

Citar como:

Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). El Medio Ambiente Páramo. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.

EL PARAMO DESERTICO EN EL ALTIANDINO DE VENEZUELA

MAXIMINA MONASTERIO
Facultad de Ciencias
Universidad de Los Andes
Mérida, Venezuela

INTRODUCCION

En la región de los páramos de Venezuela el PARAMO DESERTICO es uno de los ecosistemas más representativos de la adaptación, colonización, estructuración de la vegetación y evolución de la flora en un ambiente tropical frío de origen relativamente reciente. El levantamiento final de los Andes y los episodios glaciales durante el Pleistoceno produjeron un nuevo tipo de ecología en Sudamérica: La Alta Montaña Tropical, caracterizada por su régimen isotérmico, similar al de los pisos bajos del trópico, pero netamente diferente de los mismos por sus condiciones de microtermia y todas sus consecuencias ecológicas. En el Norte de Sudamérica la alta montaña, los páramos, constituye un piso húmedo diferente al piso seco de la Puna que domina al Sur del Ecuador.

Situaciones ambientales homólogas a las de los Páramos Andinos evolucionan paralelamente durante el Pleistoceno en las altas montañas tropicales de otros continentes e islas oceánicas: Pisos Afroalpinos, Alta Montaña de Nueva Guinea, Hawai, América Central, etc. Por lo tanto, a escala terrestre, el ambiente de extrema originalidad de la alta montaña tropical húmeda surge recientemente, tanto desde el punto de vista tectónico (últimos levantamientos andinos y de las altas cumbres volcánicas del Este de África etc., durante el Pleistoceno) como desde el punto de vista de su modelado terrestre consecuencia de glaciaciones recientes, la última hace sólo 10.000 a 20.000 años (van der Hammen, 1974; Livingstone, 1967; Schubert, 1974). Es interesante recalcar el carácter tropical de estas glaciaciones, sometidas a un ritmo diario y no estacional como las ocurridas en latitudes altas (Tricart, 1970). Los procesos geomorfológicos incidentes en el modelado actúan también en ciclos diarios; no son tampoco comparables con los de otras áreas extratropicales frías. La síntesis ecológica de todos estos hechos es la aparición de un ambiente nuevo, "el ambiente PARAMO" (similar en el Altoandino, Afroalpino, Altas Montañas de Nueva Guinea, Hawai, etc.), que combina como características climáticas básicas:

isotermia, microtermia y humedad, configurando un clima Periglacial Tropical Húmedo, para cuyo resultado ecológico global no había organismos preadaptados.

Podemos considerar que la flora de los páramos ha tenido un doble origen. Por una parte están los elementos extratropicales, tanto australes como boreales, preadaptados a las bajas temperaturas pero no a la isotermia anual y a la falta de una definida estación de crecimiento; por otra parte están los elementos de origen tropical, que habiéndose originado en los pisos mesotérmicos de la media montaña tropical debieron colonizar las alturas, adaptándose a las bajas temperaturas, pero que estaban adaptados a los ritmos continuos de crecimiento y funcionamiento. Es en esta flora donde se encuentran las más notables adaptaciones morfofuncionales. Es de hacer notar asimismo que la flora de origen neotropical se vuelve dominante precisamente en los habitantes Periglaciales más extremos (Páramos Desérticos).

En este trabajo nos proponemos analizar el Páramo Desértico desde distintos ángulos. Por un lado como Formación Vegetal desdoblada en un conjunto de asociaciones que se encuentran en una diversidad de habitats dentro del clima Periglacial intenso del piso Altiandino (Monasterio, 1979^a). Por otro lado discutir las adaptaciones y estrategias evolutivas de la vegetación del Páramo Desértico, vegetación fundamentalmente estructurada con elementos de la flora neotropical de los pisos mesotérmicos andinos. También mencionaremos la función del páramo desértico como biomasa colonizadora y moderadora, conteniendo las tierras móviles del altiandino por efecto de los procesos de soliflucción intensa en este piso; lo que convierte a la vegetación del Páramo Desértico en agente protector de las cuencas hidrológicas.

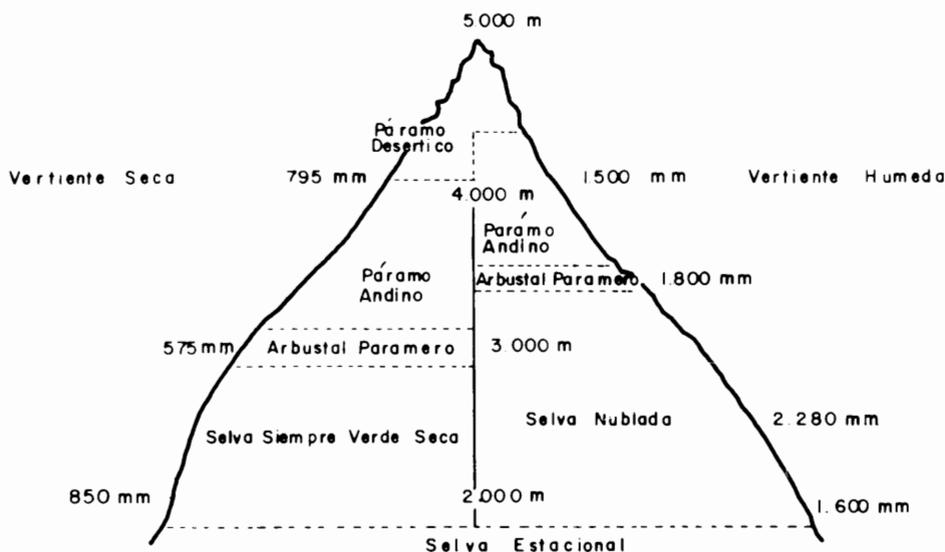
Salgado-Labouriau (en este mismo volumen) analiza los cambios climáticos posglaciales que afectaron el Altiandino de Venezuela hasta épocas muy recientes, lo cual nos indica un ambiente todavía no estabilizado, en una fase de cambios, a considerar como elementos dinamizadores en el proceso evolutivo de los ecosistemas del Altiandino.

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DEL PISO ALTIANDINO

En los páramos de Venezuela la cota de 4.000 m es el límite aproximado entre los pisos Altiandino y Andino (Fig.1). Las características fundamentales y diferenciales de ambos pisos fueron analizadas ampliamente por Monasterio (1979^a), nos limitaremos por lo tanto en este trabajo a discutir los factores ambientales más relevantes del Altiandino que constituyen la ecología donde se asienta el Páramo Desértico.

El Altiandino en Venezuela se encuentra casi restringido al núcleo central de páramos: Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo, La Culata y Sierra de Trujillo, fuera de esta área las Cordilleras son más bajas distribuyéndose en ellas sólo el Piso Andino. En la Fig. 2 se presenta la distribución del Altiandino en el núcleo central de páramo. A nivel de la cota de 4.000 m no existe continuidad entre las Sierras, de modo que el Altiandino se presenta como 3 grandes "islas" sin conexión directa entre ellas. Cada "isla" cordillerana se caracteriza tanto por un paleoclima con rasgos dife-

VARIACIONES DE LA VEGETACION (Con la altura y la precipitación)



Los datos de serie húmeda corresponden a la serie altitudinal

{ Mérida - 1 600 m
 { Pico Espejo - 4 700 m

Los datos de serie seca corresponden a la serie altitudinal

{ Mucurubá - 2 000 m
 { Pico "El Aguila" - 4 200 m

Fig. 1. Corte idealizado que muestra las variaciones de la vegetación con la altura a lo largo de un gradiente seco y húmedo. En la vertiente seca el Páramo Desértico aparece a los 4.000 m, en la humedad a 4.300.

renciales, como por un clima actual propio (Schubert, 1976; Monasterio, 1979^a). Las "islas" altiandinas no son por lo tanto del todo equivalentes y ello se traduce en el encadenamiento diferencial de los diversos tipos de vegetación y en el porcentaje del área que ellos ocupan.

El relieve Altiandino ha sido modelado por un clima glacial pasado que dejó huellas de escultura y erosión glacial: valles glaciales, valles colgantes, escalones roco-

sos, circos, aristas, rocas aborregadas, formas de lomo de ballena, etc. (Schubert 1971, 1972, 1976).

EL CLIMA PERIGLACIAL Y SUS CONSECUENCIAS ECOLÓGICAS

Como región morfoclimática el Altiandino se define por la acción actual de un clima Periglacial Tropical intenso, considerado por Tricart (1970) como un clima

periglacial de latitudes bajas. Este clima se caracteriza por ciclos casi diarios de congelamiento-descongelamiento en la superficie del suelo. Temperaturas mucho más bajas en el aire y dentro del suelo ocurren todavía con mayor frecuencia a lo largo de los ciclos diarios.

El impacto fundamental de la ecología periglacial es la morfogénesis provocada por los ciclos repetitivos de congelamiento-derrretimiento que condicionan una alta movilidad de las partículas y fragmentos y modelan superficialmente el sustrato (estructurando bandas, polígonos, círculos, redes, suelos estriados, microescalones etc.), analizados por Schubert, 1976. Estos procesos mantienen los habitats edáficos del altiandino en condiciones de *stress* diario, no sólo por las consecuencias biológicas de las bajas temperaturas sino por la inestabilidad de los "suelos", lo que incide desfavorablemente en el instación y desarrollo de la fase plántulas de las poblaciones al ser "barridas" sucesivamente por los procesos de morfogénesis periglacial.

La franja Altiandina en Venezuela se extiende a lo largo de un rango vertical entre los 4.000 y los 5.000 m. La temperatura media en su límite inferior es de 2,8°C (Pico del Aguila a 4.118 m); en su límite superior está por debajo de 0°C (Pico Especo a 4.765 m, -0,3°C); en la Sierra Nevada aparecen los glaciares en el entorno de los 4.800 m. El Altiandino es también la franja de mayor ocurrencia de nevadas, su frecuencia, espesor de la nieve y duración han sido analizados por Monasterio y Reyes (1979). Los datos de precipitación que se poseen para este piso indican un rango de variación entre 700 mm (Pico del Aguila a 4.118 m) extremo más seco del altiandino y 1.553 mm (Loma Redonda a 4.045 m) extremo húmedo en la Sierra Nevada de Mérida.

El ambiente de *stress* constante de este piso constituye un filtro, una barrera, que ha seleccionado la entrada de la flora en esta franja, que "ha programado" la estructura vertical y horizontal de la vegetación distribuyéndola en mosaico con grandes espacios de suelo descubiertos. Sólo tres formaciones vegetales existen en este piso: Páramo Desértico, Desierto Periglacial y Bosque Altiandino, las tres formaciones han desarrollado estrategias altamente eficientes para colonizar este ambiente. En el Desierto Periglacial, el ecosistema más extremo, las adaptaciones implican una gran capacidad de las plantas para fijar el sustrato, moderando la morfogénesis periglacial, dominan aquí las formas en cojines densos y chatos adheridos al suelo, la mayor proporción de la biomasa se encuentra como biomasa subterránea en los primeros 5 cm del suelo. El Bosque Altiandino se localiza en áreas ecológicas "relictos-refugio", evadiendo la inclemencia climática (Monasterio, 1979^a). Las estrategias adaptativas del Páramo Desértico son de gran com-

plejidad, implican tanto estructuras y rasgos que tienden al aislamiento térmico (revestimiento de tallos, hojas, yemas etc.); como particulares estructuras demográficas en sus poblaciones que condicionan una eficiente colonización de este ambiente. Las adaptaciones de las especies del Páramo Desértico serán analizadas en otra sección de este trabajo.

EL PARAMO DESERTICO

El Páramo Desértico fue mapeado en Venezuela por Sarmiento et. al. (1971) y analizado posteriormente como Formación Vegetal y desdoblado en una serie de Asociaciones por Monasterio (1979^a). Dentro del Altiandino ocupa la franja entre 4.000 y 4.600 m de altitud; alcanzando su máxima extensión y diversificación en el Altiandino relativamente más seco (porción Nororiental de la Sierra de La Culata, "isla 1", Fig. 2), donde la formación se fragmenta en mayor número de asociaciones y ocupa un rango más amplio de habitats. Pico del Aguila, Fig. 3, es una localidad típica de esta área situada en pleno Páramo Desértico. En el Altiandino húmedo (isla 2, Fig. 2), ocupa un rango altitudinal menor, 4.300 a 4.600 m en la Sierra Nevada de Mérida. El desigual rango altitudinal del Páramo Desértico en ambas Sierras es debido a que en los páramos más secos las heladas se hacen recurrentes desde los 4.000 m mientras que en los más húmedos este límite se desplaza altitudinalmente hacia arriba. Esta distribución implica que el Páramo Desértico es una formación asociada a condiciones ambientales de *stress* térmico permanente (presente en ciclos diarios); en cambio cuando el *stress* térmico se hace estacional aparecen las formaciones del Piso Andino (Monasterio, 1979^a).

El Páramo Desértico es fisonómicamente un Rosetal alto y abierto que consta de dos estratos, el más alto entre 1 y 3 m de altura y 5% a 30% de cobertura, está formado exclusivamente por rosetas arborescentes siempre verdes pertenecientes al género *Espeletia*. El segundo estrato contrasta notablemente con el primero, existiendo una distancia vertical entre los dos relativamente grande, ya que se encuentra adherido al suelo, sobrepasándolo escasos centímetros. Es también de gran discontinuidad cubriendo entre el 2% y el 40%. Sus formas de vida más importantes son plantas en cojines densos y achataados con tendencia a desarrollar una forma circular; las especies más importantes pertenecen a los géneros *Azorella*, *Arenaria*, *Acicahne*, *Lucilia*, *Montia*, etc.; todas ellas perennes siempre verdes con hábitos leñosos o herbáceos. Son también frecuentes las formas en roseta acaule de porte pequeño, siempre verde, pertenecientes

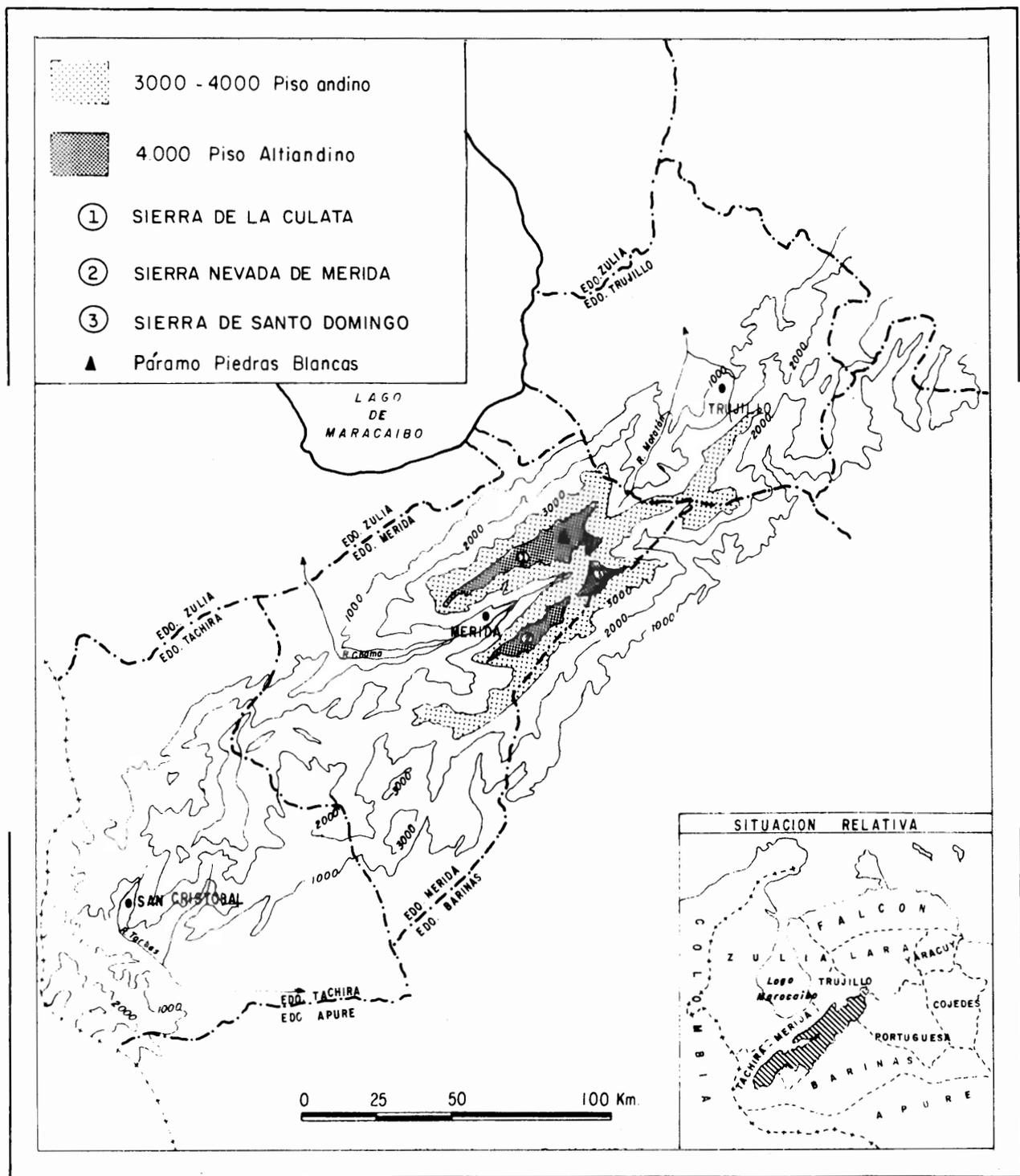


Fig. 2. Mapa que muestra la superficie ocupada por los diversos niveles altitudinales de los Páramos de Venezuela. En la cota de 4.000 m existe una discontinuidad, fragmentándose este nivel en 3 áreas o islas.

a los géneros: *Hypochoeris*, *Calandrinia*, *Oenothera*, *Malvastrum*, *Draba*, etc.

