



**FUNDACION CHARLES DARWIN  
PARA LAS ISLAS GALAPAGOS**

**ORSTOM**

l'Institut  
français de  
recherche  
scientifique  
pour le  
développement  
en coopération



**VEGETACION EN COLADAS DE LAVA  
ISLAS GALAPAGOS - ECUADOR**

Por:  
**Charles Huttel**

*Publicación financiada por:*

**Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo  
Y  
ORSTOM**

**Quito - Ecuador  
1995**



**FUNDACION CHARLES DARWIN  
PARA LAS ISLAS GALAPAGOS**

Presidente de la Asamblea General  
**Dr. Galo Leoro Franco,**  
Ministro de Relaciones Exteriores

Vicepresidente de la Asamblea General  
**Ing. Jorge Anhalzer.**

Presidente de la Fundación  
**Dr. Craig MacFarland**

Vicepresidentes:

Para Europa: **Dr. Ole Hamann**  
Para Ecuador: **Dra. Eugenia del Pino**  
Para EE. UU.: **Dr. Howard Snell**

Secretario General  
**Ing. Alfredo Carrasco V.**

Director de la ECCD  
**Dra. Chantal Blanton**

Fotografías de la portada:  
**Jonathan Green** *Erupción en la Isla Fernandina en 1995.*  
**Sylvia Harcourt - Carrasco M. Sc..** *Cactus de Lava (Brachycereus)*

Diseño de la portada: **Alfredo Carrasco V.**

Impresión: **A & B Editores Telf: 411-477**

ISBN: 9978 - 53 - 008 - 8

Derechos reservados de : **Fundación Charles Darwin para las Islas Galápagos  
ORSTOM**

Contribución de la FCD N° 520

Quito - Ecuador

**ORSTOM**

Director General

**Dr. JEAN NÉMO**

Representante en Ecuador:

**Dr. Michel Portais**

## INTRODUCCIÓN

### ANTECEDENTES

Durante los trabajos de cartografía de la cobertura vegetal del archipiélago realizados para el INGALA entre 1983 y 1985, se hicieron observaciones de la vegetación en todas las islas (salvo las del Norte, Darwin-Culpepper y Wolf-Wenman). Para la elaboración de esa cartografía hubo que poner especial atención en la distribución de las grandes formaciones vegetales y en los factores bióticos y abióticos que la rigen. Los factores bióticos actualmente más potentes son aquellos originados por la ocupación humana : deforestación, introducción de especies vegetales y animales alóctonas. Entre los factores abióticos, dos son particularmente determinantes, la humedad climática y el substrato ; este último influye de varias maneras en la cobertura vegetal pero la más llamativa es a través de su edad, reflejada por el contraste entre flujos rocosos de lava reciente sin vegetación notable y terrenos antiguos meteorizados con una capa de suelo y vegetación boscosa. Así se originó el interés en las coladas en vías de colonización por parte de la vegetación porque son la sede de un proceso dinámico importante y un potente factor de variabilidad de las formaciones vegetales dentro de una misma zona climática.

La cobertura vegetal de las coladas de lava ha recibido poca atención. En las descripciones de las especies de su « Flora de Galápagos », Wiggins & Porter (1971) las mencionan cuando crecen en terrenos recientes. En el trabajo más importante sobre las formaciones vegetales de las islas, Hamann (1981) describe la vegetación pionera solamente en la isla Fernandina y, mediante el análisis de las correlaciones entre las especies, demuestra que los dos factores primordiales para su distribución son la humedad y la geografía (oposición entre las islas centrales y las occidentales) ; el contraste entre terrenos antiguos y recientes ocuparía un tercer lugar con pocas evidencias, ya que el autor no menciona levantamientos en cuadrantes de lavas recientes. Eliasson (1972) también describió la vegetación pionera de Fernandina.

En Galápagos, la recuperación de la vegetación después de eventos volcánicos fue estudiada en la isla Fernandina por Hendrix (1981) y Hendrix & Smith (1986) ; estos trabajos se refieren a la colonización de depósitos piroclásticos (cenizas y lapillís) originados por la explosión de la caldera en 1968. En tal caso, la colonización es sumamente rápida ya que no todas las plantas se destruyen al depositarse los materiales recientes y estos elementos finos confieren al substrato cierta capacidad de retención de agua ; por el contrario, un flujo de lava elimina toda forma de vida y la colada constituida entonces es un medio totalmente estéril. De manera anecdótica, algunos autores mencionan coladas de lava sin vegetación : Hendrix (1981) cita una colada del año 1825 en Punta Espinosa de la isla Fernandina, Hamann (1981) menciona otras en Bahía James y Bahía Sullivan de la isla Santiago. La cartografía geomorfológica y de las formaciones vegetales del archipiélago (INGALA-ORSTOM-PRONAREG 1987a, 1987b, 1989) permitió localizar en muchas islas coladas recientes sin vegetación o con una cobertura vegetal insignificante ; las islas que no presentan ese tipo de terrenos son pequeñas : Darwin, Wolf y Genovesa al Norte, Pinzón, Rábida y Santa Fe en el centro, Española al Este. Las coladas recientes cubren una gran parte de las islas Marchena, Fernandina, Pinta, Santiago e Isabela y sólo representan fracciones reducidas de las islas Santa Cruz, San Cristóbal y Floreana.

En otras partes del mundo, se han realizado estudios de las formaciones vegetales pioneras ; en Smathers & Mueller-Dombois (1974), se encuentra un inventario bibliográfico del tema. Descartando la colonización de campos de cenizas y otros materiales finos, existen muchos trabajos sobre vegeta-

ción de coladas de lava que, en su gran mayoría, están localizadas en climas mucho más húmedos que el de las islas Galápagos (Hawai, Eggler, 1971 ; Japón, Tetzuka, 1961; Africa, Keay, 1959, entre otros). Finalmente, no se dispone de estudios relevantes sobre vegetación pionera de coladas de lava en condiciones secas.

## MARCO INSTITUCIONAL

El proyecto de investigación fue propuesto a la Estación Científica Charles Darwin a fin de establecer una colaboración entre ésta y el ORSTOM, habiéndose suscrito, el 9 de marzo de 1988, el correspondiente « Proyecto Específico de Cooperación Científica » por un período de 34 meses. La debida autorización de investigación en el Parque Nacional Galápagos fue otorgada el 17 de septiembre de 1988 mediante oficio n° 000020 de la Dirección Nacional Forestal, por un año, validez que fue prorrogada posteriormente hasta septiembre de 1990. A más del sueldo y los viajes del investigador encargado, los gastos corrientes fueron asumidos por el ORSTOM y financiados por el presupuesto general de esta entidad a través de su departamento MAA (*Milieux et Activité Agricole*) y de la unidad de investigación 3.I (*Histoire et Dynamique des Milieux Arides*).

El aporte de la ECChD consistió principalmente en el personal ecuatoriano de contraparte. En cada salida al campo, un estudiante, becario o voluntario de la Estación participó en las labores dando así lugar a un provechoso intercambio. De un lado, se ofreció la posibilidad de realizar interesantes visitas de campo viajando a sitios a veces remotos del archipiélago, entrenamiento en métodos de levantamiento en el campo, información sobre biología y especialmente sobre plantas de las islas, obteniéndose en reciprocidad una invalorable ayuda en los trabajos de campo y una grata compañía en los campamentos. De las siete personas que participaron en los trabajos, quisiera mencionar al primero y al último, Lenin PRADO y Fernando HURTADO ; cada uno, en su estilo propio, brindó grandes satisfacciones, no solamente por la calidad de su trabajo sino también por sus conocimientos, su mente abierta y su carácter agradable que hicieron de las estadias en el campo experiencias inolvidables. La ECChD participó indirectamente en el financiamiento del estudio al no cobrar la tasa expedicionaria y ofrecer facilidades en la Estación y en el campo.

## AGRADECIMIENTOS

Otra valioso aporte de la Estación constituyó su personal que nunca escatimó esfuerzos para satisfacer las necesidades de un apoyo logístico a veces complicado por la lejanía de las islas. Aun sabiendo que no se puede mencionar a todos, tengo que agradecer particularmente a los sucesivos directores y subdirectores de la ECChD, Günter RECK y Daniel EVANS, Alfredo CARRASCO, Juan GUEVARA y Pablo LARRFA, a los responsables de la logística, Sylvia HARCOURT, Fionnuala WALSH, Oscar AGUIRRE, Fausto VALENCIA, y al personal administrativo y de apoyo que siempre mostró gran gentileza. En la Estación, tuve también la oportunidad de entablar fructíferos intercambios de ideas con el personal científico de planta como los jefes del área de plantas terrestres Andrew SMITH y Hugo VALDEBENITO o los integrantes de otras áreas como Felipe CRUZ, Hernán VARGAS, Sandra ABEDRABBO, Isabel CASTRO, Luis CALVOPIÑA, Steve PATON. Entre los científicos visitantes que me orientaron provechosamente, debo citar a los botánicos Henning ADSERSEN, Ole HAMANN, Eugene MOLL y en especial al ornitólogo Peter GRANT. Los sucesivos Secretarios Generales de la Fundación Darwin, Juan BLACK y Alfredo CARRASCO, y el representante de la ECChD en Quito, Gonzalo CERON, hicieron cuanto estuvo a su alcance para facilitar mis gestiones en Quito. No puedo tampoco olvidar el apoyo y aliento recibidos de los Intendentes del SPNG, Humberto OCHOA y Fausto CEBEDA. Un lugar muy especial corresponde al coordinador

científico de la ECChD, Padraig WHELAN, quien no sólo me ayudó con sus valiosas intervenciones sino que se unió con su esposa, Fionnuala WALSH para brindarme su constante y reconfortante amistad. Y, finalmente, las sugerencias de María Dolores VILLAMAR, quien revisó cuidadosamente este texto, contribuyeron en gran medida a la claridad de la redacción en español.

## METODOLOGÍA

Con los levantamientos de la vegetación se esperaba obtener datos tanto florísticos como fisonómicos con el fin de :

- comparar la colada y los terrenos antiguos ;
- analizar, en la colada, los cambios de vegetación de acuerdo con la distancia al filo de la misma.

Para ubicar los sitios en donde se realizarán los levantamientos, siempre es necesario recorrer la zona a fin de escoger, con ayuda de la interpretación de la fotografía aérea, los puntos más representativos o demostrativos. En cada uno de ellos, se colocan uno o varios transectos que atraviesen los terrenos antiguos y la(s) colada(s).

El transecto está materializado por el hilo de un medidor « Topofil » ; en este aparato transportado a la mano, el hilo, al pasar por poleas, hace girar un medidor que marca la longitud de hilo que pasa por las poleas ; la precisión es de 0,1 m y un carrete sirve para 5.000 m ; el hilo que queda en el campo marcando el centro del corredor ayuda a ubicar fácilmente el transecto de un día o otro. La dirección del transecto se mantiene invariable mediante constantes comprobaciones con una brújula.

La forma de levantar la vegetación en el campo ha variado con el tiempo. En una primera etapa, los levantamientos se hicieron en cuadrantes de 10 x 10 m localizados en lugares interesantes a lo largo del transecto ; sin embargo, esta forma de trabajar deja mucho terreno sin levantamientos por lo que no es posible analizar cambios paulatinos de la vegetación. Se escogió finalmente un método de levantamiento integral en un corredor cuyo centro es el hilo del « Topofil » ; el ancho del corredor es variable de acuerdo a la densidad de los estratos de vegetación : 1 ó 2 m para las herbáceas, 2 m para los arbustos, 14, 20, 30 y hasta 40 m para los árboles. El ancho del corredor levantado se mide con ayuda ya sea de una vara para valores de hasta 2 m o de un telémetro para valores mayores. Para cada planta encontrada, se anota la lectura del « Topofil » lo que permite después ubicar cada una con relación a otra y también respecto a indicadores topográficos. En algunos sitios, se aprovechó la estación lluviosa para completar la descripción del estrato herbáceo mediante levantamientos en cuadrantes de 0,25 x 0,25 m ; estos se ubicaron ya sea formando un corredor para investigar cambios locales, o al azar, para evaluar las densidades y frecuencias de las especies. Debido a los cambios en la metodología, sólo los dos últimos sitios de estudio (San Cristóbal y volcán Alcedo) cuentan con levantamientos conformes al método definitivo.

Las plantas cuya determinación presenta una duda menor fueron recolectadas, prensadas y alcoholizadas en el campo ; se tomaron también muestras de plantas no señaladas en la *check list* (Lawson & al., 1987). Las muestras fueron determinadas y secadas en Quito, habiéndose entregado muestras secas a los herbarios de la ECChD de Puerto Ayora y del departamento de Biología de la Universidad Católica de Quito. La determinación de las especies puede presentar a veces algunos problemas. Gracias a Wiggins & Porter (1971) y a Lawson & al (1987), la flora del archipiélago es bien conocida ; la riqueza florística es reducida, 1.082 taxa, y por lo tanto, los especímenes encontrados son relativamente fácil de determinar ; surgen dificultades cuando los ejemplares en el campo están en malas condiciones, ya sea en estado juvenil y vegetativo o muertos e incompletos. Sin embargo, sólo quedan unas pocas muestras sin identificar ; se pudieron efectuar algunas determinaciones un

tanto delicadas gracias a las colecciones conservadas en el herbario de la Estación Darwin y a la cortesía de dos grandes conocedores de la flora galapagueña, Henning ADSESEN y Bosco NOWAK, quienes contribuyeron determinando algunos ejemplares dudosos.

La fisonomía se describe a dos niveles. El más detallado se aplica a las superficies levantadas y se refiere a mediciones del tamaño de cada planta encontrada. En el caso de las especies herbáceas y arbustivas, las alturas de las plantas se estiman según las siguientes clases : germinación, menos de 0,5 m, de 0,5 a 1 m, de 1 a 2 m y más de 2 m ; estas alturas se miden utilizando una vara de un metro de largo. En las especies arbóreas, las mediciones conciernen la altura y la circunferencia de la base del tronco. La altura de los árboles inferior a 2,5 m es medida con la misma vara utilizada para marcar el ancho del corredor ; en el caso de alturas mayores, hay que acudir a un método óptico utilizando un clinómetro y un telémetro ; este último permite medir la distancia entre el observador y el árbol y los ángulos con relación a la base y a la corona del árbol se miden con el clisómetro. Estas tres mediciones son rápidas y posibilitan el cálculo de la altura de cualquier árbol con una precisión suficiente. El nivel más global abarca espacios más extensos y busca obtener datos sobre las tasas de cobertura de los estratos arbóreos, arbustivos y herbáceos ; a este nivel, se toman igualmente datos de topografía, del tamaño de los bloques y de la importancia de la cobertura de hojarasca.

En sitios escogidos, se toman muestras de roca, suelo y hojarasca. Las muestras de suelo fueron analizadas en sus características físicas (pH, capacidad de retención de agua, textura) y químicas (bases intercambiables, carbono, nitrógeno, fósforo) ; el propósito de tales análisis es estimar la fertilidad de los suelos y evaluar su grado de desarrollo. En las lavas « aa », los elementos finos forman a veces capas muy delgadas o están atascados en grietas estrechas, por lo que, para recolectarlos, hubo que confeccionar una « aspiradora » de suelo. Las análisis de los nutrientes principales en las muestras de hojarasca tienen como objetivo identificar una evolución en la nutrición mineral de las plantas pioneras ; para poder comparar los resultados de muestras tomadas en terrenos de varias edades o en condiciones climáticas diferentes y no incluir más variaciones por diferencias entre especies, era necesario escoger la hojarasca de una sola especie. En San Cristóbal, un arbusto, *Waltheria ovata*, estaba presente en todas las coladas, mientras que en el Alcedo, un árbol, *Bursera graveolens*, se encontraba casi en todos los sitios levantados.

## CONDICIONES DE LA COLONIZACIÓN

### SUBSTRATO

El presente estudio se limitó a las coladas de lava aunque existen otros terrenos jóvenes disponibles para ser colonizados por la vegetación : los conos parásitos recientes formados por materiales piroclásticos (cenizas y/o gravas mezcladas o intercaladas). Estos materiales de textura fina, que pueden ser fácilmente penetrados por las raíces y alterados, parecen ser más favorables para las plantas por lo que la colonización debe ser rápida. Actualmente, se observa una zonificación de las formaciones vegetales en los conos jóvenes (que muestran todavía formas intactas, es decir sin impacto importante de los procesos erosivos) : la parte superior cuenta con una cobertura herbácea o arbustiva y la densidad así como la altura de la cobertura vegetal aumentan hacia las partes inferiores de las pendientes ; finalmente, se encuentra un componente arbóreo notable únicamente al pie del cono y en los glacis de esparramiento de los materiales más finos.

En Galápagos, las coladas de lava son casi exclusivamente de roca basáltica y se presentan en dos tipos : las coladas « pahoehoe » o « planchonadas » que corresponden a emisiones de lavas fluidas, forman extensiones casi planas y de superficies subhorizontales mientras que las coladas « aa » o

## Vegetación en coladas de lava

« quemadas », originadas por lavas más viscosas, se presentan como amontonamientos caóticos de bloques de varios tamaños.

A un mayor nivel de detalle, las superficies de las lavas « pahoehoe » muestran relieves de dos escalas diferentes : el enfriamiento de las lavas ha determinado la formación de fisuras y grietas que pueden alcanzar grandes profundidades ; asimismo, las planchas enfriadas superficialmente pueden ser revueltas por el flujo subyacente de lavas todavía fluidas formando así superficies algo caóticas. Finalmente, micro-relieves de orden centimétrico se deben a arrugas de la superficie de la colada que rara vez es lisa ; los micro-relieves tienen la forma de « sogas » o de « costra de pan ». Las coladas « aa » tienen un relieve muy contrastado por el apilamiento de los bloques ; estos pueden presentar pequeñas fisuras, teniendo superficies que varían desde lisas hasta con ornamentos, a veces afilados, de unos pocos centímetros de alto.

La estructura interna de las coladas investigadas es poco conocida. Basándonos en observaciones realizadas en otras coladas y en las grietas más profundas, se puede decir que las « pahoehoe » son, debajo de los bajos micro-relieves superficiales, de roca maciza interrumpida únicamente por fisuras y grietas que no parecen afectar a todo el espesor de la colada. Dada esta estructura, son prácticamente impermeables. Las coladas « aa » muestran en la superficie un apilamiento de bloques y la estructura interna de tal derrame sólo pudo ser observada en la colada del flanco este del volcán Alcedo : debajo del apilamiento de bloques se observa un horizonte de roca maciza parecido al corte de una colada « pahoehoe », pero esta única observación no puede ser extrapolada a las coladas « aa » estudiadas ; también Simkin (1984) anota que las coladas « aa » tienen un horizonte central macizo. Se puede afirmar al menos que existe un nivel superior de espesor desconocido con bloques apilados que forman un horizonte permeable tanto a los elementos finos como al agua.

Las edades absolutas de las coladas investigadas son desconocidas. Las dataciones de lavas de Galápagos fueron realizadas con el fin de estimar la edad de las islas y los investigadores se empeñaron en buscar las rocas de mayor antigüedad posible ; las edades se situarían entre 3 y 5 millones de años (Cox, 1983) ; estas lavas antiguas, si se encuentran en posición superficial, ya están colonizadas por la vegetación. En contraste, existen informaciones sobre coladas nacidas en la época histórica y la primera de ellas data de fines del siglo XVIII (Simkin, 1984) ; al ser muy recientes, no tienen todavía vegetación. Las escogidas para el presente estudio se encuentran entre los dos extremos, probablemente con edades de varios siglos (Cox, 1971). De los eventos volcánicos históricos mencionados por Simkin et al. (1981), ninguno se refiere a las zonas escogidas para este estudio. Investigaciones posteriores publican dataciones de lavas recientes que serán presentadas más adelante en la descripción de los sitios de trabajo. En las fotografías aéreas y en el campo es posible distinguir las coladas más recientes pues se encuentran en una posición estratigráfica superior, pero no se puede atribuir una edad absoluta a ninguna de ellas.

La primera síntesis de datos de análisis químicos de rocas de Galápagos fue publicada por McBirney & Aoki (1966). En las trece muestras de basaltos que constan en sus tablas, se calculó la siguiente composición promedio :

	SiO <sub>2</sub>	TiO <sub>2</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	FeO	MnO	MgO	CaO	Na <sub>2</sub> O	K <sub>2</sub> O	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	H <sub>2</sub> O
%	47,2	2,7	15,1	3,0	8,8	0,2	8,2	0,2	3,1	0,6	0,3	0,6

Cuadro 1 : Contenido de elementos de los basaltos de Galápagos

Esta composición promedio no toma en cuenta variaciones importantes para los geólogos pero de menor impacto en la vegetación : tolcitas con tasas elevadas de aluminio, ferrobasaltos con altos

contenidos de FeO, basaltos muy pobres en potasio, basaltos con altos contenidos de magnesio u otros elementos alcalinos. En la composición promedio indicada, son particularmente notables los bajos niveles de fósforo y de potasio, elementos indispensables para la nutrición mineral de las plantas, en tanto que otros elementos necesarios para las plantas como el calcio, el magnesio y el sodio están presentes en proporciones satisfactorias.

En su aspecto, los basaltos son variables. En las coladas estudiadas se encontraron principalmente rocas macizas, sin grandes cristales fácilmente visibles y con una porosidad reducida. En San Cristóbal, la colada de primera generación dentro de los flujos recientes está conformada por un basalto con fenocristales blancos. En la misma isla, los terrenos más recientes son de una lava muy vacuolar que se quiebra fácilmente con sólo pisarla ; en la parte alta de la colada del volcán Alcedo, se observan también basaltos en bloques livianos por su alta porosidad. Los fenocristales y los poros forman discontinuidades que facilitan la acción de los agentes de alteración y las rocas heterogéneas serán alteradas más alteradas que las macizas. Estas irregularidades en las superficies de las rocas son también aprovechadas por las raíces de las plantas.

Las rocas expuestas a las condiciones ambientales se alteran, produciéndose cambios en sus características físicas y químicas ; a largo plazo, y con la intervención de la vegetación, tales cambios llegan hasta la formación de un suelo. En las coladas de lava, se observan las primeras etapas de este proceso y, por las condiciones climáticas relativamente desfavorables y la dureza de los basaltos, la alteración afecta únicamente a las superficies de las rocas. Dos mecanismos de alteración son fácilmente visibles : la fragmentación y la disolución. La primera se produce bajo el efecto de factores físicos como cambios de temperatura — Simkin (1984) menciona temperaturas superficiales extremas de 4° y 49° en cenizas de Fernandina ; por su color oscuro, los basaltos deben tener un rango de temperaturas superficiales aún más amplio — que conducen a la descamación superficial de las rocas o de factores bióticos como el crecimiento de las raíces que ensanchan las grietas y rompen las rocas. Los elementos finos liberados se movilizan por gravedad o por vía hídrica y se acumulan en depresiones, fisuras y grietas. La disolución de elementos liberados por la alteración superficial se observa en los cambios de color de las capas superficiales de las rocas ; las rocas intactas son de color gris a negro mientras que las capas de alteración son de color rojizo por la liberación de compuestos de hierro ; las capas superficiales se vuelven más friables que los niveles intactos de las rocas y por ello más propensas a la fragmentación. La intensidad de este fenómeno está condicionada por la humedad y la temperatura ; puede ser acelerada por las excreciones radiculares ácidas de las plantas. La disolución afecta a los elementos solubles que incluyen los nutrientes minerales imprescindibles para las plantas.

Los materiales de alteración son únicamente minerales y, para conformar un suelo, requieren la incorporación de materia orgánica que proviene de la vegetación. Las raíces muertas parecen ser la principal fuente de materia orgánica. En las coladas estudiadas, no se encontraron suelos continuos ; la discontinuidad del suelo es tanto horizontal (de una fisura o grieta a otra) como vertical (elementos finos acumulados entre los niveles de rocas pero sin llenar por completo los vacíos entre los bloques).

Los suelos de Galápagos fueron estudiados sobre todo en la isla Santa Cruz (Laruelle, 1966 ; Eswaran et al., 1973) ; los suelos de todas las zonas agrícolas fueron analizados y cartografiados más recientemente (INGALA-ORSTOM-PRONAREG, 1987c, un croquis de Isabela consta en INGALA-ORSTOM-PRONAREG, 1989) ; todos estos trabajos destacan la importancia del clima y de la textura del sustrato en el desarrollo y la distribución de los suelos.

## Vegetación en coladas de lava

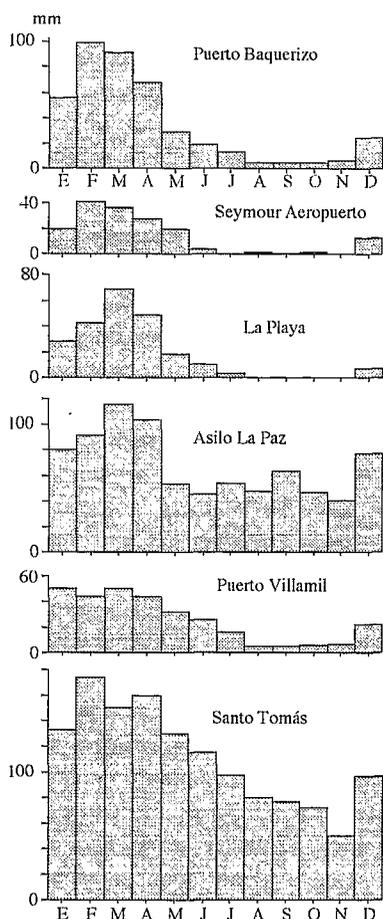


Gráfico 1 : Precipitaciones mensuales en 6 estaciones pluviométricas

CLIMA

De los parámetros generales del clima del archipiélago, el más importante para la vegetación es la humedad. El agua llega de dos maneras al suelo, por las lluvias y por la condensación de las garúas.

Por la ubicación de las islas en el cinturón ecuatorial árido del Pacífico (Palmer & Pyle, 1981), las lluvias son escasas y los movimientos estacionales de las masas de aire y de las corrientes marinas definen dos estaciones, la lluviosa o invierno en los primeros meses del año y la seca o verano ; la garúa es importante de julio a octubre. Las cantidades de lluvia varían por la exposición del sitio y por la altitud ; los sitios expuestos a los vientos del Sureste reciben más precipitaciones que los localizados en las costas norte ; por su parte, la altitud provoca un notable incremento de las lluvias.

La condensación de las garúas es difícilmente estimable. A altitudes superiores a 200-300 m y en las pendientes expuestas al Sur, estas neblinas se condensan espontáneamente precipitándose al suelo en forma de pequeñas gotas ; los pluviómetros clásicos pueden entonces recibir esta agua pero es imposible distinguir las aguas provenientes de lluvias de las originadas por las garúas. A altitudes menores, las garúas no solamente son menos densas sino que se condensan únicamente cuando chocan con un obstáculo (rocas o árboles por ejemplo) ; en ese caso, los pluviómetros sin trampa para neblina no registran esas precipitaciones ocultas que sin embargo benefician a la vegetación.

Nombre	Isla	Alt.	Exp.	Años	Precipitación mm		
					Prom	Min	Max
P. Baquerizo Moreno	San Cristóbal	5	S	1950-69, 74-87	480	37	2839
Seymour Aeropuerto	Balra	45	N	1964-87*	156	0	1094
Puerto Villamil	Isabela	5	S	1965-83**	394	74	2259
Santo Tomás	Isabela	350	S	1970-87	1354	453	5295
La Playa	Floreana	5	W	1965-86	258	45	988
Asilo La Paz	Floreana	310	S	1965-87***	895	452	1852

Alt = altitud Exp: exposición

\* Faltando el año 1979 \*\*Faltando el año 1971 \*\*\* Faltando los años 1966, 69, 74, 75, 78 y 86

Datos recolectados en INIIRII (datos parciales de todas las estaciones), en las estaciones pluviométricas (datos complementarios de Puerto Baquerizo, Puerto Villamil, Santo Tomás, La Playa y Asilo La Paz) o proporcionados por FAE (datos complementarios de Seymour Aeropuerto).

Cuadro 2 : Precipitaciones anuales de algunas estaciones pluviométricas de Galápagos

En el cuadro 2, figuran las precipitaciones registradas en 6 estaciones pluviométricas escogidas por su cercanía o su semejanza a los sitios de estudio y el gráfico 1 proporciona las distribuciones mensuales de las lluvias promedio. Los sitios Puerto Baquerizo y Seymour ilustran la diferencia debida a la exposición, mientras que los dos grupos Puerto Villamil/Santo Tomás y La Playa/Asilo La Paz muestran la influencia de la altitud ; esta no induce solamente un incremento en las precipitaciones anuales sino también una notable prolongación del período húmedo. Las estaciones pluviométricas están también localizadas en el mapa de situación general (gráfico 4).

Una singularidad importante para la vegetación perenne es la variabilidad interanual de las precipitaciones ; los totales anuales mínimos y máximos registrados constan en el cuadro 2 e indican esta variabilidad. En las zonas secas, la instalación exitosa de arbustos o árboles requiere precipitaciones mayores a los promedios registrados (de 156 mm en Seymour a 480 mm en Puerto Baquerizo). El

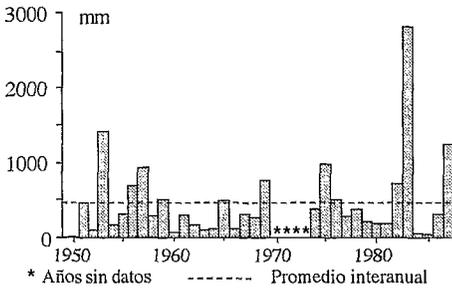
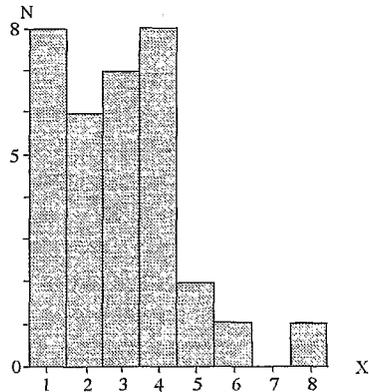


Gráfico 2 : Precipitaciones anuales en Puerto Baquerizo Moreno

gráfico 2 muestra la variación de las precipitaciones anuales en la zona costera muy seca (Puerto Baquerizo es la estación con los registros más largos) y se observan, en algunos años con fenómenos del Niño, precipitaciones elevadas que facilitan la instalación de plantas leñosas. Otro factor decisivo para dicha instalación es la repartición de las precipitaciones, pudiendo las lluvias distribuidas en un tiempo más largo brindar mejores condiciones para asegurar el asentamiento de las plantas jóvenes ; en base a los mismos registros de Puerto Baquerizo, se estimó, para cada año hidrológico, el número de meses húmedos seguidos y

se representaron las ocurrencias de cada número en el gráfico 3 ; el promedio es de 2 meses y sólo excepcionalmente ocurren períodos húmedos de duración mucho mayor. Además, no se presentaron en los registros dos años seguidos con períodos húmedos largos.

Entre los otros parámetros climáticos, se pueden mencionar una alta humedad atmosférica durante todo el año y una insolación baja con valores elevados únicamente durante la estación lluviosa. La temperatura es estable durante todo el año y su nivel no es un factor limitante para el crecimiento de la vegetación.



X : Número de meses seguidos con precipitaciones fuertes  
N : Número de ocurrencias

Gráfico 3 : Ocurrencias de meses húmedos seguidos

**SITIOS DE INVESTIGACIÓN**

Muchas islas del archipiélago tienen extensiones de lavas recientes y en proceso de colonización por parte de la vegetación. Gracias a los mapas geomorfológicos elaborados para INGALA, fue fácil localizar las zonas que presentan tales coladas. Para el estudio, se seleccionaron sitios tomando en cuenta características como la facilidad de acceso, el tipo de lava, la presencia de terrenos de varias

## Vegetación en coladas de lava

edades y la variabilidad de las condiciones climáticas. De los posibles sitios se eliminaron muchos porque presentaban ya sea coladas muy afectadas por coberturas recientes de materiales piroclásticos (Fernandina) o dificultades logísticas para el estudio (volcanes Darwin y Wolf).

Los sitios de fácil acceso sirvieron sobre todo para probar y afinar la metodología durante las primeras salidas y los sitios más complejos o difíciles de acceso fueron visitados al último.

DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS ESCOGIDOS

Se realizaron levantamientos de vegetación en 4 sitios localizados en 4 islas diferentes (gráfico 4); constan igualmente las ubicaciones de las estaciones climatológicas y pluviométricas mencionadas en el texto.

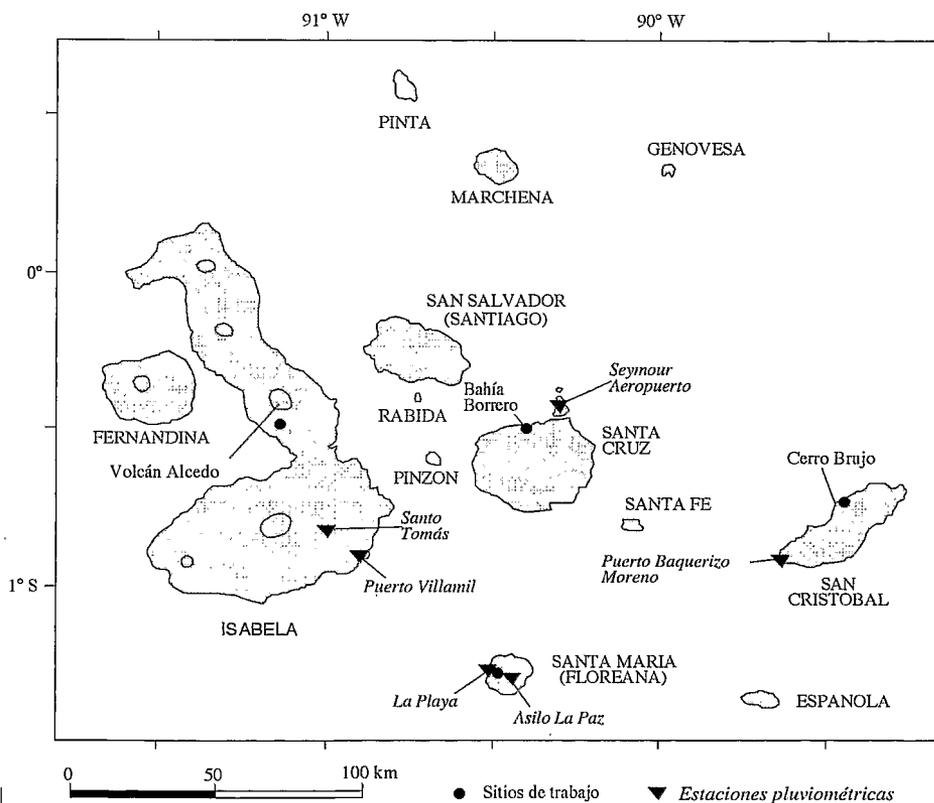


Gráfico 4 : Ubicación de los sitios de trabajo

**BAHIA BORRERO (SANTA CRUZ) - gráfico 5-**

La colada investigada se ubica en la costa norte de la isla Santa Cruz, aproximadamente 11 km al Oeste del desembarcadero del Canal de Itabaca. Los terrenos recientes están compuestas de dos coladas superpuestas, ambas de tipo « aa » con bloques de 0,4 a 1 m de tamaño. La colada de primera generación tiene una superficie casi plana, mientras que la de segunda generación es de superficie caótica. Ambas forman un conjunto que se extiende en una longitud de 1,5 km y un ancho máximo de 0,5 km ; el espesor es variable, no supera los 4 m y la pendiente general de la colada es muy débil. Los

terrenos antiguos son rocosos, principalmente planos y están cubiertos en gran parte por coluviones arcillosos.

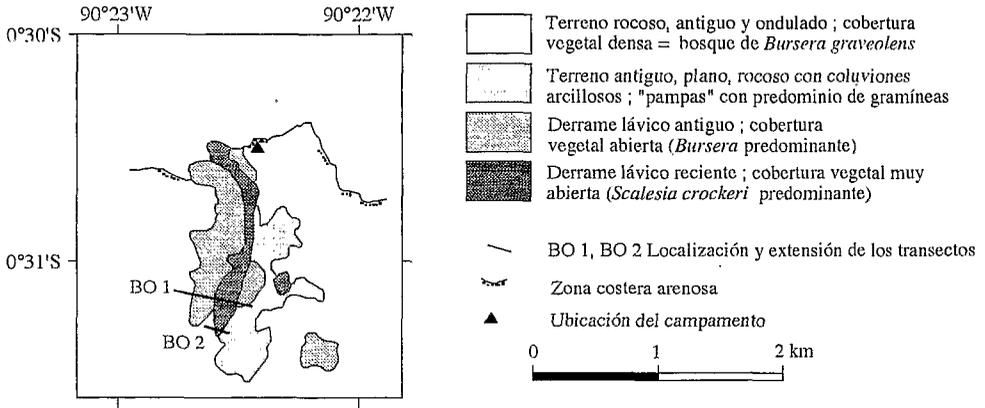


Gráfico 5 : Sitios de trabajo en Bahía Borrero (Isla Santa Cruz)

Como no existe cráter o boca visible, se presume que esta lava brotó de una falla geológica que está claramente marcada en la orilla por un promontorio de perfil transversal asimétrico. Estas coladas pertenecen a un grupo de derrames lávicos recientes ubicados en el sector nororiental de la isla ; son los terrenos más recientes de Santa Cruz (INGALA-ORSTOM-PRONAREG, 1987a). En su trabajo, Bow (1979) señala las edades (por el método potasio-argón) de muestras tomadas en conos parásitos ya sea del lado oeste ( $0,26 \pm 0,16$  millones de años) o del centro de la isla ( $0,44 \pm 0,28$  millones de años) ; no realizó dataciones en las coladas de última generación de Santa Cruz.

La altitud máxima no supera los 20 m. Por la ubicación al nivel del mar y en la costa norte de la isla, este sitio está bien protegido de los vientos húmedos y presenta condiciones climáticas parecidas a las de la vecina isla Baltra (estación Seymour Aeropuerto). La cercanía del mar provee algo de humedad como lo demuestran los líquenes más abundantes en la cara norte de los troncos ; sin embargo, los vientos dominantes contrarios no favorecen la propagación de esta humedad atmosférica.

#### FLOREANA - gráfico 6-

En el sector noroccidental de la isla Floreana, existen dos coladas, cada una con dos ramales que forman una V. El ramal principal en el cual se hicieron los levantamientos es paralelo al camino que une Puerto Velasco Ibarra a la zona agrícola. Son coladas de tipo « aa » ; sólo cerca del pueblo existen pequeñas zonas de edad menor. El tamaño de los bloques varía aproximadamente de 10 cm a 1 m ; la superficie es más caótica cuando los bloques son de tamaño mayor ; bloques de menos de 0,4 m de diámetro pueden conformar superficies subplanas. La pendiente es débil en las partes bajas y moderada en la parte superior. Cerca de la orilla, los bloques de lava están mezclados con arena marina blanca. Las partes visibles de los flujos tienen hasta 5 km de longitud y un ancho máximo de 2 km ; el desnivel entre los terrenos antiguos y la superficie de la colada varía de menos de 1 m a 5 m. Los terrenos antiguos que constituyen el basamento de la colada son visibles cerca de la orilla y están conformados por rocas redondeadas dentro de una matriz de arcilla coluvial. A altitudes superiores, los terrenos circundantes son principalmente de materiales piroclásticos (sobre todo cenizas mezcladas con piedras pómez de diámetro del orden del centímetro).

La colada no tiene límite superior claramente definido ya que cenizas provenientes de erupciones

## Vegetación en coladas de lava

posteriores del volcán Pajas la cubrieron totalmente por encima de los 220 m de altitud. Estas cenizas llegaron también a partes más bajas, ya sea por vía eólica al momento de la erupción o posteriormente por vía hídrica, y se infiltraron entre los bloques en donde se depositaron. El cráter que originó esta colada no es visible por encontrarse erosionado o por estar cubierto por las cenizas recientes.

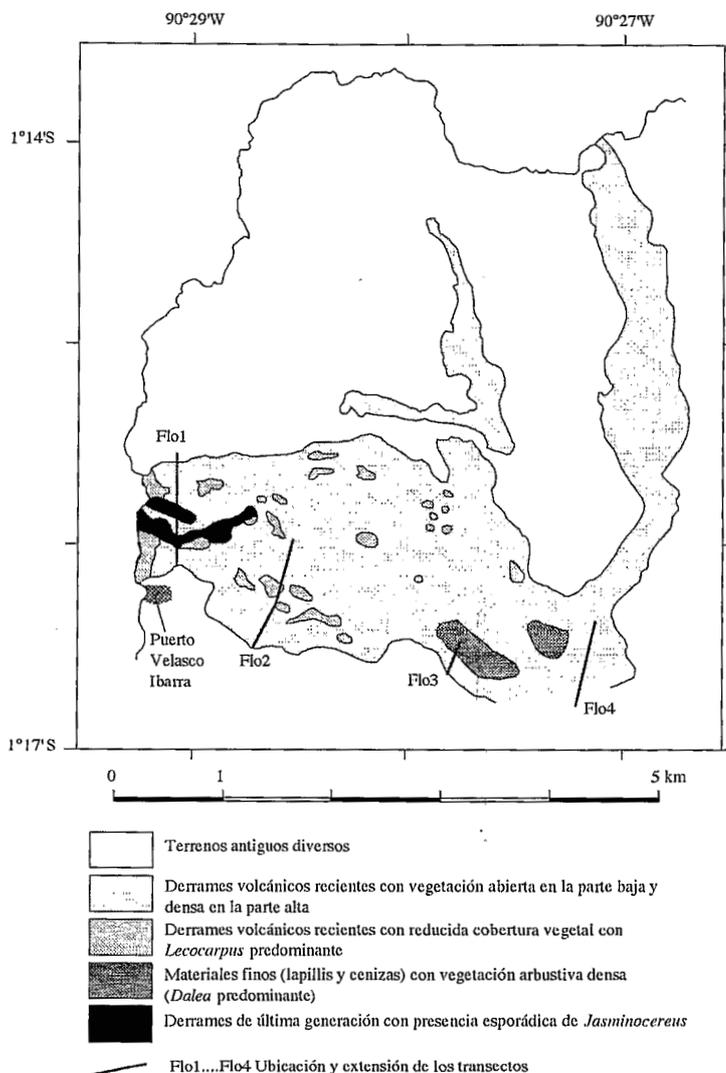


Gráfico 6 : Sitios de trabajo de la isla Floreana

Bow (1979) publica dataciones establecidas por el método argón-potasio de algunas rocas de la isla Floreana ; una lava reciente tomada del Cerro Salinas en la costa norte arrojó una edad de  $0,60 \pm 0,35$  millones de años. La pequeña colada al pie de este cerro es de la misma generación que la colada estudiada, pero por el amplio rango de precisión, sólo se puede decir que la edad de nuestros terrenos podría ser del orden de los centenares de miles de años.

Las condiciones de humedad varían desde la zona baja hacia la parte alta. La estación La Playa es representativa de la parte baja y la parte alta de la colada debe recibir precipitaciones intermedias entre las de La Playa y las de Asilo La Paz.

**SAN CRISTOBAL - gráfico 7-**

La isla de San Cristóbal consta de dos partes diferentes, la occidental alta y la oriental baja ; en esta última se encuentran extensas superficies cubiertas parcialmente por lavas recientes. Al Noreste de Cerro Brujo, existen coladas recientes de varias generaciones así como terrenos del basamento. Se

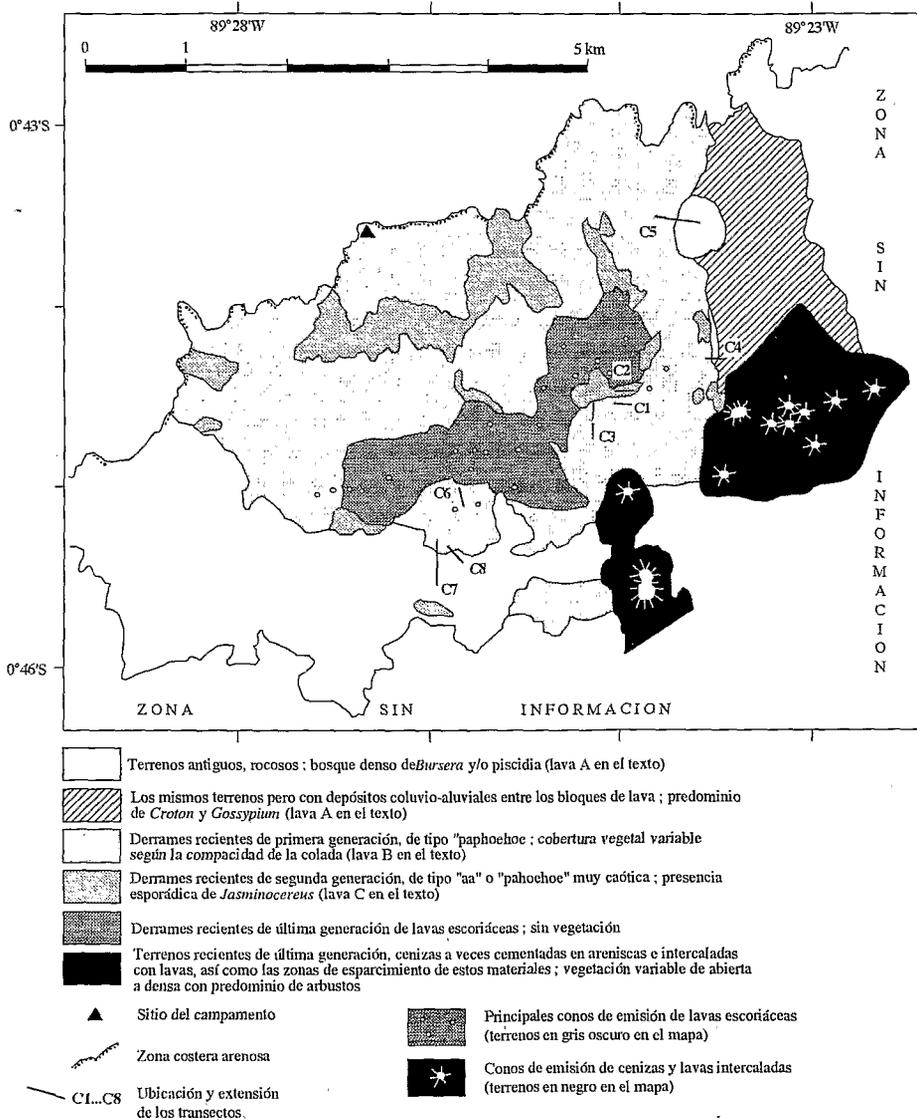


Gráfico 7 : Sitios de trabajo en la isla San Cristóbal

optó por trabajar en las coladas recientes comprendidas entre dos afloramientos de terrenos antiguos ; ocupan una extensión de 3 x 5 km aproximadamente y la altitud máxima es del orden de 100 m ; las pendientes son débiles en toda la zona.

El tipo de lava predominante es « pahoehoe » ; los terrenos más recientes tienen lavas de tipo « aa », lavas « pahoehoe » caóticas o lavas muy vacuolares hasta escoriáceas. Estos últimos terrenos no tienen vegetación y los levantamientos se hicieron principalmente en el antiguo basamento y en la primera generación de terrenos recientes ; ambos son de tipo « pahoehoe » con anchas planchas rocosas en posición subhorizontal ; son de roca maciza con fisuras y grietas de profundidad variada y forman capas con espesores reducidos (inferiores a 1 m hasta 2-3 m). Los cráteres actualmente visibles en la zona son de dos tipos : conos de lavas escoriáceas que dieron origen al recubrimiento de lavas muy vacuolares del centro de la zona de estudio y conos de lavas intercaladas con cenizas o areniscas ubicados al Sureste de la zona y que formaron terrenos de textura fina en el límite sureste de la zona de lavas ; algunos de estos conos podrían ser la fuente de las coladas estudiadas pero al parecer un origen fisural es más probable.

Cox (1971) analizó el magnetismo de varias muestras de San Cristóbal y, según sus conclusiones, se puede admitir que las lavas llamadas « C » en el gráfico tendrían varios siglos de edad (sin llegar a 100.000 años), las « B » entre 100.000 y 400.000 años mientras que las « A » tendrían de 400.000 a 700.000 años. Por su parte, Geist (1985) estima que las coladas más recientes (« C ») tienen menos de 1.000 años de edad y que las lavas más antiguas de la parte norte de San Cristóbal tendrían 2 millones de años (Geist, 1990, com. pers.).

Por su reducida altitud y su ubicación en la orilla noroeste de la isla, esta zona tiene una escasa pluviosidad ; sin embargo, puede recibir algo de humedad atmosférica por las garúas ya que el relieve tierra adentro es bajo. Por estas razones, se puede admitir que las precipitaciones de este sitio tienen que ser inferiores a las de Puerto Baquerizo pero mayores a las de Seymour Aeropuerto.

#### **VOLCAN ALCEDO (ISABELA) - gráfico 8-**

En su vertiente sur, el volcán Alcedo tiene dos coladas que se extienden en 5 km de ancho y una longitud igualmente de 5 km, pero la colada estudiada tiene un ancho máximo de 1,8 km. Está formada por lavas « aa » con bloques cuyo tamaño va de 0,5 m a más de 2 m. La pendiente general es moderada, uniforme a todo lo largo de la colada (alrededor del 10 %) y, a más del relieve general de la pendiente y de las irregularidades debidas a los bloques, existe una clase intermedia de relieve producto de acumulaciones locales de rocas (con desniveles que alcanzan varios metros) en las arrugas transversales producidas al momento del flujo de las lavas ; el resultado final es un relieve muy caótico con pendientes localmente fuertes. La acumulación de lava tiene entre 10 y 20 m de espesor en el filo y, por su perfil transversal convexo, la colada puede tener más 30 m de espesor en su centro. Las altitudes extremas del flujo estudiado son 760 y 270 m.

Los cráteres que emitieron las rocas de estas coladas son claramente visibles cerca del límite superior de estas últimas. En la colada estudiada, se encuentran dos cráteres parásitos, uno en forma de cono y el otro en forma de un domo muy achatado ; estos cráteres, de edad menor que la colada, produjeron materiales de textura fina que se esparcieron localmente sobre la colada. Los terrenos antiguos son coladas de tipo « aa » con bloques redondeados y de tamaño del orden de 0,5 m ; por encima de los 400-450 m de altitud, las rocas antiguas están cubiertas totalmente por una capa de cenizas recientes cuyo espesor aumenta con la altitud ; a altitudes menores, estas cenizas no afloran superficialmente sino que se encuentran entre los bloques por debajo de los primeros niveles de rocas. Cabe mencionar que no se encontraron las capas de piedra pómez tan comunes en la ladera este.

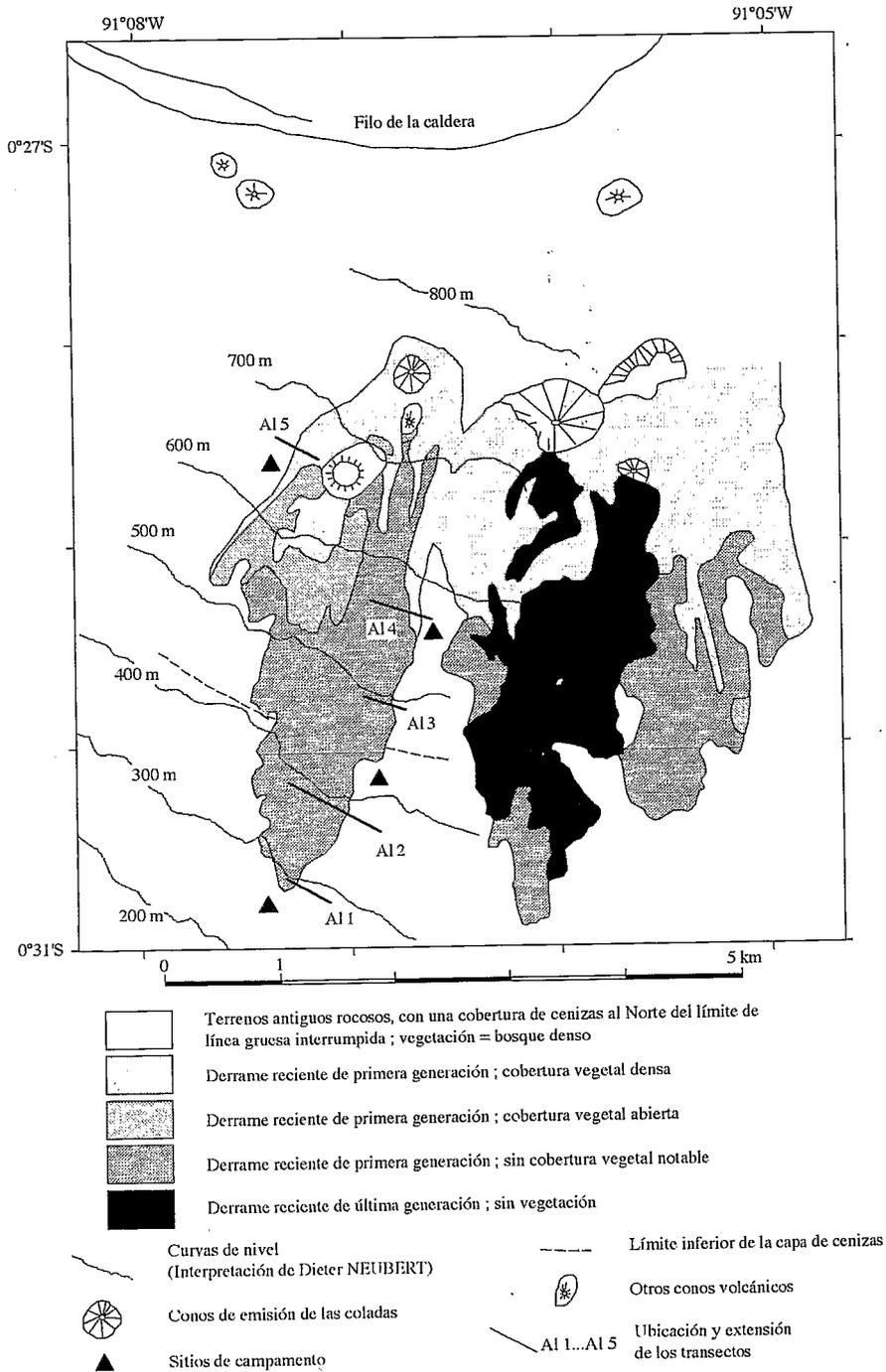


Gráfico 8 : Sitios de trabajo volcán Alcedo (Isla Isabela)

## Vegetación en coladas de lava

No se consiguieron informaciones sobre la posible edad de estas coladas ; Mc Birney et al. (1985) mencionan que el volcán Alcedo es el menos activo de la isla Isabela y que sólo se conoce una erupción durante la época histórica ; sin embargo, durante nuestra estadía en el volcán Alcedo, pudimos sentir varios temblores de reducida magnitud. De manera más general, no existe información sobre la ladera sur del volcán, ya que esta parte del volcán Alcedo ha sido poco visitada y casi nunca estudiada.

Las estaciones pluviométricas más cercanas son las de la pendiente sur del volcán Sierra Negra (Puerto Villamil y Santo Tomás) y, por su exposición, la colada debe, a altitudes iguales, recibir precipitaciones ligeramente inferiores ya que el volcán Alcedo se encuentra parcialmente protegido de los vientos húmedos por los relieves de la parte sur de la isla Isabela (volcán Sierra Negra).

## RESULTADOS

Los datos de campo no son homogéneos y no permiten comparaciones de todos los parámetros de la vegetación en las diferentes coladas. Esto se debe tanto a la evolución de la metodología de trabajo en el campo (Bahía Borrero fue levantada con el primer método) como a las condiciones del terreno: la vegetación de los terrenos antiguos de Florcana está muy marcada por la presencia de los burros y no puede ser comparada con la vegetación de la colada; en San Cristóbal, no tuvimos las lluvias suficientes como para poder observar el desarrollo de la vegetación herbácea; finalmente, no disponemos de un cuadro completo de mediciones de las alturas de los árboles del último transecto del volcán Alcedo debido a un daño del clinómetro.

### COMPOSICION FLORÍSTICA

Este capítulo se limita a las especies de plantas vasculares (helechos y angiospermas) dejando de lado los musgos y líquenes.

#### DIFERENCIAS COLADA/TERRENOS ANTIGUOS

##### VOLCÁN ALCEDO

Los levantamientos realizados en Alcedo (corredores y cuadrantes), completados por recorridos, proporcionan datos para la comparación de la composición florística de los terrenos antiguos y de la colada. En el cuadro 3, constan las especies encontradas en la zona con una estimación de su abundancia en cada transecto. Las especies están ordenadas según sus preferencias por uno u otro tipo de terreno.

Los datos del sitio de Alcedo 5 no constan en este cuadro por sólo existir los levantamientos en los corredores (a continuación se describe brevemente la vegetación de este sitio). Los levantamientos de las especies herbáceas en cuadrantes tenían que realizarse durante la época lluviosa y, en la primera salida a la vertiente sur del Alcedo, no fue posible llegar hasta ese sitio.

Las especies propias de la colada comprenden todos los helechos (8 especies y sólo *Trachypteris* se encuentra también en los terrenos antiguos aunque es poco abundante). Otra familia con una clara preferencia por la colada es la de las ciperáceas con dos especies preferentes (*Cyperus andersonii* y *Bulbostylis hirtella*), una especie exclusiva (*Cyperus* sp.) y una especie indiferente pero poco común (*Cyperus distans*). Las especies que más marcan la fisonomía de la vegetación de la colada como *Bursera*, *Darwiniothamnus* y *Scaevola* no son exclusivas, pudiéndose encontrar matas aisladas en zonas rocosas de los terrenos antiguos, aunque tienen frecuencias y densidades mayores en la colada. La planta típica de esta última, por lo menos en sus partes baja y media, es el cactus *Jasminocereus* que no fue encontrado fuera de ella.

Los terrenos antiguos podrían caracterizarse por las malváceas (*Sida* sp, *Abutilon*, *Sida salviae* - *folia* y otras menos abundantes) y plantas como *Galactia*, *Heliotropium*, *Waltheria*, *Acalypha*. Las gramíneas son más abundantes en estos terrenos, particularmente con la clara preferencia de *Setaria*. El género *Alternanthera* muestra también cierta preferencia por los terrenos antiguos con una especie

## Vegetación en coladas de lava

exclusiva (*A. halimifolia*), una especie preferente (*A. echinocephala*) y una especie indiferente (*A. filifolia*). Localmente, en las partes más rocosas y sin cobertura arbórea, proliferan *Croton* y *Lantana*, dos especies poco abundantes en la colada. Otras dos especies tienen una preferencia por los terrenos antiguos pero en sitios más sombreados: *Plumbago*, que busca la sombra de *Pisonia*, y *Tournefortia psilostachya*. Las especies arbóreas que imprimen el aspecto a la cobertura forestal de los terrenos antiguos pertenecen en su gran mayoría al grupo de las preferentes (sólo *Acacia* es exclusiva mientras que *Zanthoxylum* es indiferente).

Transecto	Terrenos antiguos				Colada			
	1 265	2 370	3 470	4 545	1 265	2 370	3 470	4 545
<u>Especies encontradas únicamente en los terrenos antiguos</u>								
<i>Galactia striata</i>	C	C	C	R				
<i>Sida</i> sp	C	C	C	C				
<i>Abutilon depauperatum</i>	R	C	C	R				
<i>Heliotropium angiospermum</i>	R	R	C	R				
<i>Commicarpus tuberosus</i>	R	C	R	R				
<i>Waltheria ovata</i>	C	C	C					
<i>Oxalis cornelli</i>	R	R	R					
<i>Acalypha parvula</i>		C	A	A				
<i>Merremia aegyptica</i>	R	C						
<i>Acacia macracantha</i>	R		R					
<i>Sida salviaefolia</i>	R		R					
<i>Baccharis steetzii</i>		R		C				
<i>Alternanthera halimifolia</i>			C	C				
<i>Sicyocaulis pentagona</i>			R	R				
<i>Desmodium procumbens</i>			R	R				
<i>Physalis pubescens</i>			R	R				
+ 12 especies ocasionales *								
<u>Especies más frecuentes en los terrenos antiguos</u>								
<i>Setaria setosa</i>	C	C	A	A	R			
<i>Blainvillea dichotoma</i>	A	C	A	A	R	R		
<i>Plumbago scandens</i>	C	A	A	A	R		R	
<i>Lantana peduncularis</i>	A	C	C	C		R		
<i>Chiococca alba</i>	C	C	C	C		R		
<i>Tournefortia psilostachya</i>	C	C	C	C		R	R	C
<i>Pisonia floribunda</i>	R	C	C	C			R	C
<i>Tournefortia pubescens</i>	C	C	R	R			R	C
<i>Elaterium carthagenense</i>	R	C	C	R			R	R
<i>Paspalum galapageium</i>	C	C	C	C			R	R
<i>Opuntia insularis</i>	C	R	R	R			R	C
<i>Croton scouleri</i>	C	R	R	R			R	R
<i>Amaranthus dubius</i>	R	R	R	R			R	R
<i>Iusticia galapagana</i>	R	R	R	R			R	R
<i>Mentzelia aspera</i>	A	C	R	R	R			R
<i>Lypotis spicigera</i>	R	R	R	R			R	
<i>Cordia leucophlyctis</i>	C	C		R			R	C
<i>Psidium galapageium</i>	C	R	C	A			R	C
<i>Alternanthera echinocephala</i>	C	C						C
<i>Pomoea nil</i>			R	R				R
<u>Especies encontradas únicamente en la colada</u>								
<i>Cheilanthes microphylla</i>					R	C	C	C
<i>Cyperus</i> sp					R	R	R	R
<i>Botholaena galapagensis</i>					A	C	C	C
<i>Polypodium tridens</i>					R	A	C	C
<i>Asminocereus thouarsii</i>					C	C	R	
<i>Adiantum concinnum</i>						R	C	C

Transecto	Terrenos antiguos				Colada			
	1 265	2 370	3 470	4 545	1 265	2 370	3 470	4 545
Altitud m								
Doryopteris pedata						R	C	C
Parietaria debilis						R	R	C
Peperomia petiolata						R	R	R
Tillandsia insularis							R	R
Sclerothrix fasciculata						R	R	
Acnistus ellipticus							R	R
Borreria ericaefolia					C			
+ 7 especies ocasionales *								
<u>Especies más frecuentes en la colada</u>								
Bursera gravecolens	A	C	C	R	C	A	A	A
Scalesia microcephala	R	R	C	R	R	C	A	C
Sarcostemma angustissima	R	R			C	C	R	R
Cyperus andersonii		R	R		C	C	R	C
Salvia occidentalis		R		R	R	R	C	R
Trachypteris pinnata			R	R	R	C	A	A
Cordia revoluta	R				R	C	C	R
Darwiniothamnus lancifolius		R			R	C	R	R
Pilea peplodes				R	R	R	C	C
Aristida repens	R				R	R		
Bulbostylis hirtella			R		C		C	
Phyllanthus carolinienis			R			R	R	R
Cassia bicapsularis				R			R	C
<u>Especies sin preferencia marcada</u>								
Ipomoea triloba	A	C	C	C	A	C	C	C
Fleurya aestuans	A	A	C	C	R	A	C	A
Zanthoxylum fagara	R	R	C	C	R	C	A	C
Commelina difflusa	C	C	C	C		R	R	C
Bidens riparia	A	R	C	R	R		R	R
Alternanthera filifolia	A	R	C				R	R
Cissus sicyoides		R	C	C			R	R
Tournefortia rufo-sericea			R	R			R	R
Cyperus distans			R	R			R	R
Eupatorium solidaginoides			R	R			R	R
+ 4 especies ocasionales *								

A : abundante C : común R : rara

\* Especies ocasionales = especies que se presentan en un sólo transecto y con abundancias muy bajas (R)

Cuadro 3 : Abundancia de las especies encontradas en la zona de trabajo de volcán Alcedo.

En el cuadro 4 consta la repartición de las especies por tipo morfológico y los porcentajes son representados en el gráfico 9. Los tipos morfológicos seleccionados son 4 e incluyen árboles, arbustos, lianas y herbáceas ; como árboles se toman las plantas leñosas con capacidad de desarrollar un tronco fácilmente identificable; los arbustos son aquellos que, aunque alcanzando alturas significativas, no tienen un tronco principal ; en las lianas, sólo se cuentan las especies trepadoras ; las plantas más o menos lianescentes pero de porte rastroso se clasificaron ya sea como arbustivas (por ejemplo *Tournefortia psilostachya*) o herbáceas (por

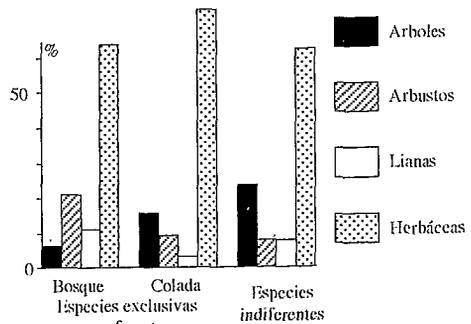


Gráfico 9 : Alcedo ; porcentajes de especies por tipo morfológico

## Vegetación en coladas de lava

ejemplo *Plumbago scandens*); las herbáceas incluyen las plantas anuales así como las subfrutescentes es decir plantas perennes bajas con bases leñosas (como *Sida* por ejemplo). El límite entre un tipo y otro es a veces arbitrario: *Croton* se clasificó como arbusto aunque puede conformar árboles en ciertos casos. Una vez definido el tipo morfológico de una especie, todas sus plantas, aun las más pequeñas, forman parte de dicho tipo.

	Terrenos Ant.		Colada		Indif.	Total
	Excl.	Pref.	Excl.	Pref.		
Arboles	1	2	3	2	3	11
Arbustos	4	6	0	3	11	4
Lianas	3	2	0	1	1	7
Herbáceas y subfrutescentes	20	11	17	7	8	63
Total	28	21	20	13	13	95

Cuadro 4: Número, por tipo morfológico, de especies exclusivas (excl.), preferentes (pref.) o indiferentes (indif.) en los dos tipos de terreno de Alcedo.

Una primera observación se refiere al número de especies: de los 93 taxa registrados, sólo 28 se encontraron en los terrenos antiguos mientras que únicamente 18 son propios de la colada; entre las especies presentes en los dos terrenos, pero con una frecuencia mayor en uno de ellos, se encontraron 21 más frecuentes en los terrenos antiguos y sólo 13 que prefieren la colada; 13 especies no muestran una clara preferencia por un tipo de terreno. La colada tiene una riqueza florística menor que los terrenos antiguos.

Las 3 especies arbóreas exclusivas de la colada son, a parte de *Jasminocereus* ya mencionada, *Acnistus* y *Solanum erianthum*; en el archipiélago, estas especies no son plantas restringidas a terrenos rocosos, pero, en esta zona, no se encontraron fuera de la colada y por lo tanto deben ser consideradas como especies características de ella.

Transecto	1B	2B	2C	3B	3C	4B	4C	5B	5C
Superficie inventoriada (en áreas=100 m <sup>2</sup> )	66	72	12	26,3	40,8	20,2	49,2	3	15,6
<i>Acacia macracantha</i>	0,3			0,2					
<i>Acnistus ellipticus</i>					0,1		0,1		
<i>Bursera graveolens</i>	1,8	1,0	4,8	2,8	8,4	0,3	8,7	0,3	3,8
<i>Cordia lutea</i>	*								
<i>Lippia rosmarinifolia</i>	*				0,2			*	
<i>Pisonia floribunda</i>	0,6	2,1		2,4		3,6	*	0,3	0,1
<i>Psidium galapageium</i>				12,5	0,6	21,0	2,7	33,7	6,3
<i>Scalea microcephala</i>	1,7	0,3	1,6	0,2	1,5	0,1	0,9	0,3	0,1
<i>Solanum erianthum</i>							0,5		
<i>Trema micrantha</i>								1,0	
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,4	1,3	0,2	1,1	0,4	6,1	1,0	23,7	3,3

\* Densidades inferiores a 0,1

1B, 2B, 3B, 4B y 5B Transectos en los terrenos antiguos

2C, 3C, 4C y 5C Transectos en la coladas

Por la reducida densidad de vegetación en la colada de Alcedo 1, no hay conteos de árboles.

Cuadro 5: Densidades (número en 100 m<sup>2</sup>) de las especies arbóreas en las parcelas de Alcedo.

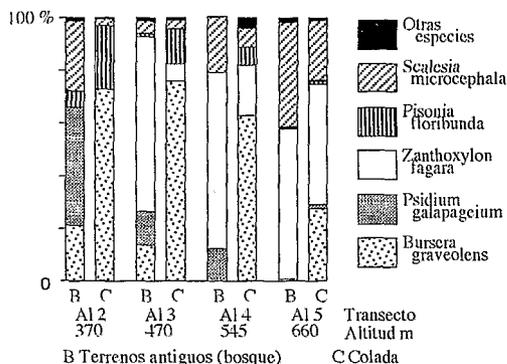


Gráfico 10 : Alcedo ; densidades de especies arbóreas en terrenos antiguos y colada porcentajes por transecto

Los levantamientos de los árboles en superficies más grandes que los corredores permiten evaluar el impacto del tipo de terreno en la distribución de sus especies más abundantes. El cuadro 5 presenta las densidades de todas las especies arbóreas y en el gráfico 10 figuran, para las especies más abundantes, los mismos datos expresados en porcentajes por cada sitio. Se observa claramente la preferencia de *Bursera* por la colada, mientras que *Pisonia* casi no se presenta en este tipo de terreno. De manera menos marcada, *Scalesia* muestra una preferencia por la colada y *Psidium* por los terrenos antiguos.

No se encontraron especies arbustivas propias de la colada ; las tres especies preferentes son, a más de *Darwiniothamnus* mencionada anteriormente, *Cassia* y *Cordia revoluta* ; su mayor abundancia en la colada refleja su comportamiento pionero.

Las lianas tienen cierta preferencia por los terrenos antiguos y su cobertura forestal, pero *Sarcostemma* es casi exclusiva de la colada ; fuera de ella, sólo se mantiene en espacios descubiertos. Las dos especies más abundantes, *Cissus* y *Ipomoea triloba*, pertenecen a las especies indiferentes.

Las herbáceas, a las cuales se añadieron las subfrutescentes, representan el grupo con el mayor número de especies, tanto en la colada como en los terrenos antiguos. Entre las más abundantes, constan *Fleurya* y *Commelina*, ambas sin preferencia marcada por ningún tipo de terreno. Otras, como *Paspalum* y *Blainvillea*, prefieren los terrenos antiguos.

Los espectros morfológicos del gráfico 9 destacan la importancia de las herbáceas en los tres grupos, así como la relativa abundancia de especies arbóreas en el grupo de las indiferentes ; comparando el bosque con la colada, se observa la disminución de importancia de las especies arbustivas y lianescentes en la colada.

La diferencia de composición florística entre los terrenos antiguos y la colada disminuye paulatinamente con la altitud como lo demuestran los datos del cuadro 5. Se calcularon dos índices de similitud : el primero (1) es el número de especies comunes a ambos terrenos expresado en porcentaje del número total de especies de los dos terrenos. El segundo (2) es más clásico y su divisor es la suma de los números de especies de los dos terrenos. Los dos índices pueden escribirse de la siguiente manera :

$$(1) \quad \frac{100 \times C}{(A, B)} \quad (2) \quad \frac{100 \times 2 \times C}{A + B}$$

- A : número de especies del levantamiento A
- B : número de especies del levantamiento B
- C : número de especies en común de los levantamientos A y B
- (A, B) : número de especies del conjunto de los dos levantamientos

Para tratar de analizar estos cambios, se dan, en los cuadros 6 y 7 y para cada transecto, los números de especies presentes en un sólo tipo de terreno y en ambos ; los porcentajes calculados por transecto constan en el gráfico 11.

## Vegetación en coladas de lava

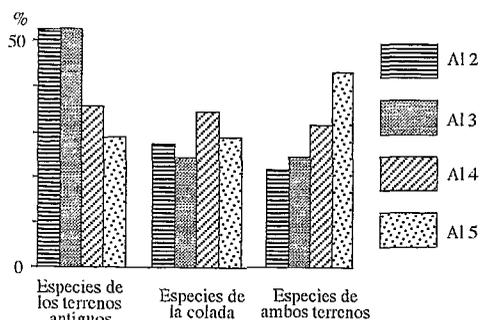


Gráfico 11 : Alcedo ; porcentaje por transecto de especies de bosque, de colada y de ambos terrenos

Se observa no solamente un incremento del número de especies presentes tanto en los terrenos antiguos (o bosque) como en la colada, sino un aumento progresivo de su porcentaje con la altitud (el valor del índice 1 se duplica). En este caso, los dos índices varían en el mismo sentido y se diferencian únicamente por valores más altos del índice 2 (por incluir en su fórmula dos veces el número de especies comunes a los dos sitios). Los levantamientos realizados en el sitio de Alcedo 5 (altitud : 650 m) no pueden ser incluidos en este cuadro por las razones mencionadas anteriormente.

Transecto	Al 1	Al 2	Al 3	Al 4
Altitud m	265	370	470	545
Número total de especies en el bosque y la colada	56	58	74	70
Número de especies en comun al bosque y a la colada	12	14	23	30
Porcentaje de especies en comun. (índice 1)	<b>21</b>	<b>24</b>	<b>31</b>	<b>43</b>
Número de especies en el bosque	41	44	49	49
Número de especies en la colada	27	28	48	50
Índice de similitud (2)	<b>35</b>	<b>39</b>	<b>47</b>	<b>61</b>

Cuadro 6 : Evolución de las similitudes florísticas entre los terrenos antiguos y la colada de Alcedo

El porcentaje de especies exclusivas de la colada no varía considerablemente con la altitud. Como se anotó anteriormente, el porcentaje de especies comunes entre el bosque y la colada aumenta significativamente mientras que el porcentaje de especies propias del bosque disminuye. Esto permite deducir que el incremento de la similitud florística entre los dos terrenos no se debe a la disminución del número de especies exclusivas de la colada sino más bien a un número creciente de especies del bosque que logran instalarse en ella.

Transecto	Al 1	Al 2	Al 3	Al 4
Especies encontradas únicamente en los terrenos antiguos	29	30	26	20
Especies encontradas únicamente en la colada	15	14	25	20
Especies encontradas en ambos terrenos	12	14	23	30
Número total de especies	56	58	74	70

Cuadro 7 : Número de especies exclusivas del bosque, de la colada y presentes en ambos terrenos del sitio de trabajo de Alcedo

Los levantamientos parciales en Alcedo 5 permiten describir la vegetación sólo de manera superficial. En los terrenos antiguos, se encuentra un bosque dominado por *Psidium* y con densidades apreciables de *Zanthoxylum* ; localmente, se ven manchas de *Trema micrantha* ; se encontraron solamente escasos ejemplares de *Bursera* y *Scalesia*. El estrato arbustivo se compone principalmente de *Psychotria rufipes* acompañada de *Chiococca alba*, *Tournefortia rufo-sericea*, *T. psilostachya* y pocas matas de *Cordia leucophlyctis*. En las herbáceas predomina *Plumbago scandens* ; otras especies

frecuentes son *Sida* sp., *Synedrella nodiflora*, *Teucrium vesicarium*, *Triumfetta semitriloba* y varias gramíneas.

En la colada, *Psidium* es el árbol más abundante ; *Zanthoxylum* es frecuente en las hondonadas y ejemplares grandes de *Pisonia* se encuentran en el filo superior de la colada ; *Acnistus ellipticus* es más abundante que en los transectos anteriores ; las pocas matas de *Bursera* están restringidas a las partes rocosas más altas. *Tournefortia rufo-sericea*, *T. pubescens*, *T. psilostachya*, *Opuntia insularis*, *Chiococca alba* son las especies arbustivas más representativas. El estrato herbáceo está marcado por la abundancia y la diversidad específica de los helechos : a más de las especies encontradas en los transectos anteriores, se observó la presencia de *Asplenium auritum*, *A. formosum*, *A. praemorsum*, *Polypodium phyllitidis*, *P. lanceolatum* ; también aparecieron otras especies herbáceas que no se vieron en los transectos anteriores : *Centella asiatica*, *Oplismenus setarius*, *Triumfetta semitriloba*. Los líquenes han perdido su importancia y los musgos y otras epífitas son abundantes. *Croton scouleri* está presente en ambos terrenos pero con su variedad *grandifolia* de hojas anchas, mientras que, en altitudes menores, se trata de la variedad *scouleri* de hojas estrechas.

### BAHÍA BORRERO

Los primeros levantamientos realizados en Bahía Borrero proporcionan datos adicionales sobre la repartición de las especies leñosas en terrenos recientes y antiguos ; no se realizaron levantamientos durante la estación lluviosa y por tal razón la lista de especies herbáceas está incompleta. Las especies agrupadas según su preferencia por un terreno u otro constan en el cuadro 8.

