han estudiado todavía) también, la fracción de aqúenios que quedan en los capítulos sin ser dis-

Nº de individuos que florecen de la muestra poblacional total.	121	(51 %)
Nº de adultos que florecen.	112	(77 %)
Nº de inflorescencias producidas por individuo.	15 ± 7	
Nº de inflorescencias que sobreviven sin deterioro por individuo.	13 ± 7	
Nº de capítulos por inflorescencia.	22 ± 4	
Nº de flores femeninas por capítulo.	223 ± 24	
Nº de flores femeninas fecundadas por capítulo.	147	
Porcentaje de fecundación por capítulo.	66 %	
Porcentaje de fecundación de los "verticilos" del capítulo floral:		
Verticilo "a"	58 %	
Verticilo "b"	68 %	
Verticilo "c"	72 %	

TABLA Nº 4 .- Cuantificación de algunas etapas del proceso reproductivo en Coespeletia spicata.

persados, otros que caen en sitios no adecuados para la germinación, otra fracción de aqúenos que sí encuentra sitios adecuados para germinar pero que son objeto de daño o deterioro por heladas y altas oscilaciones térmicas en el suelo y por posible predación por microorganismos del suelo, etc.

Por otro lado, de acuerdo a los valores de fecundación por verticilo en el capítulo floral mostrados también en la Tabla N° 4, se tiene que el número de aqúenos con embrión (flores femeninas fecundadas) tiende a ser mayor hacia la base del capítulo, siendo precisamente estos aqúenos los que tardan más en dispersarse. Esto se puede considerar como una respuesta adaptativa de la planta cuyo significado no está del todo claro pero, es posible pensar que este comportamiento le permita "dispersar" más lentamente los aqúenos que tengan más probabilidades de "éxito" en el substrato bajo condiciones ambientales relativamente diversas (a escala del aqúenio) durante un tiempo prolongado.

Se hizo también un análisis combinado entre la información referente a la distribución por clases de altura total y el número promedio de capítulos producido por cada individuo. El propósito de esto fue determinar cómo podría variar la capacidad de producción de capítulos por individuo según con la clase de altura total a la que pertenece. Los resultados se muestran en la Tabla N° 5.

Estos resultados indican que no hay una razón, al menos con fundamento estadístico, y con la escasa información disponible todavía para sostener que la capacidad reproductiva de los individuos alcanza un óptimo (en determinada etapa de su crecimiento y desarrollo) y luego comience a declinar. También indican que existe la posibilidad para casi todos los individuos en actividad reproductiva de producir cierta cantidad similar de capítulos pero con una dispersión de

Clases de altura total (cm)	Nº de capítulos por individuo		Nº de individuos
	\bar{x}	$\pm s$	n
0 - 40	-	-	-
40 - 60	248	134	12
60 - 80	321	151	45
80 - 100	267	152	32
100 - 120	270	148	15
120 - 140	303	198	9
140 - 160	189	59	2
"juveniles" (1ra. floración)	153	121	7
Todos los individuos de las cuatro parcelas.	288	152	115

TABLA N^o 5 .- Número total promedio de capítulos producidos por individuo en relación con su altura total.

$\pm s$ = desviación típica.

los valores extraordinariamente grande. Por tanto, es necesario un análisis más profundo para tratar de determinar cómo podrá variar la capacidad reproductiva con la clase de altura y con la edad. Es necesario obtener más información sobre cómo varía la frecuencia de floración, el tiempo de recambio de la roseta foliar, la relación entre la producción vegetativa y la reproductiva, el número de hojas o peso seco foliar por roseta, etc., con el cambio en el tamaño o edad de la planta, a un nivel poblacional y bajo una dimensión temporal y dinámica.

V.3. Variabilidad reproductiva.

a) En la siguiente tabla se muestra la evolución en el tiempo del proceso de emergencia de los ejes florales, a nivel de la muestra poblacional en las cuatro parcelas de la transecta:

§ de individuos en emergencia de inflorescencias.

	23 Feb.	9 Mar.	30 Mar.	27 Ab.
Parcela 1	31	48	50	50
Parcela 2	-	45	-	50
Parcela 3	-	54	-	66
Parcela 4	-	38	-	43

Como se puede apreciar, los porcentajes difieren algo pero no mucho entre una parcela y otra, lo que indica que la emergencia floral se da en forma más o menos sincronizada entre los individuos de cada una de las parcelas.

b) El desarrollo de las inflorescencias a nivel de la planta

individual se da en forma no sincronizada entre ellas, pudiéndose observarlas en muy diferentes etapas de desarrollo dentro de una misma roseta.

c) Durante el proceso de diferenciación de una inflorescencia en Coespoletia spicata, los primeros capítulos que se van separando del manajo superior son los que se encuentran en el segmento inferior de la inflorescencia ya desarrollada y presentan un estado fenológico más avanzado (Fig. N° 11); los capítulos de la zona media y superior de la inflorescencia están en estado fenológico menos avanzado debido a que fueron los últimos en separarse del manajo superior. El capítulo terminal por lo general tiende a presentar un estado fenológico igual o aún más avanzado que el que presentan los capítulos del segmento inferior de la inflorescencia. (Compárense las figuras N° 11 y 12). Los capítulos en la Fig. N° 11 están dispuestos según su ubicación natural en el eje de la inflorescencia y las filas de la izquierda y de la derecha en la foto corresponden a las inflorescencias (A) y (B), respectivamente, de la Fig. N° 12.

Por tanto, el desarrollo de los capítulos a nivel de la inflorescencia tampoco es sincrónico, esto implica que en un momento dado una inflorescencia presenta en sus capítulos una variedad de estadios fenológicos diferentes.

d) Los resultados correspondientes a las relaciones entre parámetros tales como longitud de la inflorescencia, diámetro promedio del capítulo por inflorescencia, N° de capítulos por inflorescencia y estado fenológico de la misma, son mostrados en las figuras 13, 14 y 15. Los puntos dispersos en los gráficos de dichas figuras indican que, al menos aparentemente, no se manifiesta una relación clara entre los parámetros en cuestión. Sólo el estado fenológico tiene cierta relación con el diámetro de los capítulos. Por tanto, es posible

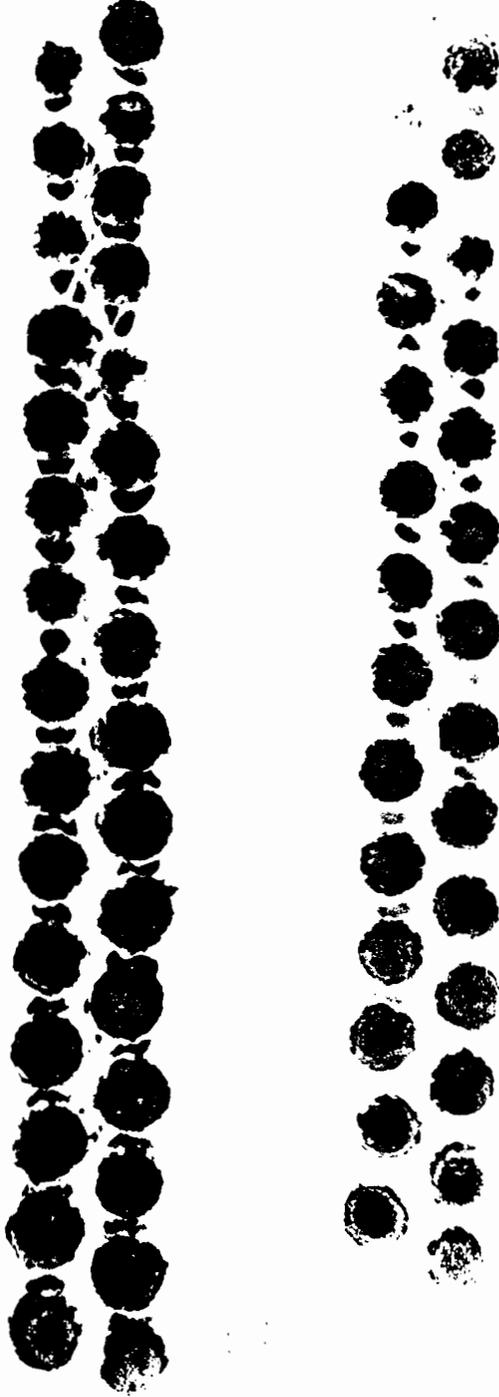


FIGURA Nº 11 .- Dos series de capítulos florales de Coespeletia spicata. Cada serie corresponde a una inflorescencia.

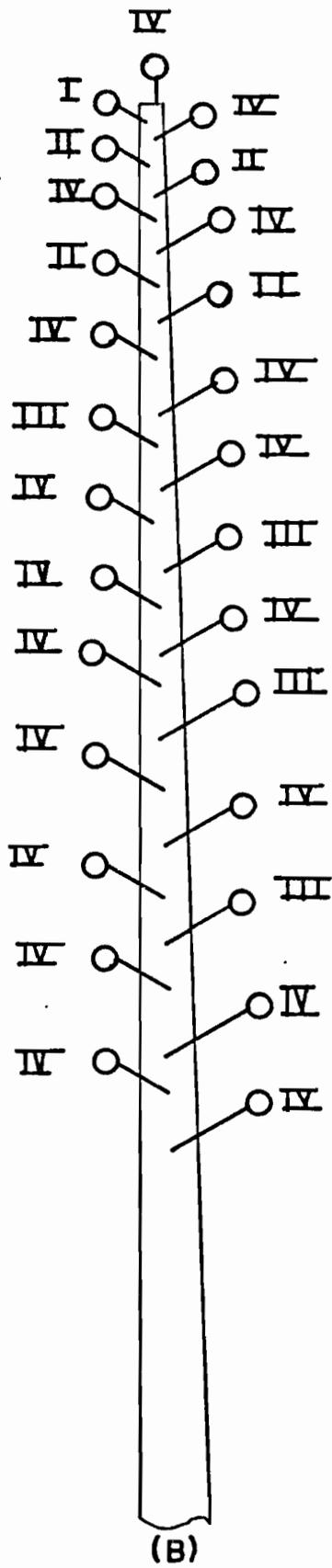
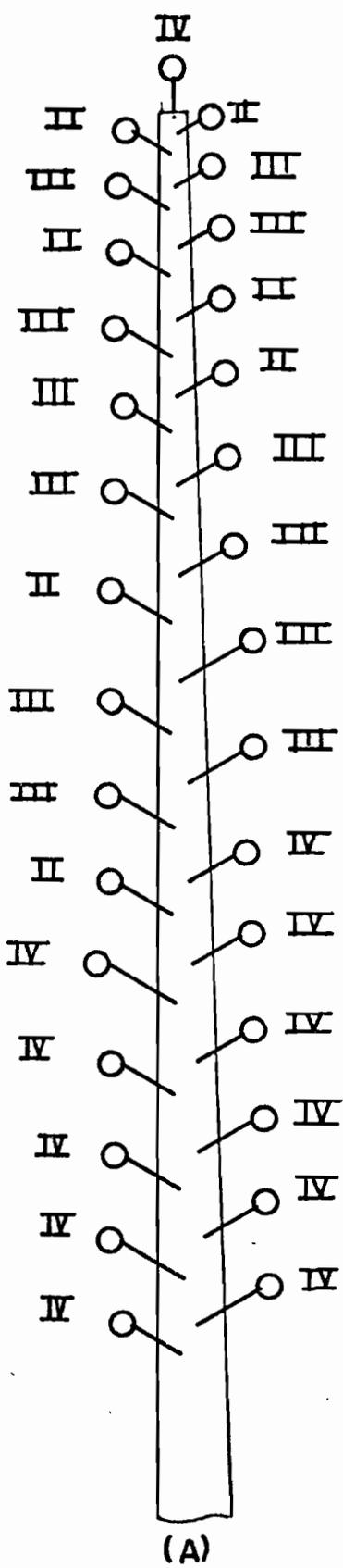
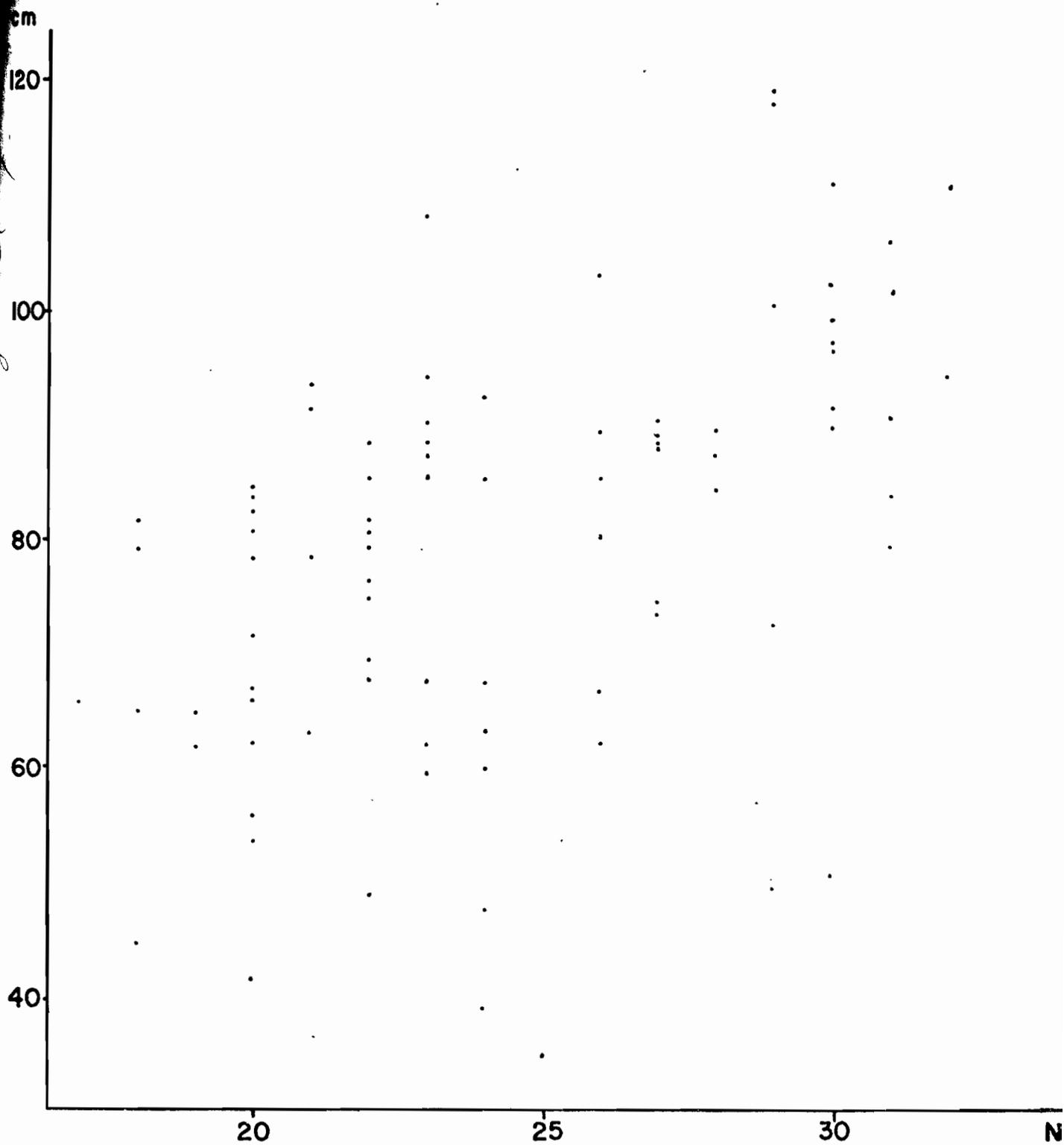