El porcentaje de sustrato descubierto: rocas, derrubios y gravas, varía entre 50% y 90% según los sitios. Estos extremos en los valores de cobertura de la vege-

tación o porcentaje de sustrato descubierto son debidos, por un lado, al rango altitudinal relativamente amplio de la Formación, que alcanza su límite superior en sitios con temperaturas mínimas muy bajas; como por otro lado, a la posición topográfica y al tipo de sustrato so-

bre los cuales se asienta; presentando mayor cobertura sobre terrenos planos, fondos de vallecitos y cubetas, en tanto que los bajos valores de recubrimiento vegetal caracterizan las pendientes abruptas donde los suelos están sujetos a mayor movilidad.

PICO DEL AGUILA

08° 52" N

70° 46' W

[24] (4118)

2.8°C 798.2mm T°C

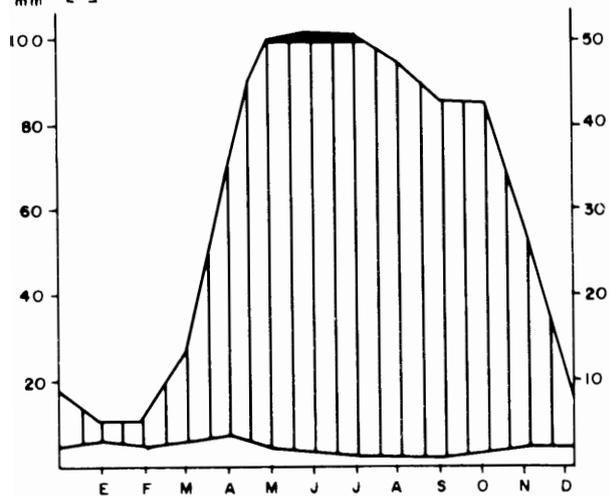


Fig. 3. Climadiagrama del Páramo Pico del Aguila, promedios de 24 años de registros.

LAS ASOCIACIONES DEL PARAMO DESERTICO

La Formación Páramo Desértico presenta una heterogeneidad interna a nivel florístico y ecológico, su muestreo nos ha llevado a desdoblarla en una serie de asociaciones que analizaremos brevemente (en Monasterio, 1979^a, se definen los conceptos utilizados para definir Formación y el "colectivo" de asociaciones que la integran).

Los afloramientos rocosos de las altas cumbres y las formas diversas producto del modelado glacial constituyen los habitats diferenciales de estas asociaciones. Las relaciones de distribución espacial entre ellas son de diversos tipos, pueden encontrarse formando mosaicos o retículos, correlacionadas con igual tipo de distribución de los factores del habitat: edáfico-hídrico, pendiente, exposición, tipo de depósito y sustrato. Las asociaciones también se suceden a lo largo de mesogradientes, escalonándose en toposecuencias desde las crestas rocosas hasta las áreas pantanosas en el fondo de los valles glaciales.

Analizaremos las distintas asociaciones fundamentalmente en la porción Nororiental de la Sierra de La Culata (Páramos de Pico del Aguila, Piedras Blancas, etc.), área de mayor diversificación y extensión del Páramo Desértico.

1. Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*.

Ocupa un rango altitudinal entre 4.100 y 4.500 m, siendo además la asociación de Páramo Desértico que ocupa mayor extensión horizontal. Su habitat son los faldeos montañosos empinados recubiertos por depósitos de ladera y las formas de erosión glacial como son las paredes de los circos y valles glaciales, recubiertos actualmente por material coluvial producto del desgaste y fragmentación de las aristas y agujas de las altas cumbres por congelamiento nocturno. Los depósitos coluviales que constituyen el sustrato de esta asociación son gravas angulosas cuyos tamaños oscilan entre 2 y 20 cm, siendo la asociación de Páramo Desértico que se encuentra sobre fragmentos más pequeños. En la Fig. 4 vemos un ambiente típico del Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*, caracterizado por pendientes abruptas, grandes áreas de sustrato sin colonizar por la vegetación y por lo tanto sujeto a movilidad bajo este clima periglacial intenso.



Fig. 4. Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m. Ambiente típico del Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*. Foto Mario Fariñas.

El sustrato móvil en las áreas sin recubrimiento vegetal ni siquiera puede denominarse suelo esquelético.

El suelo incipiente se forma en manchones o áreas discontinuas, en correlación con la colonización discontinua de la vegetación. Las plantas superiores de esta asociación tienen un carácter fuertemente pionero, ya que se instalan directamente sobre áreas donde ni siquiera han evolucionado suelos incipientes; esta vegetación no sigue la clásica sucesión vegetal que se inicia desde las etapas pioneras de líquenes y musgos. Este carácter de colonizador directo en plantas superiores tiene que haber sido de gran valor adaptativo en la sucesión de ciclos glaciales e interglaciales que interferían en la maduración y estabilización de los habitats. En otra escala de tiempo, la de los procesos morfoclimáticos, los fenómenos criopedológicos en ciclos diarios actuales, impiden la estabilización de los habitats altiandinos. La vegetación que logra instalarse juega un papel moderador de gran resistencia, fijando y acuñando el terreno a manera de "microterracetas" o pequeños "islotos".

El primer estrato de esta asociación está compartido por *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis*, ambas rosetas mono-caules que alcanzan el mayor desarrollo y altura dentro de la formación, sobrepasando a veces los 3 m (Fig. 5). El amplio rango en los valores de cobertura (5 a 30%) está en función tanto de su distribución altitudinal, con los más altos valores de cobertura en su límite inferior a 4.100 m, como a la posición topográfica que ocupa, alcanzando el mayor recubrimiento sobre los sitios más planos y el menor sobre laderas fuertemente inclinadas.



Fig. 5. Asociación de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*, en el Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m. Foto Mario Fariñas.

En el estrato bajo dominan las formas en cojines de las especies *Azorella julianni*, *Arenaria jahni*, *Arenaria musciformis*, *Montia meridensis*; (Fig. 6) el líquen *Thamnolia vermicularis*, apoyado sobre el sustrato sin

enraicimiento, es relativamente abundante sobre las áreas de suelos móviles.

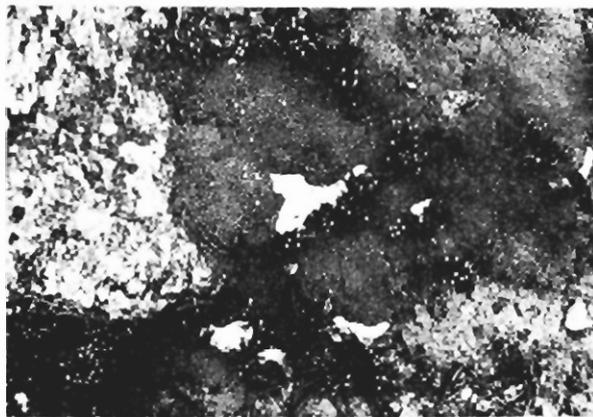


Fig. 6. Estrato bajo de la asociación *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*. Dominan las formas en cojines chatos, en la foto *Arenaria musciformis* todavía cubierta por el hielo nocturno. Foto Mario Fariñas.

2. Rosetal de *Espeletia moritziana*.

Son los sustratos rocosos el habitat preferencial del Rosetal de *Espeletia moritziana*: cumbres, aristas, picos, crestas de los circos, afloramientos rocosos, escalones rocosos, derrubios periglaciales de grandes bloques que tapizan las laderas de las quebradas y los circos, rocas aborregadas etc. Se escalona esta asociación a lo largo de secuencias topográficas, en las partes más altas sobre afloramientos *in situ*, en las más bajas sobre derrubios de grandes bloques rodados hasta las partes inferiores de los circos.

Su rango altitudinal se encuentra entre 4.100 a 4.600 m, su límite superior sobrepasa a la asociación anterior por la posibilidad de colonizar los habitats de las crestas y picos. En la Fig. 7 se observa la distribución en mosaico de esta asociación con el Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*, que ocupa los sustratos más finos, mientras que el Rosetal de *Espeletia moritziana* aparece sobre los sustratos rocosos.

El primer estrato, relativamente bajo entre 0,30 y 1 m, es mono-específico formado por *Espeletia moritziana*. Cuando se encuentra sobre rocas aborregadas o afloramientos rocosos *Espeletia moritziana* no presenta en general troncos erectos (Fig. 8), sus individuos se acoplan a las hendiduras de las rocas. Su sistema radical relativamente extensivo penetra por los intersticios rocosos. Esta especie demuestra un carácter pionero al instalarse directamente sobre roca desnuda. Cuando *Espeletia moritziana* se encuentra sobre derrubios de grandes blo-

ques tiene una altura mayor y un porte erguido, es también en estos sitios donde alcanza los mayores valores de cobertura.



Fig. 7. Paisaje Altiandino en la porción Nororiental de la Sierra de La Culata. Sobre los sustratos rocosos se encuentra el Rosetal de *Espeletia moritziana*, sobre los más finos el de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*.



Fig. 8. *Espeletia moritziana* creciendo sobre afloramientos rocosos cerca de la quebrada de Mifafi (Porción Nororiental de la Sierra de La Culata). Foto Nuni Sarmiento.

Los efectos morfoclimáticos del clima periglacial se encuentran fuertemente atenuados en el habitat de esta asociación. Los procesos criopedológicos actúan fuertemente sobre suelos sueltos, en contraposición los intersticios de las rocas son refugios térmicos. Las bajas temperaturas (por los ciclos diarios de congelamiento-descongelamiento) no inciden tanto en lo que respecta a la estabilidad del sustrato en este habitat como en el de la asociación anterior, su efecto se hace sentir fundamentalmente en las reacciones biológicas de las especies.

La asociación de *Espeletia moritziana* es la que alcanza mayor elevación, esto se correlaciona con un cli-

ma más extremo, pero sin embargo al ubicarse en situaciones protegidas logra un microclima más atemperado.

El estrato bajo está formado por pequeños arbustos o hierbas, entre 10 y 30 cm de altura, como *Senecio imbricatifolius*, *Castilleja fissifolia*, *Senecio funkii*, *Hintherubera imbricata*, *Hintherubera laseguei*, *Draba bellardii*. Todas estas especies tienen raíces que se extienden entre los intersticios rocosos.

3. Rosetal de *Espeletia semiglobulata*.

Esta asociación explota los ambientes más húmedos del Páramo Desértico, pendientes empinadas con pequeñas corrientes de agua subsuperficiales, o aparece en las turberas que se forman entre los escalones rocosos de los circos. Su rango altitudinal se encuentra entre los 3.900 y 4.300 m, superpuesto esencialmente al gradiente de turberas de los circos.

Espeletia semiglobulata presenta como rasgo diferencial el poseer dos hábitos de vida. Uno al igual que las otras especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, tiene un tronco monocaule erecto cuya altura no sobrepasa 1 m y cuyos individuos están distanciados entre sí como en las asociaciones anteriores. Esta forma erecta ocupa fundamentalmente los nichos de fuertes pendientes con corrientes de agua. El segundo hábito, el más generalizado en esta especie, es una forma postrada, los troncos se tornan decumbentes, crecen acostados sobre la superficie del suelo, semejando grandes rizomas aéreos. El patrón de distribución de las plantas en este caso se presenta agrupado, semejante a cojines gigantes. El sustrato se halla recubierto por una gran acumulación de hojarasca sin descomponer desprendida o adherida a los grandes "cojines", constituyendo un ambiente de "turba". Los grandes cojines de *Espeletia semiglobulata* que se encuentran en las turberas entre los escalones rocosos de los circos alcanzan su mayor extensión y desarrollo cerca de la Laguna Espejo en la Sierra Nevada de Mérida. La hojarasca "turbosa" proporciona un microclima edáfico menos extremo, ya que el impacto de las heladas es "absorbido" por la hojarasca.

4. Rosetal de *Espeletia spicata*.

Se encuentra en un rango altitudinal entre 4.000 y 4.300 m, en ambientes intermedios entre las asociaciones anteriores, sustratos heterogéneos formados por gravas de hasta 20 cm y bloques augulosos (entre 20 y 50 cm). Fig 9. Ocupa posiciones topográficas intermedias, más

suaves, en las paredes de los circos y valles glaciales. Su habitat es el menos definido y contrastante, no teniendo una compartimentalización del espacio tan neta como las restantes asociaciones. En su límite inferior se interdigita con la asociación de *Espeletia semiglobulata* y en el superior con las de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis* y de *Espeletia moritziana*.



Fig. 9. Rosetal de *Espeletia spicata* a 4.200 m, Páramo de Piedras Blancas. Foto Mario Fariñas.

El primer estrato de rosetas monocaules alcanza hasta 3 m de altura. En el estrato bajo coexisten formas en cojines y arbustos, asociados a la heterogeneidad del sustrato, encontrándose los pequeños arbustos relacionados a los fragmentos más grandes de bloques angulosos. Las especies más importantes son: *Azorella julianii*, *Montia meridensis*, *Senecio funckii*, *Hintherubera imbricata*, y *Senecio sclerosus*.

5. Rosetal de *Espeletia schultzii*

Espeletia schultzii es la especie más importante en los rosetales del Piso Andino, subiendo hasta el Altiano-dino donde tiene una escasa importancia ecológica como componente de la Formación Páramo Desértico. En este piso se encuentra en habitats muy localizados, sobre suelos húmedos y bien drenados. Su importancia estriba en el hecho del amplio rango altitudinal de esta especie 2.800 a 4.300 m, su presencia en el Altiano-dino no nos

sirve como punto de comparación del comportamiento de *Espeletia* a lo largo de un gradiente de *stress* creciente.

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LA FORMACION PARAMO DESERTICO

Las 4 asociaciones del Páramo Desértico, si bien se encuentran en una misma área geográfica, explotan habitats muy precisos, existiendo una neta compartimentalización del espacio entre ellas. Hay niveles altitudinales (4.100 a 4.300 m) donde coexisten todas las asociaciones, por presentarse asimismo un mosaico de los diversos habitats. Pero cada asociación ocupa un rango altitudinal preciso: *Espeletia semiglobulata* entre 3.900 y 4.300 m; *Espeletia spicata* entre 4.100 y 4.300 m; *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis* de 4.100 a 4.500 m. Por último *Espeletia moritziana* alcanza los 4.600 m. El mismo encadenamiento altitudinal se encuentra por supuesto entre los distintos habitats.

La asociación de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis* es la de mayor extensión en el área de la formación, debido a que los habitats que explota están mejor representados, ambientes donde es más intensa la morfogénesis periglacial; por lo tanto esta asociación debe tener mayor resistencia al *stress* térmico repetitivo de las bajas temperaturas.

Espeletia moritziana alcanza la mayor elevación (4.600 m), pero esta especie no afronta tan directamente los impactos ambientales como la asociación anterior, es más bien ubicuista explotando los habitats refugio, logrando alcanzar así la máxima altitud dentro del género *Espeletia*.

En las condiciones presentes hay una separación neta de las especies que componen cada asociación (a nivel de los componentes del primer estrato), el ambiente de la formación Páramo Desértico se compartimentaliza, resultando en la explotación de un habitat definido y preciso por cada asociación. Esta división del nicho parece resultar más bien en una adaptación de cada asociación a factores ambientales concretos, lo que condujo a una integración y explotación de nichos precisos que fueron diferenciándose en la interacción especie-habitat a lo largo de la evolución y la colonización. La estrategia actual de las distintas especies de *Espeletia* es la de "adaptación" a los *stress* existentes, no gastando energía en fenómenos de competencia o desplazamiento de especies entre sí.

Podemos suponer que en las primeras etapas de colonización del páramo desértico, quizás hubo una competencia interespecífica, las especies entonces tenían que

gastar energía en desarrollar una habilidad competitiva para la captación de recursos y para resistir al *stress* permanente. La evolución hacia la utilización diferencial de los habitats y la estructuración de nichos (mediante adaptaciones específicas), permitió una mayor eficiencia en la utilización de los recursos (sin gastos adicionales de energía en competencia) y seleccionó los rasgos tendientes a la resistencia y evasión del *stress*, Monasterio (1979^b).

ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS EN ESPECIES DEL PARAMO DESERTICO

Las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico poseen similitudes de forma y de comportamiento, lo que permite definir un modelo básico común. Sobre este modelo básico se inserta una serie de características propias de cada especie, las que han contribuido a una adaptación más eficiente a través de la utilización y estructuración de diferentes nichos dentro del ambiente del Páramo Desértico.

En esta última parte del trabajo nos proponemos el análisis de una parte de la estrategia global (Monasterio 1979^b) desarrollada por *Espeletia lutescens*, *E. timotensis*, *E. moritziana*, *E. spicata*, *E. semiglobulata* y *E. schultzei*, analizando primero los rasgos comunes a todas ellas y discutiendo seguidamente sus características diferenciales. Pero antes de desarrollar este tema veremos brevemente algunos aspectos del clima y microclima, así como los atenuantes biológicos del rigor del microclima producidos por las propias plantas.

ESBOZO DE LAS CARACTERISTICAS CLIMATICAS Y MICROCLIMATICAS

1. Aspectos del clima.

La (Fig. 3) representa el climadiagrama de Pico del Aguila, una estación situada a 4118 m en pleno Páramo Desértico, para la cual se poseen 24 años de registros. La temperatura media anual es de 2,8°C con una precipitación de 798,2 mm. Vemos que la isoterma anual es notable, la diferencia entre la temperatura media más baja en septiembre (1°C) y la más alta en abril (3,7°C) es sólo de 2,7°C. Pero esta constancia relativa es la síntesis de estímulos térmicos contrastantes que se repiten diariamente en el ciclo de la temperatura o termoperiodismo diario. Frecuentemente ocurre una variación de 11 a 13°C en la temperatura del aire entre el día y la noche.