	Terrenos antiguos arcillosos	Terrenos antiguos rocosos	Terrenos recientes rocosos
<i>Anthehora hermaphrodita</i>	A		
<i>Aristida subspicata</i>	A		
<i>Cassia picta</i>	R		
<i>Desmanthus virgatus</i>	R		
<i>Merremia aegyptica</i>	R		
<i>Scutia pauciflora</i>	R		
<i>Setaria setosa</i>	R		
<i>Acalypha parvula</i>		R	
<i>Boerhaavia caribea</i>		R	
<i>Galactia striata</i>		R	
<i>Ipomoea triloba</i>		R	
<i>Tephrosia decumbens</i>		R	
<i>Ipomoea linearifolia</i>	C	C	
<i>Rhynchosia minima</i>	C	C	
<i>Acacia rordiana</i>	C	R	
<i>Gossypium</i> sp.	C	R	
<i>Cordia leucophlyctis</i>	R	R	
<i>Lantana peduncularis</i>	R	R	
<i>Opuntia echios</i>	R	R	
<i>Scalesia crockeri</i>		A	A
<i>Porophyllum ruderale</i>		R	C
<i>Sarcostemma angustissima</i>		C	R
<i>Desmodium glabrum</i>		R	R
<i>Evolvulus glaber</i>	R		R
<i>Physalis galapagoensis</i>	R		R

## Vegetación en coladas de lava

	Terrenos antiguos arcillosos	Terrenos antiguos rocosos	Terrenos recientes rocosos
<i>Croton scouleri</i>	A	C	R
<i>Waltheria ovata</i>	C	R	R
<i>Bursera graveolens</i>	C	A	C
<i>Alternanthera filifolia</i>	R	C	R
<i>Chamaesyce viminea</i>	R	C	R
<i>Castela galapageia</i>	R	R	R
<i>Tournefortia psilostachya</i>	R	R	R
<i>Vallesia glabra</i>	R	R	R

Cuadro 8 : Abundancias de las especies encontradas en los diferentes tipos de terreno en Bahía Borrero (A : abundante, C : común, R : rara).

No se encontraron especies propias de la colada reciente y este sitio cuenta únicamente con especies también localizadas en terrenos antiguos rocosos. Los terrenos antiguos y arcillosos tienen una composición florística original por la abundancia de gramíneas. Los terrenos antiguos rocosos presentan la mayor parte de las especies de la colada así como un apreciable número de especies propias aunque poco abundantes.

Después de los dos grupos de especies exclusivas de cada uno de los terrenos antiguos, se distinguieron dos grupos vinculados, el uno a los dos terrenos antiguos (con la particular abundancia de dos especies de lianas herbáceas, *Ipomoea linearifolia* y *Rhynchosia*) y el otro a los dos terrenos rocosos (en donde abunda *Scaevola*). El siguiente grupo de dos especies, ambas herbáceas, no tiene explicación a no ser el carácter incompleto de los levantamientos de las plantas herbáceas. Las especies del grupo de plantas presentes en todos los sitios no están igualmente distribuidas entre los tres terrenos ; *Bursera* es bastante común en los tres, *Croton* abunda en ambos terrenos antiguos y *Waltheria* tiene una preferencia por los terrenos antiguos arcillosos.

El número de especies por tipo morfológico y por tipo de terreno consta en el cuadro 9.

	Terrenos antiguos arcillosos	Terrenos antiguos rocosos	Terrenos recientes rocosos	Total
Arboles	2	2	1	2
Arbustos	10 (4)	9	6	11
Lianas	3 (1)	7 (3)	2	8
Herbáceas y subfrutescentes	9 (4)	6 (2)	5	12
Total	24	24	14	33

Cuadro 9 : Número de especies por tipo morfológico en Bahía Borrero (entre paréntesis consta el número de especies exclusivas de cada tipo de terreno)

La disminución del número de especies en la colada es drástica, pero hay que señalar sobre todo que, en Bahía Borrero, se encontraron menos especies que en Alcedo. A más de la falta de levantamientos en estación húmeda, esta pobreza florística puede tener otra explicación : la baja altitud y la ubicación de este sitio en la orilla norte de la isla Santa Cruz implican precipitaciones reducidas siendo la pobreza florística la consecuencia de tales limitantes climáticos.

Los dos terrenos antiguos tienen el mismo número de especies ; la diferencia radica en una cantidad mayor de herbáceas en sitios con acumulaciones de arcillas y en más especies de lianas en las

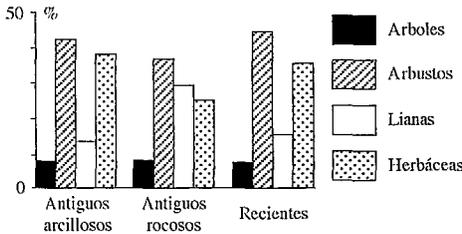


Gráfico 12 : Bahía Borrero ; porcentajes de especies por tipo morfológico

zonas rocosas. La colada muestra un empobrecimiento en especies de todos los tipos morfológicos.

Los espectros morfológicos del gráfico 12 demuestran la importancia de las especies arbustivas en los tres terrenos, así como la sorprendente semejanza entre los dos terrenos extremos, antiguos arcillosos y recientes.

Las similitudes florísticas entre los tres terrenos fueron evaluadas a través de los dos índices mencionados anteriormente (cuadro

10) ; además, la similitudes calculadas pueden ser representadas gráficamente (gráfico 13).

Terrenos comparados	A. Arc./A. Roc.	A.Roc./Rec.	A. Arc./Rec.
Número total de especies de los dos terrenos	25	24	28
Número de especies comunes a los dos terrenos	15	12	10
Porcentaje de especies comunes. índice 1	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>36</b>
Índice de similitud (2)	<b>63</b>	<b>63</b>	<b>53</b>

A. Arc.Terrenos antiguos arcillosos  
 A. Roc.Terrenos antiguos rocosos  
 Rec. Terrenos recientes = Colada

Cuadro 10 : Similitudes florísticas de los tres terrenos de Bahía Borrero

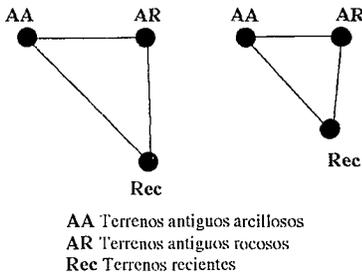


Gráfico 13 : Bahía Borrero ; relaciones florísticas entre los tres terrenos

Las mayores similitudes florísticas se encuentran entre los dos terrenos antiguos y entre los dos terrenos rocosos, mientras que la mayor diferencia existe entre los terrenos recientes y los antiguos arcillosos. El porcentaje de especies comunes a estos dos terrenos se acerca al de las especies comunes en los tres terrenos, es decir 8 de 33 ó 24 %. En las representaciones gráficas (gráfico 13) se observa que el índice 1 separa mejor los terrenos arcillosos de los terrenos rocosos recientes.

En ambos casos, se encontró una notable diferencia del número total de especies en favor de los terrenos antiguos ; las coladas cuentan con un número reducido de especies propias, a veces encontradas fuera de la colada en otros terrenos rocosos de mayor edad. La diferencia de composición florística entre los dos terrenos es mayor a bajas altitudes y disminuye cuando aumenta la humedad. Las proporciones de especies por tipos morfológicos no cambia sustancialmente pero existen diferencias notables de una colada a otra ; las especies herbáceas están siempre bien representadas y, localmente, las especies arbustivas pueden ser numerosas.

## INFLUENCIA DE LA EDAD DE LA COLADA

El único sitio que se presta a una comparación de la composición florística en coladas de varias edades es el campo de lava de Cristóbal en donde se identificaron coladas recientes de 3 edades diferentes. Los transectos abarcaron dos (y a veces tres) coladas de distinta edad y, para elaborar el cuadro 11, se agruparon los conteos por segmentos de transectos correspondientes al mismo tipo de lava ; estos están designados con las letras A (lavas más antiguas), B (lavas de edad intermedia) y C (lavas más recientes). Estando las gramíneas muertas, secas y muchas veces incompletas no fue posible identificar, en todos los casos, las especies de esta familia ; las identificables fueron *Cenchrus platyacanthus*, *Paspalum galapageium* y *Trichoneura lindleyana*.

	Lava A	Lava B	Lava C
<i>Chamaesyce viminea</i>	C		
<i>Boerhaavia caribea</i>	C		
<i>Heliotropium angiospermum</i>	R		
<i>Herissantia crispa</i>	R		
<i>Acalypha parvula</i>		R	
<i>Chamaesyce recurva</i>		R	
<i>Chamaesyce numularia</i>		R	
<i>Ipomoea triloba</i>		R	
<i>Lecocarpus darwinii</i>		R	
<i>Plumbago scandens</i>		R	
<i>Vallesia glabra</i>		R	
<i>Cassia picta</i>			R
<i>Dodonea viscosa</i>			R
<i>Polygala galapageia</i>			R
<i>Bulbostylis hirtella</i>	R	A	
<i>Macraea laricifolia</i>	R	C	
<i>Clerodendron molle</i>	C	R	
<i>Pectis sp</i>	C	R	
<i>Castela galapageia</i>	R	R	
<i>Tournefortia psilostachya</i>	R	R	
<i>Scutia pauciflora</i>	R	R	
<i>Jasminocereus thouarsii</i>		R	R
<i>Lantana peduncularis</i>	C		C
<i>Gossypium sp</i>	C		R
<i>Cardiospermum corindum</i>	R		R
<i>Commicarpus tuberosus</i>	R		R
<i>Sida spinosa</i>	R		R
<i>Cyperus andersonii</i>	C	C	A
<i>Galactia striata</i>	R	C	A
<i>Cordia andersonii</i>	R	R	C
Graminae *	C	A	C
<i>Waltheria ovata</i>	A	A	C
<i>Scalesia incisa</i>	A	A	C
<i>Alternanthera filifolia</i>	C	C	R
<i>Croton scouleri</i>	A	C	A
<i>Piscidia carthagenensis</i>	C	R	C
<i>Bursera graveolens</i>	C	R	R
<i>Borreria ericaefolia</i>	R	R	R
<i>Chamaesyce punctulata</i>	R	R	R
<i>Mollugo flavescens</i>	R	R	R
<i>Sarcostemma angustissima</i>	R	R	R
<i>Sida hederifolia</i>	R	R	R

A : abundante    C : común    R : rara

Cuadro 11 : Abundancias de las especies encontradas en las coladas de tres edades en San Cristóbal.

Las especies propias de cada lava son, con excepción de *Chamaesyce viminea* y *Boerhaavia* en la lava más antigua, muy poco abundantes y no contribuyen a marcar la fisonomía de la cobertura vegetal.

Las especies preferentes de la lava A son *Clerodendron*, *Pectis*, *Bursera*, *Lantana* y *Gossypium*; este conjunto de especies es heterogéneo: *Gossypium* necesita suelos arcillosos o profundos para su desarrollo y es lógica su relativa abundancia en la lava más antigua; *Clerodendron* prefiere los sitios sombreados siendo normal que su presencia sea más importante en las formaciones vegetales más desarrolladas; *Bursera* y *Lantana* prefieren en cambio los espacios rocosos a plena luz mientras que *Pectis* coloniza de preferencia estrechas grietas también a plena luz. La presencia de especies pioneras o por lo menos de plena luz se debe a la morfología de esta lava que es muy compacta y puede, localmente, tener menos vegetación que la lava B. La relativa abundancia de *Croton*, *Scalesia* y *Waltheria* puede igualmente estar relacionada con este particular.

Las especies exclusivas de la lava C, la más reciente, son poco abundantes y no se encuentran en todos los transectos. Las preferentes son *Cyperus*, *Cordia* y *Galactia*; conjuntamente con *Croton*, dan su aspecto a la cobertura vegetal de esta lava.

Las lavas de edad intermedia (B) tienen varias especies propias siendo todas poco abundantes. En la mayoría de los transectos, el frente de colonización está en la lava B y, por tal razón, abundan las especies pioneras como *Bulbostylis*, *Graminae*, *Macraea*, *Scalesia* y *Waltheria*. Dentro de las especies compartidas con las otras lavas, es interesante observar la coexistencia de especies pioneras como *Jasminocereus* y de especies « forestales » como *Tournefortia*.

La distribución de las especies en tipos morfológicos consta en el cuadro 12 y en el gráfico 14.

	Lava A	Lava B	Lava C	Total
Arboles	2	3	3	3
Arbustos	9	10 (2)	7 (2)	13
Lianas	3	3 (1)	3	4
Herbáceas y subfrutescentes	17 (4)	14 (4)	11 (1)	22
Total	31	30	24	42

Cuadro 12: Número de especies por tipo morfológico (entre parentesis consta el número de especies exclusivas de cada tipo de terreno) en San Cristóbal.

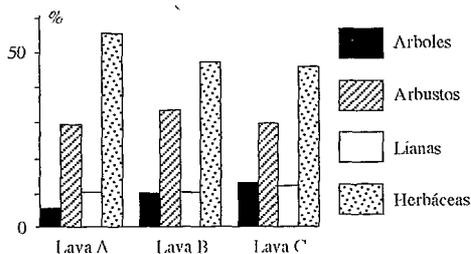


Gráfico 14: San Cristóbal; porcentajes de especies por tipo morfológico

Las lavas A y B tienen casi la misma riqueza florística mientras que el terreno más joven tiene el menor número total de especies; esta diferencia se debe a cantidades reducidas de especies herbáceas y arbustivas.

Los espectros del gráfico 14 no muestran diferencias importantes entre las tres edades de lava. Las similitudes florísticas entre las tres constan en el cuadro 13 y están representadas en el gráfico 15.

La diversidad de la cobertura vegetal de la lava A —vegetación pionera o bosques— in-

## Vegetación en coladas de lava

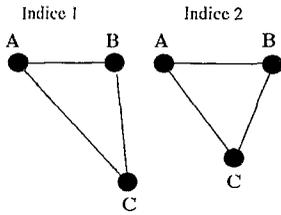


Gráfico 15: San Cristóbal ; relaciones florísticas entre los tres terrenos

duce una notable similitud florística con más de la mitad de las especies compartidas por los dos terrenos (índice 1) mientras que entre las lavas B y C, el porcentaje de especies en común es menor y se acerca al de las especies comunes a las tres lavas, 15 de 42 ó 36 %. Otra vez se observa que el índice 2 tiene valores mayores y, en este caso, no permite diferenciar las similitudes entre A/B y A/C.

Comparando estos resultados con los de los cuadros 6 y 10, se observa que las similitudes son mayores entre coladas recientes de diferentes edades (San Cristóbal) que entre terrenos recientes y antiguos (Alcedo y Bahía Borrero).

Lavas comparadas	A/B	A/C	B/C
Número total de especies en las dos lavas	33	35	38
Número de especies comunes a dos lavas	22	20	16
Porcentaje de especies comunes a dos lavas (1)	67	57	42
Índice de similitud (2)	72	73	59

Cuadro 13 : Similitudes florísticas entre las lavas de tres edades en San Cristóbal

Los conteos de árboles en los corredores permiten calcular las densidades promedio en cada tipo de lava (cuadro 14) y comparar las preferencias de las dos especies arbóreas encontradas, *Bursera* y *Piscidia*.

Tipo de lava	A	B	C
<i>Bursera</i>	2,8	2,3	5,0
<i>Piscidia</i>	4,0	3,3	6,2

Cuadro 14 : Densidad (número de plantas por 100 m<sup>2</sup>) de *Bursera* y *Piscidia* en San Cristóbal

Es evidente la mayor densidad de *Piscidia* en los tres tipos de lava observándose sólo una ligera disminución de este predominio en el caso de la lava C. Utilizando los conteos en superficies mayores (cuadro 15), se confirma esta tendencia.

Tipo de lava	A	B	C
<u>Conteos</u>			
<i>Bursera</i>	104	135	74
<i>Piscidia</i>	222	254	97
<u>Porcentajes</u>			
<i>Bursera</i>	32	35	43
<i>Piscidia</i>	68	65	57

Cuadro 15 : Conteos de especies arbóreas por tipo de lava en San Cristóbal.

La proporción de *Piscidia* es de alrededor de 2:3 en las lavas macizas partidas por grietas en donde se pueden acumular materiales finos ; en lavas exclusivamente rocosas, en donde no existen tales depósitos de alteración, la proporción de *Piscidia* desciende por debajo del 60 %. *Piscidia* muestra una ligera preferencia por las grietas de las lavas compactas mientras que *Bursera* parece más apta a colonizar terrenos sin acumulaciones de materiales finos.

En el único sitio que se prestó para el análisis del impacto de la edad de la colada en la composición florística de la vegetación, se observa que el número de especies aumenta con la edad del terreno y que, a pesar de importantes cambios en las listas de las especies presentes, las proporciones de los tipos morfológicos varían poco.

## INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES CLIMÁTICAS

### VOLCÁN ALCEDO

Los mismos datos que fueron utilizados para elaborar el cuadro 3 permiten investigar el efecto de altitudes crecientes — que implican una humedad creciente — en la composición florística. Todas las especies encontradas en la colada constan en el siguiente cuadro y están ordenadas según su presencia en los transectos ubicados a diferentes altitudes.

Transecto	Al 1	Al 2	Al 3	Al 4
Altitud m	265	370	470	545
<u>Especies presentes a altitudes bajas</u>				
Borreria ericaefolia	C			
Brickellia diffusa	R			
Portulaca oleracea	R			
Setaria setosa	R			
Mentzelia aspera	R			
Lycopersicon chesmanii	R			
Lanata peduncularis		R		
Chamaesyce viminea		R		
Blainvillea dichotoma	C	R		
Aristida repens	R	R		
Especies intermedias				
Jasminocereus thouarsii	C	C	R	
Bulbostylis hirtella	C	R	C	
Plumbago scandens	R		R	
Bidens riparia	R		R	R
Sclerothrix fasciculata		R	R	
Commelina diffusa		C	C	C
Chiococca alba		C	R	C
Adiantum concinnum		R	C	C
Doryopteris pedata		R	C	C
Parietaria debilis		R	R	C
Peperomia petiolata		R	R	R
Phyllanthus caroliniensis		R	R	R
Tournefortia psilostachya		R	R	R
<u>Especies presentes a altitudes mayores</u>				
Asplenium auritum			R	
Duranta repens			R	
Froelichia juncea			R	
Hyptis spicigera			R	
Polypodium dispersum			R	
Alternanthera echinocephala				C
Amaranthus dubius				R
Croton scouleri				R
Eupatorium solidaginoides				R
Ipomaea nil				R

## Vegetación en coladas de lava

Transecto	AI 1	AI 2	AI 3	AI 4
Altitud m	265	370	470	545
<i>Justicia galapagana</i>				R
<i>Lippia rosmarinifolia</i>				R
<i>Solanum erianthum</i>				R
<i>Trema micrantha</i>				R
?				R
<i>Cissus sicyoides</i>			C	C
<i>Tournefortia pubescens</i>			C	C
<i>Paspalum galapageium</i>			C	R
<i>Cassia bicapsularis</i>			R	C
<i>Cordia leucophlyctis</i>			R	C
<i>Opuntia insularis</i>			R	C
<i>Pisonia floribunda</i>			R	C
<i>Psidium galapageium</i>			R	C
<i>Tillandsia insularis</i>			R	C
<i>Acnistus ellipticus</i>			R	R
<i>Alternanthera filifolia</i>			R	R
<i>Cyperus distans</i>			R	R
<i>Elaterium carthagenense</i>			R	R
<u>Especies encontradas en todas la altitudes</u>				
* con preferencias por las altitudes bajas				
<i>Ipomoea triloba</i>	A	C	C	C
<i>Notholaena galapagensis</i>	A	C	C	C
<i>Sarcostemma angustissima</i>	C	C	R	R
* sin preferencia netamente marcada				
<i>Cheillanthus microphylla</i>	R	C	C	C
<i>Cordia revoluta</i>	R	C	C	R
<i>Cyperus sp</i>	R	R	R	R
<i>Cyperus andersonii</i>	C	C	R	C
<i>Darwiniothamnus lancifolius</i>	R	C	R	R
<i>Salvia occidentalis</i>	R	R	C	R
* con preferencia por las altitudes mayores				
<i>Zanthoxylum fagara</i>	R	R	R	C
<i>Pilea peploides</i>	R	R	C	C
<i>Fleurya aestuans</i>	R	A	A	A
<i>Bursera graveolens</i>	C	A	A	A
<i>Trachypteris pinnata</i>	R	C	A	A
<i>Polypodium tridens</i>	R	C	A	C
<i>Scalesia microcephala</i>	R	C	A	C

Cuadro 16 : Abundancias de las especies presentes en los transectos de la colada de Alcedo

Las especies encontradas únicamente en un transecto son pocas y tienen abundancias reducidas salvo *Borreria* en el transecto de menor altitud y *Alternanthera echinocephala* en el de mayor altitud ; las más abundantes pertenecen al grupo de las encontradas en los 4 transectos. Asimismo, la lista de especies presentes a altitudes mayores es claramente más extensa que la de las especies encontradas únicamente a bajas altitudes. Todo esto concuerda con el incremento de la riqueza florística a medida que aumenta la altitud.

Los números totales de especies por transecto no aumentan regularmente con la altitud, lo que sugiere que los transectos de baja altitud y los de altitud mayor forman dos grupos diferentes. El cuadro 17 evidencia las similitudes florísticas entre los diferentes transectos ; en el gráfico 16, se representa

ron únicamente los resultados arrojados por el índice 2 ya que el índice 1 no permite realizar tal representación con 4 puntos.

Transectos comparados	1/2	1/3	1/4	2/3	2/4	3/4
Número total de especies de los dos transectos	39	55	59	51	55	57
Número de especies presentes en ambos transectos	20	19	17	27	24	38
Porcentaje de especies en común (índice 1)	<u>51</u>	<u>35</u>	<u>29</u>	<u>53</u>	<u>44</u>	<u>67</u>
Índice de similitud (índice 2)	<b>68</b>	<b>51</b>	<b>45</b>	<b>69</b>	<b>61</b>	<b>80</b>

Cuadro 17 : Similitudes florísticas entre los transectos en la colada de Alcedo

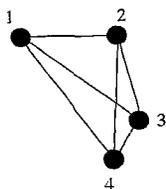


Gráfico 16 : Alcedo ; similitudes florísticas entre los transectos de colada

4 tienden a conformar un grupo separado y que los transectos 1 y 2 tienen poca relación con los demás.

Los datos de los terrenos antiguos vecinos (bosque) procesados de la misma manera arrojan porcentajes de especies en común representados en el gráfico 17 (en comparación con los resultados obtenidos con los transectos de la colada) ; en casi todos los casos, los transectos de bosque tienen una mayor proporción de especies en común que los de la colada ; eso significaría que el impacto de cambios de humedad en la composición florística sería más evidente en la colada que en el bosque.

Los valores más elevados del índice 1 se encuentran entre transectos vecinos (valores subrayados) y la proporción de especies compartidas por dos sitios aumenta paulatinamente con la altitud, pasando de la mitad de las especies a los dos tercios de las mismas. Los transectos que no son vecinos tienen menos de la mitad de sus especies en común y esta proporción puede descender por debajo del 30 %, valor muy cercano al porcentaje de especies comunes a los 4 transectos (25 %). El gráfico 16 permite apreciar que los transectos 3 y

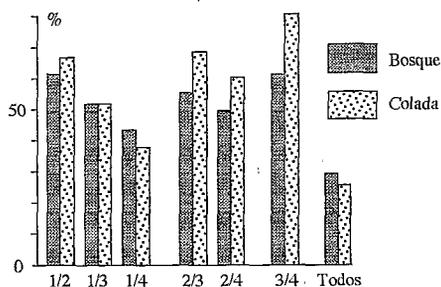


Gráfico 17 : Alcedo ; similitudes florísticas entre bosque y colada

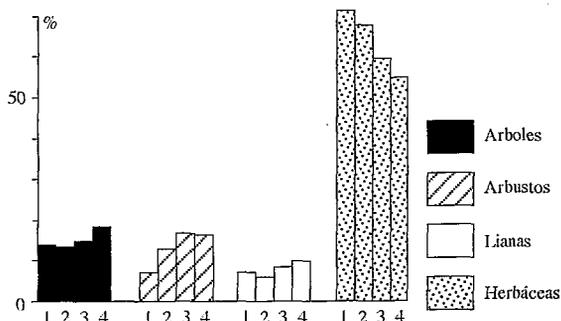


Gráfico 18 : Alcedo ; porcentajes de los tipos morfológicos en los transectos de colada

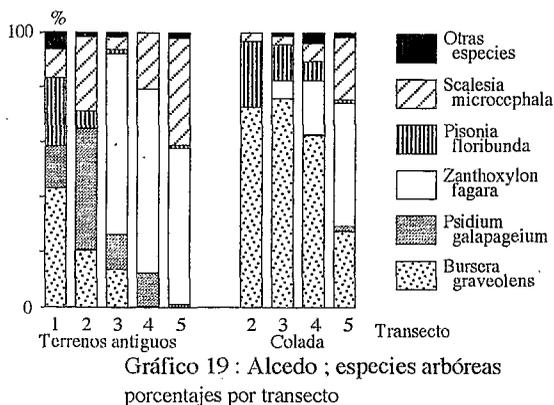
La repartición por tipo morfológico consta en el cuadro 18 y en el gráfico 18.

Aunque el número de especies herbáceas aumenta con la altitud, los espectros del gráfico 18 muestran claramente la disminución de su porcentaje con relación al número total de especies (del 70 % en Alcedo 1 al 50 % en Alcedo 4). El aumento de la proporción de las especies arbóreas y lianescentes con la altitud es lento mientras que el incremento del porcentaje de las especies arbustivas es más rápido.

## Vegetación en coladas de lava

Transecto	Al 1	Al 2	Al 3	Al 4	Total
Arboles	4	4	7	9	9
Arbustos	2	4	8	8	9
Lianas	2	2	4	5	5
Herbáceas y subfrutescentes	20	21	28	27	43
Total	28	31	47	49	66

Cuadro 18 : Número de especies por tipo morfológico en los transectos de la colada de Alcedo.



Los mismos datos del cuadro 5 pueden ser utilizados para evidenciar el efecto de la altitud en la composición florística del estrato arbóreo. Agrupando los histogramas por tipo de terreno (gráfico 19) se observan, tanto en el bosque como en la colada, las variaciones debidas a cambios de altitud. En los dos sitios, las densidades de *Bursera* y *Scalesia* disminuyen mientras que las de *Psidium* y *Zanthoxylum* aumentan. Existe igualmente un desfase entre las variaciones observadas en el bosque y en la colada; *Bursera*, y en menor grado *Scalesia* mantienen porcentajes elevados

mientras que prácticamente ya han desaparecido en los bosques; *Psidium* y *Zanthoxylum* alcanzan más rápidamente proporciones importantes en el bosque que en la colada.

El aumento de la humedad con la altitud ofrece las condiciones para que especies del terreno antiguo se instalen en la colada pero a altitudes mayores; para comprobar esta tendencia, se tomaron las especies que se encuentran en todos los transectos de bosque y que existen también en los transectos de la colada. De las 21 especies con esta distribución, 6 fueron encontradas en todos los transectos de la colada y 15 en 1, 2 ó 3 transectos solamente. El gráfico 20 representa el número de ocurrencias de tales especies en cada uno de los 4 transectos de la colada observándose una nítida asimetría en favor de los transectos de mayor altitud, lo que significa que especies presentes en todas las altitudes en el terreno antiguo muestran, en la colada, cierta preferencia por las altitudes mayores.

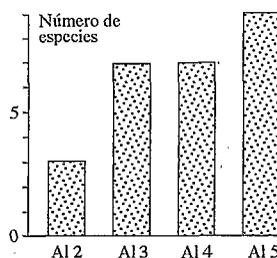


Gráfico 20 : Alcedo ; especies presentes en todos los transectos de colada

FLOREANA

Los levantamientos en la colada de lava en Floreana permiten también evaluar el efecto de la altitud. Los transectos levantados se localizan entre 5 y 240 m de altitud.

La gran mayoría de especies restringidas a un solo transecto no son muy abundantes; además, la presencia de algunas especies en esta categoría se debe a condiciones ambientales originales: *Parinsonia* fue encontrada en el transecto Floreana 1 por existir, cerca del filo norte de la colada, una mancha de acumulación de arcillas que favorecen la instalación de dicha especie; *Dalea* tiene cierta importancia en el transecto Floreana 3 por la presencia de una vasta zona de depósitos de materiales

finos, cenizas y lapillí.

Transecto	Flo 1	Flo 2	Flo 3	Flo 4
Altitud m	5	45	165	240
<u>Especies encontradas en un solo transecto</u>				
Chamaesyce numularia	C			
Portulaca oleracea	C			
Bulbostylis hirtella	R			
Cenchrus platyacanthus	R			
Ipomoea habbeliana	R			
Parkinsonia aculeata	R			
Pectis sp	R			
Trichoneura lindleyana	R			
Sida paniculata		C		
Cordia lutea		R		
Ipomoea linearifolia		R		
Dalea tenuicaulis			C	
Blechum brownei			R	
Lantana camara			R	
Abutilon depauperatum				R
Darwiniothamnus lancifolius				R
<u>Especies encontradas en los transectos de baja altitud</u>				
Lecocarpus pinnatifidus	A	A		
Sarcostemma angustissima	A	R		
Jasminocereus thouarsii	C	R		
Prosopis juliflora	R	R		
Scalesia affinis	C	C		R
Scutia pauciflora	C	C	R	
<u>Especies encontradas en transectos de mayor altitud</u>				
Scoparia dulcis			R	A
Pisonia floribunda			R	C
Sida salviaefolia			R	C
Zanthoxylum fagara			R	C
Salvia occidentalis			R	R
<u>Especies indiferentes</u>				
Croton scouleri	R	C		C
Cucumis dipsaceus	C	R	C	C
Cordia revoluta	R			R
?	R			
Maytenus octogona	R	R		
Sida sp	R		R	R
Boerhaavia caribea		R		R
Fleurya aestuans		R		R
Tournefortia pubescens		R		R
<u>Especies encontradas en todos los transectos</u>				
* con preferencia por las altitudes bajas				
Bursera graveolens	A	A	R	C
Gossypium sp	C	C	C	R
* con preferencia por las altitudes mayores				
Mentzelia aspera	C	C	A	A
Tournefortia psilostachya	C	C	A	A
Clerodendron molle	R	C	C	A
Heliotropium angiospermum	R	R	C	A
Vallesia glabra	R	R	R	C
* sin preferencia marcada				
Blainvillea dichotoma	A	R	A	A
Commicarpus tuberosus	A	R	A	A

## Vegetación en coladas de lava

Transecto	Flo 1	Flo 2	Flo 3	Flo 4
Altitud m	5	45	165	240
<i>Sida hederifolia</i>	A	R	C	A
<i>Waltheria ovata</i>	C	A	C	C
<i>Ipomaea triloba</i>	C	C	C	C
<i>Plumbago scandens</i>	C	C	C	C
<i>Chamaesyce viminea</i>	R	C	R	C
<i>Castela galapageia</i>	C	R	C	C
<i>Macraea laricifolia</i>	R	C	R	C
<i>Paspalum fasciculatum</i>	R	R	R	R
<i>Desmodium glabrum</i>	R	R	R	R
<i>Galactia striata</i>	R	R	R	R

A : Abundante    C : Común    R : Rara

Cuadro 19 : Abundancias de las especies encontradas en los transectos en la colada de Floreana

Todas las especies encontradas sólo en los dos transectos de altitud baja marcan la fisonomía de la cobertura vegetal de este piso, mientras que las especies propias a los dos transectos de altitud mayor sólo presentan densidades notables en el último.

La mayoría de las especies encontradas en los 4 transectos son muy abundantes y contribuyen en gran medida a dar su fisonomía a la cobertura vegetal. Sólo dos especies de este grupo prefieren las altitudes bajas. Si bien la abundancia de *Bursera* es normal, la de *Gossypium* debe ser relacionada con la presencia de materiales finos, arcillas o cenizas, en superficie o a poca profundidad entre los bloques de lava.

	Flo 1	Flo 2	Flo 3	Flo 4	Total
Arboles	4 (1)	4	3	3	7
Arbustos	12	12 (1)	8 (1)	11 (1)	15
Lianas	5 (1)	5 (1)	3	2	6
Herbáceas y subfrutescentes	18 (6)	13 (1)	16 (2)	18 (1)	27
Total	39	34	30	34	55

Cuadro 20 : Número de especies por tipo morfológico en los transectos de colada en Floreana (entre paréntesis constan los números de especies exclusivas de un transecto).

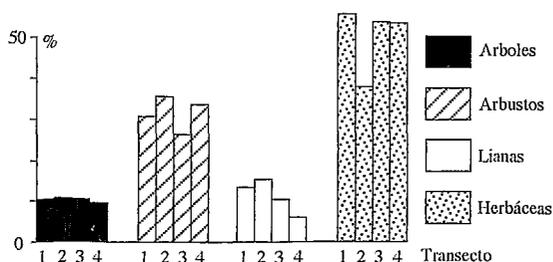


Gráfico 21 : Floreana ; porcentajes de los tipos morfológicos en los transectos de colada

El número total de especies varía de un modo original ; el número mayor corresponde al transecto de menor altitud y el número menor corresponde a un transecto con una importante cobertura de materiales finos. Las cifras del cuadro 20 así como el gráfico 21 no muestran importantes variaciones de los diferentes tipos morfológicos en función de la altitud.

El número de especies arbóreas varía poco con la altitud pero las especies cambian considerablemente : *Parkinsonia*, *Cordia lutea*, *Jasminocereus* y *Prosopis* están restringidas a los dos transectos de baja altitud, mientras que *Pisonia* y *Zanthoxylum* sólo se encuentran en los dos transectos de mayor altitud ; *Bursera* es la única especie arbórea presente en todos los transectos. Observaciones similares pueden hacerse con los otros tipos, en particular con las herbáceas en cuyo caso un importante conjunto de especies

pioneras del transecto Floreana 1 es reemplazado por un conjunto de especies más exigentes en los transectos de mayor altitud.

Los datos presentados en el cuadro 21 muestran, como en Alcedo, mayores similitudes florísticas entre los dos transectos de baja altitud (Floreana 1 y 2) y los de mayor altitud (Floreana 3 y 4) que las encontradas entre los transectos de altitud media (Floreana 2 y 3). La mayor diferencia con Alcedo reside en valores más altos en el caso de los transectos no contiguos mientras que los transectos contiguos (cifras subrayadas) muestran valores comparables, es decir que, en Floreana, el grupo de especies comunes es relativamente reducido y los cambios de un transecto a otro son menores, lo que podría explicarse por el pequeño rango de altitud de los transectos. Los resultados no se prestaban a una representación gráfica.

Transectos comparados	1/2	1/3	1/4	2/3	2/4	3/4
Número total de especies de los dos transectos	45	47	49	43	44	39
Número de especies presentes en ambos transectos	28	22	24	21	24	25
Porcentaje de especies en común índice 1	<u>62</u>	47	49	<u>49</u>	55	<u>64</u>
Índice de similitud (índice 2)	<u>77</u>	64	66	<u>66</u>	71	<u>78</u>

Cuadro 21 : Similitudes florísticas entre los transectos en la colada de Floreana.

## VARIABILIDAD ENTRE LOS SITIOS

La composición florística de los cuatro sitios difiere por muchos factores ; el propósito inicial era buscar diferencias debidas al tipo de lava (Aa y pahoehoe) pero se añaden muchos otros parámetros como fuentes de variación. Las listas de especies encontradas en los terrenos recientes (terreno rocoso reciente de Bahía Borrero — **B** —, lavas B y C de San Cristóbal — **C** —, transectos de colada en Floreana — **F** — y Alcedo — **A** —) están representados en el cuadro 22.

De las 121 especies identificadas, sólo 4 (es decir el 3,3 %) se encuentran en todos los sitios ; 9 (7,4 %) se distribuyen en tres ubicaciones, mientras que 23 (19 %) fueron levantadas en dos sitios. Sin embargo, la gran mayoría (85, es decir el 70 %) se localiza en un solo sitio. De estas especies restringidas a un solo sitio, más de la mitad (45) corresponden al de Alcedo mientras que el de Bahía Borrero cuenta únicamente con un reducido número (4). Más adelante, se proponen algunas explicaciones a tan heterogénea distribución. La repartición de las especies en las islas del archipiélago es las publicada por Laweson et al. (1987).

Especies	A	B	F	C	Especies	A	B	F	C
<i>Bursera graveolens</i>	+	+	+	+	<i>Darwiniothamnus lancifolius</i>	+			+
<i>Croton scouleri</i>	+	+	+	+	<i>Fleurya aestuans</i>	+			+
<i>Sarcostemma angustissima</i>	+	+	+	+	<i>Menzelia aspera</i>	+			+
<i>Tournefortia psilostachya</i>	+	+	+	+	<i>Pisonia floribunda</i>	+			+
<i>Chamaesyce viminea</i>	+	+	+		<i>Portulaca oleracea</i>	+			+
<i>Castela galapageia</i>		+	+	+	<i>Salvia occidentalis</i>	+			+
<i>Vallesia glabra</i>		+	+	+	<i>Tournefortia pubescens</i>	+			+
<i>Waltheria ovata</i>		+	+	+	<i>Zanthoxylum fagara</i>	+			+
<i>Alternanthera filifolia</i>	+	+		+	<i>Borreria ericaefolia</i>	+			
<i>Bulbostylis hirtella</i>	+		+	+	<i>Cyperus andersonii</i>	+			+
<i>Ipomoea triloba</i>	+		+	+	<i>Lantana peduncularis</i>	+			+
<i>Jasminocereus thouarsii</i>	+		+	+	<i>Desmodium glabrum</i>				+
<i>Plumbago scandens</i>	+		+	+	<i>Chamaesyce numularia</i>				+
<i>Blainvillea dichotoma</i>	+		+		<i>Clerodendron molle</i>				+
<i>Cordia revoluta</i>	+		+		<i>Commicarpus tuberosus</i>				+

## Vegetación en coladas de lava

Especies	A	B	F	C	Especies	A	B	F	C
<i>Galacia striata</i>			+	+	<i>Solanum erianthum</i>	+			
<i>Gossypium</i> sp			+	+	<i>Tillandsia insularis</i>	+			
<i>Macraea laricifolia</i>			+	+	<i>Tournefortia rufo-sericea</i>	+			
<i>Pectis</i> sp			+	+	<i>Trachypteris pinnata</i>	+			
<i>Scutia pauciflora</i>			+	+	<i>Trema micrantha</i>	+			
<i>Sida hederifolia</i>			+	+	<i>Evolvulus glaber</i>		+		
?	+				<i>Physalis galapagoensis</i>			+	
<i>Acnistus ellipticus</i>	+				<i>Porophyllum ruderale</i>			+	
<i>Adiantum concinnum</i>	+				<i>Scalesia crockeri</i>			+	
<i>Alternanthera echinocephala</i>	+				??				+
<i>Amaranthus dubius</i>	+				<i>Abutilon depauperatum</i>				+
<i>Aristida repens</i>	+				<i>Blechum brownei</i>				+
<i>Asplenium auritum</i>	+				<i>Boerhaavia caribea</i>				+
<i>Bidens riparia</i>	+				<i>Cenchrus platyacanthus</i>				+
<i>Brichellia diffusa</i>	+				<i>Cordia lutea</i>				+
<i>Cassia bicapsularis</i>	+				<i>Cucumis dipsaceus</i>				+
<i>Cheillantes microphylla</i>	+				<i>Dalea tenuicaulis</i>				+
<i>Chiococca alba</i>	+				<i>Heliotropium angiospermum</i>				+
<i>Cissus sicyoides</i>	+				<i>Ipomoea habbeliana</i>				+
<i>Commelina diffusa</i>	+				<i>Ipomoea lineariflora</i>				+
<i>Cordia leucophlyctis</i>	+				<i>Lantana camara</i>				+
<i>Cyperus</i> sp	+				<i>Lecocarpus pinnatifidus</i>				+
<i>Cyperus distans</i>	+				<i>Maytenus octogona</i>				+
<i>Doryopteris pedata</i>	+				<i>Parkinsonia aculeata</i>				+
<i>Duranta repens</i>	+				<i>Panicum fasciculatum</i>				+
<i>Elatarium carthagense</i>	+				<i>Prosopis juliflora</i>				+
<i>Eupatorium solidaginoides</i>	+				<i>Scalesia affinis</i>				+
<i>Froelichia juncea</i>	+				<i>Scoparia dulcis</i>				+
<i>Hyptis spicigera</i>	+				<i>Sida paniculata</i>				+
<i>Ipomoea nil</i>	+				<i>Sida salviaefolia</i>				+
<i>Justicia galapagana</i>	+				<i>Sida</i> sp				+
<i>Lippia rosmarinifolia</i>	+				<i>Trichoneura lindleyana</i>				+
<i>Lycopersicon chesmanii</i>	+				<i>Acalypha parvula</i>				+
<i>Notholaena galapagensis</i>	+				<i>Cardiospermum corindum</i>				+
<i>Opuntia insularis</i>	+				<i>Cassia picta</i>				+
<i>Parietaria debilis</i>	+				<i>Chamaesyce punctulata</i>				+
<i>Paspalum galapageium</i>	+				<i>Chamaesyce recurva</i>				+
<i>Peperomia petiolata</i>	+				<i>Cordia andersonii</i>				+
<i>Phyllanthus caroliniensis</i>	+				<i>Dodonea viscosa</i>				+
<i>Pilea peplodes</i>	+				<i>Lecocarpus darwinii</i>				+
<i>Polypodium dispersum</i>	+				<i>Mollugo flavescens</i>				+
<i>Polypodium tridens</i>	+				<i>Piscidia carthagense</i>				+
<i>Psidium galapageium</i>	+				<i>Polygala galapageia</i>				+
<i>Scalesia microcephala</i>	+				<i>Scalesia incisa</i>				+
<i>Sclerothrix fasciculata</i>	+				<i>Sida spinosa</i>				+
<i>Setaria setosa</i>	+								

Cuadro 22 : Distribución de las especies encontradas en los terrenos recientes de los cuatro sitios.

LA DISTRIBUCION DE ESPECIES ENTRE LAS ISLAS

Las especies no están distribuidas de manera homogénea en todo el archipiélago y la presencia (o ausencia) de algunas de ellas en los levantamientos se debe a factores fitogeográficos. Estos son particularmente evidentes en el caso de las especies endémicas cuyos representantes a veces sólo abarcan pocas islas (caso de los géneros *Scalesia*, *Lecocarpus*). Asimismo, especies de introducción reciente se encuentran únicamente en un número reducido de islas (en nuestro caso, por ejemplo: *Cu* -

*cumis* y *Lantana camara* en Floreana, *Trema* en Alcedo, *Porophyllum* en San Cristóbal).

Analizando la distribución inter-islas de las especies localizadas en 2 ó 3 sitios, se encontraron 4 cuya ausencia en 1 ó 2 sitios puede atribuirse a su ausencia en la referida isla : *Bulbostylis* no se encuentra en Santa Cruz, *Cordia revoluta* y *Darwiniothamnus lancifolius* no existen en Santa Cruz ni en San Cristóbal y *Chamaesyce numularia* nunca fue registrada en Alcedo ni en Santa Cruz. De las 85 especies presentes en un solo sitio, 13 no tienen registros en las islas correspondientes a los tres otros sitios y 16 son conocidas por encontrarse únicamente en una de las otras islas investigadas. Al menos de la mitad de las especies de esta lista (40 de 85) existen en las 4 islas en donde se localizaron los levantamientos. De manera general, la desigual repartición de las especies entre las islas es responsable en gran parte de la dispersión de los levantamientos en las coladas.

#### LA « CALIDAD » DE LOS LEVANTAMIENTOS

Como se mencionó anteriormente, no todos los sitios fueron investigados con la misma intensidad ni con la misma metodología ; el levantamiento de las especies perennes es comparable en los 4 sitios, mientras que la calidad de los inventarios de especies anuales depende principalmente de las condiciones climáticas al momento de los trabajos de campo. Un sitio, Bahía Borrero, fue visitado únicamente durante la estación seca y la correspondiente lista de especies presenta únicamente 4 propias del sitio. Al otro extremo, se encuentran dos sitios que fueron levantados tanto en estación seca como en estación húmeda con lluvias suficientes para el desarrollo de las herbáceas ; tales sitios, Alcedo y Floreana, totalizan 45 y 23 especies no encontradas en otros sitios. Las coladas de San Cristóbal también fueron visitadas en dos épocas diferentes, pero las escasas lluvias del período húmedo no permitieron el desarrollo óptimo del estrato herbáceo habiéndose registrado no más de 13 especies restringidas a este sitio.

#### ESPECIES RESTRINGIDAS A ALTITUDES MAYORES

Los sitios presentan diferencias de condiciones ambientales que influyen en su diversidad florística. Los levantamientos pueden clasificarse en dos grandes grupos : los de altitudes menores (Bahía Borrero, Floreana y San Cristóbal) y los de altitudes mayores (Alcedo). Revisando la lista de especies encontradas únicamente en Alcedo, se observa que más de la mitad de ellas son propias de zonas más altas y más húmedas que la franja litoral. A más de los helechos, se pueden mencionar *Bidens*, *Briellia*, *Commelina*, *Eupatorium*, *Lycopersicon*, *Peperomia*, *Pilea*, *Psidium*, *Solanum* y *Tillandsia*.

#### ESPECIES PROPIAS A TERRENOS PERTURBADOS

Particularmente en la isla Floreana, los transectos en la colada de lava llegaron a porciones de terreno perturbado ya sea de manera natural (presencia de acumulaciones de aluviones arcillosos en el tramo final de Floreana 1 o de materiales piroclásticos finos en la segunda mitad de Floreana 3) o por la acción indirecta del hombre (transporte de semillas por los burros en el margen de la colada).

A la existencia de elementos finos mezclados con los bloques de lava puede atribuirse la presencia, en la colada, de ejemplares de *Parkinsonia*, *Prosopis* y *Dalea* ; la abundancia de *Scoparia* y *Heliotropium* cerca del filo de la colada (así como en los terrenos antiguos vecinos) se debe probablemente a la pululación de los burros.

LOS DOS TIPOS DE LAVA

Es el último factor de diferenciación de la composición florística, pero no puede ser analizado de manera objetiva ; sería necesario disponer de levantamientos en los dos tipos de lava, pero en la misma isla, en el mismo rango de altitud y en la misma fecha. Sólo se encontró un débil indicio del impacto del tipo de lava ; se trata de cambios en el comportamiento de *Croton* y de *Waltheria* ; estas dos especies arbustivas están presentes en todos los sitios investigados ; el cuadro 23 presenta las densidades calculadas para todos los terrenos levantados.

	CROTON		WALTHERIA	
	T. antiguos	T. recientes	T. antiguos	T. recientes
Bahía Borrero	7,7 - 10,7	0,4	0,9 - 2,9	0,2
Floreana 1	*	0,2	*	2,6
Floreana 2	*	0,5	*	2,6
Floreana 3	*	0	*	5,8
Floreana 4	*	0,6	*	2,0
Alcedo 1	7,1	*	13,3	*
Alcedo 2	0,6	0	18,3	0
Alcedo 3	44,5	0	33,1	0
Alcedo 4	434,0	0	0	0
Alcedo 5	30,7	1,3	0	0
San Cristóbal	22,6	19,0 - 27,6	0	0

\* = sin datos

Cuadro 23 : Densidades (número de plantas por 100 m<sup>2</sup>) de *Croton* y *Waltheria* en los sitios levantados

En San Cristóbal, *Croton* tiene densidades similares en los terrenos antiguos y los recientes ; en los demás sitios, las densidades son más bajas en los terrenos recientes y mayores en los terrenos antiguos. *Waltheria* tiene un comportamiento similar y muestra densidades aún significativas en la colada de Floreana. Esta originalidad observada en San Cristóbal está tal vez relacionada con la presencia de lavas « pahoe-hoe » en este sitio de trabajo.

Más adelante, se abordará la diferencia entre las dos lavas mediante la descripción de los « nichos de vegetación » y se darán indicaciones sobre las especies preferentes.

Los diferentes factores de diversidad de la composición florística entre los sitios son de importancia variable, siendo el menos importante las perturbaciones del terreno. El endemismo inter-insular juega un papel significativo y los dos otros factores actúan conjuntamente ya que, en este estudio, el sitio más investigado corresponde al más húmedo (Alcedo) y el menos investigado es, casualmente, el más seco (Bahía Borrero).

**IMPORTANCIA DE LAS ESPECIES ENDÉMICAS**

Las especies de la misma lista del cuadro 22 fueron clasificadas en endémicas, nativas, introducidas accidental o intencionalmente (de acuerdo a Laweson et al., 1987). El cuadro 24 recopila el número de especies de cada categoría y su respectivo porcentaje tanto en nuestros levantamientos de las coladas como en la totalidad de las plantas vasculares del archipiélago.

	Números				Porcentajes			
	E	N	I	C	E	N	I	C
COLADAS	51	59	6	1	43,6	50,4	5,1	0,9
TOTAL	224	379	118	140	26,0	44,0	13,7	16,3

E Especies endémicas

N Especies nativas

I Especies introducidas accidentalmente

C Especies introducidas intencionalmente

Cuadro 24 : Origen de las especies encontradas en los transectos de colada de lava.

Comparando la distribución general en el archipiélago con la observada en los levantamientos de coladas, se destacan, en estas últimas, los bajos porcentajes de especies introducidas y las elevadas tasas de especies autóctonas, particularmente las endémicas. La aplicación de la prueba de Kolmogoroff-Smirnov<sup>1</sup> revela una diferencia altamente significativa de las dos distribuciones (coladas y total).

Las especies introducidas para su cultivo tienen pocas posibilidades de colonizar las coladas de lava, tanto por la distancia entre las zonas agrícolas y las coladas investigadas (salvo en Floreana en donde se encontró una mata de la única especie de esta clase, *Lantana camara*), como por su falta de aptitudes.

De las especies introducidas accidentalmente, por lo menos una, *Porophyllum ruderale*, puede prosperar en terrenos recientes ; se encontraron numerosas matas secas en Bahía Borrero y también algunos ejemplares en San Cristóbal, fuera de los transectos levantados ; normalmente se la encuentra a lo largo de los caminos o en otros sitios abiertos. Según Cronquist (in Wiggins & Porter, 1971), la diseminación de esta maleza en el archipiélago fue particularmente rápida : en el año 1852 fue registrada en 2 islas, en 1891 en 5, en 1902 en 7, en 1932 en 10 y en 1987 (Lawson et al) existían registros en 15 islas. Luong y Toro (1985) incluyen esta especie en su lista de nuevos registros (en Baltra) debido al fuerte invierno 1982-1983. *Cucumis dipsaceus* tiene un comportamiento similar en Floreana en donde puede formar manchas densas en la parte baja de la colada.

Por el contrario, *Trema micrantha*, es relativamente abundante en los terrenos antiguos de Alcedo pero no alcanza densidades significativas en la colada ; en el continente, este árbol es parte del conjunto de especies secundarias que proliferan en el caso de perturbaciones del bosque original y es particularmente abundante a lo largo de los caminos y en los rastrojos. En Alcedo, prefiere los sitios abiertos en los terrenos antiguos y aparece en la colada únicamente a altitudes mayores ; por su preferencia por los terrenos antiguos, se puede decir que *Trema* conservó su carácter de colonizadora secundaria y no puede ser incluida entre las especies pioneras en las coladas de lava. En los tres casos mencionados, una elevada producción de semillas y una eficiente dispersión de las mismas (por el viento en el caso de *Porophyllum*, a través de pájaros en el de *Trema* y *Cucumis*) puede ser la clave de su presencia en las coladas de lava.

Las especies autóctonas (endémicas y nativas) representan el 94 % de las identificadas en las coladas investigadas (70 % en el total de la flora vascular de Galápagos) ; la colonización de estos terrenos recientes es realizada casi exclusivamente por especies galapagueñas ; la participación de especies introducidas es muy reducida y está restringida a pocas especies que varían de un sitio a otro.

<sup>1</sup> El anexo A del texto original contiene un ejemplo del uso de esta prueba estadística.

### CONCLUSIONES RESUMIDAS

- Las coladas de lava tienen una composición florística original compartiendo sólo entre el 25 y el 45 % de especies con los terrenos antiguos vecinos ; alrededor del 25 al 30 % de las especies son propias de la colada y esta proporción no varía significativamente con la altitud.

- La altitud, es decir las condiciones de humedad, influyen en la composición florística de la vegetación de la colada de lava. El número de especies aumenta con la altitud y los cambios florísticos traen, con la altitud, una similitud creciente con la composición florística de los terrenos antiguos vecinos. La similitud aumenta por un mayor número de especies del bosque que se establecen en la colada.

- La edad creciente de las coladas se traduce en un aumento del número de especies.

- El impacto de los parámetros humedad del sitio y edad de la colada en la distribución de las especies en tipos morfológicos no es muy claro. Cuando las diferencias de altitud llegan a varios centenares de metros (Alcedo), se observa una disminución del número de especies herbáceas y un aumento de la proporción de especies leñosas o lianescentes ; cuando la variación de altitud es menor (Floreana), no se distinguen tendencias en los cambios de las respectivas proporciones de cada tipo morfológico. La edad de la colada de lava induce una ligera disminución del porcentaje de especies herbáceas y variaciones erráticas de los porcentajes de los otros componentes.

- La variabilidad de la composición florística de las coladas de los diferentes sitios tiene varias fuentes siendo una de las más importantes el endemismo dentro del archipiélago.

- La proporción de especies endémicas y nativas es claramente mayor en las coladas investigadas que en el conjunto total de la flora vascular de Galápagos.

## FISONOMIA-ESTRUCTURA

En este capítulo se aborda el estudio de algunos parámetros numéricos de la vegetación ; la densidad y la altura de la cobertura vegetal proporcionan información sobre el grado de desarrollo de la misma. La distribución de los árboles en clases de circunferencia permite emitir hipótesis sobre la dinámica de este componente y de sus especies y, finalmente, las relaciones entre circunferencia y altura de los árboles dan indicaciones sobre la coacción del medio ambiente.

### DENSIDAD

Salta a la vista que la cobertura vegetal de las coladas es de menor densidad que la de los terrenos antiguos y que la altitud, así como la edad del terreno, inducen cambios notables en este parámetro.

#### SAN CRISTÓBAL

El cuadro 25 presenta las densidades en matas por área (100 m<sup>2</sup>) de los 4 tipos morfológicos en las lavas de 3 edades en San Cristóbal (siendo la lava A la más antigua, la lava C la más reciente y la lava B la de edad intermedia) ; estos datos provienen de los levantamientos en los corredores.

	Herbáceas	Lianas	Arbustos	Árboles
Lava A	69	6	69	6
Lava B	66	3	24	2
Lava C	260	15	51	1

Herbáceas : plantas perteneciendo a especies herbáceas o de menos de 0,5 m de alto.

Lianas : plantas enrederas, trepadores o rastreras.

Arbustos : plantas perteneciendo a especies arbustivas y con una altura superior a 0,5 m.

Árboles : plantas perteneciendo a especies arbóreas y de más de 2 m de alto.

Cuadro 25 : Densidades de plantas (número por 100 m<sup>2</sup>) según sus tipos morfológicos y edades de las lavas en San Cristóbal

La densidad de las plantas herbáceas disminuye con la edad de la lava, lo cual se debe tanto al comportamiento claramente pionero de muchas herbáceas, gramíneas y ciperáceas sobre todo, como al cambio de las condiciones ambientales cuando la cobertura vegetal se torna más densa y alta. Las lianas muestran una tendencia errática. Por su reducido tamaño, las herbáceas y las lianas no tienen mayor recubrimiento. Los arbustos tienen la mayor densidad en la lava antigua (A) aunque también densidades elevadas en la lava más reciente (C). Las lavas A y B son compactas mientras que la lava C es escoriácea y ofrece más sitios aptos para el asentamiento de plantas. Así, comparando únicamente las lavas A y B, la densidad de arbustos es más de dos veces superior en el terreno más antiguo, en donde los árboles tienen su mayor densidad.

#### VOLCÁN ALCEDO

En el volcán Alcedo, la diferencia de densidad entre la colada de lava y los terrenos antiguos vecinos pudo ser comprobada en las diferentes altitudes en que se realizaron los levantamientos (cuadro 26).

## Vegetación en coladas de lava

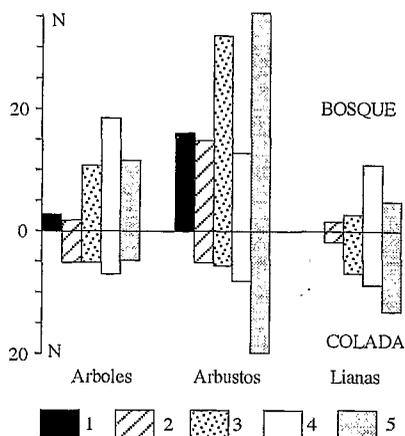


Gráfico 22 : Alcedo ; densidades de especies perennes en ambos terrenos  
N = número de plantas por 100 m<sup>2</sup>

Los datos presentados en el cuadro 26 y el gráfico 22 corresponden a los levantamientos en los corredores. La cobertura vegetal en la colada del sitio Al 1 es insignificante. En los otros sitios, las lianas siempre tienen densidades mayores en la colada que en el bosque vecino, mientras que los arbustos y los árboles son más numerosos en los terrenos antiguos (salvo en el caso de los árboles en Al 2). En la colada, es notable el impacto de la altitud en las densidades de los diferentes componentes de la cobertura vegetal : las densidades de los árboles se mantienen invariables mientras que el número de lianas y de arbustos aumenta con la altitud. Comparando los dos sitios, se observa que las densidades de arbustos son mayores en San Cristóbal a pesar de la altitud (y humedad) más reducida. Sin embargo, el tamaño promedio de los arbustos es mayor en Alcedo.

	Altitud	Lianas	Arbustos	Árboles
Al 1	265			
Bosque		*	16	3
Colada		0	*	*
Al 2	370			
Bosque		2	15	2
Colada		2	5	5
Al 3	470			
Bosque		3	32	11
Colada		7	6	5
Al 4	54			
Bosque		11	13	19
Colada		9	8	7
Al 5	650			
Bosque		5	36	12
Colada		13	20	5

\* Densidad inferior a 1

Cuadro 26 : Densidades de plantas (número por 100 m<sup>2</sup>) según sus tipos morfológicos en los terrenos antiguos (bosque) y la colada de lava en Alcedo

La densidad de las herbáceas en Alcedo está representada en el cuadro 27 ; los valores fueron calculados en base a los datos de los levantamientos realizados durante la época lluviosa en los cuadrantes de 1/16 m<sup>2</sup> (60 u 80 repeticiones).

En los sitios levantados, la densidad de las plantas herbáceas en los terrenos antiguos es significativamente mayor que en la colada. Sin embargo, se observa un incremento muy rápido de esa densidad con la altitud. Lamentablemente, como no existen tales levantamientos para el sitio Alcedo 5, no es posible incluir ese sitio en el cuadro. No obstante, por encima de los 550 m de altitud la densidad

de plantas herbáceas no es al parecer muy diferente entre la colada y los terrenos antiguos.

	Bosque	Colada
Al 1	76	*
Al 2	170	*
Al 3	211	38
Al 4	142	122

\* sitios con densidades de herbáceas muy reducidas y sin mediciones

Cuadro 27 : Densidades de plantas herbáceas (número por m<sup>2</sup>) en los terrenos antiguos (bosque) y la colada de lava en Alcedo.

### FLOREANA

Los levantamientos en los transectos de la colada de Floreana permiten establecer los cambios de densidad de acuerdo con la altitud.

Transecto	Altitud m	Lianas	Arbustos	Arboles
FLO 1	5	3,3	25	4,0
FLO 2	45	0,2	21	4,6
FLO 3	165	0,2	82	1,9
FLO 4	240	0,1	68	4,4

Cuadro 28 : Densidades de plantas (número por 100 m<sup>2</sup>) según sus tipos morfológicos en la colada de lava de Floreana.

La densidad de las lianas decrece rápidamente con la altitud ; la de los arbustos aumenta bruscamente por encima de los 100 m. Los árboles tienen una densidad casi constante a pesar de los cambios de altitud ; sólo en el transecto Floreana 3 se observa una inexplicable baja en la densidad de los árboles, la misma que es al parecer compensada por un repentino aumento del número de arbustos.

Transecto	FLO 1		FLO 3	FLO 4
	Franja pionera	Zona mixta	Zona mixta	Zona mixta
Especies				
Blainvillea dichotoma	55,2	40,4	108,8	0,4
Mentzelia aspera	4,4	23,2	40,5	8,4
Ipomoea triloba	3,6	12,0	4,8	9,2
Galactia striata		2,8	1,6	3,2
Desmodium glabrum	10,4	0,4	2,1	
Panicum fasciculatum	9,2		3,7	
Bulbosylis hirtella	8,8			
Trichoneura lindleyana	7,2			
DENSIDAD TOTAL	112,8	82,8	165,9	26,8

Cuadro 29 : Floreana. Densidades (números por m<sup>2</sup>) totales y de las principales especies herbáceas.

En Floreana, los conteos de las plantas herbáceas en cuadrantes (durante la estación lluviosa) arrojaron resultados muy erráticos cuya dispersión dificultó su interpretación ; la densidad promedio calculada depende en gran medida del número de cuadrantes con valores elevados. El cuadro 29 re-

## Vegetación en coladas de lava

copila las densidades totales y por especies en los sitios de 3 transectos (en base a 40 repeticiones, salvo FLO 3 con 30 repeticiones únicamente).

Se observa una tendencia a la disminución de la densidad de las plantas herbáceas con la altitud la alta densidad constatada en Floreana 3, puede ser relacionada con la baja densidad del estrato arbóreo (ver cuadro 28). En Floreana 1, la franja pionera tiene una densidad más elevada que la zona mixta y también un mayor número de especies, sobre todo especies netamente pioneras que no se encuentran en zonas con una cobertura vegetal más evolucionada.

BAHÍA BORRERO

Los cuadrantes de 100 m<sup>2</sup> realizados en Bahía Borrero permiten calcular las densidades de los árboles y de los arbustos en los diferentes terrenos (cuadro 30).

	Terr. antiguos arcillosos	Terr. antiguos rocosos	Terr. recientes
Arboles	5,5	5,5	1,8
Arbustos	20,8	48,2	29,0
Total (leñosos)	26,3	53,7	30,8

Cuadro 30 : Densidades (número en 100 m<sup>2</sup>) de las plantas leñosas en Bahía Borrero

Una vez más, se comprueba el aumento de la densidad de los árboles y de los arbustos con la edad del terreno.

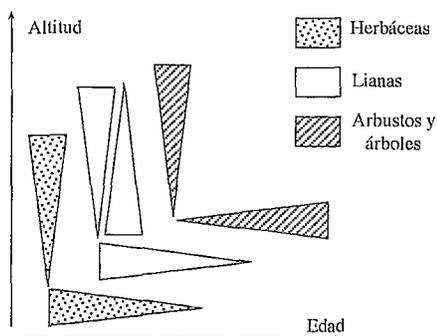


Gráfico 23 : Variación de la densidad con la altitud y la edad del terreno

Es imposible comparar las densidades entre los tipos de colada es decir entre los sitios : por una parte, los levantamientos no fueron realizados en el mismo momento en todos los sitios y las condiciones climáticas, variables según el tiempo, influyen de manera importante en la densidad de plantas herbáceas ; por otra parte, las diferencias observadas pueden deberse tanto a diferencias de edad como al tipo de lava.

El gráfico 23 resume las observaciones anteriores.

- Las herbáceas son más abundantes en los terrenos jóvenes y a altitudes mayores. Cabe señalar que, a altitudes menores, se observa la paulatina disminución de las herbáceas que son principalmente especies pioneras que necesitan plena luz para su desarrollo. Al aumentar la altitud, las especies pioneras de la zona árida son reemplazadas por especies más exigentes en cuanto a humedad y que pueden cumplir su ciclo a la sombra de una cobertura arbustiva o arbórea.

- La respuesta de las lianas a estos parámetros es menos clara ; en los diversos sitios se observan comportamientos contradictorios debidos a composiciones florísticas diferentes : los terrenos jóvenes y de las partes bajas tienen lianas pioneras (como *Sarcostemma*), especies que tienden a desaparecer a altitudes mayores o en terrenos más antiguos ; cuando existen especies mesófilas como *Cis* -

sus, la densidad de las lianas podrá aumentar con la altitud (Alcedo), pero disminuirá si, por razones climáticas, tales especies no se encuentran en la zona (Floreana).

- Finalmente, los arbustos y los árboles muestran un comportamiento similar con aumentos de densidad tanto hacia los terrenos antiguos como hacia las altitudes mayores.

## ALTURAS

Como se expone en la introducción, las alturas fueron levantadas de dos maneras : mediante mediciones en el caso de las especies arbóreas y en clases arbitrarias en el caso de los arbustos. La altura de los árboles fue tomada en todos los sitios mientras que la de los arbustos lo fue únicamente en San Cristóbal y Alcedo. Se levantaron arbustos sólo en los corredores, mientras que los árboles fueron objeto de conteos y mediciones en superficies mayores. A fin de obtener un conteo correcto de las germinaciones, se lo realizó solamente en los corredores ya que tratar de hacerlo en superficies mayores habría acarreado grandes pérdidas de tiempo y el riesgo de obtener cifras erróneas. Cabe volver a señalar que la separación entre « árbol » y « arbusto » se hizo en base a la capacidad de cada especie de desarrollar un tronco fácilmente reconocible ; una vez determinado el tipo morfológico de una especie, todas las plantas de la misma serán consideradas como de ese tipo ; por tal razón, se mencionarán « árboles » de alturas muy reducidas. A continuación se presentan únicamente los valores promedio, extremos y nodal de cada distribución de alturas, sin realizar el estudio de tal distribución, el mismo que es abordado en la parte que trata de la distribución de las circunferencias.

## ARBOLES

Los numerosos datos disponibles fueron procesados de manera que se pudiera estimar el impacto del tipo de terreno, de la altitud y de las diferentes especies en el parámetro altura. Los datos utilizados fueron los conteos y mediciones efectuados en los corredores más los realizados en las superficies mayores. Las germinaciones sólo se contaron en los corredores.

### INFLUENCIA DEL TIPO DE TERRENO

El cuadro 31 resume los datos de alturas de *Bursera* agrupados para comparar el efecto del tipo de terreno.

	Bahía Borrero			San Cristóbal			Alcedo 2		Alcedo 3	
	AA	AR	Rec	A	B	C	T. An.	Col.	T.An.	Col.
Número de árboles	42	37	37	104	135	74	75	59	74	326
Altura promedio	5,2	5,6	4,7	4,0	4,4	4,1	5,8	3,4	6,3	2,8
Desviación estandar	1,40	1,48	1,29	1,64	1,55	2,11	2,55	1,68	2,02	1,46
Altura mínima	3,1	2,7	2,2	0,1	0,4	0,2	0,5	0,8	1,0	0,5
Altura máxima	9,3	9,8	8,4	7,8	7,1	8,1	12,2	7,4	10,6	7,9
Valor modal	5,1	5,6	4,8	4,3	4,6	4,5	5,8	3,1	6,0	2,7

Bahía Borrero AA Terreno antiguo arcilloso AR Terreno antiguo rocoso Rec terreno reciente  
 San Cristóbal A, B, C, lavas de edades diferentes  
 Alcedo T.An. Terrenos antiguos Col. Terreno reciente

Cuadro 31 : Alturas de *Bursera* según el tipo de terreno

## Vegetación en coladas de lava

Las reacciones de las poblaciones de *Bursera* al tipo de terreno no son homogéneas. En un caso (San Cristóbal) no se observan diferencias significativas de las alturas entre los tres tipos de lava ; en Bahía Borrero, existe una ligera diferencia únicamente entre los terrenos antiguos rocosos y los terrenos recientes. Sin embargo, en los dos transectos mencionados de Alcedo, la diferencia de altura es muy significativa correspondiendo las alturas mayores a los árboles de los terrenos antiguos.

En ciertos casos, fue posible buscar el efecto del tipo de terreno en la altura de otras especies. Algunos resultados obtenidos constan en el cuadro 32 (las siglas corresponden a las del cuadro 31).

Especie Sitio	Piscidia San Cristóbal			Psidium Alcedo 4		Scalesia Alcedo 2		Zanthoxylum Alcedo 4	
	A	B	C	T.An.	Col.	T.An.	Col.	T.An.	Col.
Número de árboles	222	254	81	425	133	25	18	123	51
Altura promedio	3,1	2,9	2,7	3,3	3,0	3,2	2,0	1,7	2,0
Desviación estandar	2,15	2,09	1,93	2,54	1,38	0,74	0,64	1,16	1,03
Altura mínima	0,3	0,2	0,2	0,5	0,5	0,6	0,6	0,1	0,5
Altura máxima	9,1	10,5	7,9	8,6	7,6	5,5	3,3	5,1	6,4
Valor modal	2,6	2,5	2,1	3,3	3,3	3,1	2,0	1,4	1,9

Cuadro 32 : Alturas de otras especies según el tipo de terreno.

Se observa la misma disparidad en los resultados : ninguna diferencia significativa en los casos de *Piscidia* (San Cristóbal) y *Zanthoxylum* (Alcedo) pero sí tratándose de *Psidium* y *Scalesia* (Alcedo). Los transectos de Alcedo permiten otras comparaciones que no constan en el cuadro 31 : diferencias no significativas en el caso de *Psidium* y *Zanthoxylum* en Alcedo 3, diferencia significativa en el caso de *Scalesia* en Alcedo 3. Cuando las diferencias son significativas, la altura mayor corresponde siempre al terreno más antiguo. El gráfico 24 resume las comparaciones de alturas según el tipo de terreno.

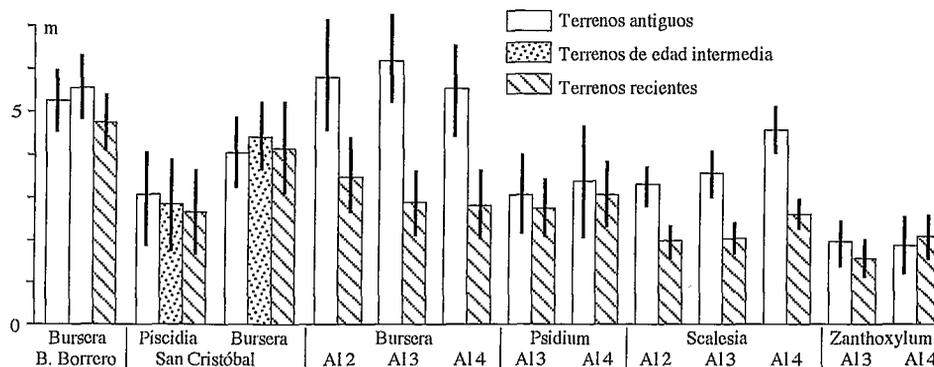


Gráfico 24 : Alturas de los árboles según el tipo de terreno  
Histogramas = alturas promedio, líneas gruesas = desviación estándar

## EFECTO DE LA ALTITUD

Los datos de las coladas de Floreana y Alcedo se prestaron para investigar posibles diferencias de alturas vinculadas a diferencias de altitud de los sitios. La especie más abundante, *Bursera*, da los resultados presentados en el cuadro 33 y en el gráfico 25.

Transecto	Flo 1	Flo 2	Flo 3	Flo 4	Al 2	Al 3	Al 4	Al 5
Altitud	5	45	165	240	370	470	545	660
Número de árboles	88	66	63	86	59	326	417	59
Altura promedio	6,3	6,7	7,5	5,0	3,4	2,8	2,7	3,0
Desviación estandar	1,28	1,39	1,21	1,44	1,68	1,46	1,39	1,65
Altura mínima	0,3	3,5	4,1	0,2	0,8	0,5	0,5	0,8
Altura máxima	7,3	10,4	7,5	6,8	7,4	7,9	7,1	7,6
Valor modal	5,0	6,2	7,5	6,8	3,1	2,7	2,5	3,1

Cuadro 33 : Alturas de *Bursera* según las altitudes de los sitios.

Los análisis de variación en los dos bloques (Floreana y Alcedo) indican que existen diferencias significativas y las comparaciones de los promedios de dos en dos permiten detectar las diferencias significativas señaladas en el cuadro 34.

Trans.	FLOREANA				Trans.	ALCEDO			
	1	2	3	4		2	3	4	5
1		ns	++	++	2		++	++	ns
2	ns		++	++	3	++		ns	ns
3	++	++		++	4	++	ns		ns
4	++	++	++		5	ns	ns	ns	

++ Diferencia significativa                      ns Diferencia no significativa

Cuadro 34 : Diferencias de las alturas de *Bursera* en los transectos de colada.

La altura promedio aumenta de Floreana 1 a 3 y disminuye de Floreana 3 a 4 ; en todos los transectos de Alcedo, en cambio tiende a disminuir (el ligero repunte observado en Alcedo 5 no es significativo). En el gráfico 25, consta además la evolución de la altura promedio de *Bursera* en los terrenos antiguos de Alcedo ; se observa un ligero incremento, significativo entre los transectos Al 1 y Al 3, mientras que en la colada existe, para el mismo rango de altitud, una tendencia a la disminución.

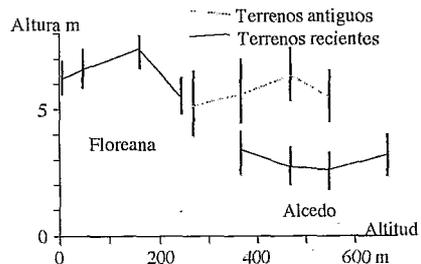


Gráfico 25 : Variación de la altura de *Bursera* según la altitud del sitio  
Las líneas verticales representan la desviación estándar

La altura promedio de *Bursera* parece inicialmente aumentar con la altitud ; por encima de los 200 m, los valores decrecen significativamente, lo que podría explicarse por el número creciente de árboles de otras especies más adaptadas a las condiciones mesófilas propias de las altitudes mayores, pero el comportamiento inverso observado en los terrenos antiguos no permite validar tal hipótesis.

En el caso de algunas otras especies de la colada de Alcedo, es también posible buscar diferencias de altura según la altitud de los levantamientos.

Tratándose de las tres especies mencionadas en el cuadro 35, el incremento de altitud corresponde siempre a un aumento de la altura promedio de los árboles. La diferencia es más o menos importante, poco sensible en el caso de *Scalea*, regular en el de *Psidium* y fuerte en el de *Zanthoxylum*.

## Vegetación en coladas de lava

Estas diferencias, comparadas (cuando fue posible) con las variaciones de altura en los terrenos antiguos vecinos, son representadas en el gráfico 26. *Zanthoxylum* muestra un comportamiento inverso al de *Bursera* : cuando aumenta la altitud, su altura promedio de *Zanthoxylum* se incrementa en la colada y disminuye en los terrenos antiguos. Se trata de una especie presente desde sitios secos hasta zonas húmedas ; sin embargo, en las partes más secas, busca sitios protegidos en donde puede encontrar una humedad mayor, desarrollándose óptimamente en zonas húmedas. En la zona estudiada, se puede admitir que las condiciones más favorables en los terrenos antiguos se presentan entre 300 y 400 m de altitud y que las condiciones más duras de la colada no permiten, en el rango estudiado, observar el desarrollo máximo de *Zanthoxylum*. Por el contrario, *Bursera*, especie común de las zonas secas, sufre, en los terrenos antiguos, de la competencia de especies mesófilas mientras que, a la misma altitud, el ambiente de la colada le permite mantenerse con grandes tamaños.

	Psidium			Scalesia			Zanthoxylum		
	AI 3	AI 4	AI 5	AI 2	AI 3	AI 4	AI 3	AI 4	AI 5
Número de árboles	24	133	93	18	61	42	18	51	48
Altura promedio	2,6	3,0	3,7	2,0	2,1	2,4	1,5	2,0	2,7
Désviación estandar	1,22	1,38	2,09	0,74	0,64	0,99	0,73	1,03	1,37
Altura mínima	0,5	0,5	0,5	0,6	0,9	0,5	0,5	0,5	0,5
Altura máxima	5,3	7,6	8,4	3,3	3,5	5,0	3,0	6,4	5,4
Válór modal	2,7	3,3	5,2	2,0	2,1	2,3	1,1	1,9	2,5

Cuadro 35 : Alturas de otras especies según la altitud.

