

## LA HIBRIDIZACION EN LA EVOLUCION DE LOS FRAILEJONES (ESPELETIA, ASTERACEAE)

### HIBRIDIZATION IN THE EVOLUTION OF THE FRAILEJONES (ESPELETIA, ASTERACEAE)

Paul E. Berry, Silvia Beaujon Z. y Ricardo Calvo M.

*Universidad Simón Bolívar, Departamento de Biología de Organismos, Apartado 89000,  
Caracas 1086-A VENEZUELA*

#### RESUMEN

La existencia de hibridación interespecífica en el género *Espeletia* fue evaluada para las seis especies que habitan el alto Páramo Las Cruces, Edo. Mérida. Una serie de polinizaciones experimentales demostró que la tasa de formación de semillas viables en la mayoría de las combinaciones interespecíficas es tan alta como en las polinizaciones cruzadas intraespecíficas. Un análisis morfométrico de plantas de una comunidad mixta de *Espeletia schultzii* y *E. batata* señaló la formación de muchos híbridos y, los resultados de las polinizaciones experimentales presentaron evidencias de introgresión entre estas especies. La presencia de híbridos naturales es muy común en *Espeletia*, incluso entre formas de vida muy diferentes o entre grupos que algunos autores consideran como géneros distintos. Nuestros resultados confirman el estrecho parentesco de las diferentes especies de frailejones e indican que la hibridación interespecífica ha jugado un papel preponderante en la radiación adaptativa de este grupo paramero.

PALABRAS CLAVES: Hibridación Interespecífica, *Espeletia*, Frailejones, Páramos, Radiación Adaptativa.

#### ABSTRACT

The occurrence of interspecific hybridization in the genus *Espeletia* was examined in the six species that inhabit the high Paramo Las Cruces, Edo. Mérida, Venezuela. A series of experimental crosses showed that the production of viable seeds in the majority of the hybrid crosses is as high as in the intraspecific cross-pollination controls. A morphometric analysis in a mixed community of *Espeletia schultzii* and *E. batata* showed the presence of many hybrids between them, and the results of the experimental crosses indicated the existence of introgression between these species. The presence of natural hybrids is very common in *Espeletia*, even between plants with widely different life forms or between groups that some authors consider as distinct genera. These results confirm the close affinity of the different species of *Espeletia*, and indicate that natural interspecific hybridization has played a major role in the adaptive radiation of this dominant paramo group.

KEY WORDS: Interspecific Hybridization, *Espeletia*, Frailejones, Páramo, Adaptive Radiation.

## INTRODUCCION

La rápida y notoria diferenciación evolutiva de un grupo de organismos, conocida como radiación adaptativa, es un evento frecuente en ambientes insulares (Carlquist 1974). Ejemplos de este mecanismo incluyen a las *Drosophila* hawaianas (Carson et al. 1970) y los pinzones de Darwin de las Islas Galápagos. En las plantas, los casos mejor documentados provienen también del archipiélago hawaiano, en los géneros *Bidens* (Gillent & Lim 1970) y *Cyanaea* (Raven et al. 1981), así como en la alianza de las "espadas plateadas", miembros de tres géneros muy relacionados de compuestas de la subtribu Madiinae (Carr 1985). En estos grupos, la marcada diferenciación morfológica entre especies afines, junto con la ausencia notoria de barreras a la hibridización interespecífica y la formación de numerosos híbridos naturales, ha conducido a interpretaciones taxonómicas muy distintas por parte de diferentes especialistas (Gillet 1972).

La predominación de radiación adaptativa en islas se ha explicado por la aparición repentina de una diversidad de ambientes nuevos, los cuales son colonizados por individuos fundadores que encuentran poca competencia para proceder a ocupar una serie de nichos desocupados (Carlquist 1974). En las zonas continentales, se han producido situaciones análogas en regiones de la alta montaña tropical, donde la creación reciente de hábitats fríos ha permitido la invasión y rápida diferenciación de grupos como *Dendroseris* y *Lobelia* en Africa oriental y los "frailejones" (*Espeletia* spp.) en los Andes tropicales. Estos grupos, además, han producido una forma de vida muy particular, las rosetas gigantes mono-caules (Smith en prensa).

