

Maximina Ponasterio

Mérida 1979

ASPECTOS DE LA ESTRATEGIA DEL CICLO VITAL
DE Coespeletia spicata

CARLOS AUGUSTO ESPERADA S.

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

Mérida, Abril de 1979.

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

AGRADECIMIENTO

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

C O N T E N I D O

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

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

I.- INTRODUCCION.

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

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

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

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

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

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

1. Fenología
2. Análisis de una parte de la dinámica poblacional, en particular el rendimiento del proceso reproductivo hasta la etapa de fecundación.
3. Variabilidad reproductiva a distintos niveles de organización vegetal (población, planta y órganos y estructuras reproductivas).
4. Crecimiento y diferenciación en estructuras reproductivas.
5. Estructura poblacional.

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

1. De qué manera las presiones selectivas del ambiente pueden estar afectando la dinámica y estructura poblacional en Coespeletia spicata y cómo pueden influir en su ciclo vital.
2. Hasta que punto el comportamiento fenológico de la especie actúa como una respuesta adaptativa frente a aspectos físico-ambientales y/o

bio-ecológicos del medio ambiente.

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

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

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

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

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

II.- DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

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

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

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

III. DESCRIPCION DEL AREA.

III.1. Ubicación.

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

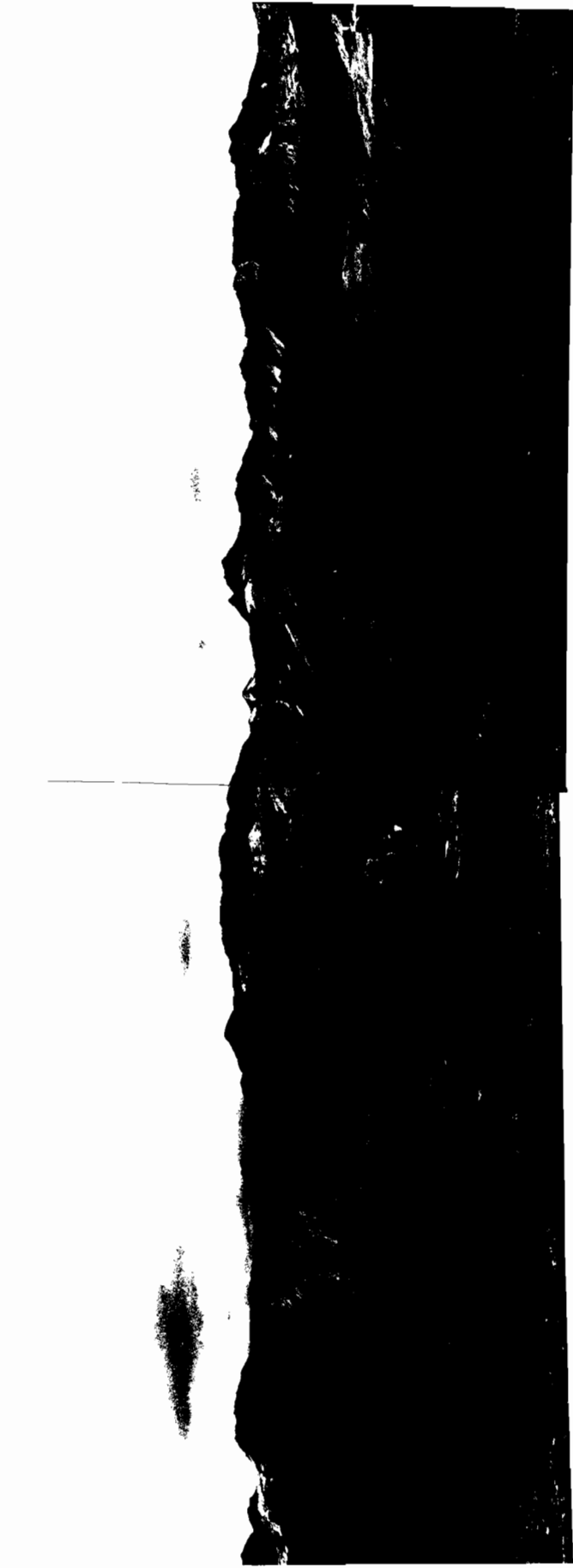


FIGURA N^o 1 .- Páramo de Piedras Blancas. Vista panorámica.