FIGURA N^o 12 .- Esquematzación del estado fenológico de cada uno de los capítulos en las inflorescencias de la Figura N^o 11.



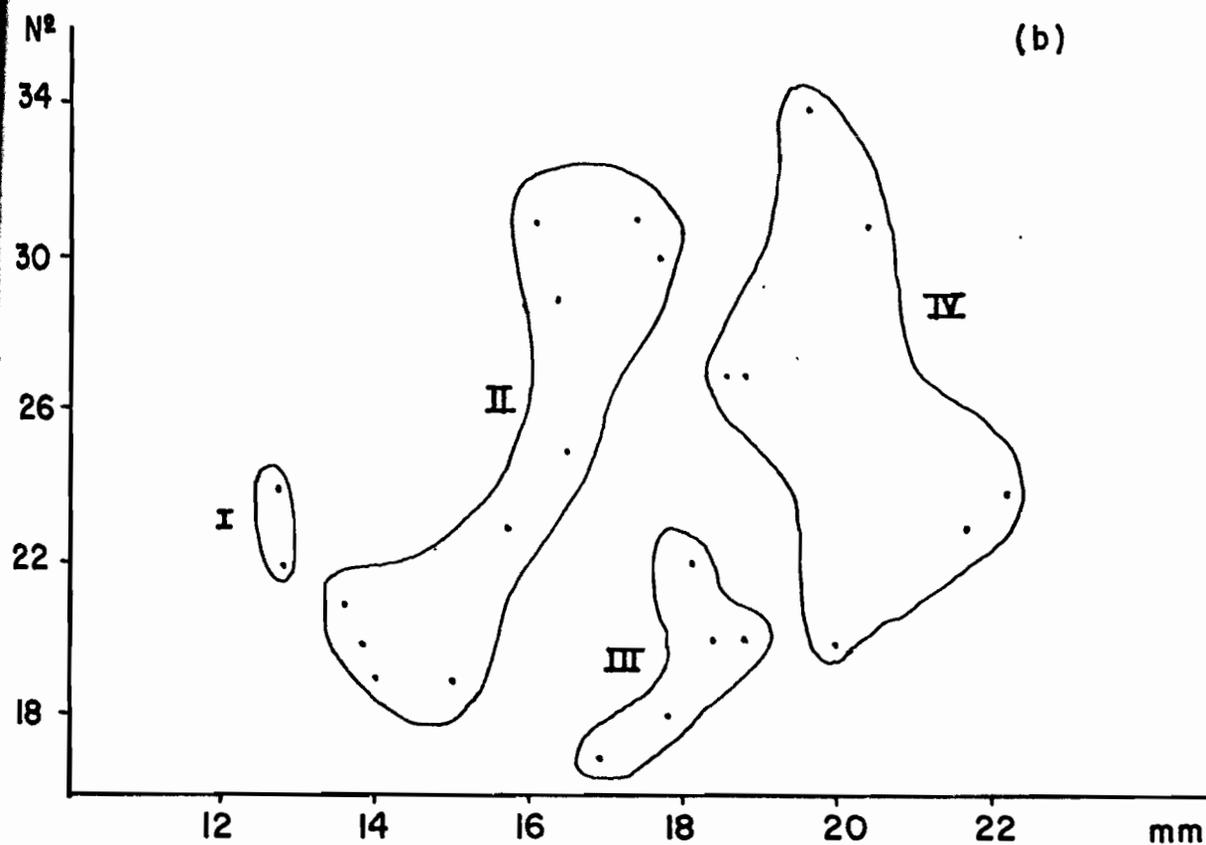
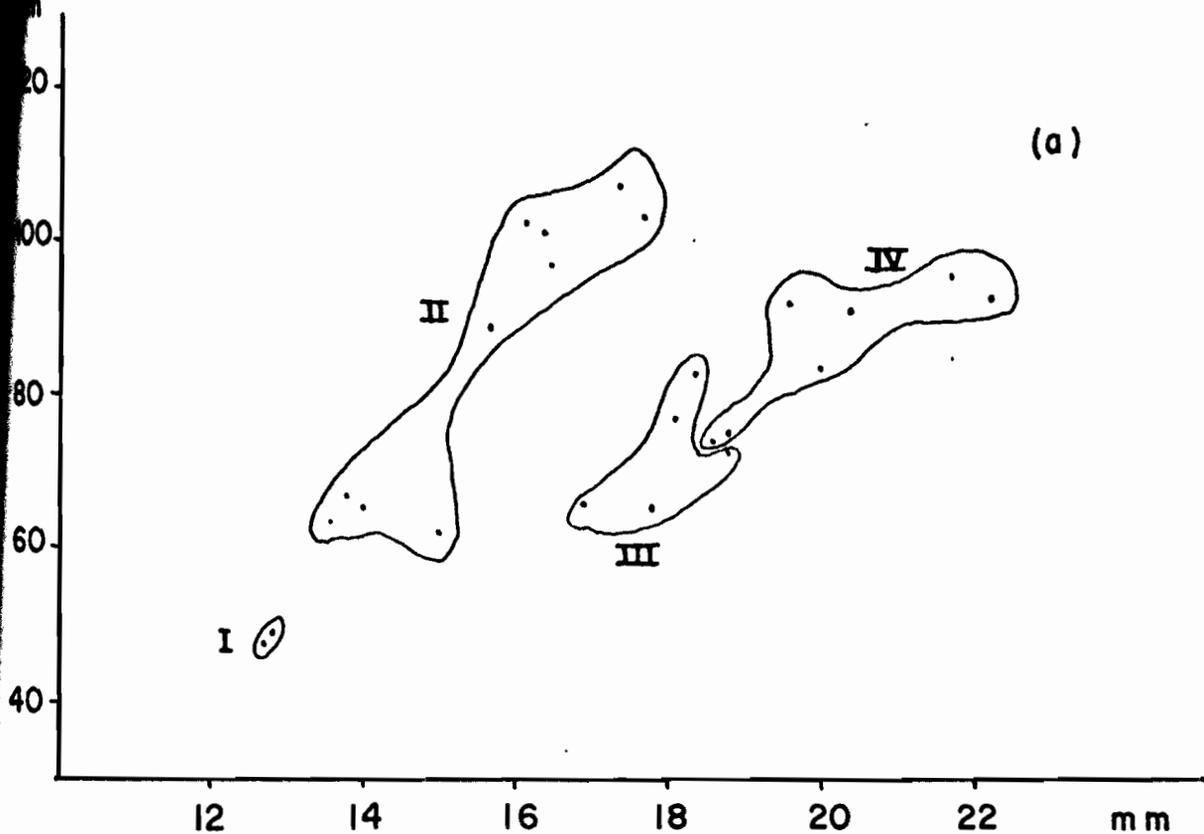
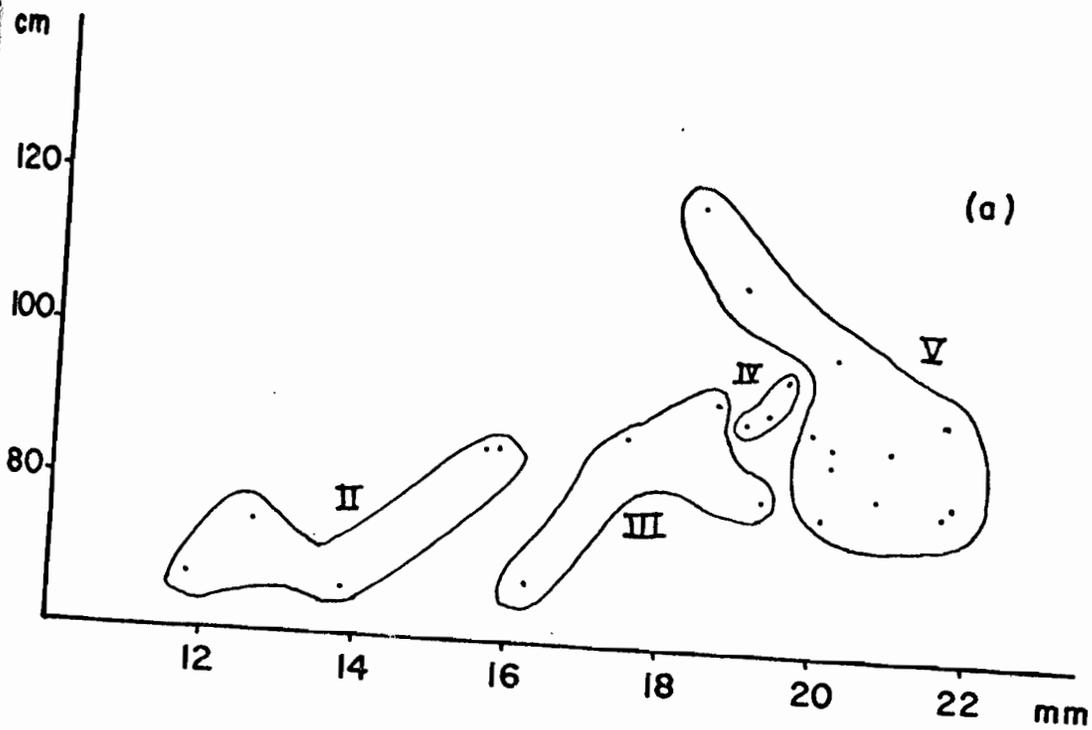
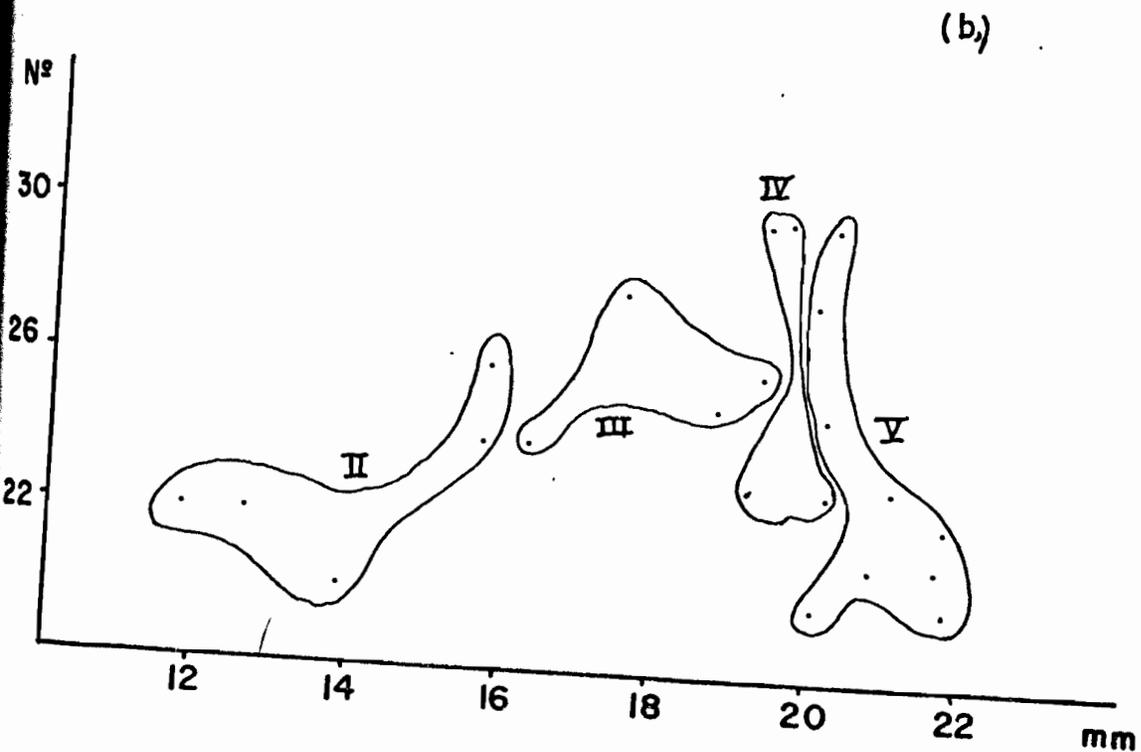


FIGURA Nº 14 .- Gráfico (a) - Relación entre la longitud de la inflorescencia y el diámetro promedio del capítulo/inflorescencia
 Gráfico (b) - Relación entre el Nº de capítulos por inflorescencia y el diámetro promedio del capítulo por inflorescencia. Datos de la Tabla Nº 8.