En los Andes, los páramos de Colombia y Venezuela son ambientes geológicamente muy recientes que sólo aparecieron después del levantamiento principal de las cordilleras durante el Plioceno tardío y en el Pleistoceno (Hammen 1975), originando islas de ambientes fríos entre

la vegetación tropical circundante. Los primeros grupos en colonizar los páramos provenían de las zonas australantárticas, pero luego aparecieron grupos boreales y otros provenientes de las zonas tropicales adyacentes, como el caso de *Espeletia* (Cleef 1980). Este grupo de plantas posee más de 130 especies y una diversidad impresionante de adaptaciones diferentes a la zona del páramo y el bosque nublado adyacente. Hay formas de vida de rosetas sin tallo, rosetas gigantes y árboles ramificados; floraciones monocárpicas o policárpicas; capítulos de 50 hasta 1.500 flores, con ligulas desde vistosas hasta inconspicuas; hojas anchas y delgadas hasta xeromorfas y completamente velludas. En base a algunas de estas diferencias, Cuatrecasas (1976) propuso segregar *Espeletia* en siete géneros distintos: *Carramboea*, *Tamania*, *Libanothamnus*, *Ruilopezia*, *Espeletiopsis*, *Coespeletia* y *Espeletia*.

La presencia de híbridos naturales entre diferentes especies de frailejones ha sido señalada por Cuatrecasas (1954), Powell & Cuatrecasas (1970) y Smith (1981), aún cuando Cuatrecasas (comunicación personal) considera que tales híbridos son excepcionales y de poca importancia en la evolución del grupo. Durante tres años de trabajo de campo en los altos páramos del Estado Mérida, notamos la presencia de numerosas plantas intermedias entre muchas de las especies de frailejones conocidas de la zona, y en algunos casos los patrones de intergradación sugerían la existencia de enjambres híbridos o de introgresión interespecífica, como la descrita para *Salvia* por Anderson (1949).

El presente estudio intenta evaluar la importancia de la hibridización interespecífica en la radiación adaptativa de los frailejones, y propone el análisis de las relaciones de compatibilidad genética entre las especies del grupo como un nuevo criterio a usarse en su clasificación taxonómica. El estudio se basa en una serie de cruzamientos controlados entre cinco especies simpátricas de *Espeletia*, determinando el éxito del cruzamiento a través de la cantidad de semillas

viabiles formadas. En forma complementaria, se compararon las medidas de algunos caracteres morfológicos en una población mixta de frailejones para documentar la existencia de probables híbridos interespecíficos en condiciones naturales, y se presenta un listado de las diferentes combinaciones híbridas detectadas entre seis especies presentes en el alto páramo venezolano.

## MATERIALES Y METODOS

### Area de estudio y especies estudiadas

Los estudios experimentales se realizaron en el Páramo Las Cruces, Edo. Mérida (8° 20' N, 71° 18' W), entre el Pico El Aguila y Piñango, a una altura entre los 4.000 y 4.300 m. La primera serie de cruzamientos experimentales se llevaron a cabo en 1982 y 1983, entre las cuatro especies principales de frailejones presentes en la formación del Alto Páramo (ver Monasterio 1980): *Espeletia spicata*, *E. timotensis*, *E. moritziana* y *E. schultzii*. Siguiendo la clasificación de Cuatrecasas (1976), las primeras tres especies pertene-

cerían al género *Coespeletia* y la última a *Espeletia*.

En 1984, se concentró el análisis en un área pequeña de menos de una hectárea, donde crecían juntas cuatro especies diferentes y probables híbridos entre ellas (Fig. 1). Este lugar se ubica al lado de la Qda. El Turmero, a unos 4.120 m y a 11,7 km del Pico El Aguila por la carretera rural a Piñango. Se efectuaron cruzamientos utilizando a *E. schultzii*, *E. batata*, *E. spicata* y probables híbridos entre *E. batata* y *E. schultzii*. La otra especie presente en el área, *E. timotensis*, apenas floreció durante este año, y sólo se utilizó como donante de polen en algunos cruzamientos. En la misma comunidad, se efectuó un análisis morfométrico de *E. schultzii*, *E. batata* y de sus probables híbridos.