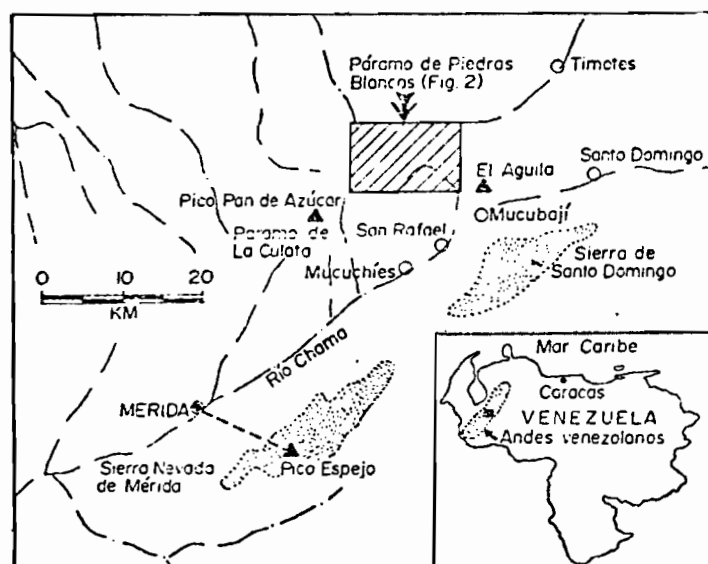


FIGURA Nº 2 .- Ubicación a pequeña y mediana escala del Páramo de Piedras Blancas (tomado de Schubert, 1975)

III.2. Características ambientales

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

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

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

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

Las condiciones climáticas generales están representadas en

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

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

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

PICO DEL AGUILA

08° 52' N

70° 48' W

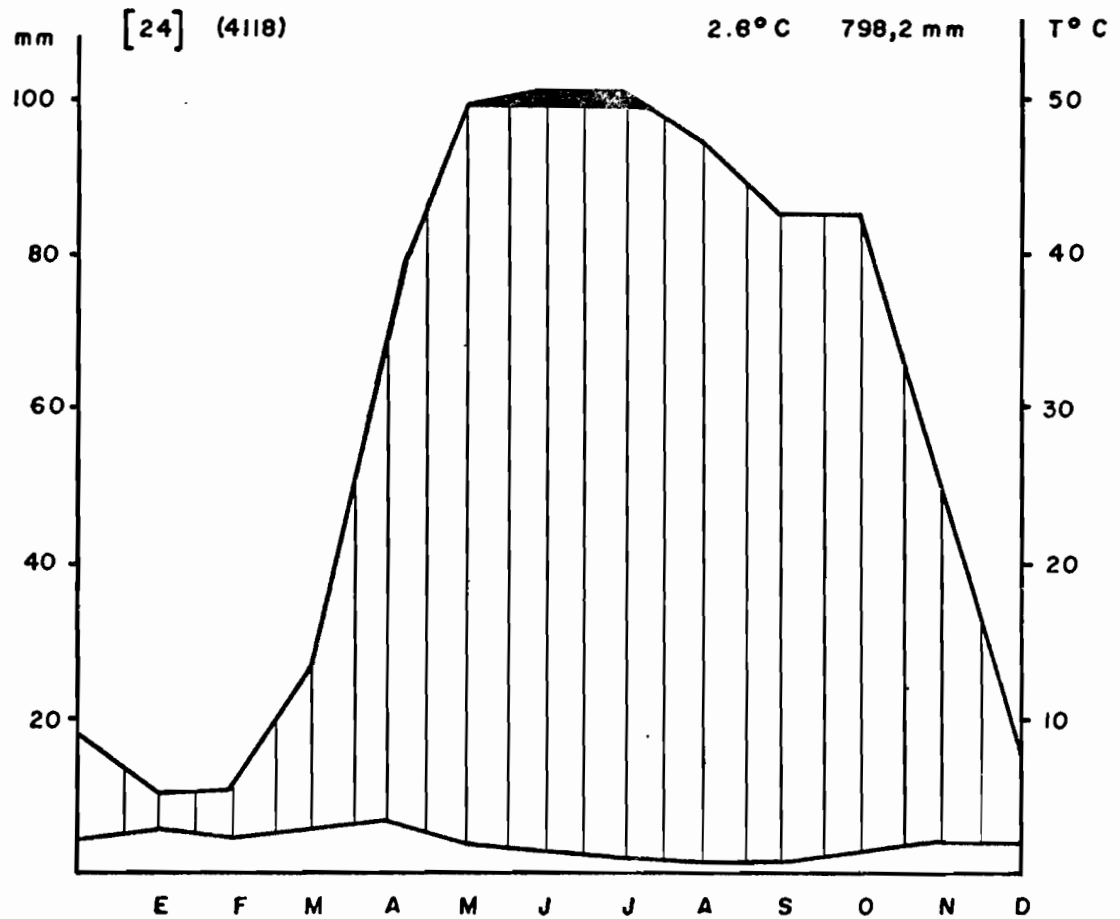


FIGURA Nº 3 .- Climadiagrama de la estación de Pico del Aguila. Registro de 24 años.

