

Citar como:

Monasterio, M. 1987. Estrategias adaptativas en rosetas gigantes de *Espeletia* en el ambiente periglacial tropical-andino. En: *Ecología de Tierras Altas, Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, Medellín, pp. 11-34.

ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS EN ROSETAS GIGANTES DE *Espeletia* EN EL AMBIENTE PERIGLACIAL TROPICAL – ANDINO

MAXIMINA MONASTERIO

Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes
Mérida, Venezuela

EL PARAMO DESERTICO EN EL AMBIENTE PERIGLACIAL

El Páramo Desértico se encuentra en el ambiente más extremo actualmente colonizado por *Espeletia*. La mayor área de este ecosistema tropical altiandino se distribuye en la Cordillera de Mérida, Venezuela, por arriba de los 4.000 m, y alcanza una elevación de 4.600 m, en el ecótono de los glaciares. En cambio en los páramos más húmedos de Colombia y Ecuador los ecosistemas desérticos de páramo no han sido aparentemente estructurados.

Según Tricart (1970), en los Andes de Mérida es posible fijar en alrededor de los 4.000 m el límite inferior de rasgos periglaciares netos. Este mismo nivel marca el límite entre dos zonas ecológicamente contrastantes: hacia abajo, el Piso Andino, el Altiandino hacia las cumbres (Monasterio, 1980). El Páramo Desértico, con sus características rosetas gigantes de *Espeletia* (Figura 1) constituye la formación vegetal más representativa de la zona altiandina, se extiende sobre un paisaje modelado por los eventos glaciales del Pleistoceno tardío que ha dejado los rasgos característicos de escultura y erosión glaciár, tales como valles glaciales, circos, escalones rocosos, rocas aborregadas, aristas, etc., rasgos que han sido analizados en el altiandino de Venezuela por Schubert (1976).

En la zona periglacial tropical es crucial la acción de las heladas en ciclos diarios de congelamiento-derretimiento, que promueven procesos específicos geomorfológicos y movimientos del suelo de profundas consecuencias ecológicas. Malagón (1981) analiza las características de estos suelos en Pico del Aguila a 4.118 m de altitud dentro del área de estudio. Este autor describe un manto móvil de solifluxión de un espesor de 7 cm, que migra fácilmente a lo largo de las fuertes pendientes que prevalecen en las grandes alturas. Precisamente este manto móvil, poroso e inestable, recibe los aquenios de *Espeletia*, y constituye su nicho germinativo. Es por ello que las plántulas tienen una baja



FIGURA 1: *Espeletia timotensis* a 4.200 m en el Páramo de Pico del Aguila, Sierra de la Culata, Foto Mario Fariñas.

probabilidad de sobrevivencia, ya que pueden ser barridas por el manto migrante de soliflucción. Estos aspectos han sido discutidos ampliamente en Monasterio (1983) pero queremos puntualizar aquí que el principal impacto de la ecología periglacial ocurre sobre la superficie del sustrato.

Pico de Aguila ($8^{\circ} 55''$ N) situado a 4.118 m de altitud es una estación típica del Páramo Desértico (Figura 2). Tiene una temperatura media anual de $2,8^{\circ}\text{C}$, con una precipitación de 869 mm distribuida en un patrón unimodal. Vemos que la isoterma anual es notable, pues la diferencia entre la temperatura media mensual es más baja en septiembre (1°C) y la más alta en abril ($3,7^{\circ}\text{C}$), es sólo de $2,7^{\circ}\text{C}$. Pero esta constancia relativa es la síntesis de estímulos térmicos contrastantes que se repiten diariamente en el ciclo de la temperatura o termoperiodismo diario.

La Figura 3 corresponde al análisis de un ciclo diario durante la época seca. A 150 cm la temperatura del aire tiene una oscilación diaria de $13,5^{\circ}\text{C}$ (11°C a $-2,5^{\circ}\text{C}$), en horas nocturnas la temperatura se mantiene por debajo de 0°C . A 10 cm en el aire los rangos de variación diaria son más extremos con una oscilación diaria de 17°C (12°C a -5°C). En horas nocturnas la temperatura a 10 cm es 2 a 3°C más baja que a los 150 cm. Los mayores contrastes sin embargo, ocurren en la superficie del suelo (Figura 3) donde se presentó una oscilación de 50°C (40°C a -10°C). Sin embargo, en la época húmeda los con-

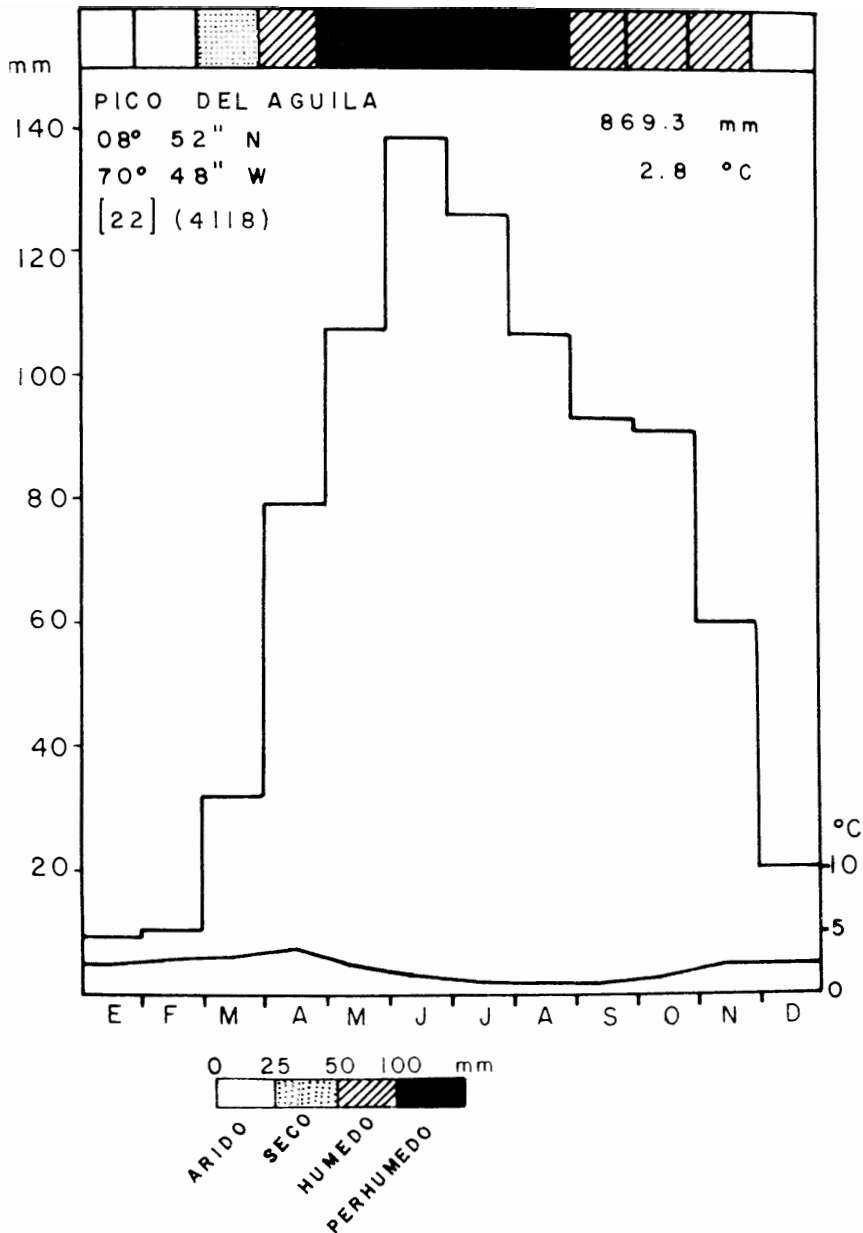
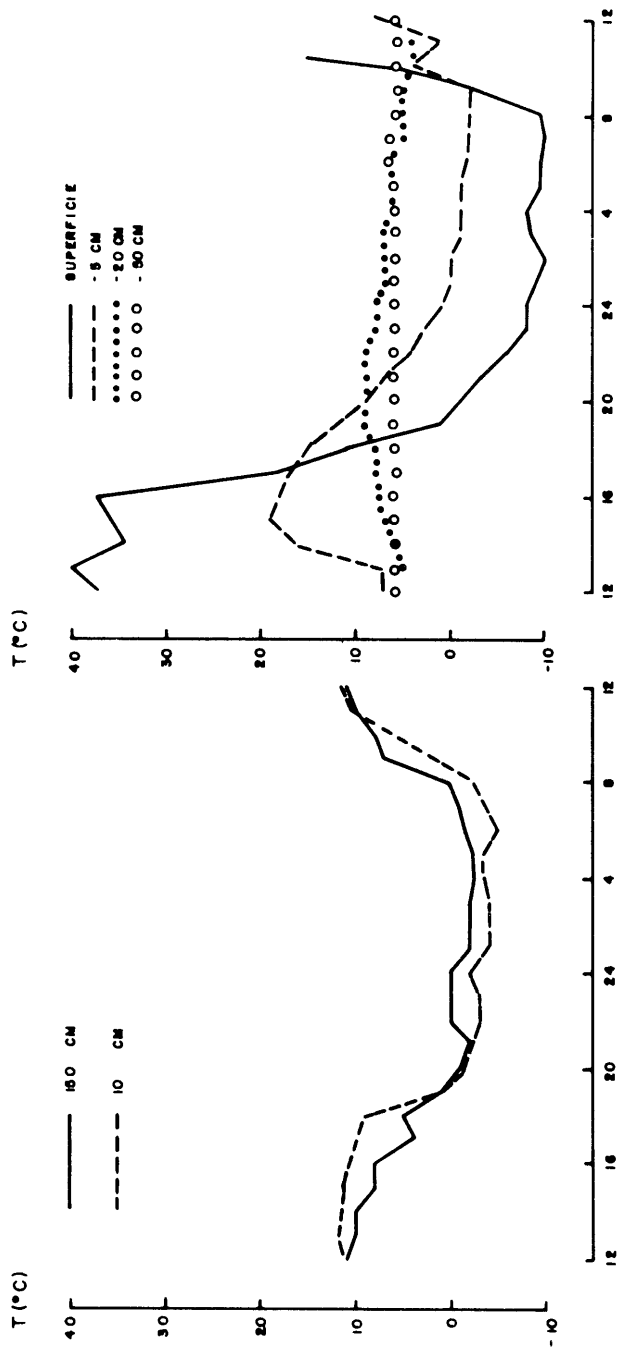