(a)



(b)

FIGURA Nº 15 .- Gráfico (a) - Relación entre la longitud de la inflorescencia y el diámetro promedio del capítulo/inflorescencia.

Gráfico (b) - Relación entre el Nº de capítulos por inflorescencia y el diámetro promedio del capítulo por inflorescencia. Datos de la Tabla No. 9.

longitud (cm) inflorescencia	Rango diámetro capítulo (mm)	Nº de capítulos	Estado fenológico en % según las clases fenológicas.				
			I	II	III	IV	V
35	6 - 10	25	100				
39.5	6 - 10	24	100				
41.5	0 - 9	20	100				
45	0 - 9	18	100				
50	0 - 9	29	100				
51	0 - 9	30	100				
54	9 - 14	20		100			
60	11 - 13	23	100				
62.5	11 - 16	23		100			
63.5	8 - 12	24	100				
68	9 - 12	23	100				
70	11 - 13	22	100				
85	12 - 18	28	25	29	46		
85	13 - 20	20		25	75		
89	12 - 18	27	8	22	70		
89	13 - 20	22		45	55		
90	15 - 20	26		12	69	19	
91	14 - 20	27		3	67	30	
95	10 - 17	32		62	38		
98	11 - 18	30		53	47		
Conjunto de las parcelas 1, 2 y 3.			54	22	21	3	0

TABLA N^o 6 .- Tabulación de parámetros medidos en inflorescencias de Coespeletia spicata, recolectados el 8 de junio de 1978, tal y como se describe en la sección IV-3-b.

longitud (cm) inflorescencia	Rango diámetro capítulo (mm)	Nº de capítulos	Estado fenológico en % según las clases fenológicas.				
			I	II	III	IV	V
56	9 - 12	20	100				
60.5	0 - 9	24	100				
62.5	0 - 9	26	100				
62.6	9 - 13	20	50	50			
67	10 - 12	26	100				
73	10 - 13	29	93	7			
79	14 - 21	21		86	10	4	
80	10 - 14	31	61	39			
80	12 - 18	18		39	56	5	
81	12 - 17	22		100			
82	12 - 19	18		50	50		
83	16 - 24	20		55	35	10	
84	15 - 20	22		18	82		
84.5	10 - 13	31	52	48			
86	20 - 23	22			73	27	
88.5	15 - 22	25				100	
89.5	14 - 23	27		11		89	
90.5	13 - 17	25		100			
90.5	10 - 13	30	100				
94	17 - 23	21		5	52	43	
104	14 - 21	26		100			
111.5	8 - 16	32	9	91			
112	8 - 16	30	10	90			
120	14 - 22	29		100			
Conjunto de las 4 parcelas			32	44	12	12	0

TABLA Nº 7 .- Tabulación de parámetros medidos en inflorescencias de Coespeletia spicata, recolectados el 29 - 06 - 78, tal y como se describe en la sección IV-3-b.

longitud (cm) inflorescencia	Diámetro de los capítulos (mm)		Nº de capítulos	Estado fenológico en % según las clases fenológicas.				
	\bar{x}	$\pm s$		I	II	III	IV	V
48	12.7	1.2	24	100				
49	12.8	1.0	22	100				
62	15.0	1.2	19		100			
63.5	13.6	1.1	21		100			
65	14.0	0.7	19	10	90			
65.5	17.8	2.0	18			78	22	
66	16.9	1.5	17			94	6	
66.5	13.8	1.7	20		100			
72	18.8	1.3	20			70	30	
74	18.6	2.6	27		7	15	78	
75	18.8	2.0	27		4	18	78	
77	18.1	1.3	22			91	9	
83	18.4	2.7	20		50	45	5	
84	20.0	1.4	20			30	70	
89	15.7	1.7	23		100			
91	20.4	2.2	31		10	26	64	
91.5	19.6	2.1	34		18	32	50	
93	22.2	1.4	24				96	4
95	21.7	1.2	23				91	9
97	16.5	1.9	25		100			
101	16.4	1.2	29		100			
102	16.1	2.2	31	7	90		3	
103	17.7	1.4	30		63	20	17	
106.5	17.4	1.5	31		97		3	
Conjunto de las 4 parcelas				9	44	19	27	1

TABLA Nº 8 .- Tabulación de parámetros medidos en inflorescencias de Coespeletia spicata, recolectados el 13-07-78, tal y como se describe en la sección IV-3-b.

$\pm s$ = desviación típica.

longitud (cm) inflorescencia	Diámetro de los capítulos (mm)		N ^o de capítulos	Estado fenológico en % según las clases fenológicas.				
	\bar{x}	$\pm s$		I	II	III	IV	V
67	13.8	1.0	20	5	95			
68	11.8	1.3	22		100			
68	16.3	2.0	24	4	38	58		
75	12.6	1.5	22	5	95			
79	20.1	1.6	20					100
80	21.7	1.2	22				9	91
81	19.3	1.5	26			65	35	
81	21.8	1.5	20				5	95
82	20.8	1.7	21					100
86	20.2	1.2	23				53	47
86	15.8	1.5	26	4	96			
86	15.7	1.6	24	8	92			
88	17.5	1.8	28		11	89		
88	21.0	1.7	23					100
89	20.0	1.3	25				4	96
90	19.0	1.3	28				43	57
91	20.2	1.1	23			22	78	
92	21.7	1.1	21					100
92	19.3	1.6	30				77	23
93	18.7	1.6	25			72	28	
97	19.6	1.6	30			13	70	17
100	20.2	1.3	30					100
109	19.0	1.4	23			4	9	87
119	18.4	3.0	29				21	79
Conjunto de las 4 parcelas				1	21	14	20	44

TABLA N^o 9 .- Tabulación de parámetros medidos en inflorescencias de Coespeletia spicata, recolectados el 2-08-78, tal y como se describe en la sección IV-3-b.

$\pm s$ = desviación típica

que la ocurrencia de un parámetro se dé independientemente de la ocurrencia del otro, o que aún existiendo algún vínculo, tendencia o relación entre ellos, podría estar oculta por la gran variabilidad que presentan.

V.4. Crecimiento y diferenciación.

a) En la Fig. Nº 16 se presenta una secuencia (incompleta) del desarrollo y diferenciación en inflorescencias de Coespeletia spicata.

Se distinguen 3 etapas en el desarrollo visible de la inflorescencia, de izquierda a derecha (esquema Nº 3):

- 1) Inflorescencias con todos los capítulos jóvenes apilados en el extremo superior (o manajo superior).
- 2) Inflorescencias con parte de los capítulos dispuestos en manajo y los otros separados.
- 3) Inflorescencias con todos los capítulos separados, desapareciendo el manajo superior.

Las inflorescencias cuya longitud está en un rango de 5-40 cm tienden a encontrarse en la etapa (1) de su desarrollo, las que están en un rango de 40-80 cm tienden a estar en la etapa (2) y las mayores de 70-80 cm en su mayoría están en la etapa (3).

b) El ritmo temporal del crecimiento de las inflorescencias se resume en la figura Nº 17, donde se muestran las curvas de crecimiento por clases de longitud. La tasa máxima de crecimiento se alcanza aproximadamente dos meses y medio después de la emergencia de las yemas florales y cuando la mayoría de las inflorescencias están en la etapa (2) de su desarrollo. (La tasa es de unos 12 mm/día).

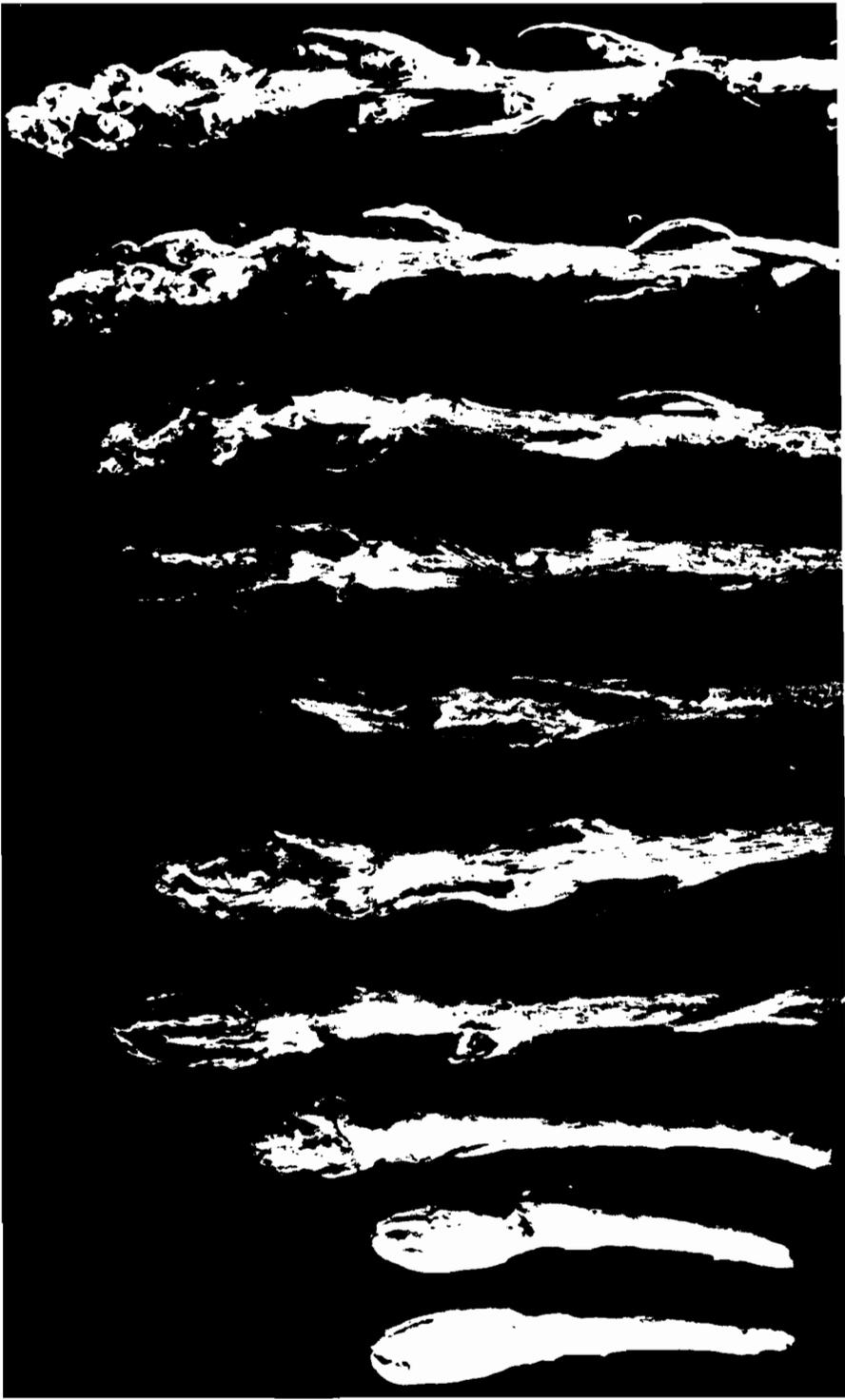


FIGURA Nº 16 .- Secuencia en el desarrollo de inflorescencias en Coespeletia spicata. No se muestra la etapa (3) de su diferenciación (ver esquema Nº 3).