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

III.3. Vegetación.

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

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

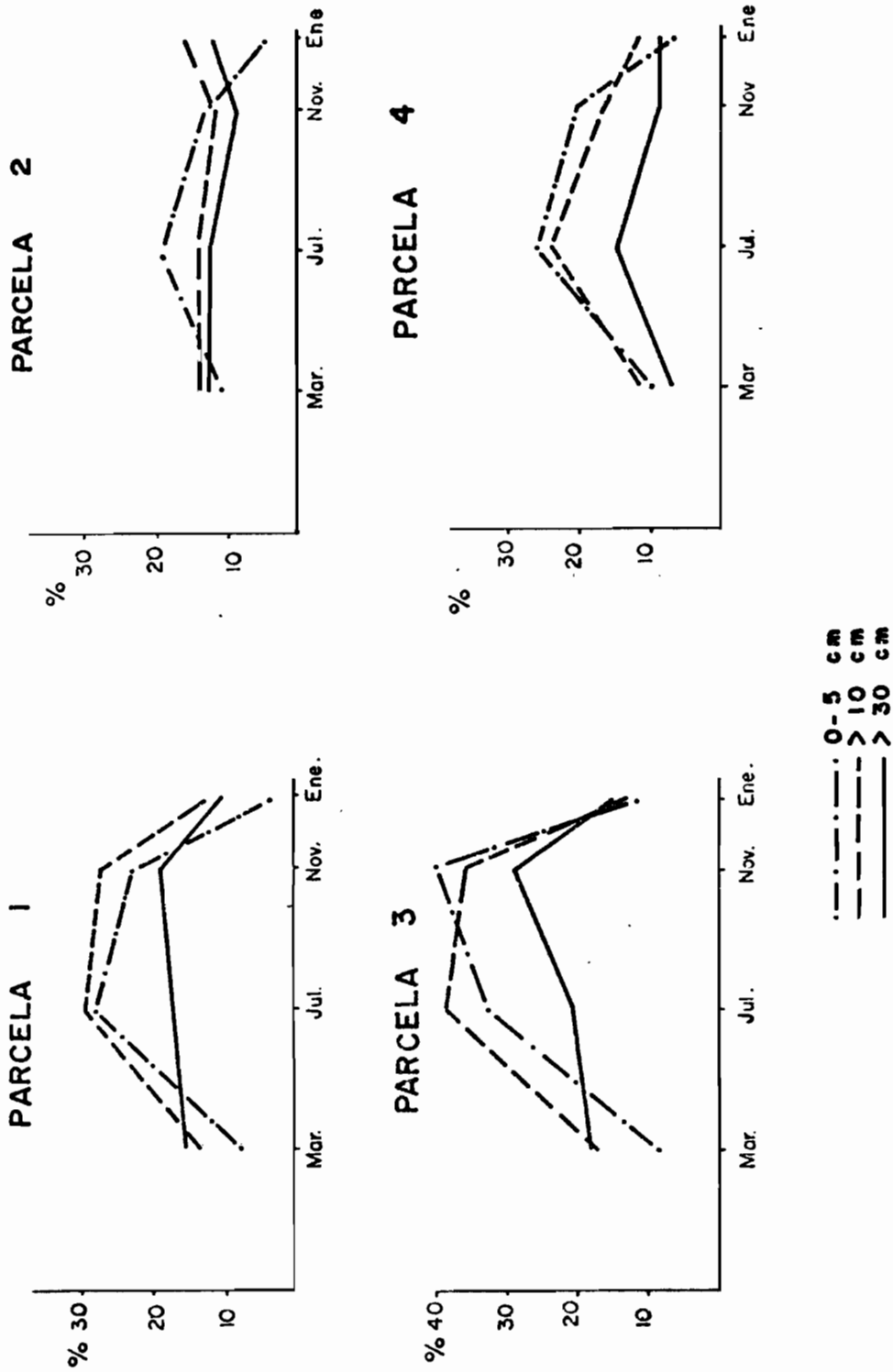


FIGURA N^o 5 .- Secuencia anual en la Humedad del suelo (% peso seco) en la transecta de *Coespeletia spicata*, en el Páramo de Piedras Blancas, a 4.250 m s.n.m. Datos de 1978 y 1979.



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

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

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

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

III.4. Uso de la tierra.