FIGURA 2: Climadiagrama de Pico del Aguila, localidad situada en la Sierra de la Culata, en pleno Páramo Desértico. Se indican las épocas hídricas contrastantes, desde condiciones ecológicamente áridas a prehúmedas.



(a)

(b)

FIGURA 3: (a) Marcha diaria de la temperatura del aire a 150 y 10 cm en un ciclo durante la estación seca. (b) Ritmo diario de la temperatura del suelo a distintos niveles de profundidad para el mismo ciclo. Mediciones correspondientes al 12-13 de enero de 1978. Páramo de Piedras Blancas.

trastes térmicos diurnos en todos los niveles del aire y en los de la superficie del suelo son notablemente menos contrastantes.

Tres especies de *Espeletia* han colonizado los hábitats periglaciales del Páramo Desértico: *E. timotensis*, *E. spicata* y *E. moritziana*: cada una de ellas es exclusiva de un determinado hábitat. *Espeletia timotensis*, a la cual nos referimos principalmente en este trabajo tiene la más amplia distribución ecológica y un rango altitudinal que se encuentra entre los 4.000 y los 4.600 m, ocupando los ambientes más frágiles como son los faldeos montañosos y las paredes de los circos con fuertes pendientes cubiertas por materiales coluviales finos.

En este trabajo presentaremos solamente algunos aspectos sobre la dinámica de crecimiento y reproducción en individuos de *E. timotensis*, tratando en la parte final de reconstruir la historia de su ciclo de vida en lo que concierne a la producción y reproducción. Estos resultados forman parte de un proyecto amplio sobre las *Espeletias* del Páramo Desértico donde se analizaron una serie de aspectos sobre la dinámica poblacional, crecimiento, producción, reproducción, descomposición, etc. Elementos claves en la interpretación de la estrategia global y el éxito ecológico de las rosetas gigantes del altiandino.

LA DINAMICA DE CRECIMIENTO Y REPRODUCCION EN *Espeletia*

Para la comprensión e interpretación global de las adaptaciones de *Espeletia* en las grandes alturas del trópico frío es de fundamental importancia conocer su dinámica, capacidad y modalidad de crecimiento, así como los presupuestos energéticos asignados a cada órgano o función. Iniciaremos este análisis con la discusión del modelo arquitectónico de *Espeletia* en este ambiente el cual nos da la clave para interpretar su dinámica de crecimiento y reproducción

Modelo Arquitectónico

Las tres especies de *Espeletia* que integran el Páramo Desértico, pertenecen al Modelo arquitectónico de Corner, definido por Halle, Oldeman and Tolimson (1978) como árboles monoaxiales con crecimiento indefinido e inflorescencias laterales. En concordancia con el Modelo de Corner *Espeletia timotensis*, *E. spicata* y *E. moritziana* tienen una estructura monocaula construida por un único meristema aéreo apical el cual es responsable del crecimiento de toda la biomasa vegetativa aérea (tronco y hojas de la roseta). El sistema radical es construido por una serie de yemas independientes. Las inflorescencias son laterales, producidas por yemas que se activan en su correspondiente fase fenológica en las axilas de las hojas jóvenes de la roseta. En conse-

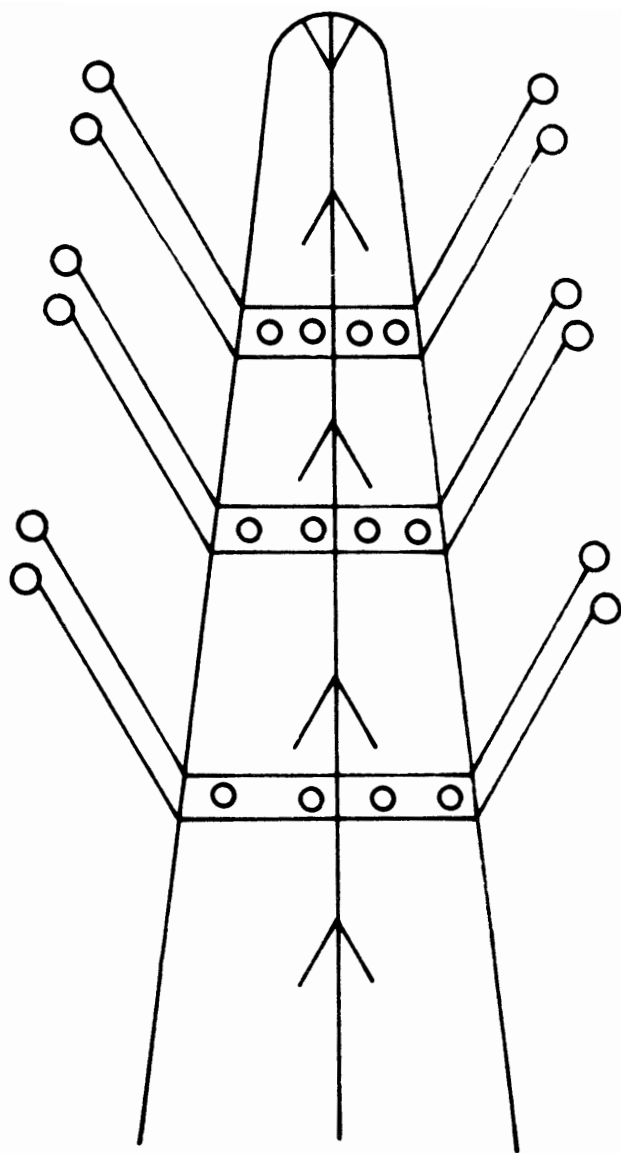


FIGURA 4: Modelo de Corner: árbol monocaule policárpico, correspondiente a todas las Espeletias del Páramo Desértico. Se caracteriza por el crecimiento continuo del tallo y la producción continua foliar, pero con eventos reproductivos escalonados a lo largo del tiempo.