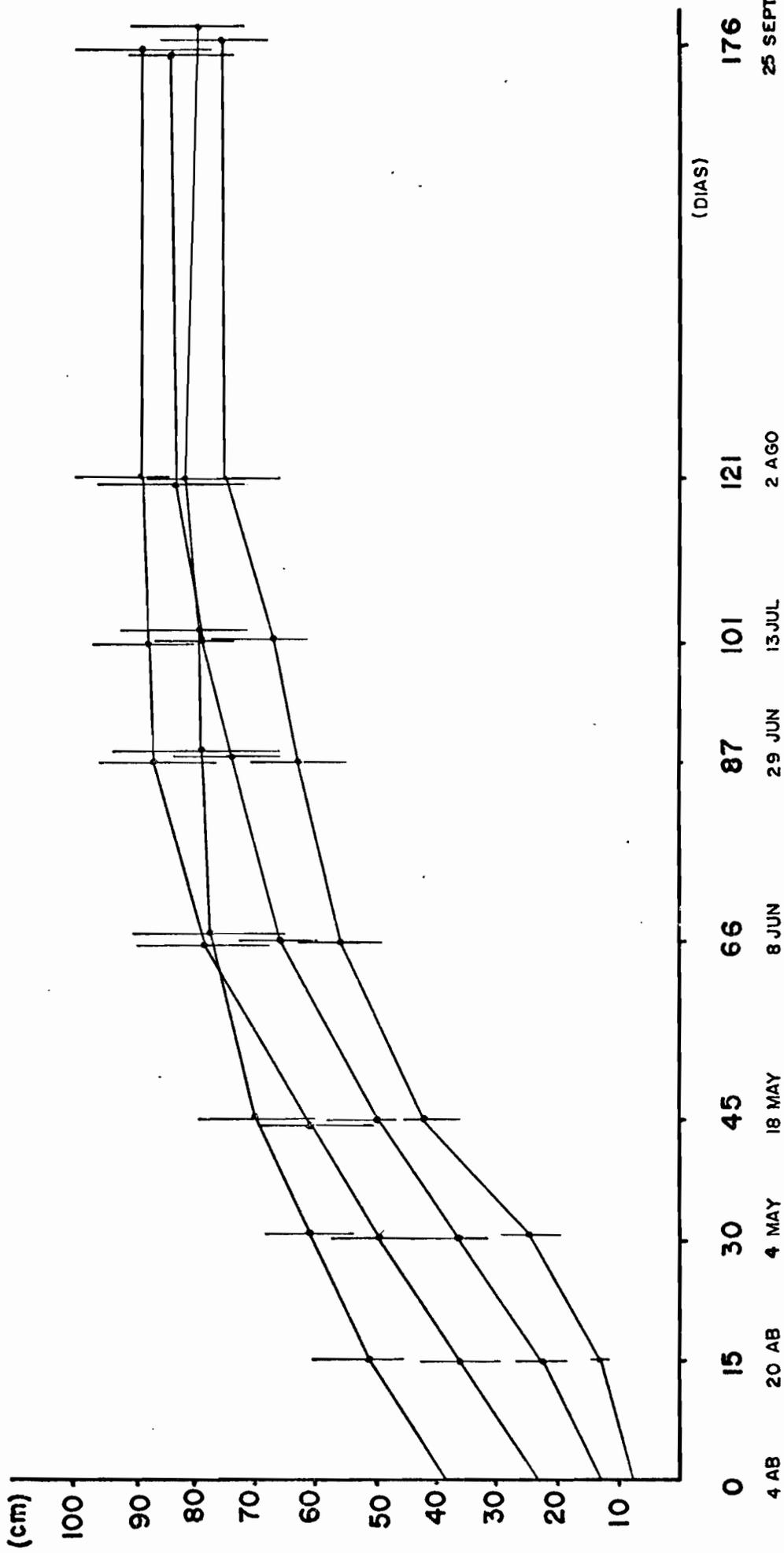


FIGURA NO 17

CRECIMIENTO DE INFLORESCENCIAS
 TRANSECTA COESPELETIA SPICATA (año 1978)

Por otra parte, la estabilización en el crecimiento se alcanza cuando la inflorescencia está en la etapa (3) de su desarrollo y el estado fenológico de sus capítulos corresponde a las clases fenológicas II, III y IV, en orden decreciente de importancia; esto sucede aproximadamente a los 6 meses de la emergencia de las yemas florales.

Si se tiene en cuenta las condiciones más o menos constantes de bajas temperaturas durante todo el año (Fig. N^o 3), con una temperatura media anual de 2.8 °C y una oscilación entre el mes con la temperatura media más alta (Abril, 3.7 °C) y el mes con la temperatura media más baja (Septiembre, 1.0 °C) de 2.7 °C (Monasterio, 1979), lo cual debe influir en los procesos de crecimiento, se nota que es notable el esfuerzo reproductivo manifestado por la especie en cuanto al brote y posterior crecimiento de las inflorescencias si consideramos las medias anuales, mensuales o aún las diarias. Pero hay que tener en cuenta un hecho que puede actuar favorablemente en los procesos de crecimiento y es el de que diariamente se repiten períodos "favorables" térmicamente en virtud de las altas oscilaciones térmicas diarias en la temperatura del aire, de 11 a 13 °C (Monasterio, 1979).

V.5. Niveles de organización vegetal. Patrones de crecimiento y diferenciación en estructuras reproductivas. Variabilidad fenológica.

A un primer nivel, poblacional, cuando en algunos individuos están comenzando a brotar o emerger las inflorescencias, otros aún no han comenzado y otros ya están en proceso de diferenciación de las mismas. Por tanto, ya a este nivel se está condicionando el gran espectro de superposición simultánea de distintas fenofases en un determinado momento en los individuos de Coespeletia spicata.

A un segundo nivel, del individuo, el brote de todas las inflorescencias no ocurre simultáneamente sino que primero van emergien-

de unas formando un primer "verticilo" externo de inflorescencias, luego más tarde emergen otras más formando un "verticilo" interno. Por otro lado cada uno de estos "verticilos" de inflorescencias tienen algunas en distintas etapas de desarrollo.

A un tercer nivel, de la inflorescencia individual, ya vimos cómo el modo de diferenciación de la misma condiciona la variabilidad de estados de desarrollo en sus capítulos.

A un cuarto nivel, el modo desarrollo centrípeto del capítulo hace que en un momento dado un mismo capítulo presente superposición de fenofases (por ejemplo, floración con liberación de polen y maduración de frutos).

Haciendo una síntesis vemos que la integración e interacción de los patrones de desarrollo reproductivo en todos y cada uno de los niveles de organización vegetal analizados, produce una gran variabilidad fenológica y reproductiva a nivel de la especie. Esto puede representar una táctica, dentro de la estrategia global de la especie, para obtener una ocupación eficiente de la dimensión temporal y espacial del ambiente; en otras palabras, el amplio espectro de variación fenológica a distintos niveles de organización vegetal es una garantía para la especie de explotar mayor número de posibilidades o situaciones ambientales en cada uno de sus estadios fenológicos y reproductivos. Esto podría ser también un indicio de ser una especie en pleno proceso de evolución y adaptación al medio. Esa variación puede ser reflejo de una amplia variación en el patrimonio genético de la población sobre el cual la selección natural estaría actuando favoreciendo la reproducción diferencial de ciertas combinaciones de genes sobre otras combinaciones.

V.6. Estructura poblacional.

Los resultados sobre el particular que se presentan aquí son todavía de carácter preliminar y necesitan mucha más elaboración debido a que quedan pendientes por resolver aún muchos problemas, algunos de los cuales son: determinación de la edad absoluta, dinámica global del banco de semillas, detección de la fase de plántulas, determinación de las tasas de natalidad (entrada de nuevos individuos a la población) y de mortalidad (salida por muerte fisiológica u otra causa de individuos de la población) y tasas de transferencia de individuos de una clase de edad(o tamaño) a la siguiente, etc.

Comenzaremos por explicar qué significado puede tener una distribución por clases de altura total y otra construída según la altura del tronco.

La distribución según la altura total de la planta tiene el valor de presentarnos cómo se distribuyen los individuos en relación con su "separación" vertical de las condiciones microclimáticas drásticas en y cerca de la superficie del "suelo", es decir, tiene un importante significado ecológico en vista de que las condiciones microambientales a las cuales está sometida una planta son muy diferentes (en el ambiente del piso Altiandino) si sus yemas de crecimiento están a pocos cm de la superficie o si están a alturas mayores (véase pág. 6).

También este tipo de distribución integra dos parámetros de mucho significado desde el punto de vista del desarrollo del individuo como son la altura del tronco y la longitud vertical de la roseta foliar (la suma de los cuales es igual a la altura total).

La distribución construída a partir de la altura del tronco de la planta tiene un carácter más demográfico, es decir, puede ser interpretada (con algunas restricciones) como una distribución de edad,

por lo menos si tenemos en cuenta que el crecimiento longitudinal del tronco es un proceso continuo y relativamente constante.

Lo que se acaba de afirmar exige discutir, previamente al análisis de los resultados, hasta qué punto la distribución de los individuos por clases de altura del tronco en Coesneletia spicata puede diferir de una hipotética distribución por clases de edad absoluta.

- Los exámenes y observaciones realizados en el campo y en el laboratorio sobre algunos troncos descubiertos de individuos muertos indican que entre los períodos de floración se observan multitud de huellas foliares que indiquen períodos de actividad vegetativa, y además las huellas de evidencia de actividad reproductiva sobre el tronco no presentan intervalos uniformes, pero en cambio las huellas foliares se presentan uniformemente a lo largo de todo el tronco, lo cual implica que la tasa de producción de hojas puede haber sido relativamente constante dentro de un rango pequeño de posibles variaciones rítmicas en el crecimiento longitudinal del tronco.

- Lo anterior, así como la evidencia mostrada por Monasterio (1979) sobre la tasa de crecimiento en longitud del tronco en el género Coesneletia (1.5 cm/año) y la mostrada por Hedberg (1969) en los pisos afroalpinos sobre otra especie (Senecio keniodendron) con rasgos adaptativos muy similares, pueden ser válidos para un determinado individuo examinado aisladamente; así mismo no es difícil comprender la afirmación de que "el tamaño y la edad de los árboles están comúnmente relacionados" entre sí (Harper & White, 1974). El problema serio surge cuando se trata de saber si entre los individuos de una población la tasa de crecimiento longitudinal del tronco es la misma o, al menos, semejante entre ellos.

- Cuando una distribución por clases de altura del tronco, como la mos

trada en la figura N° 20 (a), presenta una tendencia tan definida y marcada, la probabilidad de que su transformación a una distribución por clases de edad pueda ser capaz de hacer variar esa tendencia debe ser muy baja (partiendo del supuesto de que existen sólo pequeñas variaciones rítmicas en el crecimiento longitudinal del tronco).

De toda esta discusión se asume que, dentro de ciertos límites, la distribución por clases de altura del tronco debería "reflejar", por lo menos, la tendencia esencial de la distribución real por clases de edad.

Los histogramas representados en las figuras 18, 19a, 19b, 19c y 19d tienen dos tipos de información. Por un lado, la distribución de los individuos según su altura total y por el otro, muestran el estado de desarrollo y estructura reproductiva de los individuos en cada intervalo de clase.

La figura N° 18 representa la ordenación y distribución de 238 individuos de Coesneletia snicata, según su altura total, en una muestra poblacional de 400 m², fragmentada en 4 parcelas de 100 m² c/u, dispuestas en la toposecuencia ya descrita en la sección de "Metodología" del presente trabajo. En dicha figura se observa una tendencia a la dominancia de individuos de altura intermedia (40 a 100 cm, por ejemplo), los cuales constituyen más de la mitad del total, mientras que los individuos de pequeña altura así como los de mayor altura relativa tienden a ser menos numerosos.

