

# COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE UNA ROSETA GIGANTE, *Espeletia spicata* SCH. BIP. (COMPOSITAE), DEL PARAMO DESERTICO

## REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF A GIANT ROSETTE, *Espeletia spicata* SCH. BIP. (COMPOSITAE), IN THE DESERT PARAMO.

Carlos Estrada y Maximina Monasterio

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

### RESUMEN

El comportamiento reproductivo de poblaciones de *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), fue analizado durante 8 años consecutivos en parcelas permanentes, a 4.200 m de altitud en la Cordillera de Mérida. La edad de la primera reproducción ocurre generalmente a los 20 años, prolongándose en algunos casos, hasta los 50 años. Los valores de fecundidad (25.000 - 30.000 semillas por individuo) y frecuencia de reproducción (0,33 años ) no varían significativamente con el tamaño de la planta. El vigor vegetativo fue bajo en individuos que se estaban reproduciendo por vez primera y en los adultos que no se reprodujeron en el intervalo estudiado. Esto sugiere que la reproducción requiere de un nivel mínimo de desarrollo vegetativo. Dentro de la población, la contribución reproductiva relativa fue mas alta para los individuos de tamaño intermedio que son los que poseen las más altas tasas de sobrevivencia. A nivel poblacional, la tasa de floración y la producción de ejes florales variaron entre años consecutivos desde 1 % a 77 %, y desde 1 eje floral a 1.600 ejes florales, respectivamente. A nivel individual, se observó una secuencia reproductiva interanual irregular (en cada planta) y asincrónica (entre plantas). Esta alta variabilidad reproductiva puede relacionarse con limitaciones energéticas internas o como una respuesta adaptativa a una cierta impredecibilidad interanual en la disponibilidad de recursos.

**PALABRAS CLAVE:** *Espeletia spicata*, Trópico frío, Páramo, Fecundidad, Frecuencia reproductiva, Patrones reproductivos individuales, Compositae, Andes de Venezuela

### ABSTRACT

The reproductive behaviour of populations of *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), was studied during eight years in permanent plots, at 4,200 m in the Cordillera de Mérida. The age at first reproduction is between 20 and 50 years, more frequently at 20 years, after the high juvenile mortality stage. The values of fecundity (25,000-30,000 seeds by individual) and reproductive frequency (0.33 years) do not change with plant size. The vegetative vigor was low in individuals at the first reproduction and in mature plants that do not reproduce in the studied interval. This suggests that the reproduction needs a minimal level of vegetative development. Within the population, the relative reproductive contribution was highest in individuals with intermediate size which have the highest survivorship rates. At population level, the flowering rate and the production of inflorescences change between consecutive years from 1 % to 77 %, and from one inflorescence to 1,600 inflorescences, respectively. At the individual level,

the interannual reproductive sequence was irregular (in each plant) and asynchronous (between plants). This high reproductive variability could be related to internal energetic limitations or could be an adaptive response to interannual unpredictability in the availability of resources.

KEY WORDS: *Espeletia spicata*, Cold tropics, Paramo, Fecundity, Reproductive frequency, Individual reproductive patterns, Compositae, Venezuelan Andes.

## INTRODUCCION

El comportamiento reproductivo en especies de rosetas gigantes que han evolucionado en condiciones tropicales frías ha comenzado a ser estudiado recientemente con enfoques muy diversos (Estrada 1979, Monasterio 1979, Smith y Young 1982, Young 1982, 1984, 1985, Beck et al. 1984, Berry 1986, Miller 1986, y Monasterio 1986a).

El conocimiento de los patrones reproductivos en plantas longevas necesita de estudios de largo plazo en condiciones de campo. Se ha señalado la escasez de información sobre variación interanual en los patrones de floración de un gran número de individuos marcados dentro de una misma especie (Bawa 1983). El estudio de reproducción en palmas de bosque subtropical con una duración de tres a cinco años (Piñero y Sarukhán 1982, Piñero et al. 1982) es uno de los pocos existentes hasta la fecha.

Este artículo presenta los resultados de un estudio de 8 años sobre varios aspectos de la reproducción en plantas de *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), una especie de roseta gigante que se encuentra en ambientes tropicales criotérmicamente extremos de los Páramos Andinos y, cuya forma de vida se ha denominado roseta arbórea gigante (Hedberg 1969), cauliroseta policárpica (Cuatrecasas 1979) y árbol monocaule policárpico (Monasterio 1979), siguiendo

la clasificación de Hallé y Oldeman (1970).

Tamaños críticos a la primera reproducción, años alternantes de alta y baja reproducción, y relaciones negativas entre producción reproductiva y crecimiento posterior, son fenómenos bien conocidos en muchas especies de plantas policárpicas (Harper 1977). Una gran variedad de especies de rosetas gigantes se reproducen a intervalos de varios años y muestran una estrecha sincronía reproductiva dentro de sus poblaciones; sin embargo se desconoce el cómo y el porqué de tal sincronía (Smith y Young 1987).

En este trabajo se analiza cómo ocurre el despegue de la madurez reproductiva. Se examinan los cambios de la fecundidad y la frecuencia de reproducción con respecto al tamaño, el cual tiene más influencia sobre la reproducción en plantas que la edad (Werner 1975). Se estudia la relación entre el vigor vegetativo y la reproducción a fin de determinar si en esta especie un mayor vigor vegetativo favorece o no a la reproducción. Otro objetivo de este trabajo es determinar si plantas que se reproducen más frecuentemente producen menos semillas en cada evento reproductivo, y viceversa. Se esperaría confirmar esta hipótesis si tenemos en cuenta que existen compromisos internos en una planta en la asignación de recursos a distintas funciones como crecimiento,

mantenimiento y reproducción (Samson y Werk 1986). Por último, se estudia la contribución reproductiva relativa de distintos grupos de tamaños en la población, y los patrones reproductivos interanuales a nivel poblacional e individual. Una revisión de los patrones de floración con énfasis en plantas del trópico de baja altitud es suministrado por Bawa (1983), lo cual podría ser útil con fines comparativos para las plantas de alta montaña tropical.

## METODOLOGIA

El sitio de trabajo está ubicado a 4.200 m en el Páramo de Piedras Blancas (8° 52' N, 70° 55' O), Sierra de la Culata, en la Cordillera de Mérida, Venezuela. El tipo de vegetación prevaleciente corresponde al Páramo Desértico Altandino, formado en su estrato superior por rosetas gigantes de *Espeletia*, cuyas poblaciones están establecidas con un patrón muy abierto y discontinuo, dejando grandes áreas de suelo desnudo (Monasterio 1980). El estrato inferior está formado por varias especies de plantas en cojín, pequeñas rosetas y juveniles de *Espeletia* (Monasterio 1986a).