cuencia el crecimiento es indeterminado ya que no se ve interrumpido por la reproducción y las especies son Policárpicas. El crecimiento en longitud del tronco y la producción de hojas son hechos continuos y sincronizados entre sí: esto, se evidencia en los troncos desnudos de *Espeletia* por la presencia de un retículo uniforme de cicatrices foliares. En estas especies no hay abscisión foliar, las hojas permanecen insertadas en el tronco y se descomponen muy lentamente a lo largo del ciclo de vida de cada individuo, formando una envoltura de hojas marcesens hasta su base. El tronco toma una apariencia varias veces más gruesa que el espesor del tallo real y adquiere un aspecto columnar. El Modelo de Corner de las Espeletias del Páramo Desértico está ejemplificado en la Figura 4. Otros elementos asociados con esta arquitectura se encuentran sintetizados en la Tabla 1.

TABLA 1

ALGUNAS CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS Y DEL CICLO DE VIDA DE LAS ESPELETIAS DEL PARAMO DESERTICO

ESPECIE	Tamaño adultos (m)	Crecimiento anual / tronco (mm)	Duración estimada ciclo/vida (años)	Promedio de hojas por roseta	Tamaño de hojas larg. anch. (cm)	Largo de inflorescencias (cm)	Promedio de capítulos por inflorescencias (cm)	Diámetro de los capítulos (cm)
<i>E. timotensis</i>	2 – 3	15	170	240	50 x 3,5	110	11	3,5 a 4
<i>E. spicata</i>	1,5 – 2,5	20	130	590	35 x 2	80	22	2 a 2,5
<i>E. moritziana</i>	0,5 – 1	15	70	264	45 x 2	55	1	4 a 6

Biomasa y alocación de Energía

El Modelo arquitectónico de *Espeletia* en el Páramo Desértico refleja la alocación de la energía disponible para cada órgano o función. De este modo, Modelo arquitectónico y patrones energéticos están estrechamente acoplados.

Es de gran interés conocer cómo los individuos que crecen en ambientes periglaciales bajo condiciones de "stress" alocan sus recursos para diferentes funciones, y debemos también analizar si estos patrones de distribución constituyen "decisiones" exitosas que maximizan su valor adaptativo en este ambiente. La proporción de la biomasa alocada entre los órganos aéreos y subterráneos, a las estructuras vegetativas y reproductivas, a los órganos asimiladores y a las estructuras de crioprotección, son particularmente indicativas en este contexto.

Las tres especies de *Espeletia* en el Páramo Desértico tienen el mismo patrón de distribución de sus recursos bioenergéticos, y sólo

pequeños rasgos distinguen una de otra. La Figura 5 representa el caso de individuos de tamaño intermedio de *E. timotensis*. Los valores, en calorías, de varias partes de la planta se presentan en la Tabla 2. Algunos puntos claves para puntualizar son:

- La biomasa aérea acumula una gran proporción del total de calorías (96.6%); en contraposición, la biomasa subterránea representa sólo el 3,4%.
- Dentro de los órganos aéreos, la alocaión de energía favorece a las hojas (79,27) sobre las estructuras reproductivas (inflorescencias, capítulos, aquenios: 11,3%), mientras que sólo el 4,4% es asignado al tallo.

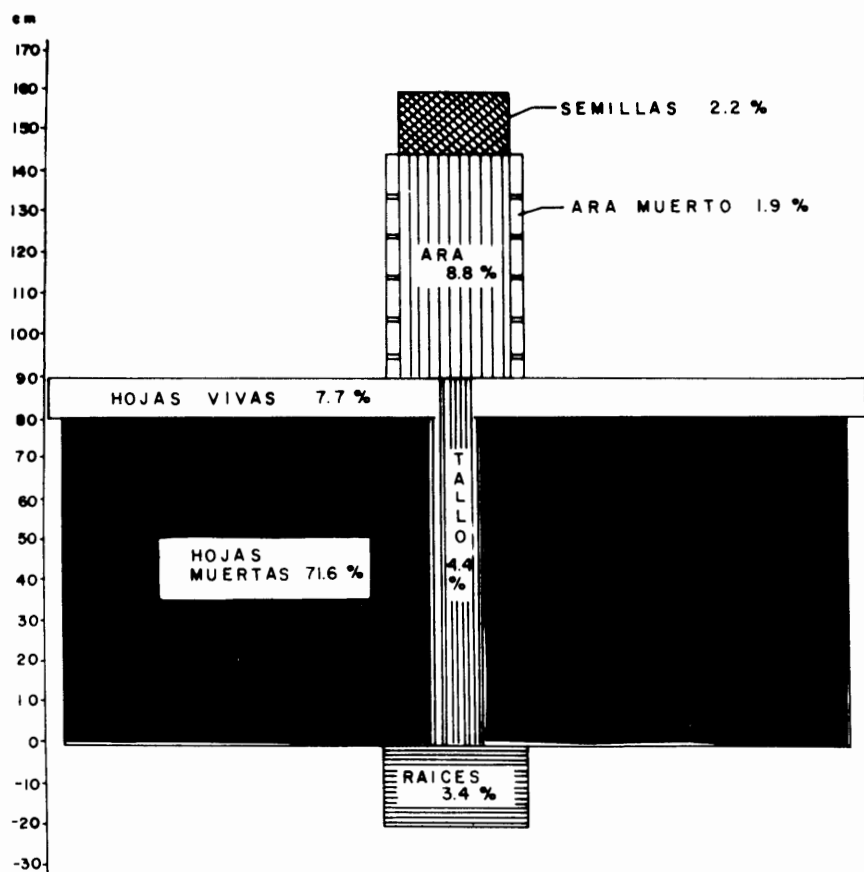


FIGURA 5: Alocaión de biomasa, (%) en calorías, hacia diferentes órganos de *Espeletia timotensis*. Cada valor es la media de diez muestras correspondientes a diez individuos adultos.

TABLA 2

VALORES CALORICOS POR GRAMO DE DIFERENTES ESTRUCTURAS EN *Espeletia timotensis* (CADA VALOR ES LA MEDIA DE 10 MUESTRAS CORRESPONDIENTES A 10 INDIVIDUOS ADULTOS)

HOJAS VIVAS:		Kcal/g
Hojas del banco:		4,2
Hojas juveniles:	(14 – 28 cm ²)	4,1
	(28 – 56 cm ²)	3,9
	(56 – 84 cm ²)	4,5
Hojas adultas:	(84– 98 cm ²)	4,5
Hojas maduras:	(98 – 130 cm ²)	4,5
Hojas pre-senescentes:	(130 – 140 cm ²)	4,9
Hojas senescentes:		4,7
Hojas muertas:		4,4
TALLO:		
Corteza		4,7
Médula		4,3
RAICES:		4,9
ORGANOS REPRODUCTIVOS:		
Inflorescencias		4,4
Capítulos		4,7
Aquenios		4,9

Biomasa máxima por planta (g): 8.441,91.

Biomasa máxima por planta (Kcal): 38.339,5.