La menor cantidad relativa de pequeños individuos (con menor grado de desarrollo) puede indicar que la planta, a través de su ciclo vital, permanezca menos tiempo en este estado de desarrollo que en etapas más avanzadas del mismo, debido a que no sería convincente (aunque no se puede desechar) la explicación de que ese menor número se deba a

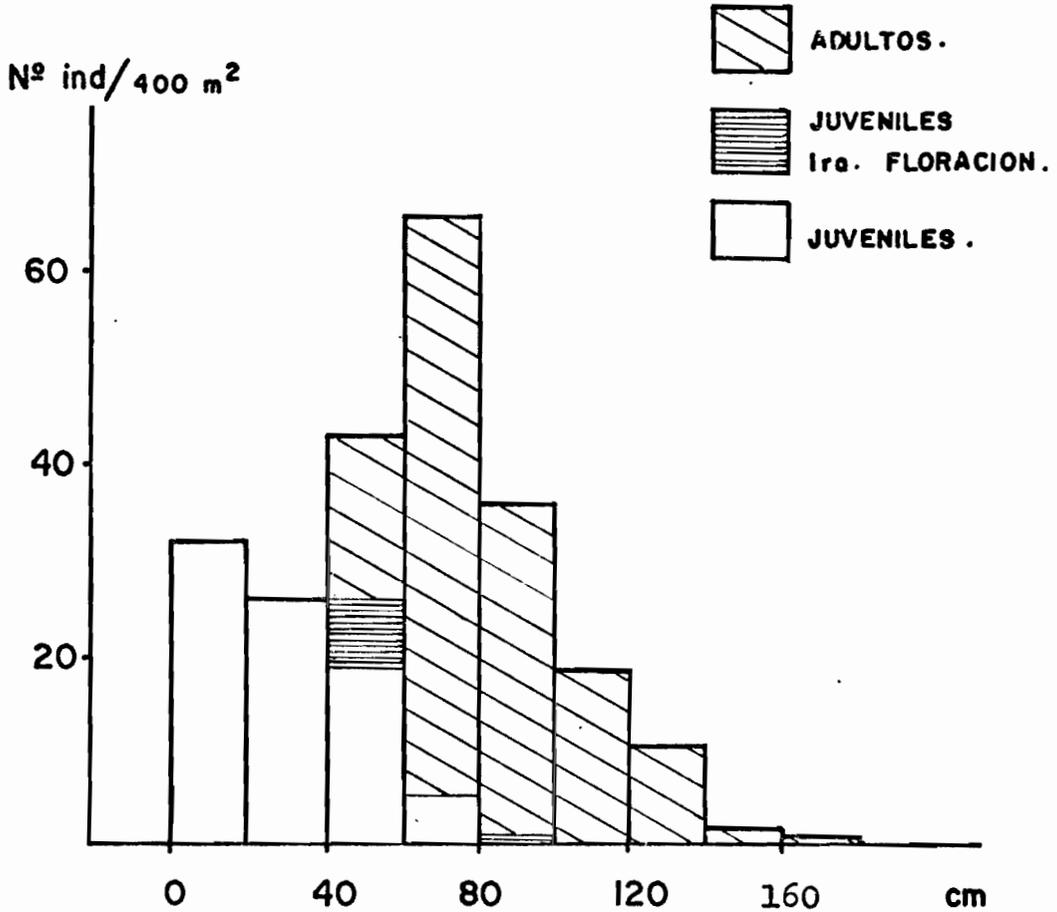


FIGURA Nº 18 .- Estructura reproductiva y distribución de individuos de Coespeletia spicata, según la altura total de la planta. Muestra poblacional de 400 m². Parcelas 1,2,3 y 4. Fecha: 15-09-78.

factores de mayor mortalidad puesto que como ya vimos este tipo de distribución está más relacionada con el grado de desarrollo y las condiciones ecológicas de los individuos que con la edad de los mismos. Particularmente esta suposición tiene más probabilidades de ser cierta en la fracción de individuos que están del lado izquierdo del histograma de la figura Nº 18, mientras que una interpretación de carácter demográfico puede ser aplicada con mayor seguridad sobre la fracción de individuos que están del lado derecho de la misma figura. La razón de lo que se acaba de afirmar estriba en que los individuos de menor altura total relativa están en pleno proceso de desarrollo vegetativo bajo condiciones de oscilaciones térmicas relativamente drásticas, mientras que los individuos de mayor altura total relativa no presentan cambios apreciables, por ejemplo, en cuanto al tamaño (diámetro y altura vertical) de la roseta, es decir, que su desarrollo vegetativo aunque prosigue ha alcanzado un equilibrio relativo, pero sí presentan cambios apreciables con el tiempo en la longitud del tronco, parámetros de indudables implicaciones demográficas. Esto no quiere decir, que los individuos de menor altura total relativa no presenten cambios apreciables con el tiempo en la longitud del tronco, sino que en estos el factor dominante que determina su altura total está más en función del desarrollo y tamaño de la roseta foliar que en función de la altura o longitud del tronco, puesto que en estos individuos el tamaño o longitud vertical de la roseta constituye más de la mitad o aún todo el tamaño o porte de la planta.

Como se dijo antes, la menor cantidad relativa de pequeños individuos puede deberse a que la planta, durante su ciclo de vida, permanece menos tiempo en este estado de desarrollo, sometida a un fuerte "stress" térmico cerca de la superficie del suelo. De ser cierta esta hipótesis, representaría una táctica, dentro de la estrategia global de la especie que le permite "independizarse" del microambiente de altas oscilaciones térmicas cerca del suelo.

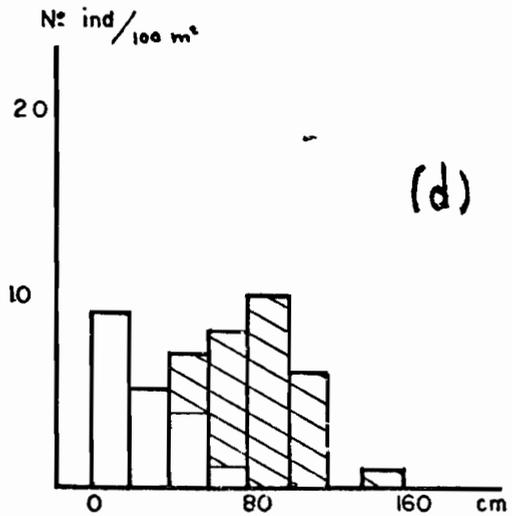
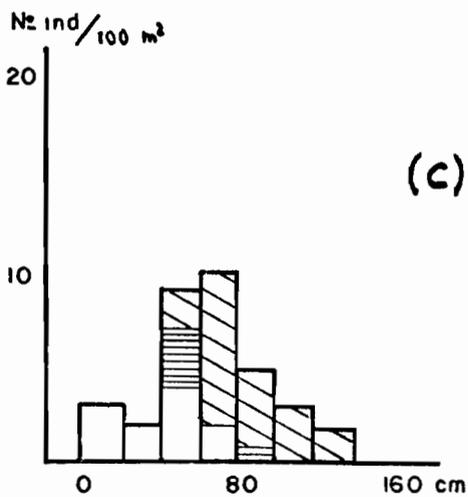
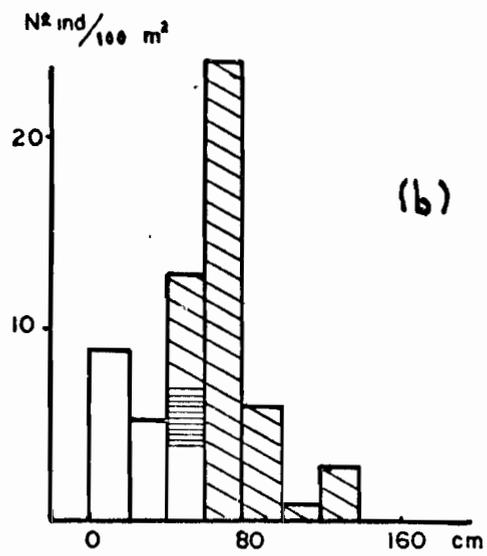
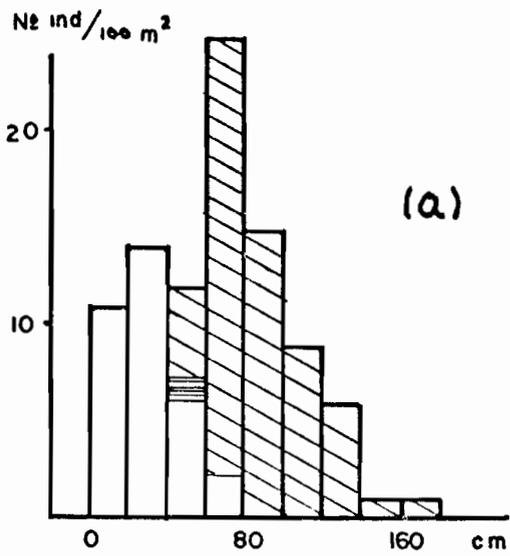
En este estado de la discusión puede ser oportuno plantearse la hipótesis de que los individuos de tamaño mediano tengan un papel ecológico dominante en la población por medio de una combinación óptima de eficiencia reproductiva y "vigor" vegetativo. Si esto es verdad, le permitiría a esta especie, Coesneletia spicata, aprovechar al máximo los recursos del ambiente en el tiempo y en el espacio precisamente en aquel período de su ciclo vital que está probablemente menos afectado por presiones ambientales (Monasterio, comunicación personal).

En cuanto a la estructura reproductiva de los individuos en relación con la altura total se aprecia en la figura Nº 18 que, a partir de cierto tamaño comienzan los individuos a alcanzar la madurez reproductiva. Se puede observar en la misma figura que más de las 3/4 partes de los individuos de tamaño intermedio y todos los de mayor altura total relativa han alcanzado la madurez reproductiva.

Las figuras 19a, 19b, 19c y 19d corresponden a la situación en cada una de las parcelas con respecto a la distribución de sus individuos según la altura total.

La figura 19a (parcela 1) tiene una tendencia similar a la de la figura 18 ya discutida. La parcela 1 es la que, como se señaló anteriormente, tiene el substrato más estable (menor o casi nula incidencia de soliflucción) y es precisamente la parcela con la mayor densidad (94 individuos/100 m²).

La figura 19b corresponde a la parcela 2: la tendencia general es la misma aunque más contrastante, es decir, tiene proporcionalmente muchos individuos de tamaño intermedio y relativamente pocos de "pequeños" y "grandes". Las condiciones de inestabilidad del substrato por soliflucción son importantes en esta parcela, y quizás esto pueda



LEYENDA

-  ADULTO.
-  JUVENILES Ira FLORACION.
-  JUVENILES.

FIGURA Nº 19 .- Estructura reproductiva y distribución de *Coespeletia spicata* según la altura total de la planta. Muestra poblacional de 100 m². Fecha: 15-09-78.
 (a) Parcela 1; (b) Parcela 2; (c) Parcela 3; (d) Parcela 4.

ser factor que determine esa distribución contrastante. La parcela 3 (Fig. 19c) también muestra un comportamiento, en cuanto a la distribución de sus individuos, similar al exhibido por la parcela 2 (Fig. 19b). Las condiciones de inestabilidad del sustrato en la parcela 3 son menos drásticas que en la parcela 2, pero el microrelieve es más acentuado en áreas de suelo desnudo donde la estructuración del mismo es grande. Es esta la parcela donde se ha observado mayores evidencias de micromodelado por escurrimiento del agua superficial formando pequeños "canales sinuosos" y es la que tiene menor densidad de individuos (35 individuos/100 m²).

La parcela 4 (Fig. 19d) es la que tiene menor contraste en la tendencia general. La mayor parte de los individuos en esta parcela están sobre un sustrato relativamente estabilizado (que ocupa casi la mitad de la superficie de la parcela) por pequeños bloques y algunas plantas herbáceas en cojín. Esta parcela tiene una densidad relativamente alta (84 individuos/ 100 m²).

Ahora analizaremos cómo se distribuyen los individuos de acuerdo a la altura del tronco de la planta, es decir, examinaremos ahora el aspecto demográfico de la cuestión.

La figura 20a muestra la distribución según la altura del tronco de todos los individuos de las 4 parcelas. La figura N^o 22 se ha construido con los mismos datos de la figura 20a pero usando intervalos de clase más pequeños; su tendencia general es la misma de la figura 20a que discutiremos a continuación:

Lo primero que resalta es la predominancia de individuos de menor "edad" relativa (menor altura del tronco), disminuyendo progresivamente el número de individuos a medida que aumenta la "edad" de los mismos (mayor altura del tronco). El intervalo de clase de 0 a 20 cm