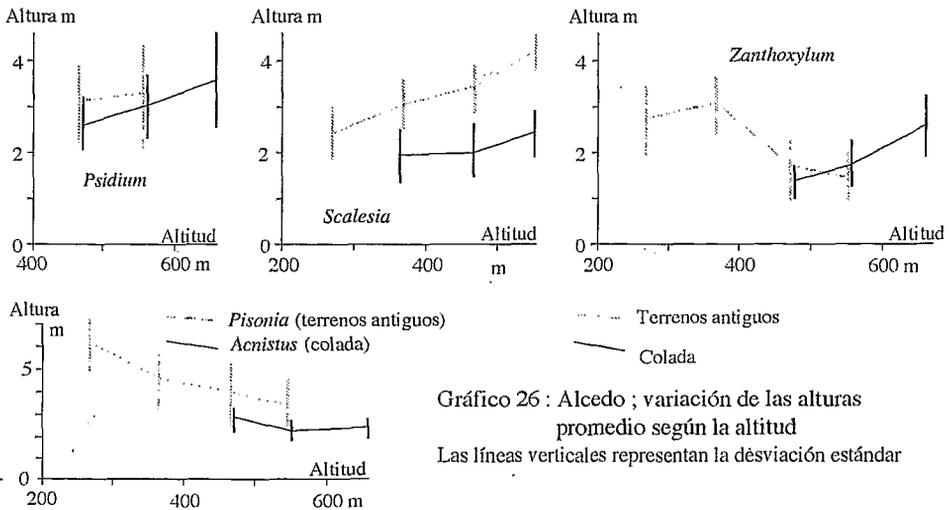


Gráfico 26 : Alcedo ; variación de las alturas promedio según la altitud  
Las líneas verticales representan la désviación estándar

## DIFERENCIAS POR ESPECIES

Las alturas dependen también de la especie ya que no todas tienen la aptitud para alcanzar una misma altura. Comparando las alturas promedio en el transecto Alcedo 3 de terreno antiguo (gráfico 27), las de las especies arbóreas pueden repartirse en tres grupos : árboles pequeños (*Zanthoxylum* y *Acacia*), de tamaño mediano (*Psidium*, *Scalesia* y *Pisonia*) y grandes (*Bursera*). En la colada, todas las alturas son menores y no existirían árboles grandes. Las alturas máximas permiten incluir *Pisonia*

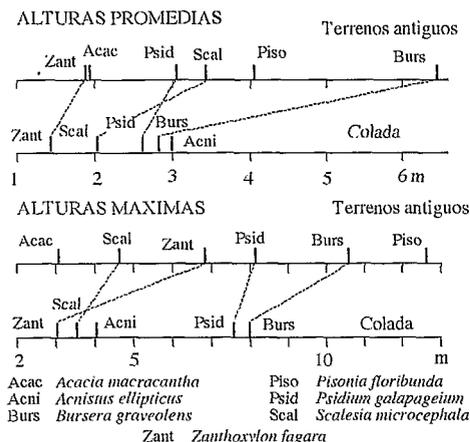


Gráfico 27 : Alcedo, transecto 3 ; alturas promedio y máxima de los árboles

dejando de lado todos los levantamientos a altitudes mayores como los de Alcedo y los transectos 3 y 4 en Floreana (cuadro 36).

entre los árboles grandes de los terrenos antiguos y diferenciar dos grupos de especies arbóreas de la colada : árboles pequeños como *Zanthoxylum* y *Scalesia*, y árboles de tamaño mediano como *Psidium* y *Bursera*.

En San Cristóbal, coexisten dos especies arbóreas, *Bursera* y *Piscidia* ; en los tres tipos de lava, *Bursera* tiene alturas promedio superiores a las de *Piscidia*, pero en dos casos, esta última tiene alturas máximas mayores (ver cuadros 31 y 32).

DIFERENCIAS ENTRE ISLAS

Sólo *Bursera* está presente en todos los terrenos recientes levantados ; para evidenciar una posible diferencia de altura, las comparaciones se limitarán a los sitios de altitud baja,

	B. Borrero (Terr. Rec.)	San Cris. (lava C)	Flo. 1	Flo. 2
Número de árboles	37	74	88	66
Altura promedio	4,7	4,1	6,3	6,7
Desviación estandar	1,29	2,11	1,28	1,39
Altura máxima	8,4	8,1	7,3	10,4
Valor modal	4,8	4,5	5,0	6,2

Cuadro 36 : Alturas de *Bursera* en lavas recientes y altitudes bajas.

Los valores forman dos grupos significativamente diferentes : por un lado Bahía Borrero y San Cristóbal, y por otro, los dos transectos de Floreana. Estas diferencias ligadas a diferencias de distribución de los tamaños serán abordadas en el capítulo « distribución de circunferencias ».

ARBUSTOS

Las alturas de los arbustos pueden ser analizadas por su valor promedio o por la distribución de las plantas en las clases de altura. La altura promedio se obtiene atribuyendo a cada clase el valor medio entre sus dos límites ; a la clase 3, definida por una altura superior a 2 m, se aplica el valor arbitrario de 2,5 m ; los valores son de 0,25 m para la clase 0, de 0,75 m para la clase 1 y de 1,5 m para la clase 2 ; en el cálculo de la altura promedio, no se toman en cuenta las germinaciones. Para poder comparar las distribuciones en clases de altura, los efectivos observados son transformados en porcentajes en cada sitio y, en ese caso, se incluyen las germinaciones.

A fin de obtener un número suficiente de datos en el transecto de colada Alcedo 2, se utilizaron las mediciones recolectadas en un transecto adicional cuya descripción consta en el punto « colonización de la colada por islotes de vegetación » del siguiente capítulo (Variaciones espaciales).

## Vegetación en coladas de lava

**DIFERENCIAS ENTRE TERRENOS ANTIGUOS Y COLADA**

Los valores promedio de altura de las plantas que pertenecen a especies arbustivas en los transectos de Alcedo constan en el cuadro 37.

Transecto	AI 1	AI 2	AI 3	AI 4	AI 5
Terrenos antiguos	0,59	0,46	0,51	0,47	0,77
Colada		1,18	1,49	1,24	1,15

Cuadro 37 : Alturas promedio (en metros) de los arbustos en los transectos de Alcedo

Las alturas son significativamente mayores en la colada. La repartición en clases de altura (gráfico 28) muestra claramente que, en los terrenos antiguos, la mayor proporción de plantas pertenece a la clase de las germinaciones o a la clase 0, mientras que en la colada, estas clases se ven desfavorecidas en relación a las de mayor tamaño. Tales diferencias entre terreno antiguo y colada son altamente significativas en todos los transectos (prueba de Kolmogoroff-Smirnov) y significan que, en la colada, la posibilidad de instalación de plantas mediante germinación de semillas es menor que en el vecino terreno antiguo ; sin embargo, una vez instalada en la colada, una planta arbustiva puede alcanzar alturas mayores gracias a la menor competencia de los estratos arbóreos y arbustivos cuya densidad es más baja (ver cuadro 26).

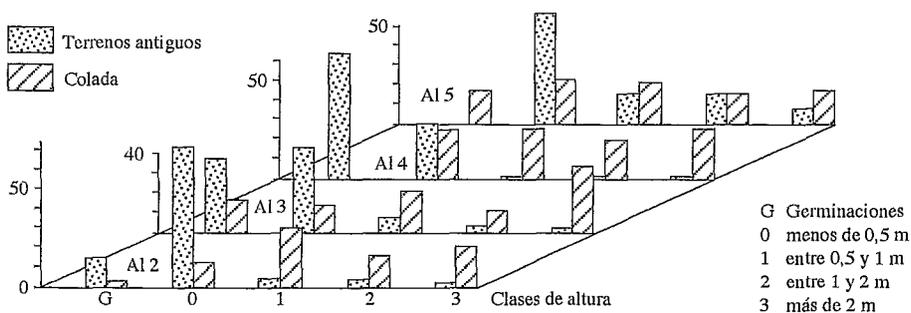


Gráfico 28 : Alcedo ; distribución de las plantas de especies arbustivas en clases de altura

Porcentaje en cada transecto

**DIFERENCIAS SEGUN LA EDAD DEL TERRENO**

El cuadro 38 indica las alturas promedio de los arbustos en los tres tipos de lava de San Cristóbal (la lava A es la más antigua y la C la más reciente).

	Lava A	Lava B	Lava C
Plantas vivas	0,89	1,20	1,04
Plantas muertas	0,95	1,34	0,97
Total	0,90	1,22	1,03

Cuadro 38 : Alturas promedio de los arbustos en los tres tipos de lava de San Cristóbal

Las alturas promedio son del mismo orden de magnitud que en la colada de Alcedo. Los valores no difieren significativamente entre las tres lavas y las plantas muertas no tienen alturas promedio muy diferentes a las de las plantas vivas. Cálculos con especies más abundantes (*Croton*, *Scalesia* y *Waltheria*) tampoco mostraron variaciones significativas de las alturas promedio según las lavas.

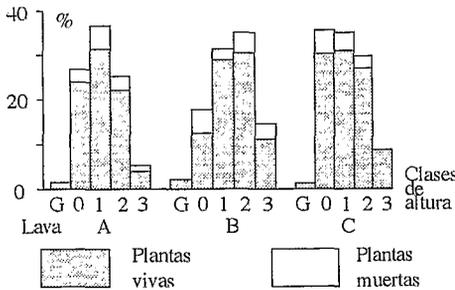


Gráfico 29 : San Cristóbal ; distribución de los arbustos en clases de altura

Las distribuciones en clases de altura (gráfico 29) muestran pocas diferencias entre las tres edades de lava ; sólo se encontró una diferencia significativa entre las distribuciones en las lavas A y B, debida a efectivos reducidos de las clases 0 y 1 en la lava B. Análisis complementarios permiten afirmar que la proporción de plantas muertas no difiere significativamente entre las tres lavas ; tampoco existen diferencias entre las distribuciones de plantas vivas y muertas.

**EFFECTO DE LA ALTITUD**

En Alcedo, las alturas promedio de los arbustos en la colada no muestran fuertes variaciones con la altitud (ver cuadro 36). La única variación notable es, en el transecto Alcedo 5, la brusca disminución de la relación altura terreno antiguo / altura colada ; este valor está comprendido entre 2,6 y 2,9 en los transectos Alcedo 2, 3 y 4 mientras que en Alcedo 5 es solamente de 1,5. El cambio de la relación se debe tanto a una ligera reducción de la altura promedio en el terreno antiguo como a un sensible aumento de la altura en la colada. No existen especies con efectivos suficientes en los diversos transectos como para investigar variaciones de altura de especies individuales de acuerdo a la altitud.

En la colada de Alcedo, las distribuciones en clases de altura (gráfico 30) cambian notablemente según la altitud del transecto ; sólo las distribuciones en los transectos Alcedo 2 y 4 no difieren significativamente. En prácticamente todos los casos, la diferencia se debe a variaciones importantes de los porcentajes de germinaciones ; para buscar otros factores de diferenciación, se calcularon nuevas distribuciones que no toman en cuenta esa primera clase de altura y su comparación sólo muestra una diferencia importante entre el transecto Alcedo 3 y los demás ; en este último, la distribución se caracteriza por valores bajos en las clases 0, 1 y 2 y un valor excepcionalmente elevado en la clase 3.

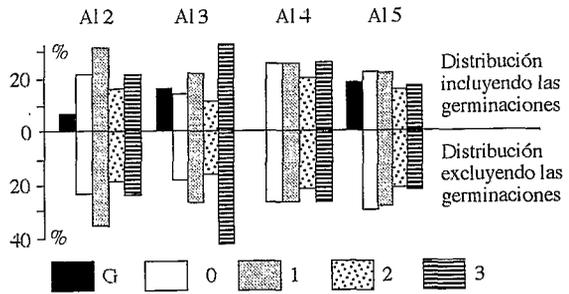
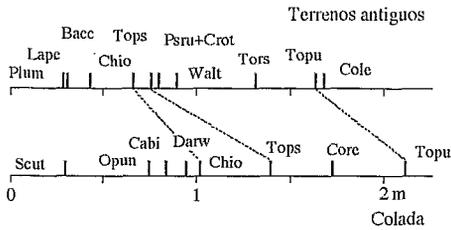


Gráfico 30 : Alcedo, colada ; distribución de los arbustos en clases de altura

Sin embargo, como estos porcentajes fueron calculados en base a efectivos reducidos (33 arbustos mientras que en los demás transectos los efectivos van de 80 a más de 200 plantas), la diferencia observada se debe tal vez únicamente al limitado tamaño de la muestra.

VARIACIONES POR ESPECIES

En un mismo sitio, las especies arbustivas pueden tener alturas promedio y distribuciones en clases de altura diferentes. Limitándonos a las especies relativamente frecuentes en la colada de Alcedo, la altura menor calculada correspondió a *Scutia* (0,29 m) y la mayor a *Tournefortia pubescens* (2,15 m) ; *Opuntia* y *Plumbago* son otras dos especies bajas (ambas con una altura promedio de 0,75 m) mientras que *Tournefortia psilostachya* y *Cordia revoluta* serían especies relativamente altas con promedios de 1,02 y 1,73 m respectivamente.



Bacc	<i>Baccharis steetzii</i>	Opun	<i>Opuntia insularis</i>
Cabi	<i>Cassia bicapsularis</i>	Plum	<i>Plumbago scandens</i>
Chio	<i>Chiococca álba</i>	Psru	<i>Psychotria rufipes</i>
Cole	<i>Cordia leucophlyctis</i>	Scut	<i>Scutia pauciflora</i>
Core	<i>Cordia revoluta</i>	Tops	<i>Tournefortia psilostachya</i>
Crot	<i>Croton scouleri</i>	Topu	<i>Tournefortia pubescens</i>
Darw	<i>Darwiniothamnus lancifolius</i>	Tors	<i>Tournefortia rufo-sericea</i>
Lape	<i>Lantana peduncularis</i>	Walt	<i>Waltheria ovata</i>

Gráfico 31 : Alcedo ; alturas promedio de las especies arbustivas  
 Totalidad de los transectos - Especies con más de 10 ejemplares

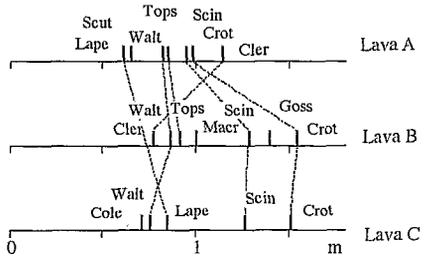
El gráfico 31 representa las alturas promedio de las especies más abundantes tanto en los terrenos antiguos como en la colada y en el gráfico 32 consta la misma información para las especies de los transectos de San Cristóbal. En las tres lavas levantadas en esta isla, el rango de las alturas promedio es más estrecho que en Alcedo y una sola especie alcanza el promedio de 1,5 metros. Por la ausencia de especies abundantes y comunes a las coladas de las dos islas, no es posible efectuar la comparación de alturas según el sitio.

- La edad del terreno, cuando tiene un impacto en la altura promedio de los árboles, se traduce siempre en tamaños mayores en los terrenos más antiguos. En el caso de los arbustos, la diferencia, cuando se manifiesta, es inversa con alturas mayores en los terrenos de colada ; la diferencia de altura de los arbustos entre los dos terrenos parece disminuir por encima de los 600 m de altitud.

- En las coladas, la altura promedio de los árboles aumenta con la altitud. Al parecer, la altura promedio y la distribución en clases de altura de los arbustos no son mayormente afectadas por los cambios de altitud.

- No todas las especies arbóreas tienen la misma altura promedio y parecen conformar 2 estratos en la colada y 3 en los terrenos antiguos. Los arbustos tienen especies relativamente grandes en Alcedo, las mismas que están ausentes en San Cristóbal.

- El caso de *Bursera*, se pueden evidenciar diferencias de alturas entre los sitios.



Cler	<i>Clerodendron molle</i>	Macr	<i>Macraea laricifolia</i>
Cole	<i>Cordia leucophlyctis</i>	Scin	<i>Scylesia incisa</i>
Crot	<i>Croton scouleri</i>	Scut	<i>Scutia pauciflora</i>
Goss	<i>Gossypium barbadense</i>	Tops	<i>Tournefortia psilostachya</i>
Lape	<i>Lantana peduncularis</i>	Walt	<i>Waltheria ovata</i>

Gráfico 32 : San Cristóbal ; alturas promedio de las especies arbustivas  
 Especies con más de 10 ejemplares

## DISTRIBUCIÓN EN CLASES DE CIRCUNFERENCIA

Las numerosas mediciones de árboles tanto en los corredores como en las parcelas adicionales permiten estudiar la distribución de sus circunferencias en clases. Se realiza primeramente el análisis sobre la totalidad de árboles buscando diferencias debidas a cambios de terreno, de altitud o a otros factores. En segundo término, se investigan diferencias según las especies ; la especie más abundante y presente en todas las coladas levantadas es *Bursera* ; en San Cristóbal, *Piscidia* tiene efectivos importantes y, por la mayor altitud del sitio, se encuentran algunas especies mesófilas en Alcedo.

Las distribuciones tabuladas a partir de los levantamientos de campo son representadas de dos maneras :

- 1/ Número de árboles en cada clase y a veces por especie
- 2/ Efectivos de cada clase expresados en porcentaje del número total de árboles del sitio. Tal cálculo adicional es necesario para obtener distribuciones de un mismo número total de árboles y poder así comparar las distribuciones entre diferentes sitios, transectos o especies.

Con los datos de las distribuciones observadas, se calcularon distribuciones teóricas de la forma exponencial negativa<sup>2</sup>.

### TOTALIDAD DE LOS ARBOLES

#### EFFECTO DEL TIPO DE TERRENO

Las distribuciones de los árboles en clases de circunferencia en los tres tipos de terreno de Bahía Borrero constan en el gráfico 33 y aquellas de San Cristóbal son representadas en el gráfico 34.

En cada sitio de trabajo, las distribuciones observadas no difieren fundamentalmente de un tipo de terreno a otro ; sólo se encontró una diferencia significativa en Bahía Borrero en donde la distribución en el terreno reciente se opone a la de los dos terrenos antiguos ; en estos, la repartición es similar a una exponencial truncada y en el terreno reciente se acerca más a una distribución normal. Sin embargo, las diferencias entre las dos islas son importantes ; en Bahía Borrero no hay árboles de menos de 20 cm de circunferencia mientras que en San Cristóbal existen árboles pequeños aunque los efectivos de los de menos de 10 cm son reducidos.

En Bahía Borrero, las distribuciones calculadas difieren considerablemente de las observadas ; la ausencia de árboles pequeños no permite el ajuste a la distribución exponencial negativa. En San Cristóbal, se observa una diferencia significativa en el caso de la lava A y una tendencia a la diferencia en el caso de la lava C. En ambos casos, las diferencias se deben a un déficit de ejemplares en las clases de tamaños pe-

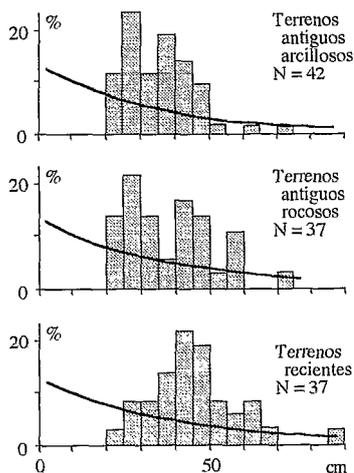


Gráfico 33 : Bahía Borrero ; distribución de los árboles en clases de circunferencia  
Histogramas = distribuciones observaciones, curvas = distribuciones calculadas  
En cada clase consta el porcentaje con respecto al total de árboles en cada sitio (N)

<sup>2</sup> El anexo A contiene observaciones sobre tales distribuciones así como el modo de cálculo empleado.

## Vegetación en coladas de lava

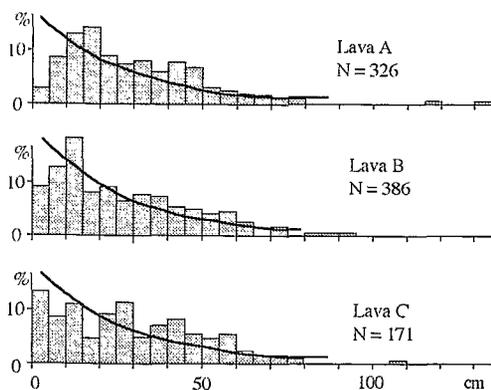


Gráfico 34 : San Cristóbal ; distribuciones de los árboles en clases de circunferencia

Histogramas = distribuciones observadas, curvas = distribuciones calculadas

En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al número total de árboles de cada sitio (N)

de germinaciones y plantas pequeñas de *Bursera*. En los sitios en donde predomina esta especie (en Bahía Borrero, *Bursera* es la única especie arbórea), el impacto es por lo tanto enorme : todo el estrato arbóreo corre el riesgo de desaparecer a largo plazo por la falta de regeneración. En San Cristóbal, en donde *Bursera* coexiste con *Piscidia* en los tres tipos de lava, sólo se observa una relativa escasez de plantas en las primeras clases de circunferencia.

Las mediciones realizadas en Alcedo llevan también a investigar el efecto del tipo de terreno. En el gráfico 35, los histogramas en una misma horizontal representan, para la misma altitud, las distribuciones en la colada y en el terreno antiguo correspondiente. En el caso del transecto 1, no se dispone de datos para la colada por la ausencia de vegetación.

Las distribuciones observadas en la colada y en el bosque difieren en dos casos ; el más evidente es el transecto 5 en donde, en el bosque, la primera clase corresponde a más del 80 % del número total de árboles. En el transecto 2, la diferencia se debe a porcentajes mayores de las clases de 5 a 20 cm en la colada.

En todos los transectos de colada, la distribución observada se ajusta a una distribución exponencial negativa y los coeficientes de decrecimiento de las curvas van de 20,4 % a 26,1 % ; este coeficiente tiende a disminuir con la altitud, lo cual indica que los árboles tendrían una mayor probabilidad de pasar a la clase superior en las altitudes mayores. En los terrenos antiguos, el transecto 5 muestra una distribución muy diferente a la de los otros transectos : la distribución en clases de circunferencia se acerca más a una distribución hiperbólica que a una distribución exponencial. Los valores del coeficiente de decrecimiento van de 17,5 % a 63,9 % y aumentan con la altitud, lo que implica que, a altitudes mayores, los árboles tendrían menor probabilidad de pasar a la clase de circunferencia superior. En el transecto 2, los valores del coeficiente son de 26,1 % en la colada y de 17,9 % en el bosque ; en este sitio, un árbol del terreno antiguo tiene mayores posibilidades de crecimiento que en la colada. Los transectos intermedios 3 y 4 presentan coeficientes poco diferentes entre la colada y el bosque. En el transecto 5, se invierten las condiciones y, con un coeficiente de 63,6 %, el terreno antiguo ofrece pocas posibilidades de crecimiento a los árboles, en comparación con la colada y su coeficiente de 20,4 %.

queños. Las distribuciones calculadas varían poco de un tipo de terreno al otro ; en cada sitio de trabajo, los coeficientes de decrecimiento de las curvas están comprendidos entre 11,7 % y 12,8 % en Bahía Borrero, siendo ligeramente superiores en San Cristóbal (de 15,9 % a 17,7 %). El coeficiente de decrecimiento es la fracción del número de árboles o el porcentaje de una clase que no pasa a la clase inmediatamente superior ; como la distribución calculada es exponencial, este coeficiente es constante a todo lo largo de la curva.

La ausencia de árboles en las primeras clases de circunferencia (o sus efectivos relativamente bajos) sólo puede atribuirse al el impacto de los chivos. Estos animales existen en los cuatro sitios de trabajo y se alimentan, como se vera más adelante, preferentemente

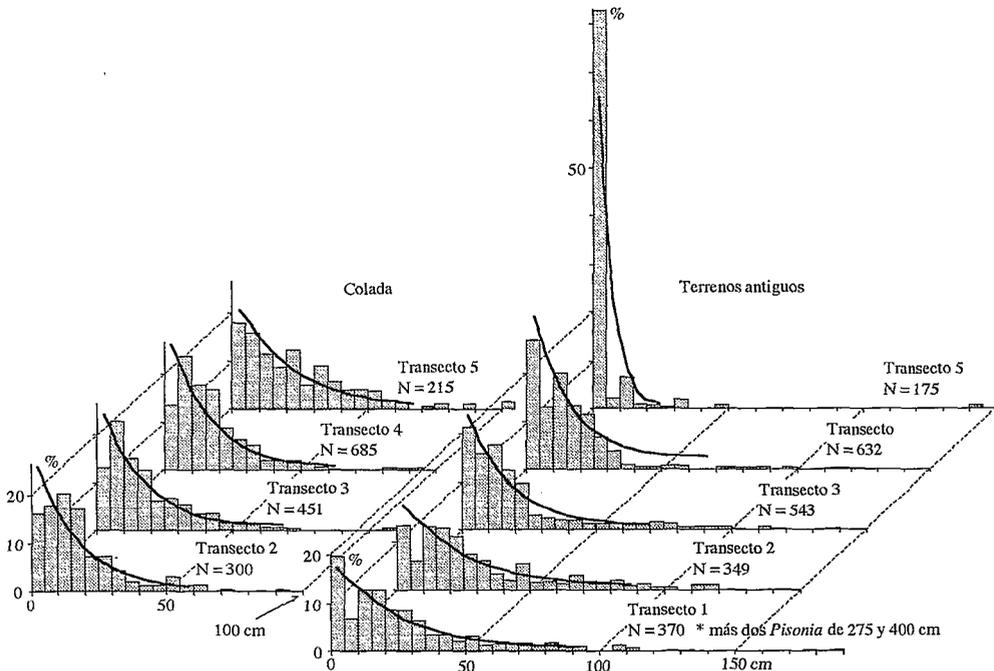


Gráfico 35 : Alcedo ; distribución de los árboles en clases de circunferencia  
 Izquierda = colada, derecha = terrenos antiguos  
 Histogramas = distribuciones observadas, curvas = distribuciones calculadas  
 En cada clase consta el porcentaje con respecto al total de árboles en cada sitio (N)

Al igual que las distribuciones observadas, las calculadas muestran una diferencia significativa entre bosque y colada en los transectos 2 y 5 ; asimismo, estos transectos tienen coeficientes de disminución sensiblemente diferentes entre los dos terrenos.

#### EFFECTO DE LA ALTITUD

Los histogramas del gráfico 35 muestran también las variaciones debidas a la altitud ; en una misma vertical, constan los resultados por tipo de terreno y los transectos están ordenados por altitud creciente. A más de lo anotado en el punto anterior, se puede señalar que en la colada las distribuciones cambian poco con la altitud ; las distribuciones calculadas no difieren significativamente de un transecto a otro y, en las distribuciones observadas, sólo el transecto 5 difiere de los transectos 2 y 4 ; estas diferencias se deben únicamente a una baja relativa de los efectivos en las clases de 10 a 20 cm.

Por el contrario, las distribuciones en los terrenos antiguos forman tres grupos : la distribución observada en el transecto 5 difiere de todas las demás ; los transectos 1 y 2 por un lado y los transectos 3 y 4 por otro conforman dos grupos con distribuciones observadas comparables, los mismos que corresponden a rangos diferentes del coeficiente de disminución de la curva calculada (17,5 y 17,9 % en Alcedo 1 y 2, 23,4 y 29,3 % en Alcedo 3 y 4, y 63,6 % en Alcedo 5). Estas variaciones de comportamiento de los árboles en los terrenos antiguos pueden atribuirse parcialmente a cambios florísticos y adicionalmente al impacto de factores ambientales en cada especie ; el cuadro 5 indica las variaciones de densidad de las especies arbóreas. En los terrenos antiguos, se puede observar que, con

## Vegetación en coladas de lava

la altitud disminuyen las densidades de *Bursera* y *Pisonia* que son las dos especies que alcanzan mayor tamaño, mientras que aumentan las densidades de *Psidium* y de *Zanthoxylum*, especies con abundantes ejemplares pequeños. El análisis posterior de las distribuciones por especie proporciona indicaciones complementarias.

En Floreana, los transectos están escalonados en un menor rango de altitud y las distribuciones en clases de circunferencia (gráfico 36) son similares a la observada en el terreno reciente de Bahía Borrero. Se trata de distribuciones cercanas al tipo normal con mayor número de árboles en las clases centrales y, a veces, ausencia de ejemplares en las clases de tamaño pequeño. Pruebas estadísticas revelan dos grupos con distribuciones similares : el primero formado por los transectos 1 y 2 con un valor modal del orden de 40 cm, y el segundo que incluye los transectos 3 y 4 y cuyo valor modal se sitúa por encima de los 50 cm.

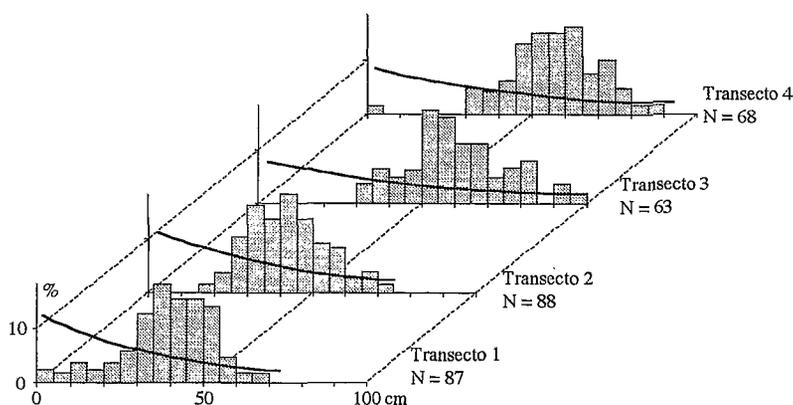


Gráfico 36 : Floreana ; districiones de los árboles en clases de circunferencia  
Histogramas = distribuciones observadas, curvas = distribuciones calculadas  
En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al número total de árboles de cada sitio (N)

Las distribuciones exponenciales negativas calculadas difieren radicalmente de las distribuciones observadas debido a la falta de plantas en las primeras clases de circunferencia. Comparando las distribuciones calculadas, se observan las mismas similitudes que entre las observadas : las curvas de los transectos 1 y 2 tienen coeficientes de decrecimiento superiores a 10, mientras que en los transectos 3 y 4 el coeficiente es inferior a ese valor.

Como en Bahía Borrero, este tipo de distribución tiene que ser relacionado con la fuerte densidad de chivos en la zona y la presencia casi exclusiva de *Bursera* en el estrato arbóreo. La ausencia de ejemplares jóvenes de *Bursera* pone en peligro el mantenimiento de la especie en esta colada. Además, el progresivo deslizamiento de las distribuciones, en función de la altitud, hacia circunferencias mayores permite suponer que el impacto de los chivos es más importante a altitudes superiores.

#### DISTRIBUCIONES POR ESPECIES

Únicamente en dos sitios, San Cristóbal y Alcedo, existen proporciones significativas de especies arbóreas distintas a *Bursera graveolens*.

SAN CRISTOBAL

Los histogramas con los números de ejemplares por especie constan en el gráfico 37. Las diferencias de comportamiento de *Bursera* y *Piscidia* fueron analizadas anteriormente (ver cuadros 14 y 15). El gráfico 37 permite apreciar que *Bursera* es relativamente abundante en la primera clase y en las clases intermedias ; *Piscidia* tiene su mayor cantidad de ejemplares en las clases de 5 a 20 cm, y es responsable, en gran parte, del aspecto general de la curva de distribución.

Separando las especies, los histogramas revelan diferencias importantes entre estos dos (gráfico 38).

*Bursera* tiene distribuciones cercanas a la normal pero con una notable proporción de plantas en las primeras clases. Las tres distribuciones son significativamente diferentes y ello se debe al importante porcentaje de la primera clase en la lava C y a variaciones erráticas en las clases de 30 a 45 cm. El déficit de efectivos entre 5 y 25-30 cm sugiere un efecto negativo de la población de chivos (numerosos en la zona de trabajo), pero la presencia de plantas en la primera clase hace suponer que un factor favorable ha intervenido recientemente (período de precipitaciones más fuertes o disminución de la presión depredatoria de los chivos). En ningún caso, se obtiene un ajuste a la distribución exponencial y la

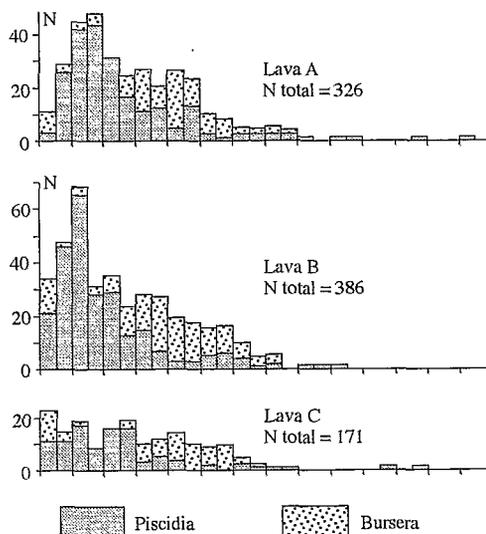


Gráfico 37 : San Cristóbal ; distribución de los árboles en clases de circunferencia  
En cada clase consta el número de árboles por especie

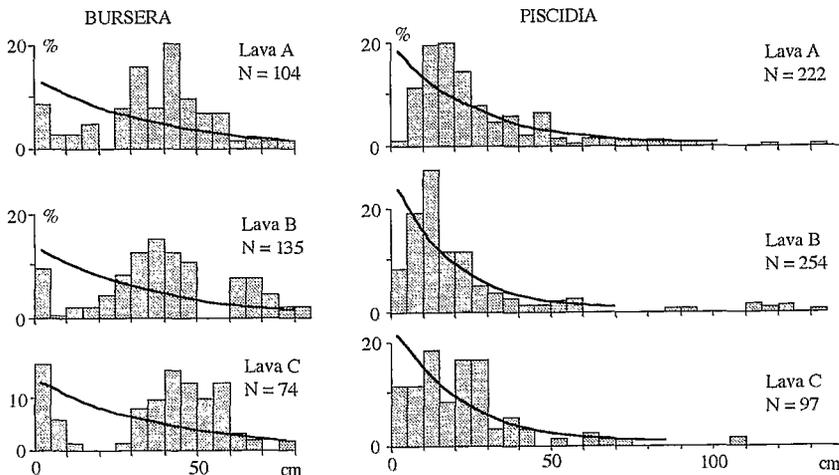


Gráfico 38 : San Cristóbal ; distribución de *Bursera* y *Piscidia* en clases de circunferencia  
Histogramas = distribuciones observadas ; curvas = distribuciones calculadas  
En cada clase consta el porcentaje con respecto al total de árboles en cada sitio (N)

## Vegetación en coladas de lava

desviación radica siempre en la baja frecuencia de plantas en las clases de 5 a 25-30 cm. Las tres distribuciones calculadas son similares y los coeficientes de decrecimiento de las curvas se sitúan alrededor del 13 %.

*Piscidia* muestra distribuciones exponenciales truncadas debido a efectivos reducidos en las dos primeras clases. Las diferencias observadas son imputables a los altos valores de las clases de 5 a 15 cm en la lava B y al valor bajo de la clase 15-20 cm en la lava C. Los valores bajos en las dos primeras clases son contradictorias con relación a lo observado en el caso de *Bursera* y una hipótesis (sin ningún argumento para apoyarla) sería la de un cambio en las costumbres alimenticias de los chivos que habrían descartado *Bursera* para alimentarse preferentemente de *Piscidia*. En las tres lavas, este déficit entre 0 y 10 cm de circunferencia es responsable de la significativa diferencia entre las distribuciones observadas y las calculadas. Las tres distribuciones calculadas no difieren significativamente y los coeficientes de decrecimiento se sitúan entre 18 y 23 %.

## ALCEDO

Los gráficos 39 a 42 presentan las distribuciones en clases de circunferencia tomando en cuenta las principales especies. Se ilustran nuevamente las diferencias de densidad de las especies tanto entre terrenos como entre altitudes. Los análisis especie por especie se hacen en distribuciones expresadas por un número total de 100 árboles y se representa gráficamente el porcentaje de cada clase con respecto al total. Tres especies, *Bursera*, *Psidium* y *Zanthoxylum*, se encuentran tanto en el terreno antiguo como en la colada y dos especies, *Pisonia* y *Scalesia*, alcanzan efectivos importantes sólo en un tipo de terreno.

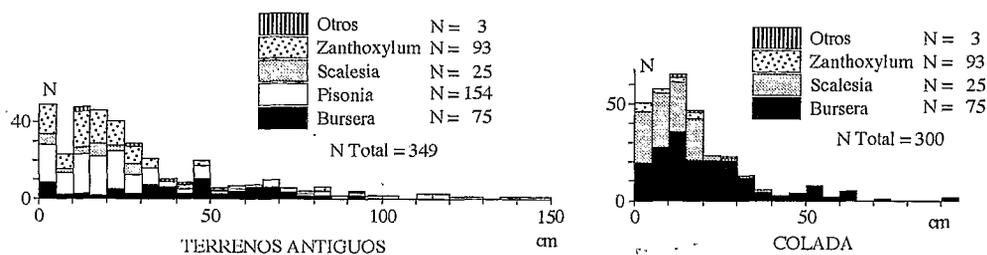


Gráfico 39 : Alcedo, transecto 2 ; distribuciones de los árboles en clases de circunferencia

Izquierda = terreno antiguo, derecha = colada

En cada clase consta el número de árboles por especie

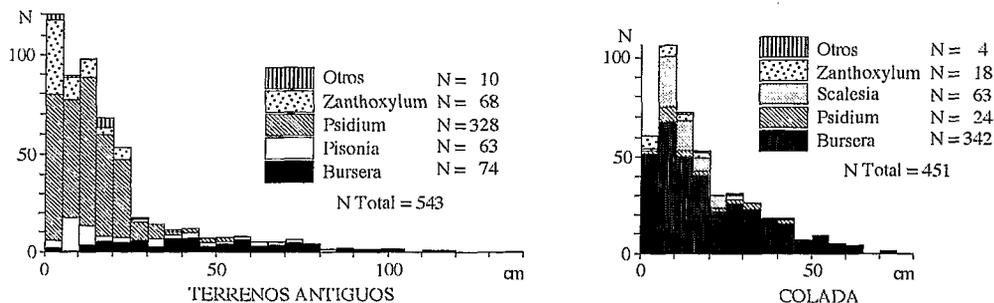


Gráfico 40 : Alcedo, transecto 3 ; distribuciones de los árboles en clases de circunferencia

Izquierda = terreno antiguo, derecha = colada

En cada clase consta el número de árboles por especie

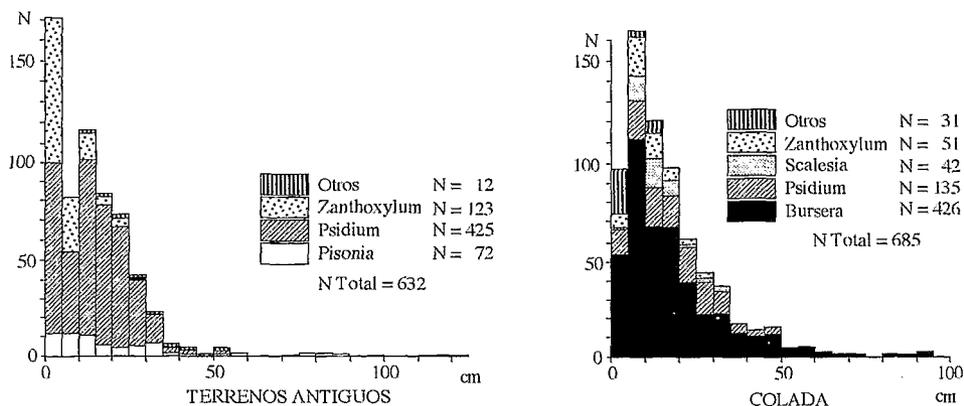


Gráfico 41 : Alcedo, transecto 4 ; distribución de los árboles en clases de circunferencia  
Izquierda = terrenos antiguos ; derecha = colada  
En cada clase consta el número de árboles por especie

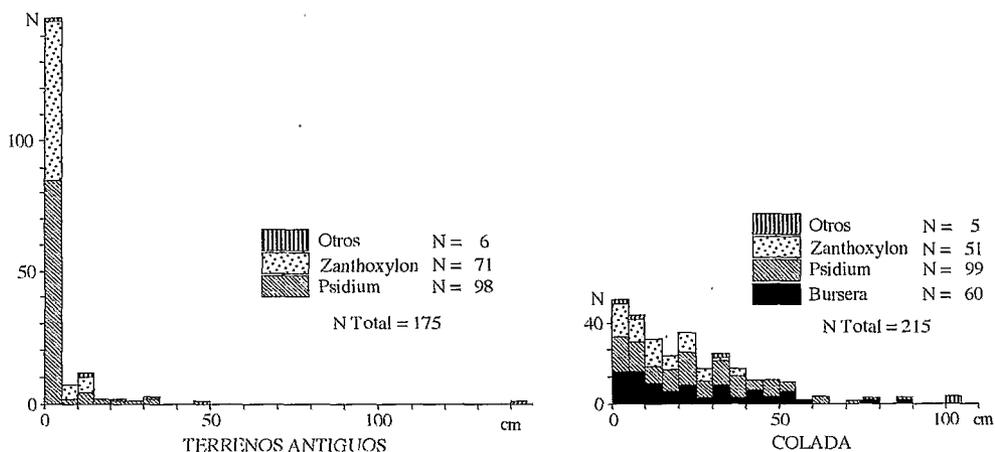


Gráfico 42 : Alcedo, transecto 5 ; distribución de los árboles en clases de circunferencia  
Izquierda = terrenos antiguos ; derecha = colada  
En cada clase consta el número de árboles por especie

### Bursera (gráfico 43)

Las distribuciones observadas y calculadas son diferentes entre el terreno antiguo y la colada ; en el primero, la distribución observada varía de una exponencial en el transecto 1 a una distribución cercana a la normal en el transecto 3, mientras que, en todos los transectos de la colada, las distribuciones se ajustan a la exponencial a pesar de efectivos a veces escasos en las dos primeras clases. Los coeficientes de decrecimiento de las curvas calculadas van de 11 a 14 % en el terreno antiguo y tienen valores superiores al 20 % en la colada.

*Bursera* es una especie que prospera en terreno rocoso, siendo el principal árbol colonizador ; su presencia en terrenos antiguos se debe ya sea a un substrato pedregoso poco evolucionado o a condi-

## Vegetación en coladas de lava

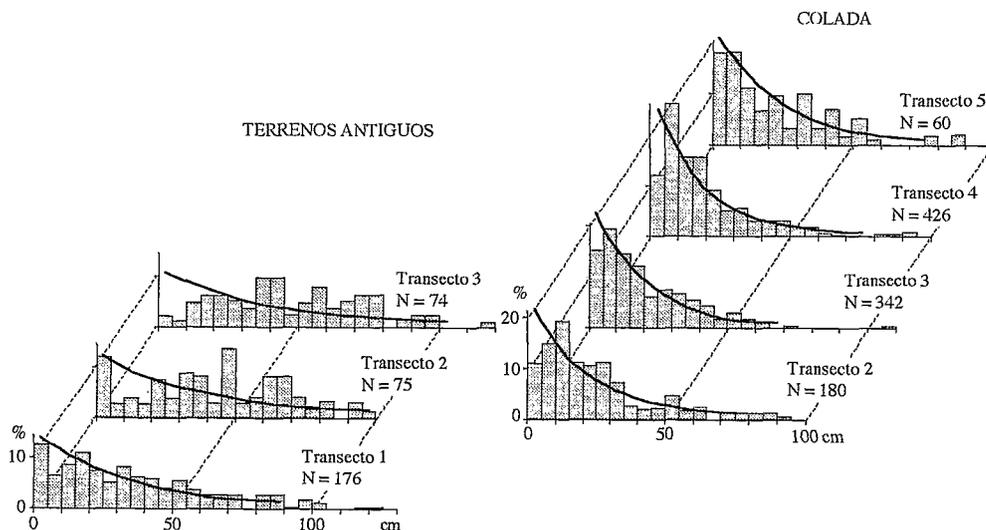


Gráfico 43 : Alcedo ; distribuciones de *Bursera* en clases de circunferencia

Histogramas =distribuciones observadas, curvas = distrinuciones calculadas

En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al total de árboles de cada transecto (N)

ciones hídricas secas. Las diferencias de las distribuciones pueden ser atribuidas a limitantes bióticos más activos en los terrenos antiguos : la competencia con otras especies arbóreas de gran tamaño y las costumbres alimenticias de los chivos. No tenemos argumentos para privilegiar uno u otro de estos limitantes, pero nos inclinamos a creer que el primer factor podría ser el más importante.

La mayor competencia puede deducirse de los gráficos 39 a 42 en donde se observa que *Bursera* es la especie que alcanza las mayores circunferencias en los transectos de colada mientras que, en el terreno antiguo, *Pisonia* llega a circunferencias y alturas superiores (ver también el gráfico 27). La disminución de la densidad de *Bursera* con la altitud (cuadro 5) es otro indicador de la competencia dentro del estrato arbóreo ; además, en los terrenos antiguos, esta especie se encuentra cerca del límite superior de su repartición, localizado entre los transectos Alcedo 3 y 4. La distribución observada en el terreno antiguo del transecto Alcedo 3 podría ser atribuida en parte a la presencia de la capa de cenizas que no brindaría las condiciones óptimas para la germinación y el mantenimiento de ejemplares pequeños.

El impacto de los chivos no ha sido cuantificado, pero las observaciones de campo permiten afirmar la fuerte apetencia de tales animales por las germinaciones y los ejemplares pequeños de *Bursera*. También se observó que las manadas de chivos prefieren alimentarse en los terrenos antiguos y utilizan la colada casi únicamente para el descanso nocturno ; así, su presión se ejercería mayormente en los bosques cercanos a la colada. Un argumento adicional sería el cambio de distribución de acuerdo a la altitud en los terrenos antiguos. La densidad de chivos aumenta rápidamente con la altitud : por debajo de los 300 m, sólo observamos chivos aislados o hembras con crías recién nacidas ; hacia los 400 m, se contaron manadas de 10-15 animales ; y por encima de los 500 m, encontramos una manada de más de 30 cabezas.

La conjunción de presiones bióticas y de condiciones del terreno determina diferencias entre las distribuciones de los dos terrenos : en los antiguos, los ejemplares pequeños no representan fracciones importantes de la población de *Bursera* pero los árboles instalados tienen buenas oportunidades

de crecimiento (coeficiente de decrecimiento inferior a 15 %) ; en la colada, las poblaciones de *Bursera* cuentan con efectivos importantes en los tamaños pequeños pero el decrecimiento es más rápido (de 21 a 25 %) y los árboles de tamaño grande son poco frecuentes.

#### Psidium (gráfico 44)

Su comportamiento es distintos, en muchos aspectos, al de *Bursera* : es más abundante en el terreno antiguo (cuadro 5), tiene tamaños menores (gráficos 39-42), las distribuciones en los dos terrenos difieren significativamente. Excepto en el terreno antiguo del transecto 5, las distribuciones son exponenciales truncadas por el déficit de efectivos en las primeras clases de circunferencia ; el ajuste a la distribución teórica exponencial se obtiene en un solo caso, el transecto Alcedo 5 en la colada. La mayor diferencia con *Bursera* radica en la inversión de comportamiento entre los dos terrenos ; los mayores coeficientes de decrecimiento de las curvas calculadas se observan en el terreno antiguo (de 30 a 71 %), mientras que en la colada, los valores, aunque todavía elevados, son inferiores (de 18 a 24 %).

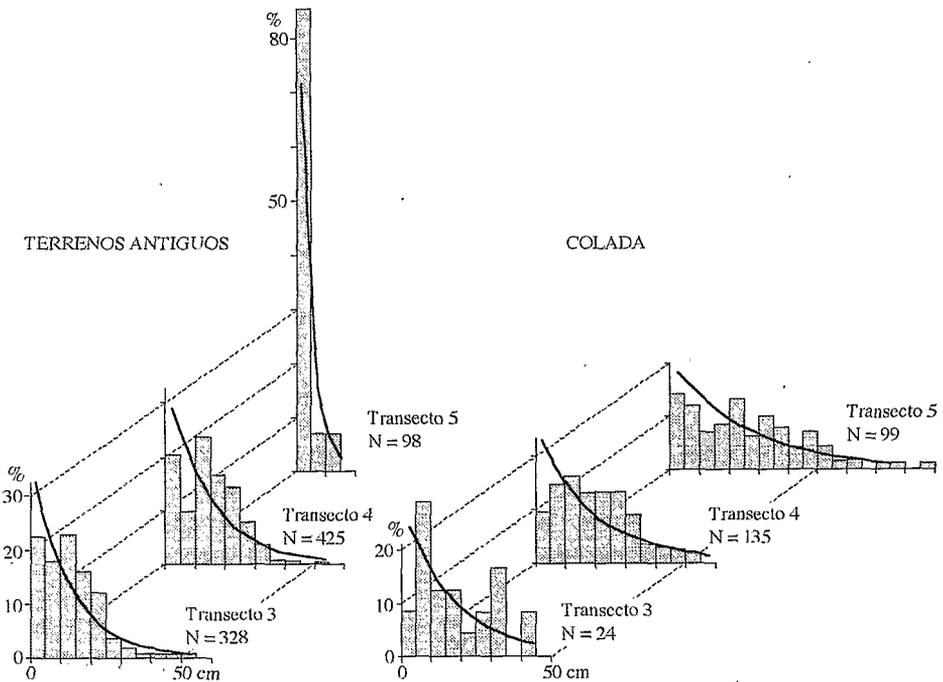


Gráfico 44 : Alcedo ; distribución de *Psidium* en clases de circunferencia

Histogramas = distribuciones observadas ; curvas = distribuciones calculadas

En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al número de *Psidium* de cada transecto (N)

Ambos terrenos parecen ser igualmente propicios al desarrollo de esta especie ; sin embargo, los déficits en las primeras clases indican problemas de origen reciente en la producción de germinaciones o el mantenimiento de una población de ejemplares pequeños. En el campo, no se observaron ataques de chivos a *Psidium*, por lo que no se puede proponer una explicación de tal déficit ; tampoco se notaron factores explicativos de la enorme acumulación en la primera clase del transecto 5 en terrenos antiguos.

## Vegetación en coladas de lava

Zanthoxylum (gráfico 45)

Tiene algunas similitudes con *Psidium* : es un árbol de tamaño pequeño, relativamente más abundante en los terrenos antiguos y no sufre fuertes ataques de los chivos ; las distribuciones en los dos terrenos son significativamente diferentes y, como en el caso de *Psidium*, los mayores coeficientes de decrecimiento de las curvas se obtienen en el terreno antiguo (hasta 81 % en el transecto 5). Los ajustes a las curvas calculadas son satisfactorios salvo en dos casos : terreno antiguo del transecto 2 y colada del transecto 4 ; las desviaciones se deben a la escasez de ejemplares en las primeras clases.

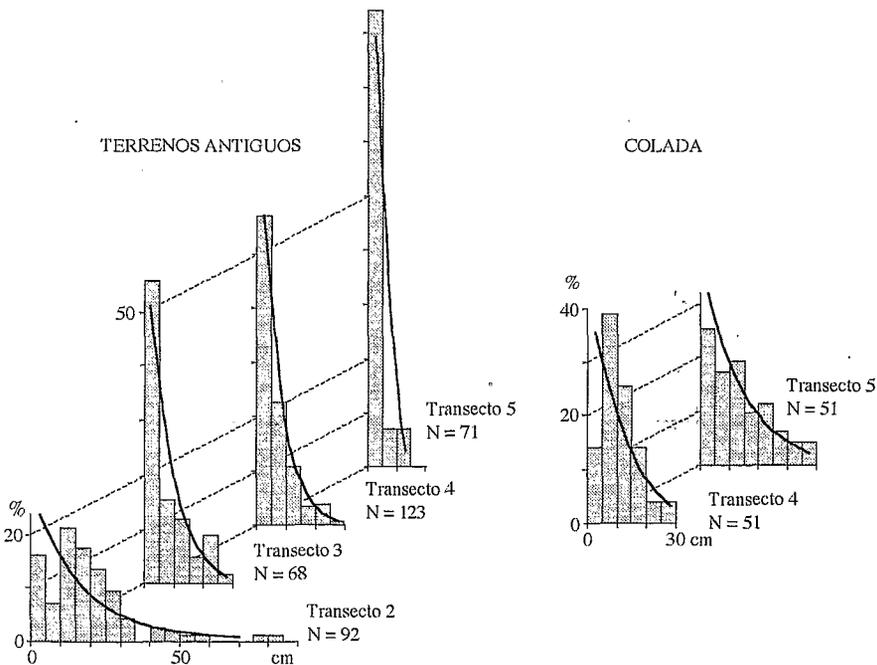


Gráfico 45 : Alcedo ; distribuciones de *Zanthoxylum* en clases de circunferencia  
Histogramas = distribuciones observadas, curvas = distribuciones calculadas  
En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al total de árboles de cada transecto (N)

*Zanthoxylum* tiene un reclutamiento eficiente en casi todos los sitios pero no alcanza tamaños importantes ; las posibilidades de un árbol de pasar a la clase superior son reducidas, sobre todo en el terreno antiguo. Como en el caso de *Psidium*, no se encontraron argumentos para explicar las dos distribuciones no exponenciales ni la alta tasa de árboles pequeños en el transecto 5 del terreno antiguo.

Pisonia (gráfico 46)

Es una especie prácticamente restringida a los terrenos antiguos, por lo menos en el rango de altitudes de nuestros transectos (ver cuadro 5). Alcanza circunferencias y alturas importantes (ver gráfico 26). De las altitudes menores hacia las mayores, las distribuciones varían desde el tipo exponencial truncada en las primeras clases hasta distribuciones ajustadas a la exponencial ; en los transectos 1 y 2, existe una diferencia significativa entre distribución observada y calculada, y en los transectos

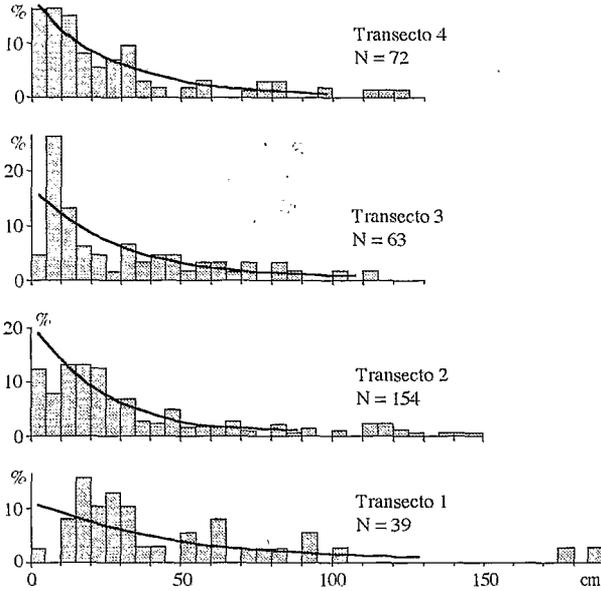


Gráfico 46 : Alcedo, terrenos antiguos ; distribución de *Pisonia* en clases de circunferencia

Histogramas = distribuciones observadas ; curvas = distribuciones calculadas  
 En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al número de *Pisonia* de cada transecto (N)

3 y 4, las dos distribuciones son similares. Los coeficientes de decrecimiento de las curvas son bajos y comprendidos entre 10 y 19 %.

Los patrones de regeneración observados en el campo permiten explicar las diferencias entre Alcedo 1 y 2 por un lado y Alcedo 3 y 4 por otro. En las zonas de los dos primeros transectos, se observaron, a más de ejemplares pequeños dispersos, manchas de los mismos alrededor de algunos árboles grandes de *Pisonia*. El gráfico 47 representa las distribuciones en clases de circunferencia de los árboles de tres manchas la mancha A se formó alrededor de un *Pisonia* de 190 cm de circunferencia y los árboles que se ubican en el centro de las manchas B y C tienen 116 cm de circunferencia. En las manchas A y B, las distribuciones parecen ser exponenciales truncadas, mientras que en la mancha C se trata de una distribución normal característica de poblaciones de árboles de una mis-

ma edad. Las diferencias de tamaño se reparten según la distancia al árbol madre ; los ejemplares de menor circunferencia se localizan cerca del tronco y totalmente debajo de la copa y los de mayor circunferencia son aquellos que crecen cerca de la vertical del filo de la copa ; fuera de la proyección vertical de esta última, los ejemplares de *Pisonia* están muy dispersos y tienen circunferencias menores. Mediante excavaciones al pie de algunos árboles, se comprobó que los árboles jóvenes nacieron de semillas y que no son rebrotes de las raíces del árbol madre. A altitudes bajas, la regeneración de *Pisonia* puede ser estimulada por la presencia de un árbol grande que actúa como fuente de semillas y de aguas de condensación ; el efecto estimulante es más efectivo cerca del filo de la copa en donde el goteo de agua es más importante y el nivel de iluminación aún considerable. Los árboles que crecen totalmente bajo la sombra del árbol madre muestran signos de ahilamiento (alturas importantes y desproporcionadas con relación a las circunferencias, ver también más adelante el punto « relación circunferencia / altura »), copas reducidas y hasta ejemplares muertos ; tales síntomas tienen que ser atribuidos a la falta de luz.

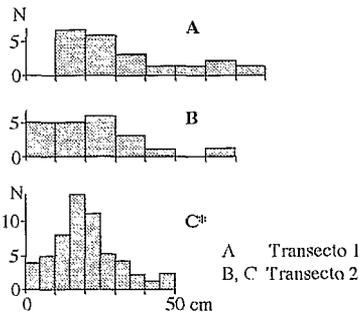


Gráfico 47 : Alcedo ; distribución en clases de circunferencia de *Pisonia* de tres manchas de regeneración

\* El mayor número de árboles en la mancha C permite reducir el tamaño de las clases

## Vegetación en coladas de lava

La regeneración de *Pisonia* mediante manchas alrededor de matas grandes no es un mecanismo usual : no se lo encuentra al pie de todo árbol grande y se restringe a las altitudes menores. Tampoco ocurre todos los años y podría ser relacionado con condiciones climáticas extraordinarias. Sin embargo, este mecanismo es suficiente para explicar las perturbaciones de las distribuciones en clases de circunferencias en los transectos 1 y 2.

Scalesia (gráfico 48)

Este pequeño árbol tiene densidades notables sólo en los transectos de colada y en el primer transecto de terreno antiguo (ver cuadro 5). Las distribuciones observadas se acercan a la exponencial pero se apartan significativamente de ella debido a importantes déficits en la primera clase. Los coeficientes de decrecimiento de las curvas son elevados,

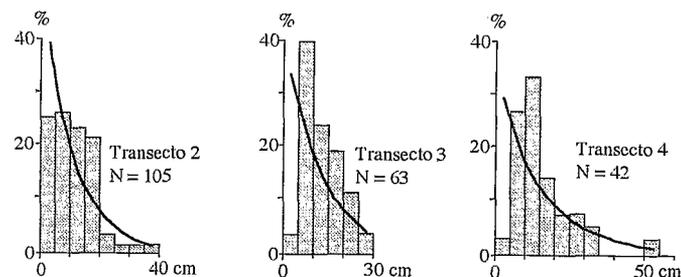


Gráfico 45 : Alcedo ; distribuciones de *Scalesia* en clases de circunferencia

Histogramas = distribuciones observadas, curvas = distribuciones calculadas  
En cada clase consta el porcentaje de árboles con respecto al total de árboles de cada transecto (N)

de 28 a 40 %, y disminuyen sensiblemente con la altitud. No se observó impacto de chivos en esta especie, pero la presencia de resina pegajosa y el fuerte olor de *Scalesia* no parecen ser un repelente eficaz ya que se vieron ejemplares de *Scalesia affinis* comidos en Floreana ; en el caso de Alcedo, no se puede proponer una explicación de los déficits de los efectivos en la primera clase.

**IMPORTANCIA DE LAS GERMINACIONES**

El cuadro 39 presenta, para las principales especies arbóreas de Alcedo, el número de germinaciones encontradas en los corredores levantados ; la segunda cifra indica el número total de ejemplares de la misma especie. En el gráfico 49, las densidades de las germinaciones (por 100 m<sup>2</sup>) están representadas por transecto, terreno y especie.

	Bursera		Pisonia		Psidium		Scalesia		Zanthoxylum		TOTAL	
	T. A.	Col.	T. A.	Col.	T. A.	Col.	T. A.	Col.	T. A.	Col.	T. A.	Col.
Alcedo 1	0/20	*	0/1	*	*	*	6/32	*	0/5	*	7/60	*
Alcedo 2	2/8	2/11	0/6	*	*	*	10/16	3/5	2/12	*	14/42	5/17
Alcedo 3	1/13	18/65	4/6	1/1	3/37	0/2	1/3	22/32	7/16	0/1	16/75	41/101
Alcedo 4	4/5	9/77	52/63	17/18	23/79	2/22	6/8	8/22	13/35	0/12	98/190	36/160
Alcedo 5	0/1	9/24	0/1	1/1	23/193	9/44	0/1	3/7	0/104	2/17	23/303	24/93

\* especie ausente del corredor

T. A. : Transectos en los terrenos antiguos

Col. : Transectos en la colada

En las columnas TOTAL se tomaron en cuenta todas las especies arbóreas

Cuadro 39 : Número de germinaciones versus número total de plantas en los corredores de levantamiento en Alcedo.

La proporción de germinaciones es muy variable y no se revelan indicios claros de variación en función de la altitud o del terreno ; se destacan particularmente el transecto 4 en el terreno antiguo y

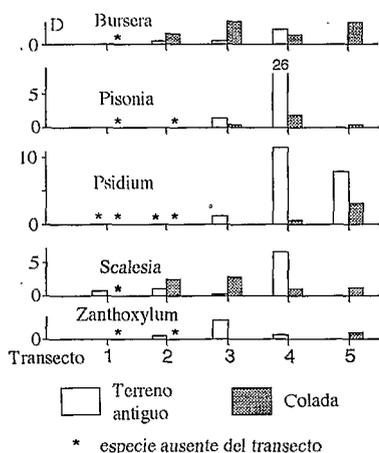


Gráfico 49: Alcedo; densidades de germinaciones  
D = número por 100 m<sup>2</sup>

el transecto 3 en la colada, con porcentajes de germinaciones de 52 y 41 % respectivamente.

Considerando los datos por especies se confirman las preferencias de algunas por cierto tipo de terreno: *Bursera* y *Scalesia* por la colada, *Pisonia* y *Psidium* por el terreno antiguo. En algunos casos, la baja densidad de germinaciones podría explicar el déficit de árboles pequeños; por ejemplo, en la colada, *Psidium* tiene una fuerte densidad de germinaciones en el transecto 5 que es el único sitio en donde esta especie presenta una distribución ajustable a la exponencial; un caso similar es el de *Pisonia* que tiene una distribución exponencial en el transecto 4 en donde se observó la mayor densidad de germinaciones. Sin embargo, en otros casos, no coinciden la densidad de germinaciones y la distribución en clases de circunferencia de los individuos adultos: *Scalesia* en la colada y *Psidium* en el terreno antiguo.

- Analizando por sitio la distribución de todos los árboles en clases de circunferencia, se encontraron toda clase de distribuciones; estas no se ajustan a una exponencial en Bahía Borrero, Floreana y San Cristóbal, sitios en donde los chivos existen desde hace algún tiempo ya; en Alcedo, en donde estos animales aparecieron después, las curvas pueden ajustarse.

- Si bien el tipo de terreno no parece tener mayor impacto en la distribución, el incremento de altitud puede inducir variaciones debidas directamente a cambios florísticos o a cambios efectivos en los tamaños de una misma especie.

- El análisis por especies reveló que el no ajuste a una curva exponencial se debe a efectivos reducidos, y a veces a ausencia de ejemplares, en los tamaños pequeños; también permitió distinguir las especies claramente pioneras, que encuentran mejores condiciones de desarrollo en la colada, de aquellas no pioneras que se han desarrollado más fácilmente en los terrenos antiguos.

## RELACIÓN CIRCUNFERENCIA/ALTURA DE LOS ÁRBOLES

Los factores que vinculan a estos dos parámetros son numerosos:

- factores mecánicos que, para que el árbol puede mantenerse, imponen límites a su altura;
- factores propios de la arquitectura de cada especie;
- factores ambientales.

Los factores mecánicos son principalmente las propiedades elásticas de los árboles; dependen en parte del grado de ramificación y de la forma de la copa (ubicación más o menos alta del centro de gravedad, resistencia al viento tanto por la superficie expuesta como por su forma). De manera aproximada, los árboles pueden separarse en dos grupos: por una parte, las gimnospermas (principalmente las coníferas) con copas usualmente cónicas con la punta hacia arriba y poco densas y, por otro lado, las angiospermas con copas de formas variadas, ubicadas al extremo del tronco y a veces densas; con una misma circunferencia del tronco, las gimnospermas pueden alcanzar alturas mayores a

las de las angiospermas. En el caso de Galápagos, sólo se encuentran angiospermas. Los otros dos factores de variación de la relación circunferencia / altura son analizados a continuación.

### FORMA GENERAL DE LA RELACIÓN<sup>3</sup>

En un gráfico en coordenadas normales (gráfico 50 A), los puntos se localizan formando más o menos una hipérbola ; tal distribución implica cambios en la relación circunferencia / altura a lo largo de la vida de un árbol y más específicamente variaciones relativas de las velocidades de crecimiento en circunferencia y en altura. En una primera fase, la altura aumenta rápidamente con la circunferencia para paulatinamente pasar a una fase en la cual dicho incremento es más lento ; en el caso de los *Bursera* del bosque del transecto Alcedo 1, este cambio entre las dos fases se ubicaría alrededor de los 20 cm de circunferencia.

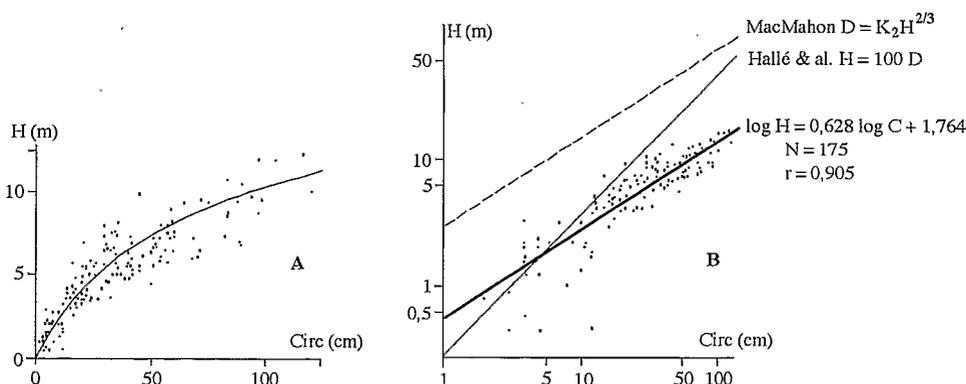


Gráfico 50 : Alcedo, transecto 1, terreno antiguo ; relación circunferencia (Circ) : altura (H) de los árboles de *Bursera*.

La transformación en coordenadas logarítmicas (gráfico 50 B) permite un ajuste lineal mediante el cálculo de la regresión, la misma que permite estimar el grado de relación entre los dos medidas ( $r$ ) así como los parámetros (pendiente- $a$  y abscisa en el origen- $b$ ) de la recta representativa. En el gráfico 50 B se presentan dos rectas adicionales que no tienden a representar la relación. La línea de « doblamiento elástico » establecida por MacMahon (in Hallé et al., 1978) indica, en función del diámetro, la altura máxima que podría alcanzar un árbol antes de doblarse espontáneamente ; los puntos representativos así como la rectas calculadas quedan muy por debajo de esta línea, es decir que, para cada circunferencia, las alturas de estos árboles no se acercan a valores que podrían hacer peligrar su estabilidad. Por otro lado, la línea  $H = 100 \times D$  utilizada por Hallé et al. para representar la relación diámetro / altura sería representativa de los árboles de hasta 10 cm de circunferencia, pero se aleja rápidamente de los puntos representativos tratándose de circunferencias mayores ; según estos autores, los árboles de tamaños pequeños mostrarían todavía su modelo morfológico original, mientras que individuos más grandes incluyen ya en su morfología múltiples reiteraciones de ese modelo.

Sin embargo, en el gráfico en coordenadas logarítmicas (gráfico 50 B), se aprecia igualmente que la recta calculada no es fielmente representativa de la relación ya que la nube de puntos no es simétri-

<sup>3</sup> El anexo B recopila los parámetros de todas las relaciones circunferencia/altura.

ca con respecto a la recta ; en particular, los puntos que corresponden a los árboles de menos de 10 cm de circunferencia muestran una gran dispersión (además exagerada por la transformación logarítmica), la misma que puede inducir una desviación significativa con respecto a la recta calculada. Una manera de apreciar al ajuste a la recta es representar gráficamente la distribución de los residuos de la variable Y (el logaritmo de la altura en este caso) versus la variable X (es decir el logaritmo de la circunferencia). Cuando la recta de regresión es efectivamente representativa de la relación, los puntos deben colocarse de manera simétrica de ambos lados de la línea mediana y no presentar patrones particulares de dispersión.

En el gráfico 51, se ilustran, en el caso de la totalidad de los árboles del transecto 4 en la colada de Alcedo, las variaciones de la recta de regresión (gráficos 51 A, C y E) y de los residuos (gráficos 51 B, D y F)

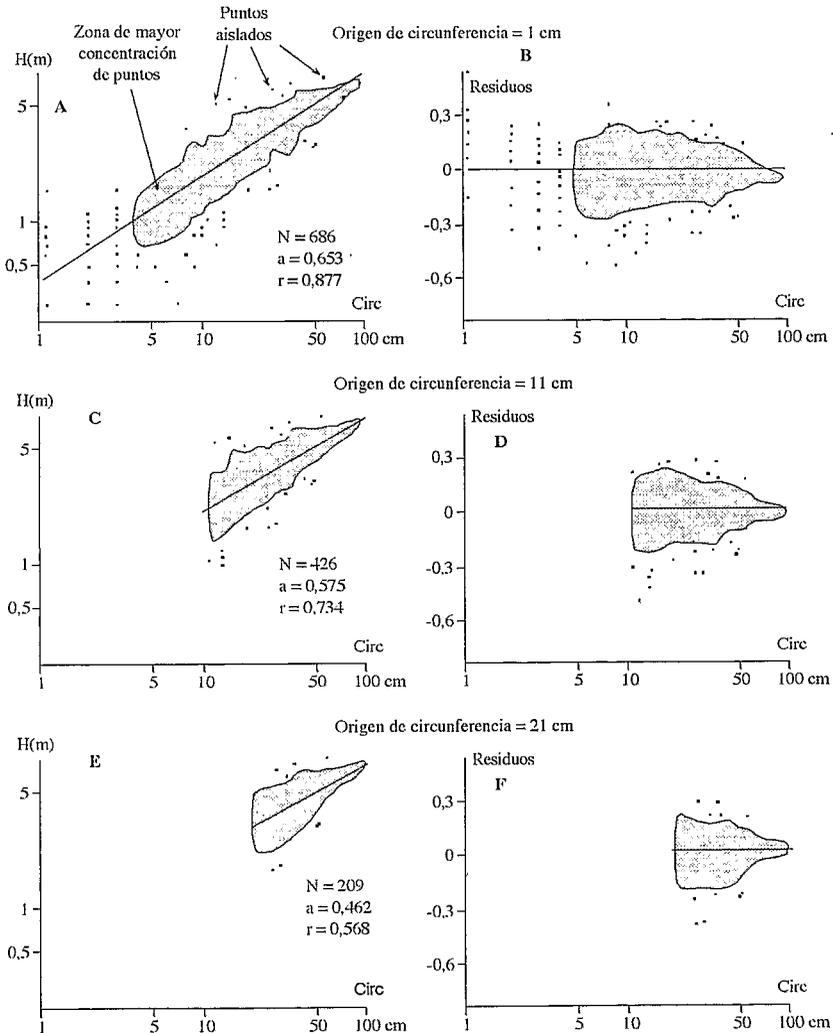


Gráfico 51 : Alcedo, transecto 4, colada ; cambios en la recta de regresión y la dispersión de los residuos con diferentes orígenes de circunferencia  
Totalidad de los árboles

## Vegetación en coladas de lava

51 B, D y F) de acuerdo a la circunferencia mínima tomada en cuenta. Cuando el valor inferior de circunferencia aumenta, la pendiente de la recta y la validez de la relación disminuyen (gráficos y anotaciones de la columna de la izquierda). Con una circunferencia mínima de 1 cm (gráfico 51 B), los puntos representativos de los residuos se distribuyen en forma simétrica de ambos lados de la recta de regresión, pero forman un ancho triángulo del cual la recta de regresión representa una mediana; eso demuestra que los valores bajos de circunferencia inducen una desviación con respecto a la línea de regresión calculada. A medida que se aumenta el valor mínimo de circunferencia tomado en cuenta, la dispersión de los puntos se reduce y el triángulo se vuelve menos ancho (gráfico 51 F por ejemplo), con lo cual el ajuste a la recta de regresión es mejor.

Se puede afirmar por lo tanto que la transformación logarítmica permite calcular un ajuste lineal entre las dos variables y que la validez de ese ajuste mejora cuando aumenta el valor del límite inferior tomado en cuenta.

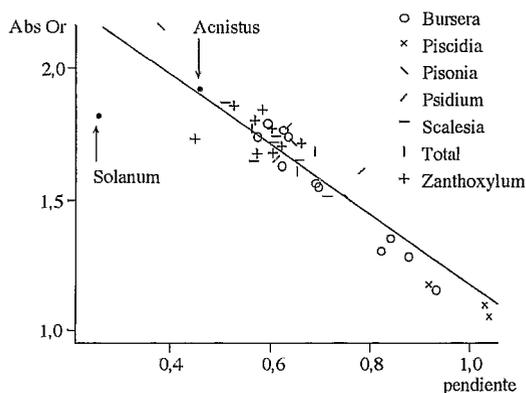


Gráfico 52 : Relación pendiente / abscisa en el origen  
Circunferencia de origen = 1 cm

Los dos parámetros de la recta de regresión,  $a$  y  $b$ , están estrechamente vinculados entre sí y la relación es negativa (gráfico 52). Para incluir en este análisis todas las especies, el límite inferior de circunferencia se estableció en 1 cm. Los puntos ubicados más a la izquierda del gráfico y con pendientes inferiores a 0,55 corresponden a *Acnistus*, *Solanum*, una población de *Pisonia*, otra de *Scalesia* y dos de *Zanthoxylum*. Estas plantas tendrían, en sus primeros años, un rápido crecimiento en altura y un lento crecimiento en circunferencia para conformar árboles jóvenes de forma delgada y alta; posteriormente, el crecimiento en altura sería superado por el crecimiento en circunferencia. Tales caracte-

terísticas corresponden a plantas de sombra que se desarrollaron aprovechando la protección de árboles de mayor tamaño. La presencia de un grupo de *Scalesia*, planta pionera, no debe sorprender, ya que se trata de la reducida población (6 ejemplares) encontrada en el transecto Alcedo 3 en los terrenos antiguos; en este sitio, *Scalesia* sólo se mantiene en pequeños barrancos rocosos aunque se encuentra bajo la sombra de *Psidium* y *Bursera*.

Al otro extremo de la recta y con pendientes superiores a 0,8, se encuentran las tres poblaciones de *Piscidia* y cuatro de *Bursera* (2 de Floreana y 2 de San Cristóbal). Todos estos puntos corresponden a árboles que crecen en sitios rocosos y de baja altitud. El patrón de crecimiento es totalmente opuesto al anterior y podría caracterizarse por una fase juvenil de importante crecimiento en circunferencia con un reducido crecimiento en altura; en una segunda fase, este último se hace intenso lo que refleja el valor elevado de las pendientes de la recta. El estancamiento del crecimiento en altura puede tener por lo menos dos razones: la primera sería la necesidad, en el caso de árboles que crecen en sitios abiertos y poco favorables, de desarrollar un sistema radicular importante para poder asegurar, más tarde, el desarrollo de sus partes aéreas (caso probable de *Piscidia*); otra explicación sería la acción de los chivos que al alimentarse de las ramas jóvenes, frenan el crecimiento en altura (caso probable de *Bursera*). Entre estos dos límites, se encuentran la mayoría de los puntos y sólo un método de clasificación más avanzado permitiría distinguir los factores de distribución.