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

IV. METODOLOGIA.

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

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

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

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

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

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

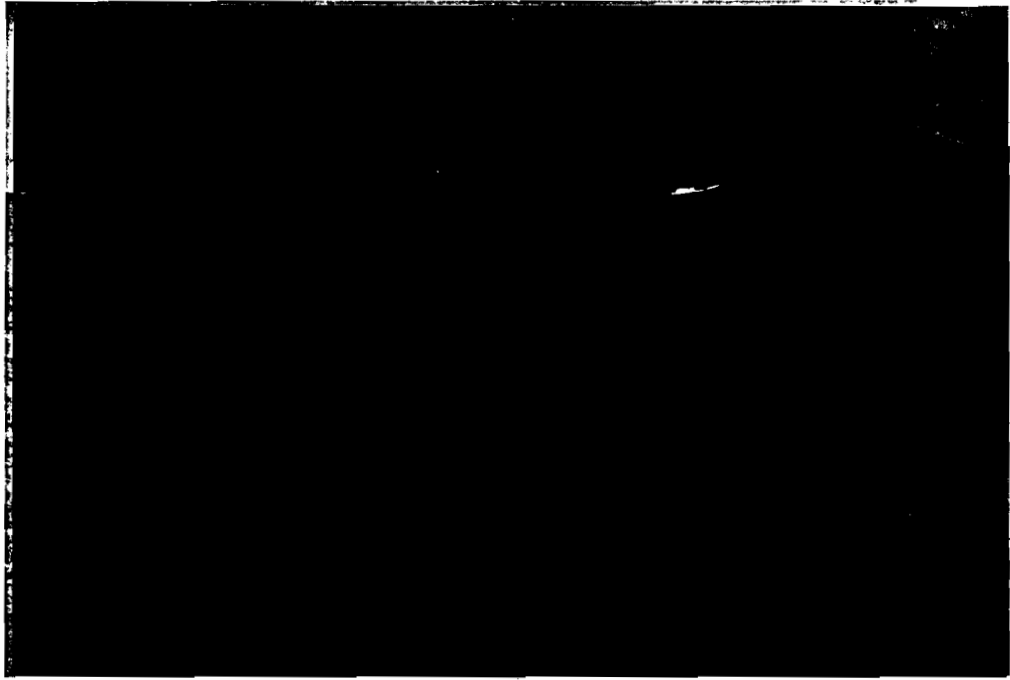


FIGURA N° 7 .- Area de trabajo. Ubicación de las 4 parcelas de la transecta de Coespeletia spicata.

IV.1. Fenología.

Antes, aclararemos algunos conceptos.

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

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

- a) Por un lado, el examen de la ocurrencia (en 1978) de cada una de las fenofases se llevó a cabo mediante censos fenológicos cualitativos (Cuadro Nº 1) y semicuantitativos (Cuadro Nº 2) así como observaciones de carácter personal, tal como se muestra en el Cuadro Nº 3.
- b) Por otro lado, se recolectaron muestras de inflorescencias (véase sección IV-3-b) entre Junio y Agosto de 1978 para completar la información de carácter fenológico que falta en el Cuadro Nº 3 entre Abril y Septiembre, y para estudiar la secuencia de las fenofases reproduc-

ESTRATEGIA GLOBAL EN ESPECIES DEL RAMO

Fecha: 27-4-78

Parcela: 2

Lugar: V. J.

Especie: J. J.

No. Ind.	Alt. total	Alt. tallo	Alt. Roseta	Dímetro Roseta	Sin/Proc. Repr. Act.	Form. de Inflor.	Boton.	Flor	Fruto	Rest. Inf.	Juven. s/F.	Juv. Ira. F.
1						+	+					+
2					+	+	+					
3						+	+					
4						+	+					
5						+	+					
6						+	+					
7						+	+					
8						+	+					
9						+	+					
10						+	+					
11						+	+					
12						+	+					
13						+	+					
14						+	+					
15						+	+					
16						+	+					
17						+	+					
18						+	+					
19						+	+					
20						+	+					
21						+	+					
22						+	+					
23						+	+					
24						+	+					
25						+	+					
26						+	+					
27						+	+					
28						+	+					
29						+	+					
30						+	+					

27-4-78

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

Ubicidad del muestreo en hectáreas:

V₁ = 191,100

V₂ = 191,540

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGIA VEGETAL

Parque Piedras Blancas

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

FECHA 21-9-78 ESTACION FENOLOGICA No. 3 NOMBRE DE LA ESP. Coccoloba spicata

INDIVIDUOS OBSERVADOS

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

ESTADO VEGETATIVO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
No. Yema foliar apical activa	1													
No. Yemas foliares axilares activas														
No. Yemas sin actividad														
No. Yemas en deterioro														
Crecimiento inicial de hojas apical axilar														
No. Crecimiento lateral														
No. Ramificación lateral														
Follaje joven														
Follaje maduro														
Follaje senescente														
Follaje caído														
ESTADO REPRODUCTIVO														
No. Yemas florales														
No. Inflorescencia en desarrollo														
No. Inflorescencias desarrolladas														
No. Capítulos														
No. Inflorescencias secas														
Restos de inflorescencias														
Flor en botones														
Flor madura														
Flor seca o pasada														
Frutos en iniciación														
Frutos maduros														
Frutos viejos														
Restos de frutos														
Frutos en dispersión														
No. Semillas en dispersión														

OBSERVACIONES:

CUADRO N° 2.- Formulario de fenología semicuantitativa

1978

19 Enero = inspección visual

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

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

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

27 Abril = censo fenológico cualitativo en todas las parcelas.

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

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

27 Noviembre = censo fenológico semicuantitativo en toda la transecta.

1979

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

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

tivas a nivel del desarrollo en los capítulos florales.

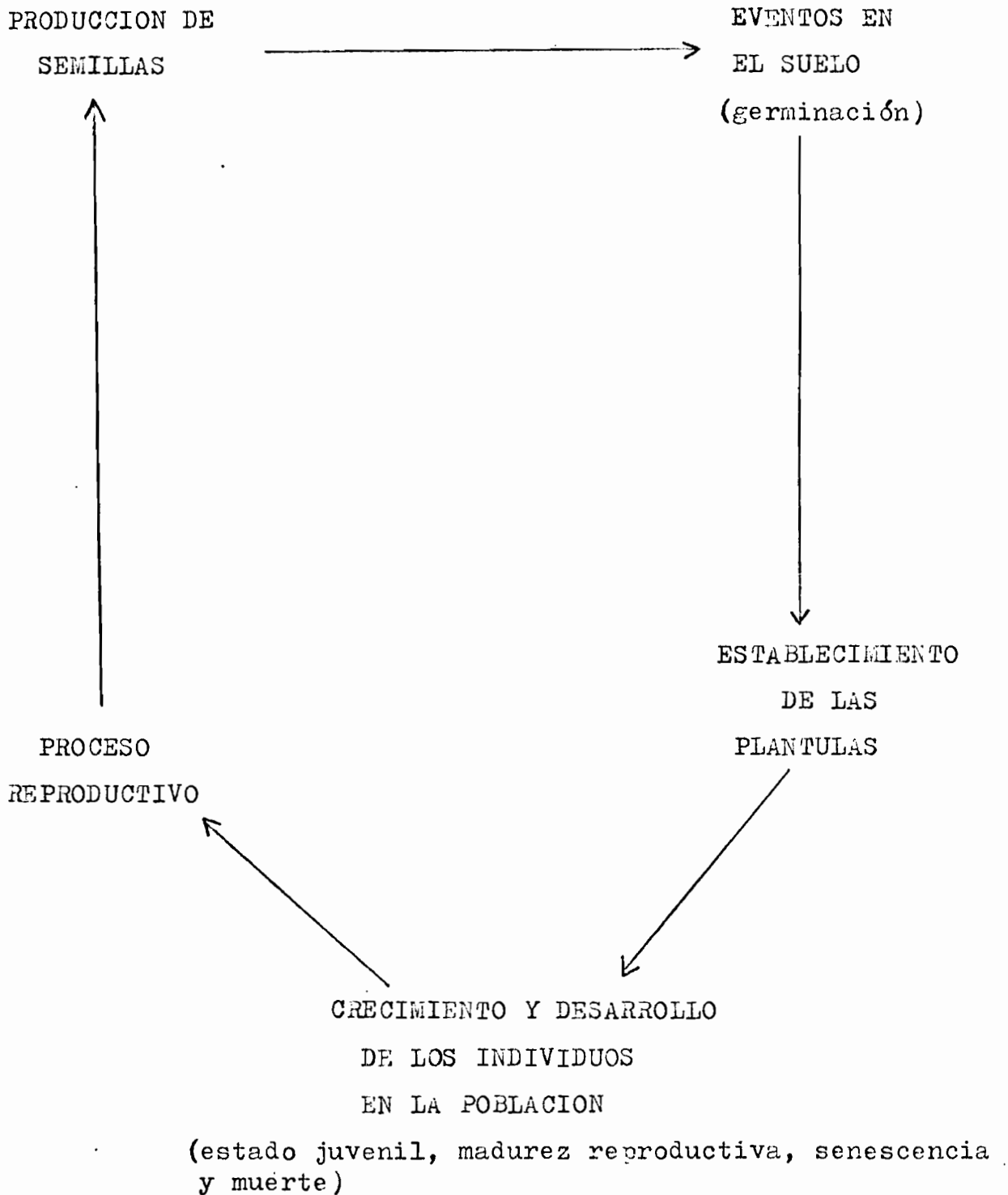
El estudio del desarrollo floral de los capítulos se llevó a cabo utilizando el procedimiento de esquematizar ese desarrollo mediante el ordenamiento de las diversas etapas del mismo en una secuencia. Ahora bien, se trata de detectar y describir aquellas etapas características dentro de este desarrollo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

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

IV.2. Rendimiento reproductivo.