El rango de las oscilaciones diarias a lo largo del año constituye otra pulsación térmica importante. Así vemos en la Fig. 3 que las temperaturas medias mensuales más bajas se presentan durante la época de máxima precipitación, ello se corresponde con las oscilaciones térmicas diarias menores. Por el contrario las medias más altas ocurren durante la época seca donde existe un rango mayor de variación en el ciclo térmico diario, presentándose las temperaturas mínimas más bajas y las máximas más altas. Es entre diciembre y abril donde ocurren los contrastes térmicos diarios más importantes.

Por lo tanto en contraposición con la isoterma anual hay dos pulsaciones térmicas de significado ecológico: termoperiodismo diario y sus variaciones anuales o sea las oscilaciones estacionales del termoperiodismo diario, que en condiciones tropicales casi ecuatoriales están en función de la estacionalidad hídrica (Monasterio, 1979^b); en los páramos con precipitaciones repartidas proporcionalmente a lo largo del año el termoperiodismo diario tiende a lo constante.

El rango de las oscilaciones térmicas diarias es un impulso fundamental en condiciones tropicales frías; los valores extremos de estas oscilaciones tienen un significado ecológico contrastante, produciendo las temperaturas más bajas un *stress* frío-térmico, mientras que las más altas adquieren un significado altamente positivo en este ambiente frío. Como las temperaturas mínimas y máximas están en general acopladas en los mismos ciclos diarios, al máximo *stress* criotérmico durante la noche se suceden en el día condiciones óptimas en el aire para los procesos fisiológicos de las plantas. Sin embargo, en esta época son las bajas precipitaciones las que constituyen una limitación relativa.

La precipitación se presenta con un patrón de distribución biestacional (Fig. 3), diciembre, enero, febrero y marzo son meses climáticamente secos que reciben el 8% de la precipitación total. Abril y noviembre son meses de transición, cada uno con el 8% de la precipitación total. Entre mayo y octubre por lo tanto se concentra el 76% de las lluvias. Las consecuencias ecológicas de esta fuerte estacionalidad hídrica inciden, como ya vimos, en los ritmos térmicos diarios; en cambio los suelos nunca alcanzan el punto de marchitez permanente (Monasterio, 1979^b).

Insolación y radiación que llegan a la superficie terrestre alcanzan también sus picos anuales durante la estación climáticamente seca entre diciembre y marzo, ya que durante esta época el cielo está casi permanentemente despejado, contrastando con la alta nubosidad durante la estación húmeda (Monasterio, 1979^b). Las condiciones atmosféricas locales regulan la cantidad de

energía que reciben las poblaciones vegetales, opacando los valores de radiación que llegan a la alta atmósfera, que presenta dos picos en esta latitud, el primero en abril y el segundo en septiembre. Por lo tanto los ritmos climáticos de los principales factores ambientales: temperatura, precipitación, radiación y luz se encuentran acoplados entre sí (Monasterio, 1970).

La longitud del día es otro factor a considerar; en esta latitud las variaciones del fotoperíodo son sólo de 64 minutos, sin embargo ello puede ser de fundamental importancia para las estrategias fenológicas en especies tropicales, muy sensibles a pequeñas variaciones del tran acoplados entre sí (Monasterio y Sarmiento, 1976).

2. Aspectos del microclima

Actualmente se encuentra en proceso de elaboración un análisis climático del Páramo Desértico (Monasterio *et al.*); para el mismo se tomaron registros continuos de temperaturas, humedad relativa, insolación y radiación durante 3 años consecutivos (1973-1976),

utilizando además la información de las estaciones climáticas en el área del Páramo Desértico.

Se realizaron también mediciones periódicas en algunos sitios representativos, distribuidas en épocas ecológicamente claves, analizando el ritmo diario de la temperatura del aire y del suelo, la humedad relativa, evaporación y velocidad del viento a distintos niveles (Figura 10). Temperatura del aire, humedad relativa, evaporación y velocidad del viento se midieron a 10 y 150 cm de altura en el aire. La temperatura del suelo: en superficie y a 5 cm, 20 cm, y 50 cm de profundidad. Los datos de temperatura se tomaron mediante teletermómetros de marca Yellow Spring Instrument CO.

Daremos aquí alguna información preliminar de cómo transcurren los ciclos diarios en algunos sitios de este ecosistema, en particular el habitat del Rosetal de *Espeletia timotensis*-*Espeletia lutescens* en ecotono con la asociación de *Espeletia moritziana*. Teletermómetros con superficies planas fueron adosados a las hojas más externas de la roseta de cada individuo y en el centro

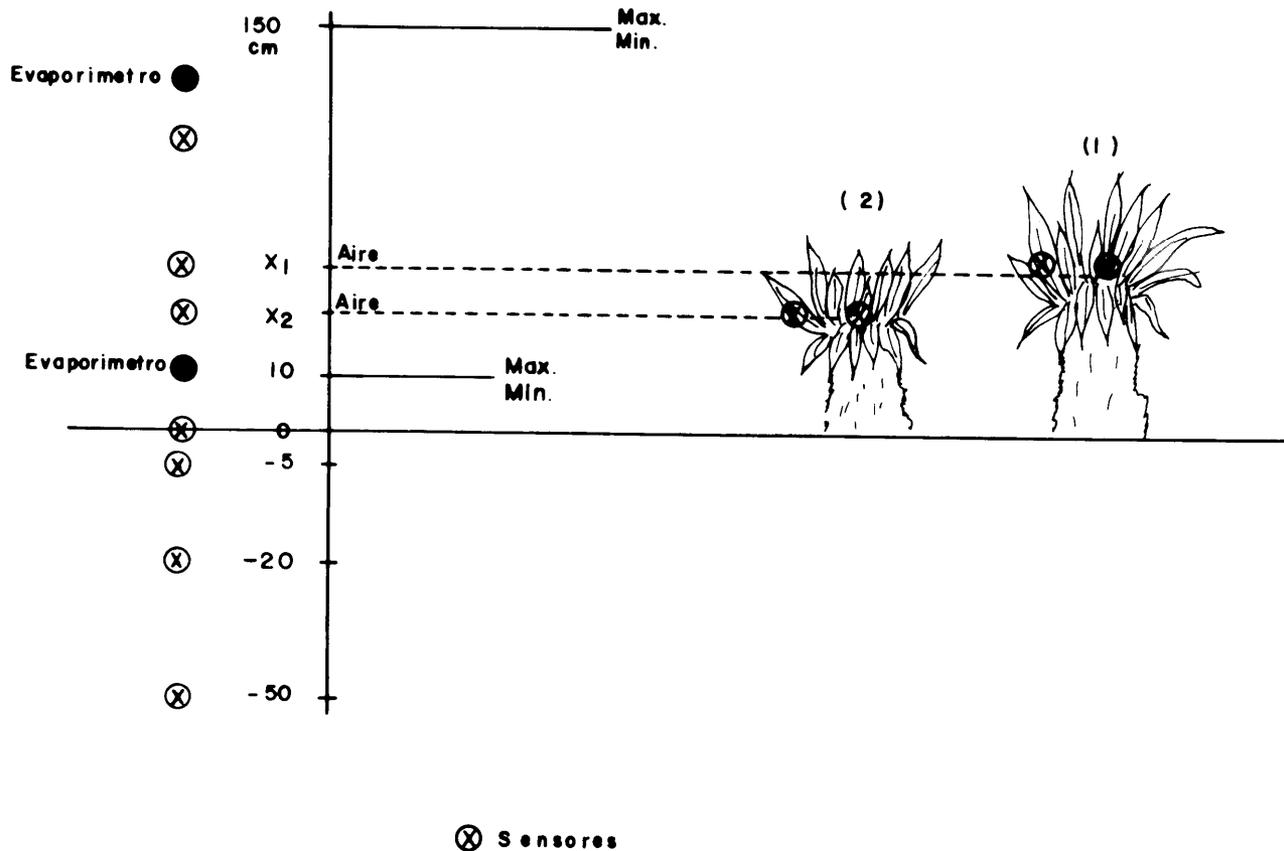


Fig. 10. Diseño del muestreo para la toma de datos micro-climáticos en el Páramo Desértico (Mediciones efectuadas por Monasterio, Molina y Estrada).

TABLA 1

DATOS MICROCLIMATICOS PARAMO DE PIEDRAS BLANCAS (4.200 m)
12-13 enero 1978/1-2 agosto 1978

VARIABLES MICROCLIMATICAS		AIRE			SUELO			<i>Espeletia</i> a 69 cm <i>moritziana</i>			<i>Espeletia</i> a 165 cm <i>timotensis</i>		
		150 cm	10 cm	5UP	-5	-20	-50	hoja "Yema"	hoja externa	aire	"Yema"	hoja externa	aire
Temperatura medida	Enero	2.7	2.3	7.0	5.4	6.5	6.0	5.5	2.4	2.4	5.4	4.3	2.5
	Agosto	4.5	5	7.6	7.7	6.8	5.6	7.1	5.1	4.2	5.8	5.6	4.4
Oscilación térmica	Enero	13.5	17.0	50.0	21.0	5.0	1.0	21.0	27.0	19.0	20.5	13.50	13.0
	Agosto	10	11.1	25.5	9	3.9	1.4	16.3	14.5	10	11.6	15.2	12.1
Temperatura máxima	Enero	11	12	40	19	9	6.5	19	21	16	19	11	11
	Agosto	10	11.1	26	1.3	8.9	6.2	17.5	14	10	12.5	14.9	12
Temperatura mínima	Enero	-2.5	-5.0	-10	-20	4	5.5	-2.0	-6.0	-3.0	-1.5	-2.5	-2.0
	Agosto	0	0	0.5	4	5	4.8	1.2	-0.5	0	0.9	-0.3	-0.1

TABLA 1. Mediciones microclimáticas realizadas en el Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m de altitud. Se midieron las distintas variables a intervalos de una hora, durante dos ciclos diarios, uno en la estación seca (12-13 enero 1978) otro en la estación húmeda (1-2 de agosto de 1978). Temperaturas en °C. Las temperaturas extremas medidas a 10 cm en el aire fueron -14°C y 18°C durante el período seco y -3°C y 15°C en el ciclo diario medido durante la estación húmeda. Mediciones realizadas por M. Monasterio, C. Estrada y H. Molina.

de la roseta cerca de la yema apical; se midió asimismo la temperatura del aire a la altura de la yema en cada individuo. Todas estas mediciones se realizaron en ciclos continuos de 24 horas, con intervalos horarios.

A) Análisis de un ciclo diario durante la época seca

A continuación analizaremos los resultados obtenidos de las mediciones microclimáticas en un ciclo diario en plena estación seca (12-13 de enero de 1978).

Temperatura:

La temperatura se analiza en un gradiente desde 150 cm en el aire a -50 cm en el suelo.

a. Temperatura del aire a 150 y 10 cm.

En la Figura 11 se grafica la marcha horaria de la temperatura correspondiente al 12-13 de enero de 1978. A 150 cm la temperatura del aire tiene una oscilación diurna de 13,5°C (Tabla 1). El valor más alto registrado, 11°C, se presenta a las 12 am; el más bajo -2,5°C, a las 4 y 5 am. Durante 13 horas consecutivas, a partir de las 8 pm, la temperatura del aire se mantiene con valores por debajo de 0°C o en 0°C, hasta cerca de las 9 de la mañana siguiente.

A 10 cm en el aire, si bien la curva de temperatura sigue un patrón semejante, los rangos de variación son más extremos, en la Tabla 1 puede verse que la oscilación diurna fue de 17°C, el valor horario más alto medido fue de 12°C a las 13 h y el más bajo de -5°C a las 6 am. Durante 13 horas consecutivas se midieron valores bajo cero de temperatura. En horas nocturnas la temperatura a 10 cm es 2 a 3°C más baja que a 150 cm.

b. Temperatura del suelo.

En la Figura 12 se grafica la variación de la temperatura en un gradiente desde la superficie hasta 50 cm de profundidad en el suelo. En la superficie del sustrato hubo una oscilación de 50°C, la máxima horaria fue de 40°C a las 13 h, la mínima de -10°C a las 2 y 7 am. Durante 14 horas consecutivas, encuadradas hacia la noche, se mantiene la superficie del suelo con temperaturas entre 1°C a -10°C. Es a partir de las 10 am que se midieron temperaturas positivas, el calentamiento es entonces muy rápido, alcanzando en dos horas 30°C.

Hasta 5 cm dentro del suelo se presentan oscilaciones térmicas importantes, para esta profundidad

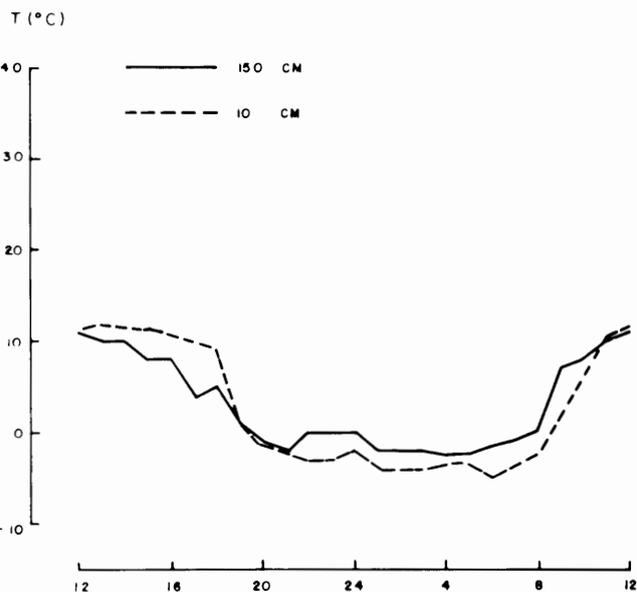


Fig. 11. Marcha de la temperatura del aire a 150 y 10 cm en un ciclo diario durante la estación seca (12-13 de enero 1978).

21°C. Las temperaturas se mantuvieron entre 0°C a -2°C durante 7 horas nocturnas consecutivas, sin embargo en horas diurnas el calentamiento es relativamente grande, alcanzando los 19°C.

Las oscilaciones a 20 cm en el suelo son de pequeño rango (5°C). A 50 cm sólo hay 1°C de oscilación, la temperatura se presenta prácticamente constante en el ciclo diario. Las dos curvas se mantienen por arriba de los 0°C (Tabla 1).

c. Temperaturas medidas en las rosetas de *Espeletia* spp.

Las Figuras 13 y 14 nos indican la marcha diaria de la temperatura cerca de la yema apical, la hoja más externa de la roseta y el aire a la misma altura en individuos de *Espeletia moritziana* y *Espeletia timotensis*. En el gráfico del diseño experimental de la toma de datos (Figura 10), se observan las alturas diferentes a las cuales están situadas las yemas en ambas especies, lo que corresponde a 69 cm sobre la superficie del suelo para *Espeletia moritziana* y a 165 cm para *Espeletia timotensis*.

La Figura 14, correspondiente a *Espeletia timotensis*, nos permite visualizar que si comparamos el comportamiento de las 3 curvas a lo largo del ciclo diario, la temperatura próxima a la yema se mantiene por encima de las temperaturas de las otras curvas durante 18 horas consecutivas y presenta valores entre 6 a 10°C más altos que los otros, durante una buena parte del ciclo diario hasta las 21 h.

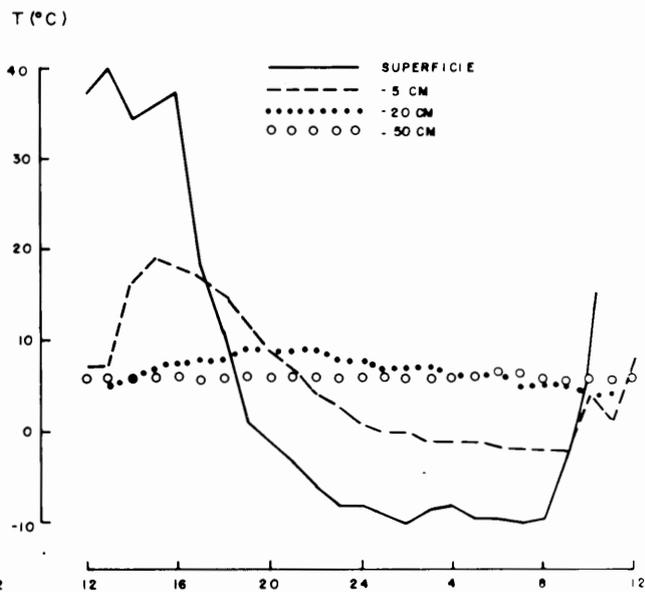


Fig. 12. Ritmo diario de la temperatura del suelo a distintos niveles de profundidad correspondiente al 12-13 enero 1978.

Durante la noche el aire a 165 cm y la hoja externa de la roseta presentan, a partir de las 20 h, temperaturas bajo cero (-1°C); la yema apical permanece 3 a 4°C por encima de este valor alcanzando recién temperaturas de cero grado a las 2 am, o sea 7 horas después que el aire y la hoja externa.

