

Citar como:

Monasterio, M. Lamotte, M. 1989. Les populations d'*Espeletia timotensis* dans le Páramo Désertico des Andes du Venezuela. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 44: 301-327.

LES POPULATIONS D'*ESPELETIA TIMOTENSIS*
DANS LE PÁRAMO DÉSERTIQUE DES ANDES DU VENEZUELA

Maximina MONASTERIO* et Maxime LAMOTTE**

Traits généraux du site d'étude. — Le site d'étude se trouve à 4 200 m d'altitude dans le páramo désertique de Piedras Blancas, partie élevée de la Cordillère de Mérida (Fig. 1). C'est le milieu le plus extrême colonisé par des espèces du genre *Espeletia*, ces Composées dont les rosettes géantes si caractéristiques coexistent avec de discrets coussinets au ras du sol.

Dans cet étage altiandin, ou périglaciaire montagnard de basse altitude (Tricart, 1970), le régime des variations de température reste essentiellement marqué par une forte variation journalière qui contraste avec l'isothermie annuelle (Fig. 2) : tandis que les moyennes mensuelles restent comprises entre 2 et 4 °C, les températures instantanées de l'air peuvent varier, au cours du cycle journalier, entre - 2 °C et + 10 °C, et les écarts sont plus accentués encore à la surface du sol où ils peuvent atteindre 40 °C (Fig. 3) (Monasterio, 1986^a).

L'amplitude des oscillations thermiques journalières est un élément fondamental des tropiques froids, car les valeurs extrêmes de ces oscillations ont des significations écologiques opposées : tandis que les températures les plus basses produisent un « stress » cryothermique, les températures les plus hautes peuvent avoir, dans ce milieu froid, une action fortement positive. Comme les températures minimales et maximales sont en général atteintes au cours des mêmes cycles journaliers, au stress cryothermique maximal de la nuit succèdent dans la journée des conditions atmosphériques plus favorables à l'activité physiologique des plantes. Les températures maximales se produisent toutefois à l'époque de l'année où les faibles précipitations constituent le facteur limitant dans le páramo désertique.

Par ailleurs les gels et dégels presque quotidiens provoquent la formation à la surface du sol, sur 7 cm de profondeur, d'une couche mobile de solifluxion glissant facilement le long des fortes pentes qui prédominent à cet étage.

Végétation. — Les trois espèces présentes dans ce milieu, *Espeletia timotensis*, *E. moritziana* et *E. spicata* y occupent des zones bien délimitées et y déterminent trois associations différentes. Les populations d'*E. timotensis* sont les plus

* Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Mérida 5101, Venezuela.

** Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05.

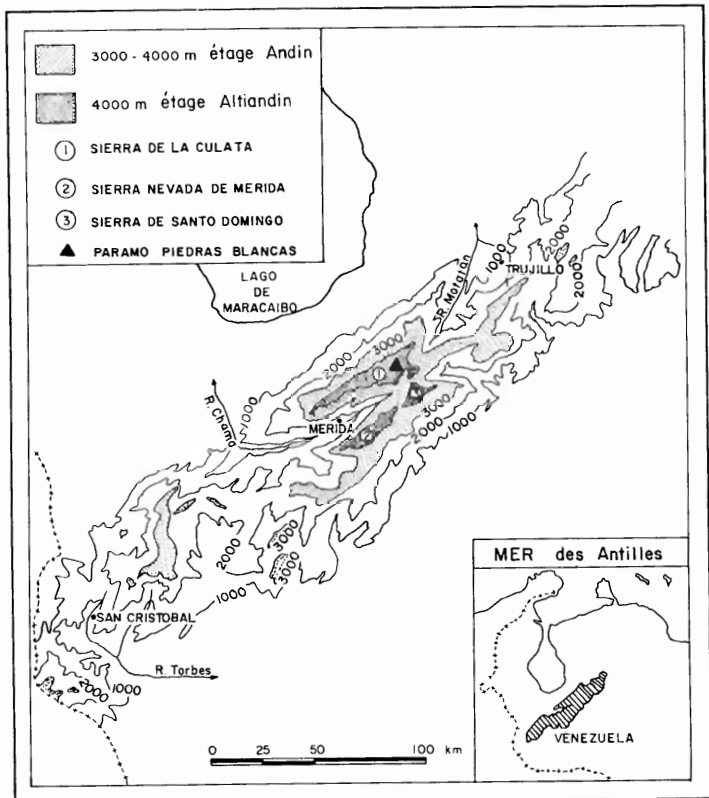


Figure 1. — Carte des surfaces occupées par les divers étages altitudinaux dans la Cordillère de Mérida. Au-dessus de 4 000 m des discontinuités fragmentent l'étage en trois « îles ».

largement distribuées, entre 4 000 et 4 500 m. Leur habitat est constitué par les fortes pentes couvertes de débris instables des versants de cirques ou vallées glaciaires.

E. timotensis présente les attributs d'une espèce pionnière puisqu'elle colonise souvent des sites encore dénudés. Elle joue ainsi un rôle stabilisateur des sols affectés par les phénomènes de cryoturbation liés aux cycles journaliers de gel et de dégel. Son importance écologique est donc grande pour la conservation de ces milieux altiandins si fragiles.

L'espèce *Espeletia timotensis*. — *Espeletia timotensis* appartient au modèle architectural de Corner défini par Hallé *et al.* (1978) comme un arbre monoaxial à croissance indéterminée et à inflorescences latérales. Rietz (1931) lui donne le nom très imagé d'arbre en rosette (Fig. 4).

Un méristème apical unique est responsable de la formation de toute la biomasse aérienne (tronc et feuilles), tandis que le système racinaire est formé par divers méristèmes indépendants. Les inflorescences, latérales, sont produites par des bourgeons qui se forment à l'aisselle de feuilles jeunes de la rosette. La

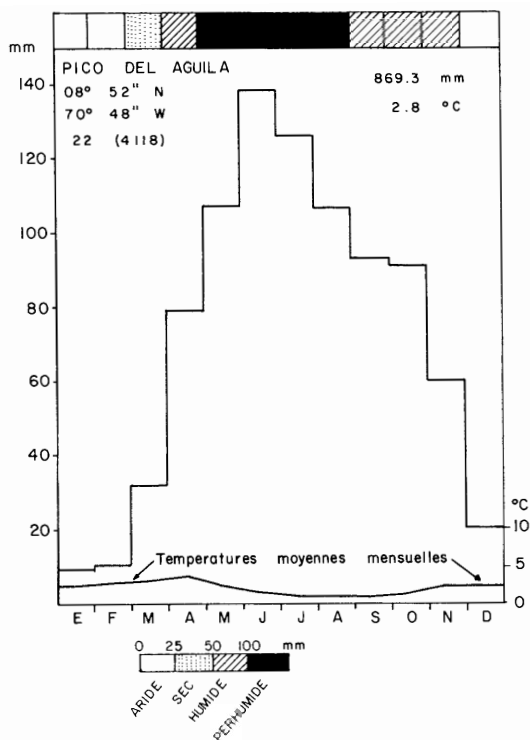


Figure 2. — Climadiagramme du Pico del Aguila dans le páramo désertique de La Sierra de la Culata. Les mois correspondant aux diverses conditions hydriques variant au cours de l'année d'arides à perhumides sont mis en évidence.

croissance n'est donc pas interrompue par la reproduction et l'espèce est polycarpique (Fig. 5).

La croissance en hauteur de *E. timotensis* et la production de feuilles sont continues et synchrones, comme le montrent les insertions foliaires qui apparaissent sur un tronc dénudé et montrent que les rosettes de feuilles sont disposées en spirales.

Il n'y a pas d'abscission foliaire et les feuilles restent adhérentes au tronc auquel elles forment un manteau protecteur, ne se décomposant que très lentement au cours de la vie de la plante. Goldstein et Meinzer (1983) ont montré que cette épaisse couche de feuilles mortes assurait une protection contre le gel et permettait ainsi le maintien de l'équilibre hydrique.

A la croissance continue des organes végétatifs s'oppose la discontinuité de la reproduction, qui apparaît nettement saisonnière et dont la fréquence varie tant au niveau de l'individu qu'à celui de la population.