A lo largo de los tres años de estudio, se recolectaron plantas con características intermedias entre algunas de las seis especies de *Espeletia* presentes en el Páramo Las Cruces, para documentar la presencia de las diferentes combinaciones híbridas en condiciones naturales.



FIGURA 1. Area de simpatria de cuatro especies de *Espeletia* e híbridos entre ellas, y lugar del programa de cruces interespecíficos y del análisis morfométrico de *E. schultzii*, *E. batata* y sus híbridos. Páramo Las Cruces, Edo. Mérida, 4.120 m.

### Polinizaciones experimentales

Se llevaron a cabo tres tipos de polinizaciones experimentales en plantas cuyos capítulos fueron embolsados antes de su antesis:

- 1.- Autopolinizaciones. Esta prueba determina la capacidad para formar semillas con embrión en fecundaciones con polen propio. Consiste en aplicar manualmente polen de flores masculinas a flores femeninas del mismo capítulo o de otro capítulo de la misma planta. Todas las especies de *Espeletia* son monoicas, con flores masculinas y femeninas en el mismo capítulo.
- 2.- Polinizaciones cruzadas. Esta prueba determina la capacidad para formar semillas con embrión en fecundaciones intraespecíficas. Consistió en polinizar manualmente flores femeninas con polen proveniente de otros individuos de la misma especie.
- 3.- Polinizaciones interespecíficas. Se realizaron en todas las combinaciones posibles entre las especies mencionadas, y entre *E. schultzei* y *E. batata* con sus híbridos putativos.

Después de realizar cada prueba, se embolsaron los capítulos de nuevo hasta la maduración de sus aquenios, varios meses después. Se recogieron los capítulos y se examinaron los aquenios individualmente bajo una lupa estereoscópica, para determinar la presencia o no de una semilla con embrión, aplicando una presión o perforando la pared del aquenio con una aguja de disección.

En la serie de pruebas realizadas en 1984, los aquenios con embrión fueron sometidos a una prueba de germinación. Se colocaron sobre papel de filtro en cápsulas de Petri con agua destilada y fueron mantenidas, durante un mes, en una cámara de crecimiento con luz constante a 15°C. Al final del mes, se anotó el número de semillas germinadas, basándose en la emergencia de la radícula del embrión. Aquellas semillas que no germinaron en el tiempo estipulado fueron

colocadas en una solución de cloruro de tetrazolio al 0,25%, según el método de Moore (1973). Se consideró como viables a aquellas semillas que germinaron o que se tiñieron de rojo con la solución de tetrazolio.

### Análisis morfométrico de *E. schultzei*, *E. batata* y sus probables híbridos.

Se analizaron un total de 59 plantas en la zona de contacto de varias especies de frailejones. Estas fueron tomadas de una pequeña población donde predomina *E. batata*, otra población más grande dominada por *E. schultzei*, y una población mixta con individuos variables e intermedios entre las dos especies. Para este análisis se utilizaron los siguientes caracteres vegetativos y reproductivos:

1 al 3) Largo, ancho y área foliar de hojas adultas.

Se midió el ancho máximo de la hoja, el largo desde el ápice hasta la base de la vaina, y el área foliar medida con un planímetro digital en 16 plantas en cada grupo.

4) Número de capítulos por eje floral.

En cada planta de la muestra, se contó el número de capítulos en por lo menos un eje floral.

5 al 8) Número y proporción de flores por capítulo.

En un mínimo de diez capítulos por especie, se determinó el número total de flores/capítulo, el número de flores masculinas y femeninas, y finalmente la proporción de los dos tipos de flores/capítulo.

9) Largo de las lígulas.

Se utilizaron 20 lígulas de 10 plantas de cada grupo para determinar la longitud de las lígulas de las flores femeninas.

10 y 11) Cociente polen/óvulo y número de granos de polen/antera.

Se contó el número de granos de polen contenidos en anteras de 10 plantas en cada grupo, tiñendo el polen con azul de anilina en lactofe-

nol. Para obtener el cociente polen:óvulos, se multiplicó el promedio de granos de polen/antera por 5 (el número de anteras/flor masculina) y por el promedio de flores masculinas por capítulo. El valor resultante se dividió entre el promedio de flores femeninas por capítulo, dando el cociente del número de granos de polen para cada óvulo en un capítulo.