Producción foliar estimada por año (Kcal): 3.150.

- La mayor parte de la energía acumulada en las hojas corresponde a las hojas muertas (61,3%), las hojas verdes sólo contienen 17,97% del total de energía almacenada.
- Es interesante puntualizar la escasa inversión de estos árboles monocaules para enraizamiento y soporte: sólo el 7% del total de la energía. Dada la naturaleza inestable del sustrato, el sistema radical debe ser altamente eficiente para anclar la planta, así como el tallo es indudablemente muy eficiente en sostener la cuantiosa masa de hojas vivas y muertas y el conjunto de las estructuras reproductivas.
- Es evidente que *E. timotensis* asigna la mayor parte de su energía a las estructuras fotosintéticas, pero la mayor proporción se encuentra sobre la planta, como necromasa alrededor del tallo. Este material muerto adherido al tronco juega un papel importante en la transferencia de nutrientes a partir de las hojas marchitas y en descomposición, hacia los tejidos en crecimiento activo (Monasterio, 1980). Además, la cubierta de hojas muertas actúa como un aislante de los tejidos vivos del tallo, dando protección contra las bajas temperaturas y regulando el balance hídrico (Goldstein and Meinzer, 1983).

Una primera conclusión general que puede extraerse de este patrón de alocaión de energía, es que la energía producida a lo largo del ciclo de vida de las Espeletias del Páramo Desértico se acumula no sólo en sus órganos de crecimiento aditivo, como el tallo y las raíces, sino también y principalmente, en la cubierta de hojas muertas que envuelve al tallo, en un lentísimo proceso de descomposición. La única energía dispersada por estas plantas es la que forma parte de sus estructuras reproductivas, principalmente los aquenios, ya que las inflorescencias viejas permanecen adheridas al tronco por un tiempo relativamente largo.

La inversión en reproducción es relativamente alta (11%), sobre todo si consideramos que estos valores representan sólo un evento reproductivo del ciclo de vida de un individuo, en el presupuesto energético analizado. Sin embargo, una parte sustancial de la energía alocada a la reproducción sexual se invierte en estructuras reproductivas auxiliares (8,8%) mientras que los aquenios representan sólo el 2,2%. En este sentido, la mayor parte del esfuerzo reproductivo se vuelca en estructuras que protegen a las flores, o se invierte en un gran crecimiento de las inflorescencias, las cuales se disponen en niveles microclimáticos más favorables para la polinización y para evadir las heladas. Una consideración final sobre este tema que debemos tener en cuenta para retomarlo más adelante se refiere a si la energía acumulada en un momento dado del ciclo de vida de los individuos de estas especies, constituye una aproximación bastante buena del total de energía alocada a las distintas partes durante todo su ciclo de vida. Sería necesario evaluar

en qué grado la energía de alocación en un momento dado, sumaría el conjunto de la historia del individuo, ya que además de aquellos órganos de crecimiento aditivo que acumulan biomasa, tales como el tallo y la raíz, todas las hojas producidas por un individuo, así como una parte de los ejes florales, permanecen adheridos al tallo hasta su muerte.

La Dinámica del Crecimiento Vegetativo

Las rosetas siempre verdes y con actividad continua presentan el mismo aspecto en cualquier época del año la composición de la roseta siempre parece uniforme, no detectándose a simple vista cambios ostensibles en valores de cobertura y biomasa. En esta parte del trabajo, analizaremos la roseta como una población de partes, considerando el número de hojas presentes en cualquier momento del año, los ritmos de despegue foliar, expansión y muerte, tanto en la época seca como en la época húmeda, así como las tasas de crecimiento foliar y el tiempo de recambio de la roseta.

El principal problema consiste en detectar si a pesar del crecimiento continuo que caracteriza a estas especies, se presenta una diferencia en ritmicidad asociada con las estaciones hídricas acopladas con los cambios ambientales que éstas conllevan, o si por el contrario predomina una constancia casi absoluta, en cuyo caso la dinámica del crecimiento presentaría una ritmicidad endógena.

La Estructura Demográfica de la Roseta

Si analizamos la roseta como un todo compuesto por unidades modulares: las hojas, es posible aplicar un enfoque demográfico a este conjunto. El conocimiento de la estructura demográfica de las hojas provee información útil para interpretar la dinámica del crecimiento foliar y el tiempo de recambio de la roseta.

La Figura 6 representa la estructura demográfica de la roseta de *E. timotensis* en función de la superficie foliar, que en esta especie, de acuerdo con nuestros datos, tiene un 100% de correlación con el largo de la hoja. Dos máximos se presentan en la distribución de frecuencias; el primero y más pronunciado corresponde a las unidades no expandidas que se encuentran en lo que hemos llamado el banco de hojas (0–14 cm²). Este máximo es seguido por una inflexión conspicua que corresponde a hojas jóvenes de tamaños intermedios: 28–42, 42–56, 56–70 y 70–84 cm², ya en sus últimas fases de crecimiento y desarrollo. La última clase corresponde a hojas viejas pero todavía vivas. Este incremento en área foliar se corresponde con la disposición de las hojas, desde el centro hasta el borde de la roseta.

REPARTICION DEL PESO SECO POR CLASES DE TAMAÑO EN LA ROSETA.

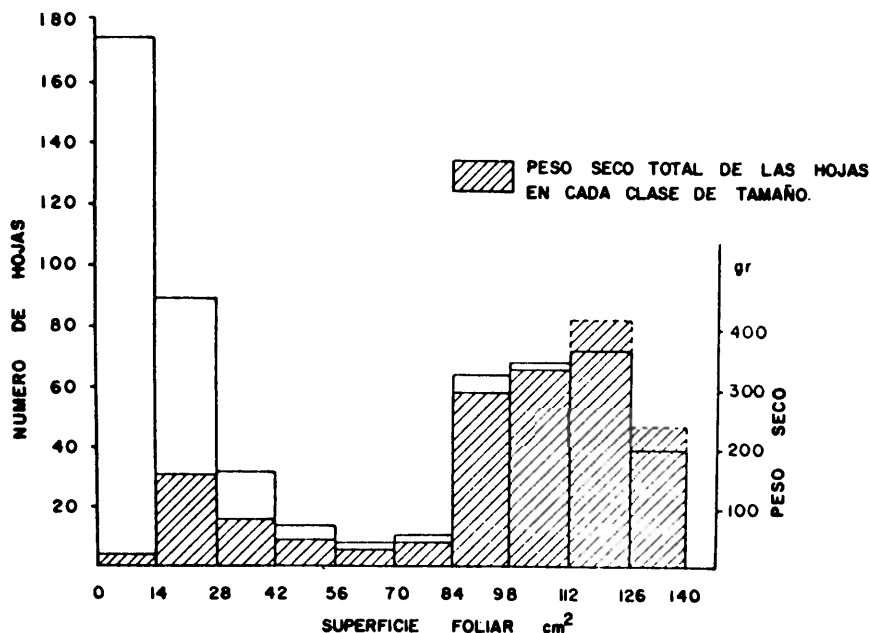


FIGURA 6: Estructura demográfica de la roseta de *Espeletia timotensis*. Se representa la repartición de la población de hojas en función de las clases de superficie foliar. Asimismo, la relación entre superficie foliar y peso seco.

La visión estática de la roseta, tal como se presenta en la Figura 6, necesita para su interpretación del análisis de cada clase de área-foliar en el proceso productivo. En la Figura 6, se indica el peso seco de las hojas, correspondiente a cada clase-tamaño. En este ejemplo, el peso seco total del conjunto de hojas vivas de la roseta alcanzó 1665 g, mientras que el banco de hojas, con 174 unidades, sólo pesa 8,5 g, o sea 0,33% del peso total. El banco de hojas no está en contacto con el ambiente externo, sus unidades no fotosintetizan; son de color blanco-amarillo y poseen un crecimiento mínimo, permaneciendo en un estado cercano a la latencia o reposo. De acuerdo con este hecho, las hemos asimilado a un banco o reservorio de recursos foliares. Estas hojas muy inmaduras se comportan como consumidores e importadores de recursos a partir del resto de la planta.