I. — MÉTHODES D'ÉTUDE

Une analyse de la distribution des tailles des divers individus et, partant, des âges puisqu'une relation a pu être établie entre ces deux variables (Monasterio

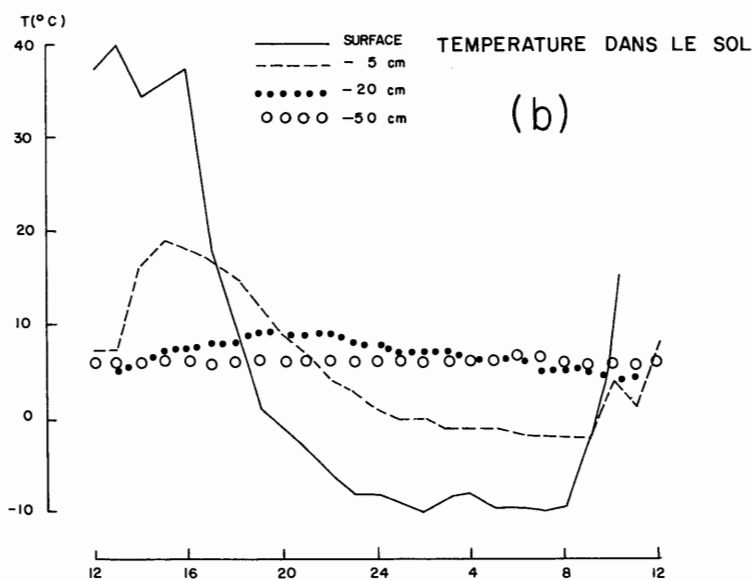
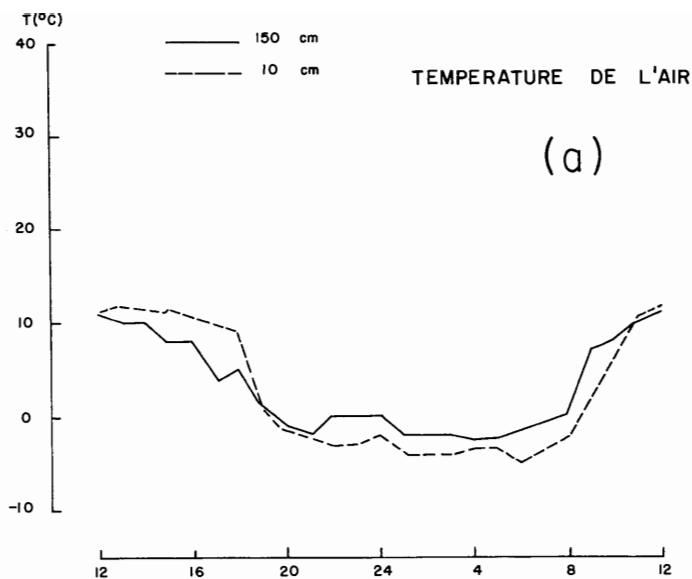


Figure 3. — a) Evolution de la température de l'air à 150 et 10 cm du sol au cours d'un cycle journalier pendant la saison sèche.

b) Evolution de la température du sol à plusieurs profondeurs au cours du même cycle journalier.

(Mesures faites les 12 et 13 janvier 1978 dans le Páramo de Piedras Blancas).



Figure 4. — *Espeletia timotensis* à 4 200 m dans le Páramo de Piedras Blancas, Sierra de La Culata (Photo Mario Fariñas).

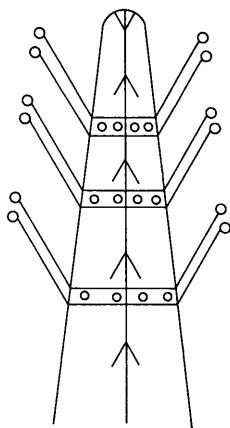


Figure 5. — Modèle de Corner : « arbre monocaule polycarpique » correspondant à toutes les espèces d'*Espeletia* du páramo désertique. Cette forme a une croissance continue du tronc et produit continuellement des feuilles. La reproduction, par contre, est intermittente.

1986a et b) a été réalisée sur un échantillon de près de 1 500 individus répartis sur une superficie de 5 000 m². Pour tous les individus on a mesuré la hauteur du tronc, la hauteur de la rosette, la hauteur totale, le diamètre de la rosette, la présence ou l'absence de reproduction, ainsi que tous les éléments qui permettent de caractériser la fécondité au cours du cycle reproducteur : nombre d'axes floraux et nombre de capitules par axe.

On a suivi par ailleurs pendant 7 années consécutives (1978-1984) les divers éléments de cette structure démographique de la population, mais sur une superficie plus restreinte de 4 parcelles de 100 m², soit 400 m². Ces derniers résultats ont été publiés dans Goldstein *et al.* (1985).

II. — STRUCTURE EN TAILLE ET EN ÂGE DE LA POPULATION

L'âge d'un *Espeletia* ne peut pas être déterminé directement, mais l'étude faite en comptant le nombre d'insertions foliaires sur un certain nombre d'individus a montré qu'une relation linéaire existait entre la taille et l'âge, tout au moins si l'on excepte les individus les plus jeunes. La vitesse de croissance en hauteur du tronc est de l'ordre de 1,5 cm par an (Monasterio, 1986a et b). Dans ces conditions la structure par tailles de la population traduit la structure par âges. C'est cette structure que donne le tableau I pour la population de 1 422 individus de la parcelle de 5 000 m² étudiée en 1978-1979 et dont la figure 6 fournit une représentation graphique en échelle logarithmique.

TABLEAU I

Distribution des tailles des individus de la population d'Espeletia timotensis.

Classe de taille (cm)													Total	
0-20	20-40	40-60	60-80	80-100	100-120	120-140	140-160	160-180	180-200	200-220	220-240	240-260		
N :	549	201	166	151	149	83	56	37	14	8	4	2	2	1 422

N : nombre d'individus dans chaque classe.

Une analyse transversale (synchronique) de population ne représente toutefois sa dynamique au cours du temps que dans la mesure où la relation entre taille et âge reste stable et où le recrutement est régulier, c'est-à-dire si la composition de la population ne varie pas au cours des années. S'il en est bien ainsi, ce qui est une hypothèse plausible, la pente de la distribution par classes de taille (donc d'âge) représentée avec une échelle logarithmique peut être considérée comme une estimation du taux de mortalité à chaque âge.

Trois parties peuvent être distinguées dans la courbe de la figure 6. La première, à forte pente, indique un taux de mortalité très élevé. La partie médiane traduit au contraire une grande stabilité du nombre des individus de la population correspondant aux classes de 40 à 100 cm de hauteur. La dernière partie, celle des plus grandes tailles, montre un accroissement rapide du taux de mortalité chez les individus les plus âgés. Les taux de mortalité sont donc plus élevés pendant les premières années et vers la fin de la vie.

Les mesures directes des taux de mortalité faites dans les parcelles suivies de façon permanente confirment ce schéma : la moyenne du taux de mortalité y est de 0,072 pour les petits individus (0-40 cm). Sa valeur décroît significativement à

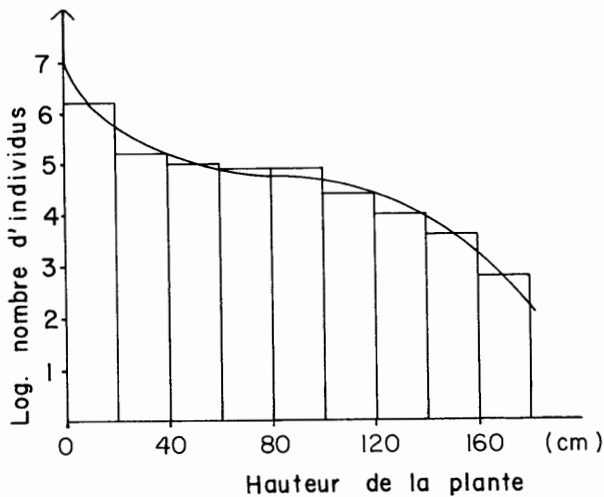


Figure 6. — Histogramme des distributions par classes de taille (donc d'âge) d'*E. timotensis*. La courbe superposée correspond à une fonction polynomiale du 3^e degré ajustée aux données.

0,021 pour les tailles comprises entre 40 et 100 cm puis, pour les tailles supérieures à 1 m, le taux de mortalité s'accroît à nouveau jusqu'à 0,036 pour les classes entre 120-140 cm (Goldstein *et al.*, 1985).

Causes de mortalité. La présence de trois périodes distinctes de mortalité dans le cycle de vie indique que la mortalité a probablement des causes différentes selon l'âge et qu'elle est influencée par des facteurs différents. Goldstein *et al.* (1985) ont analysé les facteurs physiologiques et écologiques qui peuvent faire varier la mortalité aux différents âges de la plante et qui, en particulier, rendent nettement plus fragiles les stades extrêmes. Ce sont :

— des déséquilibres du bilan hydrique, qui se sont révélés en rapport avec la taille des individus, plus ou moins capables de stocker l'eau ;

— les effets de la température, et plus spécialement du gel, qui dépendent également de la taille des plantes ;

— les effets mécaniques liés à l'instabilité du substrat et aux fortes pentes, effets qui se manifestent surtout à deux étapes de la vie des *Espeletia* : d'une part sur les plantules encore mal enracinées en profondeur et qui peuvent être ainsi balayées par les glissements de terrain et par la solifluxion, d'autre part sur les individus âgés dont la forte taille entraîne un déséquilibre entre la partie aérienne et les racines, de sorte qu'ils perdent facilement l'équilibre, surtout lorsque la pente est forte.

Il existe par ailleurs une étroite corrélation entre la taille, le taux de mortalité et la capacité de stockage d'eau chez les individus dont la hauteur est supérieure à 1 mètre. Ceci peut s'expliquer par le fait que la croissance des plantes s'accompagne d'une augmentation relative de la capacité de stockage de la moelle.

L'aptitude des rosettes géantes d'*E. timoiensis* à amortir les fluctuations journalières des potentiels hydriques dans la plante paraît être associée au taux décroissant de mortalité après les premières étapes du cycle de vie. Ainsi les

plantes de 20 à 30 cm de hauteur, dont la moelle n'a qu'un faible volume par rapport à la surface foliaire, sont très sensibles aux changements des conditions d'évaporation comme aux variations de l'eau disponible dans le sol (Fig. 7). Entre la saison sèche et la saison des pluies existent des différences du potentiel hydrique foliaire qui atteignent 1 MPa pour cette classe de 20-30 cm de hauteur. Chez les individus de plus petite taille, les potentiels hydriques foliaires observés en saison sèche ont même pu baisser jusqu'à 1,4 à 1,5 MPa du point de turgescence. Les individus de grande taille au contraire, qui ont un pouvoir important de stockage d'eau dans leur moelle et un système racinaire plus développé, présentent des variations bien plus faibles du potentiel hydrique foliaire.