En la Figura 14 se observa que la temperatura próxima a la yema tiene sólo 7 horas con temperaturas bajo cero (entre -1°C a -1,5°C), mientras que la temperatura de la hoja externa y de la roseta presentan temperaturas de cero y bajo cero durante 12 horas consecutivas, alcanzando además valores extremos más bajos (Tabla 1). Sin embargo, durante las primeras horas de la mañana, el aire y la hoja externa se calientan más rápidamente (Figura 14), lo que nos indica que el espacio próximo a la yema es un ámbito más estable conservando por más tiempo el calor recibido durante el día, actuando como un aislante y un colector de calor, lo que le permite "postergar" durante varias horas el enfriamiento nocturno. Pero este carácter aislante retarda en cierta medida el calentamiento diurno, aunque es evidente que se enfría menos que el aire y la hoja externa. El carácter de recolector-acumulador de calor condiciona que la mayor oscilación de las tres curvas corresponda a la temperatura próxima a la yema (20,5°C), ocurriendo el máximo a las 15 pm con 19°C y el mínimo a las 6 am con -1,5°C. La mayor oscilación está dada por un aumento positivo mayor de la temperatura. Si consideramos además que la temperatura medida es sólo próxima a la yema, ya que es

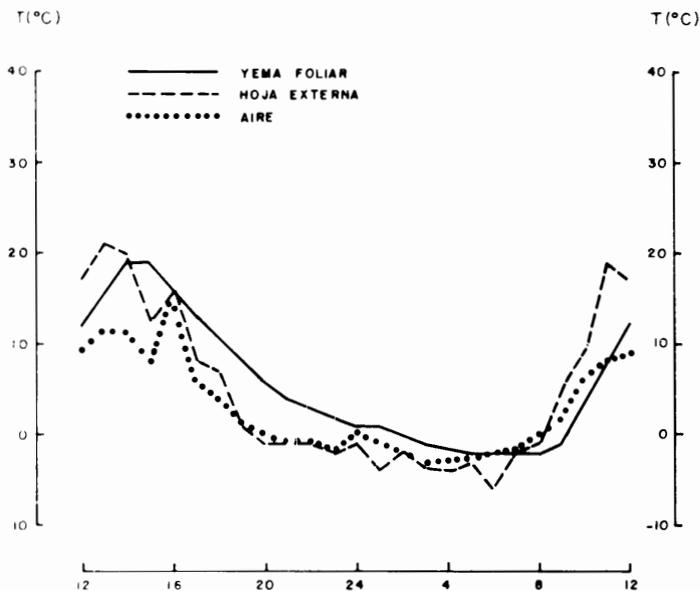


Fig. 13. Marcha diaria de la temperatura cerca de la yema apical, la hoja más externa de la roseta y el aire a la misma altura en *Espeletia moritziana*, durante la estación seca (12-13 enero 1978).

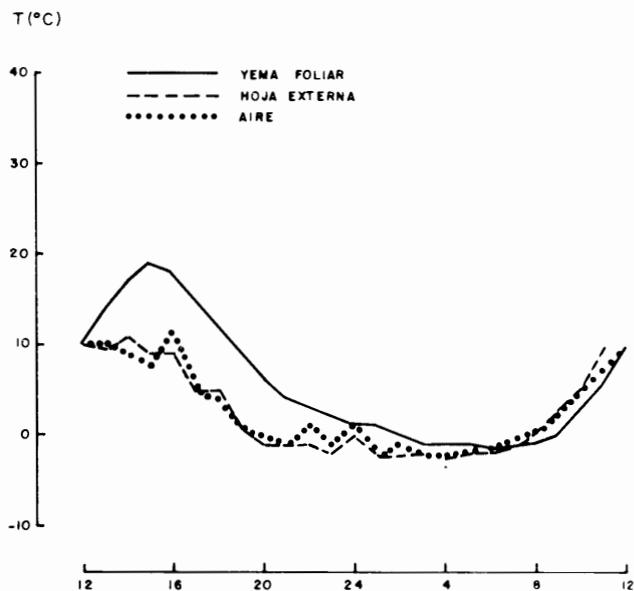


Fig. 14. Marcha diaria de la temperatura cerca de la yema apical, la hoja más externa de la roseta y el aire a la misma altura en *Espeletia timotensis*.

imposible aproximarse a ella sin romper las hojas que la envuelven, debemos considerar que las condiciones térmicas en la yema apical son todavía menos extremas y su ambiente menos frío.

Discutiremos brevemente la marcha de otros factores ambientales en el ciclo del 12-13 de enero 1978. Con respecto a la nubosidad fue escasa durante la mayor parte del día, menos del 25% del cielo cubierto entre las 7 am y las 16 h. En cambio entre las 17 y las 20 horas se presentaron los máximos de nubosidad, entre 50 a 75% del cielo cubierto; pero a partir de las 21 h empezó a despejarse y el cielo estuvo prácticamente descubierto toda la noche. La humedad relativa presenta sus valores mínimos durante la mañana (Fig. 15), entre 20 a 25% y sus máximos entre las 16 a las 19 horas. La máxima evaporación se registró entre las 12 y las 13 horas y fue de 13 cc, el total de evaporación durante el ciclo, medido con el evaporímetro de Piche fue de 39 cc. La velocidad del viento se mantuvo muy baja, la mínima fue de 0,7 m/seg a las 16 h, la máxima de 2,8 m/seg a las 13 h.

Es de hacer notar que la temperatura mínima absoluta se registró a 10 cm en el aire y fue de -14°C , la máxima absoluta a la misma altura fue de 18°C . La oscilación máxima a ésta altura fue por lo tanto de 32°C .

B) Análisis de un ciclo diario durante la época húmeda

En la Tabla 1 se comparan los datos obtenidos en las mediciones de dos ciclos diarios, el ya discutido en plena estación seca y otro realizado entre el 1-2 de agosto de 1978 en plena estación húmeda. Las Figuras 16, 17, 18 y 19 nos indican la marcha de la temperatura del aire, del suelo y en la roseta para el ciclo entre el 1-2 agosto; no entraremos a discutir con detalle estas curvas, ya que lo que más nos interesa es su comparación con los datos obtenidos durante la época seca. A grandes rasgos se puede puntualizar:

a. Las oscilaciones térmicas en el aire y en el suelo son menores durante la época húmeda. Los contrastes continúan siendo fuertes en la superficie del suelo, que recordemos se presenta en su mayor parte descubierto en los habitats del Páramo Desértico.

b. Las temperaturas máximas son menores en todo el gradiente térmico aire-suelo. Pero si comparamos las máximas de la época seca y húmeda el mayor contraste se presenta en la superficie del suelo donde la máxima sólo alcanza en la época húmeda 26°C (Tabla 1).

c. Las temperaturas mínimas son más altas durante la estación húmeda, la superficie del suelo no pasa prácticamente del punto de congelamiento durante las horas nocturnas.

MARCHA DIARIA DE LA HUMEDAD RELATIVA A 150 cm.

Paramo Piedras Blancas
Año 1.978

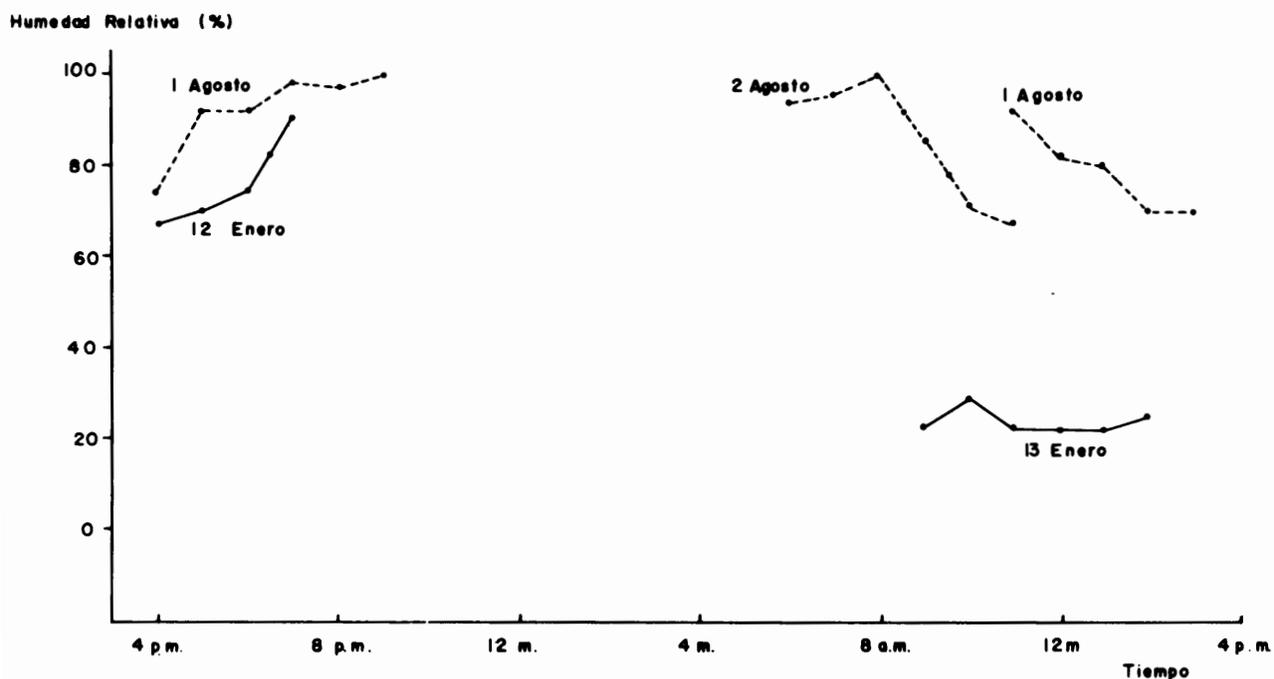


Fig. 15. Muestra la marcha diaria de la humedad relativa durante los ciclos diarios medidos en la estación seca y la húmeda.

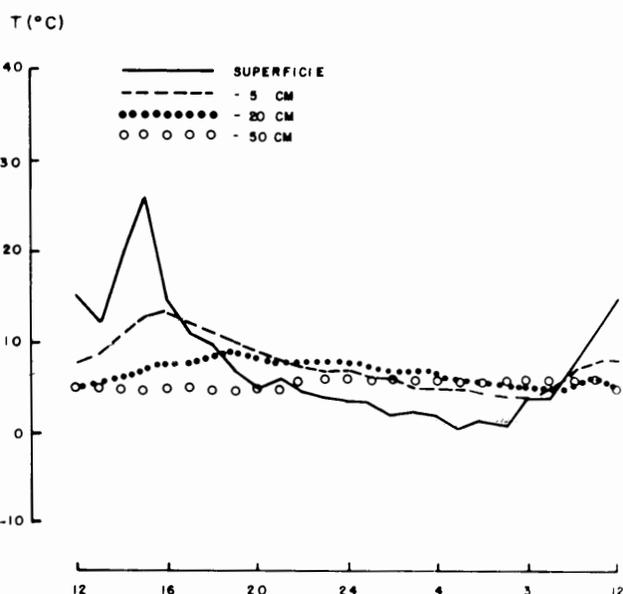
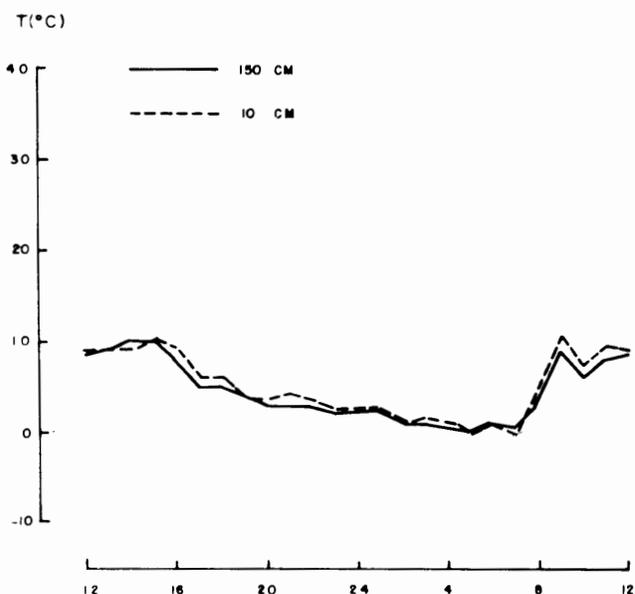


Fig. 16. Marcha de la temperatura del aire a 150 y 10 cm en un ciclo diario durante la estación húmeda, 1-2 agosto 1978.

Fig. 17. Ritmo diario de la temperatura del suelo a distintos niveles de profundidad correspondiente al 1-2 agosto 1978.

T (°C)

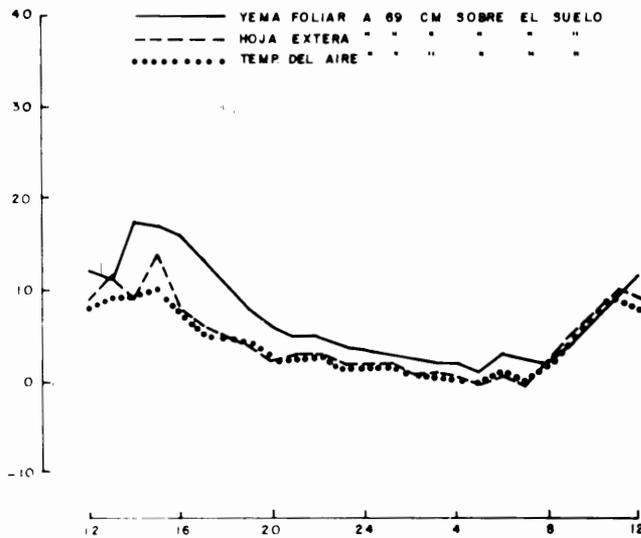


Fig. 18. Marcha diaria de la temperatura cerca de la yema apical, la hoja más externa de la roseta y el aire a la misma altura en *Espeletia moritziana*, durante la estación húmeda, (0.10-12) 1-2 de agosto 1978.

T (°C)

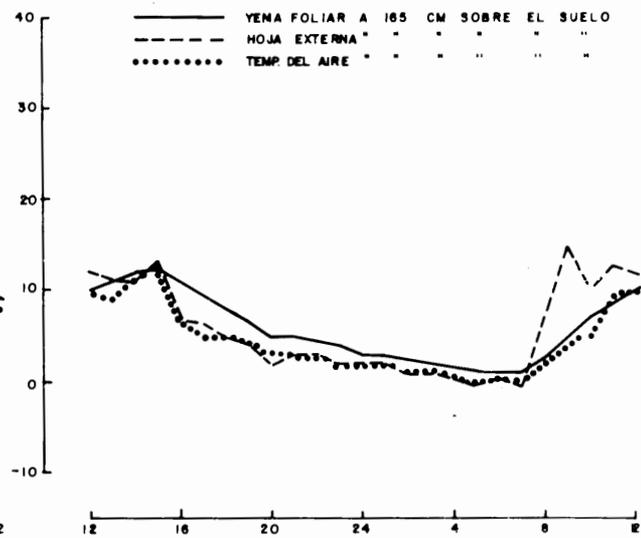


Fig. 19. Marcha diaria de la temperatura de la yema apical, la hoja más externa de la roseta y el aire a la misma altura en *Espeletia timotensis*, durante la estación húmeda, 1-2 de agosto 1978.

d. Las oscilaciones térmicas producidas en la yema y hojas externas de *Espeletia moritziana* y *Espeletia timotensis* son también de mucho menor rango que en la época seca. Además durante la época húmeda las yemas no sufren prácticamente el impacto de las bajas temperaturas. Sin embargo, en esta época el espacio que rodea la yema apical tiene menos calor acumulado o retenido durante el día, esto se evidencia sobre todo en *Espeletia timotensis*.

La temperatura mínima a 10 cm de altura fue sustancialmente más alta que en la época seca, -3°C ; la máxima en cambio (15°C) no presentó cambios significativos.

El cielo estuvo cubierto la mayor parte del tiempo con altos valores de nubosidad, entre 75 a 100%. Se despejaba intermitentemente hasta alcanzar valores entre el 10 al 25% durante las primeras horas de la mañana. La humedad relativa presentó valores altos en casi todas las mediciones (Figura 15), mientras que la evaporación valores muy bajos, el más alto de 0,3 cc. El total de evaporación fue de 1,7 cc.

DISCUSIONES DE LAS ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS

El concepto de estrategia aplicado a una cierta especie o población vegetal en un determinado habitat es empleado aquí con un sentido amplio, para nosotros la

estrategia está formada por una serie de aspectos esenciales del ciclo de vida y el comportamiento ecológico de una población vegetal. Varios componentes integran esta definición más amplia de estrategia: forma de crecimiento, arquitectura, alocaión de energía y minerales, ritmos vegetativos y reproductivos, administración y protección del banco de semillas, funcionalidad y ritmos diarios, morfoecología, desarrollo y maduración de las fases en la estructura demográfica, interacción con otras poblaciones (polinizadores, predadores, utilizados, competidores).

Si bien cada componente puede ser analizado separadamente en una determinada población, lo que nos interesa es llegar a conocer la estrategia global. Esta debe ser referida a una población dada dentro de un ecosistema preciso y a su ambiente. Y aunque esta estrategia haya sido definida en términos ecológicos, permite generalizaciones evolutivas para la especie y para el ecosistema.

Pasaremos ahora a analizar algunos componentes fundamentales de la estrategia global en las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico. Para cada componente definiremos el modelo básico común a todas las especies de *Espeletia*, y los caracteres particulares correspondientes a cada una. Una discusión más detallada del concepto de estrategia global se encuentra en Monasterio, 1979b.

FORMA DE CRECIMIENTO Y ARQUITECTURA

La forma de crecimiento es una de las características más importantes de una determinada estrategia, ya que ella implica que, por el funcionamiento de los meristemas (apical, aéreos, subterráneos), se produce un proceso dinámico que da como resultado la arquitectura de una planta. En este proceso dinámico el programa de la secuencia de diferenciaciones está genéticamente fijado, pero el ambiente controla su desarrollo.

La arquitectura puede definirse como la disposición en el espacio de las diferentes partes u órganos de una planta. Es la estructura formada por el proceso dinámico de crecimiento.

Vemos que la arquitectura nos da una visión estática, mientras que la forma de crecimiento nos informa sobre su origen y dinámica. Hallé y Oldeman (1970) integran, en forma práctica, ambos conceptos utilizando la noción de modelo arquitectónico, fundado sobre el estudio de las estructuras y el funcionamiento de los meristemas.