La temperatura media anual producto de 24 años de registros en la estación climatológica del Pico del Aguila, situada a 2,5 km del sitio de trabajo, es de 2,8 °C, y la diferencia en la temperatura media mensual entre los meses más fríos y más cálidos es de 2,7 °C. Las oscilaciones térmicas diarias en el aire son de aproximadamente 10 °C, y la precipitación media anual (800 mm) cae en su mayor parte entre Abril y Noviembre (Monasterio 1986a).

Se realizaron dos tipos de muestras los cuáles se describen a continuación:

### 1. Muestra Poblacional I

En Noviembre de 1977 se establecieron cuatro parcelas permanentes de 10 x 10 m dentro de un circo glacial, donde se registraron 238 individuos de *E. spicata* a lo largo de un gradiente altitudinal de 80 m, con una pendiente de 15° y exposición suroeste. El tamaño de cada individuo se estimó por la altura del tronco y el vigor vegetativo mediante el diámetro de la roseta.

La actividad reproductiva de los individuos adultos fue evaluada en años sucesivos tomando en cuenta la ocurrencia o no del proceso reproductivo y el número de inflorescencias producidas. Los individuos adultos se pueden distinguir de los juveniles usando el criterio de que la condición adulta se alcanza cuando la planta se ha reproducido una o más veces en su vida. De este modo, los individuos que presentaron restos de ejes florales adheridos al tronco fueron considerados adultos. Una categoría aparte dentro de los adultos, está integrada por aquellos individuos que no muestran restos de ejes florales pero que sin embargo tienen ejes florales actuales presentes, es decir, son individuos que se están reproduciendo por primera vez.

En esta muestra se analizó la fecundidad, la frecuencia reproductiva y las secuencias reproductivas a nivel individual.

### 2. Muestra Poblacional II

Se demarcaron cuatro franjas de 500 m adyacentes a las parcelas permanentes.

En ellas se midieron 1.568 individuos, registrándose para cada individuo la altura del tronco, el diámetro de la roseta, el número de ejes florales actuales (si estaban presentes), y la presencia-ausencia de restos de ejes florales en el tronco: De acuerdo a ello, en este muestreo realizado en 1983, se detectaron tres ciclos reproductivos anteriores (1981, 1982 y 1983). Esta muestra fué usada para analizar la contribución reproductiva relativa de distintos grupos de tamaño en la población.

El inicio de la reproducción en el ciclo de vida fué analizado en las dos muestras poblacionales (I y II) siguiendo dos enfoques complementarios:

a. Usando la Muestra Poblacional I, se identificaron los individuos que florecieron por primera vez en el intervalo 1977-1984. Luego se determinó su distribución de frecuencia con respecto a la altura del tronco.

b. Utilizando datos de la Muestra Poblacional II, se calcularon las proporciones de individuos "precoces" o "tardíos" sobre el total de individuos que están en el intervalo de tamaño en el que ocurre por primera vez la reproducción. Se consideraron "precoces" aquellos individuos adultos cercanos al límite de tamaño inferior del intervalo, y "tardíos" a aquellos individuos todavía en condición juvenil que se encuentran cerca del límite de tamaño superior del mencionado intervalo.

Por otra parte, la actividad reproductiva de los individuos adultos fue evaluada siguiendo el siguiente procedimiento:

La fecundidad fue estimada como número de semillas producidas por individuo reproductivo. Para ello se contó el número de ejes florales producidos por

cada individuo reproductivo. Esta cantidad se multiplicó por el número medio de capítulos por eje floral en *E. spicata* que es de  $22,4 \pm 4,01$  ( $n = 122$ ). El producto se multiplicó luego por el número medio de flores femeninas por capítulo, que es de  $162,4 \pm 12,9$ , y por el porcentaje de fecundación que varía de un 60 %, en años de alta intensidad de floración, a un 3 % en años de baja floración (Berry 1986). Este último parámetro fue ponderado para cada año (entre 1977 y 1984) de acuerdo a los cambios interanuales en la tasa de floración que se presentan más adelante en este trabajo, y siguiendo el criterio de la densidad de individuos en flor usado por Berry (1986).

A cada individuo adulto se le registró durante el lapso de estudio, en cuáles años floreció y en cuáles no (historia reproductiva). Esta información permite determinar dos variables importantes:

i) "Frecuencia Reproductiva": cociente entre el número de veces que florece un individuo y el número de años del lapso de estudio. Esta variable puede tomar 8 valores posibles, desde 0/8, 1/8, 2/8, ..., hasta 8/8, debido a que cuando el proceso reproductivo ocurre, dura un año.

ii) "Secuencia Temporal Reproductiva Individual": indica el modo cómo se distribuyeron los eventos reproductivos de cada individuo en el intervalo de estudio.

Para analizar la interacción "fecundidad - frecuencia reproductiva", se calculó el valor promedio de la fecundidad para el conjunto de todos los individuos adultos que mostraron una misma frecuencia reproductiva. Luego se graficaron dichos valores contra los valores de frecuencia reproductiva.

A continuación se indica cómo se analizó la relación que hay entre el valor promedio de la fecundidad cuando ocurre la reproducción por primera vez, y el valor promedio de ese mismo parámetro en el resto del ciclo de vida:

(1) A los individuos que mostraron la primera reproducción durante el lapso de estudio se les calculó el número de semillas producidas en ese primer evento reproductivo y luego se promediaron dichos valores.

(2) Al resto de los individuos adultos de la población se les determinó el mismo parámetro anterior por cada evento reproductivo. Luego se promediaron estos valores para todos los eventos reproductivos que ocurrieron durante el lapso de estudio.

(3) Las medias de (1) y (2) fueron analizadas para determinar si son estadísticamente diferentes (t Student).

La contribución reproductiva relativa de las distintas clases de tamaño de la población se estimó mediante varios parámetros indicadores como el número y porcentaje de adultos reproductivos, el número total de ejes florales producidos en cada clase, el porcentaje de ejes producidos por individuo reproductivo y el porcentaje de ejes producidos con respecto al total poblacional de ejes.

## RESULTADOS

### Madurez reproductiva: individuos "precoces" y "tardíos"

La madurez reproductiva en individuos de *E. spicata* se alcanza en forma variable, no existiendo sincronía entre los individuos de la misma edad o

tamaño. El intervalo de tamaño en el que se presenta por primera vez la reproducción es de 6 a 80 cm, de acuerdo a los datos de la Muestra Poblacional II. Estudios preliminares que estamos realizando sobre la relación tamaño-edad sugieren que la tasa de crecimiento longitudinal del tronco, para individuos ubicados en dicho intervalo, oscila de 1 a 2 cm/año aproximadamente. Esto implica que la duración del período juvenil en esta especie varía desde 15-20 años hasta 45-50 años, aproximadamente. Esta variación da lugar a la existencia de individuos precoces y tardíos con respecto al inicio de la reproducción.