Le flétrissement des individus de *E. timotensis* est fréquent durant les années à saison sèche rigoureuse et, d'après Goldstein *et al.* (1985), il peut conduire chez des individus de petite taille à des dommages irréversibles dans les tissus foliaires. Ces auteurs ont émis l'hypothèse que la forte capacité de stockage de l'eau chez les individus de grande taille constituait une adaptation aux milieux intertropicaux froids, où les températures fréquemment inférieures à zéro réduisent le flux hydrique durant les premières heures de la matinée. Goldstein *et al.* (1984).

Les résultats que traduit la figure 7 font penser que la grande aptitude à emmagasiner de l'eau dans la moelle joue dans les bilans hydriques des rosettes géantes un rôle qui varie avec les saisons. Dans des conditions de faible potentiel hydrique du sol, la forte capacité de stockage retarde la baisse du potentiel hydrique du milieu de la journée en fournissant l'eau nécessaire pour compenser la transpiration de la rosette.

Il semble que la sélection favorise, lors des premières phases du développement, une croissance rapide des tissus médullaires qui permet à la plante d'échapper aux conditions de « stress » hydrique par une augmentation du volume des tissus qui ont la plus grande capacité de stockage de l'eau. Ces résultats ont montré que le taux élevé de mortalité observé chez les individus de petite taille était une conséquence de leurs faibles réserves hydriques et de leur inaptitude à réaliser les ajustements osmotiques nécessaires lors des périodes de faible teneur en eau du sol. De fait, la mortalité des individus juvéniles est bien plus grande durant la saison sèche.

Les cohortes de plantules qui germent et s'implantent durant la saison des pluies souffrent très vite de l'impact de la sécheresse et, dès le mois de décembre, la plus grande partie des individus qui ont réussi à s'implanter vont se flétrir et mourir. C'est effectivement chez les plantules que se produisent les déséquilibres les plus marqués dans le bilan hydrique et que le flétrissement est une des causes essentielles de mortalité.

III. — TRAITS GÉNÉRAUX DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

Une étude précise des divers caractères relatifs à la fécondité a été faite au cours de deux cycles reproductifs sur le même échantillon de 1 422 individus. Elle permet de compléter l'analyse démographique précédente par des données concernant les premières étapes de la vie des individus depuis la fécondation.

Pour caractériser l'évolution de l'activité de reproduction, on peut d'abord distinguer les individus immatures, qui ne se sont jamais reproduits, et les individus adultes qui ont atteint la maturité reproductrice ; à un moment donné,

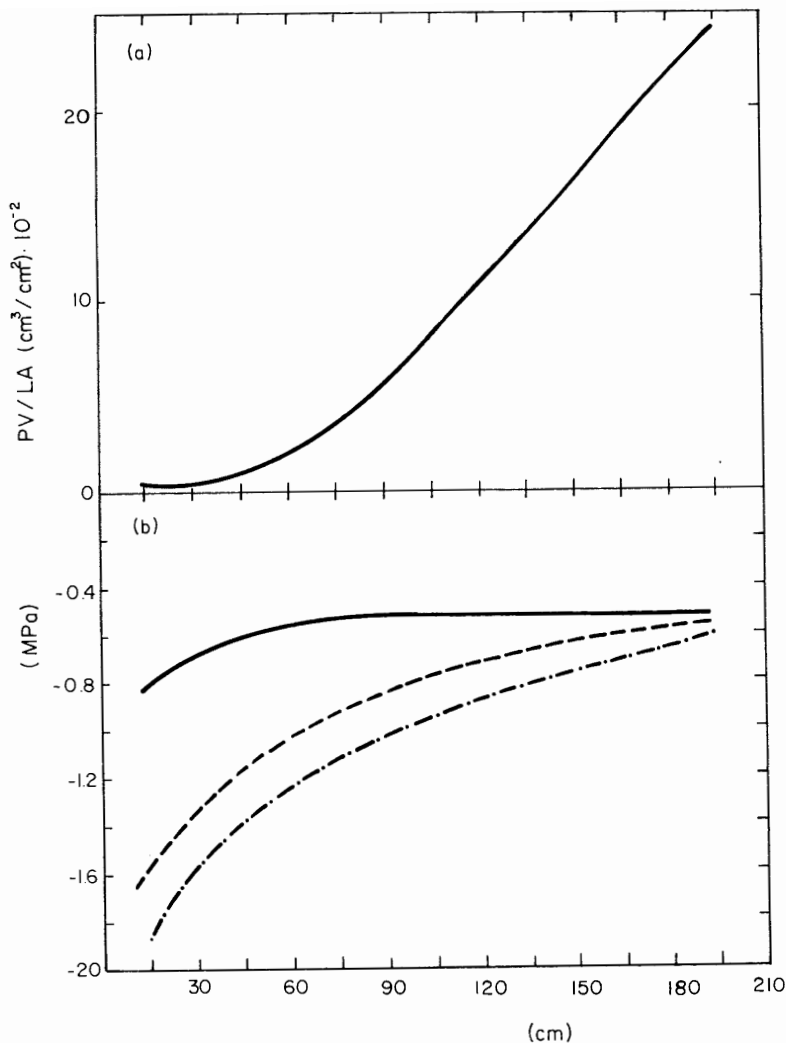


Figure 7. — a) Variation de la capacité de stockage hydrique (PV/LA) de la moëlle en fonction de la taille (âge) de l'individu chez *Espeletia timotensis*.
 b) Potentiels hydriques minimaux atteints par des individus de diverses tailles durant la saison des pluies (——) et durant la saison sèche (- - - et - · - · -). Adapté de Goldstein, *et al.*, 1985).

certaines de ceux-ci sont en phase de reproduction, tandis que les autres peuvent être appelés adultes en phase végétative.

Le tableau II donne, pour chaque classe de taille, lors du cycle de reproduction des années 1978-1979 : les valeurs observées pour le nombre d'individus adultes, le pourcentage des adultes en reproduction, le nombre total d'axes

TABLEAU II

Structure démographique de la population d'Espeletia timotensis de la parcelle permanente de 5 000 m² en 1978-1979.

Classe de taille (cm)	(1) Nombre d'individus	(2) Nombre d'individus en reproduction	(3) Pourcentage d'individus en reproduction 100 (2)/(1)	(4) Nombre d'individus adultes	(5) Pourcentage d'adultes en reproduction 100 (2)/(4)	(6) Nombre d'axes floraux	(7) Nombre moyen d'axes par individu reproducteur (6)/(2)	(8) Nombre moyen d'axes par individu (6)/(1)
0-20	549	20	3,66	22	90,90	77	3,85	0,14
20-40	201	50	24,80	119	42,00	294	5,88	1,46
40-60	169	54	32,50	151	36,00	359	6,65	2,16
60-80	151	63	41,70	147	42,85	429	6,80	2,84
80-100	149	73	48,90	146	50,00	640	8,76	4,29
100-120	83	49	59,00	83	58,33	418	8,53	5,00
120-140	56	39	69,64	55	72,22	413	10,58	7,37
140-160	37	26	70,27	37	70,27	251	9,65	6,78
160-180	14	11	78,57	14	78,57	169	15,36	12,07
180-200	8	6	75,00	8	75,00	86	14,33	10,75
200-220	4	3	75,00	4	75,00	55	18,33	13,75
220-240	2	1	50,00	2	50,00	12	12,00	6,00
240-260	2	2	100	2	100	44	22,00	22,00
Totaux	1 422	397		790		3 247		

TABLEAU III

Structure démographique de la population d'Espeletia timotensis de la parcelle permanente de 5 000 m² en 1980-1981.

Classe de taille (cm)	(1) Nombre d'individus	(2) Nombre d'individus en reproduction	(3) Pourcentage d'individus en reproduction 100 (2)/(1)	(4) Nombre d'adultes	(5) Pourcentage d'adultes en reproduction 100 (2)/(4)	(6) Nombre d'axes floraux	(7) Nombre moyen d'axes par individu reproducteur (6)/(2)	(8) Nombre moyen d'axes par individu (6)/(1)
0-20	549	9	1,63	22	40,90	41	4,50	0,07
20-40	201	24	11,94	119	20,16	123	5,20	0,61
40-60	166	13	7,83	151	8,61	98	7,50	0,59
60-80	151	15	9,93	147	10,20	143	9,50	0,94
80-100	149	18	12,08	146	12,33	105	5,83	0,70
100-120	83	19	22,89	83	22,89	122	6,42	1,46
120-140	56	19	33,91	55	34,54	88	4,63	1,59
140-160	37	11	29,73	37	29,73	118	10,72	3,18
160-180	14	4	28,57	14	28,57	48	12,00	3,42
180-200	8	1	12,50	8	12,50	10	10,00	1,25
200-220	4	1	25,00	4	25,00	4	4,00	1,00
220-240	2	0	0	3	0	0	0	0
240-260	2	0	0	2	0	0	0	0
Totaux	1 422	134		790		902		

floraux, le nombre moyen d'axes par individus reproducteur, enfin le nombre d'axes rapporté à l'effectif total des individus de la classe.