#### 12) Tinción del polen.

Para determinar la proporción de granos abortados, se utilizó el método de la tinción diferencial de granos de polen de Alexander (1969). Este método no establece que los granos teñidos de dos colores sean viables, sino que los que se tiñen de un solo color son definitivamente no viables. Se contaron un mínimo de 1.000 granos para cada planta analizada, y los resultados se expresan en porcentajes de granos bien teñidos y presumiblemente viables.

En los 12 caracteres enumerados, los valores obtenidos de los tres grupos fueron sometidos a un análisis de varianza de una vía, utilizando transformaciones al logaritmo natural o a la función seno cuando las varianzas eran heterosédicas.

#### Detección de híbridos naturales

Los presuntos híbridos interespecíficos naturales fueron designados como tal en base a la presencia de caracteres intermedios entre sus especies parentales, las cuales siempre se encontraban en el área circundante. Estos caracteres incluyen la forma de vida, tipo de la confluencia (arreglo y posición de los capítulos sobre el eje), forma y grado de pubescencia de las hojas, color y tamaño de las lígulas, así como el tamaño e inclinación del capítulo. Se depositaron muestras de herbario de todos los presuntos híbridos interespecíficos en el Herbario Nacional de Venezuela, el museo Smithsonian en Washington, EE.UU. y en la Universidad Simón Bolívar.

En el caso de *Espeletia timotensis*, *E. moritziana*, *E. schultzii* y sus probables híbridos, se analizó el

número total de flores por capítulo en una serie de individuos distintos para determinar la utilidad de este carácter como índice para la detección de híbridos naturales entre ellas.

## RESULTADOS

### 1) Polinizaciones interespecíficas (1982-1983).

Los resultados de la serie de polinizaciones interespecíficas realizadas en 1982 y 1983 se presentan en la Tabla 1. En los diferentes cruzamientos entre *E. moritziana*, *E. spicata* y *E. timotensis*, se obtuvieron valores de semillas con embrión iguales o mayores que los controles de polinizaciones cruzadas intraespecíficas. Con *E. Schultzii* como donante de polen en cruzamientos con *E. moritziana* y *E. timotensis*, se formaron más del 50% de semillas viables, pero en los cruzamientos recíprocos, la producción de semillas fue casi nula. Aunque los números de flores utilizadas en los diferentes cruzamientos fueron altos (entre 325 y 1.656), el número de plantas utilizadas fue bajo y no permite la aplicación de comparaciones estadísticas entre ellos.

### 2) Análisis morfométrico de una comunidad mixta de *E. batata*, *E. schultzii* y plantas intermedias.

De los 12 caracteres analizados en el análisis morfométrico, siete presentaron diferencias significativas entre los tres grupos; éstos caracteres se refieren al tamaño de las hojas, el número de capítulos por eje, y el número de diferentes tipos de flores en el capítulo (Tabla 2). Los caracteres que no mostraron diferencias significativas entre los tres grupos fueron la longitud de las lígulas, la proporción de flores masculinas y femeninas, el número de granos de polen por antera, el cociente polen/óvulos y la viabilidad del polen.

En el número de capítulos por eje y el área foliar, no existe sobreposición de los intervalos de variación de los tres grupos. Al graficar estos dos caracteres en la Fig. 2, se obtiene una buena separación de los tres gru-

TABLE 1. Porcentaje de formación de aquenios con embrión en cruces intra e interespecíficos en *Espeletia* realizados en 1982-1983. Entre paréntesis: número de plantas y número total de aquenios utilizados en la prueba.

	DONANTE	SCHULTZII	SPICATA	TIMOTENSIS	MORITZIANA
<b>RECEPTOR</b>					
SCHULTZII		70,1*	NR	0,3 (2, 325)	0,0 (3, 381)
SPICATA		NR	70,8*	68,4 (2, 706)	NR
TIMOTENSIS		52,4 (4, 1608)	32,0 (1, 639)	85,3*	85,4 (3, 1014)
MORITZIANA		54,8 (3, 972)	NR	85,3 (4, 1655)	88,3*

\* Cruces control de fertilización cruzada intraespecífica.