La muestra poblacional de 1.568 individuos se compone de 61,3 % de juveniles y un 38,7 % de adultos, como se muestra en la Tabla 1. La mayoría de los individuos que alcanzan la madurez corresponden a los que recién han pasado el umbral de tamaño de 20 cm de altura del tronco, límite a partir del cual ocurre un cambio de 28,6 % de adultos (entre 11 y 20 cm) a 63,5 % (en la clase de 21 a 30 cm). Sin embargo, después o por encima de un tamaño de 40 cm, el cambio en el número relativo de individuos adultos entre grupos de tamaño sucesivos es bastante menor. De un 88 % de adultos en el grupo de 31 a 40 cm se pasa a un 97,4 % entre 41 y 60 cm.

Siguiendo el criterio expuesto en la metodología, hay un 5 % de individuos reproductivamente precoces y sólo un 1 % de tardíos. Estas cifras no nos dicen realmente si hay más individuos que se reproducen tempranamente en relación a los tardíos; sólo nos indican la existencia de individuos precoces y tardíos en fracciones bastantes bajas en la población. Sin embargo, a partir de los datos de las

**Tabla 1.** Distribución por clases de tamaño de individuos juveniles y adultos de una población de *E. spicata*.

CLASES DE TAMAÑO Altura del tronco (cm)	TOTAL DE INDIVIDUOS	JUVENILES	ADULTOS	ADULTOS	JUVENILES
				(%)	(%)
0 - 5	729	729	0	0	100
6 - 10	80	76	4*	5	95
11 - 20	112	80	32*	28,6	71,4
21 - 30	148	54	94	63,5	37,2
31 - 40	134	16	118	88,1	12,7
41 - 60	195	5**	190	97,4	2,6
61 - 80	96	1**	95	99	1
81 - 160	74	0	74	100	0
TOTAL	1.568	961	607		
(%)	100	61,3	38,7		

\* Precoces

\*\* Tardíos

parcelas permanentes se determinó que 17 plantas pasaron del estadio juvenil al adulto entre 1977 y 1984, es decir, tuvieron su primera reproducción. La altura del tallo en estas plantas varió desde 5 cm hasta 55 cm. El 47 % de ellas se ubicaban en la clase de 5-15 cm, el 29 % entre 15 y 25 cm, el 18 % entre 25 y 35 cm, y el restante 6 % entre 35 y 55 cm. Estos resultados sugieren que el inicio de la

reproducción ocurre con más frecuencia en fases tempranas que en fases tardías, siendo más probable encontrar individuos reproductivamente precoces que tardíos.

### Fecundidad en el ciclo de vida

La Tabla 2 muestra los valores estimados de la fecundidad para distintos grupos de tamaño en la población

**Tabla 2.** Valores promedio ( $\bar{x}$ ) y sus respectivas desviaciones estándar (s) de fecundidad y frecuencia reproductiva, para distintos grupos de tamaño en una población de *E. spicata*. n = número de eventos reproductivos ocurridos en cada clase de tamaño, N = número de individuos adultos.

CLASES DE TAMAÑO (cm)	FECUNDIDAD			FRECUENCIA REPRODUCTIVA		
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	N
0 - 20	25.289	19.653	40	0,27	0,10	13
21 - 40	27.248	17.818	197	0,35	0,17	65
41 - 60	29.408	19.299	81	0,35	0,19	28
61 - 80	26.299	18.771	52	0,30	0,18	15
81 - 100	29.631	21.004	30	0,25	0,12	10
> 100	29.793	6.166	5			

&lt;-- (&gt; 80 cm)

estudiada. Un análisis de varianza (ANOVA) indica que no existe una diferencia significativa ( $F_{[5,398]} = 0,005, p < 0,75, n = 404$ ) por lo cual el número de semillas producidas por individuo reproductivo en *E. spicata* no es afectado por el tamaño del individuo.

### Frecuencia reproductiva en el ciclo de vida

Con la información obtenida de la historia reproductiva de 131 individuos adultos durante 8 años de registro, se puede apreciar (Tabla 2) que no hay una tendencia definida para individuos pertenecientes a distintas clases de tamaños, y además, la variabilidad en los valores para cada una de ellas es apreciablemente alta. Para toda la población de individuos adultos, la frecuencia media de reproducción es de  $0,33 \pm 0,16$  años ( $n = 154$ ). Esto significa que un individuo de edad-tamaño promedio en la población se reproduce a una frecuencia de una vez cada tres años. Si tenemos en cuenta que un individuo de *E. spicata* podría alcanzar una edad estimada de unos 120 años (Monasterio 1986a), se puede esperar un número máximo de 30 eventos reproductivos. Para un individuo bastante longevo de *E. timotensis* se han detectado 34 eventos reproductivos (Monasterio 1986b).

### Fecundidad y Frecuencia de Reproducción

En la Figura 1, se presenta la relación entre la fecundidad y la frecuencia de reproducción a nivel de la muestra poblacional estudiada. Además se muestra el número de individuos que tienen una

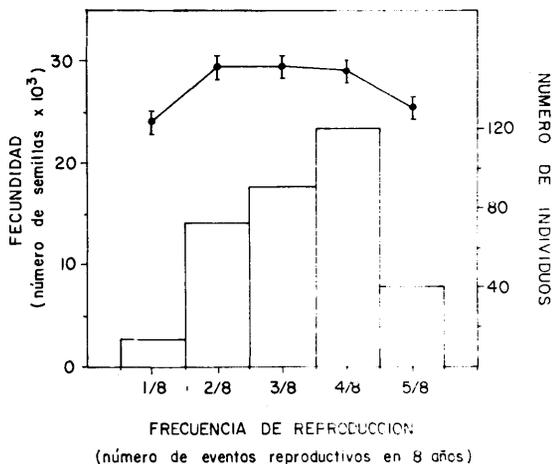


FIGURA 1. Relación entre la fecundidad y la frecuencia reproductiva en *E. spicata*. Las barras representan el número de individuos en cada frecuencia reproductiva y, la curva los valores de fecundidad

cierta frecuencia de reproducción. Se puede ver que individuos con frecuencias de reproducción extremas, bajas o altas, son poco numerosos y producen relativamente menos semillas, mientras que individuos con frecuencias de reproducción intermedias son más abundantes y tienden a producir más semillas. No obstante, hay que indicar que no existe una variación estadísticamente significativa para los valores de fecundidad entre individuos que exhiben distintas frecuencias de reproducción ( $F_{[4,330]} = 0,56, p < 0,50, n = 335$ ). Por tanto, en poblaciones de *E. spicata*, la fecundidad en un individuo dado parece no estar afectada por la frecuencia con que se reproduce.