Dans l'ensemble des 1 422 individus de la population, 790 sont adultes (55,55 %) et 632 juvéniles (44,45 %). Cette importante proportion de juvéniles se rencontre essentiellement dans les deux premières classes de taille : 96 % des individus entre 0 et 20 cm n'ont pas atteint la maturité sexuelle, tandis que dans la seconde classe (20-40 cm) 40,7 % seulement sont encore immatures et cette proportion tombe à 9 % dans la classe suivante. C'est donc chez les individus de 20 à 40 cm de hauteur que se situe le plus souvent le passage de l'état immature à l'état adulte.

Des individus immatures se rencontrent pourtant jusqu'à 140 cm de hauteur (3,6 %) ! Il y a donc dans la population une grande variabilité dans l'âge de maturation : un petit pourcentage d'individus sont très précoces (classe 0-20 cm) et une proportion équivalente a au contraire une maturité très tardive (classe 120-140 cm).

L'analyse réalisée sur le même échantillon au cours du cycle des années 1980-1981 a fait apparaître des différences importantes par rapport au cycle 1978-1979. Au lieu d'une floraison massive en 1978-1979, l'activité reproductrice s'est montrée au contraire très réduite en 1980-1981 (Tab. III). Ces faits seront discutés plus loin.

IV. — FRÉQUENCE DES PHASES DE REPRODUCTION ET DES PHASES VÉGÉTATIVES CHEZ LES ADULTES

Pour comprendre les fortes variations de la production d'axes floraux dans les deux cycles de reproduction analysés, on a étudié durant les quatre années de la période 1978-1981 les rôles respectifs des 790 adultes qui composaient l'échantillon. Quatre types de comportement peuvent être distingués :

335 adultes sont restés à l'état végétatif durant les deux cycles, soit 42,5 % ; à quelques exceptions près, ils appartiennent essentiellement aux classes de taille comprises entre 40 et 100 cm (Fig. 8a) ;

76 adultes, soit 9 %, se sont reproduits au cours des deux cycles ; à l'exception de quelques rares individus, ils sont à peu près régulièrement distribués dans les diverses classes de taille comprises entre 40 et 160 cm (Fig. 8b) ;

321 adultes, soit 40,6 %, ne se sont reproduits qu'en 1978-1979 ; ils se distribuent surtout dans les classes de 40 à 120 cm, c'est-à-dire les tailles intermédiaires, avec un net maximum vers 100 cm (Fig. 8c) ;

58 adultes enfin, soit 7,3 %, ne se sont reproduits qu'au cours du cycle 1980-1981 ; ils se distribuent dans toutes les classes de taille de la population (Fig. 8d).

La figure 9 montre par ailleurs l'importance relative des juvéniles et des adultes dans les diverses classes de la population en 1978-1979. Des 1 422 individus qui la composent, 632 sont des juvéniles et 790 des adultes parmi lesquels 397 se sont reproduits lors de ce cycle. Il apparaît bien, tant dans le tableau II que dans la figure 9, que ce sont les classes d'âge intermédiaires qui contribuent le plus à la reproduction (voir aussi les figures 8b et 8c). C'est toutefois dans les classes les plus âgées que la proportion d'individus reproducteurs est la plus grande : en 1978-1979 tous les individus les plus âgés de la population étudiée sont entrés en reproduction, comme on peut le voir sur la

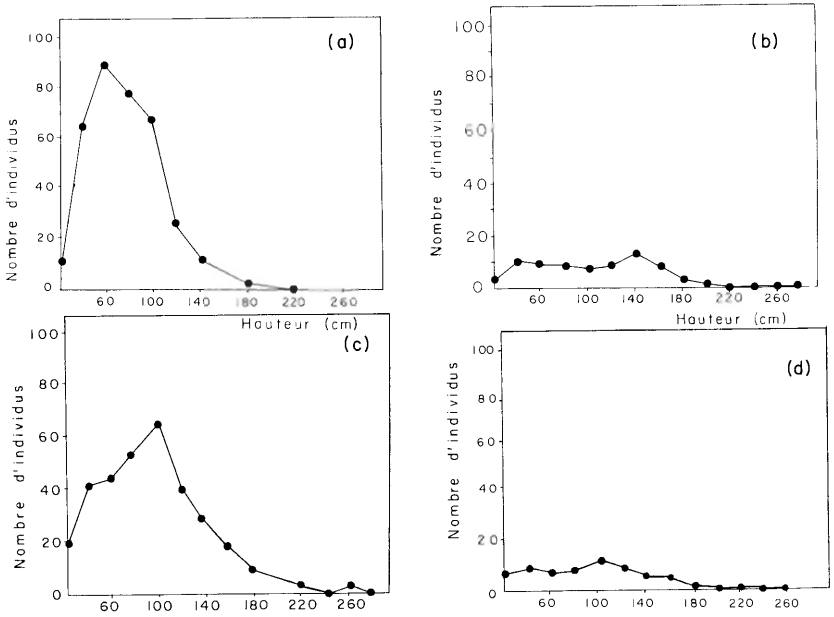


Figure 8. a) Distribution des tailles de 335 individus adultes restés à l'état végétatif durant les deux cycles (1978-1979 et 1980-1981).
 b) Distribution des tailles de 76 individus adultes s'étant reproduits lors des deux cycles (1978-1979 et 1980-1981).
 c) Distribution des tailles de 321 individus adultes s'étant reproduits en 1978-1979 et étant restés à l'état végétatif en 1980-1981.
 d) Distribution des tailles de 58 individus adultes ne s'étant reproduits qu'au cours du cycle 1980-1981.

figure 9. Il apparaît aussi, tant en 1978-1979 qu'en 1980-1981, que le pourcentage d'individus en reproduction augmente avec l'âge (Fig. 10). L'accroissement est cependant bien plus faible en 1980-1981 qu'au cours de l'autre cycle (voir Fig. 10). De plus, les individus des classes de plus grande taille, qui venaient tous de se reproduire précédemment, ne se sont ici que peu reproduits. La contribution à la reproduction en 1980-1981 est ainsi plus uniformément répartie entre les diverses tailles et il n'y a pas comme en 1978-1979 de maximum net correspondant aux classes intermédiaires, les mieux représentées dans la population (voir Fig. 8b, 8c et 8d).

V. — ANALYSE DE LA PRODUCTION D'AXES FLORAUX

Les productions d'axes floraux correspondant aux deux cycles étudiés font apparaître de grandes différences : en 1978-1979, 397 individus ont produit 3 247 axes floraux, soit 8,20 axes par individu en reproduction, tandis qu'en 1980-1981, il n'y a eu production dans la population que de 906 axes floraux, correspondant à 134 individus qui se sont reproduit durant ce cycle, soit 6,80 axes par individu en reproduction.

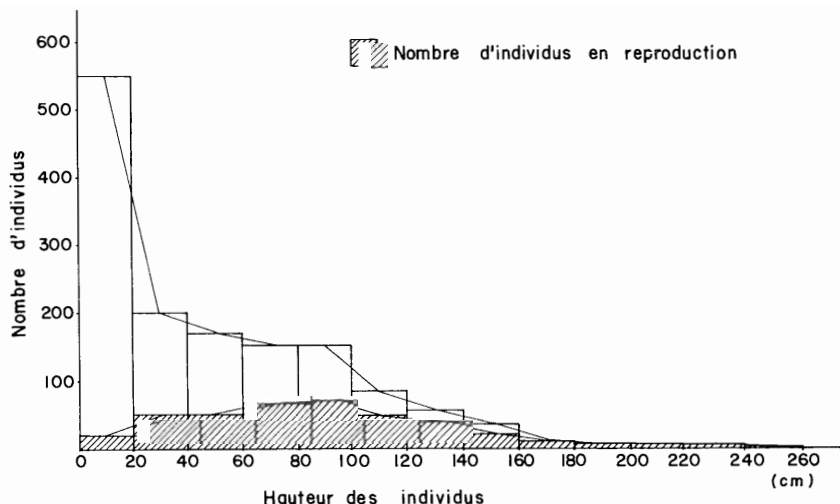


Figure 9. -- Structure de la population de *E. timuensis* dans les parcelles d'étude du Páramo de Piedras Blancas (4 200 m) durant le cycle de reproduction 1978-1979.

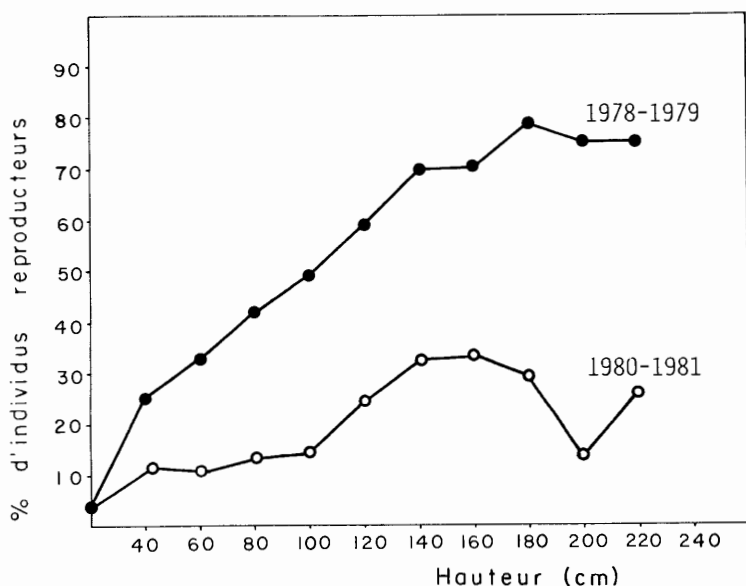


Figure 10. -- Pourcentage des individus en reproduction dans chaque classe de taille au cours des deux cycles consécutifs 1978-1979 et 1980-1981.