En la parte externa de la roseta, la clase de 14–28 cm² que corresponde a las hojas más recientemente expandidas, las que todavía se comportan como consumidores, su color se torna amarillo pálido. En

las siguientes clases, hasta el tope de 84 cm² de área foliar, ocurre un proceso gradual y transicional de unidades consumidoras a productoras. Pero al unísono de la asimilación, el crecimiento y la elongación foliar constituyen los procesos más conspicuos de esta etapa. El tiempo de residencia de cada una de estas clases es muy breve.

El segundo máximo, 84–126 cm², corresponde a hojas en el óptimo de su proceso de asimilación, los más eficientes productores de la roseta, de color gris-verdoso. Su crecimiento se hace más lento; el tiempo de residencia se incrementa, y estas hojas, asimiladoras por excelencia, alcanzan su óptimo y se estabilizan. En la Figura 6, el peso seco de las hojas en las clases desde 84 a 126 cm² totaliza 1.050 g, lo cual representa el 63% del peso total de la roseta. La última clase alcanza el tamaño tope; el crecimiento se ha terminado, y aparecen los primeros signos de marchitamiento. Es una clase frágil, pero el proceso asimilativo continúa activo.

Ciclo de Vida de las Hojas

En la Figura 7 se muestra el ciclo de vida de las hojas de *E. timo-tensis*, las medidas de longitud foliar se inician con una cohorte de hojas a partir del momento de la expansión foliar desde el banco de hojas. En las etapas iniciales las hojas miden entre 7 a 10 cm de longitud y el crecimiento en longitud sólo alcanza 1 mm/día, con un incremento gradual hasta una tasa máxima de 2,5 mm/día. Durante los seis primeros meses, la curva que representa tasas de crecimiento muestra una fuerte pendiente. En este período las hojas crecen 40 cm en longitud hasta alcanzar su máximo tamaño: 50 cm. Las tasas máximas de crecimiento se encuentran asociadas con áreas foliares entre 45 y 100 cm², es decir, las tasas mínimas con áreas cercanas a su tamaño tope. Correlaciones entre largo, área y peso seco, fueron obtenidas para, aproximadamente, 500 hojas. En la Figura 7, al inicio de las medidas, las hojas recientemente expandidas tienen un peso seco de 0,68 g. Después de siete meses de crecimiento y asimilación, alcanzan el peso tope de 6,29 g por hoja, o sea un incremento en peso del orden de 6 gramos.

El tope en el tamaño y peso se alcanza siete meses después del inicio del despegue. Luego, las hojas permanecen en su apogeo funcional durante 14 o 15 meses consecutivos; los primeros signos de senescencia aparecen 22 meses después del despegue. Las cohortes que analizamos a partir de noviembre de 1978, mostraban, dos años más tarde, signos evidentes de marchitamiento, pero sus partes basales todavía estaban activas. Por lo tanto, el ciclo de vida de las hojas de *E. timo-tensis* a partir de su despegue desde el banco de hojas y su incorporación a la roseta externa, es, por lo menos, de 20 meses de actividad óptima. Tenemos que considerar además, en la longevidad de las hojas el período que permanecen en el banco como primordios y hojas in-

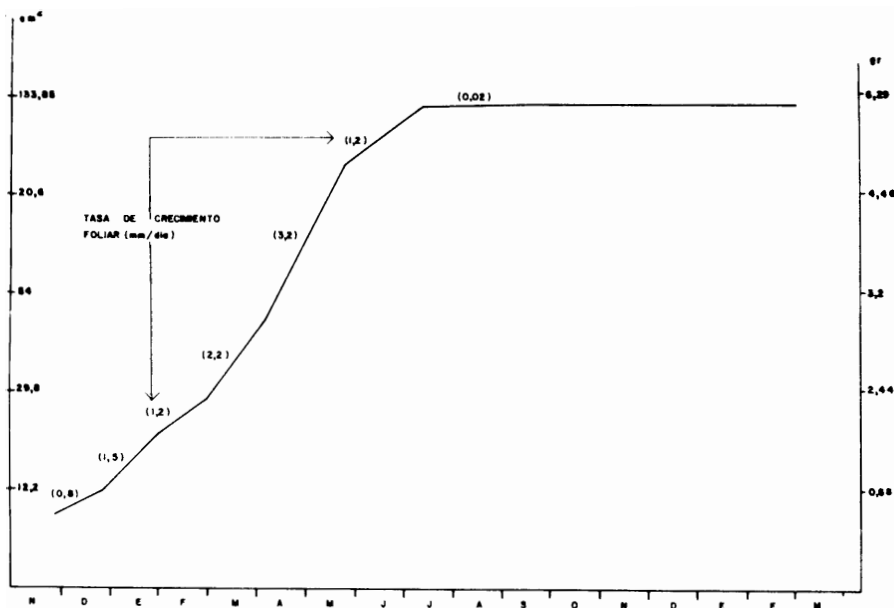


FIGURA 7: Ciclo de vida de las hojas de *E. timotensis*, correspondientes a una cohorte de unidades foliares desplegadas en noviembre de 1978. Se indican las tasas de crecimiento en las distintas etapas de desarrollo. Así mismo, se correlaciona en este gráfico la longitud con la superficie foliar y su peso seco correspondiente.

maduras. Esto ha sido estimado en 1,4 años. De este modo, el ciclo de vida total de las hojas de esta especie sería superior a tres años.

Ciclo de Vida de las Hojas y Estructura Demográfica de la Roseta

El análisis de las tasas diferenciales de crecimiento a lo largo de las distintas secuencias de desarrollo en el ciclo de vida de las hojas de *E. timotensis*, nos permite interpretar la estructura demográfica de la población foliar de la roseta. ¿Por qué hay acumulación de unidades foliares en el banco de hojas y en las hojas adultas? ¿Por qué hay escaso número de hojas en etapas intermedias de desarrollo? La estructura demográfica puede interpretarse por la dinámica de crecimiento de sus hojas componentes.

Si comparamos las Figuras 6 y 7, vemos que las tasas de crecimiento pequeñas implican acumulación de hojas de un determinado tamaño, mientras que una tasa de crecimiento elevada, como la que caracteriza a las hojas juveniles, trae como consecuencia un rápido pasaje de las hojas a otras clases de tamaño.

Tasas de crecimiento durante las épocas Seca y Húmeda

El crecimiento foliar parece depender de dos tipos diferentes de factores. Algunos son de naturaleza ontogenética y se correlacionan con el estado de desarrollo alcanzado por cada hoja. Otros están en relación con las estaciones hídricas. Las tasas de crecimiento corresponden a hojas jóvenes: 14–30 cm de largo en *E. timotensis* (Figura 7 y Tabla 3).

TABLA 3

**TASAS DE CRECIMIENTO FOLIAR DE *Espeletia timotensis*
EN LA ESTACION SECA Y LA HUMEDA PARA LAS DIFERENTES
CLASES DE TAMAÑO.
MEDIAS Y ERRORES PARA 26 HOJAS DE TRES INDIVIDUOS**

Clase de tamaño (cm)	Tasa de crecimiento (mm/día)	Epoca seca	Epoca húmeda
6 – 13		1.51 ± 0.15	————
13 – 21		1.72 ± 0.16	————
21 – 29		1.93 ± 0.14	3.11 ± 0.29
29 – 36		1.83 ± 0.2	2.12 ± 0.29
36 – 43		0.56 ± 0.09	0.52 ± 0.12
43 – 50		0.11 ± 0.02	0.20 ± 0.04

Tiempo de Recambio de la Roseta

Mediciones en períodos prolongados (tres años) de la expansión foliar, fueron realizados para conocer el número total de hojas expandidas por unidad de tiempo durante diferentes estaciones del año. Varios individuos de cada especie fueron marcados, contando a intervalos mensuales el número total de hojas expandidas. Definimos tiempo de recambio de la roseta como el tiempo empleado por cada especie para renovar todo el follaje de la roseta.