NR - Cruce No Realizado

pos, indicando que estos son caracteres diagnósticos que pueden ser utilizados para una rápida detección de plantas híbridas en el campo. La Fig. 3 demuestra la variación en estos caracteres en las dos especies y sus híbridos.

### 3) Programa de cruces en la comunidad mixta de *Espeletia* (1984).

Los resultados de las pruebas de autofertilización de tres de las especies presentes en el área de estudio, así como de los híbridos entre *E. batata* y *E. schultzii*, se presentan en la Tabla 3. El único grupo con niveles apreciables de semillas viables en esta prueba fue *E. spicata*, con un promedio de 5,2% de los aquenios totales.

La Tabla 4 presenta los resultados del programa de cruces intra e interespecíficos en la comunidad mixta de *Espeletia* bajo estudio. Entre *E. batata* y *E. schultzii*, se detectaron niveles altos de compatibilidad interespecífica. Es notorio que el porcentaje de semillas viables en el cruce *E. batata* x *schultzii* (45,8%) fue mayor que la prueba control de fertiliza-

ción intraespecífica en *E. batata* (37,5%). Sin embargo, los cruces recíprocos fueron diferentes, y *E. batata* funcionó mucho mejor como planta receptora que *E. schultzii*. Los híbridos naturales entre *E. batata* x *schultzii*, cruzados entre sí, dieron valores bajos de semillas viables (7,6%), pero cuando se cruzaron con sus supuestas especies parentales, los porcentajes de aquenios viables fueron significativamente mayores; los cruzamientos de los híbridos con *E. schultzii* dieron mayores porcentajes de semillas viables (24,7%) que con *E. batata* (9,8%), pero se obtuvo el mayor nivel de semillas viables en el cruce con *E. spicata* (33,2%).

Hubo un solo cruzamiento, *E. schultzii* x *E. timotensis*, donde no se formaron aquenios llenos o semillas viables. Esto coincide con los resultados de los cruzamientos realizados en 1982-1983 (Tabla 1). Entre los demás cruzamientos realizados, se destaca un número máximo de semillas viables de 75,8% en *E. batata* x *E. timotensis* y un mínimo de 7,1% en *E. batata* x *E. spicata*.

**TABLA 2** Resultados del análisis de 12 caracteres morfológicos de una población mixta de *Espeletia batata*, *E. schultzei* y sus posibles Híbridos Naturales en el Páramo las Cruces, Edo. Mérida.

CARACTERES	Espeletia batata			E. batata X E. schultzei			Espeletia schultzei		
	n	media ± d.c.	rango	n	media ± d.c.	rango	n	media ± d.c.	rango
Nº de capítulos por cjc	90	1,00 ± 0,00	1	85	4,74 ± 2,23	2-11	42	21,95 ± 6,58	10-47*
Nº de flores masculinas/cap.	47	117,38 ± 56,9	96-337	51	130,39 ± 41,5	44-229	50	108,64 ± 24,0	70-158*
Nº de flores Femeninas/cap.	47	187,77 ± 56,5	98-348	51	124,96 ± 30,1	53-218	50	100,94 ± 24,9	52-160*
Nº de flores total/cap.	47	365,15 ± 93,8	194-570	51	255,35 ± 67,3	97-384	50	209,58 ± 44,0	129,316*
Largo de las lígulas (cm)	200	1,63 ± 0,23	1,2*-2,14	200	1,60 ± 0,25	1,05-2,81	200	1,82 ± 0,15	1,54-2,20
Largo de las hojas (cm)	287	10,13 ± 2,98	2,5-17,0	244	15,87 ± 4,01	6,80-25,0	201	26,86 ± 5,81	11,0-40,5*
Ancho de las hojas (cm)	287	0,78 ± 0,22	0,4-1,7	244	1,17 ± 0,28	0,60-1,80	201	2,30 ± 0,48	1,2-3,5*
Area foliar (cm²)	80	7,46 ± 2,88	3,5-11,7	80	19,48 ± 7,14	5,0-29,2	78	65,91 ± 18,34	39,8-90,1*
Nº de granos polen/antera	14	1592,9 ± 440,0	1004-2467	11	1665,3 ± 321,8	1126-2427	10	1558,9 ± 348,7	1126-2427
Cociente polen/óvulos	9	937,1 ± 1541	5413-9917	11	8454,6 ± 1638	4218-10258	9	8494,0 ± 1655	5920-10845
Viabilidad del polen %	12	95,66 ± 6,98	81,4-99,9	11	97,07 ± 1,96	93,7-99,1	10	97,66 ± 1,44	94,5-99,1
Flores masc./femeninas/cap.	47	0,98 ± 0,28	0,48-1,69	51	1,04 ± 0,20	0,62-1,59	50	1,11 ± 0,24	0,71-1,58