Le tableau II montre que la contribution de chaque classe de taille à la reproduction, lors d'un cycle reproductif optimal comme celui de 1978-1979, varie beaucoup avec les classes d'âge. Une proportion importante des individus dont la

taille va de 40 à 160 cm entrent en reproduction, avec un maximum pour ceux de 60 à 140 cm. La forte reproduction au cours de ce cycle est donc imputable essentiellement à ces classes moyennes et l'on peut rappeler que ce sont aussi les classes où la mortalité est la plus faible (voir Fig. 6).

Les individus de plus petite taille contribuent peu à la reproduction car la majorité d'entre eux sont encore immatures. Il en va de même des individus les plus âgés, mais la cause est alors leur faible effectif. On peut remarquer que les 20 individus de la classe la plus petite (0-20 cm) ont donné 77 axes floraux tandis que les deux pieds en reproduction de la classe la plus grande (240-260 cm) en fournissent à eux seuls 44, ce qui traduit la forte capacité de reproduction des individus âgés et la faible capacité des plus jeunes.

Bien que le pourcentage d'individus en reproduction dans la population augmente proportionnellement avec l'âge, ce sont les individus des classes intermédiaires, les plus nombreux à se reproduire dans la population, qui contribuent le plus à la production d'axes floraux (Fig. 11).

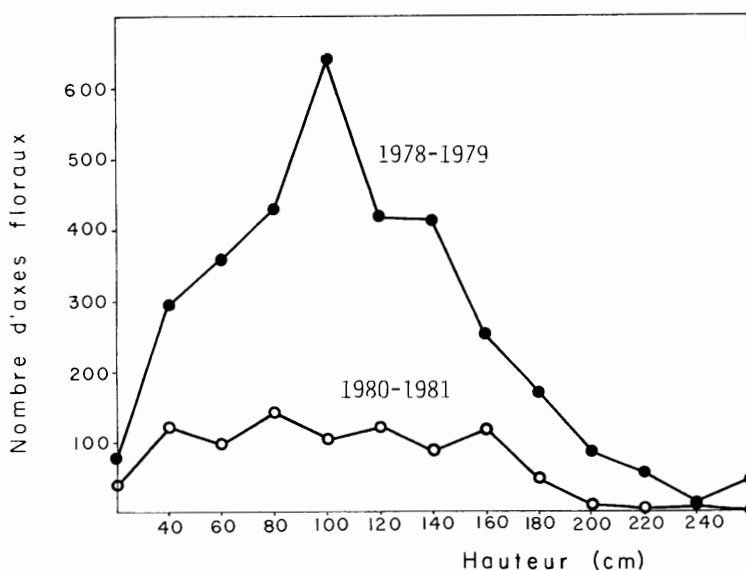


Figure 11. — Distribution des nombres d'axes floraux produits par les différentes classes de taille lors des cycles 1978-1979 et 1980-1981.

Les deux courbes a et b de la figure 12 permettent de comparer la production d'axes floraux, durant la même période 1978-1979, par les 321 individus qui ne se sont reproduits que durant ce cycle et celle des 76 individus qui se sont reproduits aussi durant le cycle 1980-1981. On voit qu'à la production massive des premiers, particulièrement élevée pour les classes intermédiaires, s'oppose la faible production des seconds, distribuée par ailleurs de façon relativement uniforme entre les différentes classes de taille.

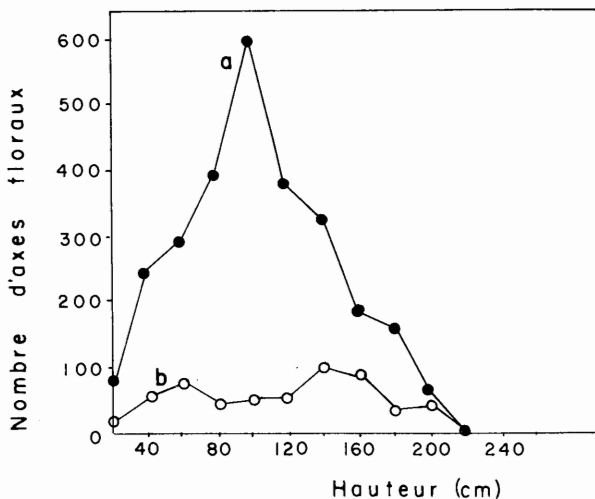


Figure 12. — Distribution des nombres d'axes floraux produits en 1978-1979 dans les différentes classes de taille : En a, nombre d'axes produits par les 321 adultes qui ne se sont reproduits qu'en 1978-1979. En b, nombre d'axes produits par les 76 adultes qui se sont reproduits au cours des deux cycles 1978-79 et 1980-81.

Lors d'un cycle correspondant à une faible reproduction comme celui de 1980-1981, les contributions à la production d'axes floraux sont réparties plus uniformément : les diverses classes entre 60 et 230 cm produisent environ 100 axes chacune. Si l'on considère séparément les axes floraux des 58 individus qui ne se sont reproduits qu'en 1980-1981 (Fig. 13a), et ceux des 78 individus qui se sont

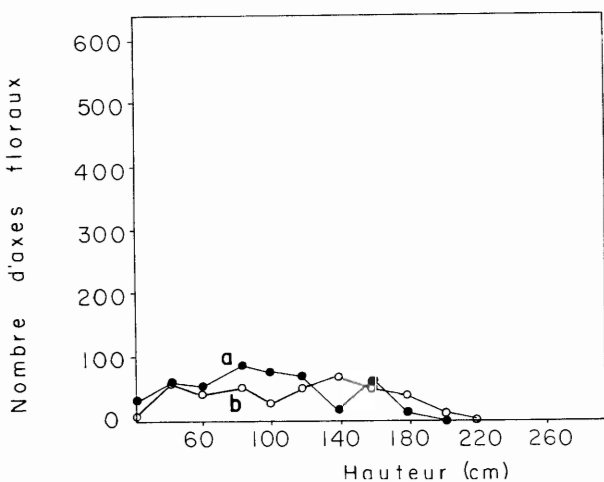


Figure 13. — Distribution des nombres d'axes floraux produits en 1980-1981 dans les différentes classes de taille : En a, par les 58 adultes qui ne se sont reproduits qu'en 1980-1981, et en b, par les 76 adultes s'étant reproduits au cours des deux cycles.

reproduits lors des deux cycles (Fig. 13b), les deux courbes obtenues apparaissent très semblables et la production d'axes floraux est répartie sur un vaste éventail de tailles dans les deux.

La dernière colonne des tableaux II et III permet d'analyser, pour chaque classe de taille, le nombre d'axes rapporté à l'effectif de la classe.

Au cours du cycle 1980-1981, il n'apparaît pas de tendance nette de variation en fonction de la taille, mais plutôt des fluctuations autour d'une valeur moyenne, avec peut-être une faible augmentation de 20 à 180 cm, suivie par une sensible diminution pour les tailles les plus grandes (Fig. 14). On peut toutefois penser qu'il s'agit là d'une variation aléatoire liée au petit effectif de ces classes de taille, et peut-être aussi au fait qu'un individu n'a qu'une probabilité relativement faible de se reproduire lors de deux cycles consécutifs.

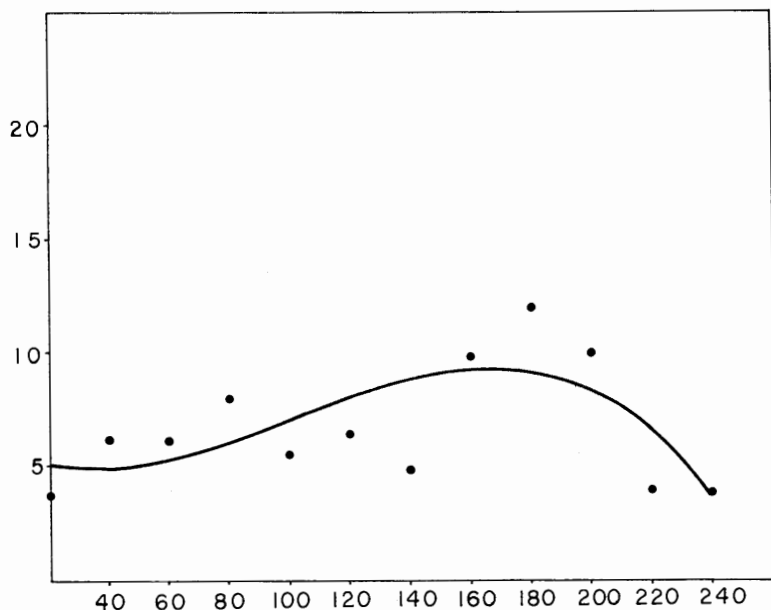


Figure 14. — Nombres moyens d'axes floraux produits dans les différentes classes de taille en 1980-1981. La courbe tracée correspond à une courbe polynomiale de 3^e ordre ajustée aux données.