En la figura 8 puede verse que el número total de hojas incorporadas a la roseta durante dos años consecutivos en *E. timotensis* fue de

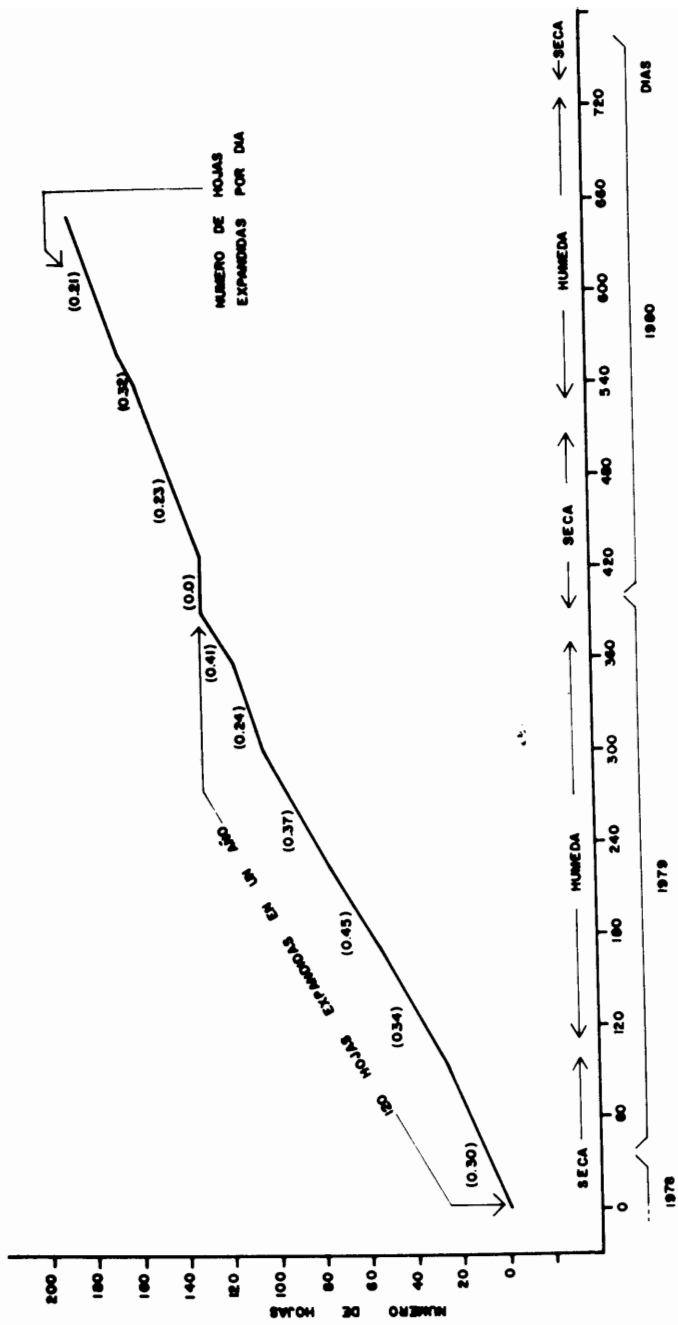


FIGURA 8: Dinámica de la producción foliar en *Espeletia timotensis* a lo largo de las estaciones hídricas. El tiempo de recambio de la roseta para esta especie fue calculado en 24 meses.

240. La tasa media de expansión foliar en esta especie es de 0,3 hojas/día, o sea que, aproximadamente, cada tres días se despega una hoja desde el banco hacia la roseta externa.

Si comparamos las tasas de expansión durante la época húmeda y la seca, vemos que las diferencias no son significativas. Así, de las dos mayores tasas de expansión anotadas, una se presentó en la época húmeda (0,41 hojas/día) y la otra en la época seca (0,49 hojas/día). De los dos valores más bajos alcanzados uno se presentó en la época seca (0,23 hojas/día), el otro durante la estación húmeda (0,21 hojas/día)

El promedio de las hojas expandidas por año fue de 120; las variaciones individuales no son estadísticamente significativas. El tiempo de recambio de la roseta para *E. timotensis* fue de aproximadamente 24 meses y constituye el tiempo más largo de recambio determinado en las tres especies. El tiempo más corto de recambio de la roseta es el de *E. spicata*, aproximadamente de 13 a 14 meses.

Comparando las tres especies, podemos ver que *E. timotensis* tiene la mayor longevidad, seguida por *E. spicata* y luego *E. moritziana* (ver Tabla 1). Así, las especies más longevas tendrían ritmos más largos de renovación, expresándose la longevidad, no sólo por la longitud del ciclo de vida de sus individuos, sino también por una renovación de tiempo más largo de todos sus órganos, como hemos confirmado al analizar aspectos de la reproducción (Monasterio, 1983).

PRODUCCION VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA A LO LARGO DEL CICLO DE VIDA

La producción biológica de *E. timotensis* se distribuye entre varios componentes. Unos corresponden a la biomasa que se adiciona a lo largo del ciclo de vida de la planta como lo son el tronco y las raíces, aunque en este último caso una fracción de la producción —las raicillas— se debe descomponer en un tiempo relativamente más breve. Los otros componentes de la producción son las hojas, que para esta especie vemos que tienen una duración de vida del orden de 2,5 años. Por último debemos considerar los elementos del aparato reproductivo.

Es interesante precisar la energía alocada a cada órgano o función a lo largo de su ciclo de vida y compararla con la distribución de la biomasa (en términos energéticos) presente en un momento dado.

Producción de Raíces y Tallo

Ya que la biomasa de las raíces y del tronco se acumula a lo largo de la vida de los individuos, podemos estimar la producción anual de las

raíces y del tronco relacionando su peso al tamaño de la planta, ya que existe una relación lineal entre altura del tronco y edad (Monasterio, 1986).

La velocidad de crecimiento del tronco (15 mm/año, Tabla 1), fue medida por diferentes métodos: marcando individuos y midiéndolos a lo largo de más de 10 años consecutivos y contando sobre individuos muertos todas las cicatrices foliares, o sea el número de hojas producidas a lo largo de su vida. Para un individuo en particular cuyo tronco medía 121 cm llevaba las improntas de 8.500 hojas. Como hemos analizado previamente, el número de hojas que se despliega por año es de 120, por lo que podemos concluir que la edad de este individuo está entre 70 y 80 años.

Los valores indicados en la Tabla 4 muestran que la biomasa producida por el tronco y las raíces en un año es del orden de 20 g/año para individuos entre 10 y 20 cm, de 25 g/año para los comprendidos entre 20 y 40 cm, de 30 g/año para los de alturas entre 40 y 60 cm. Un individuo muy grande de 236 cm (160 años) totaliza una producción media de 55 g/año, mientras que una planta de 121 cm (80 años), no presente en la Tabla 4, tenía un tronco y raíces que pesaban 5.000 g constituyendo una producción de 62 g/año como media.

Esto parece indicar que la producción del tronco y raíces primero aumenta netamente con la edad/tamaño de la planta pero decrece en sus últimos años.

Podemos admitir que en individuo adulto cuya altura corresponde a la media de la población (tronco entre 70 a 100 cm), la producción de las raíces y del tronco es de 40 g/año. Este valor tiene que ser controlado tomando una muestra mucho más grande de individuos.