CLASIFICACIÓN DE TODAS LAS PENDIENTES

El rango observado de las pendientes de las rectas de regresión es amplio, yendo de 0,257 a 1,042. Se intentó establecer una relación entre esas pendientes y factores tales como la altitud del sitio, el tipo de substrato o la especie. El análisis se efectuó mediante la clasificación jerárquica ascendente (« cluster analysis ») ; habiéndose constatado anteriormente que la circunferencia mínima tomada en cuenta tiene importantes repercusiones en la regresión, el análisis se aplicó a dos grupos de datos con diferentes circunferencias mínimas. El primer tratamiento se hizo sólo con los árboles de más de 20 cm de circunferencia (gráfico 53) ; las indicaciones de terreno, altitud y especie que constan en tres columnas al lado izquierdo del « árbol » permiten estudiar las distribución de los casos. Para sintetizar los datos presentados, se tomaron en cuenta los grupos definidos por la línea verti-

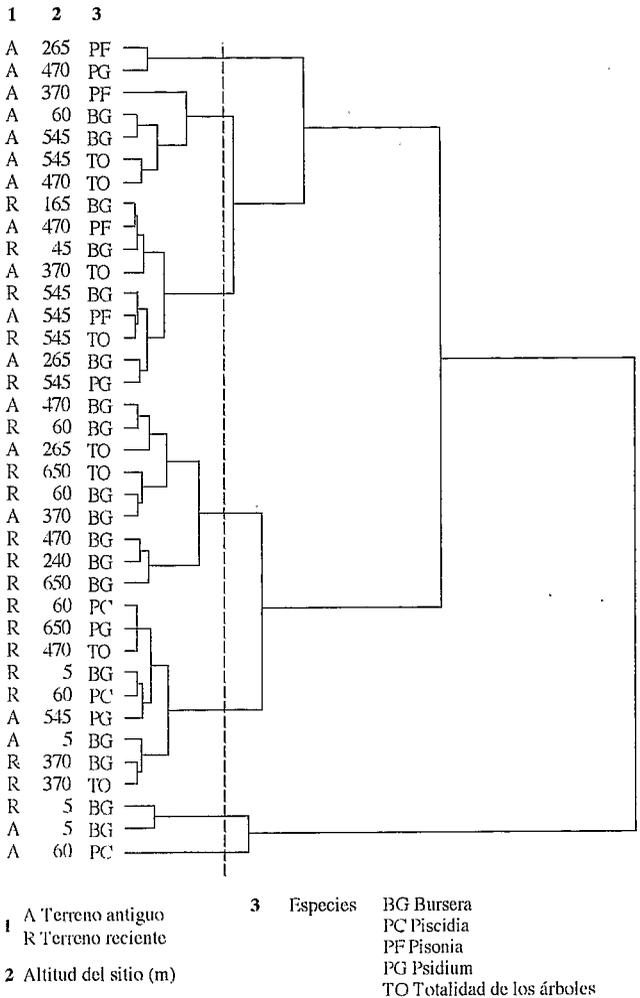


Gráfico 53 : Clasificación de pendientes  
 Circunferencia de origen = 21 cm

## Vegetación en coladas de lava

cal interrumpida ; los siete grupos así determinados son más o menos homogéneos y tienen valores de pendientes significativamente diferentes de un grupo al siguiente. En el cuadro 40 se resumen, en cada grupo, las ocurrencias por terreno, altitud y especie.

Pendiente		Edad del terreno		Rango de altitud m				Especies				
valor inferior	valor superior	A	R	<100	100-300	300-500	> 500	PF	PG	BG	TO	PC
0,288	0,303	2		1	1			1	1			
0,366	0,424	5		1		2	2	1		2	2	
0,443	0,468	4	5	1	2	2	4	2	1	4	2	
0,489	0,556	3	6	2	2	3	2			7	2	
0,588	0,624	2	7	4		3	2		2	3	2	2
0,710	0,734	1	1	2						2		
0,836		1		1							1	

Cuadro40 : Árboles de más de 20 cm de circunferencia. Ocurencias por terreno, altitud y especie según los grupos de pendiente. Las siglas empleadas son las mismas del gráfico 53.

La edad del terreno no parece tener una influencia determinante en la clasificación de las pendientes ; lo más notable es que, en los terrenos antiguos, el rango total es mayor que en los terrenos recientes, en los cuales, las pendientes están muy concentradas alrededor del valor mediano. Tampoco la altitud tiene un efecto claro en esta clasificación ; al parecer, únicamente los valores más elevados corresponderían a altitudes menores pero la ligera tendencia a valores bajos a altitudes mayores no puede ser confirmada. Por el contrario, las especies muestran claras preferencias por ciertos sectores de la clasificación : *Pisonia* tiende a agruparse hacia los valores bajos, *Bursera* cubre el centro de la distribución y *Piscidia* se localiza exclusivamente en los valores elevados.

Un segundo análisis se realizó bajando el valor límite de circunferencia a 1 cm a fin de incluir las especies con tamaños pequeños (gráfico 54). Una línea similar a la del gráfico 53 permite distinguir 9 grupos cuyos valores límite difieren significativamente salvo en un solo caso marcado con un asterisco. Las mismas indicaciones del cuadro 40 se repiten en el cuadro 41.

Pendiente		Edad del terreno		Rango de altitud m				Especies								
valor inf.	valor sup.	A	R	<100	100-300	300-500	>500	SO	PF	AC	ZA	SM	TO	BG	PG	PC
0,257			1				1	1								
0,380		1			1				1							
0,447	0,519	2	2		3	1			1	2	1					
0,563	0,613*	5	8		7	6					4	3	2	2	2	
0,620*	0,662	8	6	1	2	7	4		1		1	1	5	4	2	
0,688	0,717	2	3			2	3		1				1	2		
0,755	0,846	3	1	2		1			1					2	1	
0,880	0,935	1	2	2	1									2		1
1,035	1,042		2	2												2

Cuadro 41 : Árboles a partir de 1 cm de circunferencia. Ocurencias por terreno, altitud y especie según los grupos de pendiente. Las siglas empleadas son las mismas del gráfico 54.

En este caso, los terrenos recientes parecen mostrar un rango más amplio de pendientes, al contrario de lo anotado anteriormente. Sin embargo, aquí se refuerza la tendencia esbozada de diagonalización de los datos de altitud, ya los valores bajos tienden a ser más frecuentes a altitudes mayores

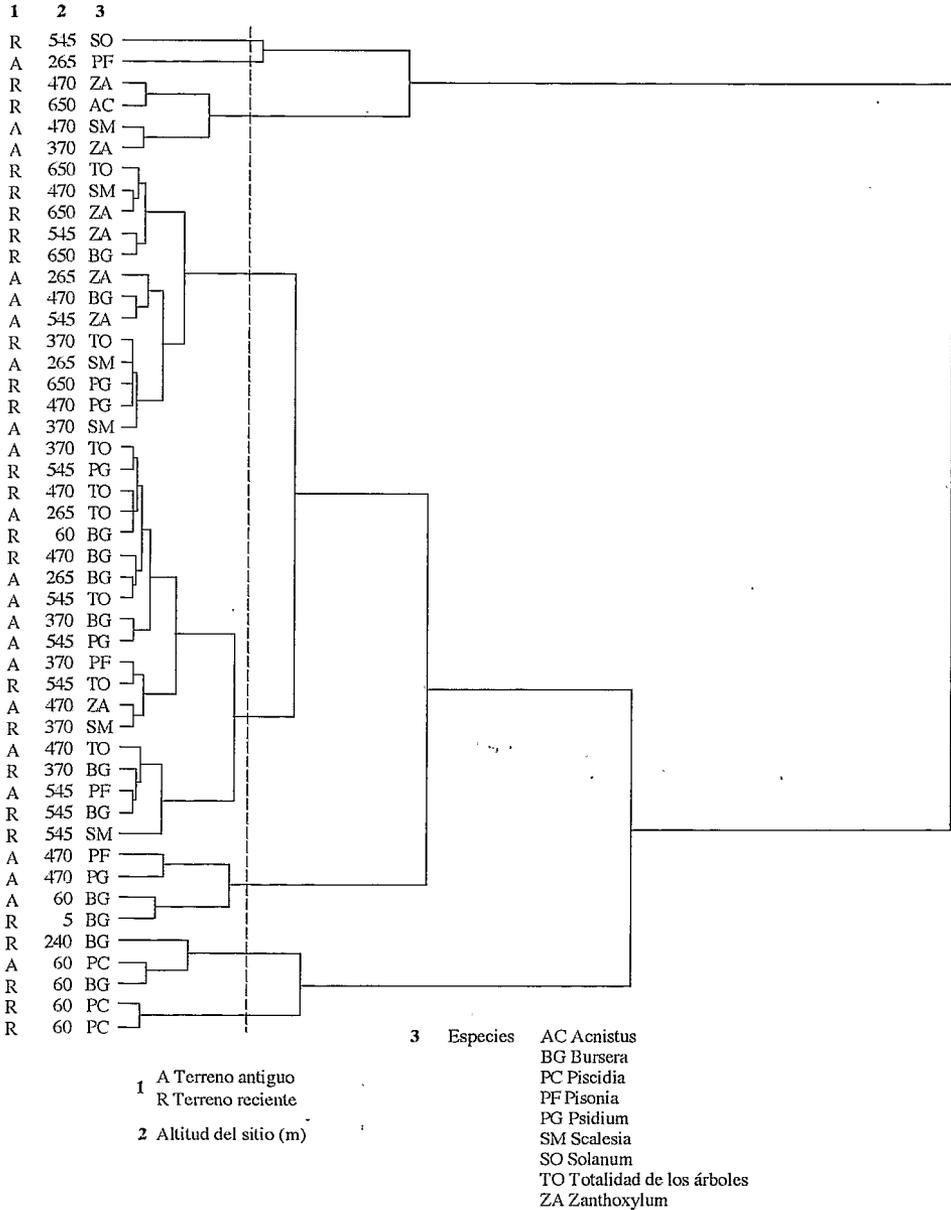


Gráfico 54 : Clasificación de pendientes

Circunferencia de origen = 1 cm

mientras que los valores elevados se mantienen en las altitudes bajas. Finalmente, las especies muestran una distribución en grupos de pendientes aun más clara. Se observan pequeñas variaciones con respecto al cuadro anterior, sobre todo en el caso de *Pisonia* y *Psidium* ; las especies recientemente introducidas se localizan en un rango de pendiente entre bajo y medio.

CLASIFICACIÓN DE PENDIENTES POR ESPECIE (gráficos 55 a 60 ; los codigos empleados son los mismos que en los gráficos 53 y 54))

Como la pendiente de la recta de regresión parece estar estrechamente relacionada con las especies, era interesante analizar estas últimas separadamente a fin de tratar de encontrar otros factores de variación de dicha pendiente. Para cada especie se escogió el límite inferior de circunferencia de manera que se pudieran incluir el mayor número posible de sitios ; siempre que se pudo, se escogió el límite más elevado para eliminar la dispersión debida a los valores bajos.

**BURSERIA** (gráfico 55)

Aunque el rango de los valores de pendientes es muy amplio (desde 0,40 hasta 0,73) y la clasificación destaca por lo menos 4 grupos diferentes, no se observa relación alguna entre el valor de la pendiente y la edad del terreno o la altitud del sitio. La forma de crecimiento de *Bursera* es entonces muy variable de un sitio a otro sin poderse establecer de manera concluyente los factores que la determinan.

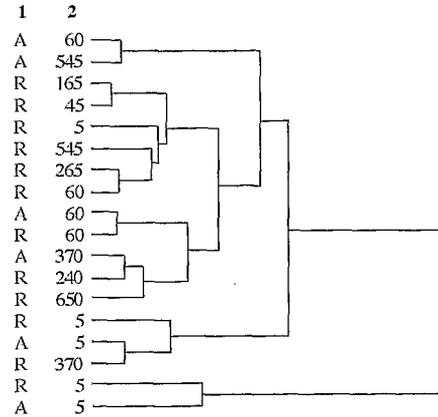


Gráfico 55 : *Bursera*, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 21 cm

**PSIDIUM** (gráfico 56)

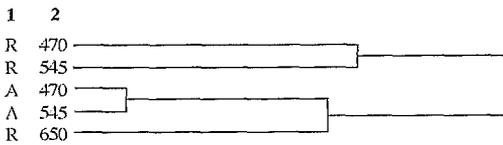


Gráfico 56 : *Psidium*, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 11 cm

El rango de los valores es similar al observado en el caso de *Bursera* (desde 0,45 a 0,73) y los dos factores influyen en gran medida en la pendiente de la recta de regresión a una misma altitud ; los árboles del terreno reciente tienen siempre pendientes más bajas que los de los terrenos antiguos, y se observa igualmente que, para un mismo tipo de terreno, los valores más bajos corresponden a las

altitudes menores. *Psidium* es entonces más achatado en la colada que en el vecino terreno antiguo pero va perdiendo rápidamente esa conformación con la altitud.

**ZANTHOXYLUM** (gráfico 57)

Esta especie muestra un comportamiento similar al de *Psidium* pero con dos diferencias menores : la presencia de los valores bajos en los terrenos recientes es al parecer más marcada, pero la influencia de la altitud en la distribución de los valores de las pendientes no es muy clara. *Zanthoxylum*, como *Psidium*, tiene formas más achatadas en la colada que en el terreno antiguo vecino.

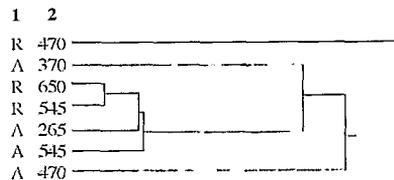


Gráfico 57 : *Zanthoxylum*, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 1 cm

## SCALESIA (gráfico 58)

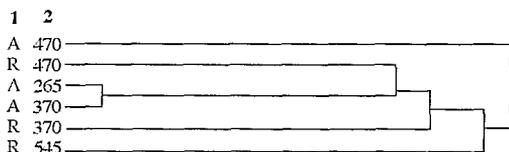


Gráfico 58 : *Scaleia*, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 1 cm

El rango de variación es más reducido (de 0,51 a 0,72) y los grupos se conforman en función más de la altitud que de la edad del terreno. Aunque los valores de los dos terrenos a una misma altitud son comparables, no se encuentra clasificación alguna de los mismos de acuerdo a la altitud, ya que los valores de dos sitios seguidos ocupan los dos extremos de la clasificación.

## PISONIA (gráfico 59)

Esta especie encontrada casi únicamente en los terrenos antiguos muestra un reducido rango en los valores de las pendientes de la recta de regresión (de 0,29 a 0,46) y sobre todo un perfecto ordenamiento de los valores con respecto a la altitud. *Pisonia* tiene formas achatadas a altitudes bajas pero es más esbelto a altitudes mayores.

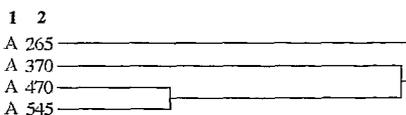


Gráfico 59 : *Pisonia*, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 21 cm

## TOTALIDAD DEL BOSQUE (gráfico 60)

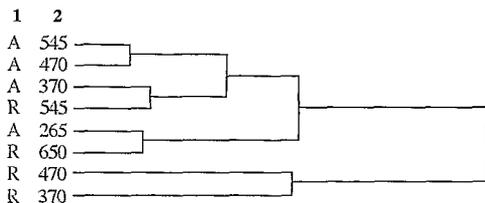


Gráfico 60 : Totalidad de los árboles, clasificación de pendientes  
Circunferencia de origen = 21 cm

Se trata de la totalidad de los árboles de los transectos de Alcedo. Como esta categoría integra todas las especies, el rango de variación es reducido y va de 0,42 a 0,62. Se observa claramente la concentración de los valores bajos hacia los terrenos antiguos y parece también existir, en cada tipo de terreno, una tendencia a registrar valores superiores a altitudes menores.

Los resultados de los análisis por especies son bastante contradictorios. *Bursaria* y *Scaleia* no muestran ninguna influencia aparente de la edad del terreno o de la altitud. Las otras especies tienen claras tendencias a presentar los valores más reducidos en los terrenos antiguos y a altitudes bajas. Sin embargo, la totalidad de los árboles de un sitio arroja resultados totalmente inversos, con los valores más altos en terrenos recientes y a altitudes bajas.

- Las mediciones de circunferencia y de altura de los árboles pueden ajustarse a una recta cuando se aplica previamente una transformación logarítmica ; el ajuste es mejor cuando el límite inferior de circunferencia es más alto.

- Los parámetros de la recta de regresión varían sobre todo según la especie.

- Las características del sitio, tipo de terreno y altitud, tienen efectos diversos según se consideren las especies por separado o el conjunto de árboles de un sitio.

### CONCLUSIONES RESUMIDAS

- La densidad general aumenta con la altitud pero entre terrenos antiguos y recientes se observan comportamientos diferentes según el tipo morfológico ; las herbáceas tienen densidades elevadas en los terrenos jóvenes mientras que las plantas leñosas prefieren los terrenos antiguos.

- Las alturas de las plantas leñosas aumentan con la altitud. El impacto de la edad del terreno es diferente entre los arbustos y los árboles : los primeros son más grandes en terrenos recientes mientras que el tamaño de los segundos es mayor en los terrenos antiguos.

- Las especies leñosas parecen conformar 2 estratos en los terrenos recientes y 3 en los terrenos antiguos.

- Las distribuciones de los árboles en clases de circunferencia evidencian el impacto de los chivos en la regeneración, sobre todo en las islas en donde estos animales han sido introducidos hace mucho tiempo.

- Las distribuciones observadas revelaron dos comportamientos diferentes de los árboles de acuerdo a sus capacidades colonizadoras.

- Las relaciones entre circunferencia y altura de los árboles varían de un sitio a otro y sobre todo de acuerdo a las especies.

## VARIACIONES ESPACIALES

En las coladas de lava, la cobertura vegetal cambia no solamente por la edad del substrato o las condiciones climáticas, sino que se observan variaciones en un mismo transecto y en el mismo tipo de lava. La distancia al filo de la colada y la topografía influyen en la distribución de las plantas y el frente pionero tiene características propias. Para ilustrar las variaciones espaciales, se utilizaron algunos transectos de vegetación todos representados en el anexo C con un corto comentario sobre cada uno.

### VARIACIONES EN FUNCIÓN DEL SUBSTRATO

Aunque el impacto de la edad de la lava ya ha sido analizado en capítulos anteriores, se presentan aquí algunos ejemplos gráficos de tal influencia. Gran parte del material presentado proviene de levantamientos en San Cristóbal, siendo los más notables Cristóbal 5 y Cristóbal 7 (gráficos 61 y 62).

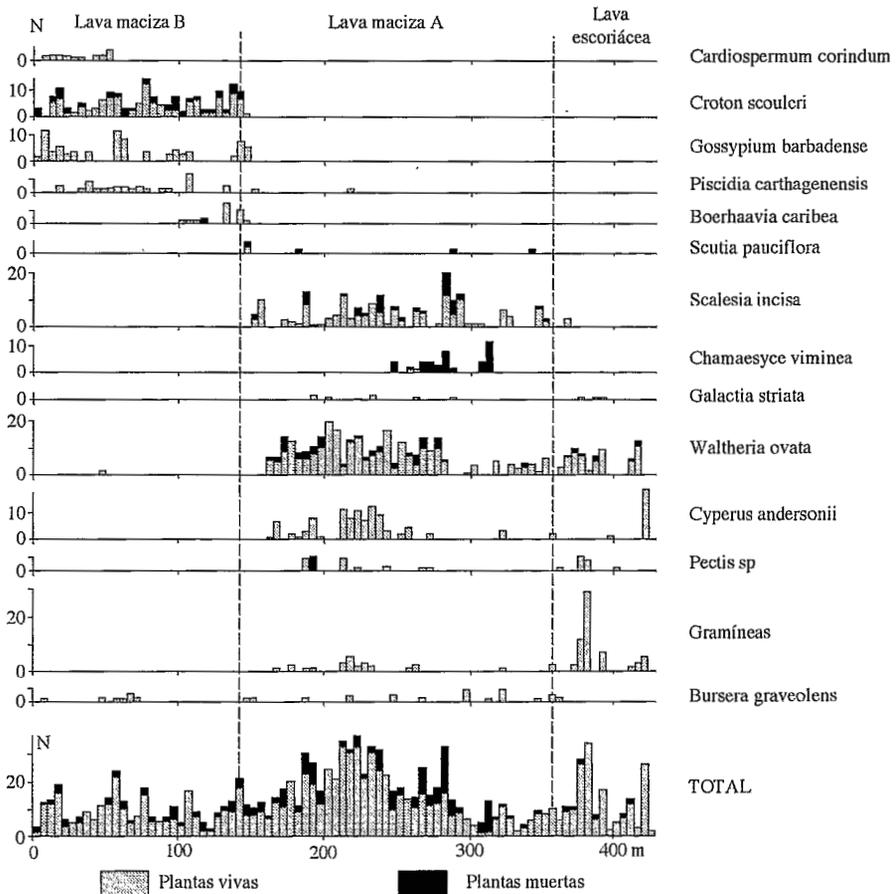


Gráfico 61 : San Cristóbal, transecto 5 ; distribución de las principales especies  
N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

## Vegetación en coladas de lava

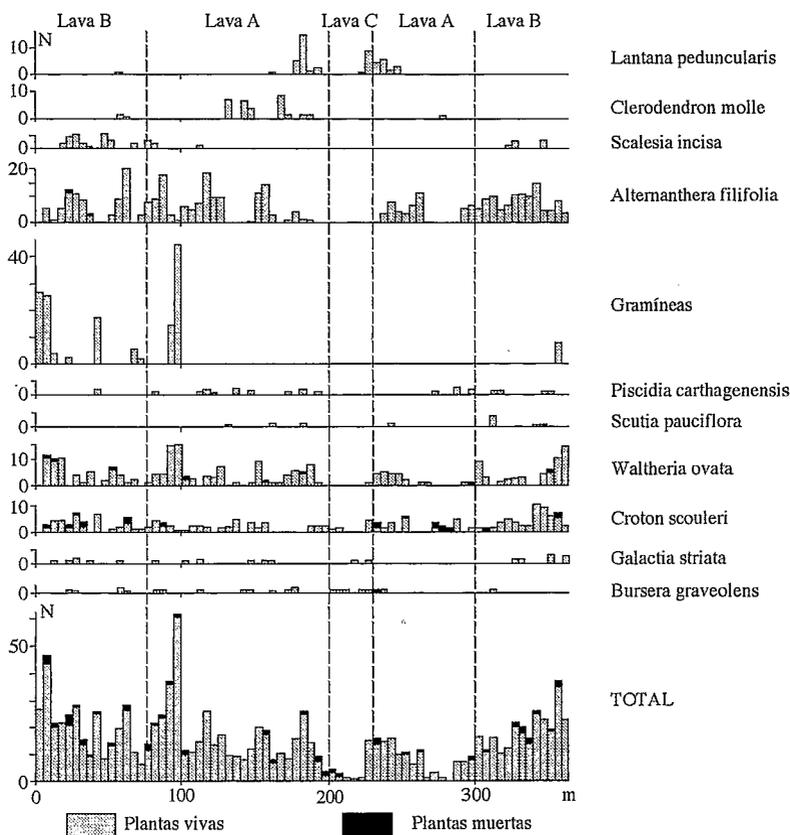


Gráfico 62 : San Cristóbal, transecto 7 ; distribución de las principales especies  
N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

El transecto Cris 7 atraviesa lavas de tres edades diferentes ; entre lavas B, se encuentra una ligera depresión con lava A, cortada en su centro por un pequeño flujo de lava C escoriácea. El transecto Cris 5 recorta una lengua de lava antigua encerrada entre lavas recientes, de un lado (entre 0 y 140 m de distancia), una lava maciza con acumulaciones de arcillas en las grietas y, del otro (de los 360 m en adelante), una lava reciente escoriácea. En Floreana, el transecto 3 (gráfico 63) tiene también variaciones en su substrato : a partir de los 200 m de distancia, los depósitos de materiales finos entre los bloques de lava cambian la fisonomía y la florística de la cobertura vegetal.

#### VARIACIÓN DE LA DENSIDAD

En el siguiente cuadro se presentan las densidades (calculadas para una faja promedio de 5 x 2 m) en los transectos de San Cristóbal. Para los levantamientos realizados en esta isla, el punto 0 de origen del transecto es ubicado al inicio de la cobertura vegetal, lo que significa que a la izquierda del transecto representado no hay vegetación. En Floreana, el punto 0 se localiza al filo de la colada, en el punto de contacto entre el terreno antiguo y la colada.

	Cristóbal 5	Cristóbal 7
Lava A	17,2	7,5 o 16,9
Lava A escoriáca	12,6	
Lava B	9,9	18,4 o 20,4
Lava C		3,8

Cuadro 42 : Densidad promedio de plantas por tipo de lava en 2 transectos de San Cristóbal (número de plantas por fajas de 5 x 2 metros).

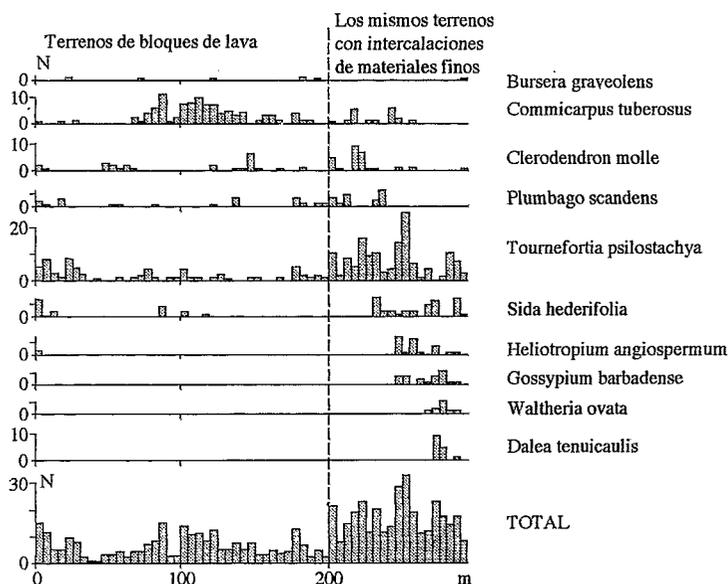


Gráfico 63 : Floreana, transecto 3 ; distribución de las principales especies (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

En el transecto Floreana 3, la diferencia de densidad inducida por la presencia de materiales finos entre los bloques de lava se refleja en los valores promedio calculados para las dos partes del transecto : de 0 a 200 m, con ausencia o poca presencia de este tipo de material, la densidad es de 6,1 plantas por faja de 5 x 2 m y, a partir de los 200 m, cuando este material predomina, la densidad pasa a 16,9 plantas ; la abundancia de materiales finos induce un aumento sensible de la densidad promedio.

#### DISTRIBUCIÓN DE ALGUNAS ESPECIES

Los mismos gráficos muestran claramente las preferencias de algunas especies por cierto tipo de lava o de terreno (ver también el cuadro 11). En Cristóbal 5, es notable la preferencia de *Cardiospermum*, *Croton*, *Gossypium* y *Piscidia* por la lava B ; dos especies, *Croton* y *Gossypium*, prosperan en ella gracias a la abundancia de arcilla entre los bloques de lava. También se destaca la ausencia, en este tipo de lava, de *Cyperus*, *Scalesia*, *Waltheria* y de las gramíneas. Este último grupo tiene sus mayores densidades en la lava escoriáca. Dos especies pioneras muestran preferencias diversas : *Scalesia* es abundante en la lava A mientras que *Bursera* parece limitada a las lavas macizas.

## Vegetación en coladas de lava

En el transecto Cristóbal 7, se puede observar que muchas especies no colonizan la lava C y que pocas especies se restringen a un sólo tipo de lava (*Lantana* y *Clerodendron* en la lava A, *Scaevola* en la lava B); la mayoría de las especies representadas se localizan en las lavas A y B y únicamente *Croton*, *Galactia* y *Bursera* parecen ser indiferentes al tipo de lava.

Los materiales finos del suelo de Floreana 3 permiten la aparición de especies no encontradas antes en la colada como *Dalea*, *Gossypium* y *Heliotropium*; en la última parte del transecto, especies tales como *Sida* y *Tournefortia* tienen abundancias más elevadas que en el resto del transecto.

### VARIACIONES DE ALTURA

Pocas especies se prestaron a la búsqueda de diferencias de altura según el tipo de terreno. En Cristóbal 5, sólo *Waltheria* tiene efectivos suficientes en dos lavas como para poder comparar su distribución en clases de altura y, en Cristóbal 7, se le suma *Croton* (gráfico 64). Las distribuciones representadas gráficamente muestran pocas diferencias: ninguna en el caso de *Waltheria* en el transecto 7, ligeros excedentes en la clases de mayor tamaño de esa misma especie en el transecto 5 (en la lava maciza) y de *Croton* en el transecto 7 (en la lava A).

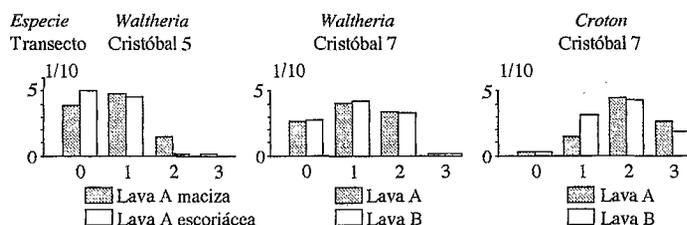


Gráfico 64: San Cristóbal; repartición de los arbustos en clases de altura en diferentes tipos de lava

Atribuyendo a cada clase de altura la media entre sus límites (0,25 m a la clase 0, 0,75 m a la clase 1 y 1,5 m a la clase 2) y el valor arbitrario de 2,5 m a la clase 3, es posible calcular la altura promedio de estas especies. En el transecto Cristóbal 5, *Waltheria* tiene una altura de 0,67 m en la lava maciza y de

0,47 m en la lava escoriácea, más reciente. En el transecto 7, no existe diferencia notable en las alturas de *Waltheria*, (0,90 m en la lava A y 0,88 m en la lava B), pero *Croton* muestra un valor ligeramente superior en la lava A (1,53 m) que en la lava B (1,39 m). En los casos que pudieron ser analizados, se observa una altura ligeramente mayor en los terrenos más antiguos.

### VARIACIONES EN FUNCION DE LA DISTANCIA AL FILO DE LA COLADA

Para analizar variaciones en función de la distancia, se descartaron los transectos que atraviesan lavas de varias edades (San Cristóbal) así como los de Bahía Borrero que no eran lineales.

No se toman en cuenta las variaciones en los primeros metros de la colada, las mismas que son analizadas más adelante en el punto « frente pionero ». Se señalan únicamente variaciones a mayor escala de distancia.

### VARIACION DE LA DENSIDAD

Los transectos Alcedo 1, 2, 3 y 4 van desde el filo de la colada hasta zonas sin vegetación y se observa claramente la disminución de la densidad de esta última con la distancia; el transecto Alcedo 5 no llegó hasta la zona en que baja esa densidad. En los otros sitios investigados, se constata un fenómeno similar, a veces oculto por cambios de tipo de lava (San Cristóbal) o por la presencia de

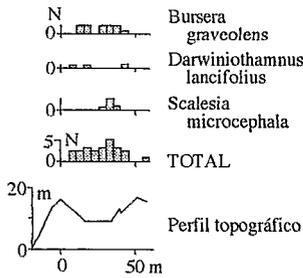


Gráfico 65: Alcedo, transecto 2, colada; distribución de las principales especies y relieve (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

gnificativa de la densidad de las plantas. En Alcedo 3 y 4, se observa una primera parte del transecto con densidades bajas, seguida de una zona de densidades altas (después de los 50 m en Alcedo 2 y de los 100 m en Alcedo 3) que van disminuyendo paulatinamente hasta el final de la parte de la colada con cobertura vegetal.

frentes pioneros dentro del transecto (Floreana 1 y 2). Los gráficos 65, 66, 67 y 68 muestran, para los transectos Alcedo 2, 3, 4 y 5, la distribución de las principales especies así como del total de plantas encontradas; los conteos están agrupados en fajas de 5 x 2 m. En Alcedo 2, la zona con vegetación es demasiado estrecha como para poder realizar cualquier observación y a lo largo de Alcedo 5 no existe, al parecer, ninguna baja si-

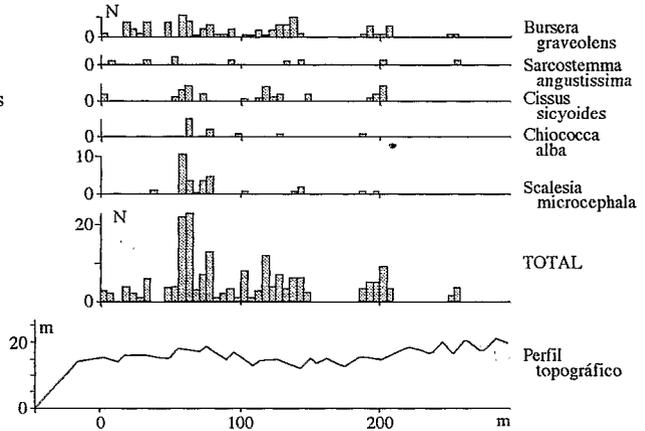


Gráfico 66: Alcedo, colada, transecto 3; distribución de las principales especies y relieve (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

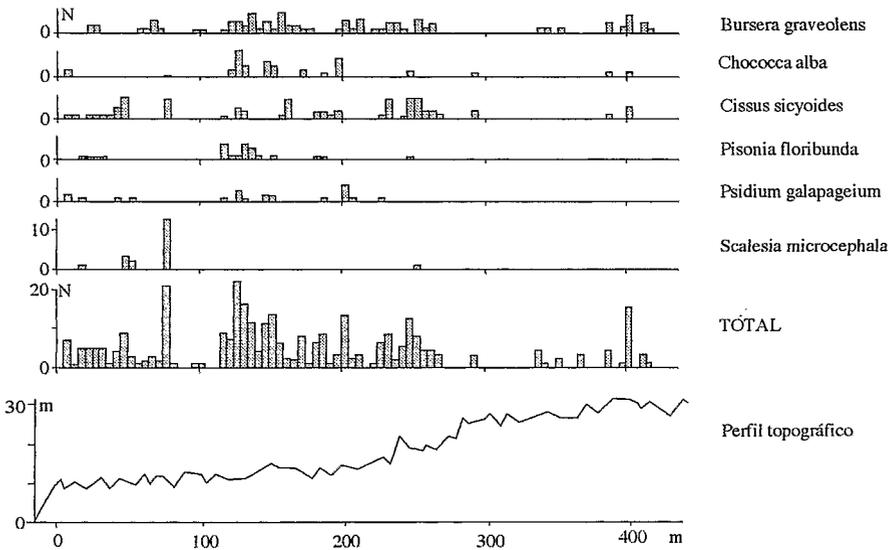
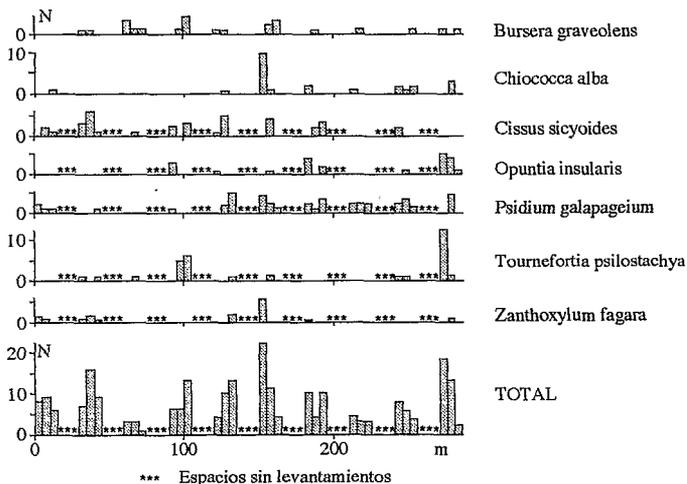


Gráfico 67: Alcedo, colada, transecto 4; distribución de las principales especies y relieve (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

Vegetación en coladas de lava



\*\*\* Espacios sin levantamientos  
 Gráfico 68: Alcedo, colada, transecto 5 - distribución de las principales especies  
 (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

Los transectos de Floreana son más heterogéneos : Floreana 1 y 2 recortan a varios frentes pioneros internos (ver gráficos 69 y 78) ; Floreana 3 tiene acumulaciones de materiales finos entre los blo-

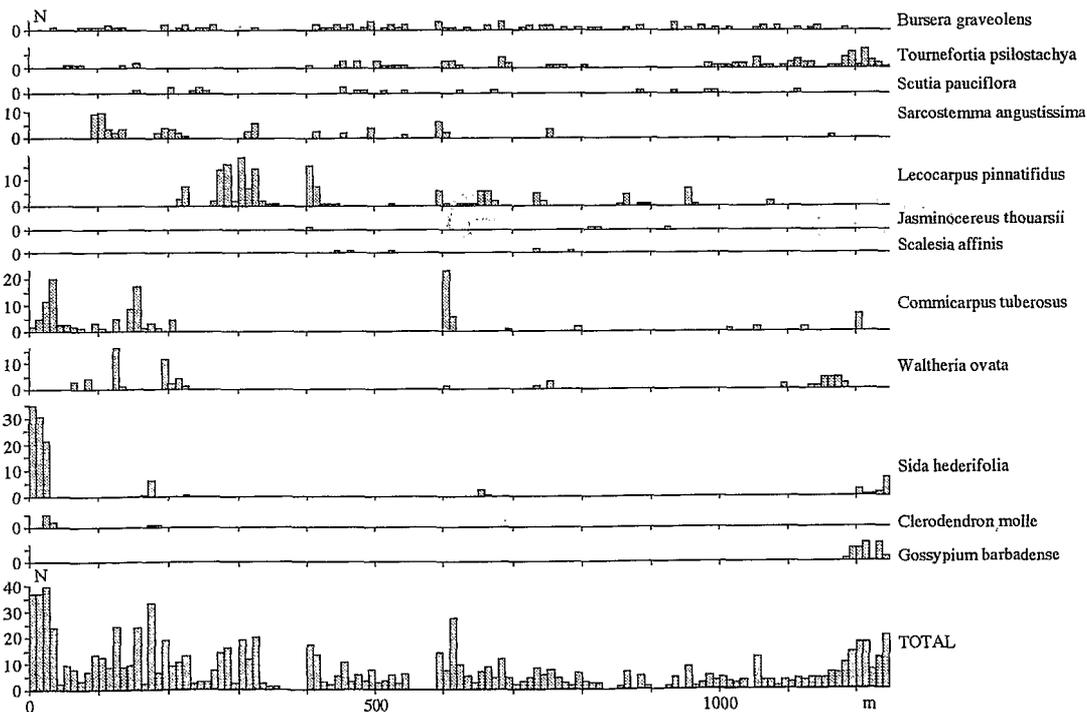


Gráfico 69: Floreana, transecto 1 - distribución de las principales especies  
 (N = número de plantas en fajas de 10 x 2 m)

ques de rocas a partir de los 200 m de distancia (ver también el gráfico 63). Los gráficos 69 y 70 representan los transectos Floreana 1 y 4; hay que advertir que Floreana 1 atraviesa toda la colada hasta terrenos coluviales en el filo norte y que los números de plantas representados en el gráfico fueron calculados por fajas de 10 x 2 m. En Floreana 1 (gráfico 69), las dos extremidades del transecto tienen densidades elevadas debidas a la presencia de abundantes representantes de especies propias de los terrenos antiguos colindantes. Otra zona de fuerte densidad corresponde a una mancha de *Leco-carpus*, remanente de un frente pionero dentro de la misma colada. En Floreana 4 (gráfico 70), las densidades mayores se presentan muy al interior de la colada, a distancias de 110 y 210 m. En ambos casos, la disminución con la distancia es paulatina aunque es ocultada por variaciones bruscas.

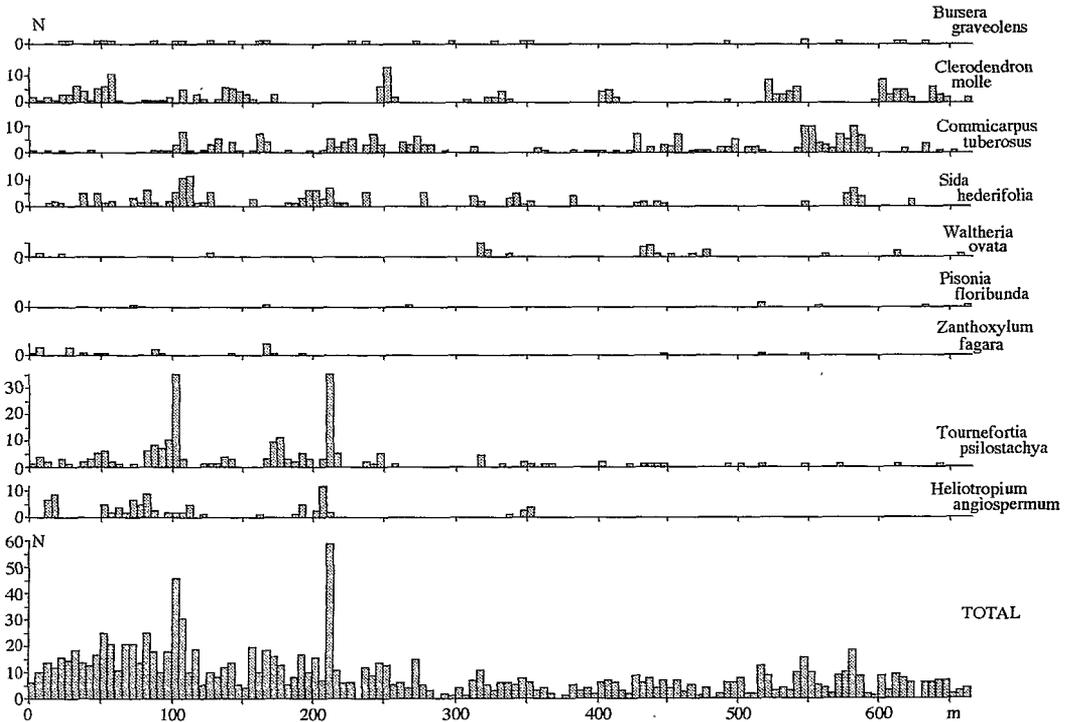


Gráfico 70: Floreana, transecto 4 - distribución de las principales especies  
(N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m)

Para poder apreciar más fácilmente las tendencias generales de las variaciones, se calcularon densidades en fajas de 20 x 2 m (gráfico 71). La zona de densidad máxima sólo se encuentra excepcionalmente al filo de la colada (Floreana 1). La distancia entre este último y dicha zona parece aumentar con la altitud (y la humedad). La disminución de densidad con la distancia no es regular; más adelante se exponen algunas causas de tal fenómeno. Los datos del cuadro 43 permiten igualmente apreciar la disminución del número de plantas de especies arbóreas.

## Vegetación en coladas de lava

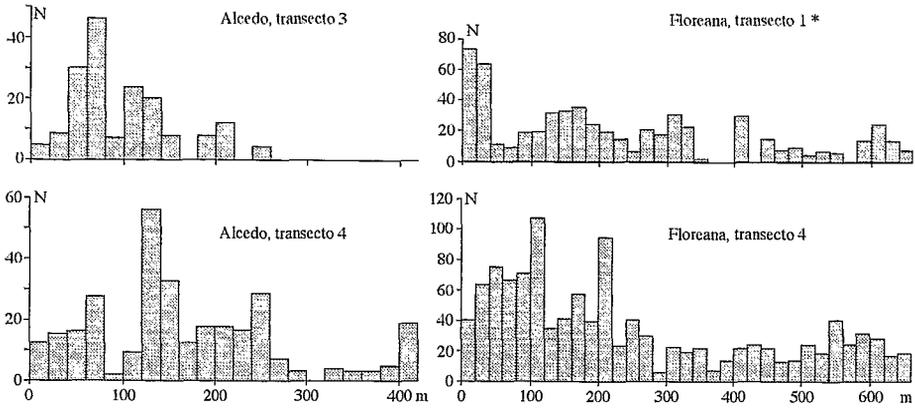


Gráfico 71 : Variación de la densidad total a lo largo de 4 transectos

N= número de plantas en fajas de 10 x 2 m \* sólo consta la primera mitad del transecto Floreana 1

Distancia m	Pioneras		Especies no pioneras			TOTAL
	Bursera	Scalesia	Psidium	Zanthox.	Acnistus	
0-15	35	1	9	5	0	50
15-30	38	0	4	1	0	43
30-45	19	6	0	0	0	25
45-60	29	5	4	3	1	42
60-75	29	14	3	1	1	48
75-90	35	8	1	2	0	46
90-105	21	11	4	4	0	40
120-135	34	4	0	2	1	41
150-165	28	6	0	0	0	34
180-195	31	2	0	0	1	34
210-225	21	2	0	0	0	23

## Transecto Alcedo 3

Distancia m	Pioneras		Especies no pioneras				TOTAL
	Bursera	Scalesia	Psidium	Zanthox.	Acnistus	Solanum	
0-15	21	8	14	3	0	0	46
30-45	32	3	31	5	0	0	71
60-75	36	2	16	4	0	0	58
90-105	30	2	0	0	0	0	32
120-135	24	17	25	10	0	18	94
150-165	52	3	10	0	0	0	65
180-195	23	2	5	1	0	0	31
210-225	32	0	4	2	1	0	39
240-255	29	4	9	4	0	9	55
270-285	21	0	2	0	1	0	24
300-315	16	1	4	1	0	0	22
330-345	22	5	1	4	1	0	33
360-375	9	2	5	2	1	0	19
390-405	20	0	2	2	0	2	26
420-435	14	0	3	0	0	0	17
450-465	4	0	1	0	0	0	5

## Transecto Alcedo 4

Cuadro 43 : Conteos de especies arbóreas en dos transectos de la colada del volcan Alcedo.

### DISTRIBUCION DE ALGUNAS ESPECIES

En los gráficos 66 y 67, las especies están ordenadas según su distribución en el transecto ; en los primeros lugares, se encuentran las especies presentes a todo lo largo del mismo y luego aquellas presentes únicamente en su primera parte. *Bursera*, *Chiococca*, *Cissus* y *Sarcostemma* pueden ser consideradas como colonizadoras primarias y *Psidium*, *Scalesia* y *Pisonia* serían colonizadoras secundarias. *Chiococca*, *Pisonia* y *Psidium* son especies con preferencia por los terrenos antiguos mientras que *Bursera*, *Sarcostemma* y *Scalesia* se inclinan por la colada (ver cuadro 3). Las distribuciones de *Bursera*, *Pisonia*, *Psidium* y *Sarcostemma* están acordes con sus preferencias pero existen discrepancias en el caso de las otras especies. Tratándose de *Chiococca*, especie que prefiere los terrenos antiguos, esta discrepancia sólo es aparente ya que se encuentra a lo largo de todo el transecto, aunque con densidades mayores cerca del filo de la colada. No se puede explicar a distribución de *Scalesia*, especie netamente pionera.

Los transectos de 2 m de ancho fueron completados con levantamientos en parcelas de 15 x 20 m ubicados a lo largo del transecto ; en ellas sólo se contaron y midieron las especies arbóreas, lo que permite estimar el efecto de la distancia al filo e, la composición florística de este componente de la cobertura vegetal. Los conteos constan en el cuadro 43 y en el gráfico 72 se representan los datos tabulados en décimas del total de individuos por parcela.

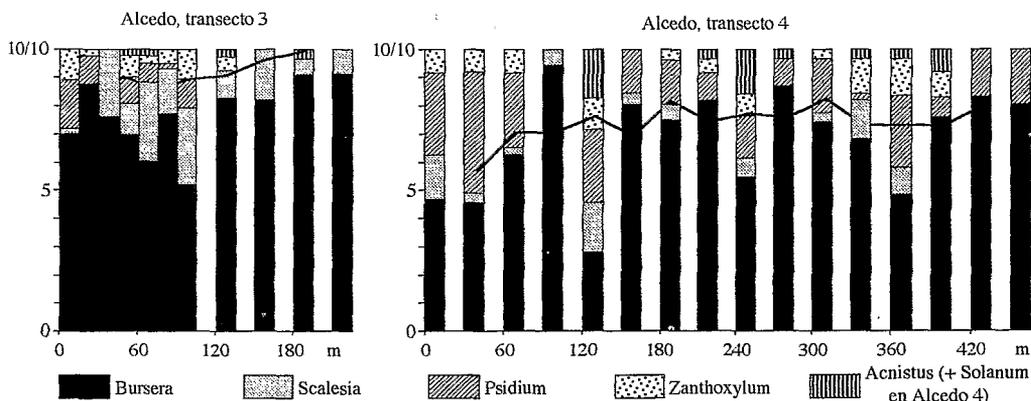


Gráfico 72: Alcedo, colada - evolución de la composición florística (solo árboles) a lo largo de 2 transectos  
 Histogramas: proporciones (en décimas) de las especies basadas en conteos en fajas de 15 x 2 m o 30 x 2 m  
 Curvas: porcentaje de las especies pioneras (promedio móvil)

En ese gráfico, la línea gruesa representa el promedio móvil (calculado en base a tres datos<sup>4</sup>) de la proporción de especies pioneras (*Bursera* y *Scalesia*) en las parcelas ; se observa una clara tendencia al incremento de esa proporción al aumentar la distancia al filo de la colada en todo el transecto Alcedo 3, mientras que en Alcedo 4 es más notoria en la primera parte : la mayor humedad ambiental permite el mantenimiento de una proporción significativa de especies no pioneras hasta el final de la franja de la cobertura vegetal.

En el transecto Floreana 1, las especies del gráfico 69 pueden ser agrupadas en especies presentes en todo el transecto (*Bursera*), especies con tendencias a encontrarse en la parte central del mismo (*Scutia*, *Sarcostemma*, *Lecocarpus*, *Jasminocereus* y *Scalesia*) y especies con densidades mayores

<sup>4</sup> El anexo D del texto original da el modo de calculo asi como las propiedades de este promedio

## Vegetación en coladas de lava

cerca de los filos de la colada (*Commicarpus*, *Waltheria*, *Sida*, *Clerodendron* y *Gossypium* y parcialmente *Tournefortia*). Las del primer grupo serían especies indiferentes, las del segundo constituirían las colonizadores primarias mientras que las del último se comportarían como colonizadoras secundarias. En el transecto Floreana 4, ubicado a una altitud mayor (gráfico 70), especies del tercer grupo colonizan ya todo el transecto y especies nuevas como *Zanthoxylum* y *Heliotropium* aparecen en el primer tramo, cerca de los terrenos antiguos.

VARIACIONES DE TAMAÑO

Los levantamientos y mediciones de los árboles en cuadrantes de 15 x 20 m a lo largo de los transectos de Alcedo permiten buscar, en el caso de las especies más abundantes, una relación entre el tamaño promedio y la distancia al filo de la colada (gráfico 73). Análisis de varianza no indican diferencias significativas de los tamaños entre las parcelas. De todos modos, las variaciones son de poca magnitud y la excesiva dispersión de los resultados dentro de cada parcela no permite observar tendencias claras; además es muy probable, como se verá más adelante, que la distribución de los tamaños dependa del establecimiento de islotes de vegetación en la colada. Ensayos con especies arbustivas tampoco mostraron variaciones del tamaño con la distancia al filo de la colada.

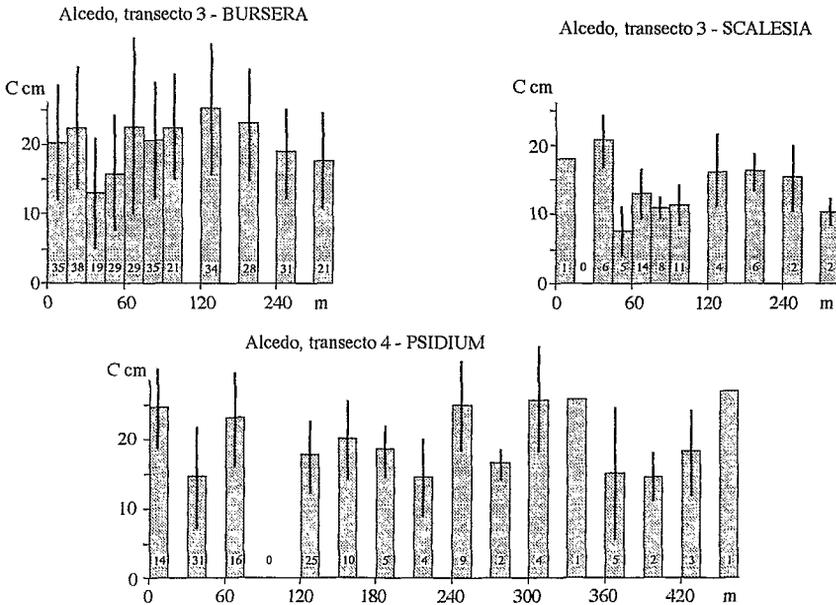


Gráfico 73: Circunferencia promedio de árboles según la distancia al filo de la colada  
Promedios basados en conteos en fajas de 15 x 2 m o 30 x 2 m  
Líneas gruesas = desviación estándar Cifras en los histogramas = número de árboles

Las variaciones de vegetación a mayor distancia dentro de la colada son fisonómicas y florísticas. Dos hipótesis podrían explicar las variaciones observadas:

- Las condiciones ambientales (humedad y la consecuente alteración de las rocas y formación de un « suelo ») serían más favorables cerca del filo de la colada; por su desnivel por encima de los terrenos antiguos, la colada presenta a los vientos cargados de humedad un obstáculo en el cual la condensación de agua puede ser más importante que en la superficie de la colada propiamente dicha. Es-

ta hipótesis explicaría la existencia de especies no netamente pioneras cerca del filo de la colada y la presencia casi exclusiva de especies pioneras a distancias mayores.

- En la primera fase de colonización por parte de la vegetación, las semillas tienen que venir desde los terrenos antiguos y es posible que la dispersión sea más eficaz a distancias cortas ; esta hipótesis explicaría la disminución de densidad con la distancia al filo de la colada.

Los dos mecanismos pueden operar separadamente pero es más probable que lo hagan de manera conjunta.

### VARIACIONES EN FUNCIÓN DEL RELIEVE

Unicamente dos transectos se prestan para tal análisis, Alcedo 3 y 4 (gráfico 66 y 67). En los demás sitios levantados, el relieve es inexistente (San Cristóbal, Bahía Borrero) o insignificante (Floreana) ; en el caso de los otros transectos de Alcedo no existe suficiente vegetación (Alcedo 1 y 2, este último representado en el gráfico 65<sup>5</sup>) o no se dispone de su perfil topográfico por una falla del clisímetro (Alcedo 5, gráfico 68). En todos los gráficos, la distancia horizontal cero corresponde a la parte más alta del filo de la colada (filo superior) ; a la izquierda empieza el descenso hacia el terreno antiguo. La dirección del transecto es transversal a la colada y se encuentra entre 240 y 270°, es decir que el perfil representado está expuesto al Este ; a estas pendientes hay que añadir la pendiente general de la colada hacia el Sur (ver gráfico 8). El relieve fue levantado mediante mediciones de distancia con el Topofil y de ángulos con el clisímetro.

### NÚMERO TOTAL DE PLANTAS

Los dos transectos muestran una gran variabilidad del número total de plantas por faja. En Alcedo 3 (gráfico 66), la mancha de mayor densidad (de los 50 a 80 m de distancia) se localiza en el primer relieve alto de la colada, mientras que en las pendientes de la segunda depresión (alrededor de los 175 m) se encuentra una zona sin vegetación. Otras manchas aisladas ocupan, la primera una pendiente suave muy expuesta al Este (alrededor de los 200 m) y la segunda la parte alta de otra pendiente de igual exposición (a partir de los 250 m). Más allá de los 100 m de distancia, se ubica una zona de relativa acumulación que corresponde a una ancha hondonada con pendientes poco marcadas.

En Alcedo 4 (gráfico 67), se distinguen características similares : las manchas con densidades fuertes se encuentran en relieves altos muy expuestos o en pendientes relativamente suaves (entre 120 y 170 m, cerca de los 250 m). Sin embargo, algunos picos aislados de densidades muy fuertes se localizan en hondonadas estrechas (alrededor de 80, 205 y 400 m). Las zonas sin vegetación se ubican en partes altas protegidas (entre los 280 y 380 m). El aumento de humedad debido a la diferencia de altitud (100 m) permite la colonización por parte de la vegetación en una distancia mayor, una densidad promedio ligeramente más elevada pero sobre todo la instalación de plantas en sitios no aprovechados en el transecto de altitud menor.

### DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Sólo se puede anotar que la especie más mesófila encontrada en estos dos transectos, *Pisonia floribunda*, está restringida a hondonadas estrechas y profundas en donde puede encontrar la humedad suficiente.

<sup>5</sup> En el anexo C del texto original se encuentran, para todos los transectos, una representación gráfica y algunos comentarios.

## Vegetación en coladas de lava

En transectos de colada con relieves marcados, la vegetación tiende a tener densidades mayores en pendientes bien expuestas a los vientos húmedos o, cuando las condiciones lo permiten, en hondonadas protegidas; el relieve actúa entonces en forma indirecta favoreciendo la condensación de humedad en las pendientes expuestas y la acumulación de humedad y/o de elementos finos en las hondonadas.

## LOS FRENTES PIONEROS

En un mismo tipo de lava, la franja de contacto entre las zonas con y sin cobertura vegetal presenta características originales. Tales franjas pudieron ser observadas en casi todas las coladas investigadas; a continuación se describen algunos sitios escogidos.

## FRENTE DE COLONIZACIÓN EN LAVA PAHOEHOE (SAN CRISTÓBAL)

Varios transectos de San Cristóbal empiezan en lava sin vegetación y llegan, sin ningún cambio de tipo de colada, a zonas con una cobertura vegetal más o menos densa. Esta observación se repitió una y otra vez en la lava de edad intermedia (llamada de tipo B en capítulos anteriores); es una lava muy compacta con pocas grietas y su cobertura vegetal parece haberse expandido a partir de remanentes de lava más antigua (tipo A) que no fueron cubiertos por los flujos más recientes. Sin embargo, no toda la superficie de lava B se encuentra colonizada y la transición entre partes con y sin vegetación se hace a través de un cordón de vegetación original o frente pionero.

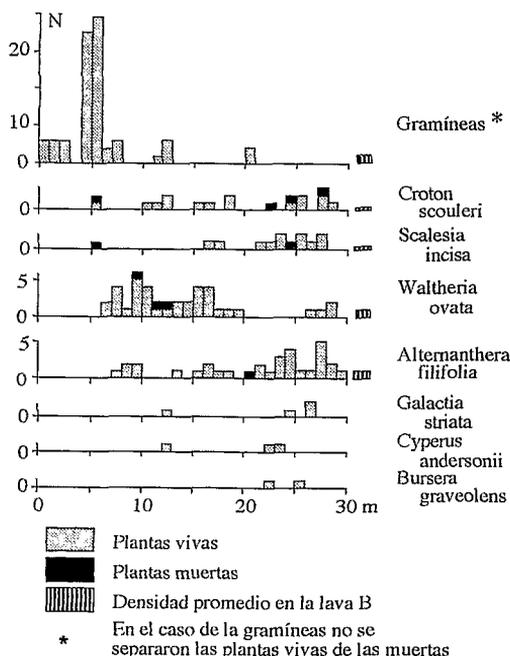


Gráfico 74: San Cristóbal, frente pionero del transecto 7 - distribución de las principales especies

(N = número de plantas en fajas de 1 x 2 m)

El ejemplo más notable se encuentra en el origen del transecto Cristóbal 7. El primer tramo de lava de tipo B tiene 80 m de largo; el gráfico 62 da una imagen del transecto entero mientras en el gráfico 74 consta la descripción de los 30 primeros metros. En este se presenta el número de plantas por especie en fajas de 1 x 2 m; a distancias inferiores al cero escogido, es decir a la izquierda del origen del gráfico, no hay vegetación. El cuadro rayado, ubicado entre los histogramas y el nombre de la especie, indica, cuando fue posible determinarla, la densidad en una faja promedio del mismo tamaño en los 80 m del tramo de lava B del mismo transecto. Las matas de gramíneas estaban en estado seco y, en su mayor parte, muertas; no fue posible realizar el conteo por especie, siendo las principales *Aristida spicata* y *Trichoneura lindleyana*.

## COMPOSICION FLORISTICA Y DENSIDAD

Los 5 primeros metros sólo tienen gramíneas que alcanzan su densidad máxima entre los 4 y 6 m, en la zona donde ya aparecen otras especies. Después de las gramíneas, se encuentran especies arbustivas como *Croton scouleri*, *Scalesia incisa* y *Waltheria ovata*. Las dos primeras empiezan con ejemplares muertos y tienen matas en buen estado sólo a una distancia de 10 a 16 m; *Waltheria* muestra un comportamiento diferente: en una faja de aproximadamente 10 m, está presente con densidades elevadas de matas vivientes, pero las dos únicas matas muertas del tramo se localizan en este frente pionero. Casi a la misma distancia, aparece *Alternanthera filifolia*, subfrutescente abundante en las lavas de tipo A y B. Más allá, se encuentran ejemplares de especies poco abundantes y los primeros árboles sólo se ven a partir de los 22 m de distancia. Comparando este gráfico con el transecto entero (gráfico 62), se observa la ausencia, en el frente pionero, de otras especies encontradas en las lavas B: *Piscidia carthagenensis* y *Clerodendron molle*. *Piscidia* está presente en las lavas A y B aunque preferentemente en las primeras, es decir las más antiguas; en el caso de *Clerodendron*, esta preferencia es aún más marcada.

El frente pionero no es una línea, sino una faja cuyo ancho es difícil de precisar. En este caso, sería posible determinar algunas dimensiones de acuerdo a varios criterios:

- 5 m: zona en donde únicamente existen las gramíneas;
- hasta los 6 a 8 metros: límite marcado por el sitio en donde la densidad de gramíneas disminuye bruscamente;
- hasta los 6 a 17 m: límite marcado por la zona de mayor densidad de *Waltheria*;
- 22 m: límite marcado por la primera aparición de árboles.

Cualquiera de estos criterios podría ser válido, pero la mejor definición del fin del frente pionero sería el punto a partir del cual se observa una cobertura vegetal estable, sin mayores cambios. Según el gráfico 74, esto se verificaría más o menos a partir de los 17 m de distancia, definición que se aplicará para los siguientes cálculos.

Este frente pionero tiene poca semejanza con el situado entre las lavas A y C, cerca de la mitad del transecto Cristóbal 7 (gráfico 62). Las lavas C son escoriáceas, con más sitios disponibles para las plantas que las lavas B. La vegetación pionera no es gramínea sino que está dominada por *Croton* y *Bursera*.

El cuadro 44 presenta las diferencias de densidad entre el frente pionero (tomando como ancho la distancia de 17 m) y el promedio de la lava B.

	GRAM	CROT*	SCAL*	WALT*	ALTE*	CYPE	GALA	BURS
Número de plantas en el frente pionero	56	7 - 1	1 - 1	31 - 2	9	1	1	0
Número total de plantas en la lava B	85	34 - 9	28 - 2	57 - 3	82 - 2	3	6	5
Densidad en el frente pionero**	3,29	0,4-0,06	0,6-0,06	1,8-0,1	0,53	0,06	0,06	0
Densidad en la lava B**	1,06	0,42-0,1	0,4-0,03	0,71-0,04	1,0-0,03	0,04	0,08	0,06

GRAM: gramíneas  
WALT: *Waltheria ovata*  
GALA: *Galactia striata*

CROT: *Croton scouleri*  
ALTE: *Alternanthera filifolia*  
BURS: *Bursera graveolens*

SCAL: *Scalesia incisa*  
CYPE: *Cyperus andersonii*

\* La segunda cifra indica el número o la densidad de plantas muertas

\*\* Los valores de densidad son números de plantas en fajas de 1 x 2 metros.

Cuadro 44: Número y densidad de plantas por especies en el frente pionero y en la totalidad de la lava B.

Comparando las densidades en el frente pionero y en todo el tramo de lava B, las especies se dividen, por su distribución, en tres grupos. El primero corresponde a *Croton*, *Cyperus* y *Galactia*, cuyas densidades no cambian entre el frente pionero y la totalidad de la lava B, es decir que son especies que no tienen ninguna preferencia por dicho frente o por zonas con una cobertura vegetal más estable. El segundo grupo está constituido por *Scalesia*, *Alternanthera* y *Bursera* que tienen densidades más bajas en el frente pionero (en donde son poco abundantes o están ausentes) que en la lava B en su conjunto y alcanzan densidades significativas en formaciones vegetales propias a zonas alejadas de los terrenos sin vegetación. A este grupo habría que añadir *Piscidia* y *Clerodendron* cuya ausencia ya se mencionó. El tercer grupo incluye a las gramíneas y *Waltheria*, especies más abundantes en la faja pionera y que pueden considerarse como las verdaderas colonizadoras primarias en este transecto.

#### VARIACIONES DE ALTURA

Sólo en el caso de *Croton* (gráfico 75), se pudo comprobar una variación de la altura de las plantas en este frente pionero; los puntos representan los valores individuales mientras que la línea corresponde al promedio móvil basado en tres datos. La tendencia a un aumento de la altura no es muy clara; en el resto del transecto en lava de tipo B, la altura promedio es de 1,3 m mientras que en el frente pionero este valor es en general más bajo.

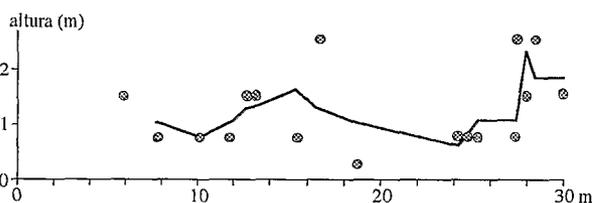


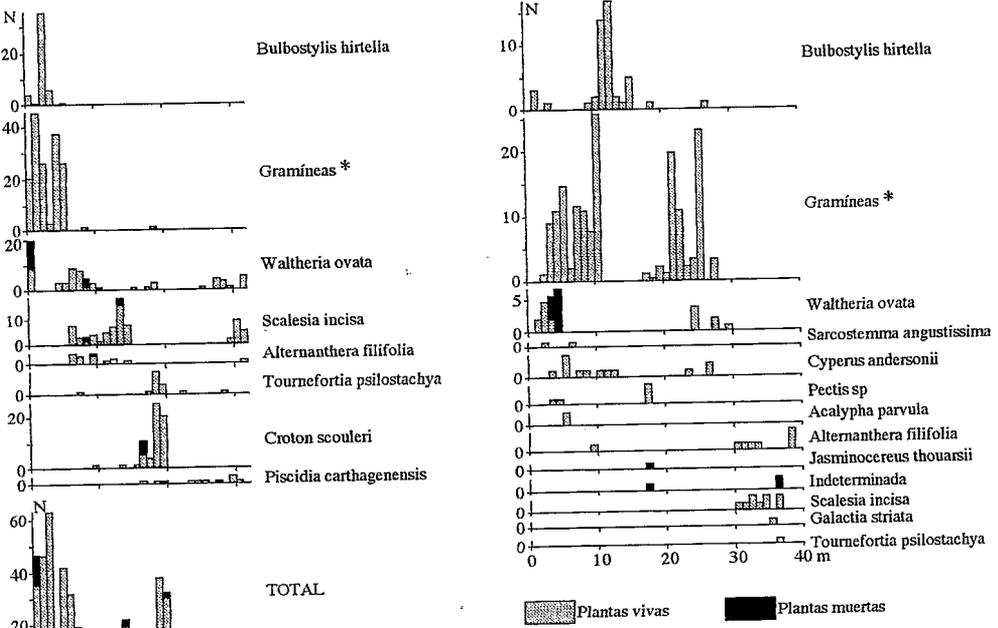
Gráfico 75: San Cristóbal, transecto 7; alturas de *Croton* en el frente pionero

Círculos = mediciones individuales; curva = promedio móvil (3 datos)

El frente pionero del transecto Cristóbal 6 (gráfico 76) tiene características muy similares. Su fisonomía difiere sobre todo por la presencia de una mancha de depósitos arenosos colonizados por *Bulbostylis*; hay que anotar que la gramíneas no prosperan en este tipo de sitio ya que prefieren las grietas en las planchas de lava.

#### FRENTE DE COLONIZACIÓN EN LAVA AA (FLOREANA)

En la parte baja de la colada de Floreana, la vegetación es heterogénea y muchos espacios quedan vacíos (unidad B<sup>1</sup> del mapa 6). El transecto Floreana 2 atraviesa esos vacíos; el gráfico 77 presenta el detalle de esa zona y el gráfico 78 corresponde a todo el transecto. Las especies están ordenadas según su cercanía a las zonas sin vegetación. Dos están estrechamente vinculadas a dichas zonas: el único ejemplar de *Jasminocereus thouarsii* se localiza al borde de la zona sin plantas en donde *Lecocarpus pinnatifidus* es bastante abundante. El comportamiento de *Jasminocereus* será analizado en un capítulo posterior. *Lecocarpus* es la primera especie en colonizar las zonas vacías; alcanza su densidad máxima a distancias entre 5 y 10 m del límite de la cobertura vegetal. La siguiente especie en aparecer es *Waltheria ovata* que tiene su mayor densidad a 30 m aproximadamente de dicho límite y está repartida de manera irregular en todo el transecto (ver gráfico 78), siendo notable que las partes en donde tiene mayores densidades corresponden también a manchas de *Lecocarpus* (entre 500 y 600 m, alrededor de 900 m, ver igualmente el gráfico 79). Las otras especies se reparten en dos grupos que difieren por la distancia a la cual se encuentran. El primero incluye a *Bursera graveolens*, *Croton scouleri* y *Tournefortia pilostachya*, cuyos primeros ejemplares aparecen a una distancia de 4 a 12 m



\* En el caso de las gramíneas, no se separaron las plantas muertas de las vivas.

Gráfico 76: San Cristóbal, transecto 6 - distribución de las especies  
Izquierda: transecto entero (N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m);  
derecha: detalle del frente pionero (N = número de plantas en fajas de 1 x 2 m)

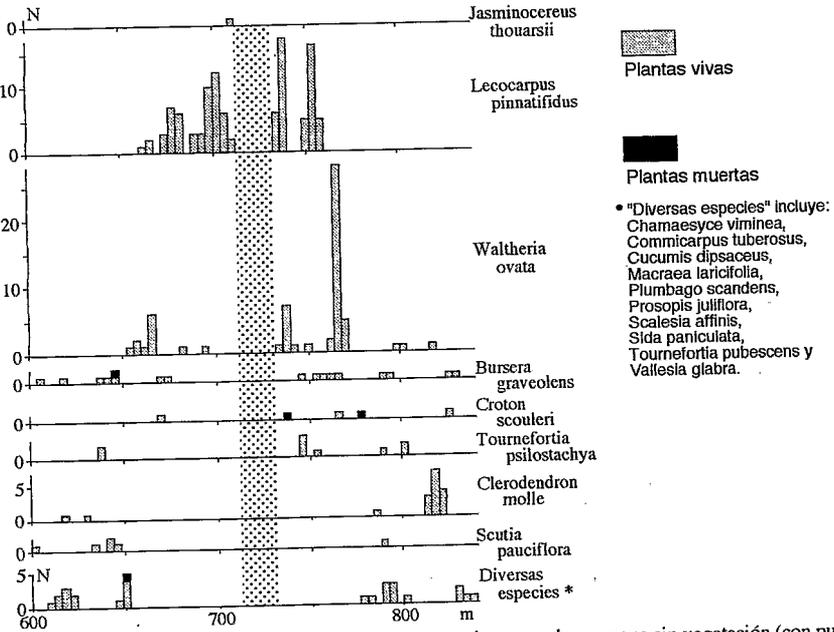


Gráfico 77: Floreana, transecto 2 - distribución de las especies cerca de una zona sin vegetación (con puntos).  
Las distancias corresponden a las del transecto entero. (N = número de plantas en fajas de 4 x 2 m)

## Vegetación en coladas de lava

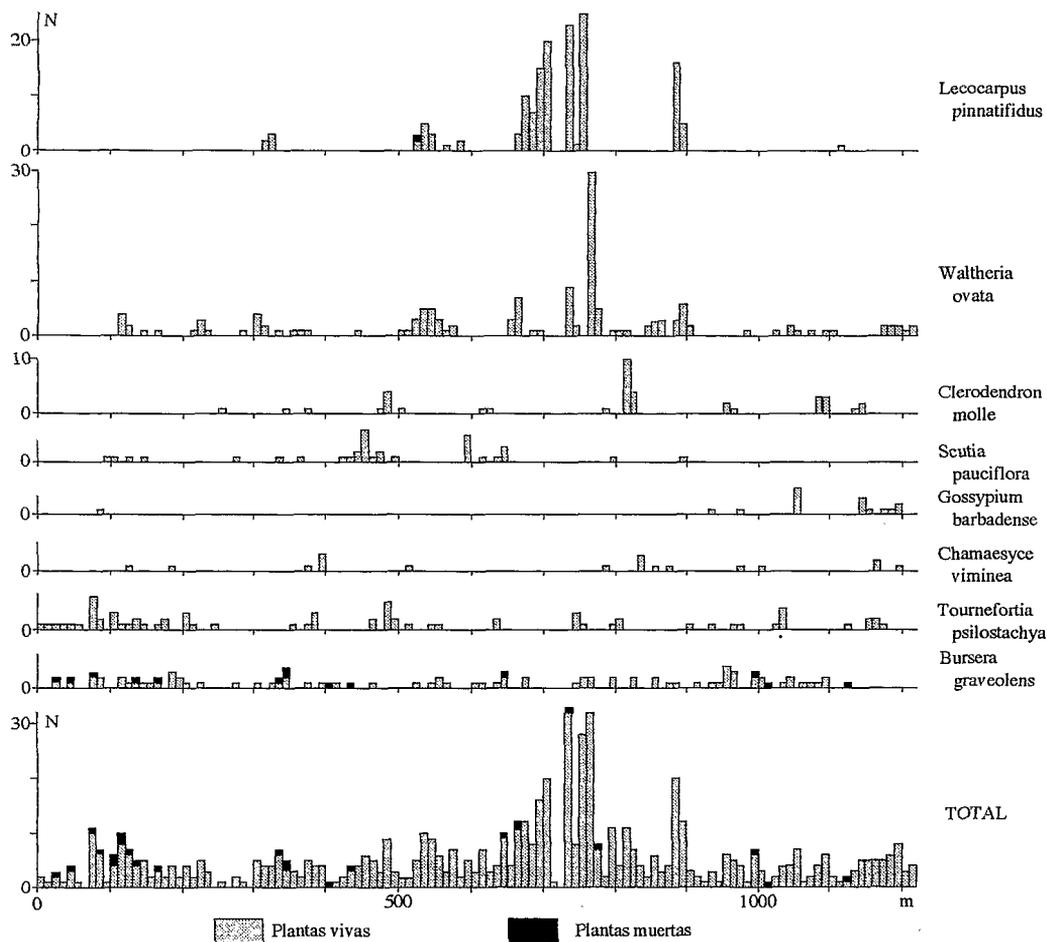
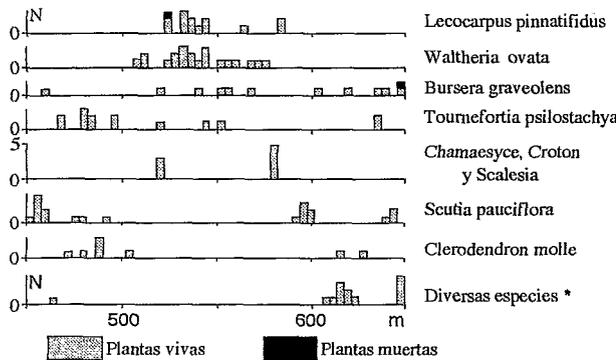


Gráfico 78: Floreana, transecto 2; distribución de las principales especies  
(N = número de plantas en fajas de 10 x 2 m)

del filo de la mancha sin vegetación. Las demás sólo se encuentran a más de 40 m de este límite; muchas no tienen los efectivos suficientes como para ser representadas separadamente por lo que fueron agrupadas en el histograma llamado « diversas especies ».

Una etapa posterior de la evolución de frente pionero de este tipo es ilustrada en el gráfico 79 en el cual se ha representado, con las mismas escalas, otra porción del mismo transecto Floreana 2 que atraviesa un frente pionero ya consolidado y en donde no subsiste zona sin vegetación. El antiguo frente está marcado por una mancha con densidades relativamente elevadas de *Lecocarpus* y *Waltheria*; sin embargo, esos valores están muy por debajo de los observados cerca de una zona vacía aunque son mayores a los registrados en zonas alejadas de frentes pioneros actuales o antiguos (ver gráficos 77 y 78). En la mancha de *Lecocarpus* y *Waltheria*, se han instalado también *Bursera* y *Tournefortia psilostachya*, especies igualmente presentes en otras partes del transecto con densidades similares. Al filo de la mancha, prosperan especies como *Chamaesyce*, *Croton* y *Scalesia*, mientras que las demás, *Scutia*, *Clerodendron* y « diversas especies » sólo aparecen a cierta distancia de la huella



• "Diversas especies" incluye *Castela galapageia*, *Cucumis dipsaceus*, *Prosopis juliflora*, *Plumbago scandens* y *Tournefortia pubescens*.