La Tabla 3 compara la producción de semillas entre individuos con madurez sexual diferente. Los datos indican que no hay diferencias significativas entre lo producido por un individuo en el primer

**Tabla 3.** Comparación de la producción promedio ( $\bar{x}$ ) de semillas (fecundidad) entre individuos de *E. spicata* que se reproducen por primera vez y aquéllos que se han reproducido dos o más veces. Datos de la muestra poblacional I, durante el lapso 1977-1984.  $s$  = desviación estándar,  $n^a$  = número de individuos reproductivos,  $n^b$  = número de eventos reproductivos.

CLASES DE TAMAÑOS (cm)	$\bar{x}$	$s$	$n$
<b>INDIVIDUOS QUE SE REPRODUJERON POR PRIMERA VEZ</b>			
5 - 55	19.494	11.946	17 <sup>a</sup>
<b>INDIVIDUOS QUE SE REPRODUJERON DOS O MAS VECES</b>			
0 - 20	27.146	21.320	30 <sup>b</sup>
21 - 40	27.463	17.945	191 <sup>b</sup>
41 - 60	29.628	19.319	80 <sup>b</sup>
61 - 80	26.299	18.771	52 <sup>b</sup>
81 - 100	29.631	21.004	30 <sup>b</sup>
> 100	29.793	6.166	5
<b>TOTAL</b>	<b>27.927</b>	<b>18.698</b>	<b>388<sup>b</sup></b>

evento reproductivo y lo producido en los eventos reproductivos posteriores, tomados en conjunto ( $t_s = 1,86$ ,  $p > 0,05$ ). Sin embargo, el nivel de significación estadística encontrado se acerca bastante a la posibilidad (con un muestreo de datos algo mayor) de que un individuo de *E. spicata* muestre una acentuada tendencia a producir menos semillas en su primera reproducción. Por ejemplo, en el Monte Kenya de Africa ecuatorial, a 4.200 m, otra roseta gigante, *Senecio keniodendron*, produce menos semillas en su primera reproducción (Smith y Young 1982).

### Reproducción y vigor vegetativo

Se ha indicado que en *E. spicata* el tamaño de la roseta foliar puede ser un buen indicador del nivel de desarrollo o

“vigor vegetativo” de la planta (Estrada 1983). Una roseta de más desarrollo alberga un mayor número de hojas lo que condiciona un aumento en el área foliar.

Los individuos que se reproducen por primera vez muestran un tamaño de la roseta (media = 57,75 cm  $\pm$  11,05,  $n = 20$ ) significativamente menor ( $t_s = 3,29$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 140$ ) que el de individuos que ya se han reproducido previamente (media = 66,42 cm  $\pm$  9,95,  $n = 120$ ). En otras palabras, las rosetas foliares no alcanzan la estabilización de su desarrollo sino un cierto tiempo después de la emergencia de la madurez reproductiva cuando la roseta adquiere un tamaño relativamente constante.

La Tabla 4 presenta los valores de vigor vegetativo y su correspondiente

**Tabla 4.** Valores promedio ( $\bar{x}$ ), y sus respectivas desviaciones estándar (s), del diámetro de la roseta para individuos con cierta frecuencia reproductiva en *E. spicata*. n = número de individuos en cada frecuencia reproductiva.

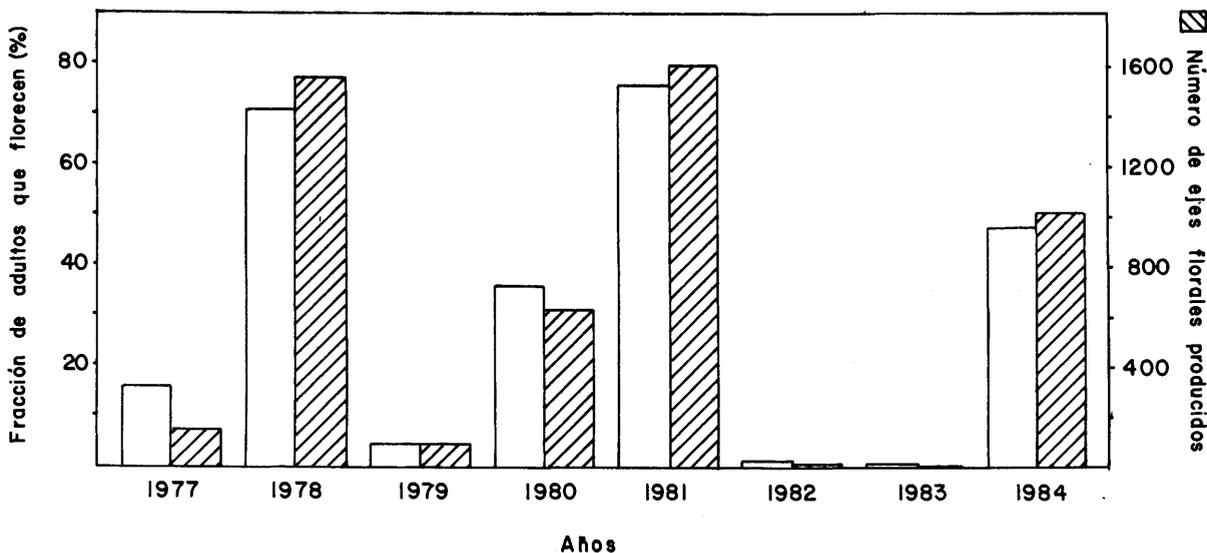
FRECUENCIA REPRODUCTIVA	DIAMETRO DE LA ROSETA (cm)		
	$\bar{x}$	s	n
0/8	50,91	12,15	11
1/8	64,38	8,26	13
2/8	67,97	8,58	29
3/8	68,94	7,40	31
4/8	68,07	8,96	29
5/8	69,88	8,18	8

y Rohlf 1981) indica que no hay ninguna diferencia en los valores medios del tamaño de la roseta para individuos con frecuencias reproductivas mayores o iguales a 1/8. La variación detectada es producida solamente por el tamaño medio de la roseta de los individuos adultos que nunca se reprodujeron en el lapso 1977-1984 (frecuencia reproductiva de 0/8). Estos individuos resultaron tener rosetas con un tamaño significativamente menor ( $p < 0,001$ ) al tamaño promedio de la roseta de todos los otros individuos adultos que, al menos se reprodujeron una vez o más en el mismo lapso. Este mismo fenómeno ha sido señalado para otras especies de roseta bianuales por Werner (1975) y para rosetas gigantes por Smith y Young (1982).