Un único modelo arquitectónico se encuentra en el primer estrato de todas las asociaciones del Páramo Desértico, es el modelo de Corner (Figura 20) de "árbol monocaule policárpico", definido por Hallé y Oldeman (1970).

La primera descripción de esta forma corresponde a Humboldt (1808) que la llamó *Palmeform*, Du Rietz (1931) empleó el término de *Rosette tree*; formas casi restringidas actualmente a la región tropical pero que tuvieron una importancia considerable en las floras fósiles del cretáceo inferior (Hallé y Oldeman, 1970).

La mayor parte de los análisis de este modelo arquitectónico han sido hechos en especies de la selva tropical de baja altitud. Hay escasa información sobre la arquitectura y la forma de crecimiento en los árboles monocaulares de la alta montaña tropical; con este enfoque Maberley (1974) analizó *Dendrosenecio* en el ambiente Afroalpino y Monasterio (1979b) *Espeletia* en los Páramos Andinos. Asimismo en el ambiente Afroalpino, Hedberg (1964) aporta valiosa información sobre rasgos adaptativos de las rosetas gigantes de *Senecio*, que pueden reinterpretarse en términos de modelos arquitectónicos.

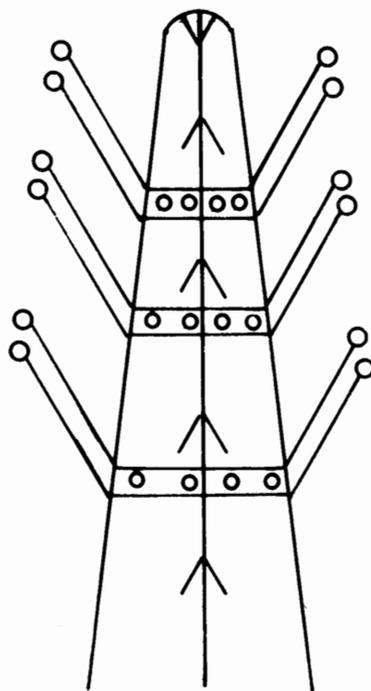
En concordancia con el Modelo de Corner, las *Espeletias* monocaulares policárpicas de los páramos, presentan en su fase vegetativa una estructura aérea formada por un único eje construido por un solo y mismo meristema apical, terminado por una roseta (Figura 21). Esta definición es válida para las partes caulinarias ya

que el número de meristemas que construyen el sistema radical es más grande.

Las especies monocaulares policárpicas son todas pe-rennifolias, en *Espeletia* spp. del Páramo Desértico, la roseta apical posee una biomasa foliar siempre presente y los valores de cobertura y peso epígeo no presentan cambios significativos a lo largo del año.

La estructura monocaule aérea se interrumpe en las policárpicas en el momento de la reproducción. La sexualidad provoca, en las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, la aparición de un número grande de ejes aéreos fértiles, pero que son de vida relativamente restringida. La reproducción produce por lo tanto cambios en el aspecto, biomasa total y cobertura, por el desarrollo de las numerosas inflorescencias que se forman en el meristema apical, emergiendo en las axilas de las hojas funcionales más jóvenes. Los ejes

Espeletia lutescens y *Espeletia moritziana*



MODELO DE CORNER ÁRBOL MONOCAULE POLYCARPICO

Fig. 20. Modelo de Corner correspondiente a todas las *Espeletias* del Páramo Desértico.



Fig. 21. *Espeletia lutescens* constituye un ejemplo del Modelo de Corner, aquí la sexualidad provoca la aparición de inflorescencias axilares. Foto Silvino Reyes.

florales emergentes se disponen en círculos hacia la parte central de la roseta, adyacente al meristema apical, hecho observado en *Espeletia timotensis*, *E. lutescens*, *E. moritziana*, *E. spicata*, *E. semiglobulata*, *E. schultzii*. Podemos decir que la biomasa fotosintética está siempre presente y tiende a lo constante todo el año, mientras que la biomasa reproductiva es estacional. En el ciclo de vida de una policárpica monocaule alternan por lo tanto fases de monocaule estricta cuando el individuo está estéril, con fases de ramificación reproductiva.

Pero para entender cabalmente la forma monocaule policárpica desarrollada por *Espeletia spp.* en el Páramo Desértico, tenemos que interpretar el "programa" de actividades desarrolladas por su motor principal, el meristema apical.

Tres tipos principales de actividades desarrolla el meristema apical:

- 1.— Crecimiento en longitud.
- 2.— Producción de primordios foliares.
- 3.— Producción de yemas florales.

El crecimiento en longitud del eje y la producción de hojas son dos procesos continuos y por lo tanto sincronizados entre sí, en el tronco de estas especies se observa un retículo regular y homogéneo de cicatrices foliares. Se posee alguna información sobre tasa de crecimiento longitudinal por mediciones directas (Smith,

1974); Monasterio (1979) midió la distancia de las cicatrices florales en los troncos, estas medidas preliminares nos indican un crecimiento anual de escasa magnitud, de 1 a 1,5 cm.

Una de las estrategias más sobresalientes en estas especies, es las secuencias de producción de primordios foliares y su posterior desarrollo foliar. El meristema apical produce lenta pero continuamente primordios foliares, los cuales se encuentran "acumulados" y en diversas fases de su desarrollo alrededor del meristema (Figura 22).

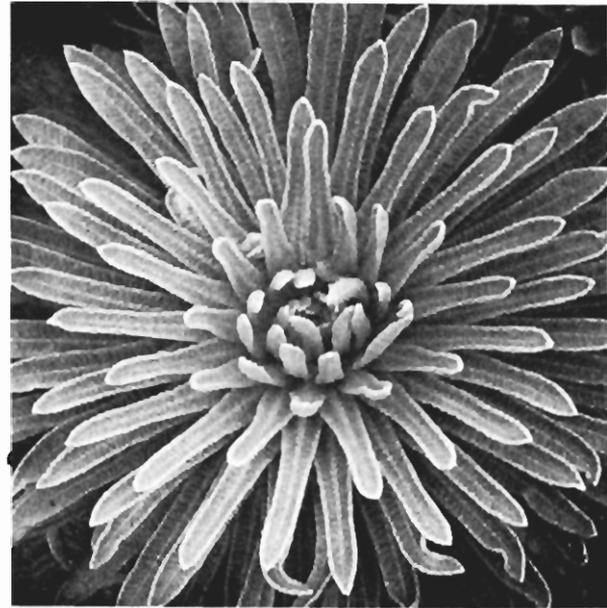


Fig. 22. Roseta de *Espeletia schultzii* en cuyo centro se encuentra la cúpula meristemática. Foto Mario Fariñas.

El conjunto de primordios foliares y pequeñas hojas sin expandir que rodea al meristema apical, tiene en las diversas *Espeletias* la forma de una pequeña cúpula piramidal que llamaremos cúpula meristemática, la que cumple la función de "yema compleja".

En la cúpula meristemática el número de unidades foliares listas para el despegue es variable, tanto a nivel de las distintas especies de *Espeletia*, como dentro de una población, según el grado de desarrollo de los individuos. Datos preliminares parecen evidenciar que el número de primordios o unidades foliares acumuladas en la cúpula meristemática es aproximadamente el mismo que el número de hojas activas y desarrolladas en la roseta (Monasterio, 1979b).

Cada unidad foliar elaborada lentamente vive mucho tiempo. La primera fase de su vida como primordio foliar puede durar varios meses. La segunda fase im-

plica despegue y expansión a partir de la cúpula meristemática y su posterior desarrollo incorporada a los verticilos de la corona. En *Espeletia spicata* la vida de una hoja desde su despegue y expansión está estimada en 20 meses, en *Espeletia timotensis* en más de 2 años, un tiempo equivalente vivirá una unidad foliar en estado de primordio dentro de la cúpula meristemática.

La cúpula meristemática es un conjunto compacto e impenetrable que confiere un grado total de aislamiento y protección al órgano motor de crecimiento y reproducción. En también un depósito o banco activo de unidades foliares, las cuales en sus primeras fases de desarrollo dentro de la cúpula se encuentran altamente protegidas. En estas condiciones las unidades foliares tienen una alta probabilidad de completar su desarrollo individual, a diferencia del banco de semillas de *Espeletia* cuya implantación es altamente aleatoria en este ambiente.

Al ritmo continuo y lento de crecimiento en longitud y desarrollo foliar, se opone un proceso reproductivo netamente estacional pero de desarrollo más explosivo. En las monocaules policárpicas del Páramo Desértico se repiten a lo largo del ciclo de vida varias cosechas reproductivas de largo alcance, a diferencia de las formas monocaules monocárpicas, en las cuales la sexualidad detiene irreversiblemente la actividad del meristema apical, produciéndose una sola cosecha y luego la muerte, sin embargo este modelo arquitectónico sólo existe en el Piso Andino, no encontrándose en el Páramo Desértico.

La adquisición de un funcionamiento meristemático indefinido, no interrumpido por la sexualidad, juega un gran papel en la evolución de las formas monocaules. Para el Páramo Desértico es de fundamental importancia, pues permite una mayor longevidad en sus poblaciones de *Espeletia* y cosechas sucesivas a lo largo del tiempo. Hecho fundamental en un ambiente donde el cuello de botella lo constituye la instalación de plántulas, donde es tan aleatoria la conversión de una semilla en un juvenil. La posibilidad de múltiples "cosechas reproductivas" constituye un factor altamente adaptativo, ya que el "éxito" de las siembras por los individuos parentales está en función de ciclos polianuales más favorables, que a veces se dan en intervalos largos, o de la presencia de microbiotopos refugio intercalados en el sustrato altamente inestable.

El sistema radical de estas *Espeletias* monocaules indica una arquitectura subterránea homogénea para casi todas las especies analizadas. Una raíz primaria de tipo eje ortotropo y raíces laterales paralelas y cercanas a la superficie del suelo, siendo el conjunto de radica-

ción superficial. Sólo *Espeletia moritziana* tiene la raíz principal con mayor elongación, introduciéndose por los intersticios rocosos (Fig. 23). En términos cuantitativos la biomasa de las raíces es poco importante, como veremos a continuación. La arquitectura subterránea contrasta por su pobreza con la riqueza de la arquitectura aérea.

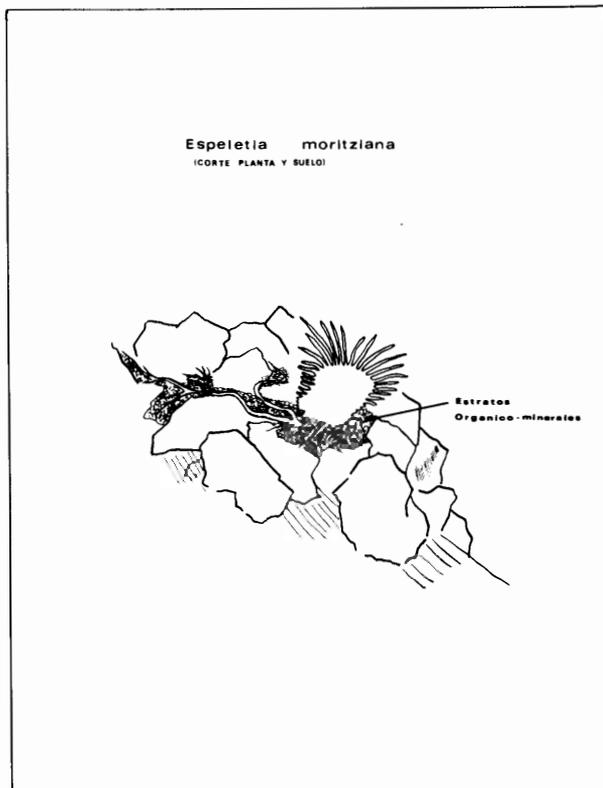


Fig. 23. *Espeletia moritziana* creciendo sobre rocas, sus raíces penetran por los intersticios rocosos. Diseño realizado por H. Molina y S. Reyes.

PATRONES DE DISTRIBUCION DE LA ENERGIA

Si analizamos ahora cada modelo arquitectónico como una economía particular en lo que concierne a la distribución de sus recursos energéticos en el espacio, la arquitectura cobra una importancia ecológica adicional. Las diversas arquitecturas determinan diversas alocações verticales y horizontales de la bioenergía en el espacio del ecosistema. Modelo arquitectónico y patrón de distribución energético se acoplan.

Debemos utilizar parámetros cuantitativos para expresar la "repartición" de la energía entre las diferentes partes u órganos de una planta, siendo particularmente importantes las relaciones entre: órganos aéreos/órganos subterráneos; estructuras vegetativas/estructu-

ras reproductivas; partes asimiladoras/partes no asimiladoras. Estas relaciones nos permiten evaluar la arquitectura por la inversión energética volcada hacia cada órgano o función, ya que las diversas relaciones cuantitativas entre los órganos expresan diversas capacidades de adaptación y valores adaptativos en relación con un medio determinado.

Las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico presentan todas el mismo "modelo" en la distribución de sus recursos bio-energéticos (expresados en biomasa seca o calorías, Figuras 24 y 25), (Monasterio y Molina sin publicar) con características propias de menor importancia para cada especie.

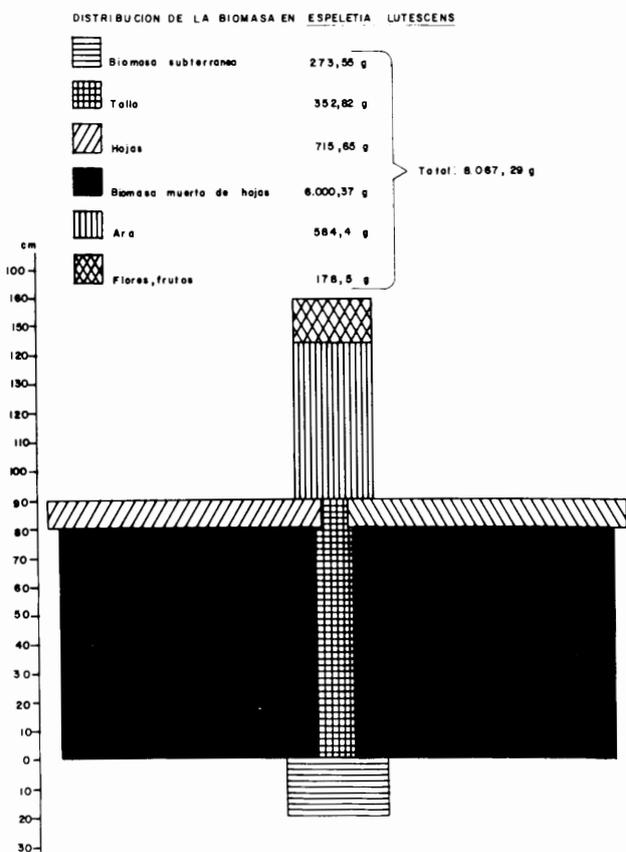


Fig. 24. Distribución de la biomasa en *Espeletia lutescens*. Estrato alto del Páramo Desértico.

En este modelo común, donde cada individuo está desdoblado en sus diversos órganos y funciones, se evidencia:

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA EN *ESPELETIA MORITZIANA*

Biomasa subterránea	273,78 g
Tallo	523,44 g
Hojas	435,02 g
Biomasa muerta de hojas	3.872,40 g
Arca	105,8 g
Biomasa muerta Arca	164,37 g
Flores, frutos	60,46 g
Total: 5.436,27 g	

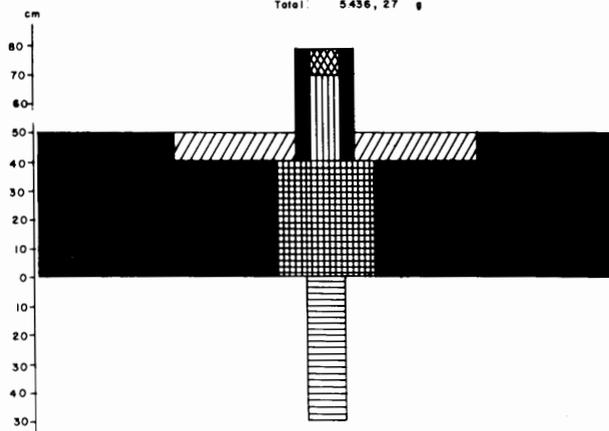


Fig. 25. Gráfico que muestra la distribución de la biomasa en *Espeletia moritziana*.

a. La mayor parte de la energía se encuentra como biomasa aérea, siendo cuantitativamente poco importante la biomasa subterránea; así en *Espeletia lutescens* encontramos 96% de biomasa aérea frente a 4% de biomasa subterránea.

b. En la parte aérea la distribución favorece sobre todo al aparato foliar (82%), desdoblado en biomasa de hojas muertas (73%) y vivas (9%). Seguidamente el aparato reproductivo (10%), siendo el tallo el órgano que presenta menor proporción de biomasa aérea (4%). Estos datos para *Espeletia lutescens* presentan sólo ligeras variaciones en *Espeletia moritziana*, como puede observarse en el gráfico de la distribución comparativa de la biomasa para especies de este ecosistema (Figura 26).

c. Una primera conclusión es la escasa inversión de los árboles monocaules de *Espeletia* para soporte y sostén (inversión aproximada de 4% en raíces y 4% en tallo), en *Espeletia lutescens*, el 4% de biomasa subterránea acuña fijando al sustrato y sostiene en un terreno altamente inestable 96% de biomasa aérea, el engranaje del sistema radical debe ser por lo tanto suma-

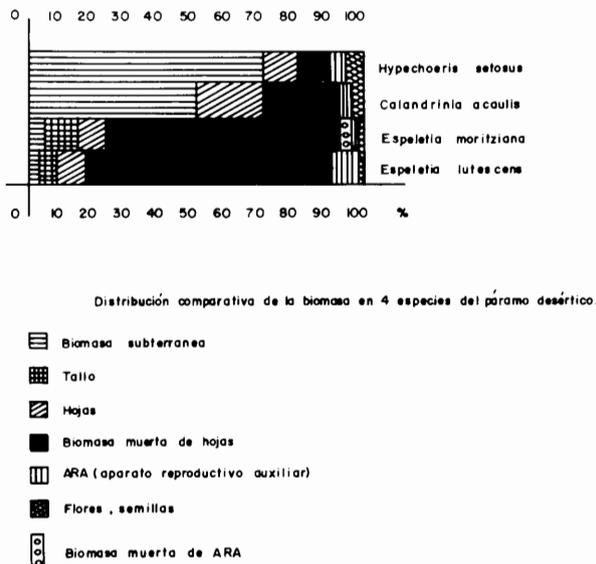


Fig. 26. Distribución comparativa de la biomasa en especies del Páramo Desértico.

mente eficiente. Igualmente el tallo sostiene un elevado peso del aparato fotosintético y reproductivo.

d. El análisis de las Figuras 24, 25 y 26 nos indica que la mayor asignación de la biomasa en las *Espeletias* del Páramo Desértico se vuelca al aparato fotosintético, con valores del orden del 80%, pero la mayor parte de éste se encuentra como materia muerta. Esta materia acumulada no constituye un verdadero órgano de reserva para ser reutilizado, es más bien una vía muerta en el camino de la energía, pero su presencia puede ser de gran valor adaptativo para otras funciones como transferencia de nutrientes desde el follaje en descomposición en un ciclaje cerrado. Asimismo, el follaje muerto adherido al tronco constituye un forro aislante que juega el papel de una estructura de crioprotección.