Producción de Hojas

En el punto 2 discutimos el crecimiento y la duración del ciclo de vida de las hojas en las rosetas de *E. timotensis*, así como el número de hojas producidas por día en individuos adultos. Estrada (1983) analiza esta misma producción en individuos juveniles. De ello podemos concluir que la tasa de renovación de las hojas es casi constante en un individuo determinado a lo largo del año pero que varía significativamente con la edad de la planta pasando de 0,2 a 0,3 hojas/día para individuos adultos a valores muy bajos, 0,05 a 0,08 hojas/día en individuos juveniles.

Si consideramos el peso medio de las hojas (entre 5 a 6 g de materia seca) la tasa de renovación indica una producción de $0,2 \times 365 \times 5,5$ o sea 400g/año para un individuo adulto de talla mediana. En cam-

TABLA 4

PESO DE DIVERSOS ORGANOS EN INDIVIDUOS
DE *Espeletia timotensis*

Especimen No.	Altura del tronco	Peso (en gramos de materia seca)							
		Tronco	Raíces	Inflorescencias	Banco de hojas	Roseta	Hojas muertas	Hojarasca en pie	
6	10	39,5	39,5	203,0		438,7	307,5	1	277
2	15	105,2	32,2	33,2		390,8	242,5		818
17	16	87,3	114,5	628,5	459,0	550,8	773,6	2	431
14	18	72,1	52,8	354,0	278,2	443,1	296,0	1	450
10	20	200,2	104,0	300,0	181,5	427,9	529,6	4	380
15	20	207,8	108,5	649,0	287,7	664,4	427,5	2	931
5	25	179,5	174,6	322,3		837,7	449,6	3	530
8	25	184,6	113,5	880,0	175,0	1099,4	1440,0	5	380
7	25	351,5	215,9	228,5		857,6	889,5	5	452
4	32	407,7	133,5	70,6		782,1	959,0	4	000
16	35	365,6	401,5	699,5	376,7	1065,7	1023,0	6	420
11	40	597,9	249,2	255,0	155,8	461,3	506,8	5	420
9	46	712,2	195,5	376,3	228,8	780,1	726,4	7	820
12	53	598,4	204,0	329,2	210,0	478,2	338,8	7	880
13	54	502,1	256,8	500,0	276,0	1185,6	1960,0	7	900
3	56	713,5	533,0	869,8		613,5	732,8	7	511
1	236	7247,0	1358,0	287,8		865,2	633,4	35	750

bio en los juveniles la producción es notablemente inferior, 0,08x365x5 o sea 146 g/año.

Se obtiene igualmente una estimación de la producción considerando globalmente la tasa de renovación de la roseta y su biomasa. La Tabla 4 indica el peso seco medio para un cierto número de rosetas correspondientes a individuos de tamaños en general pequeños.

Si consideramos sólo los individuos cuyo tronco es superior a 30 cm de altura, podemos constatar que el peso medio de una roseta es del orden de 840 g lo que corresponde a una producción de 420 g/año, teniendo en cuenta que el tiempo de renovación de la roseta de *E. timotensis* es del orden de dos años. Este valor confirma las estimaciones discutidas anteriormente.

Producción de las Estructuras Reproductivas

En *Espeletia* es posible reconstruir los eventos reproductivos que han sucedido en la vida de un individuo por el análisis de las trazas

2,39 m

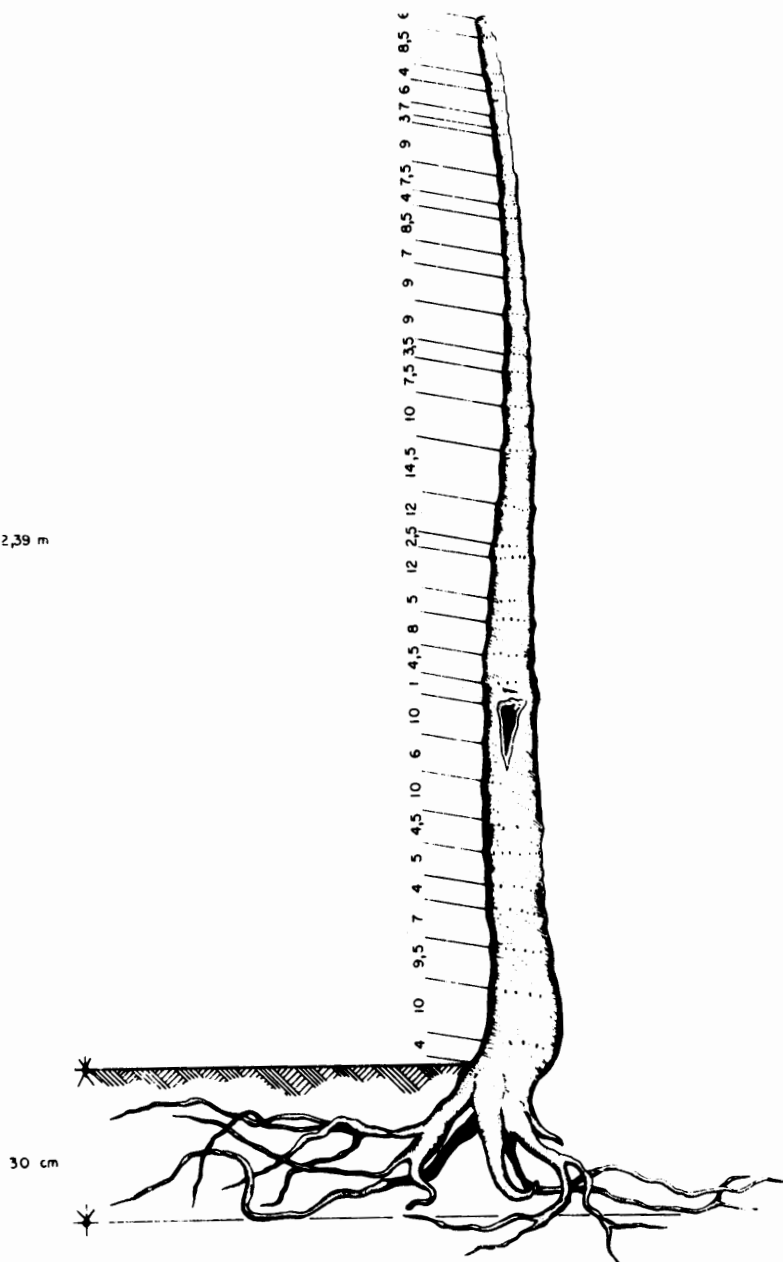


FIGURA 9: La figura representa el tronco de un individuo adulto de *Espeletia timotensis* donde se señalan las trazas de los eventos reproductivos acaecidos a lo largo de su ciclo de vida (34 eventos). Así mismo, se indica la distancia entre las huellas sucesivas de cada floración

que deja sobre el tronco el aparato reproductor: se puede determinar así el intervalo entre reproducciones sucesivas. La Figura 9 representa el tronco de un individuo que mide 239 cm de altura y sobre el cual se han conservado las trazas indicativas de 34 ciclos reproductivos.

De la Figura 9 podemos extraer que la reproducción comienza a una edad precoz, hecho ya observado en el campo. Además, los intervalos de tiempo entre eventos reproductivos son muy variables a lo largo del ciclo de vida de los individuos. Si recordamos que el tronco de *E. timotensis* crece aproximadamente 15 mm/año, vemos a partir de las distancias entre las trazas, que los dos primeros ciclos reproductivos están espaciados dos años entre sí; seguidamente se presentó un intervalo de 6 a 7 años de esterilidad, luego una nueva floración tiene lugar, seguida por otro intervalo estéril del mismo orden que el precedente hasta llegar a otra nueva traza reproductiva.