frecuencia de reproducción. El ANOVA indica que existe una variación significativa ( $F_{[5,114]} = 8,28, p < 0.001, n = 120$ ). El análisis *a posteriori* (Tukey-Kramer, Sokal

**Comportamiento reproductivo de la población**

Durante los 8 años de observaciones (1977-1984), en una muestra poblacional



**FIGURA 2.** Comportamiento reproductivo de una población de *E. spicata*. Las barras blancas indican el porcentaje de adultos que florecen en cada año. Las barras rayadas representan el número total de ejes florales producidos por año.

inicial de 149 individuos adultos, se analizaron dos parámetros indicadores del comportamiento reproductivo (Figura 2). Uno de ellos es la tasa de floración, la cual es estimada por el porcentaje de los adultos de la muestra que florecen en la población cada año. El otro, es la cosecha reproductiva (número total de ejes florales producidos) en cada año. Se puede ver que en 1977 una proporción pequeña de los adultos se reprodujeron con una baja producción de ejes florales. Al año siguiente (1978), hubo un incremento importante en los dos indicadores mencionados. En los años subsiguientes, la magnitud de la reproducción bajó en 1979 incrementándose en 1980, llegando a un máximo en 1981, similar al observado en 1978. Los siguientes dos años (1982-1983) presentaron una actividad reproductiva casi nula, para luego aumentar apreciablemente en 1984.

Por otro lado, a nivel poblacional se presentan fluctuaciones interanuales

apreciables en el porcentaje de individuos adultos que florecen (Figura 2). Fluctuaciones similares ocurren para el número total de ejes florales producidos. Por ejemplo, en 1983 sólo un individuo floreció en la población censada y produjo solamente un eje floral. Al año siguiente, el 50 % de los individuos adultos florecieron produciéndose un total de 985 ejes florales. Esto indica que la producción de ejes florales a nivel poblacional puede oscilar entre años sucesivos en un factor de hasta tres magnitudes. La producción de semillas puede variar más aún pues se ha indicado que la tasa de fertilidad natural (porcentaje de aquenios con embrión) en *E. spicata* está positivamente correlacionada con la intensidad de floración (porcentaje de adultos que florecen; Berry 1986, Estrada y Monasterio 1988).

La contribución reproductiva relativa de las distintas clases de tamaño en la Muestra Poblacional II se puede observar

**Tabla 5.** Tabla vertical de vida y parámetros reproductivos de *E. spicata* censo en 2.000 m. Datos correspondientes a la Muestra Poblacional II (ciclo reproductivo 1981 - 1982).

CLASES DE TAMAÑO-ADT* (cm)	Nº TOTAL	Nº DE ADULTOS	PORCENTAJE DE ADULTOS	NUMERO DE ADULTOS REPRODUC.	PORCENTAJE DE ADULTOS REPRODUC.	NUMERO DE EJES FLORALES	EJES FLORALES POR INDIVIDUO REPRODUC.	PORCENTAJE DEL TOTAL DE EJES DE LA POBLACION
[a]	[b]	[c]	[d=c/b]	[e]	[f=e/c]	[g]	[i=g/c]	[j=g/h]
0 - 20	921	36	3,9	26	72,2	284	10,92	5,68
21 - 40	282	212	74,6	147	69,3	1.735	11,80	34,73
41 - 60	195	190	97,4	130	68,4	1.457	11,21	29,16
61 - 80	96	95	99,0	59	62,1	803	13,61	16,07
81 - 100	53	53	100,0	34	64,1	588	17,29	11,77
101 - 120	18	18	100,0	10	55,6	104	10,40	2,08
121 - 140	1	1	100,0	1	100,0	7	7,00	0,14
141 - 160	2	2	100,0	1	50,0	18	9,00	0,36
TOTALES	1.568	607		408			4.996 <sup>h</sup>	

\*Altura del Tronco (ADT)

en la Tabla 5. El número de individuos adultos (columna c) es mayor en clases intermedias y menor para las clases extremas. El mismo patrón se observa para el número de adultos reproductivos (columna e), el número de ejes florales producidos por clase (columna g) y el porcentaje del total de ejes de la población (columna i).

De los resultados anteriores se destaca el hecho de que la mayor contribución reproductiva proviene de las clases de edad-tamaño intermedias. Estas clases son las que poseen las tasas más altas de sobrevivencia (Estrada y Monasterio 1988), fenómeno también observado para *E. timotensis* (Monasterio 1986b).

La relación entre el tamaño de la planta y el porcentaje de individuos

adultos que se reproducen en cada año se muestra en la Figura 3. Si exceptuamos del análisis los años 1982 y 1983 en los que las tasas reproductivas fueron casi nulas, podemos ver que durante los años 1977, 1979, 1980, 1981 y 1984 el mayor porcentaje de adultos que florecieron correspondió aproximadamente a las clases de tamaño intermedias, mientras que para los individuos más pequeños y los más grandes los porcentajes de floración fueron relativamente menores. El año 1978 representa, en el intervalo estudiado, una excepción a la tendencia descrita. De cualquier manera, se pudo observar una gran variación interanual en la magnitud de las tasas de floración por clases de tamaño. Esto puede tener relación con la secuencia reproductiva de cada individuo, como veremos a continuación.