Gráfico 79: Floreana, transecto 2 - distribución de las especies en un antiguo frente pionero

Las distancias corresponden a las del transecto entero. (N = número de plantas en fajas de 4 x 2 m)

terior de terrenos sin plantas y el frente pionero propiamente dicho empieza a los 8 m de distancia. Las plantas herbáceas encontradas en él forman una franja con densidades elevadas ; a medida que nos alejamos de esta cinturón, las densidades disminuyen y ciertas especies se vuelven raras e inclusive pueden desaparecer. La ausencia de un dosel arbóreo y la sola presencia de un estrato arbustivo abierto (buenas condiciones de iluminación), así como las fuertes lluvias, han favorecido esta proliferación de plantas. Se observan ligeras diferencias en el comportamiento de las especies : *Galactia striata*, *Ipomoea triloba* y *Menzelia aspera* son las primeras en colonizar los terrenos vacíos, mientras que *Blainvillea dichotoma* y *Portulaca oleracea* aparecen sólo uno a dos metros más allá. *Cenchrus platyacanthus* se encontró únicamente en la mancha aislada de vegetación ; en Floreana, es bastante común como pionera primaria que crece a plena luz y en fisuras de rocas o acumulaciones de gravas ; su ausencia en el frente pionero se debe probablemente a la ligera disminución de iluminación inducida por la cobertura arbustiva. Las diferentes especies herbáceas no alcanzan sus densidades máximas a la misma distancia del filo de la zona sin vegetación ; *Ipomoea* y *Menzelia* parecen ser las menos heliófilas.

del antiguo frente pionero.

Un corto transecto levantado durante la estación lluviosa ilustra la importancia de las especies herbáceas estacionales en un frente pionero de la colada de Floreana (transecto Floreana 1, gráfico 80). El levantamiento se realizó en abril de 1989, cuando precipitaciones locales elevadas indujeron el desarrollo casi explosivo del estrato herbáceo. El primer grupo de plantas localizadas a una distancia de 0 a 1,5 m corresponde a una pequeña mancha de vegetación aislada al in-

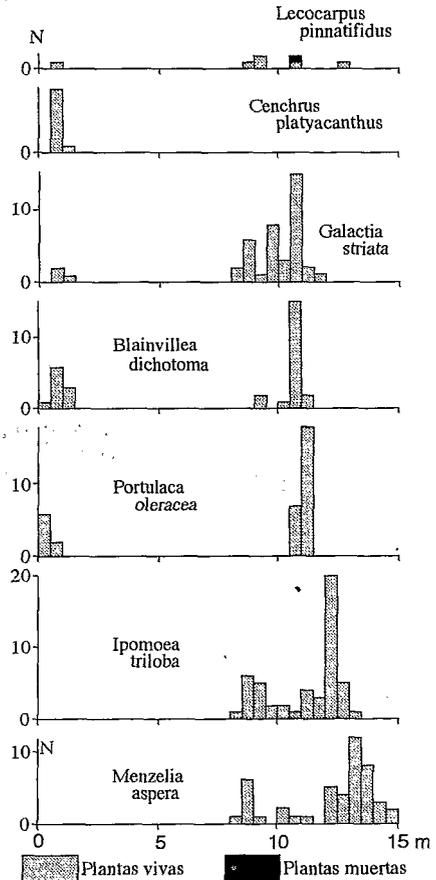


Gráfico 80: Floreana, transecto 1 - distribución de las especies en un frente pionero (N = número de plantas en fajas de 0,5 x 0,4 m)

Por lo menos dos especies, *Lecocarpus* y *Blainvillea*, muestran ligeras variaciones de altura según la distancia al filo de la zona vacía ; el primer ejemplar de *Lecocarpus* tiene 20 cm de altura, mientras que a 9 - 10 m de distancia su altura es de 50 cm. *Blainvillea* está presente en forma de germinaciones o de plantas de 5 cm de alto en el filo de la zona con vegetación y a 10 m de distancia alcanza alturas de hasta 15 cm.

En resumen, los frentes pioneros pueden caracterizarse por :

- una profundidad variable entre 10 y 20 m,
- una disminución del número de especies presentes,
- la presencia y abundancia de especies exclusivas o que prefieren este tipo de sitio,
- la progresiva incorporación de especies de formaciones vegetales más desarrolladas
- el predominio de especies herbáceas (en muchos casos estacionales) sobre las especies leñosas,
- el predominio de las especies arbustivas sobre las arbóreas,
- una ligera tendencia a tamaños menores de las plantas.

### COLONIZACIÓN DE LA COLADA POR ISLOTES DE VEGETACIÓN

En las coladas, entre las zonas sin vegetación y aquellas con una cobertura más o menos continua, existe un espacio en donde las plantas leñosas se encuentran agrupadas en manchas o islotes claramente delimitados. En las coladas de tipo « aa » con un relieve bien marcado, tal repartición parece ser el patrón normal de colonización de los terrenos recientes y una forma particular del frente pionero que se encuentra, en este caso, dividido en múltiples fajas que rodean a cada islote de vegetación. En las lavas « pahoehoe », los islotes de vegetación leñosa son poco frecuentes y aparecen principalmente en lugares en donde la lava más joven no cubre totalmente al substrato más antiguo.

En la colada del volcán Alcedo, cerca del transecto 2, se levantó un transecto adicional de 620 m de largo y 40 m de ancho (20 m de cada lado del hilo del Topofil) ; el azimut del transecto fue escogido de manera que se obtuviera un corte transversal de la colada ; la distancia de 630 m corresponde a la parte central y más alta de la colada ; más allá de este punto, la pendiente general desciende hacia el filo oeste de la colada. Se delimitó cada mancha de vegetación y se inventariaron las especies perennes (lianas, arbustos y árboles) : arbustivas con su rango de altura y arbóreas con su circunferencia ; las herbáceas no fueron tomadas en cuenta por haberse realizado el levantamiento durante la estación seca. En el gráfico 81, los islotes están representados por su límite e identificados con letras. Además, se localizaron todos los individuos de *Jasminocereus*, especie abundante entre las manchas de vegetación. No se puede dar un perfil topográfico detallado debido al ancho del corredor levantado : en una misma faja transversal, pueden coexistir depresiones y relieves altos y el perfil esquemático sólo representa la tendencia general del relieve. Los levantamientos se hicieron con la ayuda del Topofil (mediciones de distancias en el centro del transecto), de una brújula (levantamiento de los azimut a partir del centro del transecto) y de un telémetro (medición de distancias a partir del mismo punto) ; estos datos fueron representados directamente en un plano a escala utilizando una tablilla topográfica.

### DISTRIBUCIÓN DE LA VEGETACIÓN

Los islotes de vegetación leñosa muestran una clara preferencia por los sitios bajos expuestos al Este o al Sudeste. Su distribución no es homogénea y dos fenómenos son fácilmente visibles : la brusca disminución de su densidad más allá de los 400 m y su acumulación entre los 200 y 300 m, zona en la cual abundan las depresiones. El gráfico 82 ilustra esta disparidad en la repartición ; en él se ha representado la distancia — tomada en la dirección del transecto — de un islote al siguiente en función de la distancia al filo de la colada ; para amortiguar variaciones aleatorias, constan ambas

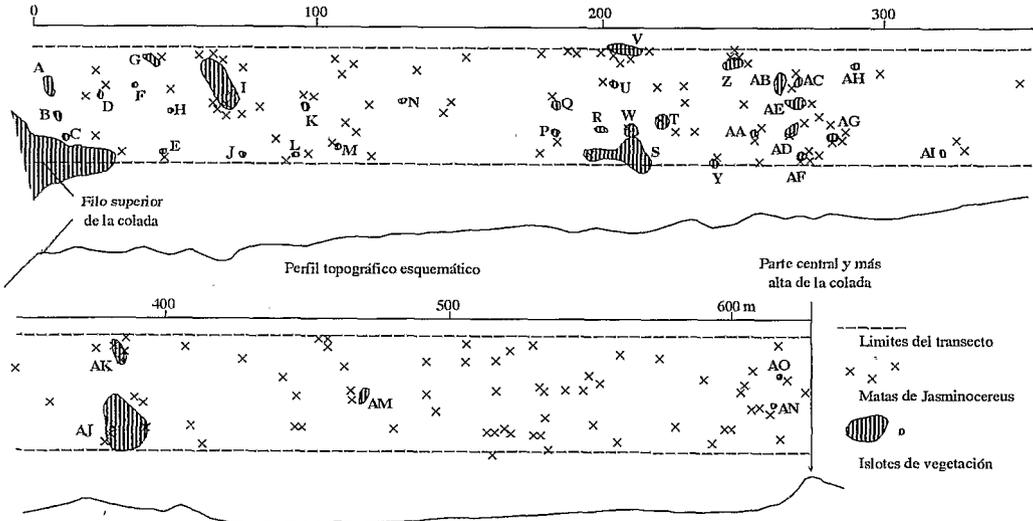


Gráfico 81 : Alcedo, transecto cerca de Al. 2 : distribución de *Jasminocereus* y de los islotes de vegetación

distancias con sus promedios móviles. La curva obtenida es bastante irregular debido a un déficit de islotes entre los 100 y 200 m y a un exceso de los mismos entre los 200 y 300 m ; sin embargo, los datos sugieren que, en condiciones topográficas homogéneas, la curva observada se ajustaría a la curva exponencial de línea gruesa, es decir que la distancia entre los islotes aumentaría más rápidamente que la distancia a filo de la colada.

*Jasminocereus thouarsii* está presente a todo lo largo del transecto y usualmente crece de manera aislada en relación tanto a las demás matas de *Jasminocereus* como a otras plantas leñosas. Sus semillas pequeñas, envueltas en un arilo jugoso, son comidas por por ciertas aves (pinzones y cucuves) que las dispersan a gran distancia. A pesar de esta eficaz dispersión, esta especie está restringida a sitios muy específicos : requiere zonas rocosas y condiciones climáticas áridas. En la vertiente sur del volcán Alcedo, se la encontró únicamente en las partes bajas de la colada (ver cuadro 3).

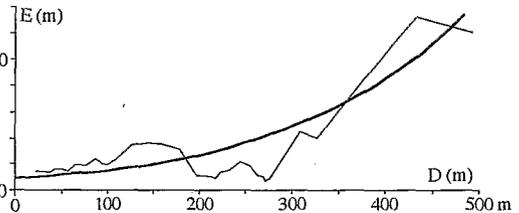


Gráfico 82 : Evolución de la distancia entre islotes (E) según la distancia al filo de la colada (D)

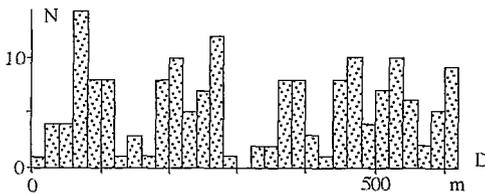
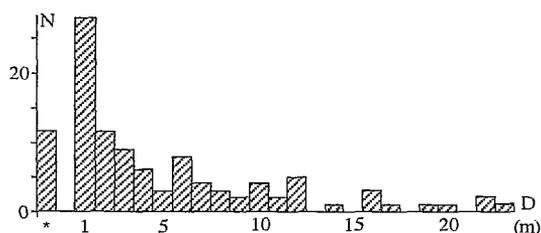


Gráfico 83 : Número de *Jasminocereus* (N) según la distancia al filo de la colada (D)

Las variaciones de su densidad (gráfico 83), aunque importantes, no parecen estar relacionadas con rasgos de la macrotopografía ; en el campo, se pueden observar dos causas de la repartición de este cactus : primeramente, su preferencia por las grietas de las partes más altas de las rocas y, en segundo lugar, su casi total ausencia en zonas de bloques de rocas grandes (más de 1 m) y macizas. Midiendo, en el caso de cada mata de *Jasminocereus*, la distancia

## Vegetación en coladas de lava



\* Matas de *Jasminocereus* dentro de los islotes

Gráfico 84 : Número de *Jasminocereus* (N) según la distancia al islote más cercano (D)

Gráfico 85: [Se refiere al gráfico 85 que se describe a continuación]

Partiendo del centro de un islote, existe cobertura vegetal en 2 m y después un espacio descubierto de 20 m hasta llegar al filo del siguiente islote ; en el gráfico 85, consta únicamente la mitad de este espacio. Añadiendo las frecuencias acumuladas de las ocurrencias de *Jasminocereus*, se observa que más de la mitad de los cactus se localizan en una zona circundante a los islotes, la misma que contiene más del 50 % de las matas de *Jasminocereus*, tiene un ancho de 1,5 ó 2,4 m — valores que dependen de si se toman en cuenta los cactus ubicados dentro de los islotes (curva superior negra) o no (curva inferior gris) ; la otra mitad de las matas de *Jasminocereus* se reparte en un espacio (promedio) de 7,6 ó 8,5 m.

De acuerdo a las observaciones de campo, esta tendencia a la cercanía no refleja una relación entre los dos tipos de vegetación. *Jasminocereus* es el primer colonizador leñoso en la colada de lava de Alcedo, pero su restitución de materia orgánica al suelo es insignificante ya que los tallos se descomponen usualmente en pie y únicamente las raíces de las matas muertas dejan algo de material en las grietas. Por su ubicación preferencial en sitios altos, *Jasminocereus* favorece la condensación de humedad atmosférica y, a su pie, pueden desarrollarse líquenes en las rocas y ciperáceas o gramíneas en las grietas. No se observó la instalación de otras especies leñosas en su proximidad ; estas prefieren sitios más bajos, ya sea en las hondonadas o en pendientes expuestas a los vientos cargados de humedad. Así, la cercanía de los dos tipos de vegetación se debería más bien a la proximidad de dos nichos diferentes que a una sucesión de vegetación en un mismo sitio ; además, gran parte de las matas de *Jasminocereus* encontradas en los islotes de vegetación se localizan cerca de su periferia, pudiéndose admitir que fueron incluidas en los islotes por la expansión de las manchas de vegetación (islotes I, S y AJ). Finalmente, la relación de proximidad entre los islotes de vegetación y los *Jasminocereus* puede ser ilustrada por el esquema del gráfico 86.

que la separa del islote de vegetación más cercano, se elaboró el gráfico 84 (sólo se tomaron estos datos hasta la distancia de 520 m ya que, más allá, los islotes de vegetación son muy escasos). Pocas matas de cactus se ubican dentro de los islotes de vegetación y la densidad de *Jasminocereus* disminuye rápidamente al alejarnos del islote. Tomando en cuenta la superficie promedio de los islotes (16 m<sup>2</sup> es decir un cuadrado de 4 m de lado) y la superficie total levantada dividida para el número de islotes [(520 x 40) / 37 = 562 m<sup>2</sup> es decir un cuadrado de cerca de 24 m de lado], se obtiene el transecto teórico representado en el gráfico 85.

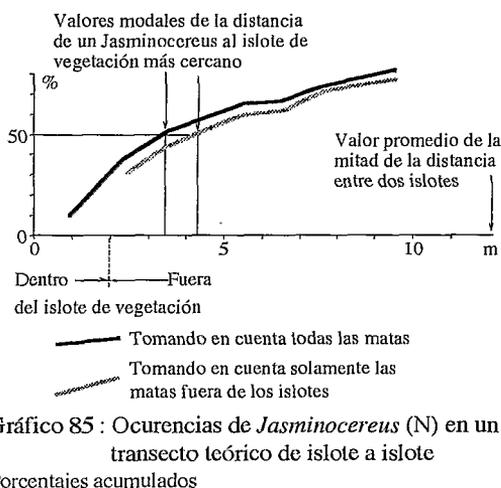


Gráfico 85 : Ocurrencias de *Jasminocereus* (N) en un transecto teórico de islote a islote

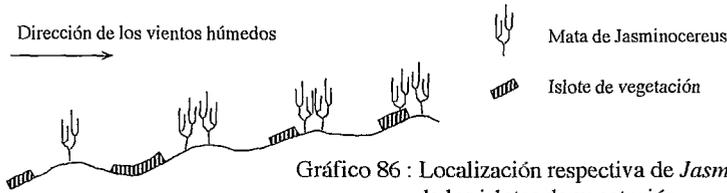


Gráfico 86 : Localización respectiva de *Jasminocereus* y de los islotes de vegetación

LA VEGETACIÓN DE LOS ISLOTES

VEGETACION EN RELACION CON PARAMETROS DE LOS ISLOTES

El análisis de la vegetación de los islotes permite algunas observaciones. En primera instancia, se seleccionaron parámetros tendientes a evaluar la edad o el grado de desarrollo de los islotes, tales como su superficie, su densidad de vegetación, el porcentaje de especies pioneras y la circunferencia promedio (todas las especies) o máxima (*Bursera*) de los árboles. En el conjunto de todos los islotes, el cruce de algunos de estos parámetros permitió evidenciar lo expuesto a continuación.

Con la distancia al filo de la colada

No existe relación entre por un lado, la distancia al filo de la colada y, por otro, la superficie del islote, ni el porcentaje de especies pioneras, ni la densidad de la cobertura vegetal, ni el tamaño promedio o máximo de los árboles, ni el número de plantas leñosas, ni el número de especies.

Islotes grandes o que presentan un reducido número de especies pioneras o en los que existen los árboles más grandes, no se encuentran más cerca del filo de la colada que otros con características de una cobertura vegetal más joven. Como la proporción de especies leñosas pioneras no guarda relación con la distancia al filo de la colada, se debe admitir que tales especies no tienen una dispersión más eficaz que las demás. La superficie de los islotes de vegetación es un buen indicador del desarrollo de su cobertura vegetal, es decir su edad, y, siendo este parámetro independiente de la distancia al filo de la colada, es probable que los islotes se instalen fácilmente hasta cierta distancia de ese filo y que, allí, las condiciones ambientales jueguen un papel más importante que la distancia de dispersión de las semillas. Esta falta de relaciones sugiere que la instalación de los islotes de vegetación no es un fenómeno progresivo iniciado en el filo de la colada ; sin embargo, la densidad de los mismos disminuye sensiblemente más allá de los 400 m de distancia, lo que hace pensar que la dispersión de semillas es más difícil a mayor distancia.

Con la superficie de los islotes

Para tratar de entender la evolución de los islotes, se buscaron otras relaciones entre indicadores relativos a la superficie de los islotes :

No existe relación entre la superficie del islote y su densidad de vegetación o el porcentaje de especies pioneras.

Como se anotó anteriormente, las especies pioneras no parecen tener mecanismos de dispersión más eficaces que las otras plantas y las no pioneras pueden también iniciar la conformación de manchas de vegetación. La mayor densidad de vegetación se encontró a una distancia de 200 a 300 m, en

## Vegetación en coladas de lava

donde la colada presenta muchas depresiones favorables tanto a la instalación de la vegetación como a su desarrollo ; la superficie del islote no interviene en este parámetro.

Existe una buena relación entre la superficie del islote y el número total de plantas leñosas así como el número de especies ; representada en los gráficos 87 y 88, tal relación es particularmente marcada en los islotes de superficie menor a 20 m<sup>2</sup> (gráficos del lado derecho).

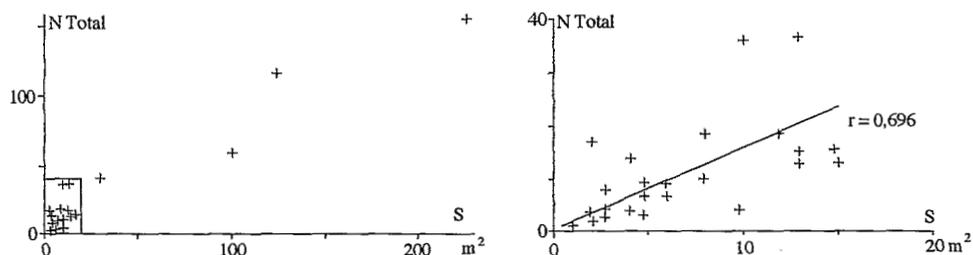


Gráfico 87 : Número total de plantas (N Total) según la superficie (S) de los islotes  
El gráfico de la derecha es una ampliación de la zona delimitada en el de la izquierda

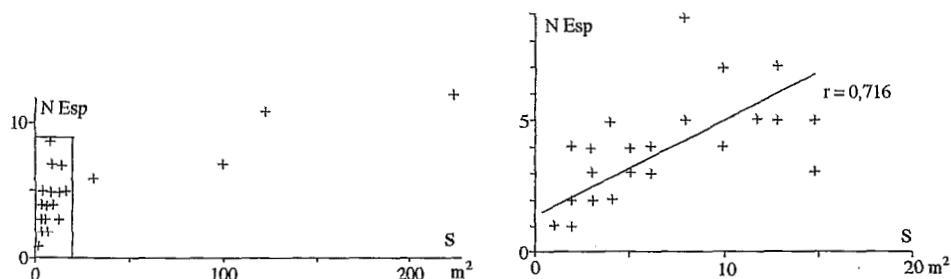
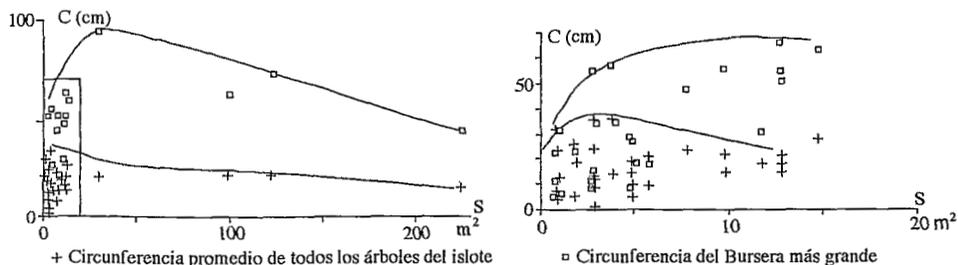


Gráfico 88 : Número de especies (N Esp) según la superficie (S) de los islotes de vegetación  
El gráfico de la derecha es una ampliación del área delimitada en el de la izquierda

Esta constatación no debe sorprender ya que ambos parámetros están vinculados a través de la edad del islote ; mientras más antiguo sea este, mayor será su superficie y mayor número de plantas leñosas y especies tendrá.

La relación entre la superficie del islote y la circunferencia promedio (todas las especies) o máxima (*Bursera*) de los árboles no es lineal y los puntos se distribuyen dentro de áreas delimitadas por la curva y el eje X (gráfico 89).



+ Circunferencia promedio de todos los árboles del islote

□ Circunferencia del *Bursera* más grande

Gráfico 89 : Circunferencia promedio (todos los árboles) y máxima (*Bursera*) según la superficie (S) de los islotes de vegetación

El gráfico de la derecha es una ampliación del área delimitada en el de la izquierda

Las curvas representan el límite superior por encima del cual no se encuentran puntos. La primera observación se refiere a la distribución de los puntos dentro del área así delimitada : en islotes de superficies inferiores a 15 m<sup>2</sup>, la circunferencia promedio o máxima puede localizarse en cualquier valor, es decir que el tamaño promedio o máximo de los árboles no está relacionado con la superficie del islote. Esto significaría que las especies arbóreas pueden ser colonizadoras primarias (cuando el punto representativo se encuentra cerca del límite superior del área) o secundarias (cuando el punto se ubica muy por debajo de ese límite). La segunda observación se refiere a la forma de la curva que delimita el área ocupada por los puntos ; la circunferencia promedio de todos los árboles llega a un discreto máximo en el caso de una superficie del orden de 4 m<sup>2</sup> y la circunferencia máxima de *Bursera* corresponde a una superficie de 30 m<sup>2</sup>. En superficies mayores, o tratándose de edades superiores, los valores disminuyen paulatinamente para estabilizarse entre 15 y 20 cm de circunferencia en el caso del conjunto de todos los árboles ; en el caso de *Bursera*, no se observó la estabilización de la curva. Usualmente, tal disminución se debe a la muerte de árboles maduros que provoca una baja del tamaño promedio así como del tamaño máximo ; sin embargo, en este transecto, no se observaron árboles grandes muertos y la variabilidad sólo se debería a diferencias de edad o de tasa de crecimiento de los árboles. Habría que admitir entonces que la disminución de la circunferencia promedio se debe a la presencia de varias generaciones, todas vivientes, de árboles ; la primera generación se formó indudablemente a partir de semillas introducidas mientras que las posteriores pueden haberse desarrollado a partir de semillas producidas in situ. Con fines comparativos, hay que señalar que, a la misma altitud pero fuera de la colada, el promedio de las circunferencias de todos los árboles es de 30 cm, mientras que la circunferencia máxima de *Bursera* es de 101 cm. Este último valor es comparable con el observado en la colada aunque en ella la circunferencia promedio de los árboles es significativamente menor que en los terrenos antiguos.

#### ESTRUCTURA DE LA VEGETACION

El modo de distribución de los tamaños puede dar información sobre la dinámica de los componentes arbustivos y arbóreos de la cobertura vegetal. Hay que aclarar que las plantas perennes encontradas parecen pertenecer todas a la primera generación ya que no se encontraron ejemplares muertos salvo dos matas de *Sarcostemma* (en el islote I).

#### Especies arbustivas versus especies arbóreas

Estos dos componentes de la cobertura vegetal no tienen la misma importancia. En lo que a número de especies se refiere, son comparables ya que se encontraron 8 especies arbustivas y 6 arbóreas. En cuanto a los individuos, las arbóreas cuentan con un número dos veces superior al de las arbustivas. Además, dos especies arbóreas, *Bursera* y *Scalea*, representan el 90 % de los ejemplares mientras que en el caso de las arbustivas la repartición por especies es más equilibrada (ver los cuadros 45 y 46 más adelante).

#### Especies arbustivas

El total de las especies arbustivas (gráfico 90) muestra un importante déficit de germinaciones y una acumulación de plantas en la clase 1, es decir entre 0,5 y 1 m de altura. Desglosando las distribuciones por especie, se revelan dos comportamientos principales (en las 5 especies que tienen efectivos suficientes para tal análisis) ; el gráfico 91 presenta ejemplos de distribución por especies. El primer comportamiento corresponde a especies con cantidades apreciables de germi-

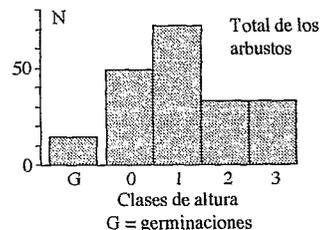


Gráfico 90 : Distribución de las plantas de las especies arbustivas en clases de altura

## Vegetación en coladas de lava

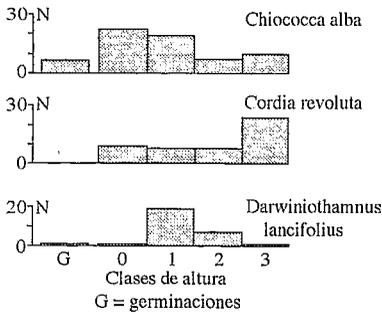


Gráfico 91 :Distribución de tres especies arbustivas en clases de altura  
Todos los arbustos

pioneras que no perduran y que dejarán espacio a sucesiones de otras especies hasta constituir la formación vegetal climácica. Mientras tanto, el primer comportamiento es el de especies con posibilidades de mantención de sus efectivos gracias a la presencia de germinaciones y de individuos jóvenes, y puede corresponder ya sea la fase de instalación de especies colonizadores primarias o al desarrollo de especies pertenecientes a una segunda ola de colonización ; por la particular abundancia de estas especies en los islotes más grandes, la segunda hipótesis parece más probable.

En el gráfico 92, se puede apreciar el envejecimiento del grupo de las arbustivas ; los islotes AE, S y AJ tienen superficies de 13, 123 y 227 m<sup>2</sup> respectivamente. En AE, se destaca la alta proporción de germinaciones y los reducidos efectivos en las clases de tamaños grandes ; en S, no se encuentran germinaciones sino un gran número de plantas de la clase 0, es decir de menos de 0,5 m de altura ; finalmente, en el islote más grande (AJ), la mayor cantidad de individuos se localizan en la clase 1 y no existen germinaciones. Esta evolución es paralela a una fuerte disminución de plantas pertenecientes a especies arbustivas, que pasan de 1,2 por m<sup>2</sup> en el islote AE a un valor ligeramente inferior a 0,2 en AJ.

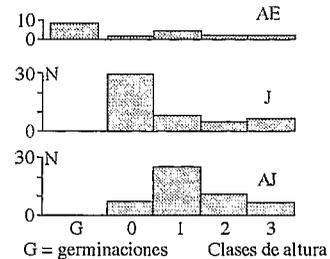


Gráfico 92 :Distribución en clases de altura de los arbustos de tres islotes de vegetación

En el caso de las especies arbustivas, se debe descartar una acción depredadora y selectiva de los chivos en las germinaciones o plantas pequeñas : sólo se vieron unas pocas matas de *Chiococca* maltratadas por el pastoreo y en ningún caso se encontró tal impacto en especies que presentan el segundo tipo de comportamiento (con ausencia de germinaciones y/o plantas de tamaño pequeño).

### Especies arbóreas

La distribución de las circunferencias del total de las especies arbóreas (histograma del gráfico 93) difiere significativamente de la distribución exponencial negativa teórica (curva) ; se observan pequeños déficits de las dos clases de menor circunferencia y algunos excedentes señalados con flechas. Estas irregularidades pueden ser atribuidas casi exclusivamente a *Bursera*, como se vera más adelante.

Los histogramas realizados islote por islote (gráfico 94) revelan diversos comportamientos del

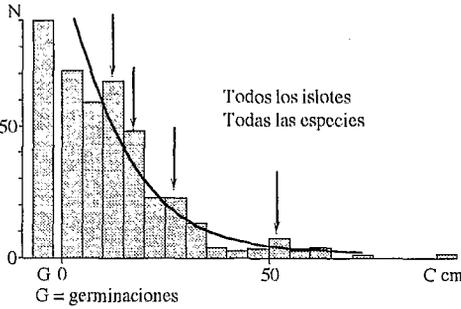


Gráfico 93 : Distribución en clases de circunferencia de los árboles

Histogramas = distribuciones observadas ; curvas = distribuciones calculadas

distanciado del origen. El primer caso (islote AJ) corresponde a una población en equilibrio que tiene, a pesar de un ligero déficit en la primera clase de circunferencia, suficiente cantidad de individuos en las clases de tamaños pequeños como para mantenerse. El segundo caso (islotes I, S) muestra cierto desequilibrio por déficits en las clases de tamaños pequeños lo que acarreará dificultades para la mantención de la población arbórea. Finalmente, el islote AK es representativo de una población en vías de envejecimiento tanto por la ausencia de germinaciones como por los reducidos efectivos en las dos primeras clases. Sin embargo, en ningún islote, la distribución observada se ajusta a una distribución exponencial negativa.

grupo de las arbóreas y no fue posible relacionarlos con otros parámetros como la superficie del islote o su distancia al filo de la colada. Las germinaciones pueden ser abundantes (islote AJ), medianamente numerosas (islotes I, S) o estar ausentes (islote AK) ; más adelante, se mostrará que casi todas las germinaciones corresponden a *Scalesia*. La distribución de las clases de circunferencia puede ser cercana a la distribución exponencial negativa (islote AJ), con un nivel más o menos estable en las primeras clases (islotes I, S) e inclusive un máximo

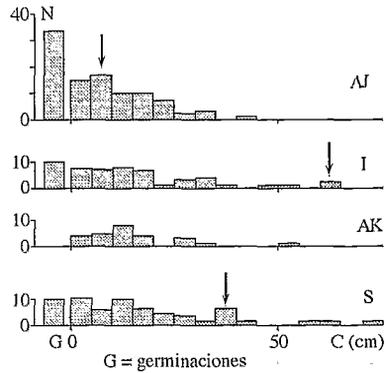


Gráfico 94 : Distribución en clases de circunferencia de los árboles de 4 islotes

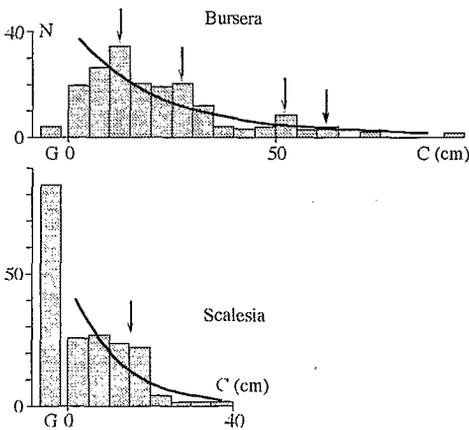


Gráfico 95 : Distribución en clases de circunferencia de las principales especies arbóreas

Histogramas = distribuciones observadas ; curvas = distribuciones calculadas

La distribución de las circunferencias en clases destaca, como en el caso del total de los árboles, zonas de relativa acumulación de individuos (entre 10 y 15 cm, alrededor de los 30 cm) marcadas por una curva, y acumulaciones aisladas señaladas con flechas. La significación de tales acumulaciones será analizada al final de este capítulo.

Las dos especies principales tienen distribuciones muy disímiles (gráfico 95). La primera diferencia, y la más impactante, se refiere al número de germinaciones, las cuales pertenecen, en su gran mayoría, a *Scalesia* ; *Bursaria* sólo cuenta con unas pocas y las otras especies casi no tienen. La distribución de las circunferencias en clases no es significativamente diferente de la curva teórica exponencial negativa en el caso de *Scalesia* pero, en el

## Vegetación en coladas de lava

de *Bursera*, la distribución teórica difiere considerablemente de la observada. *Scalesia* contaría actualmente con una población equilibrada y gracias al importante efectivo de germinaciones podrá mantenerse. Por el contrario, *Bursera* presenta un evidente desequilibrio por déficits de germinaciones y de individuos en los tamaños pequeños. Es casi seguro que estos faltantes se deben a la presión de los chivos que buscan preferentemente los ejemplares pequeños de esa especie : es muy difícil encontrar matas de menos de 0,5 m de altura sin señales de repetidas ablaciones de las yemas terminales, y bastante común ver palos truncados, secos y muertos. Siendo la introducción y la proliferación de los chivos en el volcán Alcedo bastante recientes, es muy probable que su acción no haya afectado a árboles cuyas circunferencias son superiores a 5-10 cm ; en los ejemplares más grandes de *Bursera*, el impacto de tales animales es reducido y se limita a daños en la corteza por frotadura de los cuernos y raras veces a peladuras del tronco.

Por otro lado, hay que mencionar que Grant (1981) publicó un histograma de circunferencias de *Bursera* de la isla Daphne (en donde nunca ha habido chivos) y que la figura correspondiente se asemeja a la del gráfico 95. No habiendo depredación de las germinaciones, tal distribución podría tener dos explicaciones :

- 1/ la regeneración de las poblaciones de *Bursera* no se hace de manera continua sino por olas cuya aparición estaría bajo la influencia de factores como la producción de semillas fértiles y condiciones climáticas favorables ;
- 2/ las tasas de crecimiento de esa especie varían con el tamaño (edad) del árbol, con valores elevados en su estado joven y valores menores cuando ha alcanzado circunferencias del orden de 10-15 cm (en nuestro caso de Alcedo, transecto de colada 2) ; el histograma de Grant sugeriría este cambio de velocidad de crecimiento en circunferencias de 30-40 cm.

La diferencia entre las distribuciones observada y teórica evidencia zonas de acumulación de individuos que se analizan a continuación.

En varios islotes, *Bursera* tiene efectivos suficientes como para poder establecer histogramas islote por islote (gráfico 96). En todos los islotes representados, es notable el déficit en los tamaños pequeños y germinaciones. Acumulaciones de individuos en ciertas clases de circunferencia se repiten de un islote a otro, en cuyo caso están rodeados por una curva, mientras que las acumulaciones aisladas están marcadas con flechas ; se encuentran principalmente en las clases 10-15, 20-25, 25-30, 30-35, 50-55, 60-65, es decir casi cada 10 cm a excepción de la clase 40-45 que no muestra excedente en ningún islote investigado. Esta leve tendencia al sincronismo incita a buscar una relación con un factor climático favorable a la vegetación, como lluvias intensas o fenómenos del « Niño ». En base al espesor promedio de los anillos de crecimiento encontrados en los troncos de *Bursera*, Grant (1981) calcula que un anillo corresponde a 1 cm de circunferencia ; en su análisis, este autor señala la dificultad de correlacionar los anillos con la edad debido a la existencia de anillos dobles (producción de 2 en un mismo año) y a anillos faltantes (año demasiado seco para el crecimiento de esta especie). Suponiendo que estas dos irregularidades se compensan, se puede proponer, en una primera estimación y a falta de estudios del crecimiento de *Bursera*, que el crecimiento anual promedio sería de alrededor 1 cm en la circunferencia. El intervalo de 10 cm entre dos

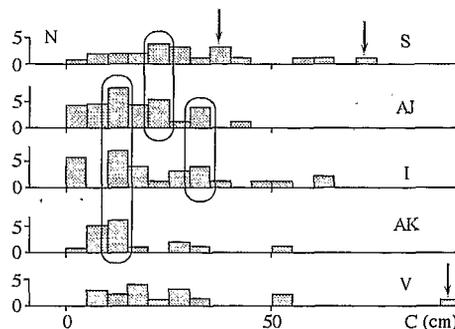


Gráfico 96 : Distribución en clases de circunferencia de *Bursera* en 5 islotes

incita a buscar una relación con un factor climático favorable a la vegetación, como lluvias intensas o fenómenos del « Niño ». En base al espesor promedio de los anillos de crecimiento encontrados en los troncos de *Bursera*, Grant (1981) calcula que un anillo corresponde a 1 cm de circunferencia ; en su análisis, este autor señala la dificultad de correlacionar los anillos con la edad debido a la existencia de anillos dobles (producción de 2 en un mismo año) y a anillos faltantes (año demasiado seco para el crecimiento de esta especie). Suponiendo que estas dos irregularidades se compensan, se puede proponer, en una primera estimación y a falta de estudios del crecimiento de *Bursera*, que el crecimiento anual promedio sería de alrededor 1 cm en la circunferencia. El intervalo de 10 cm entre dos

excedentes en la distribución de las circunferencias correspondería entonces a un intervalo de 10 años. Según Quinn (1987, ver también los gráficos 113 - 115), en los últimos 100 años, se produjeron 11 eventos del « Niño » lo que corresponde a una frecuencia promedio de un evento cada 10 años. Aunque el razonamiento expuesto pueda ser criticable, la coincidencia no deja de ser llamativa y este tema merecería estudios más detenidos.

#### COMPOSICION FLORISTICA

El cuadro 45 presenta la lista de plantas perennes encontradas en el transecto con algunas indicaciones sobre frecuencia, abundancia, etc. Los datos son sintetizados en el cuadro 46

Ninguna especie está presente en todos los islotes de vegetación ; la mayor frecuencia, 82 %, corresponde a *Bursera*. Las dos especies más abundantes y frecuentes son árboles pioneros. Luego, la frecuencia es menor al 50 % y las especies de la segunda mitad de la lista (establecida en orden decreciente de frecuencias) pertenecen al grupo de las no pioneras de varios tipos morfológicos.

Especie	Tipo morfológico	Pionera	Número de islotes con la	Número total de individuos especie (de 39)
<i>Bursera graveolens</i>	Arbol	Si	32	184
<i>Scalesia microcephala</i>	Arbol	Si	22	190
<i>Cordia revoluta</i>	Arbusto	Si	17	44
<i>Chiococca alba</i>	Arbusto	No	16	65
<i>Darwiniothamnus lancifolius</i>	Arbusto	Si	15	29
<i>Sarcostemma angustissima</i>	Liana	Si	10	29
<i>Tournefortia pubescens</i>	Arbol	No	10	25
<i>Zanthoxylum fagara</i>	Arbol	No	6	12
<i>Cassia bicapsularis</i>	Arbusto	Si	5	47
<i>Anistus ellipticus</i>	Arbol	No	4	4
<i>Phoradendron henslowii</i>	Parásito	No	3	3
<i>Scutia pauciflora</i>	Arbusto	No	2	13
<i>Tournefortia psilostachya</i>	Arbusto	No	2	3
<i>Castela galapageia</i>	Arbusto	No	1	1
<i>Cissus sicyoides</i>	Liana	No	1	7
<i>Opuntia insularis</i>	Arbusto	No	1	3
<i>Psidium galapageium</i>	Arbol	No	1	1

Cuadro 45 : Especies perennes encontradas en los 39 islotes de vegetación del transecto de colada en Alcedo 2.

Tipo morfológico	Especies pioneras			Especies no pioneras			Total		
	Nº Esp.	Frec.	N. Tot.	Nº Esp.	Frec.	N. Tot.	Nº Esp.	Frec.	N. Tot.
Arboles	2	69	374	4	13	42	6	32	416
Arbustos	3	32	120	5	11	85	8	19	205
Lianas	1	26	29	1	3	7	2	14	36
Parásitos				1	1	8	1	3	8
TOTAL	6	43	523	11	11	142	17	22	665

Nº Esp. : Número de especies

N. Tot. : Número total de individuos

Frec. : Frecuencia (número de islotes que contienen las especies, expresado en porcentaje)

Cuadro 46 : Especies pioneras y no pioneras por tipos morfológicos en los 39 islotes de vegetación en la colada de Alcedo 2.

## Vegetación en coladas de lava

Las plantas pioneras, a pesar de contar con un número menor de especies, presentan las mayores frecuencias y abundancias. Los árboles predominan claramente con valores de frecuencia y de abundancia dos veces superiores a los de los arbustos. Las lianas y el único parásito (*Phoradendron hens-louii*) juegan apenas un papel secundario en la fisonomía de la vegetación; sin embargo, es interesante observar que un parásito, es decir aquel que necesita una planta que lo acoja para su desarrollo, puede encontrarse en formaciones vegetales pioneras. La envoltura mucilaginosa y pegajosa de sus semillas permite que las aves las dispersen eficazmente a larga distancia.

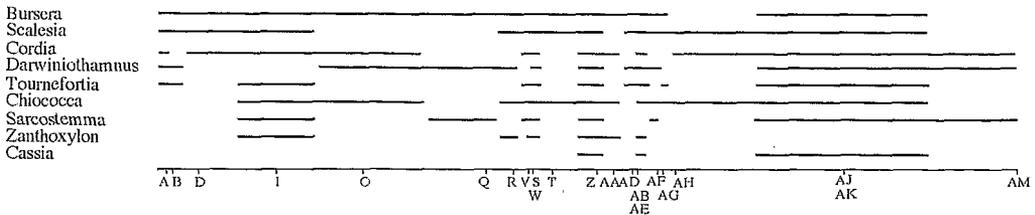


Gráfico 97: Repartición de las especies más frecuentes a lo largo del transecto

El gráfico 97 presenta un intento de análisis de la variación de la composición florística a lo largo del transecto. Para obtener una imagen clara, se establecieron criterios de elección de las especies y los islotes a tomarse en cuenta: las especies deben estar presentes por lo menos en 5 islotes y estos deben tener por lo menos 3 especies diferentes. La línea representativa de la presencia de una especie va mucho más allá del islote al que pertenece y abarca, de cada lado, la mitad de la distancia entre el islote señalado y el siguiente (y anterior). La mayor parte de las especies representadas se encuentran a todo lo largo del transecto y sólo las dos últimas muestran cierta restricción: *Zanthoxylum* no llega a los dos tercios del transecto mientras que *Cassia* aparece únicamente en la segunda mitad. Ambas son de semilla relativamente pesada que se dispersa probablemente gracias a las aves (endozoocoria); la primera, que no es una pionera, se localiza de preferencia en hondonadas y sus germinaciones parecen necesitar la sombra de plantas preexistentes; su ubicación en la primera parte del transecto y en la zona donde abundan las depresiones es normal. *Cassia* es una especie pionera de plena luz que puede instalarse en lugares menos favorables y su aparición en la parte más lejana del transecto está acorde con su comportamiento.

Las principales conclusiones derivadas de la interpretación de este transecto son:

- La instalación de islotes de vegetación y la dispersión de las semillas tienen lugar sin dificultad a distancias hasta del orden de los 400 m; a distancias superiores, la diseminación parece menos eficaz.
- En la primera parte del transecto, la instalación de los islotes de vegetación está más condicionada por los accidentes del terreno que por la distancia al filo de la colada.
- La aparente relación de cercanía entre los dos componentes de la cobertura vegetal, los islotes y *Jasminocereus*, sólo se debe a la proximidad de los sitios preferenciales de cada uno.
- No existe mayor diferencia de capacidad de dispersión entre especies pioneras y no pioneras.
- A pesar de tener menos efectivos, el componente arbustivo de los islotes de vegetación es más diversificado y más equilibrado que el componente arbóreo.
- Las poblaciones de especies arbustivas pioneras se encuentran ya en proceso de envejecimiento y serán eliminadas por falta de reclutamiento de germinaciones o de plantas de tamaño pequeño.
- *Scalesia* tiene una distribución de circunferencias que le permite mantenerse.
- *Bursera* presenta un fuerte déficit de germinaciones y de ejemplares pequeños; este desequilibrio, probablemente debido a la acción de los chivos, inducirá una disminución de la importancia de esta especie pionera.

## GENERALIZACIÓN DE LA NOCIÓN DE ISLOTE DE VEGETACIÓN

Cuando la cobertura vegetal se vuelve casi continua, los antiguos islotes de vegetación se distinguen de las zonas recientemente colonizadas por indicios tanto florísticos como fisonómicos. Los indicios considerados y su modo de representación en los gráficos 98 a 101 son los siguientes :

**A** - Densidad total de plantas. Se admite que las zonas con mayor densidad de vegetación corresponden a aquellas con presencia más antigua de una cobertura vegetal y que las partes con menor densidad de vegetación son las colonizadas más recientemente. Los datos utilizados son el número de plantas por fajas de 5 x 2 m (de 10 x 2 m en el transecto Floreana 1) y, a fin de amortiguar variaciones y destacar las zonas de mayor densidad, se calcularon los promedios móviles de 5 datos ; el valor encontrado se atribuyó a la faja central del grupo de fajas utilizado para el cálculo. En el caso del transecto Cristóbal 3, el número de plantas no toma en cuenta las herbáceas pioneras como *Bulbostylis hirtella*, *Cyperus andersonii* ni las gramíneas.

**B** - Circunferencia de árboles. Los antiguos islotes de vegetación deben tener árboles más grandes que las zonas entre islotes en donde la vegetación apareció más tarde. Se utilizaron igualmente promedios móviles de 5 datos tanto para las circunferencias de los árboles como para las distancias a las cuales se encuentran. En la mayoría de los casos, *Bursera* tiene efectivos suficientes para este cálculo ; en los transectos de San Cristóbal, esta especie no es tan abundante por lo que en Cristóbal 3, hubo que utilizar las alturas de *Croton* ; en Cristóbal 5, el cálculo fue realizado con *Piscidia* ; en Cristóbal 7, fue necesario, para tener un número suficiente de árboles, agrupar *Bursera* y *Piscidia*. En el transecto Floreana 4, la reducida densidad de árboles no permitió obtener una información precisa de este indicio.

**C** - Presencia de árboles grandes. Este indicio está incluido en el anterior pero proporciona una información puntual más precisa. Para su representación, no fue necesario recurrir a los promedios móviles lo que permitió una identificación más fina de las zonas de concentración de un estrato arbóreo desarrollado. En el caso de este indicio, se utilizaron también las especies mencionadas anteriormente ; las circunferencias de todos los árboles presentes en la parte considerada de los transectos fueron clasificadas en orden creciente correspondiendo el primer tercio de de árboles con las mayores circunferencias al grupo de los árboles grandes ; en el caso de *Croton* (transecto Cristóbal 3), los ejemplares grandes son aquellos que superan los 2 m de altura (clase 3).

**D** - Número total de especies. En los islotes de vegetación, las condiciones ambientales y la edad de la cobertura vegetal permiten una mayor diversificación de la composición florística ; las zonas entre islotes, colonizadas posteriormente, tienen únicamente un reducido número de plantas estrictamente pioneras. Los números de especies en fajas de 5 x 2 m (10 x 2 m en Floreana 1) fueron tabulados y representados de la misma manera que los números totales de plantas (indicio A).

**E** - Porcentaje de plantas no pioneras. Es un indicio complementario del anterior que busca destacar las zonas preferenciales de las especies pioneras (antiguos espacios entre islotes) y de las menos especializadas (espacios correspondientes a los antiguos islotes). La suma de las plantas que pertenecen a especies no estrictamente pioneras es expresada como un porcentaje del número total de plantas en cada faja de 5 x 2 m (o 10 x 2 m) y fue representada del mismo modo que los indicios A y D.

Para cada indicio, se ubican visualmente las zonas de acumulación de sus valores máximos y la suma de la presencia de los diversos indicios fue representada mediante una línea de espesor variable : 0 ó 1 indicio, sin línea ; 2 indicios, línea delgada ; 3 indicios, línea triple ; 4 indicios, línea de 5 puntos ; 5 indicios, línea de 7 puntos.

## Vegetación en coladas de lava

En los otros sitios levantados — partes más altas de Alcedo, coladas de San Cristóbal y Floreana — se buscaron igualmente tales indicios. En Floreana, hubo que descartar los transectos 2 y 3 por su heterogeneidad debida a frentes pioneros y a cambios de terreno. En San Cristóbal, el análisis sólo pudo realizarse en porciones de transectos en el mismo tipo de lava. Los levantamientos en Bahía Borrero no son lineales por lo que no se prestaban para esta investigación.

PARTES ALTAS DE ALCEDO (gráfico 98)

El transecto Alcedo 5 no permitió la búsqueda de islotes antiguos ya que los levantamientos no fueron realizados de manera continua.

La distribución de los números totales de plantas en los transectos Alcedo 3 y 4 muestra gran variación (ver gráficos 66 y 67). La aplicación del promedio móvil (gráfico 98, A) permite distinguir claramente varias zonas de fuertes densidades, observándose también que la importancia de los picos

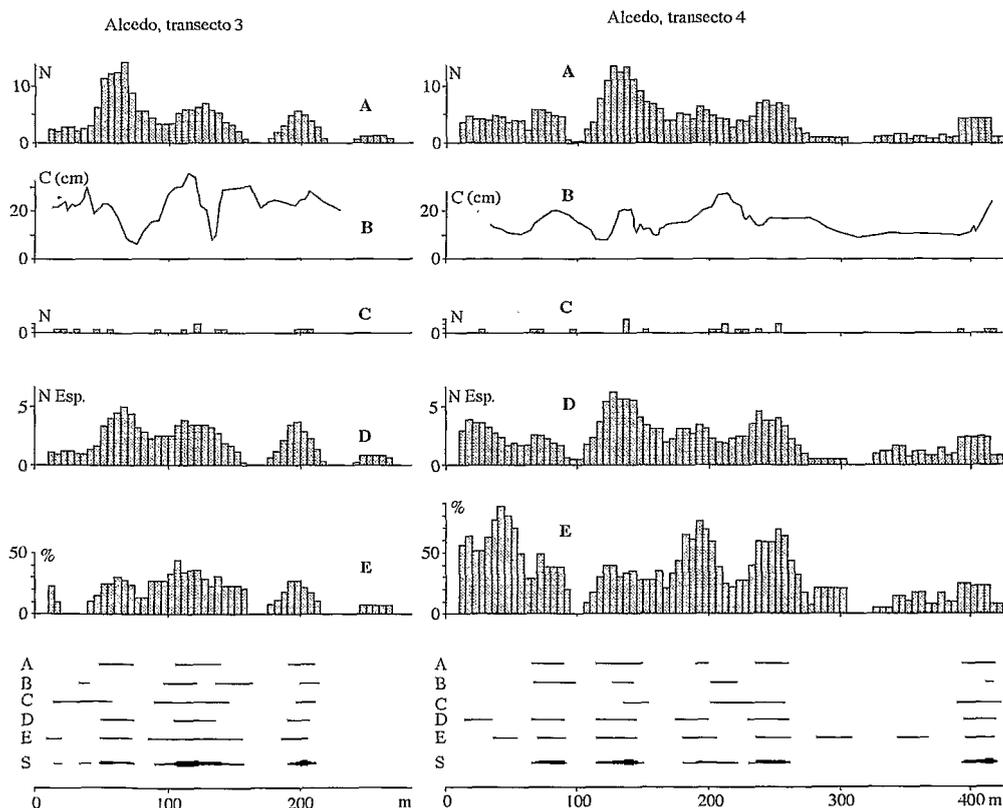


Gráfico 98: Alcedo, colada; indicios de la persistencia de los islotes de vegetación en dos transectos

A = densidad total (número de plantas en fajas de 5 x 2 m; promedio móvil de 5 datos)

B = circunferencia de *Bursera* (promedio móvil de 5 datos)

C = presencia de árboles grandes de *Bursera* (número de árboles en fajas de 5 x 2 m)

D = número total de especies en fajas de 5 x 2 m (promedio móvil de 5 datos)

E = porcentaje de especies no pioneras (promedio móvil de 5 datos)

S = zonas de mayor acumulación de indicios, el grosor de la línea representa el número de indicios

de densidad va disminuyendo con la distancia al filo de la colada. Los indicios B y C no siempre son concomitantes ; esto se debe tanto a deformaciones de la curva B por el uso de promedios móviles en ambas coordenadas como a la posible presencia conjunta de árboles de varios tamaños. En muchos casos, el número de especies y el porcentaje de especies no pioneras varían en el mismo sentido ; aunque no tenga relación con el propósito de este capítulo, se puede anotar que el número de especies no cambia radicalmente entre Alcedo 3 y 4, pero que el porcentaje de especies no pioneras experimenta una fuerte elevación de un transecto al siguiente.

La suma de indicios permite distinguir 3 remanentes de islotes en Alcedo 3, y 4 ó 5 en Alcedo 4 ; en ambos casos, hay que anotar que el islote más alejado del filo de la colada tiene los 5 indicios mientras que los demás pueden tener un número menor. El tamaño de los islotes definidos por la acumulación de indicios no concuerda con la realidad ya que el uso de promedios móviles amplía artificialmente la distancia de repercusión de las fajas con valores elevados ; sin embargo, es notable la longitud del islote de 100 a 150 m de Alcedo 3, tratándose probablemente de la agrupación natural por crecimiento de dos islotes distintos.

#### TRANSECTOS DE FLOREANA (gráficos 99 y 100)

El transecto Floreana 1 (gráfico 99) atraviesa toda la colada, es decir que sus dos extremos repre-

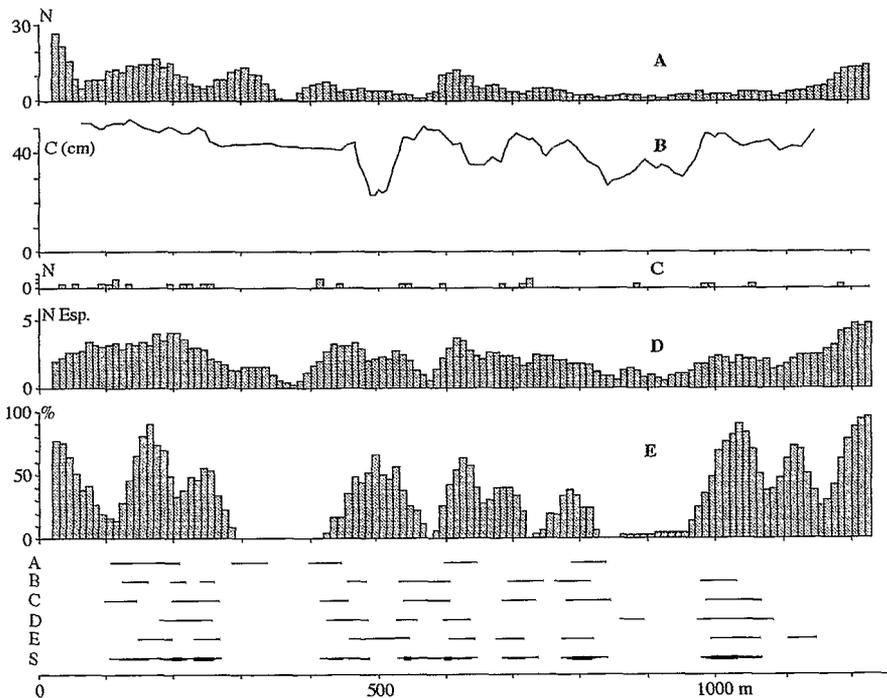


Gráfico 99: Floreana, transecto 1 ; indicios de la persistencia de los islotes de vegetación

A = Densidad total (número de plantas en fajas de 5 x 2 m, promedio móvil de 5 datos)

B = Circunferencia de *Bursera* (promedio móvil de 5 datos)

C = Presencia de árboles grandes de *Bursera* (número de árboles en fajas de 5 x 2 m)

D = Número de especies en fajas de 5 x 2 m (promedio móvil de 5 datos)

E = Porcentaje de especies no pioneras (promedio móvil de 5 datos)

En el último bloque se señalan las zonas de mayor acumulación de indicios y el espesor de la línea S indica la suma (entre 2 y 4) de los indicios presentes en un mismo lugar.

## Vegetación en coladas de lava

sentan zonas de contacto con terrenos antiguos. Se ven contrastes aún fuertes entre todos los indicios, pero en muchos casos estos no se sobreponen. Uno de los picos de densidad se debe a la abundancia de *Lecocarpus* en un frente pionero interno (alrededor de los 300 m), sin observarse en tal zona indicio adicional alguno. A partir de los 800 m de distancia, las variaciones de densidad no son suficientemente marcadas como para poder distinguir zonas contrastadas. Por el gran número de *Bursera* en el transecto, las variaciones de la circunferencia promedio y la presencia de árboles grandes proporcionan información útil; además, en muchos casos concuerdan los dos indicios. El porcentaje de especies no pioneras varía considerablemente y es fácil distinguir las zonas de relativa acumulación; no ocurre igual con el número total de especies en cuyo caso la interpretación de las zonas de valores mayores es frecuentemente ambigua.

Descartando los dos filos de la colada, la suma de los indicios revelaría 5 remanentes de islotes de vegetación con 4 ó 5 indicios; el único punto en donde se encuentran reunidos los 5 indicios corresponde al centro de la colada, a igual distancia de los dos filos (alrededor de 600 m). Las dos amplias zonas sin rastros de islotes antiguos, de los 300 a los 400 m y de los 800 a cerca de los 1.000 m, pueden caracterizarse por la presencia de rocas en bloques grandes.

En el transecto Floreana 4 (gráfico 100), las variaciones de densidad son comparables a las observadas en Floreana 1; la escasa densidad de *Bursera* (u otras especies arbóreas) no permite obtener

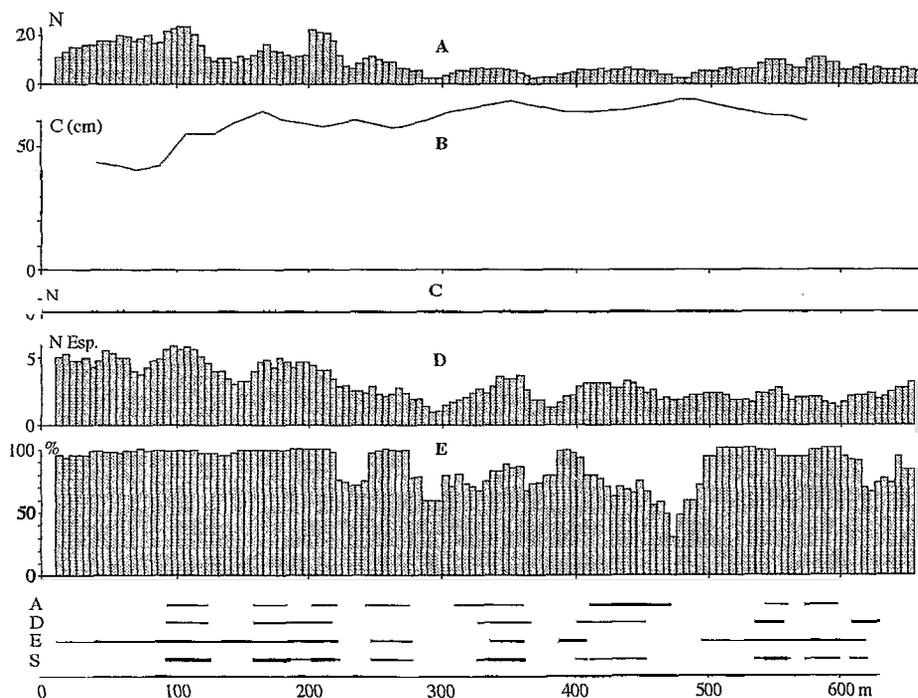


Gráfico 100 : Floreana, transecto 4 ; indicios de la persistencia de los islotes de vegetación

A = Densidad total (número de plantas en fajas de 5 x 2 m, promedio móvil de 5 datos)

B = Circunferencia de *Bursera* (promedio móvil de 5 datos)

C = Presencia de árboles grandes de *Bursera* (número de árboles en fajas de 5 x 2 m)

D = Número de especies en fajas de 5 x 2 m (promedio móvil de 5 datos)

E = Porcentaje de especies no pioneras (promedio móvil de 5 datos)

En el último bloque se señalan las zonas de mayor acumulación de indicios y el espesor de la línea S indica la suma (entre 2 y 3) de los indicios presentes en un mismo lugar. Los indicios B y C no fueron representados ya que no mostraban variaciones significativas.

indicaciones de los indicios B y C ; el fuerte predominio de las especies no pioneras deja únicamente pequeños espacios con cierta proporción de especies pioneras y el número total de especies muestra variaciones más o menos marcadas. Se utilizaron sólo tres indicios para establecer la suma, por lo que los islotes no fueron identificados con la misma certeza que en los transectos mencionados anteriormente.

Un ensayo en los 200 primeros metros del transecto Floreana 3 no arrojó datos significativos por la escasez de árboles y las pocas variaciones de los demás indicios.

**TRANSECTOS DE SAN CRISTOBAL (gráfico 101)**

Se trata de fragmentos de transectos escogidos en tramos con substratos homogéneos ; dos casos ilustrados, Cristóbal 3 y 5, se ubican en lava de tipo B y Cristóbal 7 en lava de tipo A. A diferencia de los dos sitios anteriores que presentan una lava « aa », en los transectos de San Cristóbal se trata

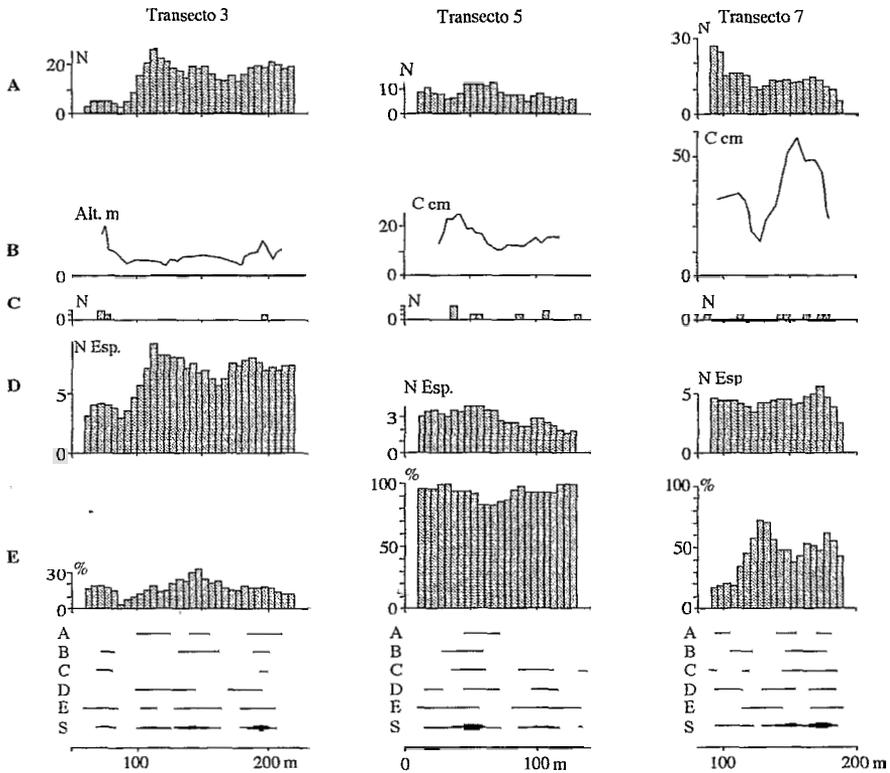
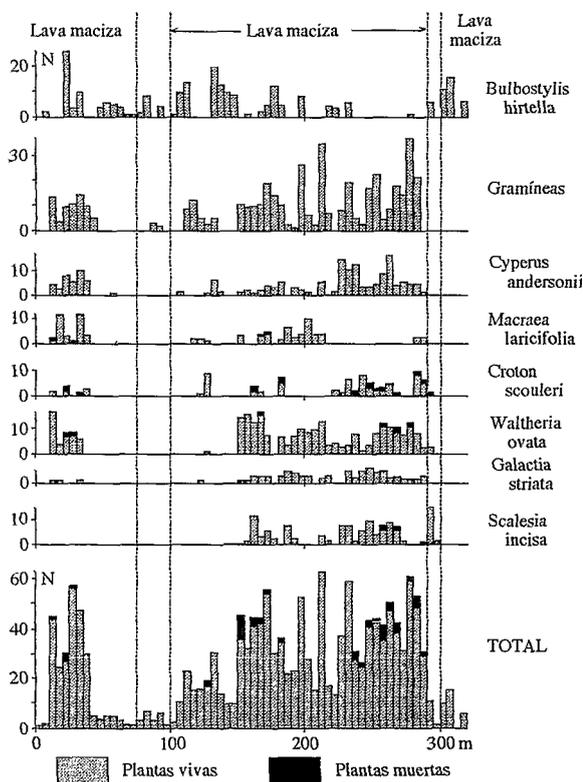


Gráfico 101 : San Cristóbal, 3 transectos; indicios de la persistencia de los islotes de vegetación  
 A = Densidad total (número de plantas en fajas de 5 x 2 m, promedio móvil de 5 datos  
 -sin las herbáceas pioneras en el transecto 3  
 B = **Transecto 3 : alturas de Croton (m) ; Transecto 5 : circunferencia de Piscidia (cm)**  
 Transecto 7 : circunferencia de Piscidia y Bursera (cm)  
 - todos los datos son promedios móviles de 5 valores  
 C = **Transecto 3 : presencia de Croton de más de 2 m de alto** Transecto 5 y 7 : presencia  
 de árboles grandes de Bursera  
 - número de árboles en fajas de 5 x 2 metros árboles  
 D = Número de especies en fajas de 5 x 2 m (promedio móvil de 5 datos)  
 E = Porcentaje de especies no pioneras (promedio móvil de 5 datos)  
 En el último bloque se señalan las zonas de mayor acumulación de indicios y el espesor de la línea S indica la suma  
 (entre 2 y 5) de los indicios presentes en un mismo lugar. Las distancias indicadas son las del transecto entero.

## Vegetación en coladas de lava

de lavas "pahohoe" en donde no se pudieron ver islotes de vegetación salvo en manchas de lavas antiguas rodeadas por lavas recientes.



En el caso de *Bulbostylis*, *Cyperus* y gramíneas, no se distinguieron las plantas muertas de las vivas

Gráfico 102 : San Cristóbal, transecto 3 - distribución de las principales especies. Substrato de lava maciza con dos estrechas zonas de lava escoriácea

N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

cha del gráfico 101. La repartición de los diferentes indicios es bastante confusa, no quedando ningún punto del transecto sin indicio y teniendo gran parte del tramo representado dos o más indicios. Entre los 160 y 180 m, se localiza una zona con acumulación de hasta 5 indicios, correspondiente al único remanente certero de islote en este transecto.

En base al análisis de los transectos presentados se puede presumir que :

- La colonización de las coladas de lava por parte de los islotes de vegetación es un fenómeno regular ; en formaciones vegetales ya desarrolladas, es posible detectar indicios de su presencia.
- Este mecanismo no es propio de los terrenos con relieves muy acentuados ; aunque el contraste entre antiguos islotes y la vegetación inter-islotes es más marcado en Alcedo (lava « aa » con relieves importantes), existen claros indicios de tales islotes en terrenos de relieve menor como Floreana (lava « aa » con relieve mucho menos contrastado) e inclusive en terrenos sin relieve notable como San Cristóbal (lava « pahohoe » prácticamente plana).

El gráfico 102 representa la totalidad del transecto Cristóbal 3 ; se analizó la zona de lava maciza entre 100 y 290 m de distancia a fin de buscar remanentes de islotes de vegetación (gráfico 101, columna de la izquierda). En este transecto, la ausencia de especies arbóreas fue compensada utilizando, para el cálculo de los indicios B y C, los abundantes ejemplares de *Croton*. Sin embargo, de las 4 zonas identificadas, sólo dos presentan 4 indicios.

En el transecto Cristóbal 5 (representado en su totalidad en el gráfico 61), se usó el tramo de lava B de 0 a 140 m de distancia (columna central del gráfico 101). Se identificó la presencia de al menos un antiguo islote de vegetación, alrededor de los 50 m de distancia, con una suma de 5 indicios en su parte central ; este remanente de islote está ubicado más cerca del frente pionero (distancia 0) que de la lava A más antigua (a partir de los 140 m de distancia).

Del transecto Cristóbal 7 (representado en su totalidad en el gráfico 62), se seleccionó el tramo de lava de tipo A entre los 80 y 200 m y los resultados constan en la columna derecha

- El mayor contraste entre los antiguos islotes y la cobertura vegetal inter-islotes se presenta lejos del filo de la colada ; como no existe mayor diferencia de composición florística entre los islotes levantados en el transecto ancho de Alcedo, se puede admitir que la vegetación de relleno entre los islotes varía con la distancia al filo de la colada, con proporciones altas de especies no especializadas cerca del filo y elevados porcentajes de especies pioneras lejos del mismo.
- Los remanentes de islotes así identificados pueden parecer de dimensiones mayores que los islotes actuales levantados ; el modo de cálculo es en parte responsable de dicha impresión aunque también se observó un caso de probable coalescencia de islotes.

### INFLUENCIA DE LA COLADA EN LOS TERRENOS ANTIGUOS.

En un mismo transecto, la vegetación de los terrenos antiguos varía esencialmente por las condiciones edáficas y las causas más frecuentes de variación son la pendiente y la presencia/ausencia de rocas superficiales (por ejemplo, abundancia de *Lantana peduncularis* en los sitios rocosos en plena luz).

### COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DENSIDAD

En Alcedo, se observó una franja de vegetación más mesófila a todo lo largo del pie de la colada que a cierta distancia de la misma. Los histogramas del gráfico 103 presentan el detalle de la distribución de las especies en los 40 primeros metros de tres transectos en los terrenos antiguos ; el pie de la colada está ubicado en el punto 0 del transecto y las densidades corresponden a fajas de 2 x 2 m ; los transectos enteros están representados en los gráficos 104, 105 y 106. No todas las especies reaccionan de la misma manera a proximidad de la colada y además las reacciones pueden variar de un transecto a otro ; analizando algunas especies que tienen efectivos suficientes se puede mencionar :

- *Abutilon*, *Bursera*, *Cordia*, *Croton*, *Psidium*, *Sida* sp y *Waltheria* son poco abundantes cerca de la colada y más frecuentes a distancias superiores a los 10 m.
- En dos transectos, *Zanthoxylum* tiene una mayor densidad cerca de la colada.
- *Plumbago* y *Tournefortia psilostachya* son más abundantes cerca de la colada en los transectos de baja altitud y más abundantes lejos de la misma a altitudes mayores.

El primer grupo incluye especies pioneras o heliófilas (con la excepción de *Psidium*) que no prosperan en formaciones boscosas cerradas. En cuanto a *Zanthoxylum*, es una especie bastante oportunista que busca buenas condiciones de humedad y que se encuentra preferentemente en hondonadas o a la sombra de otras especies arbóreas. El tercer grupo corresponde a especies del sotobosque que, en condiciones climáticas secas, buscan sitios protegidos.

Poniendo como límite (más o menos arbitrario) de influencia de la colada la distancia de 10 m se realizaron los conteos presentados en el cuadro 47.

## Vegetación en coladas de lava

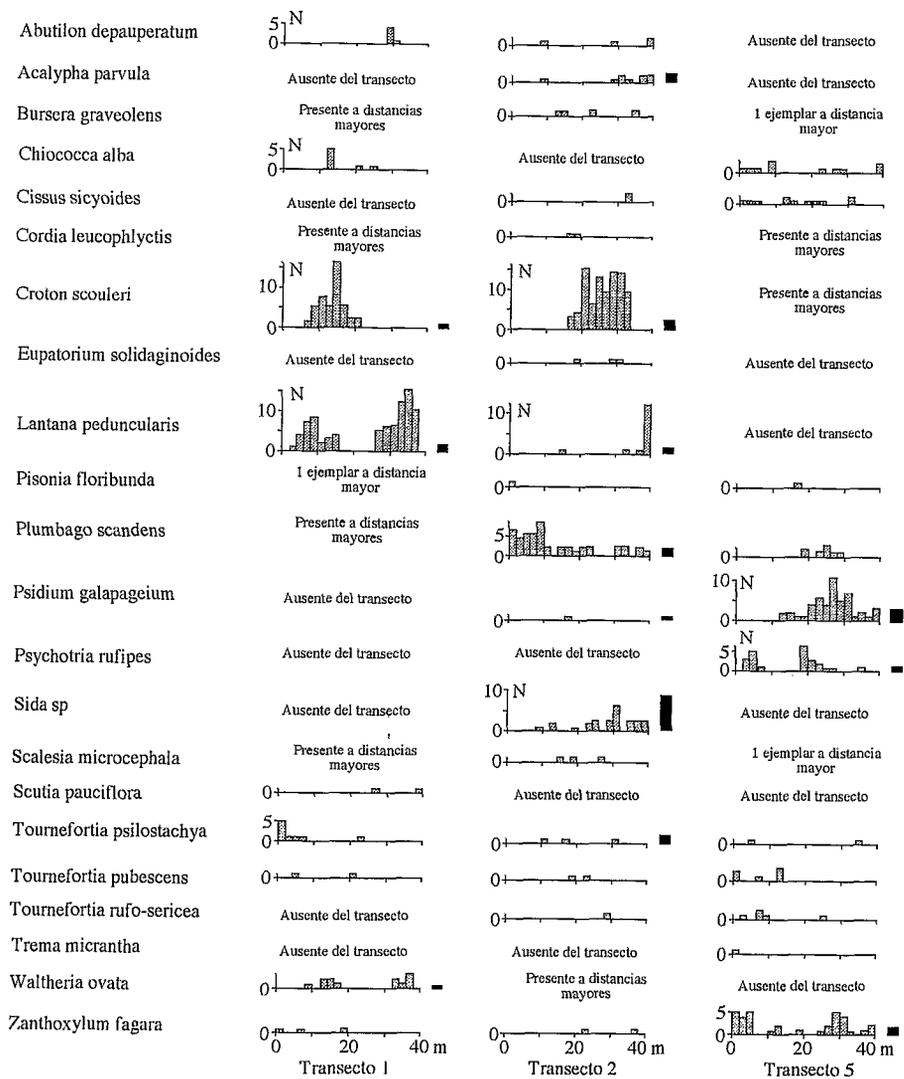


Gráfico 103 : Alcedo, terrenos antiguos ; distribución de las especies en los 40 primeros metros al contacto de la colada

N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

Los rectángulos negros a la derecha de los histogramas representan, cuando fue posible calcularla, la densidad promedio en todo el transecto

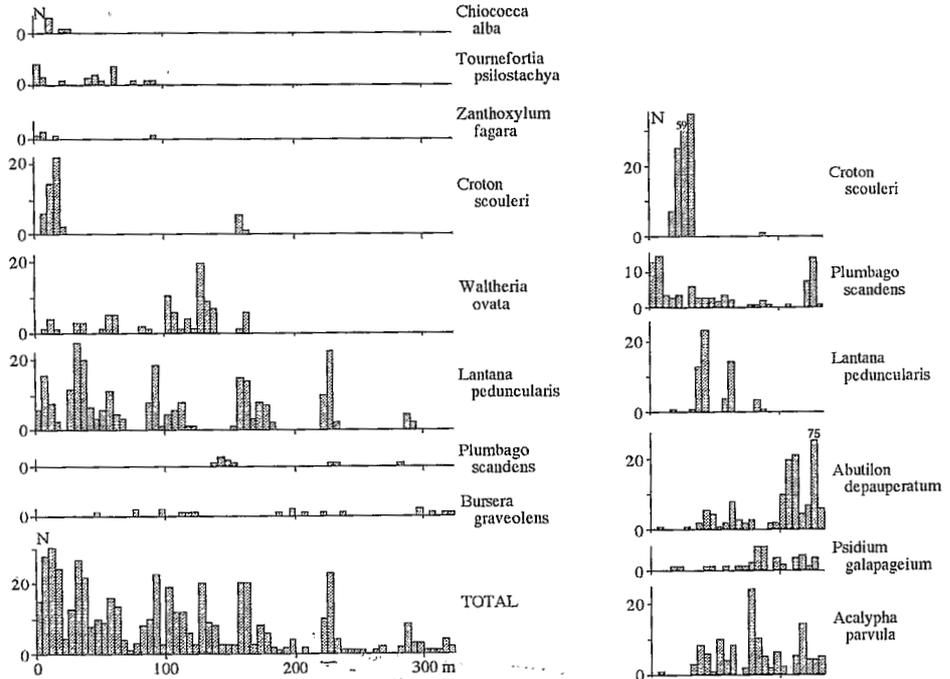


Gráfico 104 : Alcedo, transecto 1, terreno antiguo ; distribución de las principales especies  
N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

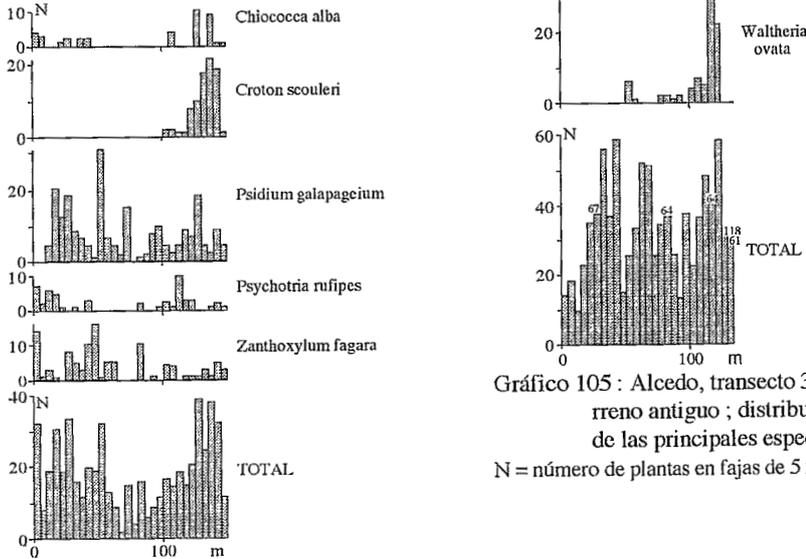


Gráfico 105 : Alcedo, transecto 3, terreno antiguo ; distribución de las principales especies  
N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

Gráfico 106 : Alcedo, transecto 5, terreno antiguo ; distribución de las principales especies  
N = número de plantas en fajas de 5 x 2 m

## Vegetación en coladas de lava

Especie	Transecto 1			Transecto 3			Transecto 5		
	N. T.	N.T./10	N.10	N. T.	N.T./10	N.10	N. T.	N.T./10	N.10
Abutilon	12	0,4	0	180	13,3	1	ausente del transecto		
Bursera	19	0,6	0	10	0,7	0	1	0,1	0
Chiococca	7	0,2	0	ausente del transecto			39	2,6	6
Cissus	ausente del transecto			9	0,7	0	15	1,0	3
Cordia	5	0,2	0	9	0,7	0	8	0,5	0
Croton	49	1,5	6	127	9,4	0	84	5,6	0
Lantana	241	7,4	20	61	4,5	0	ausente del transecto		
Pisonia	1	0,1	0	5	0,4	1	1	0,1	0
Plumbago	10	0,3	0	90	6,7	28	16	1,1	0
Psidium	ausente del transecto			36	2,7	0	210	14,0	0
Psychotria	ausente del transecto			ausente del transecto			51	3,4	9
Scalesia	32	1,0	0	3	0,2	0	1	0,1	0
T. psilostachya	23	0,7	8	149	11,0	0	3	0,2	1
T. pubescens	4	0,1	1	10	0,7	0	8	0,5	3
T. rufo-sericea	ausente del transecto			3	0,2	0	27	1,8	4
Waltheria	92	2,8	1	89	6,6	0	ausente del transecto		
Zanthoxylum	5	0,2	2	16	1,2	0	104	9,3	14

N.T. : número total en el transecto N.T./10 : número promedio de plantas en 10 metros

N.10 : número de ejemplares en los 10 primeros metros.