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

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

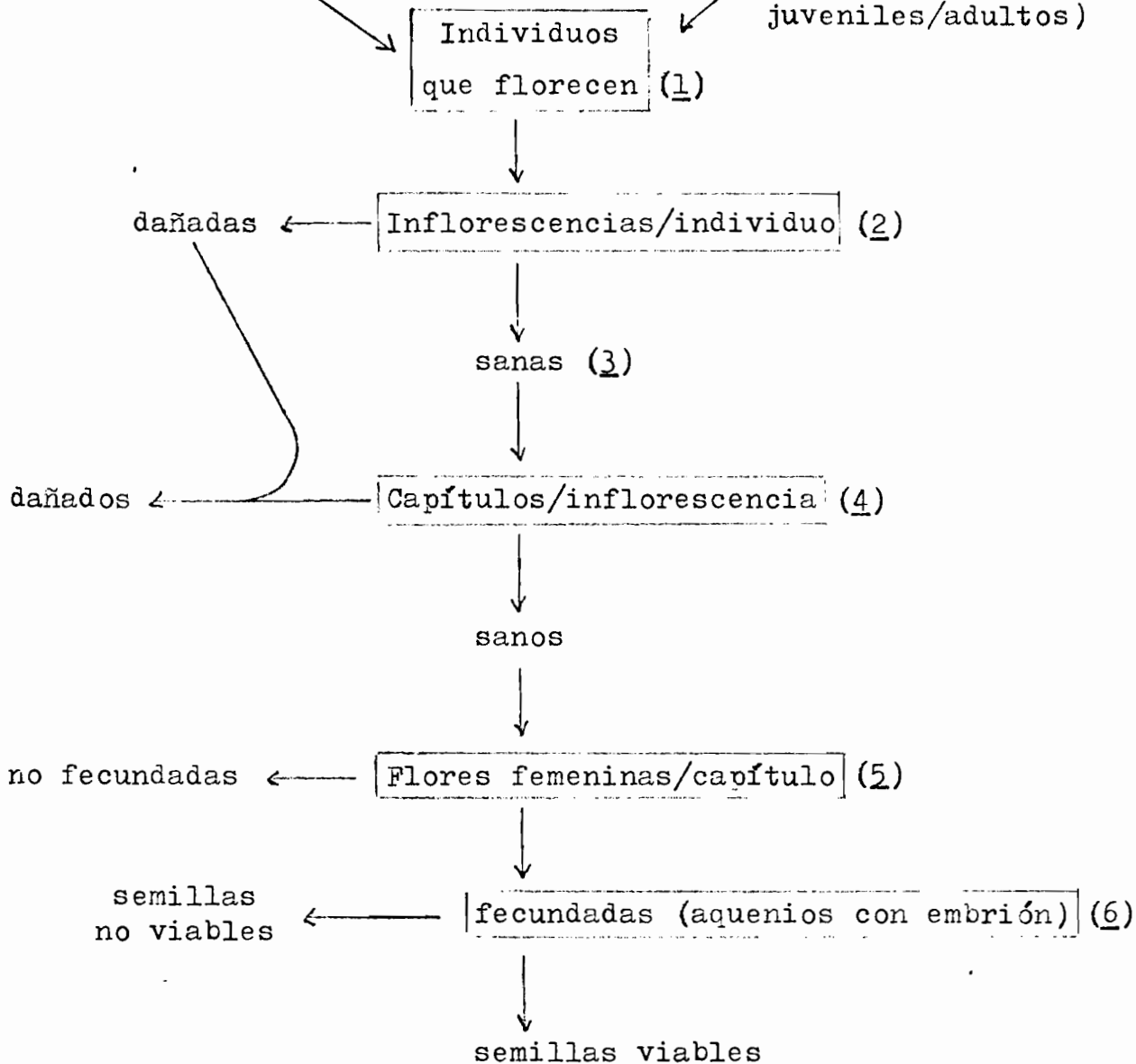


ESQUEMA N^o 1.- Rasgos generales de la dinámica poblacional en plantas superiores.