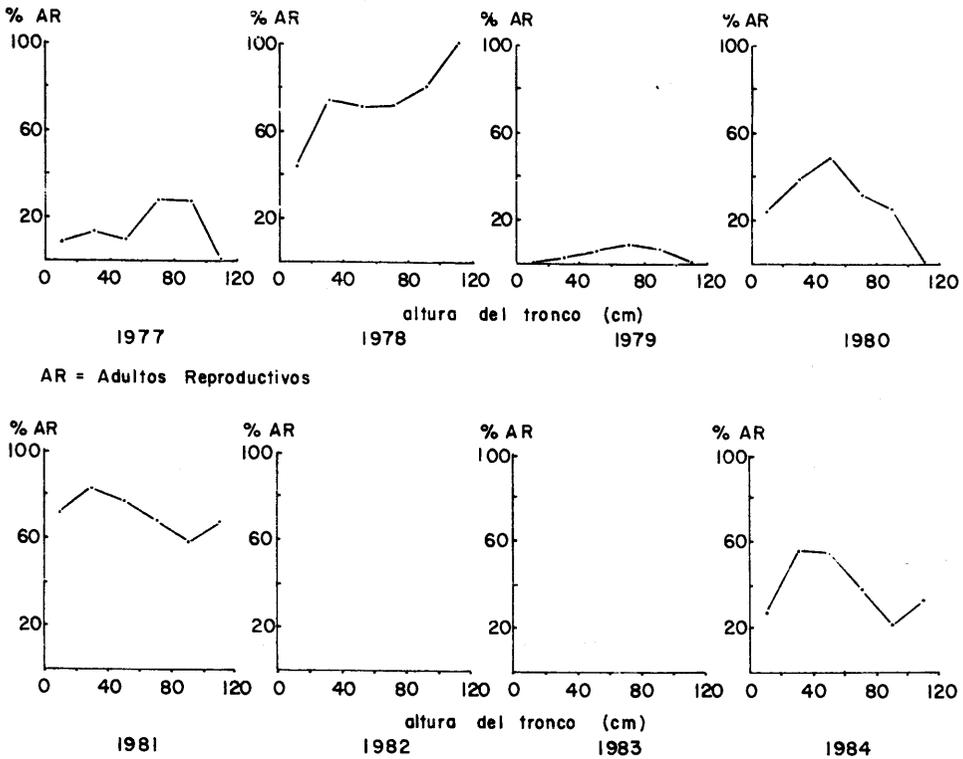


FIGURA 3. Variaciones interanuales en el porcentaje de individuos reproductivos por clases de tamaño, en *E. spicata*.

**Patrones reproductivos individuales**

Es evidente que en *E. spicata* la población en conjunto se reproduce anualmente, aunque con fluctuaciones extremas en su magnitud. De un total de 149 individuos adultos marcados que había a finales de 1977, se les siguió la historia reproductiva a 118, que sobrevivieron hasta 1984. Se detectaron 26 secuencias

reproductivas distintas, siendo más comunes aquellas que corresponden a individuos que florecieron en los años 1978, 1980, 1981 y 1984 (Figura 4), como era de esperarse pues estos años fueron de gran actividad reproductiva a nivel de la población (Figura 2). Posibles hipótesis que pueden explicar este fenómeno se discutirán más adelante.

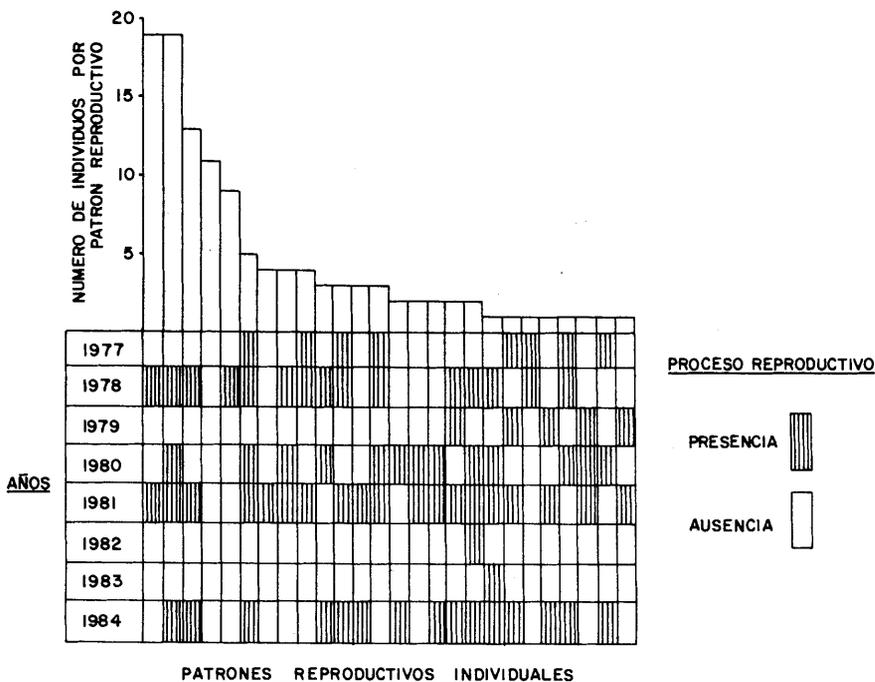


FIGURA 4. Patrones reproductivos individuales observados en una población de 118 individuos adultos de *E. spicata* durante 8 años de registro (1977-1984).

**DISCUSION**

El inicio de la madurez reproductiva en *E. spicata* se presenta generalmente cerca de los 20 años, aunque en pocos casos puede prolongarse hasta los 50 años, indicando una alta variabilidad en la duración del período juvenil.

Se ha señalado que la reproducción precoz tiene más ventajas cuando el riesgo de muerte aumenta con la edad o tamaño (Gadgil y Bossert 1970) o cuando hay altos riesgos de mortalidad en cualquier estadio del ciclo de vida (Silvertown 1982). En las rosetas gigantes de *Espeletia* los mayores índices de mortalidad ocurren en

los estadios de plántulas y juveniles muy pequeños (Monasterio 1986b, Estrada y Monasterio 1988).

Por otro lado, en plantas policárpicas el acortar el período juvenil permite dejar más descendientes, si no aumenta la probabilidad de muerte, porque la planta ha iniciado tempranamente la reproducción. Debido a los costos vegetativos de la reproducción, una planta que se reproduzca a un tamaño pequeño puede experimentar un mayor riesgo de muerte (Silvertown 1982). Hasta ahora no se ha determinado con precisión en *Espeletia* el efecto de la reproducción sobre la probabilidad de sobrevivencia futura. Sin embargo las observaciones de campo durante 8 años, indican que todos los 17 individuos que iniciaron su fase de vida reproductiva entre 1977 y 1984, sobrevivieron y se mantuvieron vigorosos. Otros fenómenos (stress hídrico, inestabilidad mecánica) parecen tener más importancia como agentes de mortalidad en *Espeletia* (Goldstein et al. 1985).

Cuando las tasas de reproducción no varían significativamente con la edad o tamaño, tal como se ha demostrado en este trabajo para *E. spicata*, el número de descendientes puede ser maximizado retardando la reproducción hasta que la planta alcance un tamaño en el que sea alta la probabilidad de sobrevivencia (Silvertown 1982). Precisamente, el inicio de la reproducción en *E. spicata* se presenta más frecuentemente cuando el tallo alcanza una altura mínima de 5 a 10 cm (entre 15 a 25 años de edad), en una etapa del ciclo de vida cuando la planta ha sobrepasado la fase de alta mortalidad juvenil (Estrada y Monasterio 1988). En este momento es importante recordar que una pequeña proporción de

los individuos que inician su vida reproductiva en *E. spicata* lo hacen más tardíamente (40-50 años), mostrando que existe una apreciable variabilidad intrapoblacional.

Debido a que una demora en el tiempo de la maduración reproductiva debe estar acompañada por un importante aumento compensatorio en la sobrevivencia (Willson 1983), la gran variabilidad intrapoblacional en la edad-tamaño de la primera reproducción en *E. spicata* debe estar relacionada con el gradual aumento de la probabilidad de sobrevivencia con el tamaño hasta alcanzar un máximo en las clases intermedias de edad-tamaño (cerca a los 80 cm de tamaño) (Estrada y Monasterio 1988). El tamaño de 80 cm, representa el límite por encima del cual ninguna planta de *E. spicata* permanece en condición vegetativas, y es también en el que comienza a disminuir la probabilidad de sobrevivencia.