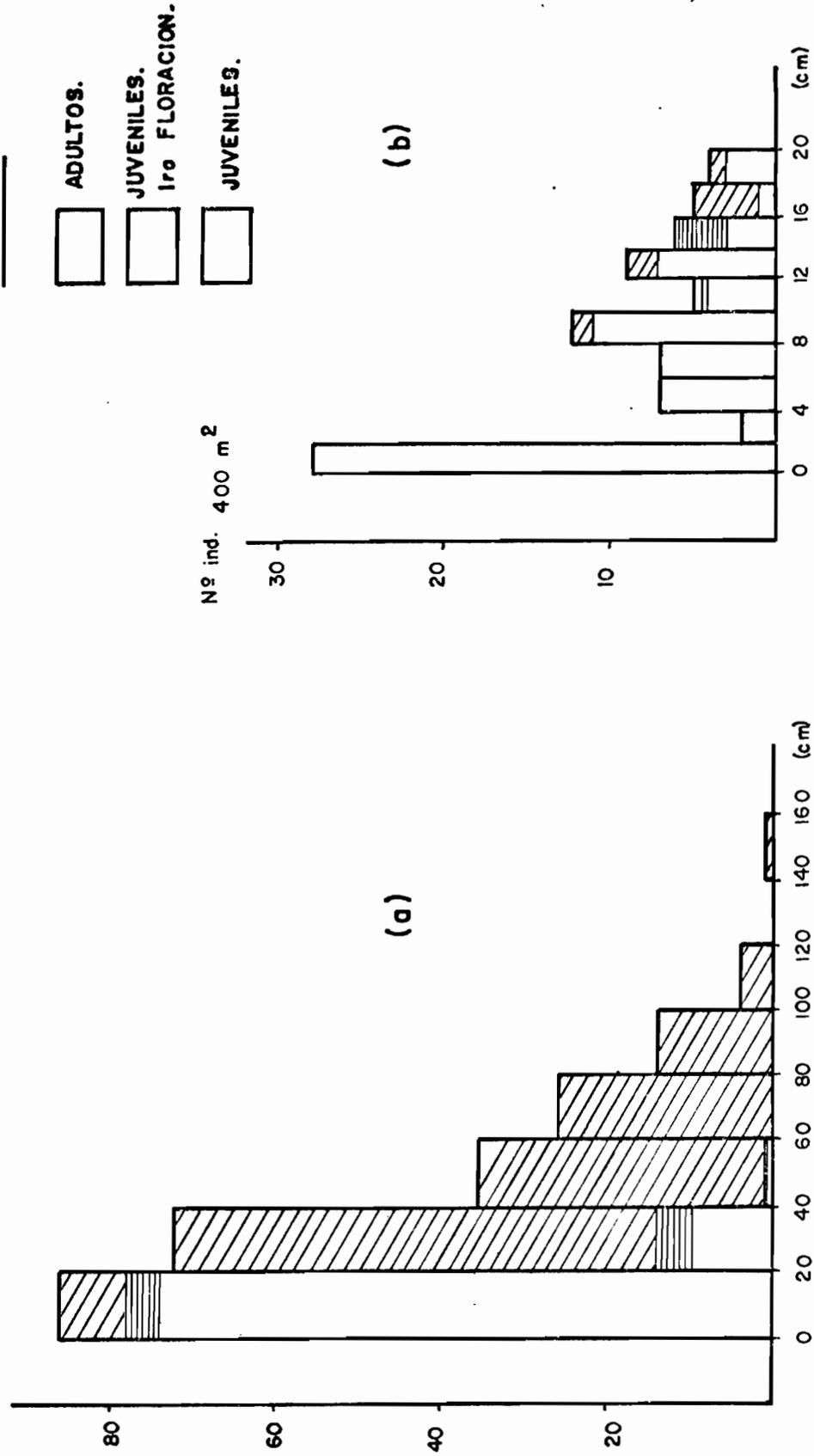


FIGURA N^o 20 .- Estructura reproductiva y distribución de individuos de *Coespeletia spicata* según la altura del tronco de la planta. Muestra poblacional de 400 m². Parcelas 1,2,3 y 4. Fecha: 15-09-78.
 (a) Análisis general. (b) Análisis específico de 0 a 20 cm.

agrupa a muchos individuos con gran heterogeneidad en su grado de desarrollo y estado reproductivo. Se hizo por tanto, un análisis más detallado en dicho intervalo (Fig. 20b) para resolver esa heterogeneidad. En esta figura (Nº 20b) se observa que ya, a partir de una altura del tronco de entre 3 y 10 cm, los individuos comienzan a presentar proceso reproductivo. Más de $1/3$ de todos los individuos entre 0 y 20 cm tienen una altura del tronco menor o igual a 2 cm; es decir, que aún a esta escala de análisis hay heterogeneidad en la distribución de los individuos predominando también los más "jóvenes".

La figura Nº 21 representa el tratamiento de los datos del Nº de individuos por clase de altura de la figura 20a, con el propósito de determinar el "grado de disminución" (o mortalidad en caso de tener una distribución de edad) de individuos entre un intervalo de clase y el siguiente; en otras palabras, el posible grado de supervivencia en cada intervalo de clase. Se desprende de la figura Nº 21 que los individuos más "jóvenes" tienen un mayor grado de "supervivencia" que el resto (pendiente en la curva menor) de los individuos de "edad" mayor (mayor altura del tronco), los cuales sin embargo manifiestan un grado de "supervivencia" constante disminuyendo ligeramente en los individuos más "viejos".

La figura Nº 23 nos muestra con más detalle el estado de desarrollo y la estructura reproductiva de los individuos y su variación en relación con la altura del tronco. Los individuos más "jóvenes" tienden a presentar el estado juvenil. Los individuos en estado adulto reproductivo siempre son más numerosos que los adultos vegetativos, es decir que buena parte de los adultos florecen cuando hay proceso reproductivo en la población. Por otro lado, tiene sentido el hecho de que el máximo de los juveniles que florecen por primera vez aparece con una "edad" menor a la del máximo de individuos en madurez reproductiva.

Nº ind./ 400 m²

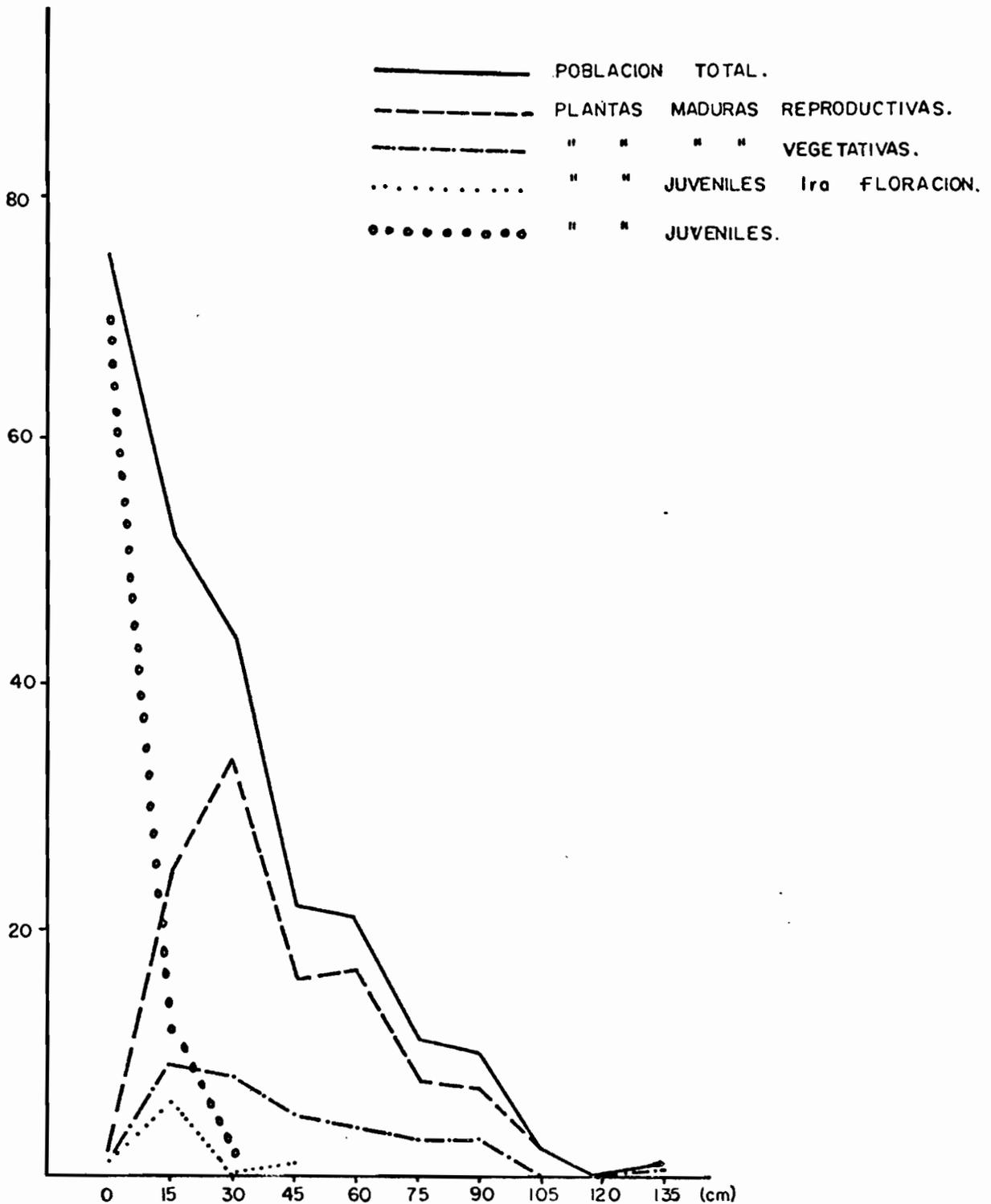


FIGURA Nº 23 .- Gráfico que representa la variación de los estados de desarrollo y madurez reproductiva de los individuos de *Coespeletia spicata* en relación con la altura del tronco. Muestra poblacional de 400 m². Parcelas 1,2,3,4. Fecha: 15-09-78.

La figura Nº 24 nos da la información adicional de que en la mayoría de las clases de "edad", la proporción de individuos adultos que florecen alcanza alrededor del 75 % y se hace total (100 %) en los individuos de "edad" más avanzada.

La tendencia "demográfica" en las parcelas 1, 3 y 4 (Figs. 25a, 27a y 28a) es similar a grandes rasgos, a la tendencia analizada en la figura 20a; la excepción está representada por la parcela 2 en la figura 26a cuya estructura poblacional es algo diferente. Esto puede ser reflejo de una situación transitoria o permanente (no se sabe con seguridad) en el conjunto de individuos de la parcela 2, en donde el movimiento del "suelo" superficial por soliflución es importante. Las figuras 25b, 26b, 27b y 28b representan los respectivos análisis más finos en la estructura "demográfica" de los individuos ubicados en el intervalo de clase de 0 a 20 cm de altura del tronco, en cada parcela. Es en la parcela 3 donde se observa una diferencia notable (Fig. 27b): la mayor parte de los individuos entre 0 y 20 cm se encuentran en etapas más avanzadas de desarrollo y es precisamente la parcela donde ha habido una mayor proporción de juveniles que florecieron (31 %) durante el transcurso del proceso reproductivo de la especie en el año 1978.

En resumen, teniendo en cuenta las tendencias observadas en la estructura poblacional, la gran producción de achenios potencialmente viables por individuo y la ausencia de evidencias visuales en la fase "plántulas", se esperaría que las poblaciones de Coccoloba spicata exhiban una curva hipotética de supervivencia como la mostrada en la Fig. Nº 29. En esa curva se destacan 3 etapas: la etapa 1 corresponde a una alta mortalidad entre el proceso de germinación y el momento en que las plántulas logran establecerse definitivamente y alcanzan el estado juvenil; la etapa 2 caracterizada por una mortalidad mínima relativa podría explicar la predominancia en la población de los individuos de tamaño intermedio, fenómeno que se observa en las "poblaciones"

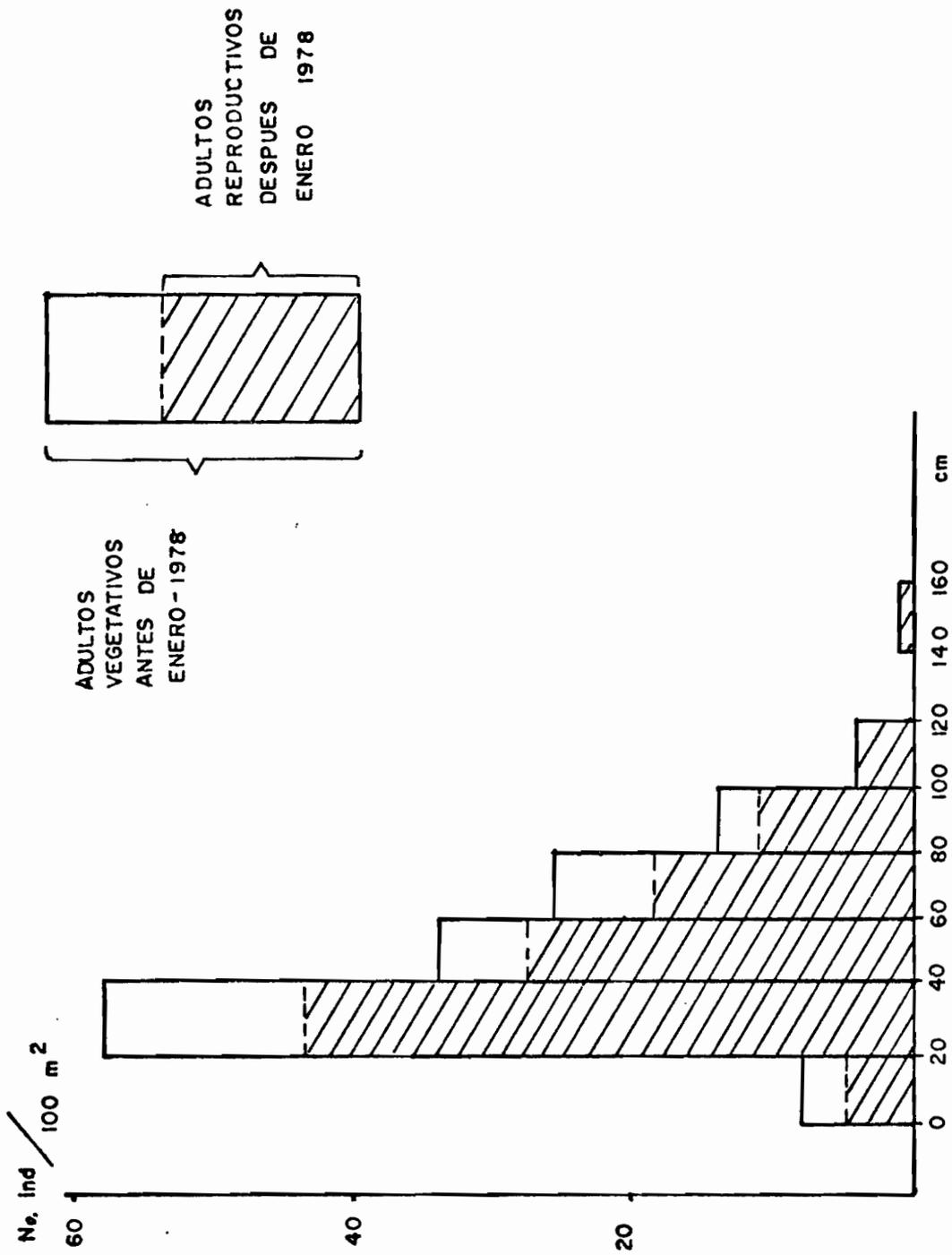


FIGURA Nº 24 .- Distribución de individuos de Coespeletia spicata en estado adulto según la altura del tronco. Muestra poblacional de 400 m². Parcelas 1, 2, 3 y 4. Fecha: 15-09-78.