Cuadro 47 : Número de plantas por especies en todo el transecto de terrenos antiguos y en los 10 primeros metros (ancho de la faja = 2 metros).

Para comparar el número de plantas por especie en la primera faja de 10 m (N. 10) con la densidad promedio en todo el transecto reducido a 10 m (número total x 10 / longitud total del transecto) se elaboró el cuadro sintético 48.

El grupo A comprende especies mayormente desfavorecidas por la cercanía de la colada. *Waltheria ovata* y *Scalesia microcephala* son especies pioneras abundantes en la colada y, en los terrenos antiguos, se encuentran restringidas a zonas con plena luz, a formaciones vegetales abiertas o a terrenos rocosos. Su ausencia en los primeros metros cerca del pie de la colada indica que en ese sitio no se presentan tales condiciones. *Abutilon depauperatum* es una herbácea o subfruticosa del sotobosque perturbado; su abundancia parece estar ligada a la presencia de animales herbívoros (chivos y tal vez tortugas) que podría favorecer a esta especie por la diseminación de las semillas, la perturbación mediante pastoreo y al aumento del contenido de nitrógeno del suelo; ninguna de estas hipótesis fue comprobada, sólo se observó que *Abutilon* (al igual otras malváceas y probablemente *Acalypha*) es más abundante en las zonas con mayor densidad de chivos. La presencia de *Psidium galapageium* en este grupo no puede explicarse de manera satisfactoria.

Las especies del grupo B muestran densidades mayores cerca de la colada que en terrenos antiguos alejados de ella; tal comportamiento sólo es claro en el transecto 5 y corresponde, en la mayor parte de los casos, a especies ausentes de los transectos levantados a menores altitudes, lo que significa que cuando las condiciones climáticas generales permiten la aparición, en los terrenos antiguos, de especies mesófilas, estas se localizan de preferencia cerca del pie de la colada. Esto implicaría que las condiciones ambientales son más clementes cerca de la colada que a distancias mayores. Las especies que conforman este grupo son esencialmente especies forestales del sotobosque que, en la colada, no tienen sino densidades reducidas en la colada.

Especie	Transecto 1	Transecto 3	Transecto 5
<u>Grupo A</u>			
Waltheria	-	-	A
Psidium	A	-	-
Scalesia	-	?	?
Abutilon	?	-	A
<u>Grupo B</u>			
Psychotria	A	A	+
Chiococca	?	A	+
T. rufo-sericea	A	?	+
Cissus	A	?	+
T. pubescens	?	?	+
<u>Grupo C</u>			
Croton	+	-	-
Lantana	+	-	A
Plumbago	?	+	-
T. psilostachya	+	-	?
Zanthoxylum	+	-	+
<u>Grupo D</u>			
Bursera	?	?	?
Cordia	?	?	?
Pisonia	?	?	?

A : especie ausente del transecto

+ : especie mas abundante cerca de la colada que en el promedio del transecto

- : especie menos abundante cerca de la colada que en el promedio del transecto

? : especie con efectivos demasiado bajos para poder comparar las densidades

Cuadro 48 : Comparación, por especie, de las densidades promedio y en los 10 primeros metros de terrenos antiguos.

El grupo C reúne las especies de comportamientos diferentes según la altitud. Las cuatro primeras de la lista, *Croton scouleri*, *Lantana peduncularis*, *Plumbago scandens* y *Tournefortia psilostachya* son más abundantes cerca de la colada en los transectos de baja altitud baja, mientras que a altitudes mayores, se observa el comportamiento inverso, es decir densidades mayores lejos de la colada. En las condiciones secas propias de las altitudes bajas, estas especies requieren, para instalarse, del ambiente más favorable ofrecido por el pie de la colada ; a altitudes mayores, pueden satisfacer sus necesidades lejos de la colada y ser reemplazadas cerca de ella por las especies del grupo B. *Croton* y *Lantana* alcanzan ciertas densidades en sitios abiertos y relativamente secos mientras que *Plumbago* y *T. psilostachya* son propias del sotobosque pero están presentes en condiciones más secas que las especies del grupo B. El comportamiento variable de *Zanthoxylum fagara* es sorprendente ya que esta especie debería, de acuerdo a las observaciones de campo, encontrarse en el grupo B y, salvo que se trate de un error en el muestreo, no se puede explicar su distribución observada en el transecto 3.

En el grupo D, constan especies que, por sus bajas densidades o la reducida diferencia entre las densidades cerca de la colada y en todo el transecto, no pueden ser incluidas en los grupos anteriores. Por las observaciones de campo y las ligeras tendencias detectadas, se presume que mediante muestreos más amplios se podrían clasificar a *Bursera graveolens* y *Cordia leucophlyctis* en el grupo A, y *Pisonia floribunda* en el grupo B. Aumentando progresivamente el largo de la faja hasta 20 m, se ob-

serva la paulatina disminución de las diferencias entre las densidades, lo que impide la reclasificación de alguna especie del grupo D.

### ALTURAS

El tamaño de las plantas también parece ser afectado por la cercanía de la colada. Pocas especies se prestaron a una comparación de las alturas entre los 10 primeros metros y el resto del transecto ; para ello, deben tener efectivos suficientes en el primer tramo y poder abarcar varias clases de altura (por ejemplo *Lantana* y *Plumbago* tendrían números suficientes de plantas suficientes pero sólo excepcionalmente crecen más allá de la clase 0). Dejando de lado las germinaciones y tomando, en el caso de las especies escogidas, los tamaños en la faja de 10 m así como en todo el transecto, se elaboró el cuadro 49. El gráfico 107 ilustra la repartición de las mismas especies en clases de altura ; en el cuadro, los datos corresponden a números de plantas, mientras que en los histogramas, esas cifras fueron convertidos a décimas para cada sitio a fin de facilitar la comparación.

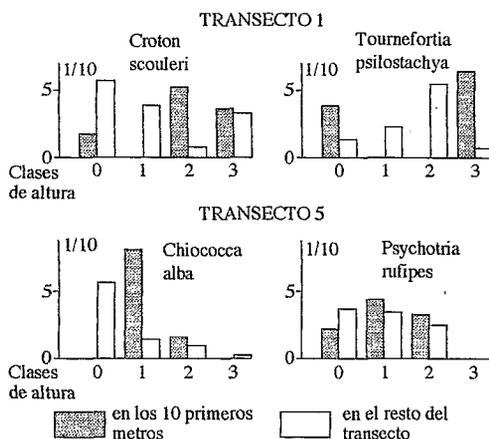


Gráfico 107 : Alcedo, terrenos antiguos - Repartición de los arbustos en clases de circunferencia cerca de la colada y en el resto del transecto

Clases de tamaño	En los 10 primeros metros				En todo el transecto			
	0	1	2	3	0	1	2	3
Transecto 1								
Croton	1	0	3	2	15	1	5	10
T. psilostachya	3	0	0	5	5	3	7	6
Transecto 5								
Chiococca	0	5	1	0	24	10	4	1
Psychotria	2	4	3	0	18	19	14	0

Cuadro 49 : Número de plantas por clases de altura en los 10 primeros metros y en todo el transecto

Los datos del cuadro 49 así como los histogramas del gráfico 107 muestran, en tres casos, diferencias importantes en la repartición de las plantas por clases de altura : en los 10 primeros metros, la mayor cantidad de individuos se encuentra siempre en clases superiores a las correspondientes a los números máximos de plantas del resto del transecto o del transecto entero. Únicamente en el caso de *Psychotria* las diferencias no son tan marcadas.

Atribuyendo a cada clase de tamaño el valor de su centro, es decir 0,25 a la clase 0, 0,75 a la clase 1, 1,5 a la clase 2 y el valor arbitrario de 2,5 a la clase 3, se pueden calcular las alturas promedio de las plantas tales como constan en el cuadro 50.

Las diferencias de altura varían de 0,1 a 0,5 m y la cercanía de la colada corresponde a un incremento en la altura promedio de estas especies en un 12 a 45 %.

	10 primeros metros		En el resto		Difer. %
	Número	Altura	Número	Altura	
Transecto 1					
Croton	6	1,6	25	1,1	45
T. psilostachya	8	1,7	13	1,2	42
Transecto 5					
Chiocococa	6	0,9	33	0,5	44
Psychotria	9	0,9	42	0,8	12

Cuadro 50 : Alturas promedio en los 10 primeros metros y en el resto del transecto.

En resumen, una franja de terrenos antiguos cercana al pie de la colada tiene una fisonomía original, debida a diferencias relativas, tanto en el número de especies xerófilas o pioneras como en la abundancia de especies mesófilas y en el incremento de la altura de algunas especies arbustivas.

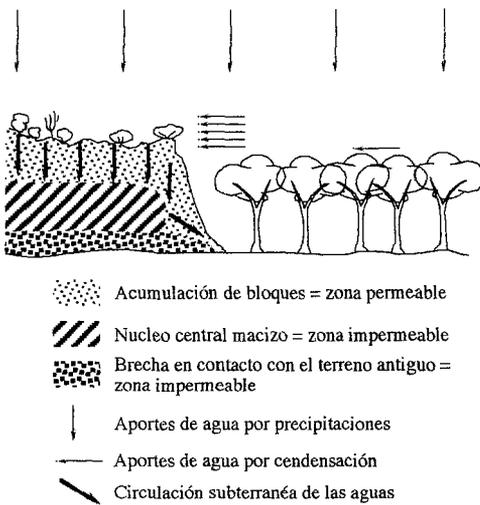


Gráfico 108 : Circulación de las aguas cerca del filo de la colada (esquema hipotético)

llegar a él, lo rodearía para encontrar, en el basamento de la colada, la brecha impermeable constituida al momento de la erupción. En este nivel, las aguas pueden desplazarse siguiendo la pendiente general del terreno y salir lateralmente de la colada humedeciendo de esta manera la franja de terreno antiguo contigua.

En los otros sitios de investigación, no se detectó este fenómeno, tal vez por la escasa diferencia de altitud entre los terrenos antiguos y la colada.

## CONCLUSIONES RESUMIDAS

A más de cambios debidos a diferencias de substrato a lo largo de un transecto, se observaron variaciones tanto florísticas como fisonómicas de la cobertura vegetal :

Todas las diferencias observadas tienden a atribuir a los primeros metros cercanos al pie de la colada, condiciones ambientales más favorables que a terrenos más alejados, particularmente en lo que a condiciones hídricas se refiere. El gráfico 108 ilustra la hipótesis planteada para explicar tal exceso de humedad al pie de la colada : toda la zona recibe agua en forma de lluvia y de condensación de humedad atmosférica ; la colada y los terrenos antiguos reciben igual cantidad de lluvia ; por su relieve por encima de los terrenos antiguos y su rugosidad más marcada, la colada es más apta para condensar la humedad atmosférica. Estando los primeros metros de espesor de la colada conformados por apilamientos de bloques, no tienen una significativa capacidad de retención del agua y la mayor parte se infiltra a grandes profundidades ; si admitimos, concordando con Simkin (1984), la existencia de un núcleo central macizo e impermeable, el agua infiltrada, al

## Vegetación en coladas de lava

- El relieve, cuando es suficientemente marcado, favorece la instalación de plantas en sitios expuestos a los vientos húmedos, o en hondonadas, mientras que zonas protegidas de estos vientos no tienen cobertura vegetal.
- El contacto entre la cobertura vegetal y terrenos desnudos está constituido por un frente pionero pobre en especies, en donde están ausentes las especies arbóreas, son escasas las arbustivas y abundantes las herbáceas.
- El mecanismo de invasión de la colada mediante manchas aisladas de vegetación parece un fenómeno difundido en todo tipo de lava y a cualquiera de las altitudes investigadas. Tales manchas, claramente aisladas en un inicio, pueden aún distinguirse cuando la cobertura vegetal se torna más continua.
- Cuando la colada de lava alcanza altitudes suficientes por encima de los terrenos antiguos, se puede detectar una influencia en la composición florística y en la fisonomía de la vegetación de los terrenos antiguos cercanos al pie de la colada.

## CONDICIONES AMBIENTALES

Los principales factores ambientales naturales que influyen en la distribución y el desarrollo de las plantas son el clima y el suelo. En este capítulo, se analizan estos dos factores y, para finalizar, se describen más detalladamente los sitios específicos ocupados por las plantas.

### CLIMA

Entre las variables del clima, las precipitaciones representan el limitante más drástico para la instalación y el desarrollo de una cobertura vegetal en el archipiélago. La temperatura no fluctúa hasta extremos que representarían condiciones adversas para la vegetación; la insolación, aunque variable entre las costas soleadas y las vertientes expuestas a la humedad y nubladas, no llega a valores limitantes. La humedad, con dos componentes, las precipitaciones y la humedad atmosférica, muestra una zonificación bien marcada, fielmente reflejada en la distribución de las principales formaciones vegetales (Huttel, 1986). Al ser las estaciones pluviométricas (que proveen únicamente datos sobre las lluvias) más numerosas que las estaciones climatológicas (que proporcionan datos adicionales y, entre otros, de humedad atmosférica), el siguiente análisis tratará solamente de las lluvias; existe por cierto una estrecha relación entre estos dos parámetros.

La observación de las series pluviométricas revela una muy fuerte variabilidad interanual. Después de exponer las distribuciones observadas, trataremos de analizar las ocurrencias de años anormales con precipitaciones elevadas que implican condiciones más favorables para la instalación de la vegetación en las coladas de lava.

### DATOS PLUVIOMÉTRICOS EXISTENTES

Las estaciones de observación climatológica o pluviométrica en el archipiélago son parte de la red nacional manejada por el Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI). De los 20 puestos de observación que constan en el registro del instituto, sólo 18 tienen coordenadas; su distribución geográfica se presenta en el mapa del gráfico 109. Sin embargo, los registros de esa institución sólo contienen datos de 14 puestos; los demás nunca funcionaron o fueron instalados por científicos que no entregaron sus datos al INAMHI.

En su gran mayoría, los puestos no son muy antiguos y fueron instalados en 1964; el más antiguo funciona desde 1950 y el más reciente desde 1971.

Además, estos registros tienen varias deficiencias: en algunos casos, las coordenadas de los puestos no son correctas, lo que es comprensible por la falta de una cartografía confiable; más graves son los numerosos vacíos en los registros de la mayoría de los puestos. Comprobaciones en el campo permitieron evidenciar dos razones principales de este hecho: los datos fueron enviados a Quito y se perdieron en el viaje o los observadores dejaron de mandarlos ya que no se reconoce su trabajo. En ambos casos, los problemas pueden atribuirse a la lejanía y la falta de comunicación entre los observadores y la institución responsable. Más adelante se señalan otras fuentes de error.

Los datos originales encontrados en el INAMHI fueron completados por los que nos fue posible conseguir en los diferentes puestos. Las series presentadas no van más allá de diciembre de 1987; al iniciar este trabajo (julio 1988), era razonable pensar que los datos del año anterior estarían disponi-

## Vegetación en coladas de lava

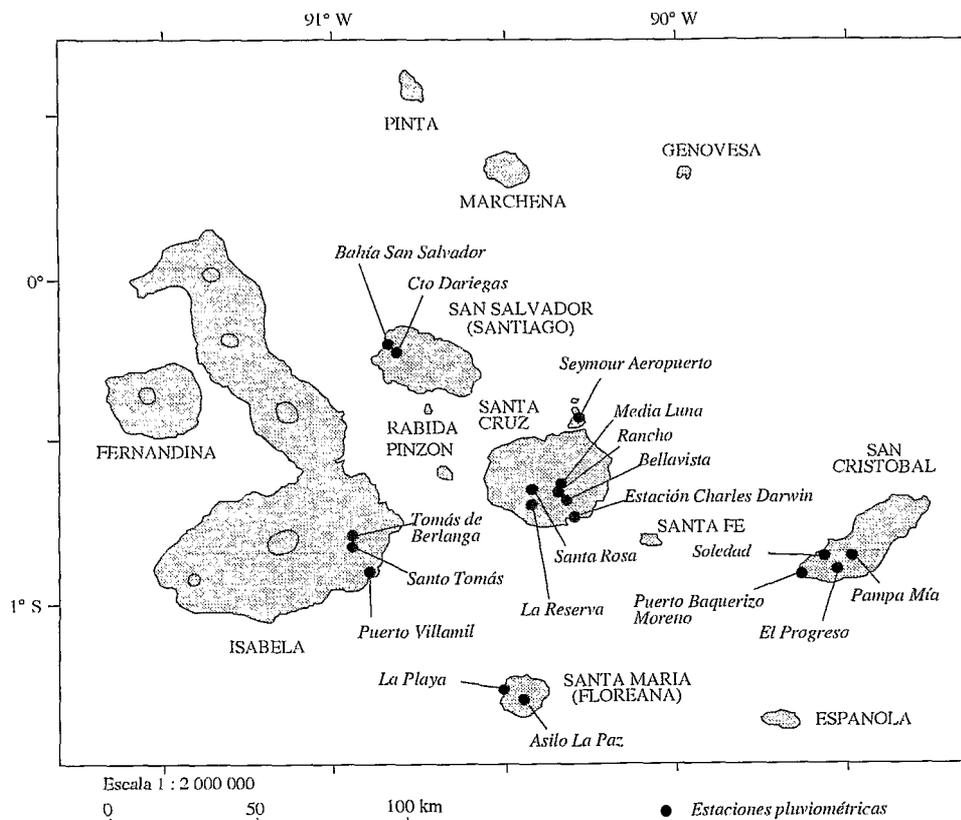


Gráfico 109 : Ubicación de las estaciones pluviométricas de la red de INAMHI

bles. Se conservó la acostumbrada presentación por año calendario aunque la tabulación por año hidrológico (del 1° de septiembre al 31 de agosto) evitaría repartir un mismo evento en dos años calendarios. Por la calidad del seguimiento, las estaciones pueden clasificarse en tres grupos<sup>6</sup> :

- estaciones con registros completos o casi completos : Estación Charles Darwin, Seymour Aeropuerto, Santo Tomás ;
- estaciones con algunos datos faltantes : La Playa, Asilo La Paz, Puerto Villamil, Media Luna, Puerto Baquerizo Moreno, El Progreso, Soledad, Pampa Mía ;
- estaciones con muchos datos faltantes : Bellavista, La Reserva, Santa Rosa.

Por la ubicación de los pluviómetros en las zonas pobladas (puertos y zonas agrícolas), la red instalada tampoco permite tener una buena idea de la distribución espacial y altitudinal de las lluvias en el archipiélago ; no existen puestos que puedan dar información acerca de las precipitaciones en altitudes mayores (el puesto con mayor altitud se ubica a 600 m), ni observaciones en las vertientes secas orientadas hacia el Norte (con la única excepción de Seymour Aeropuerto que puede asemejarse a ese tipo de ubicación).

6 El anexo I del texto original proporciona los datos en bruto así como cortas observaciones sobre las series de datos

Siendo la falta de comunicación la principal causa de la pérdida de datos, se podría sugerir que un organismo presente en las islas sea el encargado de recolectar la información y enviarla al INAMHI realizando previamente una copia para mayor seguridad. Por el momento, sólo la Estación Científica Charles Darwin tiene el personal y el equipo necesarios para recopilar y archivar esta información; además, su personal científico es muy consciente del interés y la importancia de tales datos. El actual proyecto del INAMHI de descentralización de la supervisión de la red y de la recolección de los datos puede ser el método idóneo para mejorar la calidad de los registros pluviométricos y climatológicos del archipiélago.

En el caso de algunos sitios cuya información no puede ser levantada tres veces al día como lo requiere el buen manejo de una estación pluviométrica (por ejemplo, La Reserva y Media Luna), se puede recomendar que los datos acumulados sean tomados ya sea cada 10 días (para disponer de pluviometría por décadas) o por lo menos al final de cada mes (para disponer de pluviometría mensual); además, se deberán tomar precauciones para recolectar la totalidad de las precipitaciones (en el caso de lluvias fuertes como las ocurridas en 1982-1983, los colectores originales de los pluviómetros se desbordaron y se perdió la información de este evento muy poco frecuente).

### LOS TRATAMIENTOS

Además de estar incompleta, la información pluviométrica original tiene a menudo fallas adicionales debidas a un manejo irregular: desplazamiento del pluviómetro, cambio del pluviómetro o de la probeta de lectura por otros de tamaño diferente, lecturas erróneas o mal transcritas. El laboratorio de hidrología del ORSTOM que tiene que manejar, verificar y homogeneizar grandes cantidades de datos climáticos, desarrolló un método original y eficaz para detectar aberraciones en las series pluviométricas. Patrick LE GOULVEN, hidrólogo del ORSTOM que trabaja en Quito, se encargó de aplicar este método a los datos originales que constan en el anexo E. Se requirieron varias adaptaciones del programa de computación desarrollado ya que este no tomaba en cuenta casos tan particulares de Galápagos como meses y hasta años enteros sin precipitaciones. Además, era preciso transformar los datos existentes en datos tabulados por año hidrológico (de septiembre a agosto) a fin de no cortar los períodos húmedos largos.

El primer tratamiento consiste en homogeneizar los datos corrigiendo los errores resultado de cambios de probetas, detectando cortes bruscos en las series debidos al traslado de puestos de observación, eliminando meses o años con datos evidentemente falsos.

Usualmente, se comparan los valores de las estaciones de 2 en 2 mediante el método de « doble acumulados ». Así se logra fácilmente evidenciar diferencias significativas entre los datos de dos estaciones, pero el método no permite decidir cuál de las dos tiene los datos más confiables; se debe recurrir, cuando es factible, a la historia de la estación, o en la mayoría de los casos, al sentido común. Por otra parte, si el número de estaciones es importante, la comparación de los datos de 2 en 2 requiere una gran cantidad de cálculos. Finalmente, no se pueden comparar datos de zonas con regímenes pluviométricos diferentes y no existe criterio objetivo para delimitar tales regiones.

El método utilizado se basa en la existencia de una tendencia regional de la variaciones anuales y mensuales de las lluvias, es decir en la existencia de zonas con una pseudo-proporcionalidad de la pluviosidad o con datos de precipitaciones que muestran la misma estructura; dicha tendencia se busca únicamente en las variaciones, dejando de lado los totales de lluvia, mensuales o anuales, es decir que dos sitios pueden tener precipitaciones diferentes pero con los mismos patrones de distribución entre los meses y los años. Esa tendencia general de las variaciones anuales o mensuales, para cuyo cálculo se utilizan todos los datos no homogeneizados, es llamada vector, mensual o anual, de

## Vegetación en coladas de lava

las precipitaciones. Este método tiene la ventaja de imponer la elección de una serie pluviométrica de referencia ya que todas las estaciones reciben el mismo tratamiento. Una vez calculado el vector, se lo compara con los datos individuales de las estaciones por el método de « doble acumulados ». El nivel de diferencia encontrado así como el sentido de esa diferencia permiten la clasificación de las estaciones en regiones homogéneas y el cálculo de su vector representativo.

El vector representativo de la estructura de los datos de lluvia permite establecer matrices de simulación de datos para los períodos sin mediciones o con mediciones rechazadas durante el proceso de homogeneización<sup>7</sup>.

ZONIFICACIÓN

El tratamiento de los datos permitió definir tres zonas de pseudo-proporcionalidad correspondientes a tres rangos de precipitación y a tres zonas altitudinales. Las estaciones estudiadas con sus alturas y promedios anuales constan en el cuadro 51.

Estación	Altitud m	Promedio anual Valores corregidos
<u>Región del vector 1</u>		
Estación Charles Darwin	6	503
Puerto Baquerizo Moreno	6	478
Puerto Villamil	6	353
La Playa	4	260
Seymour Aeropuerto	16	153
<u>Región del vector 2</u>		
Bellavista	170	1.011
La Reserva	180	1.084
Santa Rosa	210	1.073
Asilo La Paz	300	765
<u>Región del vector 3</u>		
El Progreso *	250	1.339
Soledad	300	1.484
Santo Tomás *	360	1.570
Media Luna	600	1.845
Pampa Mía	400	1.898

Cuadro 51 : Repartición de las estaciones pluviométricas en las regiones de los tres vectores

Los tres vectores son representativos de zonas geográficas distribuidas en todas las islas, abarcando el vector 1 las zonas más bajas, el vector 2 una faja de altitud intermedia entre 170 y 210 m y, finalmente el vector 3 las estaciones más altas, entre 250 y 600 m de altitud. Sin embargo, no cubren todo el archipiélago ya que no existen estaciones entre la zona litoral y los 170 m de altitud ni observaciones por encima de los 600 m.

Algunas características de los datos — series cortas, heterogeneidad, reducido número de estaciones, imposibilidad de conocer la historia de la estación — limitaron las posibilidades de homogeneización y de relleno confiable de los datos faltantes. En particular, no fue posible homogeneizar los

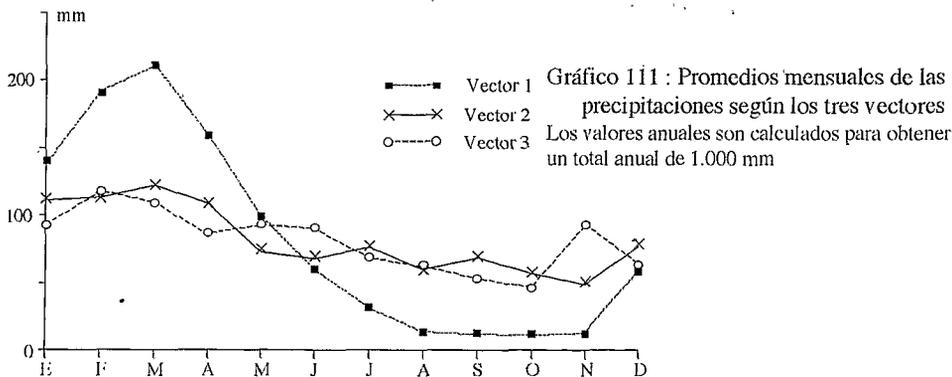
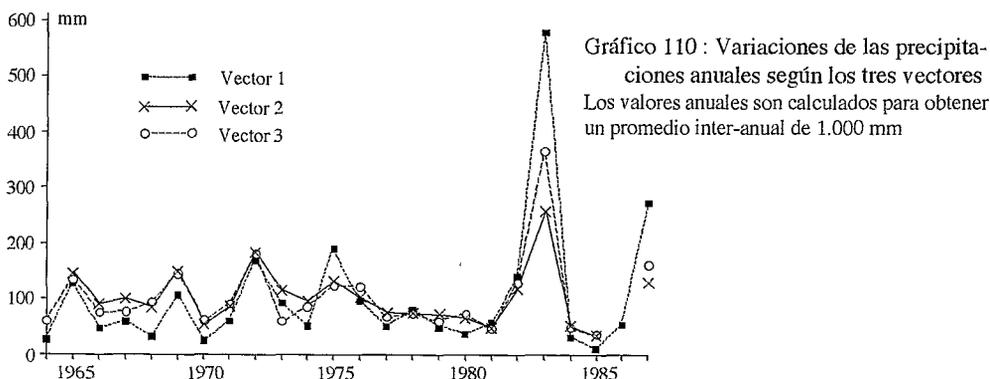
<sup>7</sup> El anexo F del texto original proporciona las series pluviométricas corregidas y rellenadas

datos de las estaciones pertenecientes a la zona del vector 1 debido a la gran variabilidad ligada al carácter borrascoso de las precipitaciones sobre una zona geográfica relativamente amplia y dividida entre las diferentes islas.

Dentro del grupo de estaciones representativas del vector 1, existen dos estaciones que muestran correlaciones de menor grado con las demás. Se trata de La Playa y de Seymour Aeropuerto que presentan una originalidad con respecto a las demás del grupo: mientras estas últimas están ubicadas en orillas expuestas al Sur, La Playa se localiza en una costa oeste y Seymour Aeropuerto puede ser considerada como situada en la costa norte de Santa Cruz ya que la isla de Baltra no tiene mayor relieve. Tal posición protegida de los vientos húmedos del Sur y Sureste repercute visiblemente en las precipitaciones anuales (cuadro 51) y probablemente, aunque en menor medida, en las estructuras de las lluvias anuales y mensuales. Lastimosamente, dos estaciones no son suficientes para permitir la definición de un vector propio de este tipo de sitio que representa la mitad de la zona litoral de las islas. Para analizar y homogeneizar los datos de las estaciones del grupo correspondiente al vector 1 e intentar diferenciar las estaciones de La Playa y de Seymour Aeropuerto, sería necesario un estudio más detallado de los registros de lluvia.

Por otro lado, la escasez de datos en algunos períodos impide calcular vectores mensuales o anuales y rellenar los meses sin datos, sobre todo en 1986.

Los gráficos 110 y 111 representan las estructuras anuales y mensuales de las lluvias simuladas tal como fueron obtenidas mediante la aplicación de los tres vectores. Los datos correspondientes constan en el cuadro 52.



## Vegetación en coladas de lava

Año	Vector 1	Vector 2	Vector 3	Meses	Vector 1	Vector 2	Vector 3
1964	235,3		565,0	Enero	141,2	113,4	95,9
1965	1280,2	1437,7	1258,5	Febrero	191,3	115,6	118,7
1966	446,8	829,3	745,6	Marzo	211,7	124,5	109,6
1967	565,0	1008,5	721,6	Abril	159,7	109,7	86,9
1968	295,4	857,1	885,0	Mayo	98,2	72,5	94,6
1969	1050,1	1502,8	1465,7	Junio	59,8	68,2	91,0
1970	225,7	518,2	539,9	Julio	30,7	77,1	67,3
1971	576,9	845,3	869,5	Agosto	11,3	60,6	62,6
1972	1744,0	1855,4	1716,5	Septiembre	11,1	69,4	54,0
1973	1123,4	910,9	583,1	Octubre	11,1	56,6	47,1
1974	470,0	931,5	813,6	Noviembre	11,1	49,8	92,7
1975	1885,7	1279,8	1246,2	Diciembre	62,5	78,3	62,5
1976	914,6	1016,7	1200,8				
1977	477,1	735,1	654,0				
1978	777,7	779,3	703,6				
1979	480,4	660,3	599,4				
1980	328,8	596,2	668,6				
1981	474,7	537,0	494,9				
1982	1355,5	1161,2	1276,1				
1983	5745,5	2574,3	3634,7				
1984	262,9	412,9	458,9				
1985	83,1	295,3	320,5				
1986	513,2						
1987	2688,1	1288,1	1578,0				

Cuadro 52 : Variaciones de las precipitaciones anuales y mensuales promedio según los tres vectores

El análisis de las distribuciones de las lluvias anuales (ver gráfico 110) muestra una muy significativa diferencia entre el vector 1 y el vector 2 ; además, existe una clara tendencia a la diferencia entre el 1 y el 3 y entre el 2 y el 3. Estas diferencias o tendencias a la diferencia se deben únicamente a los valores muy contrastados del año 1983 ; las zonas más bajas (vector 1) registraron el mayor incremento de pluviosidad mientras que el menor impacto se observó en la faja de altitud intermedia (vector 2). La zona más alta (vector 3) ocupa una posición intermedia.

En las variaciones mensuales (gráfico 111), se observa una importante diferencia entre los datos obtenidos con el vector 1 y los resultantes de los dos otros vectores. El contraste entre las dos estaciones, húmeda y seca, es más marcado que el existente en las dos regiones de altitudes mayores. No se constatan diferencias significativas, ni siquiera una tendencia a la diferencia, entre los datos de los vectores 2 y 3.

La diferencia entre los vectores 2 y 3 se justifica únicamente por mejores correlaciones entre las estaciones del mismo grupo pero no parece influir mayormente en las estructuras de los registros anuales o mensuales. Finalmente, la parte del archipiélago que cuenta con información pluviométrica puede dividirse en dos zonas : la zona costera, con precipitaciones contrastadas tanto entre los años como entre los meses, y una zona de mayor altitud, marcada por lluvias anuales aún variables pero con un menor rango de dispersión y por lluvias mensuales menos contrastadas.

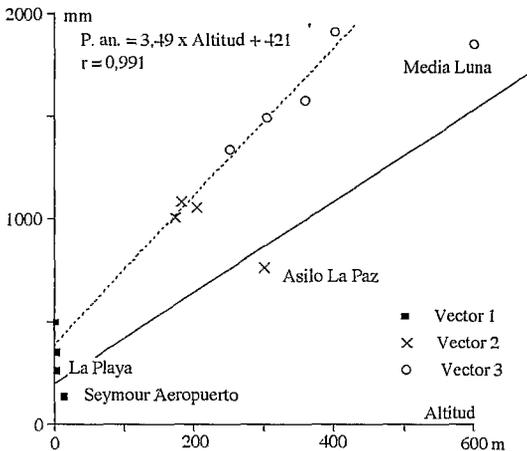


Gráfico 112 : Relación entre altitud y precipitación anual  
Las dos líneas representan las rectas de correlación, continua para los sitios abrigados de los vientos húmedos, línea interrumpida para los sitios expuestos

está parcialmente encerrada por una corona interrumpida de cerros ; el Cerro Wittmer proporciona al pluviómetro cierta protección contra los vientos húmedos.

## LOS EVENTOS DEL NIÑO

### DEFINICION Y SINTOMAS

El clima del archipiélago de Galápagos, como el de la región costera del continente, están determinados por un conjunto de movimientos de masas de aire y de agua. Los cambios estacionales de vientos y los desplazamientos de las corrientes marinas frías y cálidas son bien conocidos ; Houvenaghel (1984) y Colinveaux (1984) los resumen de la siguiente manera : la Zona Intertropical de Convergencia (ZIC) y las corrientes marinas oscilan latitudinalmente siguiendo, con algun retraso, el curso anual aparente del sol ; de vez en cuando, se producen alteraciones más o menos profundas del esquema usual : las masas oceánicas de aguas cálidas pueden ser más importantes y permanecer por mayor tiempo en las latitudes del archipiélago, produciéndose el fenómeno del Niño.

Existe una cierta confusión en cuanto a « El Niño » ya que el mismo término se utiliza para denominar tres manifestaciones diferentes :

- el Niño, corriente de aguas calientes provenientes del golfo de Panamá y que debería llamarse corriente ecuatorial norte (o NEC, según su sigla derivada del ingles) ;
- el Niño, evento estacional anual caracterizado por la presencia, desde el finales del año hasta marzo/abril, de aguas calientes y de lluvias en el archipiélago ;
- el Niño, fenómeno a veces catastrófico, de ocurrencia aparentemente aleatoria y caracterizado por la permanencia por mayor tiempo de aguas calientes y fuertes lluvias.

El « Niño » evento estacional anual es un fenómeno más o menos intenso dependiendo de la oscilación del NEC hacia el Sur ; paralelamente, se presenta el FIT que es también una fuente de precipitaciones.

Los datos corregidos y rellenados permiten establecer de manera más acertada la relación entre la altitud del sitio y la precipitación anual (gráfico 112). Los puntos se ubican a lo largo de dos rectas de regresión que se diferencian por la situación abrigada o no del sitio. En el caso de las estaciones La Playa y Seymour Aeropuerto, ya se indicó su ubicación ; en lo que a Media Luna se refiere, en el anexo E se menciona la posición criticable del pluviómetro de ese sitio ; por la distancia entre el Cerro Media Luna y el pluviómetro, se admite que la protección no sea de mayor importancia y por lo tanto, la recta de regresión (estimada) se ubica lejos del punto representativo. El puesto de observación de Asilo La Paz se encuentra al Sureste de la planicie central de la isla Floreana, la misma que

## Vegetación en coladas de lava

El « Niño » catastrófico se debe, según Wirtki (1982), al regreso hacia el Este de masas de aguas calientes provenientes del Pacífico occidental ; usualmente, el avance de tales aguas se produce en años sin viento o con vientos muy débiles y después de un año con vientos fuertes ; corresponde a un importante aumento de actividad de la contracorriente ecuatorial (sigla inglesa ECC). La ausencia de vientos fuertes tampoco propicia el resurgimiento de las aguas frías profundas a lo largo de las costas del Perú, lo que aumenta aún más el predominio de las aguas calientes. En adelante, el término « El Niño » o simplemente « Niño » está reservado al fenómeno.

Tal fenómeno debería definirse por la ocurrencia simultánea de anomalías en varios parámetros : vientos débiles (a menudo después de un año con vientos fuertes), elevación del nivel del mar, permanencia de masas de aguas marítimas calientes, hundimiento de la termoclina (límite entre las aguas calientes superficiales y las aguas profundas y frías) ; precipitaciones elevadas no son más que la consecuencia de estas anomalías y representan el síntoma más evidente del desarrollo de un evento del Niño. Este se origina en el Pacífico occidental y se propaga hacia el Este ; sólo cuando alcanza cierta duración y magnitud logra afectar primero al archipiélago de Galápagos y luego las costas del continente.

Por su magnitud y sus efectos devastadores, el evento del Niño de 1982-83 ha sido objeto de estudios detenidos. En Galápagos, se tradujo tanto en anomalías del nivel promedio del mar (Wyrki, 1985), como en temperaturas de las aguas mayores a la normal (Hayes, 1985) y en lluvias intensas (Robalino, 1985). Estas fueron también más fuertes en la costa ecuatoriana y, en menor medida, en la región interandina (Naranjo, 1985).

## LOS EVENTOS DEL NIÑO Y LAS PRECIPITACIONES

Varios autores han identificado años con fenómenos de Niño ; utilizando las observaciones realizadas en Galápagos, Houvenaghel (1984) detectó fenómenos de Niño en 1953, 1957-58, 1965, 1972, 1975, 1976-77 (pero los registros de 1977 difícilmente pueden corresponder a un año de Niño) ; a esta lista hay que añadir los eventos de los años 1982-83 y 1987. Basándose en los registros más extensos de la costa ecuatoriana (Guayaquil dispone de registros desde 1915), Pourrut (1986) identificó fenómenos de Niño en 1925, 1939, 1941, 1953, 1957, 1958, 1965, 1975, 1976 y 1983 (el de 1987 es posterior a la publicación). Finalmente, mediante el análisis crítico de informaciones históricas como las bitácoras de navíos, Quinn et al. (1987) establecieron tablas de intensidad de los fenómenos del Niño y de confiabilidad de los datos desde 1541. Como los diversos autores mencionados no utilizaron los mismos datos, pueden existir discrepancias en la determinación de años con Niño. Quinn y sus colaboradores clasificaron a los eventos en 6 clases de intensidad y atribuyeron a las fuentes un índice de confiabilidad en una escala de 5 grados. Para la presentación de los datos de esos autores, se realizó una adaptación de la clasificación por ellos propuesta : las intensidades de los Niños fueron clasificadas en una escala de intensidad creciente : R-, R, R+, F-, F, F+ (R : regular ; F : fuerte).

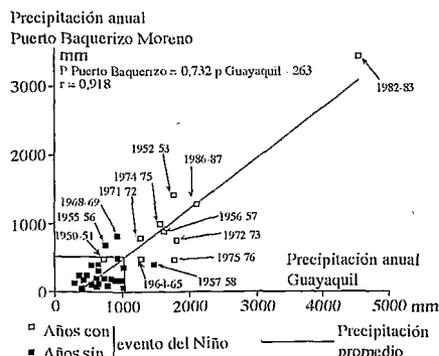


Gráfico 113 : Precipitaciones anuales en Guayaquil y Puerto Baquerizo Moreno  
Valores tabulados por año hidrológico

Como los diversos autores mencionados no utilizaron los mismos datos, pueden existir discrepancias en la determinación de años con Niño. Quinn y sus colaboradores clasificaron a los eventos en 6 clases de intensidad y atribuyeron a las fuentes un índice de confiabilidad en una escala de 5 grados. Para la presentación de los datos de esos autores, se realizó una adaptación de la clasificación por ellos propuesta : las intensidades de los Niños fueron clasificadas en una escala de intensidad creciente : R-, R, R+, F-, F, F+ (R : regular ; F : fuerte).

Tratando de ampliar las posibilidades de estimación de años con Niño en Galápagos, se buscó una relación entre las lluvias de Puerto Baquerizo y las de Guayaquil. Los gráficos 113 y 114 muestran la relación de las precipitaciones anuales (tabuladas en

años hidrológicos) de esas dos estaciones. Las dos líneas del gráfico 114 siguen cursos semejantes, pero si se intenta establecer una correlación entre las dos estaciones, los resultados muestran algunas discrepancias (gráfico 113) :

- 1950-51, catalogado por Quinn como un año con Niño, no tiene precipitaciones elevadas ni en Guayaquil ni en Galápagos ; igualmente, en el caso del año 1964-65, las lluvias en Puerto Baquerizo alcanzan apenas el promedio interanual del sitio ;
- existen años con precipitaciones elevadas, tanto en Galápagos (1955-56, 1968-69) como en Guayaquil (1957-58), que no son considerados como años con Niño y que podrían corresponder a años con una ZIC muy activa ;
- como el evento del Niño viene del Oeste, es comprensible que los fenómenos sean más marcados en Galápagos que en el continente (puntos ubicados encima de la recta de regresión — gráfico 113 —, en particular 1952-53 y 1982-83), pero lluvias relativamente más importantes en Guayaquil (como en el año 1975-76) deben tener un origen mixto con un impacto menor del regreso de las aguas calientes y una intensa actividad de la ZIC.

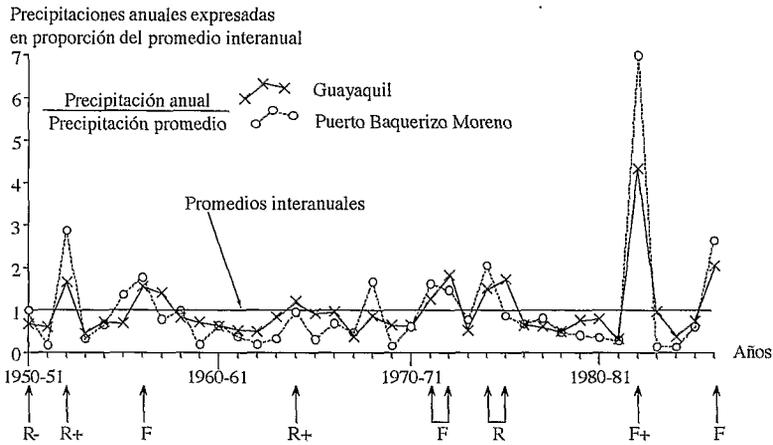


Gráfico 114 : Variaciones de las precipitaciones anuales en Guayaquil y Puerto Baquerizo Moreno de 1950 a 1987

Las flechas señalan los años con Niño y las letras indican la intensidad del evento (de acuerdo a Quinn & al.)

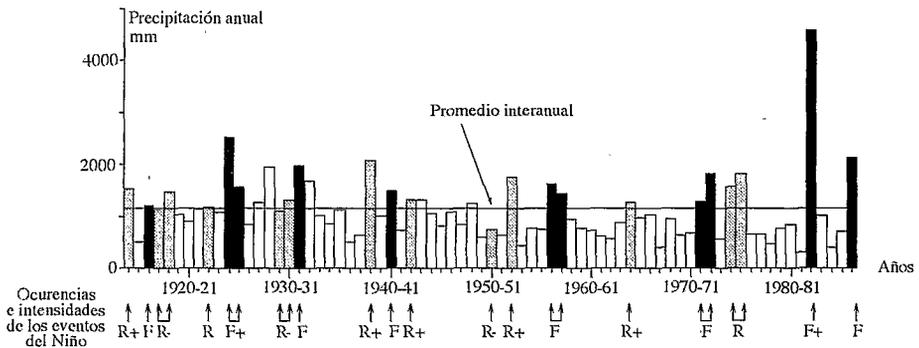


Gráfico 115 : Guayaquil ; precipitaciones anuales (por año hidrológico- y ocurrencias del evento del Niño

Las flechas señalan los años con Niño y las letras indican la intensidad del evento (de acuerdo a Quinn & al.)

## Vegetación en coladas de lava

Las lluvias en Puerto Baquerizo y en Guayaquil tienen una estrecha relación pero no existe una coincidencia perfecta de la presencia del fenómeno en la costa ecuatoriana y en el archipiélago.

Los registros de Guayaquil, aunque no pueden transponerse íntegramente al archipiélago, permiten relacionar las ocurrencias y fuerzas de los eventos del Niño y las precipitaciones anuales, así como tener una idea de la evolución regional de la pluviosidad. En los gráficos 115 y 116, las precipitaciones anuales (tabuladas según los años hidrológicos) provienen de los registros de INAMHI y las ocurrencias e intensidades de los Niños son las proporcionadas por Quinn & al (1987). La presentación cronológica (gráfico 115) y el histograma (gráfico 116) permiten hacer las siguientes observaciones :

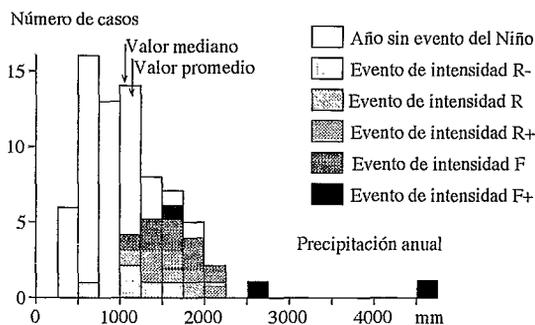


Gráfico 116 : Guayaquil ; histograma de las precipitaciones anuales e intensidades y ocurrencias de los eventos del Niño (ocurrencias e intensidades de acuerdo a Quinn & al.)

- la tendencia a precipitaciones fuertes durante los años de Niño es clara con la única excepción del año 1950-51 que, como se anotó anteriormente, no muestra síntomas del fenómeno ; por lo tanto, los eventos del Niño se caracterizan por precipitaciones del orden del promedio interanual o superiores ;
- existen algunos casos de años con precipitaciones mayores a 1.500 mm que no son considerados por Quinn como años con Niño (1928-29 y 1932-33) ; los orígenes de las fuertes lluvias durante esos años deben buscarse en otros factores como una permanencia prolongada de la Zona Intertropical de Convergencia ;
- los eventos del Niño asociados a valores relativamente bajos de las precipitaciones en la clase 1.000-1.250 mm (gráfico 116) corresponden, en las tablas de Quinn, a informaciones confiables y se puede suponer que se trata de eventos registrados en zonas más occidentales y que no alcanzaron intensidades fuertes en el Pacífico oriental.

## OCURRENCIA DE LOS EVENTOS DEL NIÑO

El estudio de Quinn et al. remonta hasta el siglo XVI y sus resultados son resumidos en el gráfico 117. Estos datos permiten buscar tendencias en la ocurrencia del evento. Para el efecto, se calcularon los intervalos entre dos años con Niño ; los correspondientes promedios móviles (en base a 5 datos) constan en el gráfico 118 en cuya parte izquierda figuran los resultados tabulados con los eventos del rango de intensidad F desde el inicio de los registros de Quinn. El promedio general señala un intervalo de 10 a 11 años entre dos eventos de intensidad fuerte (F) y la ligera tendencia al aumento de ese intervalo no es significativa. Se observa también la existencia de pseudo-ciclos con alternancias de períodos con eventos separados por 7 a 8 años (hacia 1700 y 1900) y de períodos con eventos espaciados por 12 y hasta 16 años (finales de los siglos XVI y XVIII, gran parte del siglo XIX). Si se toman en cuenta todos los eventos desde el año 1800 (gráfico 118, parte derecha), se observa que su frecuencia se triplica, que la tendencia al alargamiento del período inter-eventos es más marcada (el intervalo promedio pasa de 3 a 4,5 años). Los pseudo-ciclos son todavía visibles, aunque diferentes a los observados únicamente con los eventos de intensidad F : fenómenos bastante seguidos alrededor de 1870 y 1900-1930 y muy espaciados de 1840 a 1850 y desde 1950.

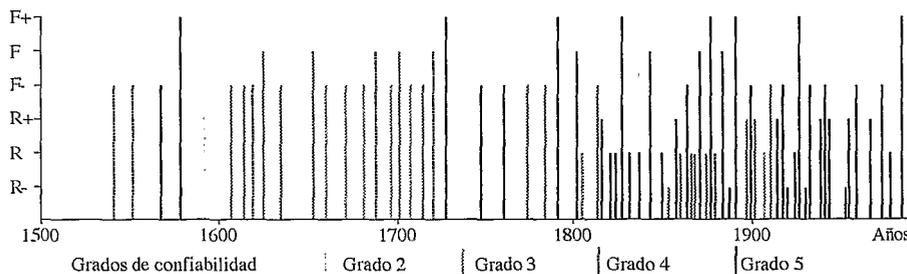


Gráfico 117 : Ocurrencias de los eventos del Niño con sus intensidades y grados de confiabilidad de la información (según Quinn)  
 Los eventos de rango R sólo fueron registrados a partir de 1800

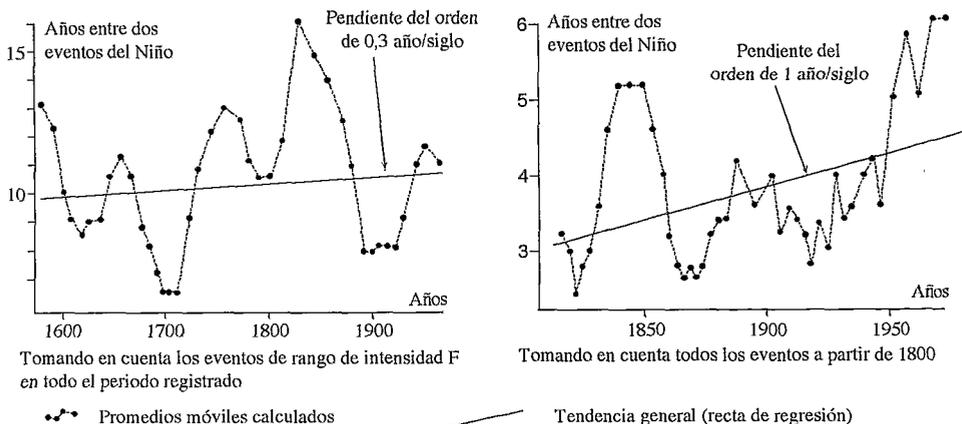


Gráfico 118 : Años que separan a dos eventos del Niño  
 Procesamiento de los datos de Quinn (promedios móviles calculados con 5 datos)

**OCURRENCIA DE LOS PERIODOS HUMEDOS**

Colinvaux (1984) investigó variaciones climáticas en un período mayor en el pasado. Según este autor, las condiciones climáticas son estables y similares a las actuales desde el fin de la última glaciación, por lo menos desde hace 10.000 años. Es aventurado hacer proyecciones hacia el futuro ; como lo mostró Pourrut (1986), existiría una cierta tendencia al decrecimiento paulatino de las precipitaciones, pero la aparición de años con fenómenos de Niño influye en gran medida en los promedios de las mismas.

Como se anotó en la introducción, la exitosa instalación de la vegetación depende del número de meses húmedos seguidos (gráfico 3) y ya que las probabilidades de precipitaciones se dan en totales anuales, se buscó una relación entre esas dos variables.

Los datos pluviométricos corregidos y rellenados fueron usados para buscar una relación entre la precipitación anual y el número de meses húmedos seguidos ; para la definición de un mes húmedo, se fijó arbitrariamente un límite inferior de 80 mm. Los gráficos 119 a 122 ilustran esta relación, en coordenadas logarítmicas, en las estaciones tratadas y agrupadas según sus vectores representativos. En el gráfico 119, se aprecia que la recta de regresión de las estaciones pertenecientes a la región del

Vegetación en coladas de lava

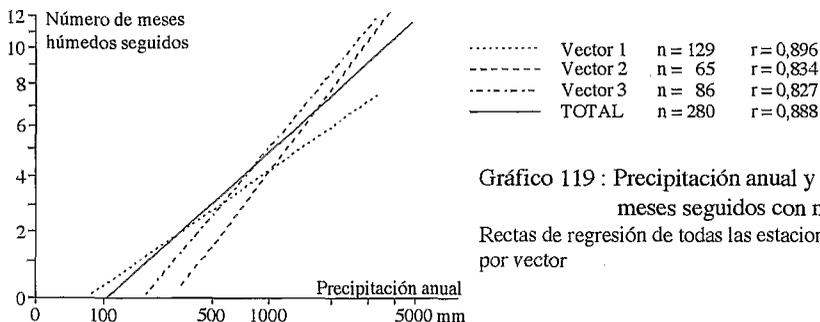


Gráfico 119 : Precipitación anual y número de meses húmedos seguidos con más de 80 mm. Rectas de regresión de todas las estaciones agrupadas por vector

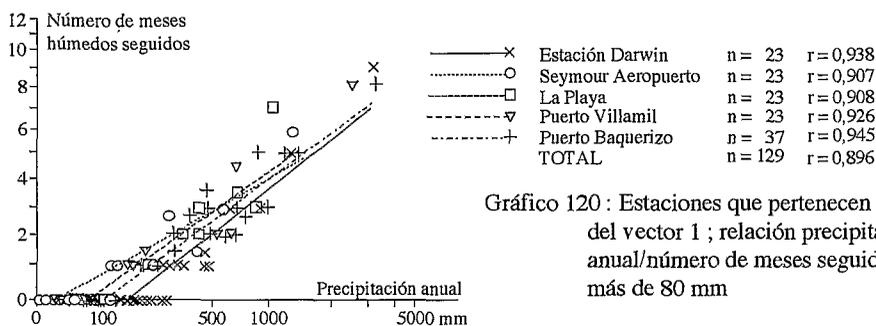


Gráfico 120 : Estaciones que pertenecen a la zona del vector 1 ; relación precipitación anual/número de meses húmedos seguidos con más de 80 mm

vector 1 se aparta claramente de las otras dos rectas. En los gráficos 120 a 122, se constata sobre todo la gran dispersión de los puntos y, para un mismo número de meses húmedos, se observan amplios rangos en el caso de los valores de precipitaciones anuales. Sin embargo, los coeficientes calculados indican una relación significativa entre los dos parámetros ; las estaciones representativas de cada vector tienen rectas similares ; las rectas que más se apartan del conjunto general corresponden a estaciones cuya ubicación original ya fue mencionada (Seymour Aeropuerto, La Playa, Asilo La Paz y Media Luna) ; en el gráfico 122, se observa igualmente que la estación La Soledad, ubicada a poca distancia de la línea en el lado barlovento, tiende a tener un comportamiento similar al de Media Luna.

Para poder estimar las probabilidades de ocurrencia de periodos húmedos, se deben utilizar dos informaciones : la relación período húmedo - precipitación y un análisis de las frecuencias de los valores de precipitación anual. De los datos en los que se basa el gráfico 119, se puede extraer la información recopilada en el cuadro 53.

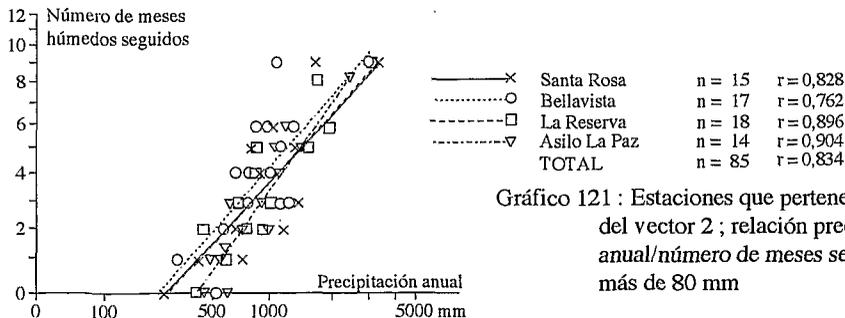


Gráfico 121 : Estaciones que pertenecen a la zona del vector 2 ; relación precipitación anual/número de meses húmedos seguidos con más de 80 mm

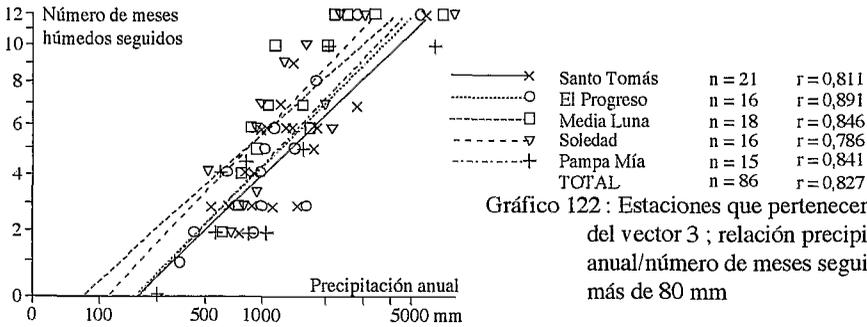


Gráfico 122 : Estaciones que pertenecen a la zona del vector 3 ; relación precipitación anual/número de meses seguidos con más de 80 mm

Vector	Número de meses húmedos seguidos		
	6	9	12
1	2000	6000	?
2	1400	2500	3700
3	1200	2100	3200

Cuadro 53 : Precipitación anual promedio por número de meses húmedos seguidos en las zonas de los tres vectores.

Le Goulven efectuó igualmente el ajuste de las precipitaciones anuales observadas a leyes estadísticas, utilizando los datos proporcionados por los tres vectores ; buscó, para cada serie de precipitaciones anuales, entre las 9 distribuciones más frecuentes, la que mejor se ajustaba a los datos observados. Los resultados obtenidos en tres estaciones teóricas representativas de los tres vectores constan en el gráfico 123. Las curvas calculadas cubren las frecuencias de 0,002 hasta 0,998 que corresponden a recurrencias de 500 años.

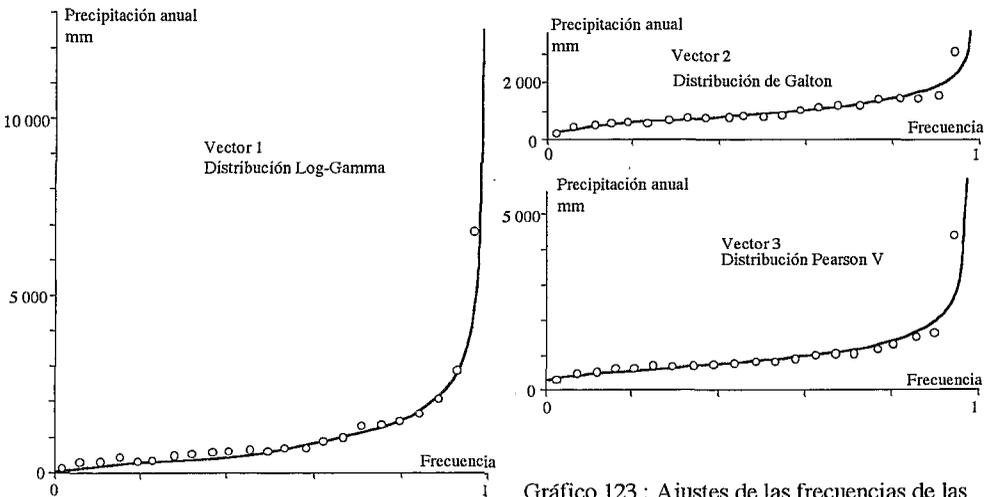


Gráfico 123 : Ajustes de las frecuencias de las precipitaciones anuales a leyes estadísticas

Los círculos representan las frecuencias observadas y la curva, la ley de mejor ajuste. Para cada vector se representa una estación teórica con un promedio anual de 1000 mm

## Vegetación en coladas de lava

Como las precipitaciones del gráfico 123 están tabuladas de modo que se obtenga un promedio interanual de 1.000 mm, es preciso convertir estos valores tomando en cuenta las precipitaciones reales ; para tal efecto, se debe considerar la zonificación altitudinal de las lluvias indicada en el gráfico 112 del cual se extrajeron, para algunas altitudes, los datos del cuadro 54.

Altitud	Exposición Sur	Exposición Norte	Zona del vector
0	350	200	1
200	1100	600	2
400	1800	1050	2 y 3
600	?	1500	3

Cuadro 54 : Precipitaciones anuales promedio de acuerdo a la altitud y la exposición

La combinación de estas relaciones permite establecer el cuadro 55 en el que se presentan las probabilidades de recurrencia de períodos húmedos de 6, 9 y 12 meses, de acuerdo a la ubicación.

En el caso de algunas condiciones, no se pudo estimar la recurrencia, ya sea por falta de datos de pluviometría, por la imposibilidad de extrapolar la relación precipitación - número de meses húmedos, o por la existencia de valores fuera de la tabla de frecuencia.

Número de meses húmedos seguidos Exposición	6		9		12	
	N	S	N	S	N	S
Vector 1 Altitud 0 m	50	20	>100	500-100		
Vector 2 Altitud 200 m	50	5	>500	50	>500	500
Vector 2 Altitud 400 m	5	2-4	50	5	500	20
Vector 3 Altitud 400 m	2-4	3/4	20	4	100-500	10-20
Vector 3 Altitud 600 m	2		5-10		20	

Cuadro 55 : Probables recurrencias de años con 6, 9 o 12 meses húmedos seguidos.

Es obvio que las pendientes expuestas al Sur presentan condiciones 2 a 10 veces más favorables que las expuestas al Norte. El efecto de la combinación altitud - vector es importante y, por encima de los 400 m de altitud, es posible, en las pendientes expuestas al Sur, tener años enteramente húmedos entre 5 y 10 veces en un siglo. Por el contrario, en las zonas bajas, no se encuentran años de 12 meses húmedos y las mejores condiciones observadas se repiten en el mejor de los casos una vez por siglo.

#### CONDICIONES HÍDRICAS PARTICULARES DE LAS COLADAS

En comparación con los terrenos circundantes, las coladas de lava inducen cambios en las condiciones climáticas generales, por lo menos en los años llamados « normales », es decir sin evento del Niño. La inexistencia de una cobertura vegetal continua origina una serie de factores adversos a una eficiente conservación del agua : insolación más elevada, rango entre temperaturas extremas más am-

plio, viento más fuerte. Sin embargo, las coladas parecen más aptas para condensar la humedad atmosférica : gracias a su altura con respecto a los terrenos circundantes, están más expuestas a los vientos húmedos ; la ausencia de un dosel continuo permite que las garúas choquen con los relieves conformados por las rocas y las plantas aisladas ; incluso arbustos de tamaño reducido (del orden del metro) pueden jugar el papel de trampa de humedad y a sus pies se observan manchas de líquenes o suelos humedecidos. La presencia de líquenes colgantes (genero *Usnea*) amplía las superficies de condensación de la humedad atmosférica.

Como se vera más adelante, los suelos de las coladas tienen características particulares en lo que a su comportamiento hídrico se refiere ; de una manera general, son difíciles de remojar, pero, una vez humedecidos, tienen una gran capacidad de almacenamiento de agua. Es decir que son necesarias lluvias o garúas de larga duración para, en un inicio, rehumedecer estos suelos y, posteriormente saturarlos de agua, lo que ocurre únicamente en años muy húmedos.

Después del Niño de 1982-83 se estudiaron los efectos en la vegetación de lluvias excepcionalmente fuertes (Hamann, 1985 ; Luong & Toro, 1985 ; Weber & Beck, 1985). Estos autores insisten particularmente en los efectos negativos de la excesiva pluviosidad sobre todo en las plantas maduras. Analizando las causas de daños o muerte de plantas se encuentra : ahogamiento en charcos estacionales ; rotura y caída de ramas debido a la sobrecarga de hojas, epífitas y agua ; desarraigo y caída de árboles debido a la saturación de agua del suelo y de los árboles ; caída de los soportes en el caso de las plantas epífitas ; obstrucción de la luz por el vigoroso crecimiento de bejucos en el caso de plantas herbáceas pequeñas. Entre los efectos positivos, particularmente notables en la zona árida, se mencionan : crecimiento exuberante de los bejucos, de las plantas anuales y de ciertas especies leñosas, así como registro de plantas nunca antes vistas en ciertas islas.

Ninguno de estos autores dedicó particular atención a las coladas de lava, por la que se debe tratar de extrapolar sus conclusiones al caso de este estudio. Leyendo a Hamann (1985), se puede concluir que los efectos positivos serían predominantes en los sitios con un buen drenaje, rocas y barrancos, mientras que los negativos predominarían allí donde el agua puede acumularse (depresiones o suelos profundos). Entre los efectos positivos mencionados por este autor hay que anotar un aumento en el número de germinaciones de *Lantana peduncularis*, *Croton scouleri* y *Scalesia helleri* y la mayor posibilidad de remojar semillas secas y duras gracias al prolongado período húmedo. Luong & Toro destacan el crecimiento excepcional de *Bursera graveolens* mientras que Hamann señala varias caídas de árboles de esa especie. En resumen, las lluvias intensas tienen en un inicio efectos benéficos favoreciendo la germinación y el crecimiento vegetativo de las plantas tanto leñosas como herbáceas, pero posteriormente, el exceso de agua induce efectos negativos, sobre todo en zonas climáticas húmedas, en las plantas maduras y en sitios de retención o de acumulación de agua.

Las coladas de lava en vías de colonización por parte de la vegetación no presentan condiciones que permitan que los efectos negativos opaquen a los positivos : no hay suficiente suelo ni grandes depresiones para que el agua se acumule y no existen árboles grandes que puedan caer. Por el contrario, lluvias intensas en un período largo determinan un mejoramiento de las condiciones para la germinación y el crecimiento vegetativo ; no sólo se dan las condiciones para la aparición de un gran número de plántulas, sino que, en el caso de plantas perennes, estas pueden asentarse suficientemente como para soportar futuros períodos secos. La proliferación de plantas anuales implica la elaboración de grandes cantidades de materia orgánica que se incorporará, por lo menos parcialmente, a los elementos minerales finos de alteración para llegar a la conformación de un suelo ; en las grietas estrechas, la fracción orgánica del suelo está constituida de acumulaciones a veces compactas de raíces muertas. La importante producción de hojas de las plantas perennes tiene en parte el mismo destino.

## SUELOS

OBSERVACIONES EN EL CAMPO<sup>8</sup>

La ubicación de los principales tipos de suelos identificados está representada esquemáticamente en los gráficos 124 a 127 en donde se presenta un corte para cada tipo de suelo.

Todos los suelos de las coladas no contaminadas por aportes recientes de cenizas volcánicas tienen dos características principales: su discontinuidad y su poca profundidad. Las acumulaciones de materiales finos están restringidas a las grietas, fisuras u otras depresiones cuya profundidad limita el espesor de la capa de suelo, pero aun en fisuras hondas, esa capa no llega a superar los 30-40 cm de espesor. Entre los bloques de las coladas « aa », la discontinuidad no solamente es horizontal, sino que puede también ser vertical; se observan depósitos de materiales finos en las caras superiores de los bloques y frecuentemente no llenan todo el vacío entre ellos.

Los suelos de las coladas pueden, por su origen, clasificarse en dos tipos: por un lado, suelos desarrollados a partir de materiales *in situ* y, por otro, suelos derivados de materiales provenientes de otro sitio; en esta última categoría entran los suelos coluviales así como los formados sobre depósitos volcánicos posteriores a las rocas de la colada.

Los suelos desarrollados *in situ* son comunes en las grietas de las lavas « pahoe-hoe » (gráfico 124 A) y los únicos presentes entre los bloques de las lavas « aa » (gráfico 124 B); se encontraron en todos los sitios investigados. Se caracterizan por colores oscuros debido a cantidades a veces importantes de materia orgánica en su capa superficial. Su espesor depende de la profundidad de las grietas y rara vez supera los 20 cm. Presentan una marcada diferenciación vertical: debajo del nivel de hojarasca en el cual la materia orgánica tiene aún estructuras de hojas o ramas, se encuentra un horizonte de 3 a 10 cm de espesor, de color oscuro, con una estructura granular o fibrosa, ampliamente colonizado por raíces y sin mayor cantidad de piedras. Debajo de la capa orgánica, existe un nivel de color más claro,

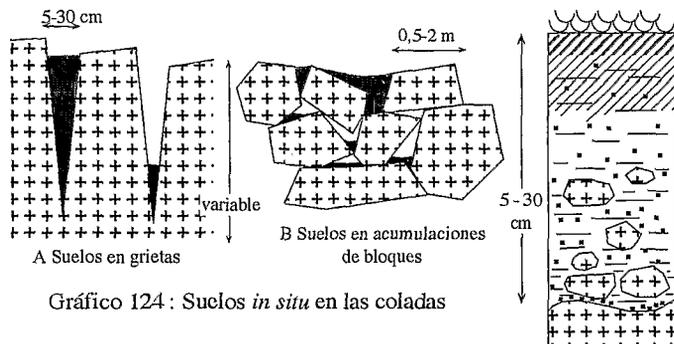


Gráfico 124: Suelos *in situ* en las coladas

de estructura granular o dispersa, con menos raíces pero pedregoso. En el contacto con la roca, se observa una delgada lámina de material arenoso, de alrededor de 1 mm de espesor, de estructura dispersa y color gris. En muchos sitios, se encuentran acumulaciones de carbonatos bajo diversas formas. La más aparente, aunque la menos frecuente, corresponde a acumulaciones locales de cascarnes de caracoles del género *Bulimulus*, que se encontraron sobre todo al pie de arbustos o árboles. La segunda, consistente en acumulaciones de carbonatos, se identificó en casi todos los suelos y presenta incrusta-

Símbolos comunes a los gráficos 124 a 127; la densidad del símbolo es proporcional al contenido del elemento.

Roca basáltica maciza	Elementos gruesos (arena)
Suelos	Elementos finos (arcilla y limo)
Cenizas volcánicas	Materia orgánica

Hojarasca

<sup>8</sup> En el anexo G del texto original se encuentran descripciones de los suelos muestreados

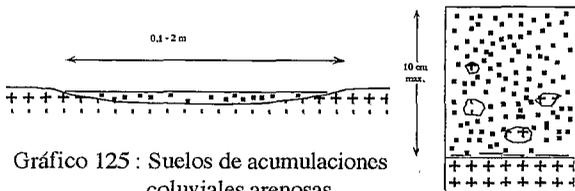


Gráfico 125 : Suelos de acumulaciones coluviales arenosas

ciones blancas en la superficie de los agregados del suelo ; forma delgadas y diminutas escamas en forma de puntos o dendritas.

Los suelos de los depósitos coluviales en las coladas (gráfico 125) están constituidos principalmente de arenas mezcladas con piedras de tamaño hasta centimétrico y

los colores dominantes varían entre rojizo, amarillento y gris (los dos primeros tonos se deben a la presencia de óxidos de hierro). Su espesor no alcanza los 10 cm y sus componentes — piedras, arena y partículas finas — son independientes y no son agregados en una estructura estable. La diferenciación vertical es discreta : se observa únicamente una ligera concentración de los elementos más finos en las capas profundas, en el contacto con el fondo de la depresión. Los granos de arena tienen casi todas formas alargadas y sus ángulos son vivos, lo que denota que no fueron arrastrados a lo largo de grandes distancias. Estos suelos se encuentran en las depresiones anchas y poco profundas de las coladas « pahoehoe » (en la zona de estudio de San Cristóbal) ; los materiales de alteración provienen de la descamación superficial de las planchas de rocas vecinas bajo el efecto de las variaciones diarias de temperatura, y su posterior acumulación por la acción de lluvias ocasionales.

En la colada de Floreana, se encontraron varios lugares en donde materiales piroclásticos recientes, cenizas o lapillís, se mezclaron con los bloques de la colada para rellenar los vacíos entre ellos. Los suelos allí desarrollados son blandos, poco estructurados y de colores claros, entre amarillo y café.

Fuera de las coladas, los suelos encontrados tienen mayor diversidad. A los de las zonas rocosas y de aspecto similar al de los descritos anteriormente, hay que añadir dos tipos adicionales : los suelos coluviales arcillosos y los suelos derivados de cenizas volcánicas.

Los primeros (gráfico 126) se desarrollan en anchas depresiones en donde se han acumulado materiales finos arrastrados por las aguas desde zonas vecinas. En la zona de estudio del sitio de Bahía Borrero, la colada está bordeada por un extenso depósito de este tipo. Los suelos

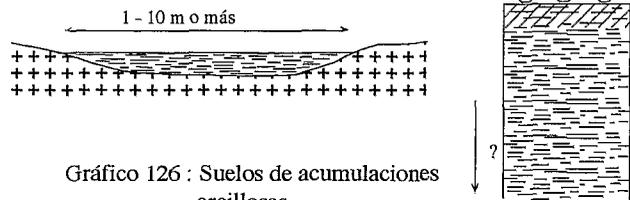


Gráfico 126 : Suelos de acumulaciones arcillosas

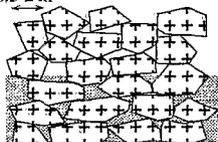
son de color rojo a anaranjado, compactos y presentan anchas grietas de resaca durante la estación seca. La diferenciación vertical es poco marcada con una delgada capa superficial de estructura granular o poliédrica milimétrica y de color algo amarillento, mientras que los niveles más profundos tienen una estructura poliédrica decimétrica y un color de rojo anaranjado a concho de vino. La incorporación de materia orgánica solo se produce en los primeros milímetros y la colonización por parte de las raíces es muy superficial. Con lluvias fuertes, estos sitios pueden llegar a transformarse en charcos, como fue posible observar en la isla Baltra durante el invierno de 1987.