La fecundidad y la frecuencia de reproducción en *E. spicata* no cambian significativamente con el tamaño. Este resultado se contrapone a la idea de que la fecundidad tiende a aumentar con el tamaño en plantas perennes (Harper y White 1974, Harper 1977), pero está en concordancia con la influencia del modo de construcción modular sobre la reproducción (Watkinson 1988). Según esta hipótesis, dentro de las plantas policárpicas hay diferencias marcadas en la fecundidad entre aquellas con un solo meristema apical (como *E. spicata*) y aquellas con muchos meristemas; las primeras muestran tasas reproductivas relativamente constantes con respecto a la edad o tamaño, mientras que las últimas muestran un incremento general de la

fecundidad con la edad. El número y posición de las estructuras reproductivas son rasgos dependientes del patrón arquitectónico en plantas (Tomlinson 1987). Sin embargo, en contraposición a Watkinson (1988), en *E. timotensis*, la fecundidad, estimada como número de ejes florales, tiende a aumentar con su tamaño o edad relativa (Monasterio 1986a) y la producción de semillas en tres palmas tropicales, *Pentaclethra macroloba*, *Welfia georgii* y *Astrocarym mexicanum*, también aumenta con la edad (Sarukhán 1980, Piñero y Sarukhán 1982).

Las tasas reproductivas casi constantes en el ciclo de vida de *E. spicata* pueden tener una base adaptativa en conexión con la alta sobrevivencia relativa observada durante la mayor parte de la vida reproductiva (Estrada y Monasterio 1988).

La frecuencia de reproducción en plantas adultas de *E. spicata* puede estar determinada por el intervalo de tiempo de observación (8 años). Nada hay que contradiga la posibilidad de que aquellas plantas que en ese lapso mostraron frecuencias altas de reproducción pudieran mostrar bajas frecuencias en intervalos adicionales de tiempo, y viceversa. Esta afirmación está fundamentada con el resultado obtenido de que la frecuencia de reproducción no varía significativamente con la edad-tamaño de la planta.

Este trabajo muestra que hay una tendencia neta a que la fecundidad y el tamaño de la roseta foliar sean menores en la primera reproducción y alcancen luego valores mayores y poco variables en el resto del ciclo de vida. Esto sugiere que un mayor vigor vegetativo (estimado por el tamaño de la roseta) favorece una mayor fecundidad en plantas de *E. spicata*.

Por ejemplo, algunas plantas adultas con rosetas pequeñas (poco vigor vegetativo) no se reprodujeron en el intervalo estudiado.

Las consideraciones anteriores indican que la reproducción en esta especie debe requerir de un cierto nivel mínimo de desarrollo vegetativo con suficientes recursos almacenados que permitan realizar el gasto energético que supone el esfuerzo reproductivo en producir las semillas y estructuras auxiliares que las acompañan. Este tipo de limitaciones energéticas ha sido señalado para otras especies de *Espeletia* en los páramos andinos (Monasterio 1986a) y para rosetas gigantes de *Dendrosenecio keniodendron* en los páramos africanos (Smith y Young 1982).

La relación entre el vigor vegetativo y la reproducción en *E. spicata* merece un estudio más preciso. Haría falta medir la influencia de la reproducción sobre la producción foliar y el crecimiento. Observaciones preliminares en troncos de individuos muertos muestran ligeros estrechamientos de su diámetro después de los eventos reproductivos, lo cual sugiere efectos negativos de la reproducción sobre la actividad vegetativa. Este fenómeno ha sido ampliamente observado (Harper 1977, Luken 1987, Snow y Whigham 1989) y parece tener relación con compromisos energéticos internos entre los procesos de crecimiento y reproducción en especies policárpicas (Samson y Werk 1986).

Una alta variabilidad interanual en la tasa de floración y el número total de ejes florales producidos fue observada en una población de *E. spicata*. La explicación a este fenómeno se debe buscar en el comportamiento particular de cada

individuo en relación con el tipo de secuencia temporal de sus eventos reproductivos. Todo parece indicar, que la población de *E. spicata* no es la que reacciona frente al ambiente en lo que respecta a la reproducción. La población es el marco donde se manifiestan las consecuencias del comportamiento reproductivo de sus distintos integrantes individuales. Cada planta efectivamente es la que está recibiendo estímulos externos e internos de acuerdo a los cuales se desencadenará o no el proceso reproductivo.

Las plantas de *E. spicata* mostraron una secuencia reproductiva interanual irregular (a nivel de cada individuo) y asincrónica (entre individuos distintos). La irregularidad temporal de los eventos reproductivos en un individuo se traduce, a plazos de decenas de años, en una frecuencia reproductiva casi constante con respecto a la edad-tamaño, como vimos anteriormente. La asincronía reproductiva entre individuos puede permitir el aumento de la diversidad de los apareamientos en el tiempo entre plantas vecinas (Bawa 1983).

Otras rosetas gigantes muestran un comportamiento similar. En el Páramo Desértico Altiandino, *E. timotensis* exhibe ciclos polianuales de floración (Monasterio 1986a). En el Monte Kenya (Africa), *Dendrosenecio keniodendron* tiene una floración muy irregular con intervalos de 5 a 28 años; en 1979 florecieron 50 % de los adultos y en 1985 el 10 % (Beck 1986). Una probable explicación estaría en el efecto de la reproducción presente sobre la probabilidad futura de reproducción (Smith y Young 1987) lo cual favorecería la hipótesis de que la limitación de recursos energéticos es la

causa principal que determina cuándo una planta policárpica volverá a reproducirse. Sin embargo, parecen haber otras posibilidades interpretativas a fenómeno.

Las yemas reproductivas en *E. spicata* inician su actividad a mediados de la estación seca (Enero), 5 a 6 meses antes de que comience la floración y dispersión de polen (Junio-Julio) y la posterior maduración de los frutos (Septiembre-Octubre) durante la estación lluviosa (Estrada 1979). En esta estación no hay aparentes limitaciones fisiológicas relacionadas con la floración (Berry 1986). Sin embargo, hay una variabilidad interanual del 12,5 % en los totales anuales de precipitación en el Páramo de Piedras Blancas (Monasterio 1986b). Por tanto, puede ser en cierto grado impredecible para la planta reaccionar (en cuanto a la inversión reproductiva) durante la estación seca cuando no hay ninguna señal ambiental que pudiera servir de estímulo y que indique cómo va a ser la disponibilidad de agua en el futuro cercano, cuando se desarrolla las fenofases de antesis, producción de polen y maduración de frutos. Por consiguiente, la gran variación interanual en el comportamiento reproductivo individual en *E. spicata* pudiera ser tener significado adaptativo frente a una cierta impredecibilidad interanual en la disponibilidad de recursos, permitiéndole tomar ventaja de ocasionales "años favorables" (Lee y Bazzaz 1982).