\* Diferencias significativas a P < 0,05 según análisis de varianza.

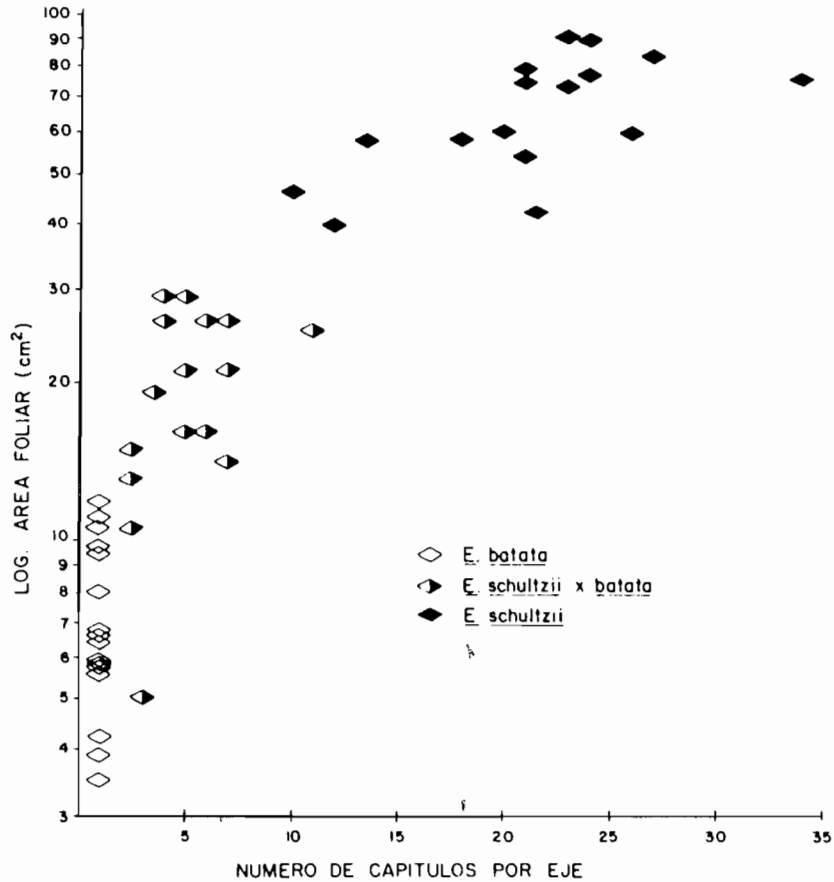


FIGURA 2. Comparación de los individuos estudiados en *E. schultzi*, *E. batata* y sus probables híbridos en base al número de capítulos y su área foliar.

La Tabla 5 presenta la proporción de semillas viables en los aquenios llenos (con embrión) que fueron obtenidos en las pruebas de fertilización cruzada en tres grupos de *Espeletia*. En las dos especies analizadas, se determinó

que el 65 a 70% de las aquenios llenos contenían semillas viables, mientras que sólo el 30% de los aquenios llenos provenientes de híbridos entre *E. batata* y *E. schultzi* tenían semillas viables.

TABLA 3. Porcentaje de semillas viables producidas en la prueba de autofertilización en plantas de una población mixta de *Espeletia* en 1984.