La energía producida a lo largo del ciclo de vida de las *Espeletias* monocaules policárpicas tiende a acumularse en los individuos, pues además de los órganos de crecimiento aditivo como el tallo y la raíz, su aparato fotosintético, al no presentar el fenómeno de abscisión y ser en este ambiente muy lento el proceso de descomposición, permanece adherido al tallo como hojas muertas, "acumulándose" así una buena parte de la biomasa foliar producida a lo largo del ciclo de vida. La biomasa vegetativa en un tiempo dado constituye así una muestra aproximada de la producción a lo largo del ciclo de vida. Sólo se dispersa el sistema reproductivo, aunque su separación de la planta madre

constituye un proceso lento y gradual, permaneciendo los ejes florales y los bancos de semillas largo tiempo sobre la planta.

Si con fines comparativos analizamos brevemente los patrones de distribución de la biomasa en las especies del estrato bajo del Páramo Desértico, encontramos una estrategia totalmente opuesta a la anterior. Así, *Hypochoeris setosus* y *Calandrinia acaulis* (Figuras 27 y 28), dos especies representativas en arquitectura del conjunto de las especies de este estrato, tienen patrones de distribución de la biomasa que implican una neta acumulación de reservas y crecimiento en la parte subterránea (Figura 26), energía ésta volcada en la ocupación y afinamiento del espacio subterráneo superficial, lo que condiciona una supervivencia de los individuos basada en "reservas acumuladas".

Vemos que los dos estratos presentan soluciones muy divergentes en la economía de la biomasa, asociados con la explotación de microambientes propios dentro de la estructura vertical del ecosistema.

CARACTERES MORFOECOLOGICOS Y MORFOLOGICOS

Muchos de estos caracteres ya han sido analizados al tratar la forma de crecimiento y la arquitectura, por lo tanto discutiremos brevemente este tópico.

El eje aéreo leñoso de las *Espeletias* del Páramo Desértico tiene una altura variable (0,40-3 m), según las especies y los biotopos de crecimiento; *E. moritziana* es la que presenta alturas más bajas, sobre todo cuando crece sobre rocas; *E. lutescens* y *E. timotensis* las más altas, sobre suelos sueltos de fragmentos menores. Se conoce poco sobre la vascularización de los ejes leñosos monocaules en las especies de la alta montaña tropical. Se ha querido generalizar a partir de modelos encontrados en formas monocaules de baja altitud (Hallé y Oldeman 1970) y pretender que el hábito monocaule que se encuentra fundamentalmente en monocotiledoneas de baja altitud produce también en las dicotiledoneas monocaules el mismo tipo de vascularización. El hecho de que *Espeletia spicata* presente en ciertas fases iniciales de su desarrollo una tendencia a una anatomía de tipo monocotiloide, no implica una generalización.

Individuos adultos de *Espeletia lutescens* y *E. timotensis* (Monasterio, sin publicar), presentan una anatomía neta de árbol dicotiledoneo, con crecimiento secundario y la formación de anillos, la madera del

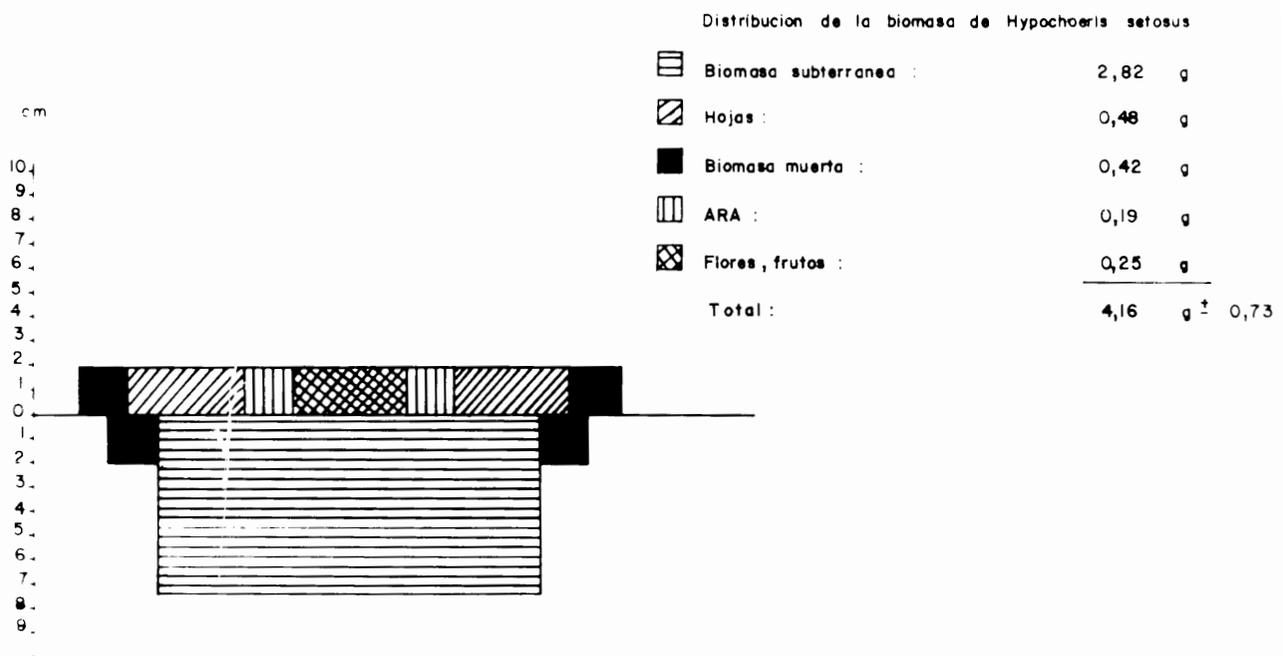


Fig. 27. Distribución de la biomasa en *Hypochoeris setosus*, especie del estrato más bajo.

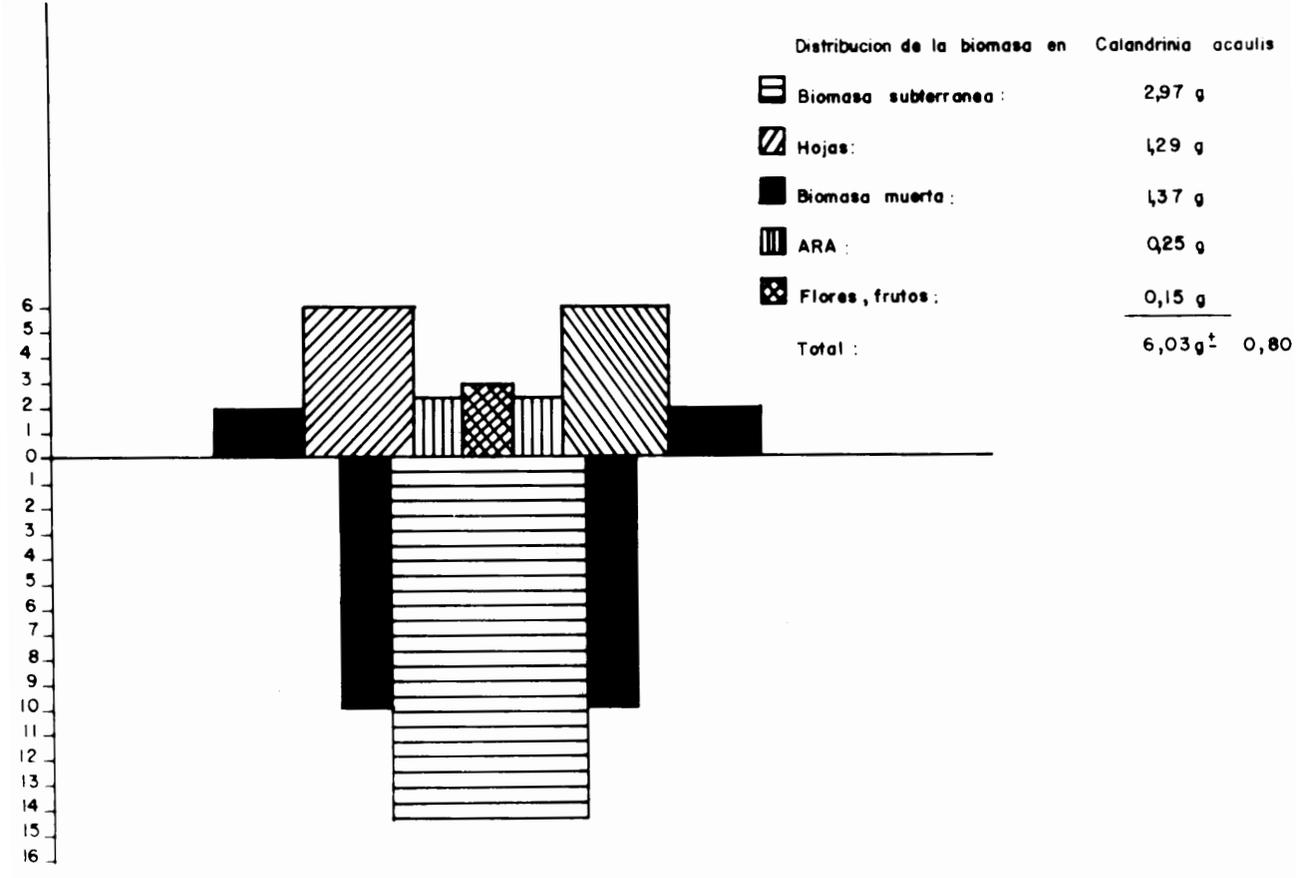


Fig. 28. Representación de la distribución de la biomasa en *Calandrinia acaulis* del estrato bajo.

tronco en los ejemplares adultos es de gran dureza. Pero se necesitan trabajos detallados como los iniciados por Torres (en este mismo volumen), que permitan esclarecer este problema en especies de *Espeletia*. En Africa alpina, los trabajos de Mabberley (1973) sobre *Lobelia* y *Dendrosenecio* aclaran notablemente este problema.

Las hojas que componen la roseta son mesofilas en *E. moritziana*, *E. spicata* y *E. semiglobulata*; macrofilas en *E. lutescens* y *E. timotensis*. Son hojas relativamente estrechas pero largas, y en todas las especies de gran pubescencia. La relativa magnitud del tamaño de las hojas en las rosetas monocaules del Páramo Desértico es un hecho notable si consideramos el ambiente térmicamente extremo donde viven. El tamaño grande de las hojas de las rosetas monocaules contrasta con las hojas pequeñas de los arbustos y hierbas del estrato bajo, las cuales oscilan desde leptofilas a microfilas.

Los árboles ramificados de *Espeletia* presentan el fenómeno de abscisión foliar, lo que no ocurre en las especies monocaules de este género. Esto es una regla general para las formas monocaules (Hallé y Oldeman, 1970). Este carácter ha sido de gran valor adaptativo, al formar las hojas muertas una estructura de crioprotección alrededor del tronco que puede haberles permitido colonizar el ambiente extremo del Páramo Desértico, las formas ramificadas de *Espeletia* presentan abscisión foliar, pero sólo se encuentran en altitudes más bajas (Piso Andino).

SECUENCIAS TEMPORALES EN LOS PROCESOS VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS

Ritmos de crecimiento vegetativo

El análisis de la arquitectura y forma de crecimiento de las *Espeletias* monocaules del Páramo Desértico nos dio la clave explicativa de sus ritmos de crecimiento vegetativo, el cual como vimos se presenta como un crecimiento indefinido continuo del tallo y una producción continua del aparato foliar.

La forma de crecimiento y desarrollo de estas especies no corresponde a una dinámica en relación con un ciclo anual, sino que sigue un ritmo diario repetitivo. La integración de este ritmo diario produce como resultante un crecimiento y un desarrollo continuo observable al nivel de las poblaciones de cada especie. Al nivel de los individuos el crecimiento y desarrollo sólo se interrumpen en las fases avanzadas de envejecimiento y por muerte.

Debemos dar énfasis al hecho de que, continua y simultáneamente, todos los individuos de una población, de una especie, del conjunto de especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, están en actividad vegetativa. Sin embargo, ya señalamos que las tasas de crecimiento continuo están sujetas a fluctuaciones según el ritmo y la intensidad de ciertos factores ambientales.

Las diferentes partes de la arquitectura monocaule presentan una dinámica diferencial de crecimiento. Por un lado están los órganos con un desarrollo de carácter aditivo en el espacio y en el tiempo (tallos, raíces), que son estructuras permanentes formadas por adición sucesiva. Por otro lado, los órganos con vida relativamente breve (hojas, ejes de las inflorescencias, semillas), los cuales podemos considerar como unidades de una subpoblación (de hojas, de ejes, de semillas).

El follaje en la roseta apical está siempre presente, las hojas en cualquier momento de observación forman un "continuum" que va desde las primeras etapas de la morfogénesis como primordios foliares, a la descomposición de la hojarasca en pie en la base del tronco. La biomasa fotosintética está siempre presente y al nivel de la población es estable en el tiempo, sin cambios fundamentales de peso.

Para cada individuo un fenómeno aditivo tiene también lugar en el follaje. A medida que un individuo madura (en la estructura demográfica de una población) su biomasa verde ocupa mayor lugar en el espacio aéreo, lo que equivale a un aumento en peso.

Lo que caracteriza a este conjunto de especies como grupo fenológico es el hecho de que múltiples actividades ocurren al mismo tiempo y continuamente: crecimiento, desarrollo, fijación y utilización de la energía, etc.; a veces superpuestas a la actividad reproductiva. Esta isocronía de múltiples funciones implica la existencia de un programa estratégico complejo, desde el punto de vista de la organización y la repartición de los recursos disponibles. Acometer al mismo tiempo todas las actividades puede también explicar la lentitud del crecimiento, el que no estaría retardado solamente por el *stress* térmico del medio, sino en función de los recursos limitantes que deben ser utilizados simultáneamente para múltiples funciones.

A los procesos de crecimiento y desarrollo continuo del aparato fotosintético se opone la descomposición también continua. Todas las etapas de descomposición del follaje muerto están presentes al mismo tiempo, hasta llegar en ciertas especies a una humificación en pie en la base del tronco.

Secuencias y modalidades reproductivas

A la homogeneidad y constancia de los procesos vegetativos en todas las especies de este grupo, se opone una diversidad en los ritmos y el comportamiento reproductivo. La Figura 29 muestra las fases reproductivas en 6 especies del Páramo Desértico, encuadradas en un ciclo anual. Cada especie inicia su ciclo de actividad sexual en una época del año, por ejemplo:

PARAMO DE PIEDRAS BLANCAS 4200 M
ESTRATEGIAS FENOLOGICAS DE ESPELETIA SPP

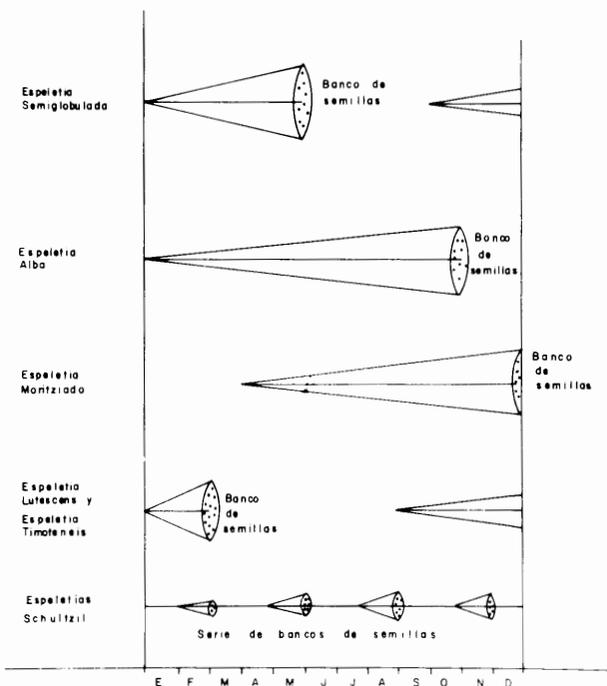


Fig. 29. Patrones reproductivos en *Espeletia* spp del Páramo Desértico, encuadrados en un ciclo anual.

Enero: *Espeletia spicata*.

Marzo: *Espeletia moritziana*.

Septiembre: *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis*.

Espeletia schultzii: varios pequeños picos reproductivos.