De fait, lors du cycle 1978-1979, où la reproduction fut particulièrement intense, un accroissement très net du nombre d'axes floraux se manifesta en fonction de la taille, comme il apparaît sur la figure 15. On passe ainsi d'une valeur inférieure à 4 axes pour les plus petits à 22 pour les plus grands. Ce sont donc les individus les plus âgés qui ont la plus forte capacité reproductrice.

On peut évidemment se demander pourquoi les individus reproducteurs vont se trouver éliminés par la mort au moment de leur maximum d'efficacité. Un tel fait semble confirmer l'hypothèse que les causes de mortalité des individus de grande taille ne sont pas d'ordre physiologique mais bien plutôt un déséquilibre mécanique par rapport au milieu, l'instabilité du substrat. Les pieds qui atteignent

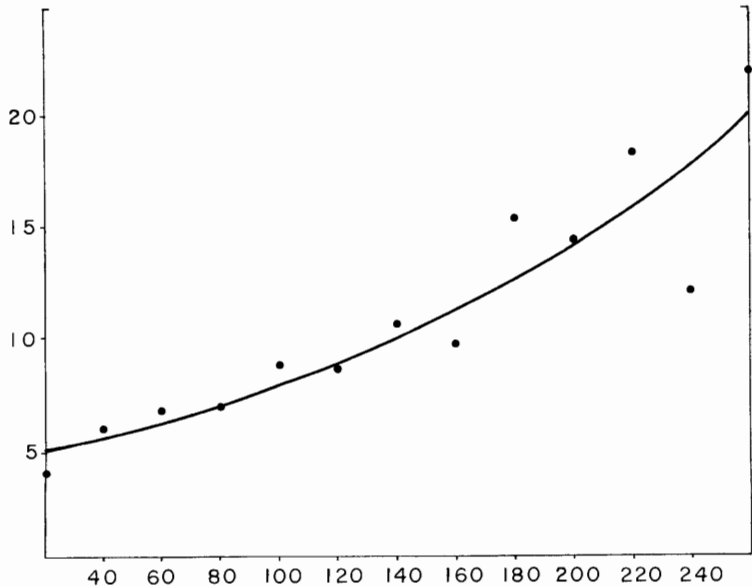


Figure 15. — Nombres moyens d'axes floraux produits dans les différentes classes de taille en 1978-1979 $y =$ nombre d'axes floraux/nombre d'individus reproducteurs. La courbe tracée correspond à une fonction exponentielle ajustée aux données.

un âge avancé sont ceux qui sont les plus vigoureux, tant du point de vue végétatif que du point de vue de la reproduction.

VI. — LA PRODUCTION DE GRAINES ET LES PREMIÈRES ÉTAPES DU CYCLE VITAL

Un axe floral porte un certain nombre de capitules, et chacun de ces capitules un certain nombre de fleurs. Une étude a été réalisée pour déterminer le nombre moyen de capitules par axe et le nombre moyen de fleurs par capitules (Azocar, données non publiées).

Les nombres d'axes floraux donnés dans les tableaux II et III permettent alors ainsi d'estimer le nombre de fleurs produites au cours des cycles de reproduction.

Parmi ces fleurs, quelques-unes ne sont pas fécondées ; parmi celles qui le sont, certaines graines ne sont pas viables, mais leur proportion est au total relativement faible selon Azocar. Lors de la germination, en revanche, lors du passage au stade plantule, puis au stade d'individu juvénile, les effectifs s'effondrent et la sélection est particulièrement sévère. De fait, entre le nombre de fleurs produites ($12,2 \times 10^6$) et celui des fleurs fécondées, la probabilité de survie est de 0,77. De même entre les fleurs fécondes et les graines viables, la survie est encore de 0,65.

A partir de ce stade, seul un petit nombre de graines ($5,5 \times 10^4$) germe effectivement dans le sol, ce qui représente un taux de survie de 0,009 seulement.

Une mortalité très élevée continue à se manifester ensuite puisque 1 098 seulement des 55 000 graines germées donnent des juvéniles.

La courbe de la figure 16 traduit la survie lors des phases du cycle de vie qui vont de la production des fleurs femelles aux graines viables, puis aux plantules et aux premiers stades de développement des individus de la classe 0-20. Elle fait bien ressortir l'opposition entre les deux premières phases et les deux suivantes, où la mortalité augmente brutalement entre les graines viables et les plantules, puis les juvéniles : l'effondrement des effectifs de l'espèce se produit essentiellement entre la germination et l'implantation sur le terrain, et tout spécialement au stade plantule.

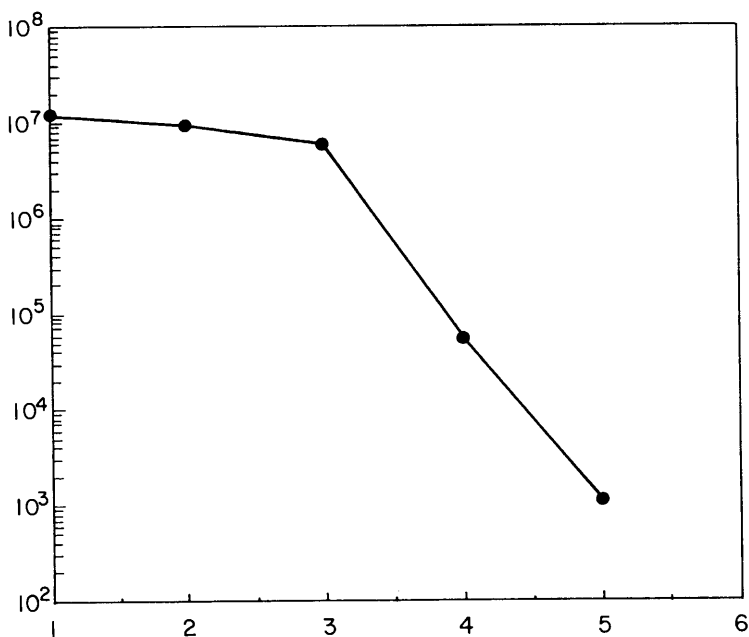


Figure 16. — Courbe de survie des premiers stades du cycle vital : fleurs femelles (1) ; fleurs fécondées (2) ; graines viables (3) ; plantules (4) ; individus de la première classe de taille 0-20 cm (5).

Les modalités de cette évolution du stock de graines sont intéressantes à considérer, car elles accroissent les chances de survie de l'espèce. Une fois terminée leur maturation, une partie des graines est progressivement dispersée jusqu'à la fin de la saison sèche, entre mars et avril. Une autre partie reste au contraire sur les capitules, micro-milieu relativement stable et jouissant d'un microclimat à températures maximales et minimales moins extrêmes que celles du sol, sans gelées ni cryoreptation comme dans les horizons superficiels du sol. Elles se dispersent ensuite peu à peu, durant environ une année (Monasterio, 1979).

Les graines issues d'un cycle reproducteur déterminé se répartissent donc en deux ensembles : l'un deux, dans le sol, assure la dispersion précoce — mais néanmoins déjà étalée dans le temps — des semences au fur et à mesure de leur

TABLEAU IV

Structure démographique moyenne d'une population d'Espeletia timotensis correspondant à une superficie de 10 000 m². Valeurs moyennes entre 1978 et 1981.

Classe de taille (cm)	(1) Nombre d'individus	(2) Nombre d'individus en reproduction	(3) Pourcentage d'individus en reproduction 100 (2)/(1)	(4) Nombre d'individus adultes	(5) Pourcentage d'adultes en reproduction 100 (2)/(4)	(6) Nombre d'axes floraux	(7) Nombre moyen d'axes par individu reproducteur (6)/(2)	(8) Nombre moyen d'axes par individu (6)/(1)
0-20	1 098	29	2,64	44	65,91	118	4,07	0,11
20-40	402	74	18,41	238	31,09	417	5,64	1,04
40-60	332	67	20,18	302	22,19	457	6,82	1,38
60-80	302	78	25,83	294	26,53	572	7,33	1,89
80-100	298	91	30,54	292	31,16	745	8,19	2,50
100-120	166	68	40,96	166	40,96	540	7,94	3,25
120-140	112	58	51,79	110	52,73	501	8,64	4,47
140-160	74	37	50,00	74	50,00	369	9,97	4,99
160-180	28	15	53,57	28	53,57	217	14,47	7,75
180-200	16	7	43,75	16	43,75	96	13,71	6,00
200-220	8	4	50,00	8	50,00	59	14,75	7,38
220-240	4	1	25,00	4	25,00	12	12,00	3,00
240-260	4	2	50,00	4	50,00	44	22,00	11,00
Totaux	2 844	531		1 580		4 147		