Grupo	% de semillas viables	Nº de plantas	Nº total de aquenios
<i>E. batata</i>	0,00	11	1738
<i>E. schultzi</i>	0,50	9	1010
<i>E. batata</i> x <i>schultzi</i>	0,07	12	1390
<i>E. spicata</i>	5,20	10	1749



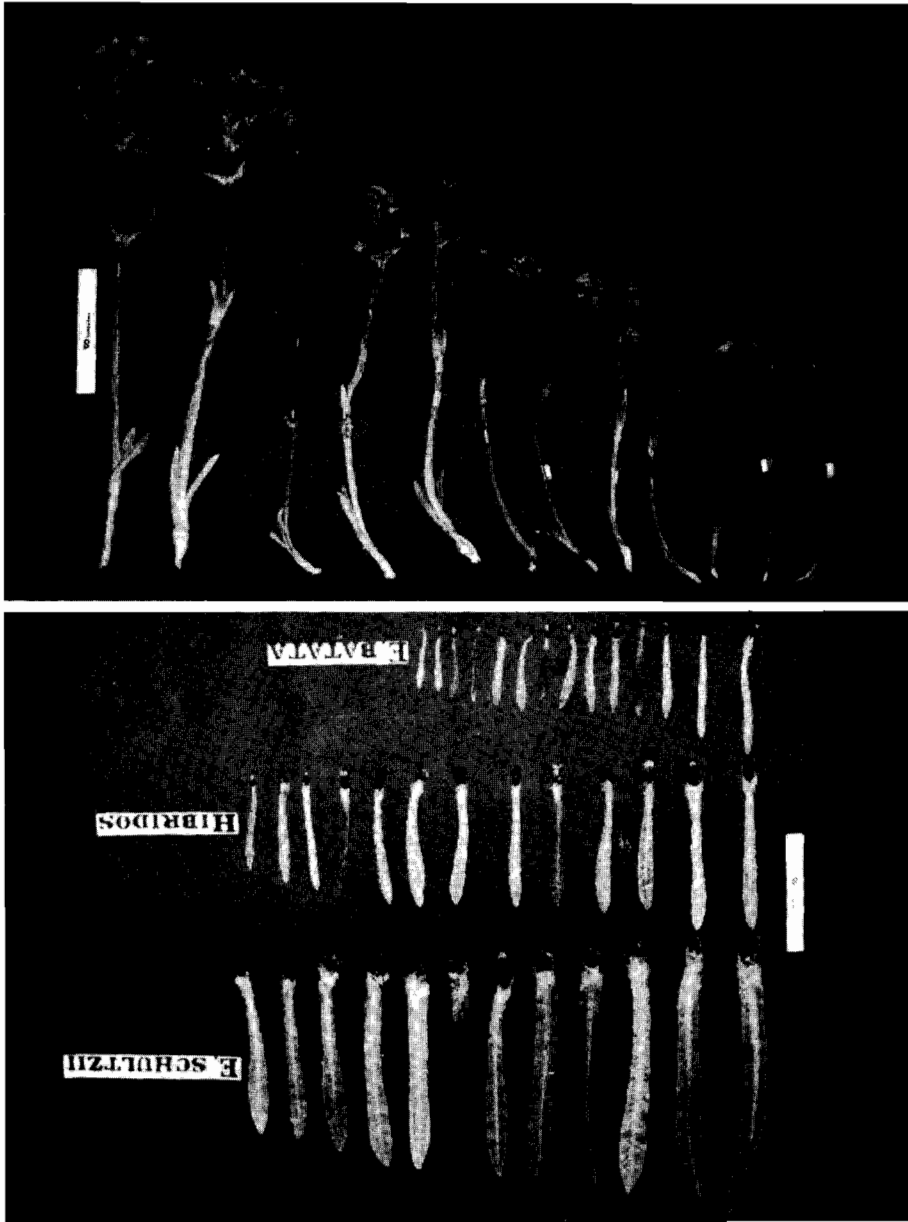


FIGURA 3. Variación en los ejes de los capítulos y en las hojas en una población mixta de *E. schultzii*, *E. batata* y sus híbridos naturales. Arriba: conflorescencias; *E. schultzii*, las dos a la izquierda; *E. batata*, las dos a la derecha; las del centro corresponden a híbridos interespecíficos. Abajo: hojas adultas de *E. schultzii*, *E. batata* y sus híbridos.