En la Figura 29 vemos que los ciclos reproductivos no están sincronizados, ya que sus fases sucesionales de desarrollo no son coincidentes. Pero al nivel del conjunto, el grupo *Espeletia* está en actividad reproductiva todo el año. Así, cuando *Espeletia spicata* está en la fase de iniciación de los primordios florales, *Espele-*

tia semiglobulata puede estar formando flores, *Espeletia schultzii* semillas, *Espeletia moritziana* sin proceso reproductivo visible, pero en la larga etapa de elaboración de los primordios florales, *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis* en la construcción y explosivo crecimiento de los ejes florales; estas dos últimas especies son las únicas que muestran un sincronismo notable en las fases reproductivas.

Por lo tanto, en el tiempo fenológico anual hay una separación bastante neta de las fases equivalentes en los ciclos reproductivos de las especies, pero hay una superposición constante de los diversos procesos reproductivos.

La separación a lo largo del año de las fases equivalentes en las diversas especies, puede ser de fundamental importancia en la coexistencia de taxones, tan similares en otros rasgos, en un mismo ambiente. Esta fina secuencia en los procesos reproductivos implica una utilización escalonada de ciertos recursos bióticos que pueden ser limitantes en este ambiente, como son por ejemplo los polinizadores. El aislamiento fenológico de este grupo de especies quizás fue uno de los hechos que posibilitó su coexistencia.

En la Figura 29 se puede observar que las diferentes fases de los ciclos se inician y transcurren en diversas épocas del año, el gráfico pertenece al comportamiento de *Espeletia* en Piedras Blancas, cuyo climadiagrama fue analizado en la Figura 3 de Pico del Aguila. Los procesos reproductivos ocurren tanto en la época seca como en la húmeda. Vemos que las fases de mayor gasto energético en muchas especies, como son las de elongación acelerada de los ejes florales y formación de los capítulos, se desarrollan durante las épocas de mayores limitaciones hídricas.

La reproducción de las *Espeletias* de este grupo es un proceso de largo aliento, que empieza por una fase pre-reproductiva muy lenta, las estructuras auxiliares del aparato reproductivo son complejas, lo que implica un gasto energético muy grande, pero estas estructuras son altamente eficientes, pues permiten el éxito ecológico de la polinización y sirven para una dispersión gradual de las semillas. El grado de vigor vegetativo de un individuo en un momento dado, su habilidad para la captación de recursos y el "agotamiento" sufrido por la magnitud del proceso reproductivo anterior. Por lo tanto, la reproducción anual sólo puede considerarse al nivel de la especie y de la población, pero no al nivel de los individuos que la componen, los cuales presentan en general patrones reproductivos polianuales, como discutiremos más adelante.

TENDENCIAS EN LA ESTRUCTURA DEMOGRAFICA

Datos preliminares sobre la demografía de algunas especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, fueron obtenidos a partir de 1971 (Monasterio *et al.*, no publicados); Smith (1974) en su estudio de *Espeletia schultzii* a lo largo de un gradiente altitudinal, nos da también alguna información sobre la demografía de esta especie a 4.200 m, así como algunos datos de observaciones a corto plazo sobre la estructura poblacional de *Espeletia lutescens*.

Sin embargo, para estas poblaciones longevas del Altiandino, se necesita un dispositivo de muestreo y análisis a largo plazo para obtener con precisión información valedera sobre la dinámica de las poblaciones. En noviembre 1977 se implementó un dispositivo de muestreo para las 6 especies de *Espeletia* del Páramo Desértico; cada una se estudia en 4 cuadrados permanentes de 100 m² (una superficie de 400 m² para cada especie), distribuidas a lo largo de las toposecuencias de cada especie. En las diversas poblaciones cada individuo es marcado con un número y una sigla para su

identificación; se abre una ficha para el historial de cada individuo, en la cual se anotan las condiciones iniciales en las cuales se encuentra al instalar las parcelas; altura total, altura del tallo, altura y diámetro de la roseta, además del estado de maduración del individuo, plántula, juvenil, pre-reproductivo, adulto.

Ya que sólo disponemos de un poco más de un año de observaciones sistemáticas, es poco lo que podemos informar sobre la dinámica de estas poblaciones longevas, nos limitaremos entonces a discutir algunos datos concretos y a plantear algunos problemas.

En las Figuras 30, 31 y 32 se observa la repartición por alturas de 3 poblaciones del Páramo Desértico: *Espeletia timotensis*, *Espeletia moritziana* y *Espeletia spicata*. Los datos de cada especie corresponden a una muestra de 400 m², los censos indican la situación al inicio del experimento, en noviembre de 1977. Como puntos principales trataremos: la fase de plántulas, la distribución por alturas, la madurez reproductiva, la mortalidad y los diversos patrones reproductivos. Añadiendo a la información inicial de noviembre de 1977 las observaciones intensivas de un poco más de un año, hasta enero de 1979.

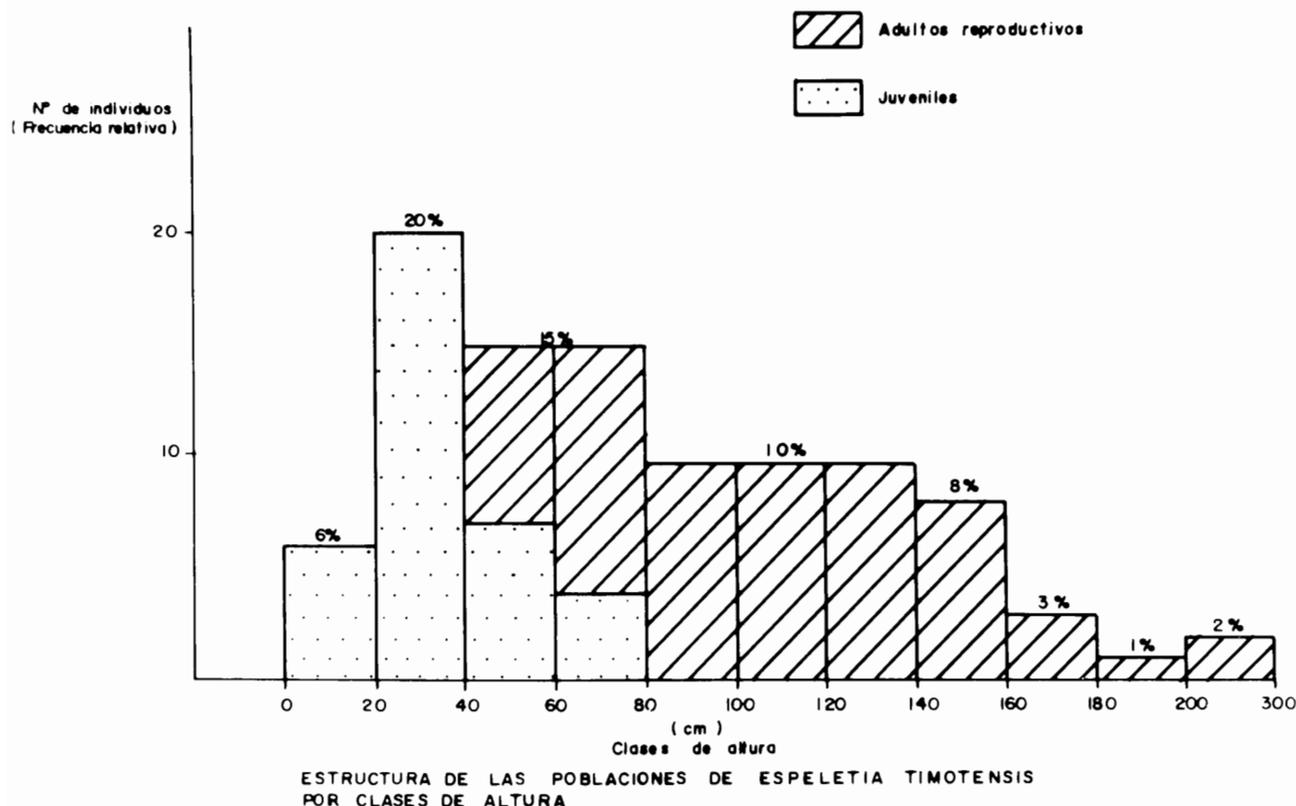


Fig. 30. Estructura demográfica en *Espeletia timotensis*, Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m de altura.

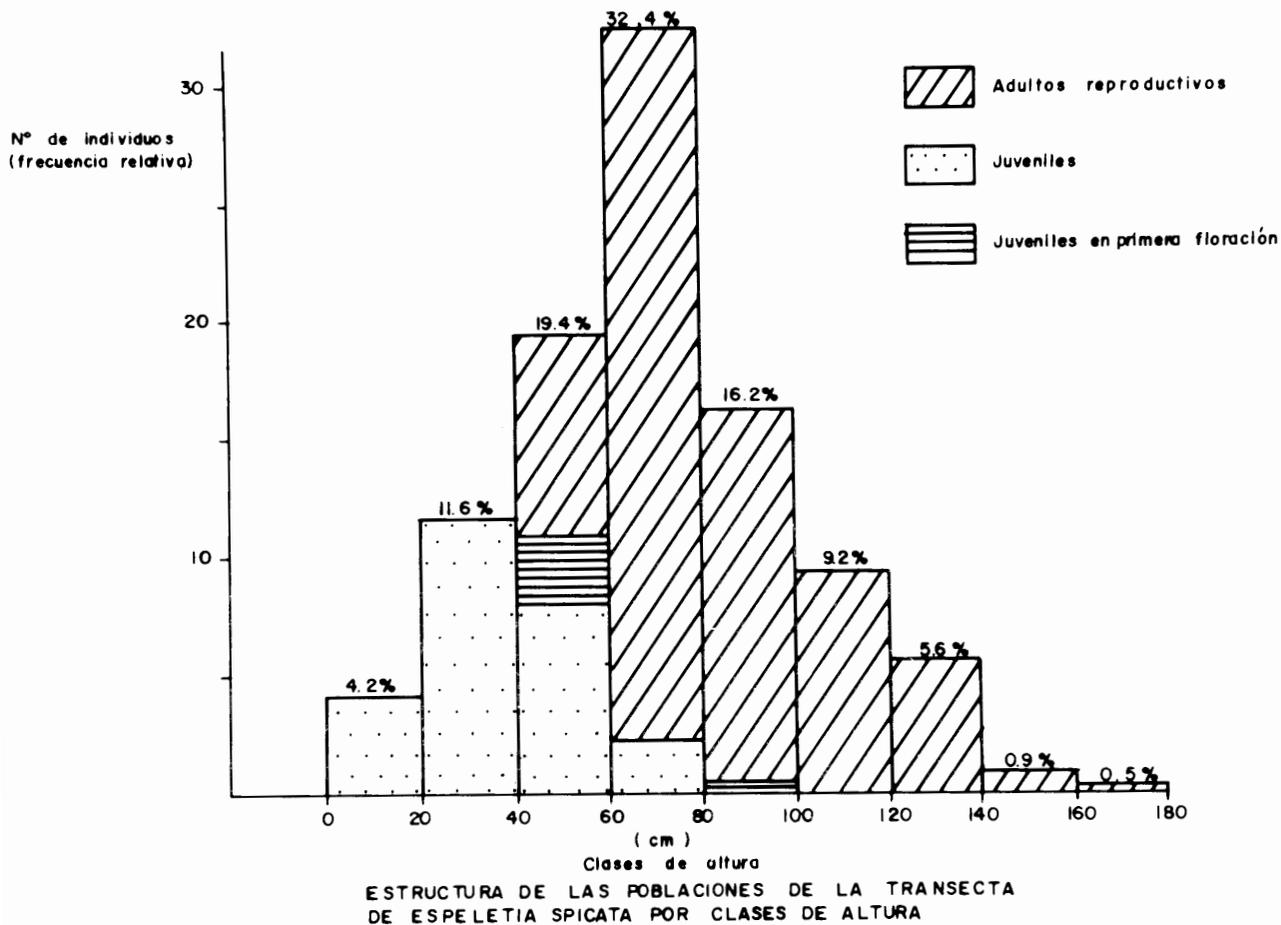


Fig. 31. Estructura demográfica en *Espeletia spicata*, Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m en ecotono con la asociación anterior.

Fase de plántulas

La Figura 29 nos informa de la época de producción de semillas en las diferentes especies de *Espeletia* del Páramo Desértico. Una vez completada la maduración de las semillas dentro de los capítulos de la planta madre, el proceso de dispersión es extremadamente lento, muchos individuos conservan varios años las inflorescencias muertas adheridas al tronco, con capítulos que poseen unas semillas sin dispersar. La cosecha producida en un determinado ciclo reproductivo se reparte en dos bancos diferentes, uno de ellos en el sustrato, proveniente de la dispersión temprana y sucesiva de las semillas luego de su maduración. El otro es un banco en pie, depositado en los capítulos adheridos a la planta madre; este banco de semillas es más conservativo, permaneciendo más protegido en un "nicho madre", produciendo pequeñas lluvias de semillas intermitentes a lo largo de bastante tiempo.

Como las *Espeletias* del Páramo Desértico no poseen ningún mecanismo de reproducción vegetativa, los bancos de semillas son la única fuente de perpetuación de estas poblaciones. Sin embargo, el cuello de botella en la dinámica poblacional de estas especies es la fase de instalación, pues las plántulas recién germinadas parecen ser "barridas" por los procesos de soliflucción o afectadas por las bajas temperaturas nocturnas que ocurren en el sustrato. La masiva cosecha reproductiva anual en una población, da como resultado un bajísimo porcentaje de plántulas que logran instalarse y prosperar. Hay que aclarar que el barrido y eliminación de las plántulas ocurre en su fase inicial de instalación y es muy rápido, de ahí las dificultades en la observación de este proceso. Las escasas plántulas que sobrepasan un umbral mínimo de desarrollo y afincamiento en el sustrato tienen altas probabilidades de subsistir.

En las parcelas de las poblaciones analizadas el porcentaje de las plántulas observadas fue ínfimo, 1, 2 o 3 plántulas para un área de 100 m². Según Smith

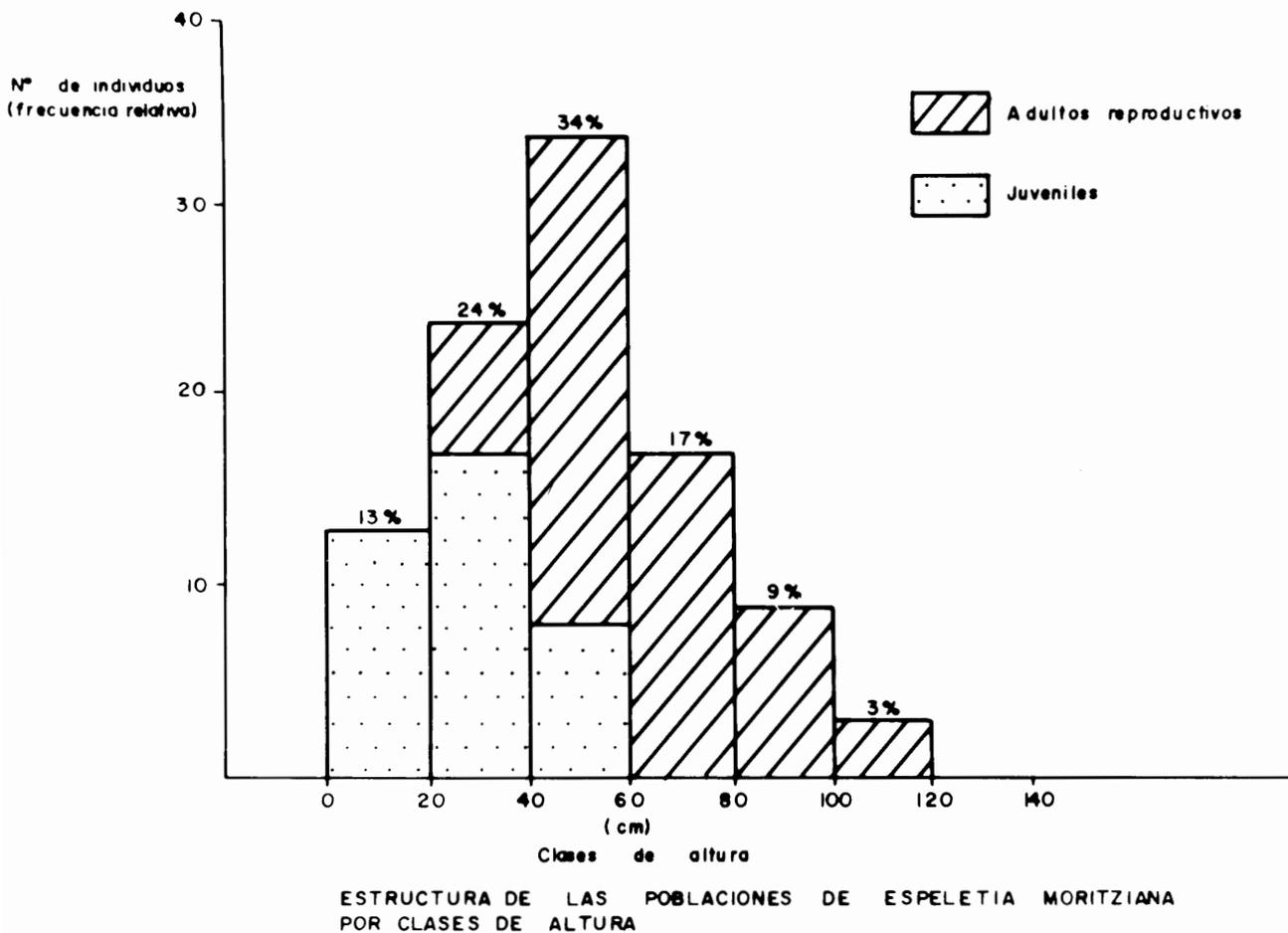


Fig. 32. Estructura demográfica en *Espeletia moritziana*, Páramo de Piedras Blancas, sobre sustratos rocosos.