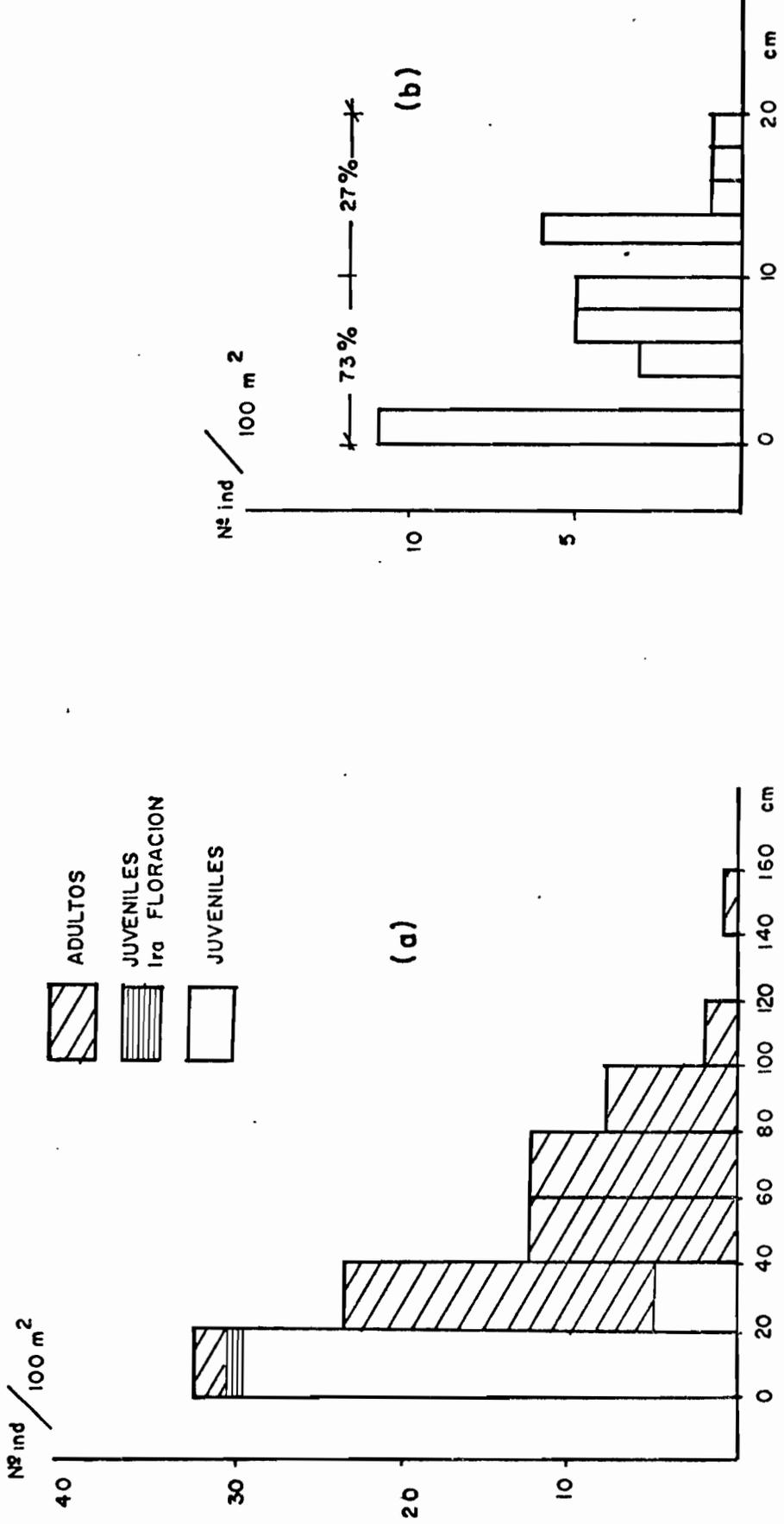


FIGURA Nº 25 .- Estructura reproductiva y distribución de individuos de *Coespeletia spicata* según la altura del tronco. Muestra poblacional de 100 m². Parcela 1. Fecha: 15-09-78.

(a) Análisis general. (b) Análisis específico de 0 a 20 cm.

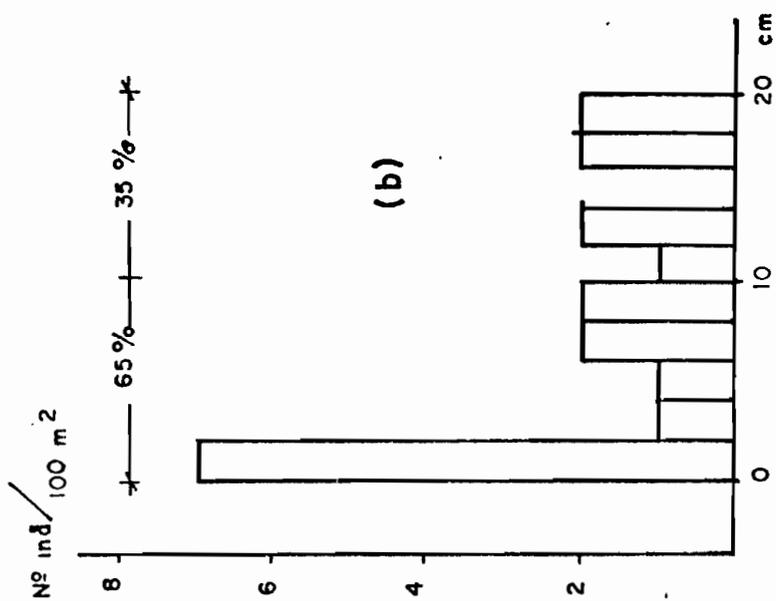
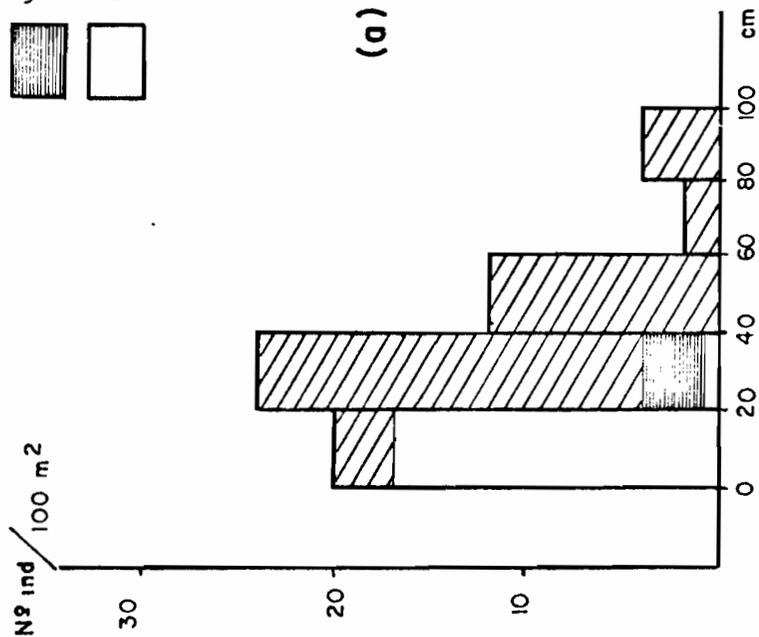
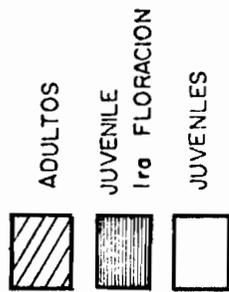


FIGURA Nº 26 .- Estructura reproductiva y distribución de individuos de *Coespeletia spicata* según la altura del tronco. Muestra poblacional de 100 m². Parcela 2. Fecha: 15-09-78.
 (a) Análisis general. (b) Análisis específico de 0 a 20 cm.

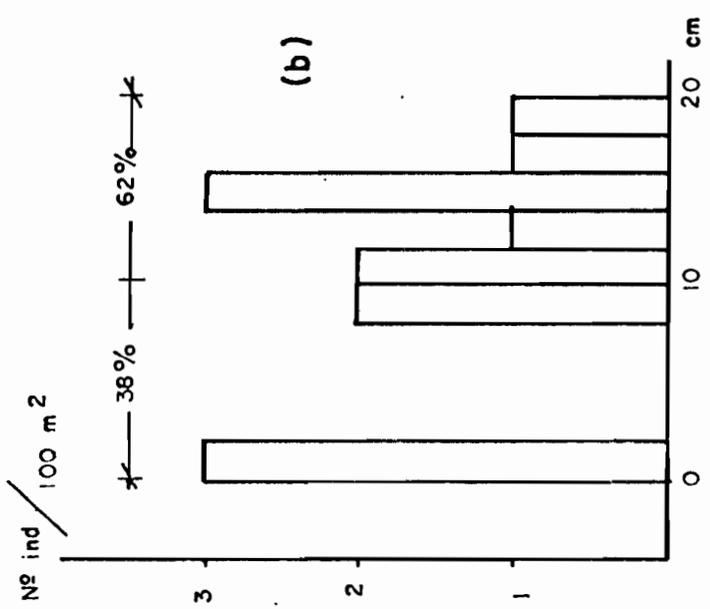
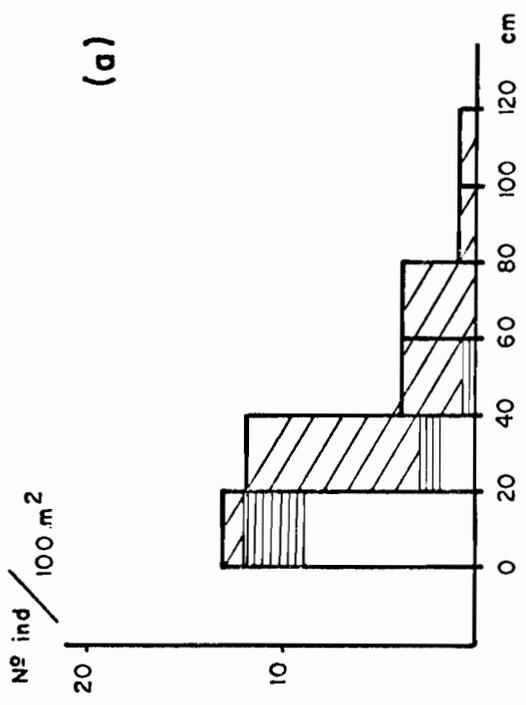
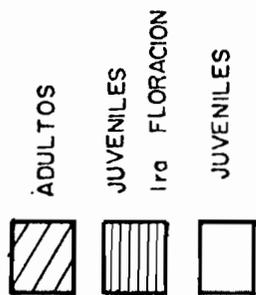


FIGURA N^o 27 .- Estructura reproductiva y distribución de individuos de *Coespeletia spicata* según la altura del tronco. Muestra poblacional de 100 m². Parcela 3. Fecha: 15-09-78.

(a) Análisis general. (b) Análisis específico de 0 a 20 cm.