Los suelos derivados de cenizas volcánicas (gráfico 127) se encuentran tanto fuera como dentro de las coladas. El material fino es de origen posterior al substrato rocoso ; de acuerdo a la importancia del depósito, las cenizas llenan los vacíos entre los bloques o conforman una capa más o menos espesa encima de las rocas. Se encontraron materiales finos debajo de los bloques superficiales en

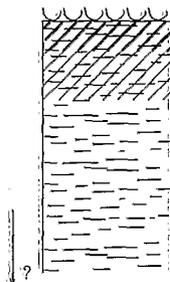
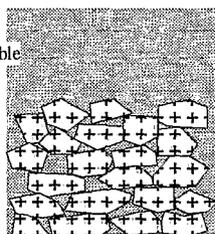
## Vegetación en coladas de lava

Existen todas las posibilidades intermedias entre los dos casos representados

0.5-2 m



variable



partes de la colada de Floreana y fuera de ella, así como en la parte alta de Alcedo. Los suelos son de profundidad variable, de textura blanda, sin estructuración notable de sus elementos; el color predominante va de amarillo a beige; las capas superficiales orgánicas pasan gradualmente a los hori-

Gráfico 127: Caso de una colada (acumulación de bloques) con aportes posteriores de cenizas

zontes minerales profundos y, gracias a la textura blanda, las raíces ocupan todo el perfil.

### TIPOS DE SUELOS Y ESPECIES CARACTERISTICAS<sup>9</sup>

Los principales tipos de suelos definidos por parámetros geomorfológicos pueden también caracterizarse por la presencia o abundancia de especies indicadoras. *Bursera* es el árbol típico de las zonas rocosas, antiguas o recientes. Otro árbol, *Parkinsonia aculeata*, es frecuente en la periferia de los depósitos coluviales arcillosos, mientras que ciperáceas como *Bulbostylis* colonizan preferentemente los depósitos arenosos. Otras ciperáceas, *Pectis* y ciertos helechos prefieren las grietas con suelos poco desarrollados. Depresiones en zonas rocosas en donde se acumulan humedad y partículas finas son preferentemente ocupadas por *Zanthoxylum*. Los suelos derivados de materiales piroclásticos tienen una composición florística muy diversificada y, en las zonas secas, *Gossypium* sería un buen indicador de la presencia de cenizas o lapillis.

### RESULTADOS<sup>10</sup>

A continuación, se presentan resultados resumidos de cada tipo de análisis, así como un breve comentario. Los valores de referencia de los diferentes parámetros provienen de Duchaufour (1960, 1977) y Bonneau & Souchier (1979).

#### GRANULOMETRIA

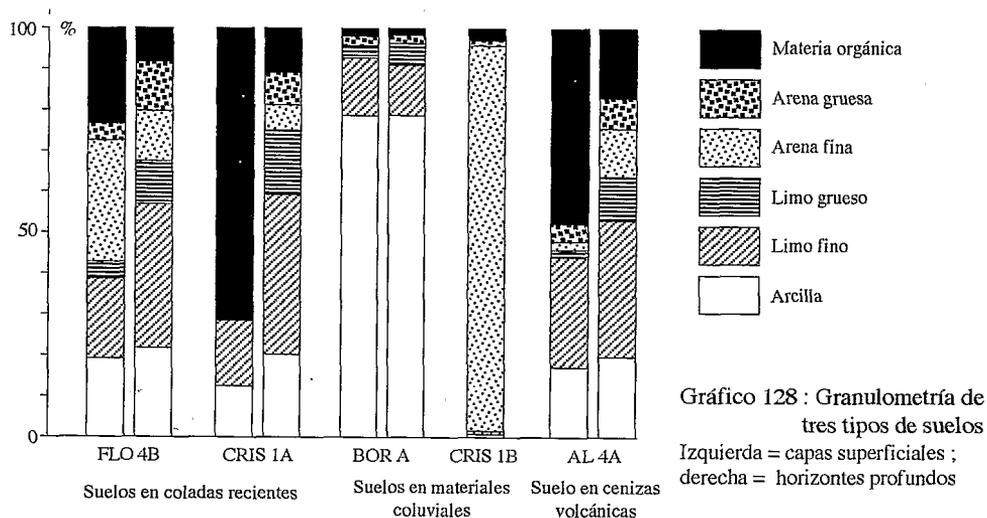
El análisis se realizó en 9 muestras correspondientes a 5 suelos. Los resultados constan en el cuadro 56 y en el gráfico 128.

Las texturas de los suelos muestreados es muy variable de acuerdo al material original. Los suelos desarrollados en materiales coluviales presentan el mayor contraste, ya que, en un caso, las arcillas conforman casi el 80 % del suelo, mientras que, en depósitos de partículas más gruesas, las arenas finas representan más del 95 %. Estos suelos se distinguen de los demás por la baja cantidad de materia orgánica, debida a la reducida cobertura vegetal que soportan.

Los suelos de las coladas de lava se caracterizan sobre todo por proporciones elevadas de materia orgánica en sus horizontes superficiales. La fracción mineral es variable y la cantidad de elementos gruesos (arenas) parece depender del modo de alteración del basalto; normalmente, este componente

<sup>9</sup> Observaciones adicionales sobre el comportamiento de las principales especies encontradas son recopiladas en el anexo J del texto original

<sup>10</sup> Los métodos analíticos usados están descritos en el anexo H del texto original. Los resultados totales están en el anexo I



es más importante en las capas inferiores del suelo, pero aportes laterales pueden ser responsables de la existencia de cantidades importantes de arenas en los primeros centímetros del suelo (Flo 4 B). Las proporciones de arcillas y limos finos son más importantes en los niveles inferiores.

Muestra	Horizonte cm	Arcilla	Limo fino	Limo grueso	Arena fina	Arena gruesa	Materia organ.
Flo 4 B	0-5	18,8	20,4	3,7	29,7	4,4	23,1
	10-20	22,1	35,0	10,0	13,4	11,8	7,9
Cris 1 A	0-5	12,4	16,4	0,4	0	0	70,8
	10-20	20,8	39,4	14,6	7,0	8,7	9,8
Bor A	0-1	78,9	14,6	3,2	0,5	1,5	1,3
	0-20	78,3	15,5	3,1	0,3	1,3	1,4
Cris 1 B	0-5	0,0	0,1	0,8	94,9	1,3	2,9
	15-20	19,3	34,1	9,6	11,9	7,1	18,0

Flo 4 B : suelo orgánico entre bloques de lava "aa"

Cris 1 A : suelo orgánico en grietas de lava "pahoehoe"

Bor A : suelo coluvial arcilloso, fuera de la colada

Cris 1 B : suelo coluvial arenoso en lava "pahoehoe"

Al 4 A : suelo sobre cenizas volcánicas, fuera de la colada

Arcilla : partículas de menos de 0,002 mm de diámetro

Limo fino : partículas entre 0,002 y 0,02 mm de diámetro

Limo grueso : partículas entre 0,02 y 0,05 mm de diámetro

Arena fina : partículas entre 0,05 y 0,2 mm de diámetro

Arena gruesa : partículas entre 0,2 y 2 mm de diámetro

Los valores son expresados en porcentajes.

#### Cuadro 56 : Textura (granulometría) de los principales tipos de suelos.

Los suelos desarrollados en cenizas volcánicas (Al 4 A) pueden también tener altas proporciones de materia orgánica ; en la parte mineral, los elementos finos predominan sobre los más gruesos.

#### RETENCION DE HUMEDAD

Los resultados de los análisis son muy heterogéneos aunque reproducibles en muchos casos ; al examinar las muestras remojadas antes de colocarlas en las ollas de presión, se observa claramente que, cuando la materia orgánica está presente en altos porcentajes, la muestra se comporta como un

## Vegetación en coladas de lava

cuerpo hidrófobo y el agua no llega a humectarla completamente.

Existe otra fuente de error que en este caso no fue tomada en cuenta : la relación presión/humedad no dibuja la misma curva cuando el suelo está en fase de humectación y en fase de secado (fenómeno de histéresis). Como todas nuestras muestras fueron tratadas de la misma manera, los datos son comparables entre sí. Por último, al ser transportadas, las muestras pierden parte de su estructura y los valores obtenidos en el laboratorio pueden diferir de los valores reales en el campo. Se señala igualmente que el procesar en una misma serie muestras de texturas muy diferentes puede inducir variaciones de la presión que alteran los resultados (Plenecassagne, com. pers.).

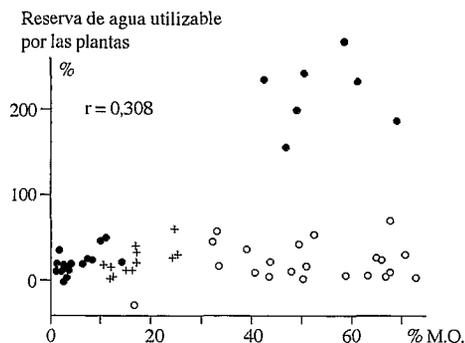
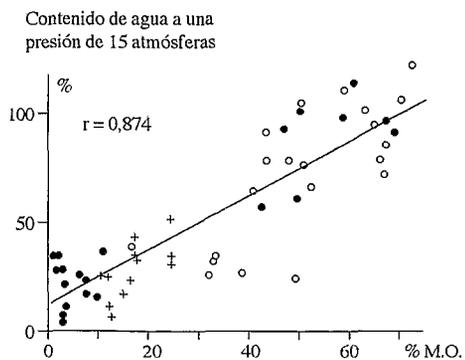


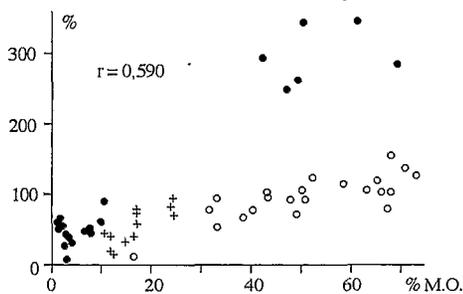
Gráfico 129 : Capacidad de retención de agua según el contenido de materia orgánica (% M.O.)

Valores en porcentaje de suelos seco

- Valor probablemente acertado
- Valor seguramente equivocado
- + Valor dudosos



Contenido de agua a una presión de 1/3 de atmósfera



Para tratar de calificar la confiabilidad de los valores obtenidos, se utilizó la estrecha relación entre el porcentaje de materia orgánica y la capacidad de retención de agua. En la primera figura del gráfico 129, consta la relación entre la reserva de agua y la tasa de materia orgánica, la misma que no es buena como lo demuestra el bajo valor del coeficiente de regresión. Cuando los puntos respetan la regla del aumento de los valores con la tasa de materia orgánica, ellos son considerados como confiables y están representados por círculos negros ; los representados por cruces y círculos blancos, muy numerosos, muestran reservas de agua independientes del contenido de materia orgánica y, por lo tanto, son equivocados o dudosos. Las otras dos figuras presentan los contenidos de agua con los dos valores de presión ; las diferentes muestras están representadas con los mismos símbolos que en la primera figura. En el caso de la presión de 15 atmósferas, gran parte de los valores se ordenan alrededor de una recta de regresión que tiene un coeficiente de correlación aceptable. La representación de los resultados obtenidos a una presión de 1/3 de atmósfera tiene un aspecto similar a la primera figura : ciertos puntos con tendencia a mostrar un claro incremento de la capacidad de retención de agua con el aumento de la tasa de materia orgánica y una mayoría de muestras con valores en los que poco

incide esa variable ; las muestras con valores equivocados o dudosos de la primera figura se apartan claramente de la recta probable que relaciona a los dos parámetros.

A una presión de 1/3 de atmósfera, los valores equivocados son más numerosos que los obtenidos a una presión de 15 atmósferas ; como son, salvo en un caso, superiores a ellos, se puede admitir que el grado de rehumectación de las muestras corresponde a un valor intermedio entre los contenidos de humedad de las dos presiones y que, por lo tanto, las humedades medidas a 15 atmósferas son datos confiables. Bonneau & Souchier proporcionan rangos de humedad de acuerdo a la textura de los suelos y nuestros datos se encuentran dentro de los valores publicados (cuadro 57)

	Capacidad al campo	Punto de marchitamiento permanente
Arena gruesa	9 - 10 %	
Arena fina	15 - 20 %	
Arena		2,5 %
Arena limo-arcillosa		6 %
Limo arenoso	20 - 25 %	
Limo arcilloso	25 - 30 %	13 %
Arcilla limosa		20 %
Arcilla		30 - 40 %
Suelo orgánico	> 100 %	

Cuadro 57 : Rangos de retención de humedad de acuerdo a la textura del suelo (según Bonneau & Souchier)

Tomando en cuenta los datos confiables, el rango de valores probables para los 4 tipos de suelos sería el indicado en el cuadro 58.

	1/3 atm.	15 atm.	Reserva hídrica
Coladas			
capas superficiales	100 - 380	30 - 80	190 - 280
capas inferiores	15 - 65	5 - 35	20 - 50
T. Rocosos Antiguos			
capas superficiales	hasta 265	60 - 110	hasta 200
capas inferiores	50 - 65	20 - 30	encima de 25
T. Coluviales			
capas superficiales	10 - 60	5 - 40	5 - más de 40
capas inferiores	35 - 55	20 - 40	15 - 40
T. Piroclásticos			
capas superficiales	35 - 345	25 - 105	hasta 245
capas inferiores	15 - 90	10 - 50	20 - 50

Cuadro 58 : Rangos de los valores probables de retención de humedad por tipo de suelo - Valores en porcentaje de suelo seco

De manera general, se debe señalar que las dificultades en remojar la muestras indican que una vez secos los suelos — lo que ocurre cada año en el campo — se requiere un largo período de lluvias

## Vegetación en coladas de lava

o de garfías para humectarlos de manera que las plantas puedan aprovechar el agua del suelo. La función de trampa de humedad de las plantas y el consecuente goteo al pie de las mismas pueden acelerar este proceso.

Es notable que no exista diferencia significativa entre las muestras tomadas en las coladas recientes y las provenientes de terrenos rocosos antiguos. En ambos casos y en los horizontes superficiales, los valores son altos con suelos capaces de almacenar de 2 a 3 veces su propio peso en agua. Otra característica son los valores relativamente altos registrados para una presión de 15 atm., lo que significa que cuando un suelo tiene un contenido de agua comprendido entre su propio peso y la mitad de él, las plantas no pueden utilizar el agua. Sin embargo, cuando esos suelos son rehúmedados por encima de su punto de marchitamiento permanente, sus capacidades de almacenamiento son muy buenas; lastimosamente, esa aptitud se presenta sólo en superficies reducidas en las coladas en donde esos suelos conforman únicamente pequeñas manchas discontinuas. En los horizontes inferiores, los valores observados son netamente inferiores.

Los suelos coluviales son más homogéneos en su perfil vertical, existiendo pocas diferencias entre las capas superficiales y las inferiores. La capacidad de almacenamiento depende de la textura de los depósitos, es baja en el caso de coluviones arenosos (Cris 1 B) o de hasta 40 % tratándose de depósitos de materiales finos. Las reducidas cantidades de materia orgánica en este tipo de suelo no permiten llegar a valores elevados de retención de humedad.

Los suelos de origen piroclástico muestran valores muy variables, debido tanto al contenido de materia orgánica como a la textura de los materiales volcánicos (cenizas más o menos finas, grado de alteración). Como estos terrenos son más favorables para la instalación de una cobertura vegetal, tienen tasas a veces importantes de materia orgánica, lo que induce valores elevados de retención de agua en sus horizontes superficiales que contrastan fuertemente con aquellos de los niveles inferiores. Así, un recubrimiento de los terrenos de colada con cenizas volcánicas crea una capa más continua de un suelo con buenas características de almacenamiento de agua.

## pH

Los resultados completos constan en el gráfico 130. Los 4 tipos de suelos muestran valores promedio diferentes: los más ácidos son los suelos de las coladas; los situados sobre materiales coluviales y cenizas volcánicas tienen una reacción ligeramente básica, mientras que los de los terrenos rocosos antiguos presentan valores intermedios. Los horizontes superficiales tienen un pH ligeramente más ácido que los inferiores, fenómeno clásico en la mayoría de tipos de suelo. En el cuadro 59, se resumen los valores obtenidos.

Tipo de suelo	Horizontes superficiales		Horizontes inferiores	
	Promedio	Rango	Promedio	Rango
Coladas	6,22	4,9 - 7,6	6,23	5,6 - 7,6
T. Rocosos Antiguos	6,81	5,9 - 7,1	6,57	5,9 - 7,2
Materiales coluviales	6,95	6,0 - 8,1	7,37	6,2 - 7,5
Cenizas volcánicas	7,25	6,7 - 7,7	7,10	6,6 - 7,9

Cuadro 59 : Valores promedios y rangos del pH según el tipo de suelo y el horizonte

En los suelos de las coladas, la materia orgánica está poco mineralizada (muchas veces se reconocen todavía estructuras vegetales) y prácticamente no incorporada a los elementos minerales del sue-

lo. Las acumulaciones superficiales de materia orgánica se deben tanto a la concentración de la producción (las plantas crecen en grietas y las hojas caídas se juntan en esas mismas grietas) como a condiciones desfavorables (sequía) para una pronta mineralización. Tal materia orgánica en bruto tiene siempre una reacción claramente ácida. La diferencia entre los dos horizontes es poco marcada.

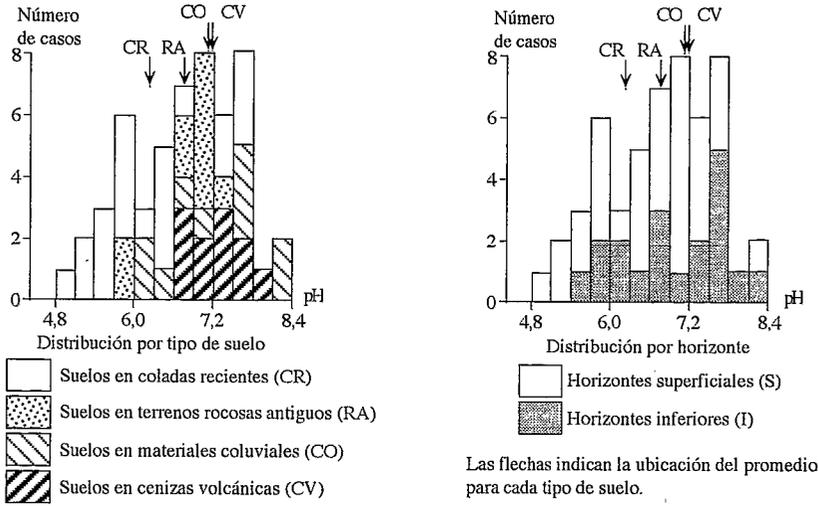


Gráfico 130 : Distribución de los valores del pH en el agua

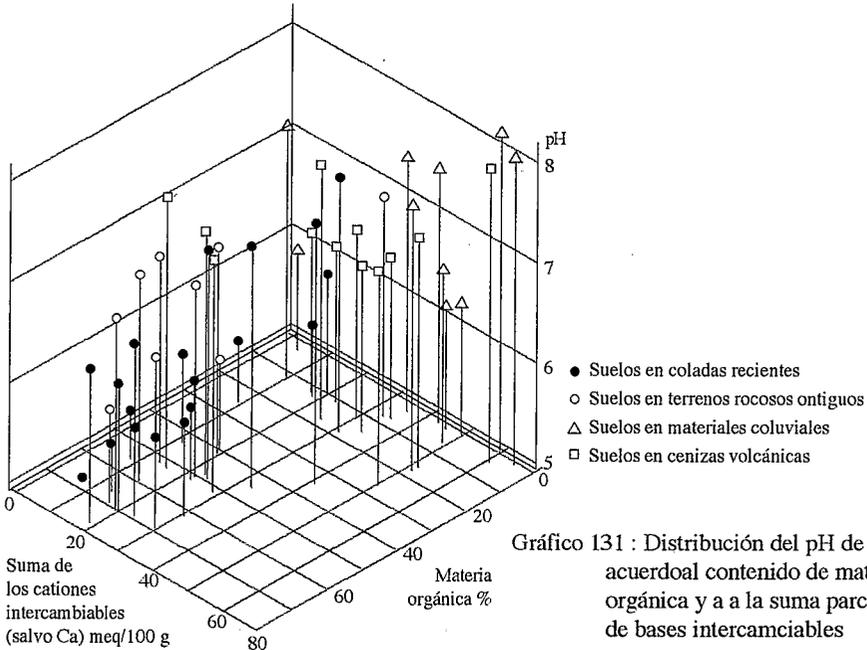


Gráfico 131 : Distribución del pH de acuerdo al contenido de materia orgánica y a la suma parcial de bases intercambiables

## Vegetación en coladas de lava

Los suelos desarrollados en terrenos rocosos antiguos son claramente menos ácidos. El valor promedio más bajo observado en las capas inferiores se debe probablemente al reducido número de muestras (3) y no se puede interpretar; al comparar los dos valores en los tres suelos muestreados y sus dos niveles, se observa que la diferencia es mínima y no supera 0,1 unidad de pH. La mayor edad de estos suelos ha permitido la evolución de la materia orgánica hacia compuestos menos ácidos.

Los suelos con reacción neutra o básica contienen una materia orgánica muy evolucionada (las estructuras vegetales sólo se reconocen en el contacto entre la capa de hojarasca y el suelo propiamente dicho) e íntegramente mezclada con los componentes minerales. Como la fracción mineral es ya sea un producto de alteración (caso de los coluviones) o fácilmente alterable (caso de las cenizas volcánicas), se ha producido la liberación, al menos parcial, de los nutrientes lo que también incrementa los valores del pH.

El contenido en elementos básicos del suelo juega también un papel importante en la determinación del pH. En el gráfico 131, se ha representado el pH en función del contenido de materia orgánica y de la suma parcial de bases intercambiables. Los valores más bajos corresponden a valores altos de materia orgánica, mientras que los pH más elevados se encuentran en muestras con un reducido contenido de materia orgánica y con altas tasas de cationes intercambiables.

## MATERIA ORGANICA

En el cuadro 60 se resumen los resultados entregados por el laboratorio para cada gran tipo de suelo identificado; los resultados completos son presentados en el gráfico 132.

	Horizontes superficiales					Horizontes inferiores				
	N	C %	MO %	N %	C/N	N	C %	MO %	N %	C/N
Suelos en coladas recientes	17-18	31,7	54,5	2,19	15	6	8,1	13,9	0,65	12
Suelos en terrenos antiguos rocosos	7	33,6	57,7	2,34	14	3	11,0	18,9	1,01	10
Suelos en terrenos coluviales	6	4,0	6,9	0,35	12	5	1,1	1,9	0,13	10
Suelos en cenizas volcánicas	6	19,8	34,1	1,66	12	6	7,4	12,6	0,75	10

N : número de muestras (los valores indicados son los promedios de las N muestras)

C % : porcentaje de carbono

MO % : porcentaje de materia orgánica =  $1,72 \times C \%$

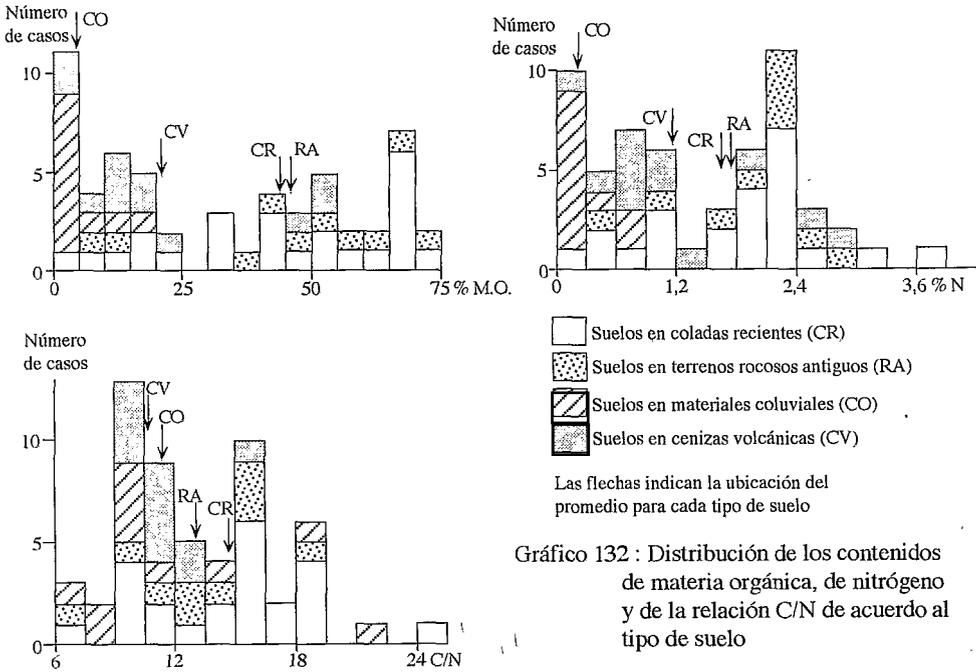
N % : porcentaje de nitrógeno

C/N : porcentaje de carbono dividido por el porcentaje de nitrógeno

Cuadro 60 : Algunas características de la materia orgánica de los principales tipos de suelo

Las diferencias en las tasas de carbono y nitrógeno entre horizontes superficiales e inferiores son importantes y bien conocidas en todos los suelos; la disminución del carbono (que desciende al 26-37 % del de la capa superior) es más importante que la del nitrógeno (reducción al 30-45 %); por lo tanto, la relación carbono/nitrógeno disminuye en unos 2-4 puntos.

Los valores del carbono, de la materia orgánica y del nitrógeno son muy altos en los dos terrenos rocosos, muy bajos en los suelos coluviales e intermedios en los suelos derivados de materiales piroclásticos; las diferencias entre estos tres grupos son altamente significativas.



Los valores de la relación C/N conforman dos grupos que difieren significativamente entre ellos : por un lado, los suelos desarrollados en terrenos rocosos, y por otro, los derivados de materiales de textura más fina. Habitualmente, se mencionan dos valores significativos de esta relación : 10 que corresponde a una mineralización óptima de la materia orgánica y 20 en el caso de una mineralización muy deficiente. En los suelos rocosos, C/N se encuentra entre estos dos valores y es claramente inferior en los dos otros tipos de suelo. El decrecimiento de este índice indica una evolución más avanzada de la materia orgánica del suelo ya que el aumento de la proporción de nitrógeno es concomitante con un incremento de las fracciones de moléculas pequeñas, resultado de una degradación activa de la materia vegetal.

Los suelos de los terrenos rocosos, que en muchos casos son poco profundos, discontinuos horizontal y verticalmente y con una cobertura vegetal a menudo abierta, son sitios de acumulación de materia orgánica poco evolucionada, es decir que estos no se prestan para la rápida mineralización de la materia vegetal muerta y su incorporación a los elementos minerales. Las condiciones ambientales, y en particular la sequía, serían los principales responsables de la descomposición deficiente de la materia orgánica.

Por el contrario, los otros dos tipos de suelo, los desarrollados en coluviales y aquellos derivados de materiales piroclásticos, son más profundos y sin discontinuidades de importancia. Las tasas son más bajas, sobre todo en los primeros, en donde la débil cobertura de plantas no deja cantidades apreciables de material vegetal. Sin embargo, en ambos tipos de suelos, los índices C/N son del orden de 12, lo que indica un procesamiento satisfactorio de los desechos vegetales. En un caso, los bajos aportes de material vegetal, y en el otro, las condiciones microclimáticas determinadas por una densa cobertura vegetal, son los probables factores que favorecen esa mineralización.

## Vegetación en coladas de lava

**FOSFORO TOTAL Y ASIMILABLE**

Los pocos resultados resumidos en el cuadro 61 muestran valores relativamente altos del fósforo total ; este se encuentra en proporciones similares a las de la roca basáltica (ver cuadro 1) ; no se observan diferencias notables entre los tipos de suelos salvo entre los desarrollados en coluviones y los derivados de materiales piroclásticos. En los pocos casos en donde se realizaron análisis del fósforo en el horizonte más profundo, se constata un aumento muy sensible del contenido de fósforo total.

	P. Total	P. Asim.	P.A./P.AT	C/P.T.
Coladas	0,298	0,0059	2,1	129
T. Roc. Ant.	0,265	0,0033	1,5	110
T. coluviales	0,203	0,0011	6,8	13
T. piroclásticos	0,355	0,0050	1,1	60

P. Total : fósforo total

P. Asim. : fósforo asimilable

P.A./P.T. : relación fósforo asimilable:fósforo total (en porcentaje)

C/P.T. : relación entre contenidos de carbono y fósforo total

Cuadro 61 : Contenidos en fósforo (g de  $P_2O_5$  en 100 g de suelo) ; promedios de los valores individuales

El fósforo asimilable está presente en cantidades muy bajas y, salvo el valor reducido en los suelos desarrollados en materiales piroclásticos, no se detectan diferencias significativas. Las reducidas concentraciones de fósforo asimilable se deben probablemente al exceso de calcio en esos suelos, que provoca la formación de fosfatos de calcio insolubles y que no pueden ser aprovechados por las plantas. El fósforo asimilable representa porcentajes bajos del fósforo total ; el valor promedio relativamente alto encontrado en los suelos derivados de materiales coluviales proviene de una muestra de suelos arcillosos de Bahía Borrero.

La relación entre los porcentajes de carbono y de fósforo dan una indicación sobre las potencialidades de mineralización del segundo : esta sería imposible con valores superiores a 200 y mejora a medida que los valores disminuyen. En los suelos de las coladas el promedio se sitúa muy por encima de 100, en los terrenos rocosos antiguos apenas por debajo de ese valor, en los suelos desarrollados en materiales coluviales es del orden de 10 y en los suelos derivados de cenizas volcánicas de alrededor de 50. Los suelos de terrenos rocosos presentan condiciones intermedias para la mineralización del fósforo, las mismas que sólo mejoran en una reducida proporción en los terrenos rocosos antiguos. Los otros dos tipos de suelos muestran en cambio buenas condiciones para la mineralización de este elemento.

**BASES DE INTERCAMBIO**

El cuadro 62 presenta un resumen de los resultados. El complejo absorbente del suelo está constituido por sus fracciones más finas, arcillas y materia orgánica que pueden, mediante enlaces eléctricos, retener cationes en la superficie de sus moléculas, e intercambiarlos con la solución de los suelos. En promedio, la materia orgánica tiene una capacidad de intercambio catiónico (CIC) hasta 6 veces mayor que la de las arcillas. El análisis realizado permite cuantificar la CIC y dosificar los cationes presentes ; la relación entre la suma de estos y la CIC es la tasa de saturación del complejo, indicación de la fertilidad del suelo.

	Horizontes superficiales								Horizontes inferiores								
	Ca	Mg	K	CIC	S1	S2	%1	%2	Ca	Mg	K	CIC	S1	S2	%1	%2	
C.R.																	
Prom	76,6	16,6	2,11	98,0	95,6	19,0	101,9	20,5	38,0	9,2	2,19	48,2	49,4	11,4	149,7	24,7	
Min	16,2	4,3	0,20	48,6	21,1	4,9	17,6	4,1	1,1	0,8	0,46	19,4	2,4	1,3	39,3	8,4	
Ma	150,0	33,1	4,85	133,8	166,4	35,9	323,6	39,7	80,0	26,7	7,17	67,0	98,9	33,9	361,8	50,6	
R.A.																	
Prom	103,8	17,4	2,99	109,7	124,5	20,7	116,8	18,9	45,5	11,1	2,51	56,1	59,4	13,8	105,6	24,6	
Min	91,0	12,5	1,07	86,0	106,8	13,8	89,8	12,9	39,0	8,4	1,39	52,4	51,2	10,3	97,6	17,8	
Max	124,0	29,2	6,60	137,6	142,7	32,2	165,9	26,0	51,5	14,4	4,66	58,0	65,2	19,1	112,3	32,9	
CO																	
Prom	51,7	24,2	3,98	71,0	80,1	28,5	231,3	44,5	33,2	27,7	3,15	57,3	64,0	30,9	113,3	52,9	
Min	31,8	0,7	0,36	5,0	41,4	1,4	50,3	10,3	17,5	10,0	0,85	33,0	36,8	14,6	92,4	35,7	
Max	112,0	52,5	7,43	135,8	150,2	53,4	828,8	74,9	38,5	51,8	5,12	78,4	36,8	14,6	92,4	35,7	
C.V.																	
Prom	67,9	19,1	4,76	83,2	92,1	24,2	116,5	33,3	40,9	12,0	3,45	54,3	56,6	15,7	105,8	31,0	
Min	35,0	9,8	1,79	43,0	57,3	14,6	93,8	13,6	27,3	7,2	0,46	43,0	42,6	8,1	87,3	16,6	
Max	96,0	27,9	9,76	119,8	122,4	30,7	147,4	51,8	63,0	21,3	5,79	80,0	78,0	26,3	124,7	61,2	

Ca	Calcio	Mg	Magnesio	K	Potasio
CIC	Capacidad de intercambio catiónico				
S1	Suma de todos los cationes				
S2	Suma de los cationes sin el calcio				
	Estos valores se dan en miliequivalentes por 100 g de tierra seca				
%1	Porcentaje de saturación del complejo tomando todos los cationes				
%2	Porcentaje de saturación del complejo no tomando el calcio				
C.R.	Suelos en las coladas recientes				
R.A.	Suelos en terrenos rocosos antiguos				
CO	Suelos en materiales coluviales				
C.V.	Suelos en cenizas volcánicas				
Prom	Valor promedio				
Min	Valor mínimo				
Max	Valor máximo				

Cuadro 62 : Cationes intercambiables en los 4 tipos de suelos y los 2 horizontes

Los resultados muestran claramente problemas en la dosificación del calcio intercambiable (Ca): sus valores muy elevados inducen una suma excesiva de los cationes (S1) totales y una tasa de saturación (%1) cercana y a veces superior al 100%. La mayoría de los suelos tienen carbonato de calcio (efervescencia al contacto con un ácido) y, en ciertos casos, se pueden ver depósitos blancos en los agregados; en otros, la alta densidad de conchas del caracol *Bulimulus* es la fuente visible del carbonato de calcio. Además, el pH elevado, el clima seco de la zona y la riqueza en calcio de la roca basáltica (ver cuadro 1) crean las condiciones idóneas para la presencia de ese elemento en los suelos. Ensayos de laboratorio mostraron que es suficiente agregar mínimas cantidades de carbonato de calcio para llegar a valores aberrantes de la proporción de calcio en las bases de intercambio.

Aunque todo el calcio dosificado no forma parte de los cationes de intercambio, existen en estas muestras grandes cantidades de calcio que puede ser fácilmente aprovechado por las plantas. Existe un desequilibrio entre los dos cationes bivalentes, calcio y magnesio; el gráfico 133 representa la proporción de calcio con respecto a la suma calcio + magnesio. En las muestras provenientes de terrenos rocosos, sean estos antiguos o recientes, así como en los suelos derivados de cenizas volcánicas, la proporción del calcio supera el 50%. Sólo los suelos desarrollados en materiales coluviales

## Vegetación en coladas de lava

pueden presentar un mejor equilibrio entre los cationes bivalentes. En este caso, el transporte del material por las aguas determina una disminución del contenido en calcio, mientras que los suelos desarrollados en materiales in situ sufren de un exceso de ese elemento; la única excepción constituye el suelo arenoso de Cris 1 B acumulado en una ancha y poco profunda depresión que recoge en su área de recepción también las aguas cargadas de minerales disueltos.

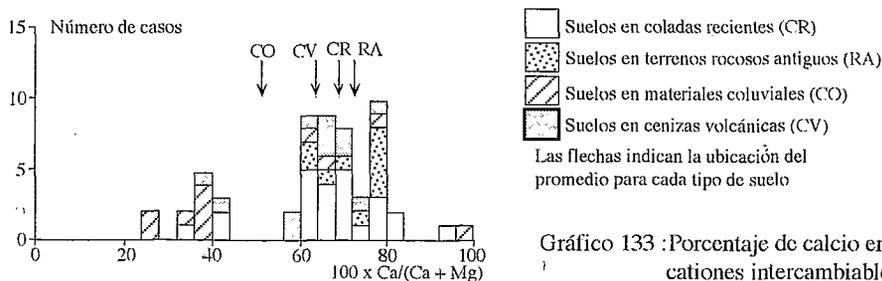


Gráfico 133 : Porcentaje de calcio en los cationes intercambiables

Los valores elevados de calcio tienen un efecto negativo en la disponibilidad de otros cationes, en particular potasio y magnesio; la nutrición mineral de las plantas resulta desequilibrada cuando la proporción de calcio en las bases intercambiables supera el 70 - 75 % del total. El exceso de calcio provoca igualmente la insolubilidad del fósforo, del boro y del hierro.

El magnesio (Mg), aunque presente en cantidades menores, tiene concentraciones elevadas comparadas con las encontradas usualmente. Como este elemento y el calcio tienen comportamientos similares tanto en el agua como en el complejo absorbente del suelo, tasas altas de magnesio se acompañan de tasas elevadas de calcio. En las rocas basálticas, las concentraciones de magnesio representan algo más de la mitad de las de calcio, pero, en el complejo absorbente de los suelos de terrenos rocosos, esta relación varía entre 34 % y 43 % y se acerca al 50 % en los suelos derivados de cenizas volcánicas. En los suelos desarrollados en materiales coluviales esta relación es muy elevada y cercana al 100 %. En los materiales volcánicos, parece existir algún impedimento a la mineralización y solubilización del magnesio; sólo cuando las concentraciones de calcio son bajas como en suelos derivados de materiales removidos, las concentraciones tanto absolutas como relativas del magnesio se ubican en niveles correspondientes a las de las rocas basálticas propias a una equilibrada nutrición mineral de las plantas.

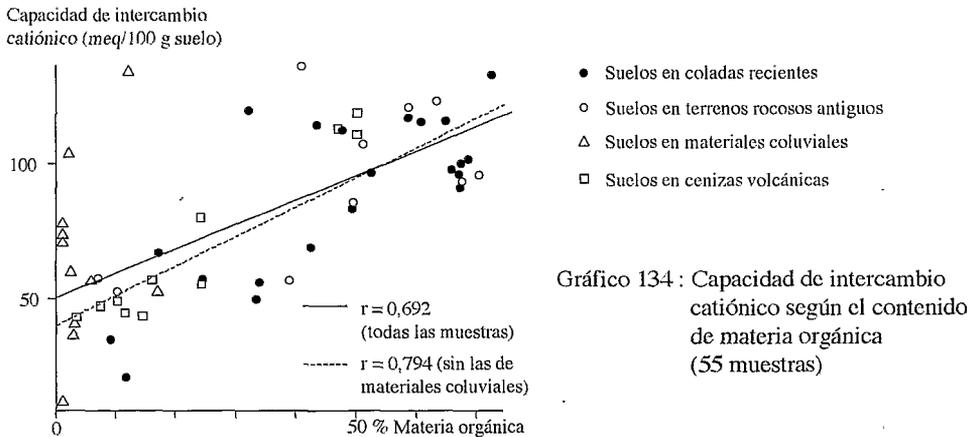
El potasio está presente en cantidades reducidas, principalmente debido a las bajas concentraciones de este elemento en las rocas basálticas de Galápagos (ver cuadro 1). Sus valores promedio en los suelos desarrollados en coluviones y en cenizas son casi dos veces mayores a los registrados en los suelos rocosos. Como se anotó anteriormente, el escaso contenido de potasio comparado con las concentraciones de los cationes bivalentes (Ca y Mg) induce dificultades de absorción de este elemento por parte de las plantas.

El sodio (Na) no consta en el cuadro 62<sup>II</sup>. Tiene concentraciones muy bajas, ubicadas a menudo en el límite de sensibilidad del método de dosificación utilizado.

La capacidad de intercambio catiónico (CIC) es muy alta y está relacionada con el contenido en materia orgánica de las muestras (gráfico 134). Sin embargo, aun con contenidos reducidos de materia orgánica, se observan capacidades de intercambio importantes en los suelos desarrollados en ma-

<sup>II</sup> Los resultados completos pueden ser consultados en el anexo I del texto original

teriales coluviales ; en ellos, no existe relación entre la CIC y la tasa de materia orgánica. Si no son tomados en cuenta en el cálculo de la correlación, el coeficiente  $r$  mejora significativamente (gráfico 134)



Se encontró un indicio de la fácil solubilización de los minerales de las rocas basálticas : en las caras inferiores de los bloques de lava « aa », se observan concreciones blancas de algunos milímetros de largo, las mismas que resultan del depósito de sales disueltas. Es muy probable que se hayan originado en períodos muy húmedos, durante años con fenómenos del Niño de mayor intensidad.

## ANÁLISIS DE HOJARASCA

En varios transectos, se recolectaron hojas muertas caídas en el año para tratar de encontrar, en sus contenidos de elementos minerales, variaciones significativas debidas al tipo de terreno. Se recogió hojarasca de especies seleccionadas para eliminar un posible factor de variación entre las especies ; en San Cristóbal, *Waltheria ovata* es la más difundida en todos los transectos levantados, pero su reducida frecuencia en Alcedo obligó a tomar otra especie abundante en ese sitio, *Bursera graveolens*. En el caso de *Waltheria*, fue posible recolectar dos capas de hojarasca, las hojas caídas en el año (escogidas para disponer de las hojas más frescas posibles) y las hojas del año anterior que conforman una capa de material vegetal en proceso de descomposición. En el caso de *Bursera*, la textura más delgada de las hojas y las condiciones más húmedas, en Alcedo, determina una descomposición más rápida y por lo tanto solo se pudieron recolectar las hojas del año.

## RESULTADOS

Los resultados constan en el cuadro 63 y en los gráficos 135 y 136. Las muestras están identificadas por el terreno en el que fueron tomadas. Los contenidos de referencia, que fueron comparados con estos resultados, provienen de Benton & al. (s/l).

Casi todos los valores del nitrógeno en las hojarascas del año son inferiores al 1,5 % y pueden ser considerados como bajos (se menciona igualmente un promedio de 2 % en el caso de la hojarasca fresca de especies siempreverdes, como *Waltheria*) ; dado que las rocas basálticas no contienen este elemento, la única fuente de nitrógeno orgánico es el nitrógeno atmosférico, ya sea a través de una edad relativamente corta de estos terrenos explica-

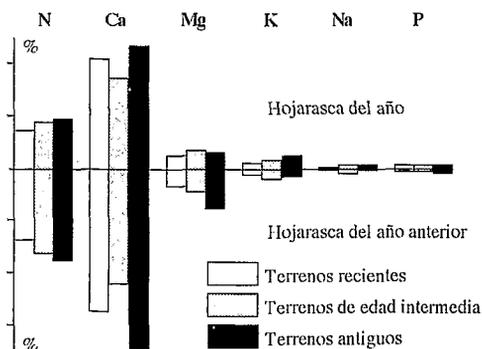
## Vegetación en coladas de lava

ría los bajos contenidos en este elemento. En San Cristóbal, se observa un ligero incremento en los terrenos más antiguos (terreno A). En el caso de *Waltheria*, se puede hacer la comparación entre la hojarasca del año en curso y la del año anterior, constatándose, en todos los terrenos, valores claramente superiores en la hojarasca del año anterior. En el caso de *Bursera* en Alcedo, las variaciones observadas en función tanto de la altitud como del tipo de terreno no muestran diferencias significativas.

	N %	Ca %	Mg %	K %	Na %	P %	N %	Ca %	Mg %	K %	Na %	P %
San Cristóbal ; hojarasca de <i>Waltheria</i> (3 muestras en los terrenos A y B, 2 en el C)												
	Hojas del año						Hojas del año anterior					
Terreno A	0,93	2,15	0,29	0,20	0,07	0,09	1,61	2,92	0,81	0,19	0,05	0,11
Terreno B	0,88	1,77	0,37	0,19	0,11	0,09	1,64	2,25	0,46	0,24	0,12	0,10
Terreno C	0,85	2,60	0,35	0,29	0,05	1,10	1,58	3,09	0,34	0,10	0,07	0,11
Alcedo ; hojaras de <i>Bursera</i> (2 muestras en la colada Al 3 y 4, 1 muestra en los demas sitios)												
	Bosque						Colada					
Alcedo 1	1,15	3,00	0,30	0,35	0,12	0,09	1,19	2,50	0,20	0,34	0,20	0,10
Alcedo 2	1,47	3,20	0,30	0,35		0,11	1,40	2,20	0,30	0,25	0,16	0,10
Alcedo 3	1,30	3,40	0,30	0,36	0,07	0,16	1,54	2,10	0,20	0,31	0,12	0,11
Alcedo 4	1,47	3,60	0,40	0,68	0,16	0,10	1,64	2,30	0,30	0,17	0,07	0,11

Cuadro 63 : Contenido de minerales de las hojarasca

En la gran mayoría de los casos, el calcio tiene concentraciones cercanas o superiores al 2,5 %, límite inferior de los valores considerados como altos ; lo mismo ocurre con el magnesio que es considerado como abundante cuando su porcentaje supera el 0,2 %. En la capa de hojarasca del año anterior, las concentraciones de estos dos elementos tienden a ser aún más elevadas. Al igual que el nitrógeno, el calcio y el magnesio no muestran variaciones con la altitud ; las diferencias entre la colada y el terreno antiguo son notables en el caso del calcio, con valores mucho más importantes en el terreno reciente.

Gráfico 135 : San Cristóbal, hojarasca de *Waltheria* ; contenido de minerales según la edad de la hojarasca y la del terreno

El potasio, elemento escaso en las rocas y los suelos de Galápagos (ver cuadros 1 y 63), se encuentra en cantidades reducidas en las hojarasca. Cuando existe una alimentación mineral equilibrada, los valores del potasio son comparables a los del nitrógeno y a veces más elevados ; en nuestro análisis, las concentraciones de potasio representan apenas entre 6 y 46 % de las de nitrógeno ; los porcentajes más bajos se encuentran en la hojarasca del año anterior en el caso de *Waltheria* y en los terrenos antiguos en el caso de *Bursera*. Las variaciones encontradas no parecen tener relación con variaciones de la edad de la hojarasca o del terreno, o de la altitud del sitio ; además, el valor encontrado en el sitio de colada Alcedo 4 bien podría ser erróneo.

Como en la dosificación de los cationes del complejo absorbente del suelo, el sodio muestra concentraciones muy reducidas, a veces ubicadas en el límite de sensibilidad del método, no puede ser analizado.

El fósforo es otro elemento escaso en las rocas y los suelos del archipiélago. En las hojarascas, los valores inferiores al 0,15 % son calificados como bajos, siendo ese el caso de nuestros resultados. No se detectan variaciones en función de las características de los sitios.

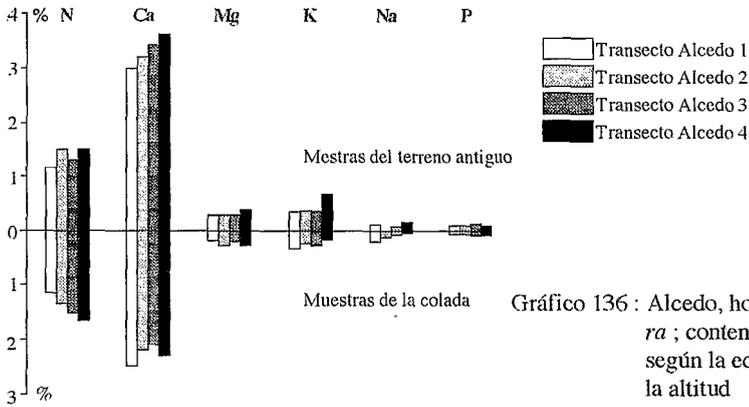


Gráfico 136: Alcedo, hojarasca de *Bursera*; contenido de minerales según la edad del terreno y la altitud

El análisis de las hojarascas corrobora los resultados obtenidos en el caso de los cationes del suelo: desequilibrio calcio/potasio, antagonismo calcio/potasio, carencia de potasio y de fósforo.

## LOS SITIOS DE COLONIZACIÓN (NICHOS)

### DESCRIPCIÓN DE LOS NICHOS

En las coladas, la combinación de características del sustrato y del clima crea condiciones muy variadas para la vegetación. En las primeras etapas de la colonización, la mayor parte del espacio disponible no es propicio para la instalación y el desarrollo de plantas; sólo sitios reducidos presentan parámetros favorables gracias a condiciones particulares debidas sobre todo, en el caso de las coladas de lava, a la microtopografía. Dentro de la zona de distribución de una especie, el conjunto de sitios cuyas condiciones ambientales permiten su sobrevivencia recibió de Grinnell (in Blondel, 1986) el nombre de « nicho ecológico ». Esta definición, esencialmente geográfica, permite evidenciar y describir sitios por sus características topográficas (en nuestro caso las coladas) y, en cada tipo de sitio o « nicho », se puede estimar la bondad de las condiciones ambientales que ofrece.

Antes de describir los sitios topográficos encontrados en las coladas, se debe analizar cómo se distribuyen los niveles de los principales factores limitantes que, tratándose de las plantas verdes, son: energía, nutrientes minerales y agua.

La energía solar sólo hace falta al fondo de las grietas y de las cavernas más profundas. Como las plantas tienen que absorber los nutrientes minerales en forma disuelta, no pueden acceder a aquellos inmovilizados en las rocas; la alteración de estas últimas disuelve los minerales que se vuelven así disponibles para las plantas. En condiciones favorables, estas pueden encontrar minerales disponibles en las superficies en vías de alteración (caso de los líquenes crustáceos). Generalmente, los productos de alteración se acumulan en depresiones u otras zonas bajas en donde empieza la génesis de un suelo, siendo tales zonas los sitios más propicios para las plantas. El factor agua tiene que ser analizado en sus dos componentes: facilidad de recepción de humedad y posibilidad de conservación de la mis-

Vegetación en coladas de lava

ma. La mayor recepción de agua se produce en las paredes barlovento y en los sitios de goteo, mientras que su conservación requiere sitios protegidos del sol y con elementos de textura fina capaces de retener agua.

En lo que a topografía general se refiere, las coladas de tipo « aa » tienen un relieve contrastado, con depresiones alternadas con zonas de acumulación de bloques. Las principales características de los sitios identificados en el gráfico 137 constan en el cuadro 64.

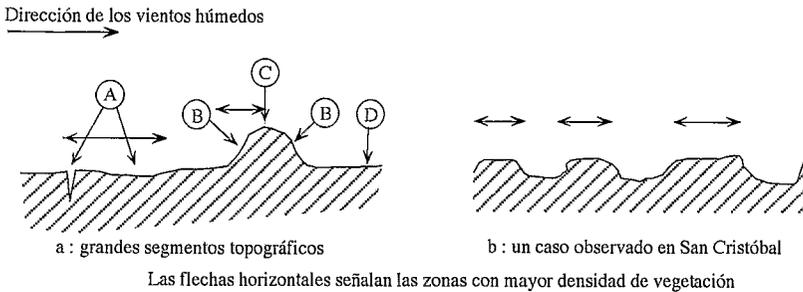


Gráfico 137 : Macro-topografía y sitios preferenciales de instalación de la vegetación

	Disponibilidad de minerales	Recepción de la humedad	Conservación de la humedad
A	buena	buena	buena
B	mala	buena	mala
C	mala	variable	mala
D	mala	mala	mala

Cuadro 64 : Condiciones ambientales de los grandes segmentos topográficos

Las depresiones (A) son los sitios más favorables para la instalación de vegetación porque son zonas de acumulación tanto de elementos finos producidos por la alteración de las rocas como de aguas condensadas en niveles superiores, particularmente las pendientes (B). La pendiente barlovento presenta condiciones medianamente favorables, siendo la mayor limitación la pendiente misma que impide la acumulación de elementos finos proveedores de nutrientes y almacenadores de agua. Los demás sitios ofrecen condiciones desfavorables para las plantas, salvo las crestas (C) que pueden tener una buena capacidad de condensación de humedad. En San Cristóbal y en lavas « pahoehoe », se observó una importante variante de este patrón (gráfico 137 b) cuando las superficies altas tienen una cobertura vegetal mayor ; esta inversión se debe a la mayor facilidad de captar humedad de las garúas en las partes más expuestas, y a la relativa impermeabilidad de las lavas « pahoehoe ».

La microtopografía revela un gran número de nichos identificados en los gráficos 138 y 139 y descritos en el cuadro 65 ; fueron agrupados en :

- 1 superficies principalmente horizontales ;
- 2 superficies principalmente verticales ;
- 3 depresiones anchas y poco profundas ;
- 4 fisuras estrechas y poco profundas ;
- 5 grietas u otros huecos profundos.

Se presenta también una estimación de la riqueza florística de cada sitio.

	Disponibilidad de minerales	Recepción de humedad	Conservación de humedad	Falta de luz	Estimación de la riqueza florística	
					San Cristóbal ("pahoehoe")	Alcedo ("aa")
1a	--, +	-	--		P	0
1b	--	-	--		x	0
1c	--, +	-, +	-		x	P
1d	++	++	-, +		x	V
2a	--, +	++	--		x	P
2b	--	--	--		x	0
3	+	++	-		P	x
4a	+	+	+		P	P
4b	+	-	+		x	0, V
4c	+	++	+		x	V
5a	++	--, ++	++	*	V	V
5b	++	++	++	*	x	N
5c	++	--	++	*	x	0, V
5d	+	--	++	*	0, V	0, V

Evaluación de las condiciones

-- muy malas

- malas

+ regulares

++ buenas

\* posibilidad de falta de luz

Estimación de la riqueza florística

0 Sitio con condiciones muy desfavorables

usualmente sin vegetación

P Pocas especies

V Varias especies

N Numerosas especies

x Condiciones no encontradas

Cuadro 65 : Factores limitantes en los nichos encontrados

## COLADAS DE LAVA «PAHOEHOE» (gráfico 138)

Por la falta de relieve y por su usual posición horizontal o subhorizontal, las coladas « pahoe-hoe » no muestran variaciones en las condiciones ambientales inducidas por los vientos cargados de humedad y tienen un número reducido de posibles nichos ; sin embargo, presentan algunas originalidades que no se encuentran en las coladas « aa » .

El sitio 1a tiene, en el caso de la colada « pahoe-hoe », relieves debidos a las arrugas superficiales del flujo de lava en donde es posible la acumulación de cantidades reducidas de materiales finos que pueden ser aprovechados por plantas pioneras.

En las depresiones anchas y poco profundas (de 0,5 a más de 2 m de diámetro con una profundi-

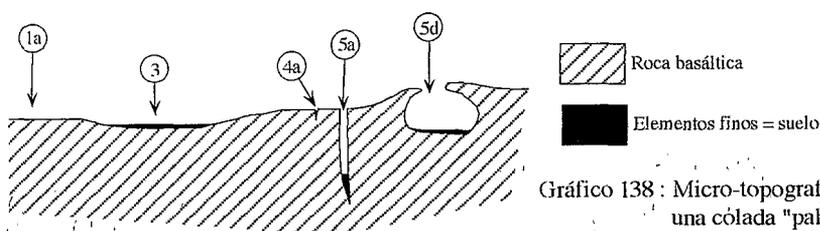


Gráfico 138 : Micro-topografía y nichos en una colada "pahoe-hoe"

## Vegetación en coladas de lava

dad máxima de alrededor de 30 cm, sitio nº 3), se acumulan materiales de alteración, principalmente arenas gruesas y, en época de lluvias, se forman pequeños charcos; la poca capacidad de retención de agua de las arenas, la reducida profundidad de los depósitos y la presencia ocasional de agua estancada no crean condiciones muy favorables para las plantas.

Otro tipo de sitio exclusivo de las coladas « pahoehoe » son los túneles cuyo techo se ha hundido (5d); la posibilidad de recibir lluvias o de condensar garúas es reducida y la vegetación está restringida a los lugares que pueden recibir suficiente humedad y luz.

En las fisuras estrechas y poco profundas (4a), se acumulan los materiales finos y posteriormente la materia orgánica proveniente de las plantas que allí se desarrollan. La mejor conservación del agua y la ausencia de inundaciones periódicas permiten la evolución de un suelo y de la vegetación.

En las grietas profundas (5a), existen buenas condiciones para la acumulación de elementos finos y la conservación de agua; sin embargo, pueden existir limitaciones en la facilidad de captación de las aguas, dependiendo del relieve de las áreas circundantes.

## COLADAS DE LAVA « AA » (gráfico 139)

Las coladas de tipo « aa » ofrecen un mayor número de nichos debido a su relieve. Las superficies verticales o con una pendiente muy fuerte constituyen un sitio original que no se presenta en las coladas « pahoehoe », pero el mayor contraste se observa en los sitios barlovento y sotavento, con mayores oportunidades de condensar humedad atmosférica en los primeros.

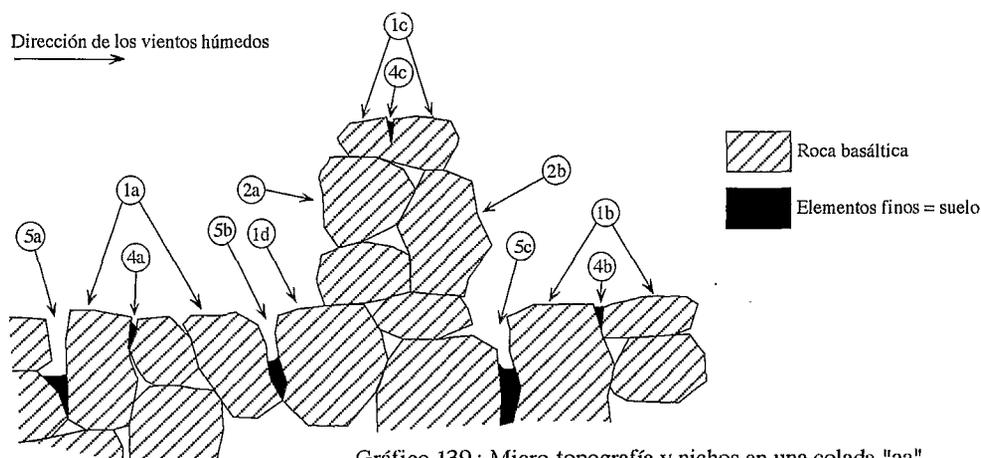


Gráfico 139 : Micro-topografía y nichos en una colada "aa"

Los sitios sotavento (1b, 2b, 4b, 5c) sólo pueden recibir agua de las lluvias, siendo por lo tanto poco aptos para mantener una cobertura vegetal que no sea estacional. Las superficies horizontales (1b) y menos aún las verticales (2b) son sitios muy poco favorables para las plantas perennes; además, las superficies de las rocas no tienen el micro-relieve de las lavas « pahoehoe » y no presentan esos pequeños sitios que pueden ser aprovechados por las plantas. En las pequeñas grietas (4b) localizadas en superficies planas, pueden desarrollarse a veces limitadas poblaciones de plantas anuales.

Todos los sitios ubicados en las caras barlovento de las rocas presentan óptimas condiciones para la captación de humedad. Las superficies verticales (2a) no pueden retener el agua ni tampoco acu-

mular elementos finos precursores de un suelo. Únicamente plantas muy especializadas y adaptadas a un ambiente con condiciones extremadamente contrastadas (alternancia de períodos de saturación de humedad con períodos de total sequía) colonizan tales superficies y se encuentran sólo líquenes de tipo crustáceo ; en las rocas situadas bajo los tallos de los líquenes, se observan alteraciones más avanzadas que en las partes sin líquenes, es decir que estos, por su reducida capacidad de conservación de humedad y probablemente por sus excreciones, favorecen la alteración superficial de las rocas así como su propio abastecimiento en minerales.

Las superficies horizontales más altas (1c) fueron separadas ya que es el sitio preferencial del cactus *Jasminocereus thouarsii* ; esta planta xerófita y pionera ocupa tales sitios cuando existen fisuras (4c) localizadas en las superficies altas. Las superficies verticales condensan la humedad atmosférica de las garúas y el exceso de agua gotea pudiendo caer sobre superficies horizontales (1d) que van a tener una humedad suficiente para acelerar el proceso de alteración de las rocas y mantener una vegetación apreciable. Sin embargo, la limitada acumulación de elementos finos sólo permite el desarrollo de plantas herbáceas. Las fisuras (4c) asociadas a esta superficie ofrecen condiciones aún más favorables y son colonizadas principalmente por plantas arbustivas.

Las grietas (5b) que reciben un aporte adicional de agua por goteo son los sitios más favorables para la vegetación cuando su profundidad no determina limitaciones por falta de luz.

La coexistencia en las coladas « aa » de numerosos sitios con condiciones contrastadas para el establecimiento y el desarrollo de las plantas confiere a estos terrenos una gran heterogeneidad que se traducirá en la heterogeneidad de la vegetación.

## CONCLUSIONES RESUMIDAS

- Siendo la escasa pluviosidad general del archipiélago el principal limitante para el desarrollo de la vegetación, se analizaron los datos disponibles ; debido a lo incompleto de los archivos y a errores en la toma de datos, las precipitaciones mensuales tuvieron que ser homogeneizadas y rellenadas.

- Los datos así obtenidos permiten una zonificación en tres regiones distintas por su rango de altitud ; los vectores representativos de las tres zonas muestran diferencias en la distribución tanto interanual como mensual de las lluvias.

- Sin embargo, numerosos meses húmedos seguidos, que corresponden estrictamente a precipitaciones anuales elevadas, sólo se observan durante los años marcados por el fenómeno del Niño. Tales eventos, de intensidad notable, suelen ocurrir en promedio cada 10-11 años.

- El ajuste de las frecuencias observadas de las precipitaciones a leyes estadísticas permite predecir, para varias altitudes y para los diversos vectores, la frecuencia de años con 6, 9 ó 12 meses húmedos seguidos.

- Los impactos negativos del Niño en la vegetación tales como fueron observados en 1982-83, no deberían afectar de manera negativa a la colonización de las coladas de lava por parte de la vegetación ; estas lluvias excesivas deberían más bien ser un importante factor favorable a la instalación de plantas en terrenos desnudos.

- Los suelos en las coladas de lava se caracterizan sobre todo por su poca profundidad y su discontinuidad horizontal. En general, tienen cantidades importantes de materia orgánica poco evolucionada.

## Vegetación en coladas de lava

nada ; esto provoca dificultades para remojar los suelos secos, pero, una vez humedecidos, pueden almacenar grandes cantidades de agua. La fertilidad de esos suelos es satisfactoria con valores de pH cercanas a la neutralidad ; sin embargo, pueden presentarse problemas de equilibrio catiónico por las fuertes cantidades de calcio y magnesio y los reducidos niveles de potasio.

- El análisis de hojarasca muestra ligeras variaciones según la edad del terreno y sobre todo un aumento, a veces notable, en la hojarasca del año anterior. No se encontraron variaciones significativas de acuerdo a la altitud del sitio.

- Estos datos añadidos a las observaciones de campo permiten hacer una clasificación de los «nichos» en los dos grandes tipos de colada y calificar a cada uno de ellos por su capacidad de recibir y mantener plantas colonizadoras.

## MODALIDADES DE LA COLONIZACIÓN

A más de los factores ambientales analizados en el capítulo anterior, en la posibilidad de colonización de las coladas de lava por parte de la vegetación, intervienen parámetros bióticos de los cuales dos son descritos a continuación. Luego, se esboza el esquema general del fenómeno y se hace, en base a datos bibliográficos, una comparación con otros casos estudiados en el mundo.

### DISEMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

La condición determinante de colonización de las coladas de lava por parte de la vegetación es el aporte de esporas, semillas u otras diásporas al terreno a colonizarse.

### LOS MODOS DE DISEMINACIÓN

Los diferentes modos de diseminación de las diásporas, clasificados según la distancia posible de dispersión son :

- barocoría, diseminación por gravedad, es decir que los frutos o semillas caen ; una vez en el suelo, pueden ser diseminados por animales mediante zoocoría secundaria ;

- autocoría, diseminación por un mecanismo propio de la misma planta ; en muchos casos, se trata de frutos que revientan cuando están secos o al contacto y proyectan las semillas a distancias del orden del metro ; en otros, la autocoría se realiza a través de la dispersión de material vegetativo.

- anemocoría, diseminación por el viento ; este modo corresponde a semillas o esporas muy pequeñas y livianas o semillas especializadas y provistas de dispositivos (alas, sedas) que aumentan el volumen o la superficie de la semilla ; de acuerdo a la relación entre tamaño y peso, se distinguen los « planeadores pesados » con pocas posibilidades de diseminación a larga distancia y los « planeadores livianos » que el viento puede arrastrar a grandes distancias.

- zoocoría, diseminación por animales ; usualmente, se distinguen dos modos de zoocoría, externa e interna, que implican morfologías diferentes de las semillas ; la exozoocoría se refiere a semillas que pueden ser diseminadas agarradas o pegadas a los pelos, plumas o patas de los animales ; comúnmente, tales semillas o frutos tienen glándulas viscosas o ganchos para adherirse a los animales ; también pueden ser semillas grandes y envueltas en una parte comestible que los animales llevan consigo para comer la parte blanda en un sitio más apropiado. En caso de endozoocoría, las semillas deben tener algún atractivo alimenticio para cierta clase de animales y ser ingeridas o transportadas enteras ; es también preciso que resistan a los jugos digestivos, a fin de que el animal realice la diseminación de semillas vivas. Por las condiciones ambientales de las coladas de lava, hay que descartar los animales terrestres : las lagartijas, a veces abundantes en las coladas de lava, comen insectos, los mismos que se encuentran únicamente después de la instalación de una cobertura vegetal, aunque parcial. Otros animales, como las iguanas y tortugas terrestres, no suelen vivir en este tipo de terreno ; no se conoce mucho de roedores en las coladas de lava, pero su dieta lleva a presumir que ocupan zonas en las que ya existe vegetación. Como agentes efectivos del transporte de diásporas a las coladas de lava quedarían entonces las aves, en particular los pinzones y cucubes ; además, esta clase de

## Vegetación en coladas de lava

animales tienen gran capacidad de movilización y pueden ser encontrados sobrevolando o descansando en terrenos totalmente desprovistos de vegetación ;

- hidrocoría, diseminación por las aguas ; en el caso de Galápagos, es posible que el escurrimiento superficial durante la estación lluviosa arrastre semillas que se depositen en las partes bajas o en depresiones ; este modo de diseminación no es selectivo.

DISEMINACIÓN DE PLANTAS ENCONTRADAS EN LAS COLADAS

En el cuadro 66 se presentan los modos de diseminación de las plantas del cuadro 22. En algunos casos, cuando el modo de diseminación no parece variar entre las especies de un mismo género, estas fueron agrupadas. Las abreviaciones utilizadas son :

- BA barocoría
- AU autocoría
- AP anemocoría, « planeadores pesados »
- AL anemocoría, « planeadores livianos »
- EZ exozoocoría
- DZ endozoocoría

La hidrocoría no consta en cuenta en este cuadro ya que puede intervenir en cualquier especie.

La clasificación de las especies se realizó de acuerdo tanto a observaciones personales como a datos bibliográficos (Grant, 1986). En muchos casos, el modo de diseminación se dedujo de la morfología, la estructura y el tamaño de los frutos o de las semillas. Las abreviaciones en cursivas como *EZ* o *DZ* indican una posibilidad no comprobada. La figura 140 proporciona una representación gráfica de la distribución de los modos de diseminación descartando los casos de barocoría.

En la segunda columna, se indica el tipo de fruto de cada especie. Las abreviaciones utilizadas son :

- Aq aquenio = fruto seco e indehisciente
- An antocarpio = fruto seco que resulta de la coalescencia con otras partes florales
- Ba baya = fruto usualmente carnoso, indehisciente, que contiene las semillas
- Ca cariósipide = fruto seco, indehisciente, propio de las gramíneas
- Cp cápsula = fruto seco, dehiscente o indehisciente, con varias celdas con semillas
- Dr drupa = fruto carnoso, indehisciente, que contiene una semilla envuelta en un cascarón duro
- Ez esquizocarpio = fruto seco que se parte en mericarpios indehiscientes que contienen una o más semillas
- Fo folículo = fruto seco que se abre por una sutura y contiene varias semillas
- Ut utrícula = bolsa membranosa que envuelve a la semilla
- Va vaina = fruto seco que se abre por dos suturas y contiene varias semillas ; propio de las leguminosas

	Tipo de fruto	Tipo de diseminación	Comentarios
<u>Especies presentes en los 4 sitios</u>			
Bursera graveolens	Dr	BA, EZ, DZ	presencia de un arilo de color rojo
Chamaesyce sp	Cp	BA, DZ	
Croton scouleri	Cp	AU, DZ	
Sarcostemma angustissima	Fo	AL	cápsulas que revientan al secarse semillas con largas sedas

	Tipo de fruto	Tipo de diseminación	Comentarios
Scaleisia sp	Aq	BA, DZ	semillas sin sedas ni alas
Tournefortia sp	Dr	BA, DZ, EZ	fruto algo carnoso y de color amarillo o rojo según las especies
<u>Especies presentes en 3 sitios</u>			
Alternanthera sp	Cp	BA, DZ	
Bulbostylis hirtella	Aq	BA, DZ	
Castela galapageia	Dr	BA, EZ	fruto carnoso y de color rojo pero demasiado grande como para ser ingerido entero
Cordia sp	Dr	BA, EZ, DZ	fruto algo carnoso y de color blanco o rojo según las especies ; pulpa pegajosa en C. lutea ; semillas generalmente grandes para ser ingeridas enteras
Ipomoea sp	Cp	BA, DZ, EZ	
Jasminocereus thouarsii	Ba	DZ, BA	fruto carnoso, jugoso y de color rojo
Plumbago scandens	Cp	EZ, BA	cáliz con glándulas pegajosas
Vallesia glabra	Ba	BA, DZ, EZ	fruto blanco y con pulpa mucilaginoso
Waltheria ovata	Cp	AP, BA	semillas nunca observadas, pero probablemente muy pequeñas
<u>Especies presentes en 2 sitios</u>			
Blainvillea dichotoma	Aq	BA, DZ	semillas sin sedas ni alas desarrolladas
Borreria ericaefolia	Cp	BA, DZ	
Cassia sp	Va	BA, EZ	semillas probablemente demasiado grandes para ser ingeridas enteras
Clerodendron molle	Dr	BA, DZ	
Commicarpus tuberosus	An	EZ, DZ	glándulas pegajosas en los frutos
Cyperus andersonii	Aq	BA, DZ	
Darwiniothamnus lancifolius	Aq	BA, AP	semillas con una coronilla de sedas
Fleurya aestuans	Aq	EZ, BA	
Galactia striata	Va	BA, DZ	
Gossypium sp	Cp	BA, AP, EZ	« planeador pesado » en las variedades con sedas, que son utilizadas en los nidos, de pinzones en particular
Lantana peduncularis	Dr	BA, DZ	
Macraea laricifolia	Aq	BA, AP	semillas con dos estrechas alas laterales
Mentzelia aspera	Cp	EZ, BA	frutos con pelos duros
Pectis sp	Aq	BA, DZ	
Pisonia floribunda	An	BA, EZ	glándulas pegajosas en los frutos
Portulaca oleracea	Cp	BA, DZ	
Salvia occidentalis	Ez	BA, DZ	
Scutia pauciflora	Ba	DZ, BA, EZ	
Sida sp	Ez	BA, DZ	
Zanthoxylum fagara	Ba	BA, DZ	
<u>Especies presentes en 1 sitio</u>			
Abutilon depauperatum	Ez	BA, DZ	
Acalypha parvula	Cp	BA, DZ	
Acnistus ellipticus	Ba	BA, DZ	fruto carnoso
Adiantum concinnum		AL	helecho diseminando esporas

## Vegetación en coladas de lava

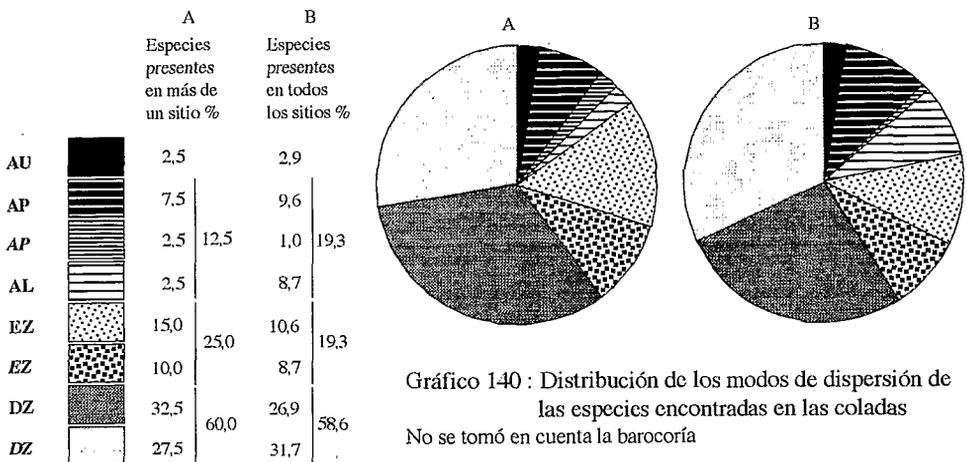
	Tipo de fruto	Tipo de diseminación	Comentarios
<i>Aristida repens</i>	Ca	BA, DZ	
<i>Amaranthus dubius</i>	Ut	BA, DZ	
<i>Asplenium auritum</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Bidens riparia</i>	Aq	BA, EZ	semillas provistas de aristas con pequeños ganchos
<i>Blechnum brownei</i>	Cp	BA, EZ	las semillas remojadas tienen una franja gelatinosa adhesiva
<i>Boerhaavia caribea</i>	An	EZ, DZ	fruto con verucosidades pegajosas
<i>Brichellia diffusa</i>	Aq	BA, AP	semillas con una coronilla de sedas
<i>Cardiospermum corindum</i>	Cp	BA, DZ	
<i>Cenchrus platyacanthus</i>	Ca	BA, EZ, DZ	espiguilla envuelta en un involucre espinoso
<i>Cheillantes microphylla</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Chiococca alba</i>	Dr	BA, DZ	fruto carnoso
<i>Cissus sicyoides</i>	Ba	BA, DZ	
<i>Commelina diffusa</i>	Cp	BA, DZ	
<i>Cucumis dipsaceus</i>	Ba	BA, DZ	
<i>Cyperus distans</i>	Aq	BA, DZ	
<i>Dalea tenuicaulis</i>	Va	BA, EZ	el cáliz que encierra al fruto está provisto de pelos
<i>Desmodium glabrum</i>	Va	BA, DZ	esta especie no tiene los pelosduros que hacen que otras especies del género puedan diseminarse por exozoocoría
<i>Dodonea viscosa</i>	Cp	BA, AP	fruto con 2-4 alas longitudinales
<i>Doryopteris pedata</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Duranta repens</i>	Dr	DZ, BA	fruto algo carnoso
<i>Elaterium carthagenensis</i>	Ba	AU	el fruto maduro y túrgido expele las semillas por su elasticidad
<i>Eupatorium solidaginoides</i>	Aq	BA, AP	semillas con una coronilla de sedas
<i>Evolvulus glaber</i>	Cp	BA, DZ	
<i>Froelichia juncea</i>	Ut	BA, DZ	
<i>Heliotropium angiospermum</i>	Ez	BA, DZ	
<i>Hyptis spicigera</i>	Ez	BA, DZ	
<i>Justicia galapagana</i>	Cp	AU	en el fruto, cada semilla reposa en un dispositivo propulsor
<i>Lantana camara</i>	Dr	BA, DZ	fruto carnoso
<i>Lecocarpus darwinii</i>	Aq	BA, DZ	
<i>Lecocarpus pinnatifidus</i>	Aq	BA, AP	semilla coronada por una ala circular
<i>Lycopersicon chesmanii</i>	Ba	DZ, BA	fruto carnoso y de color rojo
<i>Maytenus octogona</i>	Cp	DZ, BA	semilla con un arilo rojo
<i>Mollugo flavescens</i>	Cp	BA, DZ	
<i>Notholaena galapagensis</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Opuntia insularis</i>	BA	DZ, BA	fruto carnoso y jugoso
<i>Panicum fasciculatum</i>	Ca	BA, DZ	
<i>Parietaria debilis</i>	Aq	BA, DZ	
<i>Paspalum galapageium</i>	Ca	BA, DZ	
<i>Peperomia petiolata</i>	Dr	BA, DZ	
<i>Phyllanthus caroliniensis</i>	Cp	BA, D	
<i>Physalis galapagoensis</i>	Ba	BA, DZ	fruto carnoso
<i>Pilea peploides</i>	Aq	BA, D	
<i>Piscidia carthagenensis</i>	Va	BA, AP	la vaina tiene 4 alas longitudinales
<i>Polygala galapageia</i>	Cp	BA, EZ, DZ	presencia de un arilo

	Tipo de fruto	Tipo de diseminación	Comentarios
<i>Polypodium dispersum</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Polypodium tridens</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Porophyllum ruderale</i>	Aq	BA, AP	semillas con una coronilla de sedas
<i>Prosopis juliflora</i>	Va	BA, EZ	
<i>Psidium galapageium</i>	Ba	BA, EZ, DZ	fruto carnoso pero con semillas muy grandes como para ser ingeridas por un gran número de aves
<i>Sclerothrix fasciculata</i>	Bá	EZ, BA	fruto con pelos duros
<i>Scoparia dulcis</i>	Cp	BA, DZ	
<i>Setaria setosa</i>	Ca	BA, DZ	
<i>Solanum erianthum</i>	Ba	DZ, BA	fruto carnoso
<i>Tillandsia insularis</i>	Cp	BA, AP	semilla con sedas
<i>Trachypteris pinnata</i>		AL	helecho que disemina esporas
<i>Trema micrantha</i>	Dr	BA, DZ	
<i>Trichoneura lindleyana</i>	Ca	BA, DZ	

Cuadro 66 : Modos de diseminación de las semillas de las plantas encontradas en las coladas

En muchos casos, hubo que asociar dos o tres modos de diseminación. Se trata principalmente de semillas o frutos que caen al suelo en donde parte de ellos pueden ser ingeridos o llevados por animales. La endozoocoría esta limitada por el atractivo de la diáspora y también por su tamaño ; semillas pequeñas pueden ser ingeridas por cualquier pinzón terrestre mientras que las más voluminosas alimentarán a los pinzones más grandes (*Geospiza magnirostris*) que las rompen antes ; la exozoocoría puede ser ya sea involuntaria (semillas pegadas), o voluntaria (caso de pinzones que se llevan la semilla de *Bursera* o de *Cordia lutea* para comer las partes carnosas, o de semillas de *Cassia* o *Prosopis* que pueden ser arrastradas por roedores).