La hipótesis de Janzen (1974) de saciedad de predadores como explicación a eventos de floración masiva parece no ser aplicable a las especies de *Espeletia* del Páramo Desértico, por no haberse detectado hasta ahora ninguna actividad importante de predación de semillas de

plantas de ese género. Solamente han sido vistas ocasionalmente tres especies de aves (*Catamenia inornata*, *Spinus spinescens* y *Phrygilus unicolor*) alimentándose de semillas de *Espeletia* spp. (Vuilleumier y Ewert 1978). Este punto merece un estudio más detallado.

En conclusión, podemos decir que el inicio de la reproducción es muy variable pero ocurre más frecuentemente cuando la planta ha superado la fase de alta mortalidad juvenil. La fecundidad y frecuencia reproductiva casi constantes con el tamaño, parecen relacionarse con el patrón arquitectónico conformado por un solo meristema de crecimiento y, con la relativa alta sobrevivencia durante la vida reproductiva. La reproducción requiere de un nivel mínimo de desarrollo vegetativo, sin el cual pudiera tener efectos negativos sobre el crecimiento vegetativo, lo cual debe confirmarse en estudios posteriores. La contribución reproductiva relativa de la población está dada por los individuos de tamaño intermedio, que son además los que poseen las más altas tasas de sobrevivencia. El comportamiento reproductivo poblacional e individual entre años sucesivos, muestra una gran variación. Esto puede depender de posibles limitaciones energéticas internas en la planta como resultado de compromisos en la asignación de recursos a distintas funciones, o ser una respuesta adaptativa a una impredecibilidad interanual en la disponibilidad de recursos.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos dejar constancia de nuestro agradecimiento a David Dugarte y Hely

Saul Rangel por su apoyo en el trabajo de campo y a los evaluadores anónimos que aportaron observaciones constructivas a este trabajo. Este proyecto fué financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (Proyecto C-289-86) y MAB-UNESCO (contrato ROSTLAC No. 241.768.7), instituciones a las que queremos dejar testimonio de nuestro reconocimiento.

## LITERATURA CITADA

- Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants, p. 394-410. *En*: Jones, E. C. y J. R. Little (eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand Reinhold. New York.
- Beck, E. 1986. Biology of afroalpine *Dendrosenecio* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 152: 123-131.
- Beck, E., I. Schütter, R. Scheibe y E. D. Schulze. 1984. Growth rates and population rejuvenation of East African giant groundsels (*Dendrosenecio keniodendron*). *Flora* 175: 243-248.
- Berry, P. 1986. La biología reproductiva del género *Espeletia* en los Andes Venezolanos. Trabajo de Ascenso. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.
- Cuatrecasas, J. 1979. Growth Forms of the Espeletiinae and their Correlation to Vegetation Types of the High Tropical Andes, p. 397-410. *En*: Larsen K. y L. Holmnielsen (eds.) Tropical Botany. Academic Press, London.
- Estrada, C. 1979. Aspectos de la Estrategia del Ciclo Vital de *Coespeletia spicata*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Estrada, C. 1983. Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Estrada, C. y Monasterio, M. 1988. Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip (Compositae), del Páramo Desértico. *Ecotropicos* 1: 25-39.
- Gadgil, M. y Bossert, W. H. 1970. The life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist* 104: 1-24.

- Goldstein, G., F. Meinzer y M. Monasterio. 1985. Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an andean giant rosette species. *Oecologia Plantarum* 6: 263-275.
- Halle, F. y Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur le architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, Masson.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harper, J. L. y White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Hedberg, O. 1969. Growth rates of the east african giant *Senecios*. *Nature* 222: 163-164.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees, p. 83-128. *En: Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmermann (eds.), Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press.
- Lee, T.D. y F.A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63: 1363-1373.
- Luken, J. O. 1987. Interactions between seed production and vegetative growth in staghorn sumac, *Rhus typhina* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 114: 247-151.
- Miller, G.A. 1986. Pubescence, floral temperature and fecundity in species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Ecuadorian Andes. *Oecologia (Berlin)* 70: 155-160.
- Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el Altandino de Venezuela, p. 117-146. *En: Salgado-Laboriau M. L. (ed.), El Medio Ambiente Páramo*. Unesco-IVIC, Caracas.
- Monasterio, M. 1980. Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela, p. 93-158. *En: Monasterio, M. (ed.), Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Monasterio, M. 1986a. Adaptive Strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo, p. 49-80. *En: Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (eds.), High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press.
- Monasterio, M. 1986b. Recherches Ecologiques sur les *Espeletia* du Páramo Désertique des Hautes Andes Tropicales du Venezuela. Tesis de Estado en Ciencias Naturales. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- Piñero, D. y Sarukhán, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 461-472.
- Piñero, D., y J. Sarukhán y P. Alberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 473-481.
- Samson, D.A. y K.S. Werk. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *The American Naturalist* 127: 667-679.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems, p. 161-88. *En: Solbrig, O.T. (ed.), Demography and evolution in plant populations*. Blackwell, Oxford.
- Silvertown, J.W. 1982. *Introduction to plant population ecology*. New York, Longman.
- Smith, A.P. y Young, T.P. 1982. The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia (Berlin)* 55: 243-247.
- Smith, A.P. y Young, T.P. 1987. *Tropical Alpine Plant Ecology*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-58.
- Snow, A.A. y D.F. Whigham. 1989. Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology* 70: 1286-1293.
- Sokal, R.R. y F.L. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2a. ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Tomlinson, P.B. 1987. *Architecture of tropical plants*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 1-21.
- Vuilleumier, F. y D.N. Ewert. 1978. The distribution of birds in Venezuelan Paramos. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162: 47-90.
- Watkinson, A.R. 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. *Oecologia Plantarum* 9: 67-81.
- Werner, P. 1975. Prediction of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.) *Oecologia (Berlin)* 20: 197-201.
- Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive ecology*. New York, Wiley.
- Young, T.P. 1982. Bird visitation, seed-set, and germination rates in two species of *Lobelia* on Mount Kenya. *Ecology* 63: 1983-1986.
- Young, T.P. 1984. The comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* on Mount Kenya. *Journal of Ecology* 72: 637-650.
- Young, T.P. 1985. *Lobelia telekii* herbivory, mortality, and size at reproduction: variation with growth rate. *Ecology* 66: 1879-1883.