Frecuencia de
floración en
la población

Estructura reproductiva
de la población.

(proporción
juveniles/adultos)



ESQUEMA Nº 2.- Proceso reproductivo - representación esquemática.

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

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

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

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

IV.3. Variabilidad reproductiva.

a) Este aspecto fue abordado de dos modos:

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

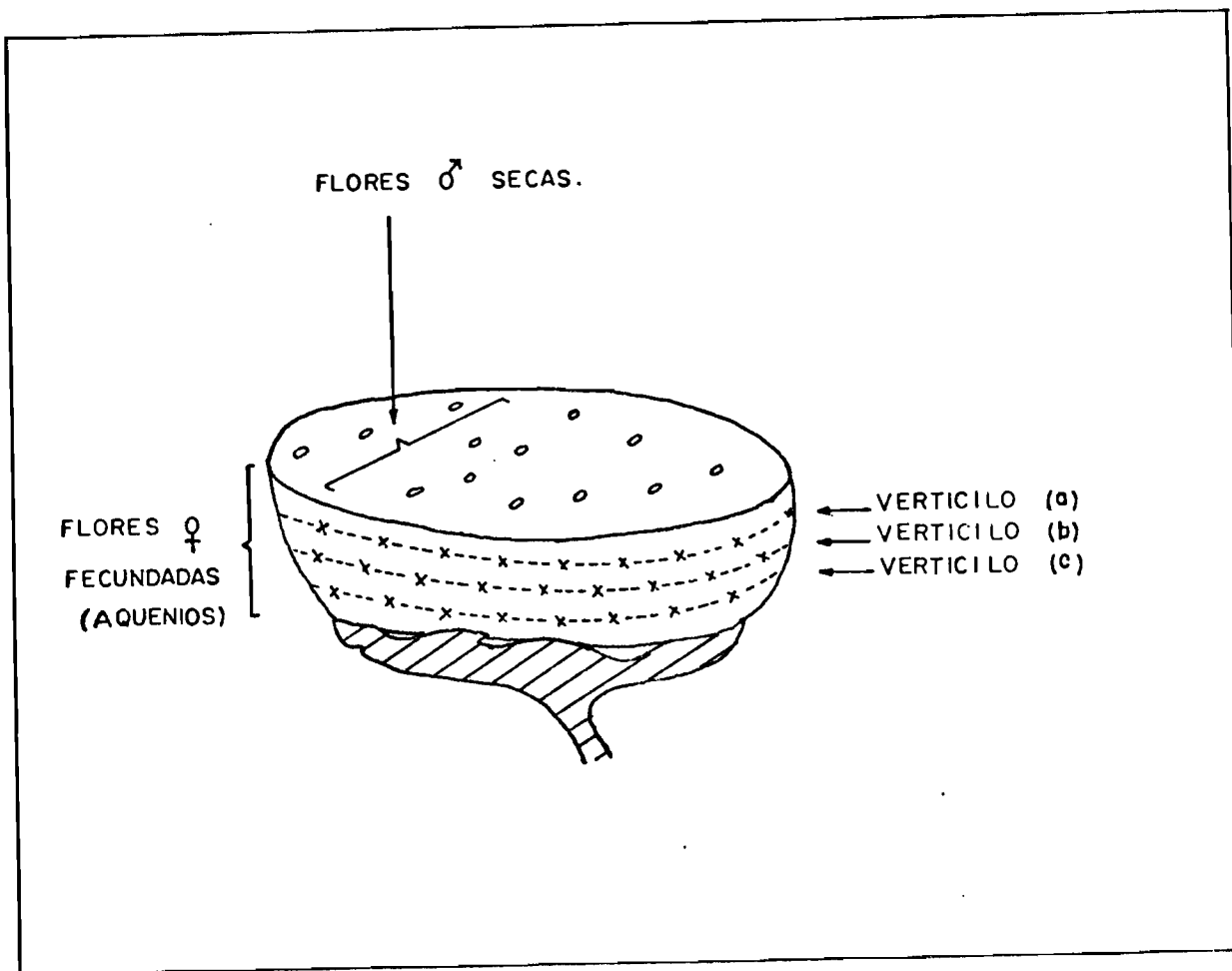


FIGURA Nº 8 .- "Verticilos" de aquenios muestreados en el capítulo floral.

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

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

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

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

IV.4. Crecimiento y diferenciación.

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

IV.5. Estructura poblacional.

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

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

V.- RESULTADOS Y DISCUSION.