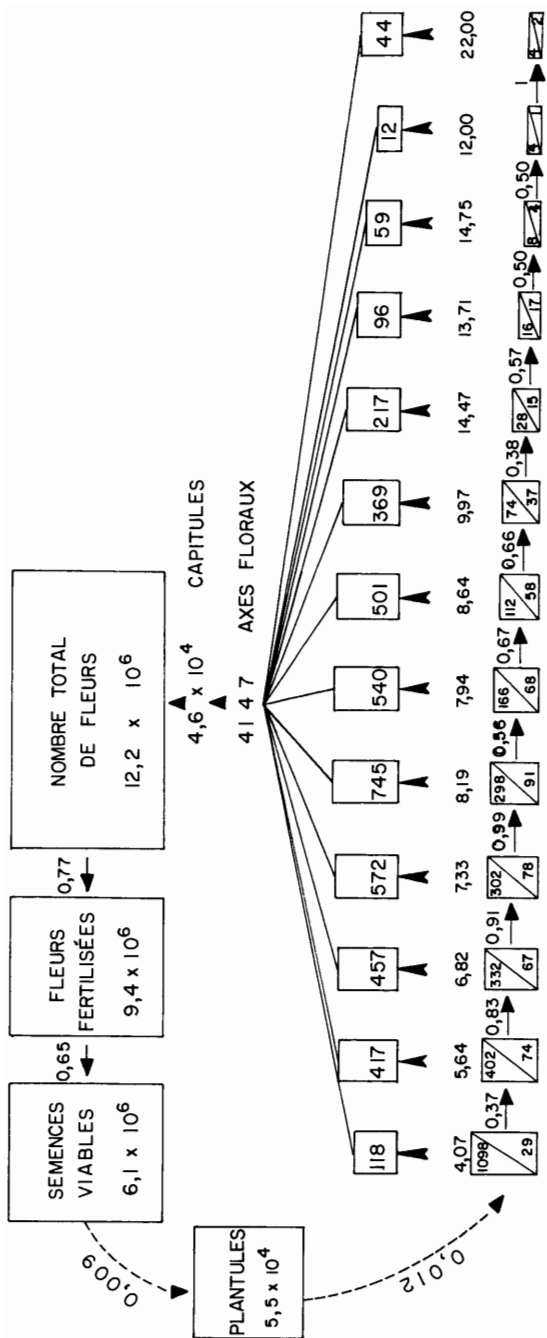


Figure 17. — Modèle d'évolution des effectifs d'une cohorte d'*E. timotensis* établi d'après les données du tableau IV. La hauteur des rectangles correspond au logarithme du nombre d'individus de chaque stade. Les nombres qui figurent dans chaque rectangle sont les effectifs observés d'individus, axes floraux, semences... du stade ou de la classe. Les nombres entre les rectangles traduisent les probabilités de survie lors du passage d'un stade au suivant. Représentation graphique selon un modèle de Sarukhán (1978).

maturation. L'autre est une réserve sur pied, dans les capitules qui restent sur la plante mère qui leur assurent ainsi une plus longue conservation.

Azocar (1988) a observé qu'alors que les apports de graines étaient très variables dans le temps, avec des maximums élevés d'abondance s'opposant à des minimums très faibles, la germination se produisait au contraire de façon continue d'année en année, confirmant l'existence de mécanismes de latence et d'un stock de semences dont une fraction germe chaque année. En travaillant sur des populations expérimentales, Guariguata et Azocar (1988) ont montré que les stocks de semences présentaient effectivement une germination fractionnée, stratégie qui garantit un recrutement annuel de plantules indépendant de la production de graines de l'année.

Ayant suivi, pendant 12 mois consécutifs, le comportement de 3 000 graines enterrées dans des conditions naturelles ces auteurs ont observé par ailleurs que le pourcentage de graines mortes (30 %) dépassait celui des graines germées et non implantées (17 %). La population de semences diminue exponentiellement et au bout d'une année il n'en reste que 55 % à l'état de vie latente. Une partie de la population de graines peut ainsi persister durant une période de l'ordre de 5 ans.

VII. — TENDANCE DE LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION DANS LE TEMPS

Les résultats accumulés sur la structure en taille et donc en âge de la population, ainsi que sur les divers éléments qui ont caractérisé son comportement reproducteur au cours de deux cycles donnent une image relativement précise de sa structure démographique actuelle. Il est intéressant d'utiliser ces résultats pour reconstituer l'évolution dans le temps d'une cohorte, c'est-à-dire de passer d'une structure transversale à une description diachronique ou longitudinale de la démographie.

La grande différence de fécondité qui est apparue entre les deux cycles consécutifs des années 1978-1979 et 1980-1981 conduit à en considérer la valeur moyenne, valeur qui gagnerait d'ailleurs à être affinée par l'étude d'autres cycles de reproduction. Dans l'état actuel des choses, les résultats du tableau IV (qui réunit les données des tableaux II et III) constituent la meilleure estimation des paramètres de fécondité de la population étudiée.

A partir des diverses valeurs ainsi obtenues et de celles qui résultent de l'étude de la survie des graines (voir Fig. 16), il est possible d'établir le schéma qui traduit l'évolution moyenne des effectifs d'une cohorte d'*Espeletia timotensis* (Fig. 17).

Dans ce modèle de flux démographique la série de rectangles de la partie inférieure correspond aux différentes classes de taille des individus ; chacun est divisé en deux par une diagonale au-dessus de laquelle figurent le nombre d'individus de la classe et au-dessous le nombre d'individus en reproduction (colonnes 1 et 2 du tableau IV). Au-dessus du rectangle est indiquée la moyenne du nombre d'axes floraux produits par individu reproducteur (colonne 7 du tableau IV).

La seconde série de rectangles, qui figure au-dessus des précédents, donne le nombre d'axes floraux produits par chaque classe de taille (colonne 6 du tableau IV) ; le total est de 4 147 axes qui portent $4,6 \times 10^4$ capitules, c'est-à-dire environ $12,2 \times 10^6$ fleurs femelles.

La partie supérieure de la figure représente, de la droite vers la gauche, le sort de ces fleurs femelles dont $9,4 \times 10^6$ seront fécondées et donneront $6,1 \times 10^6$ graines viables. De ces graines il ne germera qu'une faible proportion, soit seulement $5,5 \times 10^4$ (données non publiées de Azocar, correspondant à plusieurs années d'observation entre 1978 et 1984). A l'intérieur de chaque compartiment est indiqué le nombre de fleurs, graines, et plantules. Les nombres qui figurent entre les compartiments représentent la proportion d'individus survivants, c'est-à-dire la probabilité de survie d'une classe à l'autre.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

In the high tropical Andes (páramos), populations of caulescent giant rosette plants belonging to genus *Espeletia* grow at elevations up to 4 600 m, where they reach the very border of the glaciers.

This study concerns the population dynamics and reproductive patterns of *Espeletia timotensis* at Piedras Blancas (08° 52' N, 70° 48' W), a desert páramo at 4 200 m elevation in the Cordillera de Mérida, Venezuela (Fig. 1). The desert páramo, a cold tropical desert, is the highest and driest páramo in the Venezuelan Andes. Its vegetation is made of a conspicuous layer of giant rosettes that constitutes an open stratum 1 to 3 m high, and a quite open cover of dwarf cushions. Total plant cover scarcely reaches 5 to 30 % of the ground surface, leaving large areas of bare soil (Fig. 4).

The major ecological constraints in such a desert páramo are frost action and daily cycles of freeze-thaw (Fig. 3), that induce specific geomorphogenetic processes and soil movements of deep ecological significance. A moving mantle of solifluction, porous and instable, is the germinative niche for the achenes of *Espeletia*.

In these high tropical mountains, wide daily variations in temperature are the major environmental factor regulating plant functioning, in contrast to the low mean temperatures that prevail throughout the year (Fig. 2).

E. timotensis, one of the dominant giant caulescent rosette species of the desert páramo (Fig. 4), is a long-lived polycarpic species (Fig. 5). It exhibits continuous trunk growth and leaf production, and its estimated life span reaches about 170 years. The leaves are active for two years after full expansion (Monasterio, 1986) and remain attached to the stem after senescence forming an insulating sheath of marcescent leaves. In addition to a well-developed secondary xylem, this species has a large volume of parenchymatous pith in the center of the stem (Goldstein *et al.*, 1985).

For the study of population dynamics, permanent plots of 100 m² each, dominated by *E. timotensis*, were established at regular intervals along a topographic gradient. Every individual was marked and plant establishment and death were recorded from 1977 to 1988. In each sample-plot total plant height, stem length, rosette diameter and number of inflorescences per individual were recorded.

Under the assumption of a stable age (height) distribution and constant recruitment, the slope of the frequency-age class distribution of *E. timotensis* may be considered as an estimate of the age specific mortality rate of the population (Fig. 6). Three segments of the mortality curve can be distinguished: 1) an initial steep slope indicating a high mortality rate; 2) a very small decrease in population

size with increasing height, between 40 and 100 cm; 3) later on, a rapidly increasing mortality rate at older ages. Death rates seem to be higher both during the first years of life, and among senescent individuals.

Goldstein *et al.*, (1985), analysed some physical and physiological factors affecting age-dependent mortality in *E. timotensis*. Small plants, with low water-storage capacity in their stem-pith, exhibit lower leaf water potentials than taller plants with larger pith volume. (Fig. 7). The leaf water potentials observed in small individuals during the dry season were below the turgor-loss point, suggesting that the higher mortality rate of the small plants was a consequence of their small capacitance and lack of ability to osmotically adjust to periods of low soil water availability.