(1974) en *Espeletia schultzei* se observan altos porcentajes de plántulas en niveles más bajos, 126 en 10 m² a 3.000 m, 162/10 m² a 3.600 m, a 4.200 m Smith observó sólo 2 plántulas en toda el área muestreada.

La fase plántula es el proceso más aleatorio en el recambio de las poblaciones, condicionando y regulando su dinámica. La instalación de las escasas plántulas encuentra mayor probabilidad de éxito en micronichos biológicos más protegidos dentro de los habitats de las poblaciones, así como en ciclos polianuales con condiciones climáticas menos extremas (Monasterio, 1979b).

Distribución por tamaño. Mortalidad

Las Figuras 30, 31 y 32 nos muestran la distribución por altura de 3 poblaciones de *Espeletia* a 4.300 m, en el Páramo de Piedras Blancas. Actualmente se trabaja en el espinoso problema de convertir alturas en edades, ya que en estas especies de larga vida y de

difícil medición del crecimiento continuo en longitud, se necesitan métodos indirectos, como por ejemplo cicatrices de sucesivas floraciones a lo largo del tronco que nos permitan conocer los promedios de elongación anual.

Si comparamos los 3 gráficos señalados vemos que los adultos más altos se encuentran en la población de *Espeletia timotensis*, donde alcanzan 2 a 3 metros de altura. *Espeletia spicata* llega a 180 cm y *Espeletia moritziana* sólo a 120 cm, lo cual sugiere un promedio de vida más largo para *E. timotensis* (iguales consideraciones son válidas para *Espeletia lutescens* que posee una estructura demográfica semejante y alcanza las mismas alturas).

La mayor duración del ciclo de vida se presentaría en las especies que viven en los habitats más "extremos" como es el caso de *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis*. *Espeletia moritziana* que presenta la menor

duración de vida se encuentra en los habitats "refugio" crio-protectados.

La selección hacia longevidad sería un carácter de gran valor adaptativo en habitats donde es tan aleatoria la instalación, de ahí que se produzca una secuencia en la duración de vida de las diferentes especies del Páramo Desértico, encontrándose las de mayor promedio de vida (*E. lutescens* y *E. timotensis*) en los sustratos móviles sometidos a mayor impacto de clima periglacial; siguiendo *E. spicata* en duración de vida sobre habitats intermedios; *E. moritziana* como especie que evade en parte la inestabilidad del sustrato presenta la menor duración del ciclo de vida y el mayor porcentaje de individuos en las etapas juveniles Figura 32.

Las Figuras 30, 31 y 32 dijimos corresponden a la situación censada en las parcelas en noviembre 1977; en un año de observaciones detalladas, siguiendo el historial de cada individuo en cada población, la mortalidad detectada en todas las clases de altura no aporta información para someterla a tratamiento estadístico.

En las plántulas no fue prácticamente observable la instalación durante ese período. No podemos hablar de mortalidad, sino de la ausencia de evidencias en la instalación de la fase plántula.

En los juveniles, 2 o 3 individuos en cada población se murieron, así como un adulto en *E. spicata*. Esta bajísima mortalidad en todas las clases de altura no nos permite tampoco tratar esta información. Necesitamos por lo tanto un análisis cuidadoso a lo largo de varios años para poder enfocar el problema de la mortalidad en poblaciones del Páramo Desértico.

Durante 1977-1978 hubo alta predación por insectos en el follaje de todas las *Espeletias*, el ataque por insectos se hizo más intenso durante la época de reproducción de cada especie. Sin embargo este daño intenso provocado por insectos raramente destruye irreversiblemente las hojas.

MADUREZ REPRODUCTIVA Y PATRONES REPRODUCTIVOS. COMPARACION INTERPOBLACIONAL

La madurez reproductiva se alcanza en las mismas clases de altura (individuos entre 40 a 60 cm) en *Espeletia timotensis* y *E. spicata*. Sin embargo el proceso no es insocrónico a nivel individual, ya que en ambas poblaciones solo la mitad de los individuos han alcanzado la madurez reproductiva. En la clase siguiente (entre 60 a 80 cm) todavía un pequeño porcentaje de individuos en ambas especies no ha alcanzado la ma-

durez reproductiva. En *E. timotensis* a partir de los 80 cm todos los individuos son reproductivos, en *E. spicata* todavía es más tardía la maduración sexual.

¿Cómo debemos clasificar a un individuo que tiene aproximadamente 1 m de altura en la población de *Espeletia spicata* y todavía no ha entrado en su primera fase de floración: juvenil, adulto? Parece evidente en este caso que alcanzar el estado de maduración sexual no puede ser el único parámetro de demarcación entre un juvenil y un adulto, sino que un conjunto de parámetros que definan el papel que juega un determinado individuo en una población dada deben integrarse para definir el estado de maduración global de los individuos.

En *Espeletia moritziana* la madurez reproductiva es más precoz, asociada con un promedio de vida más corto.

Si en las estructuras demográficas de las 3 poblaciones, observamos ahora el porcentaje de individuos que han alcanzado la madurez reproductiva vemos que este porcentaje es muy alto, en *Espeletia timotensis* 64% de los individuos, en *Espeletia spicata* 75% y en *Espeletia moritziana* 61%, lo cual es un índice de que en estas poblaciones predominan los adultos reproductivos, en detrimento de los juveniles.

Al analizar los patrones reproductivos vemos que el conjunto de especies presenta 3 modalidades diferentes.

A. Especies con un pico de floración por año, en las cuales el proceso reproductivo ocurre anualmente a nivel de la población, pero a escala individual la reproducción se presenta en forma polianual. El espaciamiento entre un esfuerzo reproductivo y otro es variable a nivel individual (anual, bianual, polianual). Este comportamiento se presenta en *Espeletia moritziana* y *Espeletia spicata*.

B. Poblaciones con varios picos de floración pequeños por año, ejemplo *E. schultzei*, *Espeletia semiglobulata*. A nivel de los individuos para *E. schultzei* a 4.200 m estos florecen escalonadamente a lo largo del tiempo. En *E. semiglobulata*, el patrón reproductivo es más complejo en las formas decumbentes, pudiendo una misma roseta tener dos cosechas reproductivas a lo largo del año.

C. Especies con reproducción polianual en ciclos de diverso período: 2, 3, 4 y 7 años etc. Este caso se presenta en *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis*. Cuando en estas especies ocurre un ciclo reproductivo, ello no implica que todos los individuos que han alcanzado la madurez reproductiva se sexualicen, ya que

dentro de estas poblaciones polianuales en los ritmos reproductivos, parte de sus individuos pueden seguir ciclos reproductivos aún más largos.

HACIA LA COMPRESION DE UNA ESTRATEGIA EVOLUTIVA GLOBAL

Al analizar en forma fragmentaria las estrategias adaptativas de las especies de *Espeletia* en el Páramo Desértico se evidencian los huecos que todavía quedan para la comprensión de su estrategia global. Las lagunas más grandes se encuentran en las relaciones de *Espeletia* con las poblaciones animales con las que coexisten y coevolucionan en íntimo engranaje: polinizadores, predadores, descomponedores, etc. Sin embargo se poseen varios elementos claves que nos permiten aproximarnos a la estrategia global.

Es de fundamental importancia en el Páramo Desértico referir estrechamente las adaptaciones evolutivas de sus especies a su ambiente, contexto ambiental que debe ser definido en un sentido amplio, considerando su evolución histórica y ponderando las condiciones del intervalo ambiental presente con respecto al pasado.

El Altiandino es el resultado de cambios cíclicos de distinta magnitud, durante el Pleistoceno y el Holoceno, como ya señalamos en la introducción de este trabajo, que referidos a esa escala de tiempo podemos señalar como de mediano y corto plazo. Más de 20 períodos glaciales e interglaciales ocurrieron durante el Pleistoceno, y una alternancia de épocas más frías y más cálidas también caracteriza al Holoceno.

La etapa actual del Altiandino sólo constituye una fase en un ambiente de cambios cíclicos permanentes, encuadrados dentro de los climas glaciales periglaciales tropicales. En la fase actual ocurren pulsaciones u oscilaciones de menor rango, como es la variación del termoperiodismo a lo largo del año. Las oscilaciones diarias constituyen la pulsación más importante, pero su carácter repetitivo las convierte en un factor de constancia.

Por lo tanto las estrategias adaptativas de las *Espeletias* del Páramo Desértico no debemos sólo relacionarlas con la fase ambiental presente en la actualidad, sino considerarlas como el resultado de una colonización y supervivencia a través de una historia reciente permanentemente cambiante, originando poblaciones en cuyos *stocks* genéticos están las potencialidades para cambios futuros.

Quiero agradecer muy especialmente a mi colega Dr. Guillermo Sarmiento por su continua ayuda y discusiones estimulantes sobre mi trabajo en los Páramos. Asimismo al Dr. François Vuilleumier de quien he recibido sugerencias muy provechosas y cuyo trabajo en los Páramos Andinos es un aporte de fundamental importancia complementario de nuestro enfoque. A la Dr. Salgado-Labouriau sin cuyo aliciente no hubiera escrito este trabajo de integración de varios resultados en tan corto plazo, quiero manifestarle también mi reconocimiento por su magnífica organización del Seminario Medio Ambiente Páramo, y la trabajosa tarea de publicar sus resultados.

A Héctor Molina con el cual desde 1974 trabajamos en el Altiandino, considero su colaboración altamente valiosa. A Carlos Estrada y Lina Sarmiento por su ayuda en el trabajo de campo y las discusiones provechosas. A Mario Fariñas, Silvino Reyes y Nuni Sarmiento por la realización de las fotografías en el Páramo Desértico. Por último a la Sra. Gladys Lobo por su cooperación eficiente en la transcripción del manuscrito.

REFERENCIAS

- Hallé, H. y Oldeman, R.A.A. 1970. *Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux*. Masson et Cie. París.
- Hedberg, O. 1964. Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeografica Suecica*, 49, 1-114.
- Hammen, T. van der 1974. The Pleistocene changes of vegetation, and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1, 2-26.
- Livingstone, D. A. 1967. Postglacial Vegetation of the Ruwenzori Mountains in Equatorial Africa. *Ecological Monographs*, 37, 25-52.
- Mabberley, D. J. 1973. Evolution in the Giant Groundsels. *Kew Bull.*, 28, 61-96.
- Mabberley, D. J. 1974. Pachycauly, vessel-elements, islands and the evolution of arborescence in "herbaceous" families. *New Phytol*, 73, 977-984.
- Monasterio, M. 1970. Ecología de las Sabanas de América Tropical II. Caracterización Ecológica del Clima en Los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Rev. Geogr.*, 21, 5-38.
- Monasterio, M. y Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3, 325-356.
- Monasterio, M. y Reyes S. 1979. Diversidad climática y variación de la vegetación en los Páramos de los Andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. 1979^a. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios*

- Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. 1979^b. Etudes écologiques dans la haute montagne tropicale. Les Paramos du Vénézuéla. Manuscrito para publicación.
- Sarmiento, G. M. Monasterio, A. Azócar, E. Castellano y J. Silva. 1979. *Vegetación Natural de las Cuencas de los ríos Chama y Capazón*. Inst. de Geog. y Conserv. Recursos Naturales, ULA, Mérida, Venezuela.
- Schubert, C. 1971. Observaciones geomorfológicas y glaciales en el área de Pico Bolívar, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Bol. Inf. Asoc. Ven. Geol. y Petróleo*, 14, 193-215.
- Schubert, C. 1972. Cronología Glacial Tardía y evidencias neotectónicas en los Andes nororientales. *Acta Cient. Venezolana*, 23, 89-94.
- Schubert, C. 1974. Late Pleistocene Mérida Glaciation, Venezuelan Andes. *Boreas*, 3: 147-152.
- Schubert, C. 1976. Glaciación y Morfología Periglacial en los Andes Venezolanos Noroccidentales. *Bol. Soc. Venezol. Ciencias Naturales*, 32, 149-178.
- Smith, 1974. *Population Dynamics and Life Form of Espeletia in the Venezuelan Andes*. PhD Thesis Duke University. North Carolina.
- Tricart, J. 1970. *Geomorphology of Cold Environments*. Macmillan Press.

PREGUNTAS

1. *Hastenrath*:

Ud. mostró una gran variedad altitudinal de pisos de vegetación y de clima, sobre todo me parece de regiones relativamente secas y usó los términos "páramo desértico" y "desierto periglacial". Sin embargo, también conoce usted otros lugares de la zona donde las condiciones por lo general son mucho más húmedas. Me interesa saber dónde sube más la vegetación en Venezuela.

Respuesta:

El desierto periglacial en Venezuela sube hasta los 4.800 m; esto es el ecotono con la zona de retroceso de los glaciares que todavía no ha sido colonizada. El límite de la vegetación en el altiandino de Venezuela es sobre sustratos rocosos hasta 4.800 m. El páramo desértico sube hasta 4.600 m. En el Páramo de Piedras Blancas, el páramo desértico también sube hasta 4.600 m, pero el desierto periglacial sube hasta las cumbres más altas, que allí son de aproximadamente 4.765 m.

Hastenrath:

Si le entiendo bien, en las regiones más secas la vegetación en general se queda más abajo, pero ciertas fajas altitudinales tienen tendencia a subir más. Hemos oído, en estos últimos días, muchos conceptos de páramo y de fajas altitudinales. Algunos de estos están basados en ideas de clima, otros en vegetación, otros en geomorfología, otros en florística; algunos se refieren a regiones limitadas mientras que otros tienen una vista mucho más global. Parece que hay una gran variedad de diferentes conceptos de lo que es páramo y cómo se debería usar la palabra.

Respuesta:

Me parece muy interesante lo que usted ha dicho, porque realmente hay una gran heterogeneidad en los conceptos. En principio, yo he seguido, primero, un criterio de diversas escalas. Partiendo de la definición de procesos morfoclimáticos, por ejemplo, de acuerdo a la escuela de Tricart y otros, delimito una zona y en este caso he tenido una superposición prácticamente exacta con el límite de ciertas formaciones, como por ejemplo, el páramo desértico y el desierto periglacial. A veces el utilizar criterios puramente vegetacionales también nos puede inducir a errores; quizás los climatólogos los utilizan porque les sirve para los límites, pero yo prefiero utilizar los otros para no caer en los errores que podría cometer. Prefiero definir las regiones desde el punto de vista morfoclimático. Aquí el clima periglacial, la intensa morfogénesis periglacial, es un límite abrupto (como veremos en la visita al campo) entre el piso andino y el altiandino y también entre las formaciones de un piso y otro.

2. *Vuilleumier*:

Los patrones que nos enseñó en el altiandino de Venezuela tienen, a mi juicio, mucha semejanza con algunos patrones que se pueden observar en la puna con mamíferos, con aves y con otros grupos de organismos. En cada biotopo uno puede encontrar una especie de un género que tiene 3, 4 o 5 especies en la zona de la puna. Pero el asunto de competencia es complejo. Ud. dijo que no había competencia, puesto que las especies tienen cada una un biotopo distinto, pero no sería posible imaginarse dos hipótesis (tal vez cada una tiene validez): la primera sería que al abrirse los bio-

topos, invade cada biotopo una especie pre-adaptada por alguna razón, así es que no hay competencia desde el comienzo de la inmigración y todavía no la hay. La otra hipótesis es que el abrirse los biotopos después del retroceso de los glaciares, invadieron una serie de especies más o menos al mismo tiempo y había una fuerte competencia que resultó en la expulsión de cada biotopo de todas las otras especies menos la que todavía se ve. ¿Cuál de estas dos hipótesis sería válida? O podría ser que una hipótesis sería buena para algunos casos, y la otra en otros casos. Creo que tenemos que pensar más en el proceso dinámico y por esto el problema de competencia me parece que está todavía abierto.

Respuesta:

Yo no me refiero a que no haya competencia con respecto a las distintas especies del páramo desértico, sino que no la hay actualmente entre las especies de *Espeletia*. No tengo aquí diapositivas, pero hay fotos donde se puede ver que *Espeletia Moritziana* en la Sierra Nevada de Mérida está colonizando los mismos habitats que *Polylepis*. Hay muchas evidencias que en los mismos habitats de *Polylepis* (los bloques fracturados, fisurados y rodados) se pueden observar poblaciones de *Espeletia Moritziana* que allí adquieren mucha más densidad que sobre las rocas in situ, no fracturadas. No me refiero a esto, sino a que entre las distintas asociaciones del páramo desértico cada una determinada por una especie distinta de *Espeletia*, no parece que exista un fenómeno de competencia, pero no he puesto ningún

dispositivo de muestreo, ni he hecho ningún trabajo al respecto, pero no parece haberlo.

Pero, no hay zonas de transición tampoco, sino divisiones muy netas entre el ambiente donde está una especie y la otra. Yo me inclino a pensar que en estos ambientes tan extremos (me refiero a las formaciones del altiandino), hay pocas especies que han podido llegar y más bien desarrollan grandes adaptaciones a determinados nichos o habitats, pero no están en un fenómeno de competencia como puede ocurrir a pisos más bajos del páramo, o que ha podido haber durante la historia pleistocena.

Vuilleumier:

¿Por qué entonces hay tan grandes diferencias en la fenología de cada una de las especies de *Espeletia*? ¿Por qué no florecen todas al mismo tiempo? Este es exactamente el dibujo del tipo de patrón por el cual algunos zoólogos y ecólogos, basándose sobre animales, sugieren que hay o ha habido competencia.

Respuesta:

Yo tengo una desviación anticompetitiva y no está en mi línea de pensamiento, pero entonces, puedo cometer el otro error. Creo que el páramo es un ambiente extremo donde las especies tienen resistencia al "stress", más que estrategias de competencia, pero no me cierro a su opinión.