La barocoría concierne a casi todas las especies de la lista (salvo los « planeadores livianos » y las especies que se diseminan por autocoría). La diseminación por gravedad puede afectar únicamente a una parte de las diásporas de una planta, que, a su vez, al caer pueden ser llevadas a mayores distancias por zoocoría.



Entre los diversos modos, la autocoría, representa una fracción reducida de especies. A pesar de las cortas distancias de diseminación por este modo, una especie que utiliza esta mecanismo, *Croton scouleri*, está presente en los 4 sitios investigados ; más adelante, se analiza específicamente la dispersión de *Croton*. La anemocoría se encuentra en el 12,5 % de las especies presentes en más de un sitio y en alrededor del 19 % de las existentes en todos los sitios ; esta diferencia se debe sobre todo a la extensa lista de helechos encontrados únicamente en las partes más altas de la colada de Alcedo. Aunque este modo de diseminación no sea un mecanismo predominante en la colonización de las coladas de lava por parte de la vegetación, hay que señalar que es el utilizado habitualmente por una especie encontrada en los 4 sitios y característica de los espacios rocosos abiertos, *Sarcostemma angustissima*.

Se sospecha alguna participación de los animales en la diseminación de las semillas en alrededor del 80 % de los taxa de la lista. En el caso de la endozoocoría, que permite el transporte a distancias mayores, los taxa concernidos representan más del doble de aquellos que se diseminan por exozoocoría. La endozoocoría presenta para las semillas el riesgo de ser destruidas, pero basta con que una reducida fracción de las semillas ingeridas por las aves atraviese el tubo digestivo y sea expulsada, para justificar la eficacia de este modo de diseminación.

#### DIÁSPORAS DISEMINADAS POR ZOOCORÍA

Las semillas o los frutos diseminados por endozoocoría pueden clasificarse en grupos y subgrupos. El gráfico 141 representa tal distribución :

- diásporas carnosas (bayas, drupas)
  - + diásporas carnosas pequeñas
  - + diásporas carnosas grandes
- diásporas secas (mericarpios, carióspsides, aquenios, semillas de cápsulas, folículos o vainas)
  - + diásporas secas pequeñas
  - + diásporas secas grandes

Los frutos carnosos pequeños son aquellos que pueden ser ingeridos enteros por alguna ave ; son usualmente bayas o drupas. No es posible dar una dimensión ya que el tamaño límite depende del grosor del pico del pájaro. Las partes carnosas son digeridas y las partes duras (que contienen las semillas) son restituidas al exterior. *Lantana*, *Lycopersicon chesmanii*, *Tournefortia psilostachya*, *Trema micrantha* y *Jasminocereus thouarsii* son buenos ejemplos de esta categoría.

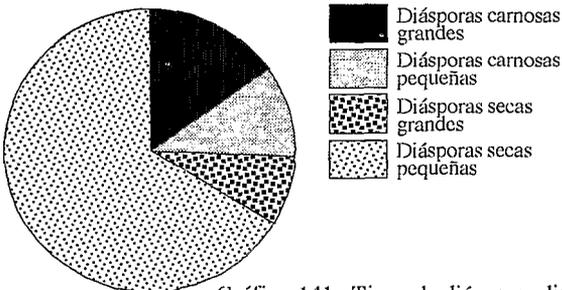


Gráfico 141 : Tipos de diásporas diseminadas por zoocoría

Frutos o semillas carnosos más grandes no pueden ser ingeridos enteros y los pájaros comen las partes blandas dejando de lado las semillas propiamente dichas. A veces, el pájaro se lleva el fruto para comerlo en un sitio apropiado, pudiendo también dejar caer el fruto durante su vuelo. En el caso de los pinzones de pico menos fuerte, *Cordia lutea*, *Castela galapageia*, *Bursera graveolens* ilustran esta categoría.

Las diásporas secas pequeñas no presenten una parte carnosa atractiva, siendo la semilla propiamente dicha la única parte comestible. Este caso representa casi los dos tercios de las diásporas diseminadas por zoocoría (gráfico 141). Si el pájaro rompe la cáscara de la semilla como es la costumbre en los pinzones terrestres (*Geospiza*), esta puede ser dañada ya sea mecánicamente por el pico o alterada químicamente durante la digestión. La probabilidad de que una diáspora sea ingerida sin ser rota antes es reducida, pero fue observada en gramíneas y ciperáceas. *Platyspiza crassirostris*, el pinzón vegetariano, puede comer, entre otros, frutos en las plantas sin romper las cáscaras (Grant, 1986), lo que da una buena probabilidad de dispersión de semillas vivas. Las gramíneas, ciperáceas, *Chamaesyce* y *Scalesia* son ejemplos de esta clase de diásporas.

Las diásporas secas grandes representan menos del 10 % de las diásporas diseminadas por zoocoría. Usualmente, son rotas antes de ser ingeridas por los *Geospiza*, lo que da poca oportunidad de diseminación de semillas vivas. La única posibilidad de dispersión sería por exozoocoría, es decir que la semilla sea llevada a otra parte y dejada allí; los *Geospiza* podrían así abandonar una semilla entera si son perturbados; ratas o ratones arrastran a veces comida a escondites pudiendo « olvidar » las semillas así acumuladas (F. Cruz, com. pers.). Los representantes de este tipo de semillas se encuentran sobre todo entre las leguminosas: *Cassia*, *Prosopis*; en el caso de *Gossypium*, se comprobó la exozoocoría por parte de pájaros que utilizan las semillas de las variedades con sedas para tapizar el interior de sus nidos.

#### DISEMINACIÓN DE LAS ESPECIES MAS FRECUENTES

Las especies presentes en la mayoría de los sitios, es decir en tres o cuatro sitios de trabajo, y que pueden ser consideradas como frecuentes en las coladas de lava, presentan modalidades de diseminación muy diversificadas.

*Croton scouleri* es una de las pocas especies que se disemina principalmente por autocoría: sus capsulas de tres celdas revientan al sol cuando maduras y proyectan, con cierta fuerza, las tres semillas a distancias de 1 a 3 m. La relativamente corta distancia de diseminación puede explicar la presencia de esta especie en pequeños grupos más o menos aislados (unos de otros). Sin embargo, esta distribución en manchas aisladas y la ausencia de continuidad entre las poblaciones de *Croton* fuera y dentro de la colada plantean el problema de la llegada de una primera planta al terreno reciente. La semilla dura, de 3-5 mm de diámetro, tiene poco atractivo para ser ingerida entera, debiéndose admitir algún tipo de exozoocoría.

*Sarcostemma angustissima* es un buen representante de anemocoría y su diseminación se hace probablemente por este solo mecanismo.

Las especies del grupo conformado por *Bursera*, *Castela*, *Cordia*, *Jasminocereus* y *Vallesia* tienen un modo comparable de diseminación. En todos los casos, se trata de frutos con una parte carnosa, pero demasiado grandes para ser ingeridos enteros. *Jasminocereus* es algo diferente ya que los pájaros comen la pulpa ingiriendo al mismo tiempo las semillas de alrededor 1 mm de largo; el exocarpio o envoltura del fruto es bastante grueso y sólo pájaros con picos fuertes pueden romperlo; una vez abierto un hueco, especies de pico más débil pueden alimentarse. Las otras especies del grupo tienen una semilla gruesa envuelta por un arilo (*Bursera*), un mesocarpio (*Castela*, *Cordia*) o un pericarpio (*Vallesia*) carnosos; las semillas propiamente dichas tienen dimensiones entre 6 y 12 mm; las semillas de *Cordia leucophlyctis* y *C. revoluta* son un tanto más pequeñas.

Las especies de *Tournefortia* pertenecen al grupo de diásporas carnosas y pequeñas que pueden fácilmente ser ingeridas enteras ya que los diámetros de los frutos van de 3 a 6 mm.

## Vegetación en coladas de lava

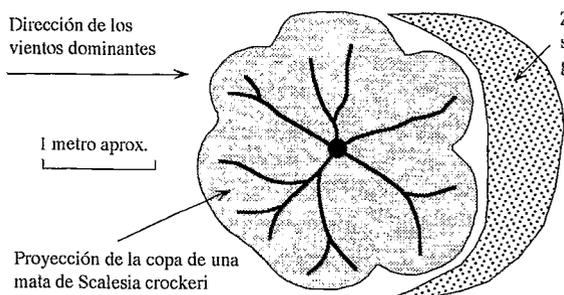


Gráfico 142 : Disposición de las germinaciones con respecto a la copa de *Scalesia crockeri* en Bahía Borrero

El resto de especies tienen diásporas secas y pequeñas que pueden ser ingeridas enteras, en la planta misma o en el suelo. La necesidad de zoocoría puede ilustrarse con observaciones realizadas en Bahía Borrero ; en este sitio, *Scalesia crockeri* se encuentra exclusivamente en los terrenos rocosos, estando totalmente ausente en zonas con suelos de textura más fina y sus poblaciones de *S. crockeri* están muy distantes unas de

otras. El modo de diseminación predominante de esta especie es la barocoría con una muy ligera participación de anemocoría, como se puede apreciar en el gráfico 142. Sin embargo, la colonización de una nueva colada de lava en una zona sin *Scalesia* no puede realizarse por este mecanismo por lo que se debe admitir una diseminación a larga distancia gracias a los pájaros. Varias veces, se observaron pinzones explorando los capítulos maduros, pero su comportamiento hace más bien pensar en una búsqueda de gusano, y no se pudo comprobar la ingestión de semillas enteras.

### ADAPTACIONES PARTICULARES

A más de las adaptaciones para una efectiva diseminación de las semillas, se pueden mencionar otras que favorecen el desarrollo de las plantas en las coladas de lava.

La adaptación a la sequía se opera de diversos modos que no fueron investigados : sistema radicular más extenso y/o profundo, pérdida temprana de las hojas, presencia de hojas esclerificadas y con una espesa cutícula, hojas de superficie reducida o parcial o totalmente ausentes. No se comparó la frecuencia de estas características entre terreno antiguo y reciente.

Se realizaron observaciones sobre otros dos mecanismos de adaptación a la sequía en plantas de las coladas de lava. El primero es la posibilidad de reviviscencia, notable en *Trachypteris pinnata* ; las hojas basales de este helecho se deshidratan y se enrollan en un tubo de color café que es el color de la cara inferior de la hoja ; la planta parece muerta, pero la primera lluvia o gartía hace que las hojas se abran nuevamente mostrando su cara superior verde. La posibilidad de ponerse en « invernación » permite reducir las pérdidas de agua por transpiración sin afectar la vitalidad de la planta. Esta posibilidad existe en otras especies de helechos, pero de manera menos marcada.

Otro mecanismo encontrado en un mayor número de especies es la plasticidad del ciclo vegetativo de especies anuales. Algunas como *Portulaca oleracea*, *Blainvillea dichotoma*, *Fleurya aestuans*, *Mentzelia aspera*, *Sclerothrix fasciculatum* se desarrollan de acuerdo a las precipitaciones recibidas. Por ejemplo, en Floreana, *Blainvillea* alcanzó alturas superiores al metro en el invierno de 1983 (año de Niño) y a alturas comprendidas entre 20 y 30 cm solamente en el verano de 1988. A pesar de las grandes diferencias de altura, *Blainvillea* logró fructificar en ambos años, aunque más abundantemente en el más húmedo.

En dos especies se detectó una clara tendencia al efimerofitismo, es decir la posibilidad de que una planta aunque muy joven florezca y fructifique. En los casos de *Portulaca* y *Fleurya* en Alcedo,

se encontraron numerosas matas de tamaño muy reducido (del orden de 10 cm en la primera especie) que florecen teniendo todavía los cotiledones atados al tallo.

## AVANCE Y EVOLUCIÓN DE LA VEGETACIÓN

Se trata de presentar un esquema de las probables etapas por las cuales atraviesa la cobertura vegetal en el proceso de colonización de las coladas de lava. En el gráfico 143, se ilustra el modelo tentativo propuesto. El esquema presentado se basa esencialmente en las observaciones en Alcedo, pero en los demás sitios estudiados no se encontraron argumentos contrarios a él.

### LOS PRIMEROS ORGANISMOS COLONIZADORES

Nuestros levantamientos hacen caso omiso de un importante grupo de plantas pioneras, los líquenes. Los primeros organismos que aparecen en una colada sin vegetación aparente son líquenes incrustantes en las caras rocosas expuestas a los vientos húmedos. En los levantamientos de Alcedo 3 y 4, se realizaron, durante la estación húmeda, conteos y reconocimientos de especies ; según Weber &

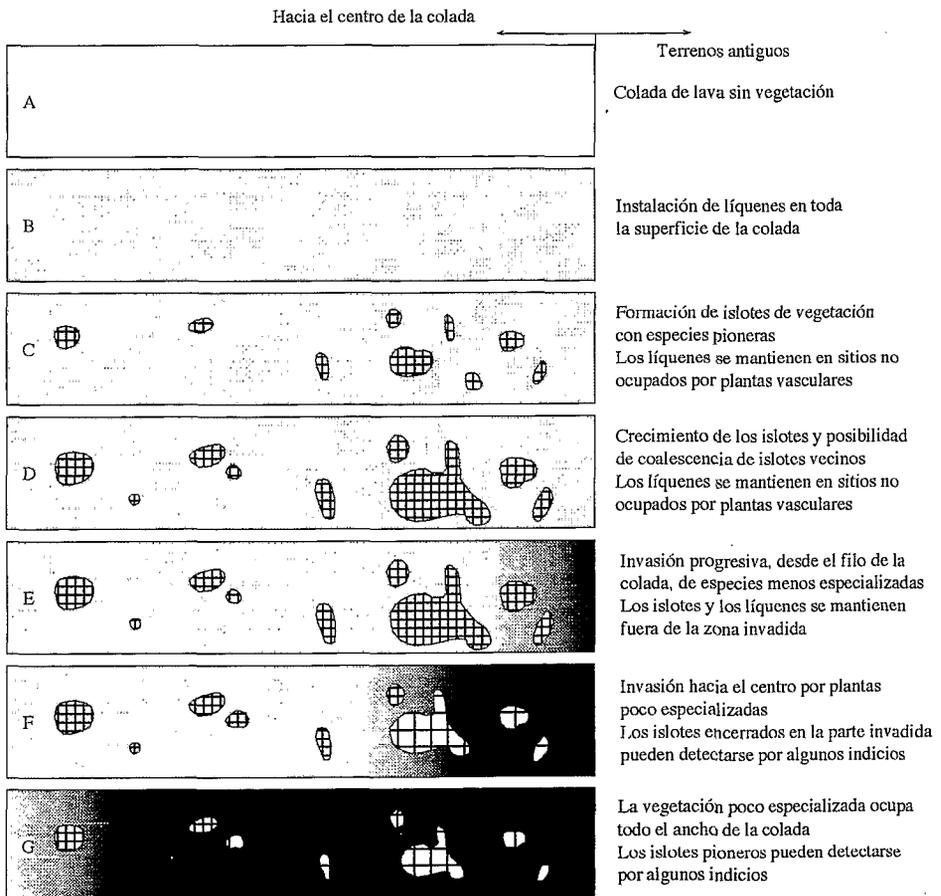


Gráfico 143 : Las etapas de la colonización de una colada de lava por parte de la vegetación

## Vegetación en coladas de lava

Gradstein (1984), los géneros encontrados serían *Arthothelium* (liquen más común, de color general blanco pasando a gris en las partes viejas y/o muertas), *Lecanora* (especie más abundante en San Cristóbal y de color amarillo) y *Caloplaca* (especie menos difundida y de color anaranjado). Además, se constató la existencia de por lo menos otras 2 especies que no pudieron ser identificadas. La densidad es muy variable, desde 0 en las caras rocosas protegidas de los vientos hasta 10 manchas por 0,25 m<sup>2</sup> en zonas expuestas. A altitudes superiores a los 550 m, aparecen líquenes ramificados del género *Cladonia* que pueden cubrir superficies importantes de colada sin otra vegetación.

Por lo general, los líquenes son más abundantes y diversificados en las coladas de tipo « aa » ; normalmente, las coladas « pahoehoe » no presentan mayores relieves capaces de condensar la suficiente humedad para el desarrollo de esos organismos (ver el final del capítulo anterior y el gráfico 139). La lava «aa» tiene una rugosidad y porosidad que permiten una mejor captura de propagulas de líquenes que las superficies lisas y vitrificadas de las lavas «pahoehoe».

La diseminación de los líquenes se realiza comúnmente a través de soridias que contienen tanto el hongo como el alga y que reproducen líquenes idénticos a su antecesor. Fragmentos, incluso pequeños como polvo, pueden también reproducir vegetativamente el liquen de origen. Las soridias, al igual que los diminutos fragmentos, pueden ser asimiladas a esporas de helechos capaces de viajar a larga distancia llevadas por el viento (Weber W. A., 1966). La invasión de un terreno nuevo por parte de los líquenes no tiene restricciones debidas a la presencia de diásporas, y esas plantas se encuentran a todo lo ancho de la colada sin indicios de alguna preferencia por el filo de la misma (etapa B del gráfico 143).

Según Weber & Lanier (sin fecha), los requerimientos en minerales de ambos organismos que conforman el liquen serían extremadamente reducidos y podrían obtenerse a través del agua de lluvia o del polvo atmosférico ; esos autores afirman también que los líquenes tienen un crecimiento lento y no aportan materia orgánica para conformar un suelo. Nuestras observaciones, sobre todo en Alcedo y Floreana, llevan a una conclusión diferente ; en zonas sin plantas vasculares pero con líquenes, se puede encontrar, en las fisuras de las rocas, un fino depósito polvoriento, rico en carbono y de color negro, que sólo puede provenir de la descomposición de los líquenes. Además, estos alteran las superficies rocosas que colonizan, liberando así elementos minerales que se incorporarán al suelo en vías de formación.

En condiciones favorables (aridez no demasiado marcada, lavas con relieve, fisuras y porosidad suficientes), esta primera ola compuesta de líquenes puede incluir otros organismos diseminados por el viento : los helechos como *Adiantum* y *Trachypteris*. En las partes altas y más húmedas, los helechos son más diversificados y los líquenes tienen formas ramificadas altas como en el género *Cladonia*

## LA SEGUNDA OLA DE COLONIZADORES

Las primeras plantas vasculares en colonizar la colada de lava tienen que aprovechar los inicios de suelo elaborados por los líquenes. Como se demostró en el capítulo « Variaciones espaciales », esta colonización se hace por islotes localizados en sitios expuestos a los vientos húmedos o en hondonadas (etapa C del gráfico 143). También se mostró que estos islotes están conformados principalmente por especies pioneras como *Bursera*, *Scalesia*, *Cordia*, *Sarcostemma*, etc. (ver gráfico 97 y cuadro 45). Fuera de los islotes, se instalan plantas aun más especializadas como *Jasminocereus* (ver gráfico 81). Los líquenes perduran en las partes no cubiertas por los islotes y dentro de los menos densos. Los islotes pueden aumentar de tamaño mediante un frente pionero pero sólo ocasionalmente logran unirse formando islotes mayores (etapa D del gráfico 143)

### LA TERCERA OLA DE COLONIZADORES

El « relleno » entre los islotes no se efectúa por expansión de los islotes, sino por un mecanismo adicional ; se trata de la invasión, por el filo de la colada, de especies con un menor grado de adaptación a estos terrenos y que se encuentran normalmente en los terrenos antiguos (etapa E del gráfico 143, ver también la repartición de *Psidium galapageium* y *Pisonia floribunda* en el transecto Alcedo 4 gráfico C16 en el volumen de anexos). Estas especies más méxicas tienen también una mayor producción de materia orgánica (sobre todo durante los años lluviosos) y van creando, a medida que avanzan hacia el centro de la colada, las condiciones edáficas requeridas para su instalación y permanencia. A medida que esta cobertura de plantas menos exigentes avanza (etapas F y G del gráfico 143), encierra a los islotes pioneros que van perdiendo poco a poco sus características y que sólo se distinguirán por la presencia de algunos *Bursera* viejos u otros indicios (ver páginas 72-73). Los líquenes incrustantes son eliminados progresivamente por esta cobertura de vegetación que permite a su vez el desarrollo de líquenes epífitos de otros géneros.

La cobertura vegetal originada por esta tercera ola no es tan continua como representado en el gráfico 143 ; los sitios menos propicios para la instalación de las plantas, como las crestas sin posibilidad de acumulación de suelo o las caras barlovento sin aportes significativos de humedad, quedarán sea sin vegetación o con especies pioneras herbáceas dispersas. En el transecto Alcedo 5, tales sitios se singularizan por la persistencia de manchas abiertas de *Bursera* o de *Opuntia* dentro de un bosque denso de *Psidium* y *Zanthoxylum*.

### VELOCIDAD DEL AVANCE DE LA VEGETACIÓN

Las condiciones climáticas del archipiélago hacen que el proceso de colonización sea muy lento en comparación con coladas en condiciones más húmedas (ver a continuación «Comparación con otros casos»). Hendrix & Smith mencionan una colada al Sur de Punta Espinosa (en la isla Fernandina) que se originó en 1825 y que no tiene cobertura vegetal. La colada de Bahía Sullivan tiene igualmente más de un siglo de edad y sólo tiene unos pies muy esparcidos de *Mollugo*. También las coladas estudiadas tienen todavía partes sin vegetación en sus partes centrales o bajas y más secas.

Para intentar ver modificaciones a corto plazo, se hizo una interpretación detallada en fotografías aéreas de fechas diferentes. Para la colada del volcán Alcedo fue posible obtener imágenes de 1960 y 1985. Si las fotografías de 1960 tienen una escala (aproximadamente 1 : 50 000) y una calidad (contraste fuerte, ausencia de nubes) aptas para identificar fácilmente tres grados de densidad de la cobertura vegetal, las de 1985 son a una escala aproximada de 1 : 60 000, son borrosas, tienen poco contraste y, además, unas nubes y sus sombras ocupan partes de la imagen. Las primeras fotografías aéreas del archipiélago (tomas de la marina de los EEUU en los años 1946-1948) no cubren la zona de estas coladas (Hutzel 1990). Existe igualmente una imagen del satélite SPOT reproducida en un poster que abarca la parte septentrional de la isla Isabela ; esta imagen tiene una escala de alrededor 1 : 110 000 y es posible distinguir 4 tonos de colores diferentes que corresponden a 4 densidades de vegetación. Las interpretaciones de las tres imágenes constan en el gráfico 144 ; son representadas a la misma escala de 1 : 50 000 mediante ampliación y ajuste al límite de la colada, pero sin restitución de las unidades dentro de la misma. La interpretación sólo llega a definir los límites de la tercera ola de colonizadores (constitución de una cobertura vegetal más o menos continua) y a discriminar zonas de diferentes densidades de esta cobertura.

Por la escala y calidad de las imágenes, las interpretaciones difieren en su precisión. La fotografía aérea de 1960 es la mejor imagen disponible y, por tal razón, sirvió para la delimitación detallada de la colada de lava. En ella fue posible determinar tres grados de densidad de la vegetación que se dis-

## Vegetación en coladas de lava

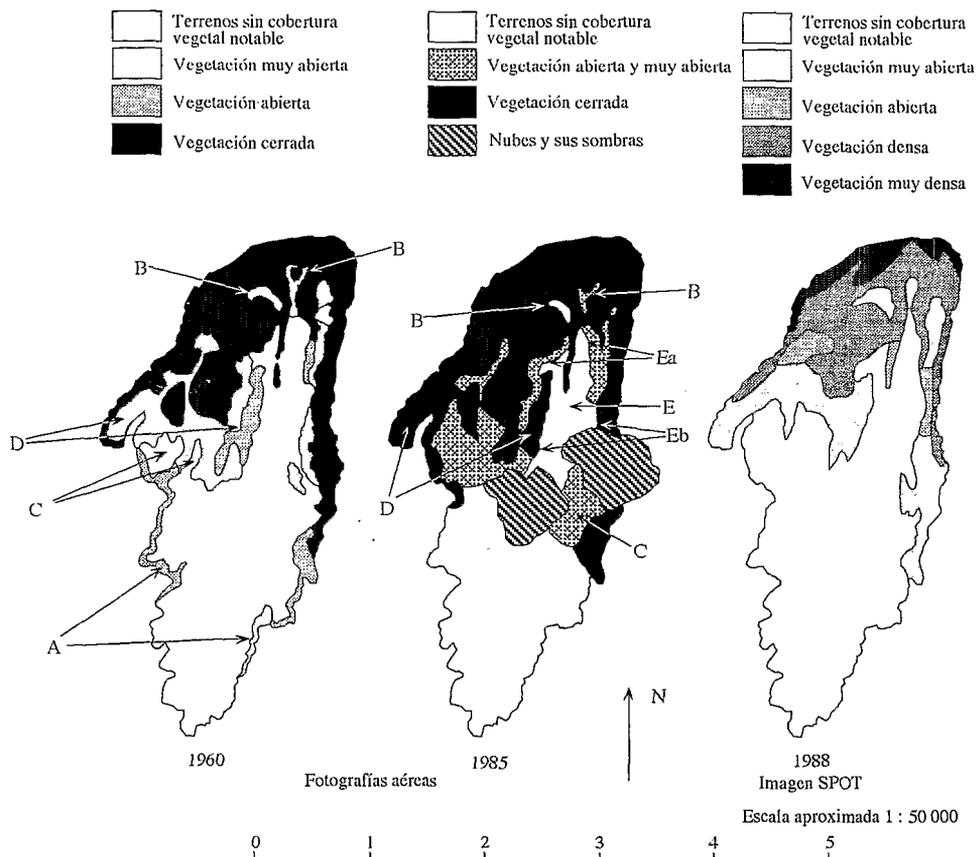


Gráfico 144 : Interpretación de las imágenes disponibles de una colada de Alcedo

Ver también el gráfico 8

El tamaño y el contorno general de la colada fueron sacados de la imagen SPOT y el contorno detallado de la fotografía de 1960

tinguen por tonos de grises diferentes o por la presencia de pequeñas manchas negras (terrenos sin vegetación) dentro de la unidad; fue también posible delimitar zonas de vegetación poco densa en las pendientes de la colada (A en el gráfico 144) que no son evidentes en la fotografía de 1985. La falta de una restitución de las unidades dentro de la colada conserva las distorsiones originales de la fotografía que se manifiestan por la imposibilidad de sobreponer las imágenes (por ejemplo, las zonas de menor vegetación cerca de los conos de la parte norte de la colada, B en el gráfico 144). Los sensores del satélite captan reflectancias en bandas de ondas seleccionadas y la densidad y/o la actividad de la vegetación se aprecian por la concentración de clorofila en cada píxel (o imagen unitaria de 20 x 20 metros); así las formaciones muy abiertas o decíduas no se distinguen nitidamente de zonas sin vegetación; las densidades figuradas en el gráfico 144 (dibujo de la derecha) corresponden a tonos de colores diferentes: rojo intenso y puro para vegetación muy densa y activa, rojo dominante sobre el verde azulado para la vegetación densa, verde azulado con escasa puntos rojo anaranjado para la vegetación abierta, azul claro para la vegetación muy abierta y finalmente negro para las zonas sin cobertura vegetal significativa.

Existe una fuerte discrepancia entre las fotografías aéreas y la imagen del satélite ; esta diferencia es comprensible ya que los dos tipos de imágenes no están basadas en los mismos parámetros ; cabe señalar que las interpretaciones de fotografías aéreas son más representativas de la realidad vista en el campo que la del satélite ; sin embargo, se detectan algunos rasgos comunes tales como las zonas de menor vegetación cerca de los conos mencionados anteriormente (B en el gráfico 144) o la franja de vegetación al filo este de la colada.

Comparando las dos fotografías aéreas se detectan varios cambios entre las dos fechas. En 25 años se produjo :

- la reducción de las zonas sin cobertura vegetal notable (C en el gráfico),
- la expansión de las formaciones densas e expensas de formaciones abiertas (D en el gráfico).

Los cambios detectables se ubican todos en los dos tercios superiores de la colada, es decir encima de los 400 m de altitud en la zona climática del bosque semi-decídúo de *Psidium*. En la parte inferior de la colada no fue posible ver cambios en la cobertura vegetal sea por la deficiente calidad de las fotografías de 1985 o, más probablemente, por la excesiva lentitud del fenómeno.

El mayor avance del frente de la tercera ola de colonizadores fue de alrededor de 250 m en 25 años, es decir un promedio de 10 m por año (en la zona C en la fotografía de 1985). Al opuesto de zonas invadidas por la vegetación, se nota por lo menos una zona poco idónea para la vegetación a pesar de condiciones climáticas favorables tal como la parte central de la mitad superior de la colada (E en el gráfico) ; se notan pequeños cambios entre 600 y 700 m de altitud (Ea en el gráfico) mientras que alrededor de los 550 m este límite no parece haber variado en 25 años (Eb en el gráfico) ; en esta zona, las condiciones del terreno son probablemente más difíciles para la vegetación que en las zonas marcadas Ea y C. Después de la planimetría de las unidades del gráfico 144, se puede elaborar el cuadro 67.

	Superficies en 1960 km <sup>2</sup>	Superficies en 1985 km <sup>2</sup>	Variación km <sup>2</sup>	Variación % anual
Zonas sin vegetación	2,82	2,33	- 0,49	- 0,70
Zonas con vegetación cerrada	1,77	2,30	+ 0,53	+ 1,20
Zonas con vegetación abierta	1,09	1,06	- 0,03	- 0,11

Cuadro 67 : Evolución entre 1960 y 1985 de las superficies sin cobertura vegetal notable y con vegetación cerrada

Los datos, aunque aproximados en lo que a 1985 se refiere (los límites ocultos por las nubes fueron conjeturados), muestran porcentajes de variación muy reducidos. Las zonas sin cobertura vegetal notable disminuyeron a razón de 0,7 % por año ; esta proporción puede ser considerada como el avance neto de la vegetación durante el período 1960-1985. Como se aprecia en los gráficos, este avance se produce únicamente en las partes superiores de la colada así que no se puede extrapolar esta velocidad promedio a toda la colada. Las zonas con vegetación densa aumentaron significativamente y esta densificación se produce más a costas de zonas con vegetación abierta que invadiendo zonas anteriormente desnudas. Como la velocidad de densificación es mayor a la de conquista de terrenos nuevos, las zonas con vegetación abierta muestran una tendencia al decrecimiento durante el período considerado.

## COMPARACIÓN CON OTROS CASOS

De los casos para los cuales fue posible obtener información bibliográfica, se hace a continuación una descripción resaltando los puntos originales del aporte de cada autor ; posteriormente se hará una discusión de estos datos poniendo énfasis en las semejanzas y las diferencias con las condiciones y los resultados de este estudio. Las principales diferencias fueron por el tipo de substrato (cenizas u otros materiales sueltos en vez de coladas) y por la pluviosidad (siempre mayor a la estimada para nuestros sitios estudiados en Galápagos).

### CASOS CON TERRENOS (Y TAMBIEN PRECIPITACIONES) DIFERENTES

#### ISLA KRAKATAU

La explosión en 1883 del volcán Perbuatan borró toda vida de esta isla perteneciendo a la Indonesia. Tres años después, Treub (1888) encontró vegetación sobre todo en las playas ; tierradentro existían manchas de algas azules, más 11 especies de helechos y 8 fanerógamas de las cuales 6 eran anemócoras (es decir en total 17 anemócoras de 19 especies). Catorce años después de la explosión, Penzig (1902) encontró la isla cubierta por una cobertura herbácea alta y densa con unos escasos árboles ; los helechos encontrados por Treub eran restringidos a crestas rocosas.

Ni los terrenos, ni la pluviosidad son comparables con las condiciones de las coladas de Galápagos. De este ejemplo se puede todavía anotar la importancia de la hidrocoría y de la anemocoría en la colonización de un terreno nuevo ; las especies creciendo en las playas fueron arrastradas por corrientes marinas desde las tierras cercanas (menos de 50 km de distancia). La alta humedad permitió igualmente el desarrollo de un gran número de especies de helechos que son fácilmente diseminados por el viento.

#### PAPUASIA

Taylor (1957) relata sobre la cobertura vegetal después de la explosión del volcán Lamington en 1951 que originó depósitos de cenizas en capas de 15 a 60 cm de espesor y aluviones de lodo (lahares). La textura fina de los terrenos nuevos así como la alta pluviosidad (entre 2800 y 3600 mm al año y ningún mes con menos de 100 mm) permitieron una rápida colonización sobre todo a partir de partes subterráneas de plantas cultivadas en la zona afectada (banano, caña de azúcar, papa china o otoy). En otras partes afectadas por eventos volcánicos anteriores, Taylor nota que la diversidad específica de la vegetación después de 80 años de colonización queda inferior a la del bosque original de la región ; también dice que la cobertura vegetal es muy variable en estas zonas y que puede variar desde herbácea hasta un bosque con árboles grandes. Distinguió igualmente diferencias en las comunidades pioneras de acuerdo con el grado de erosión del terreno y del espesor de la capa de cenizas ; según él, las condiciones climáticas tendrían algún efecto en el tipo de cobertura vegetal que si las condiciones edáficas se tornan muy desfavorables.

De este caso con condiciones totalmente diferentes a las de nuestro estudio, se puede decir que, a pesar de condiciones muy favorables (substrato de materiales finos, alta pluviosidad, persistencia en el suelo de material vegetativo vivo), la regeneración de una cobertura vegetal comparable con la de terrenos no afectados es un fenómeno bastante largo.

#### FILIPINAS

Una pequeña isla dentro de un lago de Filipinas, el volcano Taal explotó en 1911 ; la explosión fue acompañada por una onda caliente, incendios y «lahares». La vegetación de una parte de la isla

fue totalmente destruida. La vegetación pionera fue investigada en 1913-14 (Gates 1914) y 1917 (Brown & al. 1917). En los dos primeros años (Gates) el 99 % de las plantas presentes eran rebrotes de partes subterráneas que han sobrevivido al evento ; al año siguiente, se encontraron plantas traídas por el agua de la laguna así como plantas anemócoras y se contaron 179 especies presentes. Seis años después de la erupción (Brown & al.), se estableció un estrato arbóreo con *Ficus* y otras especies diseminadas principalmente por pájaros ; a partir de la vegetación remanente, el frente de colonización avanza a la velocidad de 1 km en 6 meses ; esta velocidad al igual que el desarrollo rápido de la vegetación es posible por las precipitaciones relativamente altas, entre 1 700 y 2 000 mm al año.

Como en el caso de Papuasía, la colonización es muy rápida gracias a un conjunto de condiciones favorables. Una observación relevante es la importancia de los pájaros en la diseminación de las especies arbóreas que brotaron de semillas. El alto número de especies presentes se debe tanto a la riqueza florística de las zonas tropicales húmedas como a la cercanía de tierras no afectadas.

#### GALAPAGOS

La explosión y el colapso de la caldera de la isla Fernandina en 1968, provocó el depósito de una capa de cenizas de hasta 8 m de espesor. Hendrix (1981 y Hendrix & Smith (1986) describieron las primeras etapas de la colonización de estos terrenos. La regeneración mediante rebrotes (Hendrix 1981) es rápida cuando la capa de cenizas no es demasiado gruesa ; pero la instalación de especies mediante semillas es más lenta y depende de la diseminación por las iguanas terrestres. Más tarde Hendrix & Smith (1986), realizaron levantamientos de especies pioneras en estas condiciones : son principalmente especies herbáceas.

Aunque ubicado en el mismo archipiélago, la parte alta de Fernandina afectada por las cenizas debe tener precipitaciones mayores a las estimadas por nuestros sitios de investigación. Una vez más el rebrote desde partes sobrevivientes permite una rápida colonización de la zona afectada

#### TERRENOS SEMEJANTES Y PRECIPITACIONES DIFERENTES

##### CAMERUN

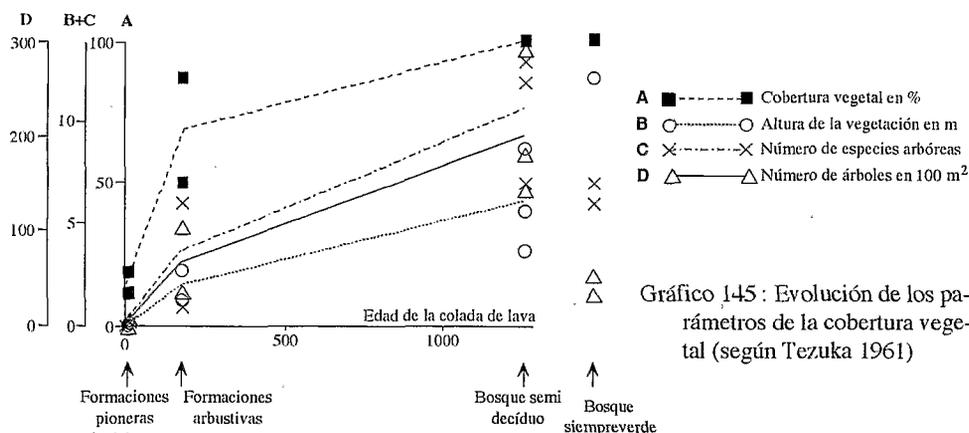
Keay (1959) describe, a 30 m de altitud en el macizo de las montañas Camerun, las sucesiones de vegetación en una colada originada en 1922. Las precipitaciones anuales son estimadas a más de 9 000 mm. La vegetación de esta colada fue antes estudiada por Mildbread en 1928 y por Rosevear en 1936-37. De estos autores, se puede notar que la colonización empieza por un estado caracterizado por la abundancia de helechos (en 1928) ; el estado siguiente es arbustivo abierto en 1936-37 y más denso en 1951. Entre 1936 y 1951, la lista de especies presentes no cambia mayormente. En 1951, la planta dominante es un árbol con semillas livianas y aladas, *Hymenodictyon* ; la siguiente especie en abundancia, *Harungana*, es un árbol diseminado por pájaros ; las demás especies son las del bosque secundario con varias especies de *Ficus* (otro género diseminado por pájaros).

Como en la isla Krakatau, las fuertes precipitaciones permiten el desarrollo de una primera etapa pionera dominada por los helechos, es decir especies diseminadas por el viento. Las especies de la segunda etapa de colonización serían principalmente arbustos y árboles con muchas especies diseminadas por pájaros.

##### JAPON

Este caso no proviene de la zona tropical pero de la templada caliente con lluvias del orden de 3 000 mm. Tezuka (1961) estudio la vegetación de coladas basálticas originadas en 684, 1778 y

## Vegetación en coladas de lava



1950-51. El autor reconstituye la cadena de formaciones vegetales hasta el bosque climácico: formaciones herbáceas abiertas pioneras, matorral, bosque semi-decídúo mixto y bosque siempreverde climácico; llegar a este último estado requeriría más de 1200 años. Da también información sobre la sucesión de especies, los cambios de cobertura y de altura de la cobertura vegetal, el número de especies arbóreas y su densidad, así como sobre la evolución de los suelos durante este proceso de reconstrucción del bosque original; algunos de sus resultados son presentados en el gráfico 145. Los suelos empiezan a desarrollarse en la etapa arbustiva y no existiría relación entre la fertilidad del suelo y el contenido de minerales de las hojas de las plantas. Admite que los aportes de nitrógeno por las lluvias serían suficientes para el desarrollo de la primera etapa de formaciones herbáceas.

Las condiciones húmedas permiten otra vez una relativamente rápida colonización de las coladas de basalto. Esta autor describe sucesiones de vegetación clásicas de una dinámica con formaciones reemplazándose unas por las otras; parece que las formaciones descritas ocupan toda la colada descrita y sólo se hacen poca referencia a la heterogeneidad de la vegetation.

## HAWAII

La vegetación de las coladas de lava de este otro archipiélago fue bien estudiada y existen muchas publicaciones al respecto, tanto de autores «antiguos» de principio de siglo como de autores «modernos». Las coladas son basálticas de tipo «aa» o «pahoehoe» como en Galápagos. La gran diferencia radica en la pluviosidad ya que las zonas más secas del lado barlovento reciben alrededor de 1800 mm anuales; las partes bajas de las laderas sotavento reciben alrededor de 600 mm pero la vegetación en las coladas en esta exposición fue poco estudiada (Skottsberg 1941 da alguna información al respecto); todos los autores resaltan la estrecha relación que existe entre precipitaciones y características de la colonización por parte de la vegetación (velocidad, composición florística, sucesión de formaciones vegetales). Lastimosamente, por la multiplicidad de publicaciones, se pueden también encontrar contradicciones entre los varios autores

En lo que a composición florística se refiere, hay que mencionar dos datos divergentes: Forbes (1912) y Skottsberg (1941) dicen que en las coladas de lava crecen las mismas especies que en los terrenos antiguos, mientras que Mc Caughey (1917) afirma haber encontrado en sus levantamientos en coladas 71 % de especies endémicas (mientras que en la flora general de Hawaii la tasa de endemismo es de 44 %); dice también que en las coladas predominan las formaciones leñosas; este último autor pone también énfasis en la mayor frecuencia de las especies esclerófilas en las coladas. Por otra parte, Atkinson (1970) anota que las especies introducidas son poco comunes en las coladas y

Eggler (1971) afirma que, en las coladas, las especies más abundantes corresponden a las endémicas y las nativas. Todos los autores señalan un género arbóreo especializado en la colonización de las coladas y que puede igualmente crecer en terrenos antiguos : *Metrosideros* con varias especies.

Las sucesiones de formaciones vegetales han sido bien investigadas y los resultados pueden resumirse de la manera siguiente :

- La rapidez de la colonización y la composición de las formaciones vegetales dependen en primer lugar de las precipitaciones (en la zona del bosque húmedo, una colada es totalmente colonizada en 30-60 años - Mc Caughey 1917) y de manera secundaria del tipo de colada y de la proximidad de la vegetación no afectada por el derrame de lava (este último factor influye sobre todo en la rapidez del proceso, Eggler 1971, Doty 1961, Skottsberg 1941, Mc Caughey 1917).

- Los autores discrepan en lo que a efecto del tipo de colada se refiere ; Forbes (1912) dice que la instalación de los pioneros primarios es más rápida en «pahoehoe» que en «aa», Skottsberg (1941) así como Robyns & Lamb 1939 (citados por Skottsberg) aseguran el contrario y Eggler (1971) no toma posición. Sin embargo, este último autor describe las lavas «aa» como un ambiente más favorable por la posibilidad de presencia de elementos finos mezclados con los bloques de lava, pero la existencia de huecos a veces profundos podría dificultar la acumulación superficial de materiales finos. Según Skottsberg (1941) las lavas «pahoehoe» tendrían una vegetación más herbácea mientras que las «aa» serían colinizadas principalmente por especies leñosas.

- El desarrollo de los suelos depende de la edad de la colada ; son restringidos a las fisuras en las lavas y se limitan a acumulaciones de materia orgánica en contacto con la roca a través de una capa de alteración del basalto (Atkinson 1970, Eggler 1971). Skottsberg (1941) insiste sobre la necesidad de un inicio de suelo para la instalación de plantas vasculares mientras que Atkinson (1970) da particular importancia a las fisuras por su aptitud en retener y acumular elementos finos arrastrados por el viento.

- En las laderas húmedas y hasta altitudes del orden de 300 m, todos los autores mencionan que las primeras plantas vasculares en establecerse son helechos (*Nephrolepis*, *Dicranopteris*, *Polypodium*, *Sadleria*) ; los líquenes, en particular un *Stereocaulon*, conforman una etapa preliminar de la colonización, sobre todo en las lavas «aa» ; musgos (*Campylopus*, *Rhacomitrium*) pueden también estar presentes en esta primera etapa. La diseminación de estos organismos se hace fácilmente gracias a sus esporas o propágulos livianos llevados por el viento. Los helechos pueden aparecer tan tempranamente como 4 meses después del enfriamiento de la lava (Doty, 1961).

- Las etapas siguientes fueron bien descritas por Atkinson (1970). Según las precipitaciones y la altitud del sitio se desarrolla una de las tres sucesiones siguientes :

+ *Nephrolepis* - *Metrosideros* - *Pandanus* en la zona costera ; entre 0 y 5 años, el helecho se instala en las fisuras y *Stereocaulon* en las partes altas de las rocas ; *Metrosideros* aparece a los 10 años y se encuentran germinaciones de esta especie hasta el año 120 ; *Pandanus*, especie característica de la zona costera, se encuentra a partir del año 200.

+ *Dicranopteris* - *Dicranopteris* mezclado con *Metrosideros* - bosque de *Metrosideros* en altitudes hasta 300 m y precipitaciones anuales entre 2000 y 3500 mm ; la formación mixta esta establecida después de 120 años ; en las partes con mayores precipitaciones el helecho arbóreo *Cibotium* forma parte del bosque de *Metrosideros* y, en altitudes mayores con precipitaciones más elevadas, (> 3800 mm al año) la sucesión es más compleja con *Cibotium* y varias otras especies dentro del bosque de *Metrosideros*.

+ *Metrosideros* - bosque de *Metrosideros/Diospyros* en zonas con precipitaciones anuales de hasta 2800 mm pero con un período seco durante el año ; en este caso, el papel de los helechos es secundario.

## Vegetación en coladas de lava

dario y *Metrosideros* es la especie pionera.

- Skottsberg (1941) parece el único de los autores leídos en señalar específicamente que, en las coladas, la vegetación puede establecerse en manchas aisladas las unas de las otras.

- En base a sus análisis, Egger (1971) afirma que no existe relación entre edad de la colada de lava y el contenido de minerales de las plantas.

SIMILITUDES Y DIFERENCIAS CON ESTE ESTUDIO**COMPOSICION FLORISTICA**

En el caso de Hawaii, archipiélago oceánico como Galápagos, existe igualmente una alta tasa de endemismo ; en las coladas la tasa de endemismo es mayor que para el conjunto de la flora (Atkinson 1970, Egger 1971, McCaughey 1917), lo mismo que se anotó en este estudio. La mayoría de autores consultados afirman que la flora de las coladas es diferente de la de terrenos antiguos ; en Galápagos también se encontró tal tendencia (ver capítulo «Composición florística» y, en particular, el cuadro 24).

En Hawaii, es también notable la similitud de comportamiento entre *Metrosideros* (árbol pionero en Hawaii) y *Bursera* (árbol pionero en Galápagos).

**FISONOMIA**

En las sucesiones de formaciones vegetales en terrenos nuevos, es común, según las referencias mencionadas, que las primeras etapas sean formaciones herbáceas que serán reemplazadas por formaciones leñosas. Esto no es el caso corriente en Galápagos ; las especies herbáceas pueden ser importantes en los frentes pioneros en coladas de tipo «pahoehoe» como en San Cristóbal (ver páginas 67-69, gráficos 62 y 74) ; también pueden ser especies dispersas en la colada como en Alcedo por ejemplo (ver cuadros 3 y 4). En nuestro estudio, las especies herbáceas tienden a disminuir de importancia cuando el terreno es más antiguo y a tener densidades mayores a altitudes mayores (gráfico 23). Tanto en los frentes pioneros como en la colada de Alcedo se trata sobre todo de especies anuales, presentes unos pocos meses al año ; la poca duración de las especies anuales en las coladas y la estrechez de la franja pionera herbácea hacen que las primeras etapas de la colonización no tengan una fisonomía herbácea notable.

Skottsberg (1941) señala que en las coladas de tipo «pahoehoe» la vegetación pionera es más herbácea que en las «aa», lo que coincide con impresiones nuestras que pudieron ser cuantificadas por la falta de un buen desarrollo de las plantas anuales en el sitio de San Cristóbal (ver página 33 «La calidad de los levantamientos»).

No existe, en la bibliografía obtenida, información sobre la heterogeneidad de la vegetación pionera (salvo cortas anotaciones por Skottsberg, 1941 y Taylor, 1957) y no se encontraron datos detallados de la repartición de la vegetación en islotes como en este trabajo.

**CONDICIONES DE LA COLONIZACION**

En todos los casos mencionados, las precipitaciones son netamente superiores a las estimadas en nuestros sitios de trabajo (ver páginas 8 a 11). Como las plantas vasculares necesitan un inicio de suelo para poder instalarse y que, por otra parte, la producción de los líquenes y la alteración de las lavas están directamente relacionadas con las precipitaciones, el desarrollo de la cobertura vegetal en

las coladas sera más rápido en los casos mencionados que en nuestras coladas de Galapagos. Por otra parte, una elevada humedad influye también en la composición florística de la vegetación pionera ; en varios casos, plantas exigentes en humedad pueden ser pioneros primarios en coladas de lava : algas azules (Treub 1888, Doty 1961), musgos (Doty 1961, Skottsberg 1941), helechos (varios autores).

Los autores que investigaron en coladas de lava resaltan la importancia de las fisuras que pueden acumular elementos finos minerales u orgánicos para conformar suelos y que son los sitios a veces exclusivos de instalación de plantas vasculares y nuestras observaciones van en el mismo sentido sobre todo en el caso de las lavas «pahoehoe».

Los suelos descritos en coladas de basalto son comparables a los de Galápagos ; las precipitaciones más abundantes se traducen por alteraciones más importantes. Tezuka (1961) menciona la falta de relación entre el contenido en minerales de las hojas de las plantas y la fertilidad de los suelos y Egger (1971) señala lo mismo entre el contenido en minerales y la edad de la colada ; estas indicaciones son similares a nuestras análisis que no muestran variaciones importantes del contenido de minerales entre coladas de diferentes edades o en condiciones climáticas diversas.

#### MODALIDADES DE LA COLONIZACION

Los terrenos volcánicos conformados de elementos finos pueden dejar vivas partes de plantas perennes, lo que facilita la recolonización de la zona afectada pero que no ocurre en las coladas de lava para las cuales todas las diásporas tienen que venir desde afuera.

Muchas publicaciones señalan la importancia de la anemocoría en la primera etapa de instalación de los pioneros (Treub 1888, Gates 1914, Keay 1959) y de la zoocoría en las etapas posteriores (Brown 1917, Keay 1959, Hendrix 1981) ; los mismos mecanismos de dispersión parecen actuar en la misma secuencia en Galápagos.

El proceso de colonización de los terrenos nuevos se hace, según casi todos los autores consultados, mediante una sucesión de formaciones vegetales desde coberturas herbáceas hasta bosques pasando a veces por una vegetación arbustiva. Tal no es el caso encontrado en Galápagos ; las formaciones herbáceas, como fue resaltado poco antes, son muy discretas, sea restringidas a un estrecho cordón en los frentes pioneros en las lavas «pahoehoe» o a plantas anuales dispersas en las lavas «aa».

#### CONCLUSIONES RESUMIDAS

- La diseminación de las especies encontradas en las coladas se hace sobre todo mediante la acción de animales (80 % de los taxa) y dentro de esta categoría las especies con endozoocoría son la mayoría. La diseminación por el viento interesa 19 % de los taxa.

- Las especies más difundidas en las coladas utilizan todos los tipos de dispersión.

- A más de las adaptaciones a la sequía (y que no fueron investigadas) se encontraron dos otras adaptaciones en plantas de las coladas : la reviviscencia y el efimerofitismo.

- Los primeros organismos en colonizar las coladas son líquenes y a veces helechos, plantas diseminadas por el viento y que ocupan toda la extensión del terreno reciente ; estos organismos poco

## Vegetación en coladas de lava

exigentes empiezan la elaboración de un suelo. La segunda fase de colonización se hace con especies especializadas que conforman islotes de vegetación en sitios favorables. La tercera fase consiste en el «relleno» entre los islotes y se produce por el avance, desde el filo de la colada, de especies menos especializadas de los terrenos antiguos.

- Las variaciones de la cobertura vegetal detectables a la escala de la década son reducidas y se producen sobre todo en las zonas climáticas más favorables. En el caso de una colada de Alcedo, la densificación de las formaciones abiertas es más rápida que la invasión de terrenos nuevos. Aun en condiciones climáticas favorables, existen zonas en donde las condiciones del substrato no permiten una rápida colonización.

- La comparación con resultados publicados en otras partes del mundo resalta unas coincidencias con nuestro caso de Galápagos y diferencias debidas principalmente a pluviosidades menores en los sitios del presente estudio.

## CONCLUSIONES GENERALES - RESUMEN

Se realizó, en sitios escogidos del archipiélago, una investigación de la vegetación en las coladas de lava. Se intentaba averiguar el impacto del tipo de terreno (lavas « pahoehoe » y « aa »), de la edad de la colada y de los factores climáticos en la composición y la estructura de la cobertura vegetal.

Comparando la vegetación de las coladas de lava con la de los terrenos antiguos vecinos, se observa que la primera forma un conjunto original marcado por su variabilidad y algunos parámetros constantes. La variabilidad es particularmente notable en su composición florística ; a sus fuentes habituales de variación en el archipiélago (distribución de los taxa entre las islas, cambios de formaciones vegetales con la altitud es decir con la humedad) se añaden otras ligadas a factores inherentes al método de trabajo (levantamientos de los diversos sitios en condiciones climáticas diferentes) y finalmente el efecto « colada ». Las coladas tienen menos especies que los terrenos antiguos y una mayor proporción de especies endémicas y nativas.

La composición florística de la vegetación de las coladas está sujeta igualmente a variaciones de acuerdo a parámetros como la edad del terreno y la altitud que, al aumentar, determinan un incremento de la riqueza florística. A altitudes mayores (por encima de los 450 m en la colada de Alcedo), las diferencias florísticas observadas entre colada y terreno antiguo disminuyen paulatinamente por la presencia, en la primera, de muchas especies propias del terreno antiguo a altitudes menores.

La densidad de la vegetación, y particularmente la de los arbustos y árboles, es menor en las coladas que en los terrenos antiguos y aumenta con la altitud y la edad de la colada. Las herbáceas, en cambio, presentan sus mayores densidades en los terrenos jóvenes.

En los terrenos antiguos, los árboles tienen alturas mayores que en los recientes mientras que los arbustos muestran lo contrario. En el caso de estos últimos, fue posible observar que esta diferencia se atenúa progresivamente con la altitud. Las diversas especies de árboles presentes en la colada no tienen las mismas alturas, lo que permite una estratificación sencilla de los bosques pioneros.

El análisis de la distribución de las circunferencias en clases permite demostrar el impacto negativo de las poblaciones de chivos cuando están presentes desde algún tiempo atrás ; se detectó una clara deficiencia de árboles en las clases de menor tamaño es decir la ausencia de especies arbóreas o por lo menos la dificultad de regeneración de las mismas. Esto significa que una población de chivos puede frenar la colonización de las coladas por parte de la vegetación o cambiarla favoreciendo el desarrollo de especies arbustivas poco apetecidas en detrimento de especies arbóreas. El análisis mencionado permite diferenciar claramente las especies pioneras de las menos especializadas.

La relación entre la circunferencia y la altura de los árboles es muy variable en el caso de *Bursera graveolens* y *Scalesia microcephala*, especies pioneras que pueden subsistir en terrenos rocosos antiguos. En cuanto a las otras especies, las pendientes de la relación muestran que, a altitudes menores y en la colada, se presentan en formas más achatadas que a altitudes superiores o en terrenos antiguos.

La cobertura vegetal es heterogénea a lo largo de los transectos transversales, lo cual se observa tanto en su composición florística como en su fisonomía. Tal heterogeneidad puede atribuirse en primer término a variaciones en el tipo de substrato (lava más compacta o más escoriácea, presencia de

## Vegetación en coladas de lava

elementos finos entre los bloques de lava). Otro factor constituye la distancia al filo de la colada, que se refleja, cuando aumenta, en una disminución continua del número de plantas de especies poco especializadas mientras que las plantas pioneras parecen mantener efectivos constantes. El relieve mismo de la colada determina variaciones en la distribución de la vegetación con coberturas más importantes en las hondonadas o en las vertientes expuestas a los vientos húmedos.

Los límites de las manchas de vegetación en las coladas están marcados por una franja de una formación vegetal original, el frente pionero. Este tiene un ancho variable y se distingue por la presencia de especies preferentes y a veces exclusivas de este tipo de ubicación. La fisonomía también es diferente a la del resto de vegetación de la colada con predominio de plantas herbáceas y/o arbustivas de menor tamaño.

Un último factor de heterogeneidad analizado proviene del proceso mismo de colonización. Las plantas vasculares se instalan, en una primera etapa, en islotes aislados. Estos, constituidos por especies pioneras, una vez que la cobertura vegetal ha alcanzado una cierta continuidad, aún pueden detectarse por varios indicios que los diferencian de la cobertura colonizadora secundaria que se ha instalado entre los islotes.

Se puso también en evidencia un efecto de la colada en la composición florística (ausencia de las especies ligadas a sitios abiertos, mayor densidad de las especies místicas) y la fisonomía (alturas superiores de los arbustos) de la vegetación del terreno antiguo vecino. Este efecto abarca un ancho reducido y sólo se manifiesta cuando la colada tiene una altura claramente superior a la vegetación circundante.

Los dos factores físicos primordiales favorables a la instalación de la vegetación son las precipitaciones y el suelo. Los registros pluviométricos de Galápagos fueron sometidos a un tratamiento que permitió detectar errores en los registros (errores de lectura-transcripción, anomalías debidas al desplazamiento del pluviómetro), homogeneizar los datos, definir zonas homogéneas de pluviometría y finalmente rellenar los registros incompletos. Se admite que el éxito de la instalación de plantas en coladas de lava depende del número de meses húmedos seguidos. Se observó que este número está relacionado con las precipitaciones anuales y que alcanza valores importantes únicamente en los años con un fenómeno del Niño. Por tal razón, se analizó la frecuencia de recurrencia de este fenómeno así como la de los años con precipitaciones elevadas. Para cada zona homogénea y para varias altitudes, se establecieron las probabilidades de años con 6, 9 ó 12 meses húmedos seguidos.

Los suelos de las coladas de lava se caracterizan por una reducida profundidad y una fuerte discontinuidad horizontal. Cuando no hay aportes de elementos finos (cenizas volcánicas posteriores a la colada), los suelos tienen altas proporciones de materia orgánica poco evolucionada que dificultan su humedecimiento. En general, presentan una importante capacidad de almacenamiento de agua y una buena fertilidad, pero tienen probables problemas de equilibrio catiónico por el exceso de calcio y la deficiencia de potasio.

La topografía de las superficies de las coladas permite clasificar los diversos sitios de acuerdo a su capacidad de captación de humedad y de acumulación de elementos finos para la constitución de un suelo.

Los factores bióticos más importantes para entender el proceso de colonización son la diseminación de las diásporas y la dinámica de la cobertura vegetal. Al ser una colada de lava nueva un terreno totalmente desprovisto de vida, las plantas que se instalan en ella, tienen que ser traídas desde terrenos más antiguos. Las plantas encontradas en las coladas estudiadas muestran todos los tipos de di-

seminación con una clara mayoría de especies dispersadas por animales ; la anemocoría es en importancia el segundo modo de diseminación utilizado.

Entre las especies pioneras, se encontraron algunas que se adaptan a las condiciones secas de esos terrenos (reviviscencia) y a la variabilidad interanual de las precipitaciones (posibilidad de efimerofitismo).

Esquemáticamente, la colonización por parte de la vegetación se hace en tres etapas : la primera es una invasión de todo el ancho de la colada por líquenes (diseminación por el viento) ; la segunda se caracteriza por el establecimiento de islotes aislados de plantas vasculares pioneras en los sitios más favorables (en cuanto a los factores humedad y suelo) ; la tercera consiste en el relleno del espacio entre los islotes por parte de una cobertura de especies menos especializadas que avanza desde el filo de la colada hacia el centro de la misma.

La velocidad del avance de la cobertura vegetal más o menos continua es lenta y sólo pudo ser cuantificada en zonas con condiciones climáticas favorables. Sin embargo, aun en tales circunstancias, existen limitaciones ligadas al substrato que han impedido un avance visible de la vegetación en 25 años.

## BIBLIOGRAFÍA

- ATKINSON I. A. E. 1970 : Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii. *Pac. Sci.* 24, 387-400.
- BENTON J. J. jr, WOLF B. & MILLS A. H. s/f : Plant analysis handbook. Micro-macro Publishing Inc. 213 p.
- BLONDEL J. 1986: Biogéographie évolutive. Masson, Paris, 221 p.
- BONNEAU M. & SOUCHIER B. 1979: Pédologie; II Constituants et propriétés du sol. 459 p, Masson, Paris.
- BOW C. S. 1979: The geology and petrogenesis of the lavas of Floreana and Santa Cruz Islands : Galápagos archipelago. Ph. D. Diss. University of Oregon, 308 p.
- BROWN W. H., MERRILL E. & YATES H. S. 1917 : Revegetation of Volcano Island, Luzon, Philippines Islands, since eruption of Taal Volcano en 1911. *Philip. Jr. Sci.* 14 (2), Sect C, 177-248.
- BRUNET-MORET Y. 1979 : Homogénéisation des précipitations. Cahiers ORSTOM, Sér. Hydrologie 16 (3-4), 147-170.
- CAUSSINUS H. & ROLLET B. 1970 : Sur l'analyse au moyen d'un modèle mathématique des structures par espèces des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Comptes Rendus Acad. Sci.*, Ser. D, 270, 1341-1344.
- COLINVAUX P. A. 1984: The Galápagos climate: present and past. In "Key environments: Galápagos" Perry R. ed., Pergamon Press, 55-69.
- COX A. 1971: Paleomagnetism of San Cristóbal Island, Galápagos. *Earth & Planet Sci. Letter* 11, 152-160.
- COX A. 1983: Ages of the Galapagos Islands. In "Patterns of evolution in Galápagos Organisms". Bowman, Berson & Leviton ed.,
- DOTY M. S. 1961 : Lava flow pioneer populations. In "Guide to Excursion III" Fosberg ed. 10th Pac. Sci. Congr. 142-147.
- DUCHAUFOR Ph. 1960: Précis de pédologie. 438 p, Masson, Paris.
- DUCHAUFOR Ph. 1977 : Pédologie; I Pédogenèse et classification. 477 p, Masson, Paris.
- EGGLER W. A. 1971: Quantitative studies of vegetation on sixteen young lava flows in the island of Hawaii. *Trop. Ecol.* 12 (1) 66-100.
- ELIASSON U. 1972: Studies in Galápagos Vegetation XII. On the vegetation of Fernandina before the eruption in 1968. *Bot. Notiser* 125, 49-61.
- ESWARAN H., STOOPS G., DE PAEPE G. & P. 1973: A contribution to the study of soil formation on Isla Santa Cruz, Galápagos. *Pedologie*, 23, 100-122.
- FORBES C. N. 1912 : Preliminary observations concerning the plant invasion of the lava flows of Mauna Loa, Hawaii. *Occ. Pap. Bishop Mus.* 5(1), 15-23.

- GATES F. C. 1914: The pioneer vegetation of Taal volcano; Philip. Jr. Bot., 9, Sect C, 391-434.
- GHEIST D. J. 1985: Geology and petrology of San Cristóbal Island, Galápagos archipelago. Ph. D. Diss., University of Oregon, 139 p.
- GRANT P. R. 1981: Population fluctuations, tree rings and climate. *Noticias de Galápagos*, 33, p 12-16
- GRANT P. R. 1986: Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton University Press, 458 p.
- HALLÉ F., OLDEMANN R. A. A., & TOMLINSON P. B. 1978: Tropical trees and forests. Springer Verlag, 441 p.
- HAMANN O. 1981: Plant communities of the Galápagos Islands. *Dansk Botanisk Arkiv, København*; 34 (2), 163 p.
- HAMANN O. 1985: The El Niño influence on the Galápagos vegetation. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 299-330.
- HAYES S. P. 1985: Sea level and near surface temperature variability at the Galapagos Islands, 1979-83. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 49-81.
- HENDRIX L. B. 1981: Post eruption succession on Isla Fernandina. *Madroño* 28 (4), 242-254.
- HENDRIX L. B. & SMITH D. S. 1986: Post eruption revegetation of Isla Fernandina II. *National Geographic Research* 2 (1) 6-16.
- HIEZ G. 1977: L'homogénéité des données pluviométriques. *Cahiers ORSTOM sér. Hydrologie*, 14, (2), 129-172.
- HOUVENAGHEL G. T. 1984: Oceanographic setting of the Galápagos Islands. In "Key environments: Galapagos" Perry R. ed., Pergamon Press, 43-54.
- HUTTEL Ch. 1986: Zonificación bioclimatológica y formaciones vegetales en las Islas Galápagos. *Cultura* 8 (24a) 221- 233.
- HUTTEL Ch. 1990: Cartografía de la vegetación en las islas Galápagos. In "Botanical research and management in Galápagos" Proc. Workshop 11-18 april 1987, Charles Darwin Research Station, J. E. Laweson, O. Haman, G. Rogers, G. Reck & H. Ochoa editors, *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 32, 117-122.
- INGALA ORSTOM PRONAREG 1987a: Islas Galápagos; mapas geomorfológicos (6 mapas a escala 1:100 000, a colores); INGALA, Quito.
- INGALA ORSTOM PRONAREG 1987b: Islas Galápagos; mapas de formaciones vegetales (6 mapas a escala 1:100 000, a colores); INGALA, Quito.
- INGALA ORSTOM PRONAREG 1987c: Islas Galápagos; mapa de los suelos de las zonas agrícolas de Santa Cruz, San Cristóbal y Floreana (1 mapa a escala 1:50 000, a colores); INGALA, Quito.
- INGALA ORSTOM PRONAREG 1989: Inventario cartográfico de los recursos naturales, geomorfología, vegetación, hídricos, ecológicos y biofísicos de las islas Galápagos, Ecuador. INGALA, Quito, 160p.

- KEAY R. W. J. 1959: Lowland vegetation on the 1922 lava flow, Cameroons Mountain. *J. Ecol.* 47, 25-29.
- LARUELLE J. 1966: Study of a soil sequence on Indefatigable Island. In "The Galápagos" Bowman R. I. ed, Univ. Calif. Press, 87-92.
- LAWESON J. E., ADSERSEN H. & BENTLEY R. An updated and annotated check list of the vascular plants of the Galapagos islands. Reports Bot. Inst., Univ. Aarhus, n° 16, 74 p.
- LE GOULVEN P., SEGOVIA A. & ALEMAN M. 1988 : Homogeneización y regionalización de la pluviométrica por el método del vector regional. Com. 5° Congr. Ecuat. Hidraulica. Quito Nov 1988, 59-83.
- LUONG T. T. & TORO B. 1985: Cambios en la vegetación de las islas Galápagos durante "El Niño" 1982-1983. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 331-342.
- LUZURIAGA C., MENDOZA E., MONARD L., RUEDA G. & PLENECASSAGNE A. 1989: Análisis de suelos y foliares. ORSTOM-MAG, Tumbaco, 123 p.
- McBIRNEY A. R. & AOKI K 1966: Petrology of the Galápagos Islands. In "The Galápagos" Bowman R. I. ed, Univ. Calif. Press, 71-77.
- McBIRNEY A. R., CULLEN A. B., GEIST D., VICENZI E. P., DUNCAN R. A., HALL M. L. & ESTRELLA M. 1985: The Galapagos volcano Alcedo: a unique ocean caldera. *J. Volcanology & Geother. Res.* 26, 173-177.
- McCAUGEY V. 1917 : Vegetation of Hawaiian lava flows. *Bot Gazette*, 64, 386-420.
- NARANJO P. 1985: El fenómeno El Niño y sus efectos en el clima del Ecuador. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 3-27.
- PALMER C. E. & PYLE R. L. 1982: El ambiente climático de las islas Galápagos. In "Compendio de Ciencia en Galápagos 1982". Estación Científica Charles Darwin, Quito, 17-25.
- PENZIG O. 1902 : Die Fortschritte der Flora des Krakataus. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 2 (3) 92-113.
- PIERLOT 1966: Structure et composition des forêts denses d'Afrique Centrale, spécialement celles du Kivu. *Acad. Roy. Sci. O. M. Bruxelles. Nvelle Série* 16 (4) 367 p.
- POURRUT P. 1986: Algunas consideraciones acerca de los fenómenos climáticos extremos observados en el Ecuador. *Cultura* 3 (24a), 257-272.
- QUIIN W. H., NEAL V. T., ANTUNEZ DE MAYOLO S. E. 1987: El Niño occurrences over the past four and a half century. *Jr. Geophys. Res.* 92 (C13), 14449-14461.
- ROBALINO M. 1985: Registros meteorológicos de la Estación Científica Charles Darwin para 1982-1983. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 83-90.
- SKOTTSBERG C. 1941 : Plant sucesion on recent lava flows in the island of Hawaii. *Goeteborgs Kungl. Vetenskap Vitter. Hand., Ser B, Bd. 1, 3-33.*

- SIMKIN T., SIEBERT L., McCLELLAND L., BRIDGE D., NEWHALL C. & LATTER J. H. 1981: Volcanoes of the world. Stroudsburg, Pa., Hutchinson Ross, 240 p.
- SIMKIN T. 1984: Geology of Galápagos Islands. In "Key environments: Galapagos" Perry R. Ed. Pergamon Press, 15-41.
- SMATHERS G.A. & MUELLER-DOMBOIS D. 1974: Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawai. Nat. Park Serv. Monogr. 5, 129 p.
- TAYLOR B. W. 1957: Plant succession on recent volcanoes in Papua. *Jr. Ecol.* 45, 233-243.
- TEZUKA Y. 1961: Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island of Oshima, Izu, Japan. *Jap. Jr. Bot.* 17(3) 371-496.
- TREUB M. 1888: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 7, p 213.
- WEBER W. A. 1966: Lichenology and bryology in the Galapagos Islands with check lists of the lichens and bryophytes thus far reported. In "The Galápagos" Bowman R. I. ed, Univ. Calif. Press, 190-200.
- WEBER W. A. & LANIER J sin fecha : Liquenes en las islas Galápagos. Estación Científica Charles Darwin 19 p. mimeo.
- WEBER W. A. & GRADSTEIN S. R. 1984 : Lichens and bryophytes. In "Key environments: Galapagos" Perry R. Ed. Pergamon Press, 71-84.
- WEBER W. A. & BECK H. T. 1985: Effects on cryptogamic vegetation (lichens, mosses and liverworts). In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 343-361.
- WIGGINS I. L. & PORTER M. 1971: Flora of the Galápagos Islands. Stanford University Press, Stanford California; 998 p.
- WYRTKI K. 1982: La reacción dinámica del oceano pacífico ecuatorial al forzamiento atmosférico. In "Compendio de Ciencia en Galápagos 1982". Estación Científica Charles Darwin, Quito, 41-77.
- WYRTKI K. 1985: Pacific-wide sea level fluctuations during the 1982-83 El Niño. In "El Niño en las islas Galápagos: el evento de 1982-1983" Robinson y Del Pino ed., Fundación Charles Darwin para las islas Galápagos, Quito, 29-48.

## Contenido

Introducción	1
Antecedentes	1
Marco institucional	2
Agradecimientos	2
Metodología	3
Condiciones de la colonización	4
Substrato	4
Clima	7
Sitios de investigación	8
Descripción de los sitios	9
Bahía Borrero	9
Floreana	10
San Cristóbal	12
Volcán Alcedo	13
Resultados	16
Composición florística	16
Diferencias colada/terreno antiguo	16
Volcán Alcedo	16
Bahía Borrero	22
Influencia de la edad del terreno	25
Influencia de las condiciones climáticas	28
Volcan Alcedo	28
Floreana	31
Variabilidad entre los sitios	34
La distribución de especies entre islas	35
La "calidad" de los levantamientos	36
Especies restringidas a altitudes mayores	36
Especies propias a terrenos perturbados	36
Los dos tipos de lava	37
Importancia de las especies endémicas	37
Conclusiones resumidas	39
Fisomofía - estructura	40
Densidad	40
San Cristóbal	40
Volcán Alcedo	40
Floreana	42
Bahía Borrero	43
Altura	44
Arboles	44
Influencia del tipo de terreno	44
Efecto de la altitud	45
Diferencias por especies	47
Diferencias entre islas	48
Arbustos	48
Diferencias entre terrenos antiguos y colada	49
Diferencias según la edad del terreno	49
Efecto de la altitud	50
Variaciones por especies	51
Distribución en clases de circunferencias	52
Totalidad de los árboles	52
Efecto del tipo de terreno	52
Efecto de la altitud	54

Distribuciones por especies	55
San Cristóbal	56
Alcedo	57
Bursera	58
Psidium	60
Zanthoxylum	61
Pisonia	61
Scalesia	63
Importancia de las germinaciones	63
Relación circunferencia/altura	64
Forma general de la relación	65
Clasificación de todas las pendientes	68
Clasificación de pendientes por especie	71
Bursera	71
Psidium	71
Zanthoxylum	71
Scalesia	72
Pisonia	72
Totalidad del bosque	72
Conclusiones resumidas	73
Variaciones espaciales	74
Variabilidad en función del sustrato	74
Variación de la densidad	75
Distribución de algunas especies	76
Variaciones de altura	77
Variaciones en función de la distancia al filo de la colada	77
Variación de la densidad	77
Distribución de algunas especies	82
Variaciones de tamaño	83
Variaciones en función del relieve	84
Número total de plantas	84
Distribución de especies	84
Los frentes pioneros	85
Frente de colonización en lava pahoehoe (San Cristóbal)	85
Composición florística y densidad	86
Variaciones de altura	87
Frente de colonización en lava aa (Floreana)	87
Colonización de la colada por islotes de vegetación	91
Distribución de la vegetación	91
La vegetación de los islotes	94
Vegetación en relación con los parámetros de los islotes	94
Estructura de la vegetación	96
Especies arbustivas versus especies arbóreas	96
Especies arbustivas	96
Especies arbóreas	97
Composición florística	100
Generalización de la noción de islote de vegetación	102
Partes altas de Alcedo	103
Transectos de Floreana	104
Transectos de San Cristóbal	106
Influencia de la colada sobre la vegetación de los terrenos antiguos	108
Composición florística y densidad	108
Alturas	113
Conclusiones resumidas	114
Condiciones ambientales	116
Clima	116
Datos pluviométricos existentes	116
Los tratamientos	118

Zonificación	119
Los eventos del Niño	122
Definición y síntomas	122
Los eventos del Niño y las precipitaciones	123
Ocurencias de los eventos del Niño	125
Ocurencias de los periodos húmedos	126
Condiciones hídricas particulares de las coladas	129
Suelos	131
Observaciones en el campo	131
Tipos de suelo y especies características	133
Resultados	133
Granulometría	133
Retención de humedad	134
pH	137
Materia orgánica	139
Fósforo total y asimilable	141
Bases de intercambio	141
Análisis de hojarasca	144
Resultados	144
Los sitios de colonización (nichos)	146
Descripción de los nichos	146
Colada de lava "pahoehoe"	148
Colada de lava "aa"	149
Conclusiones resumidas	150
Modalidades de la colonización	152
Diseminación de las semillas	152
Los modos de diseminación	152
Diseminación de las plantas encontradas en las coladas	153
Diásporas diseminadas por zoocoría	157
Diseminación de las especies más frecuentes	158
Adaptaciones particulares	159
Avance y evolución de la vegetación	160
Los primeros organismos colonizadores	160
La segunda ola de colonizadores	161
La tercera ola de colonizadores	162
Velocidad del avance de la vegetación	162
Comparación con otros casos	165
Casos con terrenos (y también precipitaciones) diferentes	165
Isla Krakatau	165
Papuasía	165
Filipinas	165
Galápagos	166
Terrenos semejantes y precipitaciones diferentes	166
Camerun	166
Japon	166
Hawaii	167
Similitudes y diferencias con este estudio	169
Composición florística	169
Fisonomía	169
Condiciones de la colonización	169
Modalidades de la colonización	170
Conclusiones resumidas	170
Conclusiones generales - Resumen	172
Bibliografía	175