The effects of soil instability on mortality were also tested; tall individuals are severely affected by soil movements, particularly on steep slopes. The relatively shallow root system (less than 5 % of total plant biomass is allocated to roots, Monasterio 1986^a), evidently represents a very weak anchorage to counterbalance the strong soil movements produced by solifluction. On the other hand, mechanical factors also affect the survival of seedlings and juveniles, since they can be swept away in the moving solifluction mantle.

Reproduction is a most conspicuous process in the giant rosettes of the desert páramo, involving a high energetic cost. Phenological patterns and individual reproductive behaviour of *E. timotensis* were monitored during ten years (Monasterio, 1986a). This species shows a pattern of polyannual reproductive events, with several consecutive years during which its populations remains entirely vegetative. However, when the plants enter their reproductive stages, the phenological phases follow a quite precise chronology. The reproductive cycle extends for two years from the onset of flowering.

In order to follow more closely this polyannual reproductive behaviour at the population level, labelled individuals in the permanent plots were monitored during four years (1978-1981). Among 1422 marked individuals found in an area of 5 000 m², 790 (55.55 %) were adults, and 632 (44.45 %) were juveniles. Tables II and III show their fecundity by size classes. A rapid comparison of these tables emphasizes the sharp contrast between the massive blooming of 1978-79 (3 247 floral axis) and the following cycle with very poor flowering (906 floral axis).

To interpret these large variations of the seed yield during the two reproductive cycles, we followed the behaviour of the 790 adult individuals in our sample. Four patterns may be distinguished: a) 335 individuals (42.5 %) remained vegetative during both cycles (Fig. 8a). This implies an extended sterility phase of four years for almost half of the total adult population; b) 76 adults (9 %) did reproduce during both cycles. They were mostly plants belonging to the 40 to 160 cm size classes (Fig. 8b). The above figures suggest that only a small proportion of the total adult population is able to reproduce during two consecutive cycles; c) 321 adults (40.6 %) entered into their reproductive phases only in 1978-79. They mostly belonged to the intermediate-size classes, with a peak towards 100 cm (Fig. 8c); d) 58 adults (7.3 %) became reproductive in 1980-81 only. They were distributed among all size classes (Fig. 8d).

It is worth noticing here the sharp differences in reproductive output between the two consecutive reproductive events, with 50.25 % of reproducing individuals during the first cycle (Figs. 8b and c), as opposed to 16.96 % of reproductive plants only during the second cycle (Figs. 8b and d). As a consequence, the

reproductive output varied greatly from one biannual cycle to the other, as indicated by the total number of floral axis: 3 247 were produced by 397 individuals during the first cycle (8.20 axis per individual, Table II), whereas 906 axis were produced by 134 individuals during the second cycle (6.20 axis per plant). Therefore, the reproductive pattern varies from prolonged infertility to massive reproduction.

If we consider the contribution of each size class to reproduction, we notice that the proportion of reproductive individuals increases with age (Fig. 10). However, the intermediate-size classes are the most numerous, and contribute the most to the population recruitment, either through the number of individuals or through the total number of floral axis (Tab. II and III). This fact became obvious during the cycle of massive flowering (Fig. 15), whereas the different size-classes made a more evenly contribution during the low seed production cycle (Fig. 13).

Espeletia timotensis exhibits a clear increment in the number of floral axis with size class (Fig. 15), ranging from 4 floral axis in the youngest reproductive plants to 22 in the tallest individuals. Therefore the longest-lived plants have the greater reproductive capacity.

On the basis of unpublished data from Azocar on the first stages of the life-cycle, it is possible to convert our estimates of fecundity based on number of floral axis into actual figures for flowers and seeds, and hence into seedlings and juveniles. Figure 16 shows the survival of the plant during the first stages of their life-cycle; a population bottleneck takes place between germination and establishment, at the seedling stage.

How does the strong variations in reproductive output influence the dynamics of these populations? Contrary to what might be predicted from their flowering behaviour, germination does take place every year. Guariguata and Azocar (1980) showed that under field conditions each seed cohort germinates fractionally, in such a way that the most-long-lived seed fraction persists for a period of up to 5 years. This pattern ensures an annual recruitment of seedlings independently of the yearly production of a new seed crop.

Putting together all these pieces of information on mortality, size structure, reproductive behaviour, and establishment, we may proceed from a « transversal » to a « longitudinal » representation of *E. timotensis* demography. In Fig. 17 a model of demographic flux is presented, based on the mean values of two reproductive events that occurred during the period 1978-1981. Framed within the desert páramo scenery, this model emphasizes the most critical phases in the dynamics of these populations, and their possible relationships with the plant strategies allowing survival under the páramo environmental constraints. The most critical life stages: seed, seedling, and juvenile, develop in the less favourable microhabitats, close to the ground, where extreme conditions prevail, both from the viewpoint of available water and soil stability. Those individuals able to grow and overcome such environmental hazards thereafter exploit a higher, milder aerial layer, and a deeper, more stable soil. In this way these plants enter into an extended phase of relative demographic stability, reaching sizes allowing them to benefit from the lowest mortality rates (Fig. 5). In fact, these size-class represent key stages for population survival, and contribute the most to the successive seed crops.

A final question may summarize all the previously discussed points: what are the characteristics of *Espeletia timotensis* that allow the survival of the species

populations under the harsh periglacial climate of the Andean summits? I tentatively propose the following answers :

1. Selection favors longevity. *E. timotensis*, a colonist of the most extreme habitats of the desert páramo, is in fact the giant rosette with the longest life-span so far known (170 years). In an environment where a low seedling survival represents a major obstacle to the maintenance of plant populations, longevity is of outstanding importance.
2. Moreover, a long life-span appears to be correlated with a larger plant size, and with the development of a conspicuous pith — a characteristic as important for the water economy of *Espeletia timotensis* (Goldstein *et al.*, 1985) as it is for the convergent African species *Dendrosenecio keniodendron* (Hedberg and Hedberg, 1979).
3. Only giant polycarpic rosettes, such as *E. timotensis*, reach the desert páramo. This species not only reproduces many times during its life span, but it also reaches its sexual maturity quite early, and its fecundity increases with age. Thus, an individual plant, after having overcome the critical seedling phase, will produce about one million seeds during its life cycle. In other words it is, although discontinuously, feeding the seed bank for about 100 years and so contributes to the successful regeneration of the population and the success of the species.
4. *E. timotensis* produces, according to Guariguata and Azocar (1986), a « persistent » seed bank in the sense of Grime (1979). This seed bank allows a fractional germination of the successive seed cohorts, securing an annual recruitment of seedlings even in years of total population sterility. However the longest-lived seed fraction remains viable for no more than 5 years. Therefore, in order to keep populations in demographic equilibrium, it is mandatory for *E. timotensis* to produce a new seed crop every 5 years at least.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie du Programme « Tropical Mountain Ecosystems » (TME), IUBS et MAB-UNESCO. Il a été possible grâce aux subventions du CDCHT-Universidad de Los Andes (Projet C-314-86), de CONICIT REGIONAL LOS ANDES (S1-CRA-005) et du ROSTLAC-UNESCO (Contrato 870.038-8). A toutes ces Institutions et à leur personnel nous voulons exprimer tous nos remerciements.

REFERENCES

- AZOCAR A. (1989). — Análisis de la emergencia y establecimiento de plántulas de *Espeletia*, en el Páramo Desértico. *Acta Científica Venezolana*, sous presse.
- GOLDSTEIN G. & MEINZER F. (1983). — Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant Cell and Environment*, 5 : 649-656.
- GOLDSTEIN G., MEINZER F. & MONASTERIO M. (1984). — The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell and Environment*, 5 : 179-186.
- GOLDSTEIN G., MEINZER F. & MONASTERIO M. (1985). — Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an Andean giant rosette species. *Oecologia Plantarum*, 6 (20) : 263-275.
- GRIME, J.P. (1979). — *Plant Strategies and Vegetation Processes* John Wiley, New York.
- GUARIGUATA M. & AZOCAR A. (1988). — Seed population dynamics and germination in *Espeletia timotensis* Cuatr. (Compositae), An Andean giant rosette. *Biotropica*, 20 : 54-59.

- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B. (1978). — *Tropical Trees and Forests*. Springer-Verlag, Berlin-New York.
- HEDBERG O. (1964). — Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49 : 1-144.
- HEDBERG I. & HEDBERG O. (1979). — Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*, 33 : 297-207.
- MONASTERIO M. (1979). — El Páramo Désertico en el altiandino de Venezuela. In *El Medio Ambiente Páramo* M.L. Salgado-Labouriau (Ed.), pp. 117-146. UNESCO-IVIC, Caracas.
- MONASTERIO M. (1986a). — Adaptative strategies of *Espeletia* in the Andean desert páramo. In *High Altitude Tropical Biogeography*, F. Vuilleumier and M. Monasterio (Eds.) pp. 49-80. New York-Oxford, Oxford University Press.
- MONASTERIO M. (1986b). — *Recherches écologiques sur les Espeletia du páramo désertique des Hautes Andes tropicales du Venezuela*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI.
- RIETZ G.E. du (1931). — Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica*, 3, Uppsala.
- SARUKHIAN J. (1978). — Studies on the demography of tropical trees, pp. 163-184. In *Tropical Trees as Living Systems*, P.B. Tomlinson and Martin H. Zimmermann S. (Eds.). Cambridge University Press.
- TRICART J. (1970). — *Geomorphology of Cold Environments*. Macmillan Press.