La Figura 9 muestra que el individuo analizado ha pasado por períodos de alta fecundidad, con ciclos reproductivos muy cercanos, y fases vegetativas prolongadas que pueden llegar a diez años de esterilidad.

En otro individuo de *E. timotensis*, de 121 cm de altura del tronco, han sido de la misma forma detectados los ciclos reproductivos a lo largo de su vida (Tabla 5). Para cada ciclo el tronco conserva las trazas donde estuvo la inserción de cada inflorescencia. Como se conoce también el número medio de capítulos por inflorescencia y la media de flores y aquenios en cada capítulo, se puede hacer una estimación de las diversas producciones de reproducción a lo largo de la vida de la planta. La Tabla 5 indica así, además, de la distancia entre estos dos eventos reproductivos sucesivos (2da columna), el número total de ejes o inflorescencias (3ra columna) y en las columnas siguientes el número estimado de capítulos y aquenios así como el peso seco total correspondiente.

Hemos detectado también, en este individuo, en la base del meristema apical, la preformación de dos futuros ciclos reproductivos (No. 17 y 18).

El peso total de las cosechas reproductivas, 8.234 g, corresponde a 16 ciclos, o sea que cada ciclo implica una producción media de 515 g de materia seca. Esta producción se ha extendido en el individuo estudiado a lo largo de 80 años (edad estimada de un individuo de *E. timotensis* cuyo tronco mide 121 cm), lo que significa una producción anual media de 103 g, casi 9 g para los aquenios y 94 g para las estructuras reproductivas auxiliares.

TABLA 5

EVENTOS REPRODUCTIVOS A LO LARGO DEL
CICLO DE VIDA DE UN INDIVIDUO DE *E. timotensis*.

No. de Eventos reproductivos	Distancia en el tronco entre cicatrices reproductivas suces. (cm)	No. de Inflorescencias	No. estimado de capítulos	No. estimado de achenios	Peso cosecha de achenios (g)	Peso inflorescencia (g)	Peso total Aparato re. (g)
1		3	33	9.647	5,4 g	76,3	81,7
2	4	2	22	6.358	4,7 g	50,90	55,6
3	13	20	220	63,580	47,68 g	509,0	556,68
4	7	25	275	79.475	59,6	636,25	695,85
5	3	10	110	31.790	23,8	254,5	278,3
6	8,5	29	319	92,191	69,1 g	738,05	807,15
7	8,0	8	88	25.432	19,0 g	203,60	226,60
8	7,5	19	209	60.401	45,3	485,55	530,85
9	9,0	10	110	31.790	23,8	254,5	278,3
10	6,0	18	198	57,222	42,9	458,10	501,0
11	8,0	24	264	76.296	57,2	600,80	658,0
12	11,5	26	286	82,654	61,9	661,70	723,60
13	11,5	29	319	92,191	69,1	738,05	807,15
14	11,0	35	385	101,265	75,94 g	890,75	966,69
15	6,0	26	286	82,654	61,9	661,70	723,60
16	4,5	12	132	37.148	41,86	305,40	347,26
17 *	3,0						
18 *	1,5						
Totales	124	290	3.566	929.794	709,18	7.525,15	8.234,33

Se analiza la frecuencia reproductiva por la distancia en el tronco de las cicatrices foliares. Se hace un estimado de cada cosecha reproductiva contando las improntas de cada eje floral en el tallo. Los datos sobre número de capítulos por eje, número de semillas por capítulo y peso de ambos son de Azócar y Monasterio (sin publicar).

(*) 17 y 18 son eventos en proceso de formación.

REPARTICION DE LA PRODUCCION ENTRE LOS
DIVERSOS ORGANOS DE LA PLANTA

El estudio relativamente completo realizado sobre el especimen que acabamos de describir permite comparar las biomásas totales alocadas a cada órgano de la planta a lo largo de su ciclo de vida, y permite definir además el esfuerzo reproductivo.

La porción que se distribuye en los órganos permanentes como son el tronco y las raíces representa 5.000 g sobre los 74.300 g producidos, o sea menos del 7% del total, contra 61.000 g (82%) para las hojas, que

constituyen los órganos de vida relativamente breves en la planta (2 a 3 años).

En los 5.000 g, de los órganos permanentes, las raíces no constituyen sino un cuarto aproximadamente, en el tronco la mayor proporción la constituye la médula, su peso de materia seca es el doble que el asignado a la corteza. Este hecho es de gran importancia en una especie en la cual la médula juega un papel importante como reservorio de agua, sobre todo es esencial en la época seca.

Por otro lado la producción media anual de órganos reproductivos representa en el individuo estudiado 8.200 g (11%) de la producción global y 12% de la producción de órganos no permanentes. Sobre estos 8.200 g, la mayor parte, 7.525 g, corresponden al aparato reproductivo auxiliar (ARA), inflorescencias, pedúnculos y capítulos, mientras que los aquenios, con 709 g, no constituyen más que 0,9% del total de la producción anual de la planta.

Si consideramos un lapso grande a lo largo del ciclo de vida, la energía alocada a la reproducción es sensiblemente proporcional a la que corresponde al aparato fotosintético y a la que es invertida en el tronco y las raíces. Pero sólo estos dos últimos órganos adicionan la materia orgánica producida, en cambio las hojas y los órganos reproductores, en los cuales la descomposición aunque es muy lenta, empieza al cabo de dos o tres años. Se comprende que en estas condiciones la relación entre las fitomasas de los diversos órganos presentes en un tiempo dado sobre la planta varíen, aunque lenta, continuamente.

El tronco está prácticamente ausente durante los primeros años de la vida, pero durante esta época la roseta representa una biomasa importante. El tronco va a incrementarse con el tiempo en relación con las hojas vivas pero en menor medida con las hojas muertas, ya que éstas también se acumulan. Del aparato reproductor, sólo una fracción, la que permanece adherida al tronco, se acumula, de manera que su importancia en relación con el tallo disminuye también. Estas observaciones muestran que el esquema de la Figura 5, es válido sobre todo para un período de la vida de *E. timotensis*, el que corresponde a una edad mediana (altura del tronco entre 100 a 150 cm), pero constituye una interesante aproximación de la alocación de recursos a lo largo del ciclo de vida de un individuo.

En *E. timotensis* por el carácter aditivo de algunos órganos (tronco y raíces) y la acumulación por la lentísima descomposición de sus órganos de vida más breve (hojas y estructura reproductiva) así como por las trazas que dejan estos órganos sobre el tronco, cada individuo lleva impresa su historia en términos de producción y reproducción pudiéndose de esta forma reconstruir su ciclo de vida.

REFERENCIAS

- Estrada, C. 1983. Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis, Facultad de Ciencias, ULA, Mérida. 103 pág.
- Goldstein, G. & F. Meinzer 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant cell and environment*, V.6.
- Halle, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson 1978. *Tropical trees and forest*. Springer-Verlag, Berlin-New York.
- Malagón, D. 1982. Evolución de los suelos en el páramo andino. CIDIAT, Mérida, 222 pág.
- Monasterio, M. 1980a. *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos* (Ed.: M. Monasterio) Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1980b. Elementos para el análisis de la estrategia global en especies del Páramo Desértico. I. Demografía foliar y alocación de nutrientes en *Espeletia lutescens*. XXX Convención Anual de AsoVAC, Mérida, noviembre de 1980.
- Monasterio, M. 1983. Adaptación de especies al trópico frío: El Caso *Espeletia* en el Páramo Desértico. pp. 109. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M. 1986. *Recherches Ecologiques Sur Les Espeletia Du Páramo Désertique des Hautes Andes Tropicales Du Venezuela*. These de Doctorat D'Etat. Université Pierre et Marie Curie, París.
- Schubert, C. 1976. Glaciación y morfología periglacial en los Andes venezolanos noroccidentales. *Bol. Soc. Venez. Ciencias Naturales*, 32. 149-178.