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

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

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

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

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

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

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

- (1) Aparecen simultáneamente en toda la periferia del capítulo (en el radio) flores femeninas.
- (2) Aparecen simultáneamente en toda la periferia del capítulo flores masculinas.
- (3) Aparecen en algunos sectores de la periferia del capítulo, flores femeninas.
- (4) Aparecen en algunos sectores de la periferia del capítulo, flores masculinas.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

V.l.b. Fenología.

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

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

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

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

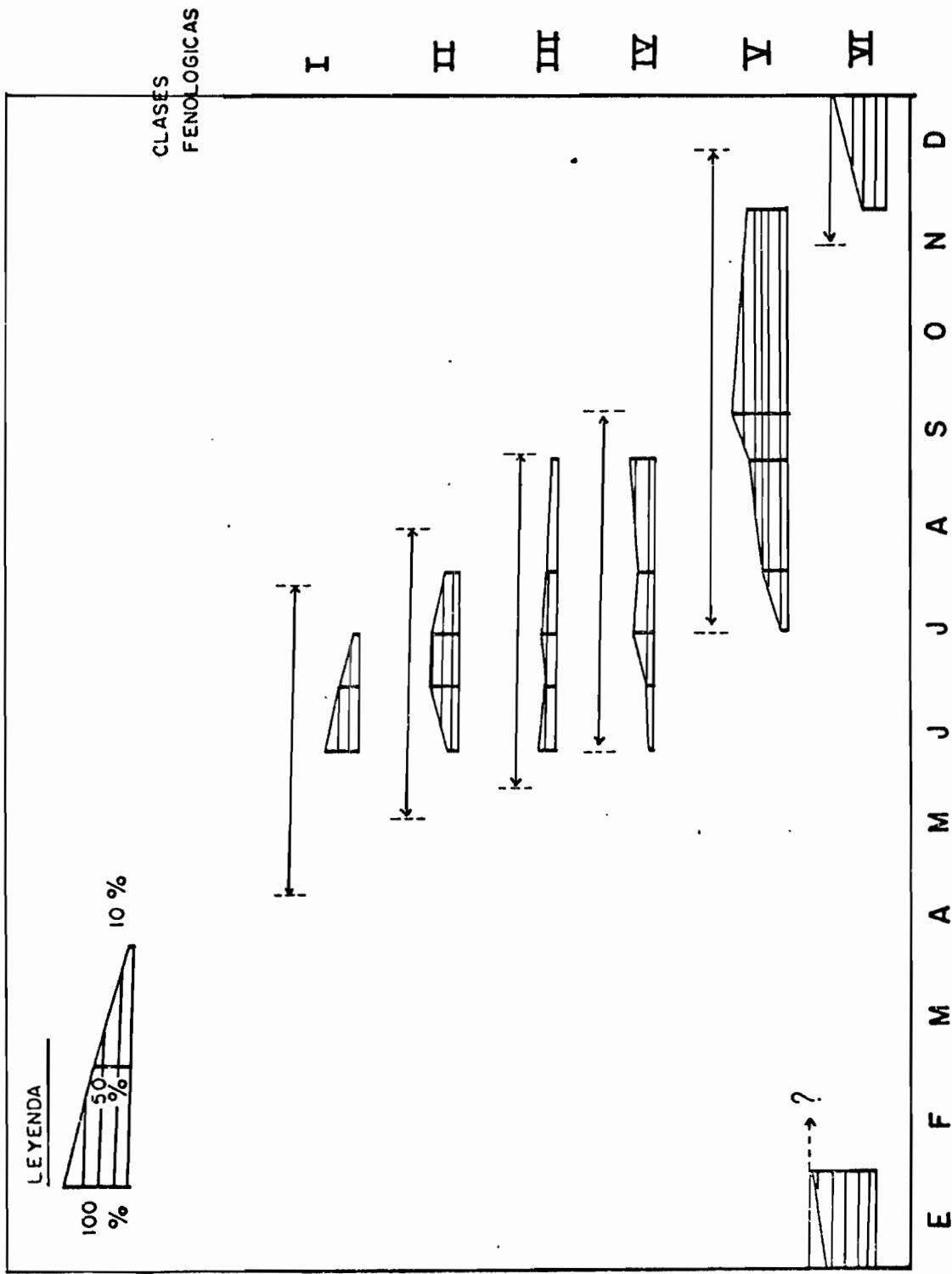


FIGURA Nº 10 .-- Secuencia anual y cuantificación parcial de la importancia relativa de cada una de las fenofases en Coespeletia spicata (año 1978)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Muestreo 13 de Julio - 1978

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

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

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

V.2. Rendimiento reproductivo.

Los resultados obtenidos de la cuantificación de las etapas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 del esquema Nº 2 se muestran en la Tabla Nº 4.

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

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

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

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