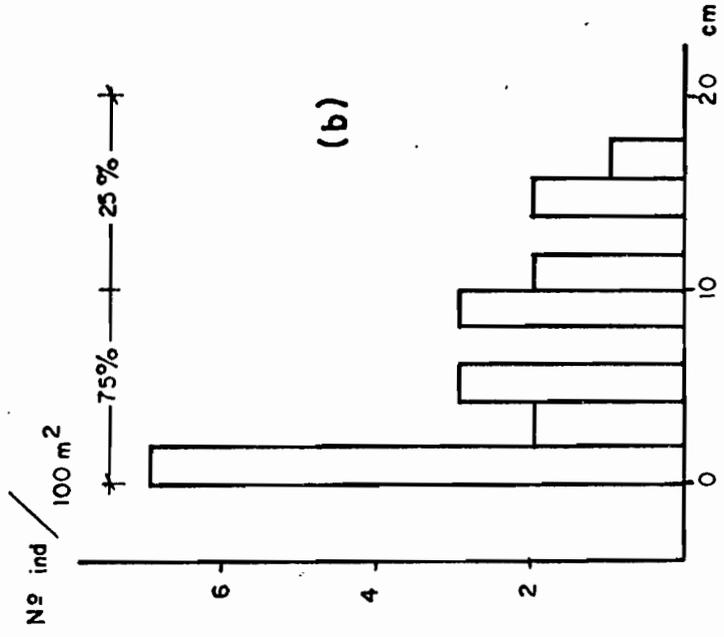
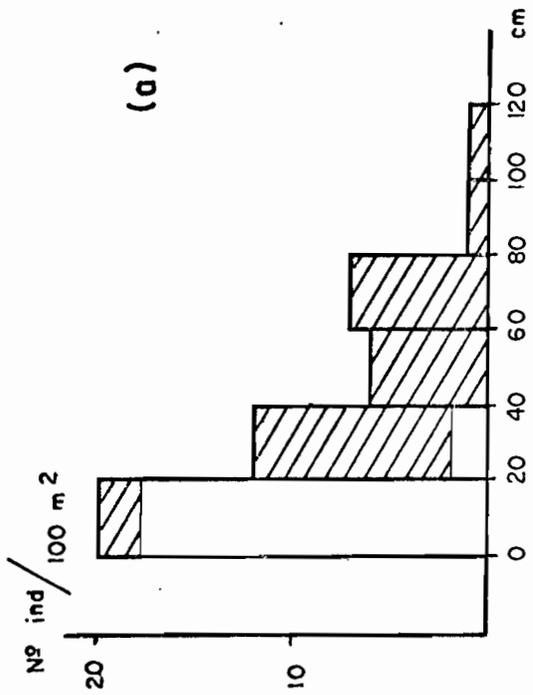
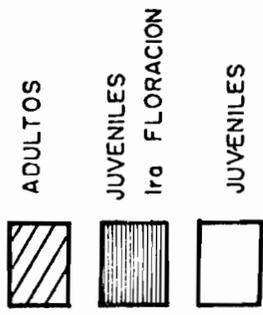


FIGURA Nº 28 .-- Estructura reproductiva y distribución de individuos de Coespeletia spicata según la altura del tronco. Muestra poblacional de 100 m². Parcela 4. Fecha: 15-09-78.
 (a) Análisis general (b) Análisis específico de 0 a 20 cm.

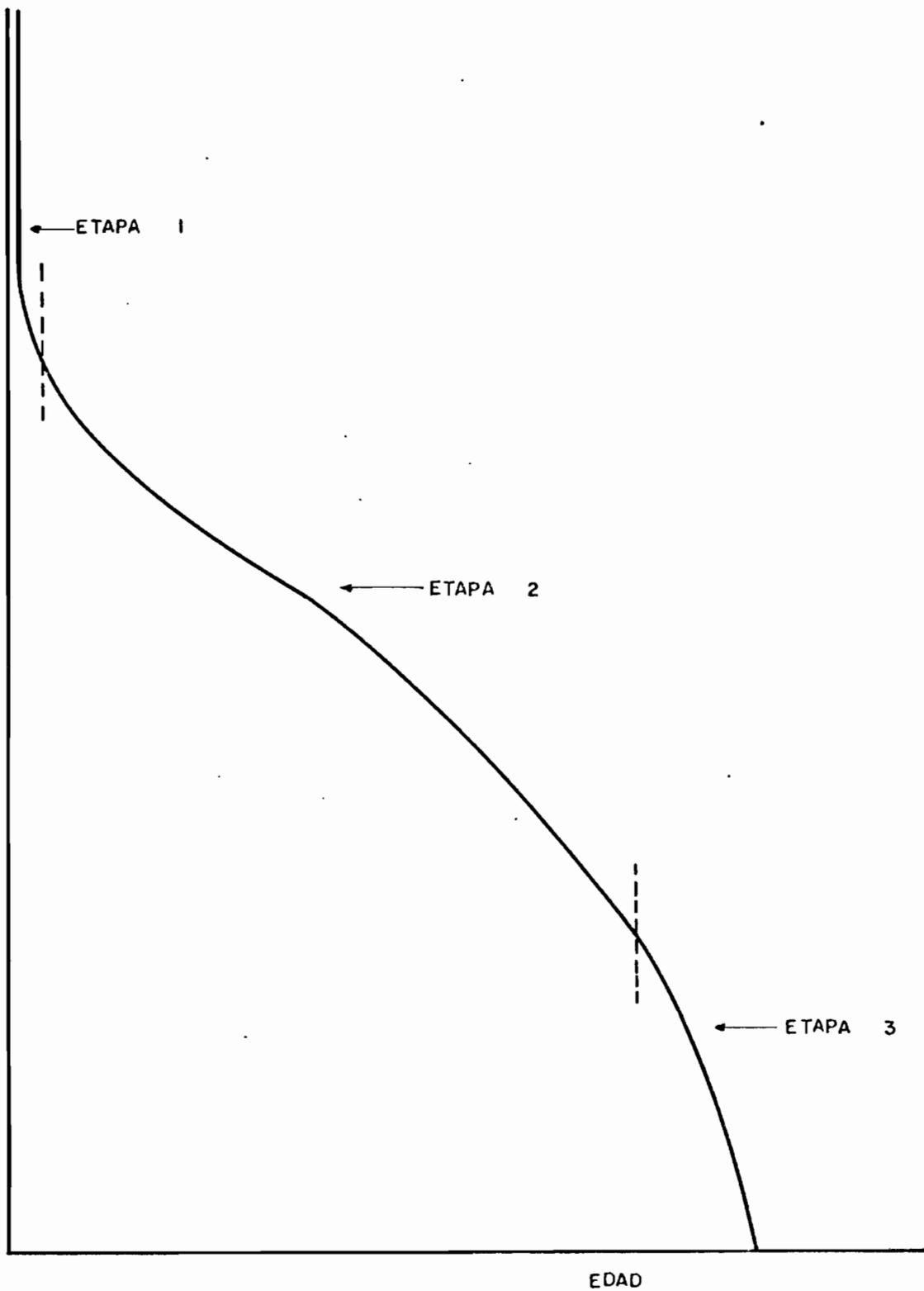


FIGURA Nº 29 .- Hipotética curva de supervivencia en Coespeletia spicata.

de todas las parcelas de la transecta de Coesneletia spicata; por último la etapa 3 corresponde a la etapa de senescencia en los individuos de edad relativamente avanzada en la población con una mortalidad más o menos pronunciada.

Ahora bien, ¿qué tipo de presiones ambientales pueden estar determinando este comportamiento poblacional y de qué manera afectan al ciclo vital de la especie?

Ciertamente no se sabe todavía con precisión, pero es posible adelantar algunas hipótesis:

- 1) Por ejemplo, en muchos lugares, el movimiento por soliflucción de las capas superficiales del "suelo" puede ser una causa de inestabilidad muy fuerte en el microambiente inmediato que rodea a una plántula impidiéndole establecerse firmemente en el substrato.
- 2) Las frecuentes heladas nocturnas pueden causar daño directo en las plántulas por destrucción de tejidos.
- 3) Las altas oscilaciones térmicas que se producen a nivel de la superficie del suelo pueden ser otro factor que hay que tomar en consideración.
- 4) Es posible también que las plántulas que acaban de germinar y las que estén más desarrolladas sean atacadas por diversos microorganismos del suelo.

VI. CONCLUSIONES.

1. La especie estudiada, Coespeletia spicata, presenta un patrón de comportamiento fenológico con alto grado de superposición de sus fases reproductivas, a distintos niveles de organización vegetal, abarcando la secuencia completa de las mismas un año entero. Además se llega a la conclusión de que este comportamiento fenológico exhibido por la especie está más ligado a factores ecológico-evolutivos que a factores físico-ambientales actuales.
2. La gran producción de semillas en la especie se considera como una respuesta adaptativa frente a aquellas presiones selectivas del ambiente (amplias oscilaciones térmicas en la superficie del suelo, movimiento de soliflucción, frecuentes heladas nocturnas, etc.) que actúan muy fuertemente a manera de "filtro" sobre los lazos más débiles y vulnerables del ciclo vital de la especie (germinación de semillas y establecimiento de plántulas) para determinar su comportamiento poblacional y su probable curva de supervivencia.
3. La alta variabilidad fenológica y reproductiva, a todos los niveles, consecuencia de los patrones de crecimiento y diferenciación en las estructuras reproductivas, puede representar una táctica eficaz, en su estrategia global, para configurar un modo eficiente de utilizar los recursos de su medio natural y explotar un gran espectro de posibilidades del ambiente. Esta alta variabilidad puede indicar también que esta especie se encuentre en plena evolución actualmente.
4. Las tendencias observadas en las muestras poblacionales estudiadas sugieren que esta especie puede manifestar una probable curva de supervivencia de tipo sigmoide, es decir, con un primer período de alta mortalidad en la fase de "plántula", un segundo período de mortalidad mínima que involucra desde las plántulas que logran establecerse defini-

tivamente, pasando por todos los estadios intermedios de desarrollo, hasta una etapa bastante posterior a la madurez reproductiva y por último un tercer período de mortalidad ligeramente mayor que involucra a los individuos adultos más longevos de la población.

RESUMEN

Se estudia en este trabajo algunos aspectos de la estrategia del ciclo vital de una especie codominante, Goespeletia spicata, en la formación vegetal de Páramo Desértico Altiandino, ubicándose el área de trabajo en el Páramo de Piedras Blancas, en los Andes noroccidentales venezolanos.

Específicamente los aspectos estudiados en esta especie son: fenología, rendimiento reproductivo, variabilidad reproductiva a distintos niveles de organización vegetal, crecimiento y diferenciación de las estructuras reproductivas y algunas cuestiones relacionadas con su estructura poblacional.

A partir de la información de los aspectos ya señalados y de las características ambientales del Páramo Altiandino se trata de establecer de qué modo esta especie ha adaptado su estrategia evolutiva global a las condiciones físico-ambientales selectivas y el significado ecológico de dicha estrategia dentro del ecosistema.

Para ello se siguen variados procedimientos de recolección de información (censos, muestreos, mediciones periódicas, etc.) en el campo y posterior elaboración de la misma.

Los resultados indican un comportamiento fenológico ligado a factores ecológico-evolutivos más que a condicionantes físico-ambientales; alta variabilidad reproductiva a todos los niveles determinada por los patrones de crecimiento y diferenciación con un alto grado de asincronía, y una estructura poblacional muy probablemente regulada y condicionada por la acción de presiones selectivas del ambiente (movimiento de soliflucción, alta variación térmica cerca del suelo, etc.) que inciden sobre los lazos más vulnerables de su ciclo vital (germinación y establecimiento).

Se llega a concluir que la alta variabilidad reproductiva y fenológica de esta especie puede permitirle explotar un gran espectro de posibilidades y recursos de su ambiente natural.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ARISBICQUIER, L. (1964). Flora de Venezuela. Volúmen II, Parte Primera (Compositae). Instituto Botánico. M.C. Caracas.
- ATAROFF, S.H. (1975). Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabanas de los llanos. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela. 51 pág.
- DOORENBOS, J. (1955). Juvenile and adult phases in woody plants. Environ. Plant Physiol., 15 (1): 122-35.
- HARTSHORN, H.G. y COLLETT, E.B. (1977). Ecosistemas frágiles: Evaluación de la investigación y aplicaciones en los neotrópicos. Fondo de Cultura Económica. México. 331 pág.
- HAKE, F. & OLDHAM, R.A.A. (1970). Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Paris: Masson. 173 pág.
- HARPER, J.L. & WHITE, J. (1974). The Demography of Plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 5: 419-63.
- HEDBERG, O. (1959). Growth rate of the East African giant Senecios. Nature, 222 (5189): 153-64.
- INVENTARIO ESTRATIGRAFICO DE VENEZUELA (1956). Ministerio de Minas e Hidrocarburos, Dirección de Geología. Editorial Sucre. Caracas. 723 pág.
- MONASTERIO, H. (1979). El Páramo Desértico en el Altiplano de Venezuela. En: Salgado Labriau, N.L. (Ed.) Simposio Medio Ambiente Páramo. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, H. (1979a). Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio, H. (Ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, H. y SARIENTO, G. (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semideciduous forest of the Venezuelan llanos. Journal of Biogeography, 3: 325-56.

- ROBINSON, I.V. & WARPING, P.F. (1968). Experiments on the juvenile/adult phase change in some woody species. New Phytol., 68: 67-8.
- SARINWATO, G. (1972). Premisas y proposiciones para el desarrollo de la ecología en el trópico americano. Acta Cient. Venezolana 23: 197-202.
- SCHNEIDER, G. (1975). Glaciation and Periglacial Morphology in the Northwestern Venezuelan Andes. Beitrag zur u. Gegenwart. Band 26. Seite 195-211. Oberrhein/Urkt.
- TORRES, F. (1979). Anatomía del Xilema de Espeletinae Cuatrecasas. En: Salgado Labrador, M.L. (Ed.) Simposio Medio Ambiente Para no. Mérida, Venezuela.
- TRICARE, J. (1970). Geomorphology of Cold Environments. Macmillan. St. Martin's Press. New York. 318 pág.

ER DE ERRATAS

La figura N° 4 se ha omitido.

<u>página</u>	<u>línea</u>	<u>donde dice:</u>	<u>debe decir:</u>
4	5	"(Torres, 1978)"	"(Torres, 1979)"