#### 4) Detección de híbridos naturales

La Fig. 4 presenta una síntesis de las diferentes combinaciones de probables híbridos interespecíficos que se encontraron en el Páramo Las cruces, por encima de los 4.000 m. El Apéndice A presenta una lista de las colec-

ciones hechas como base para la elaboración de esta figura, encontrándose que todas las especies estuvieron involucradas en alguna combinación híbrida. *Espeletia schultzii* y *E. spicata* fueron encontradas en combinaciones con cuatro especies diferentes cada una.

**TABLA 4.** Porcentajes de aquenios con embrión y de semillas viables<sup>1</sup> (separados por el símbolo □) en cruces intra e interespecíficos en una población mixta de *Espeletia* en 1984. Entre paréntesis: número de plantas y número total de aquenios utilizados en la prueba.

DONANTE	SCHULTZII	BATATA	SCHULTZII X BATATA	SPICATA	TIMOTENSIS
<b>RECEPTOR</b>					
SCHULTZII	NR	30,3 □ 14,1 (7, 637)	46,5 □ 24,7 (5, 989)	33,3 □ 30,5 (2, 141)	0 □ 0 (2, 210)
BATATA	55,1 □ 45,8 (10, 1989)	54,0 □ 37,5 (7, 1201)	25,0 □ 9,8 (5, 1208)	19,6 □ 7,1 (5, 757)	83,0 □ 75,8 (3, 475)
SCHULTZII X BATATA	35,7 □ 23,9 (11, 1742)	24,6 □ 17,0 (12, 1450)	25,1 □ 7,6 (7, 1245)	45,3 □ 33,2 (2, 181)	44,4 □ 21,4 (2, 234)
SPICATA	24,6 □ 20,5 (11, 1772)	17,9 □ 13,8 (11, 2129)	NR	43,9 □ 28,6 (11, 1759)	69,3 □ 51,7 (10, 1653)

<sup>1</sup> Aquenios viables son aquellos germinados o teñidos en solución de tetrazolio. NR - cruce no realizado.

SCH = *E. schultzii*

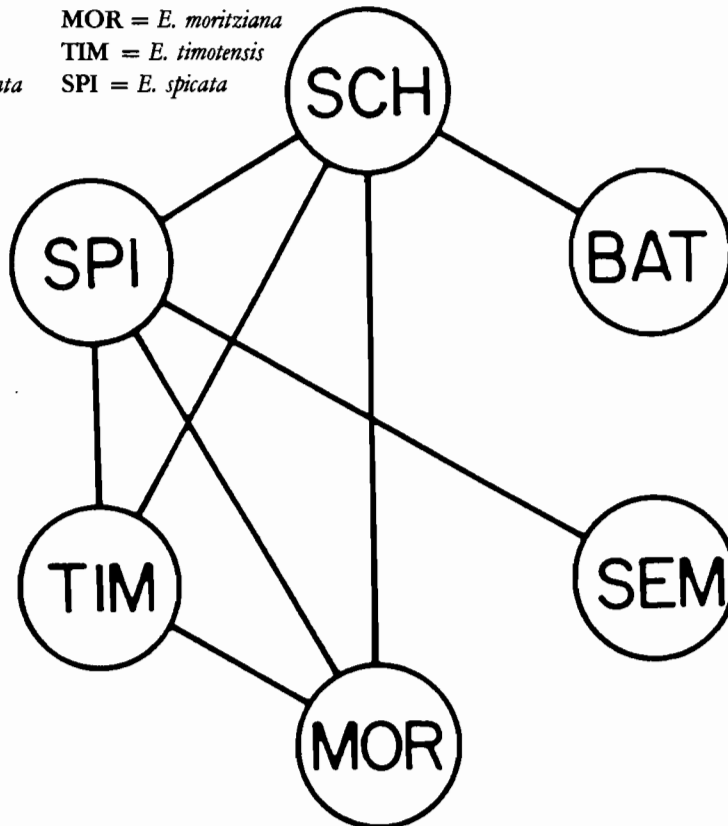
BAT = *E. batata*

SEM = *E. semiglobulata*

MOR = *E. moritziana*

TIM = *E. timotensis*

SPI = *E. spicata*



**FIGURA 4.** Esquema representativo de las diferentes combinaciones de híbridos interespecíficos naturales encontrados en las *Espeletias* del Páramo Las Cruces (por encima de los 4.000 m).

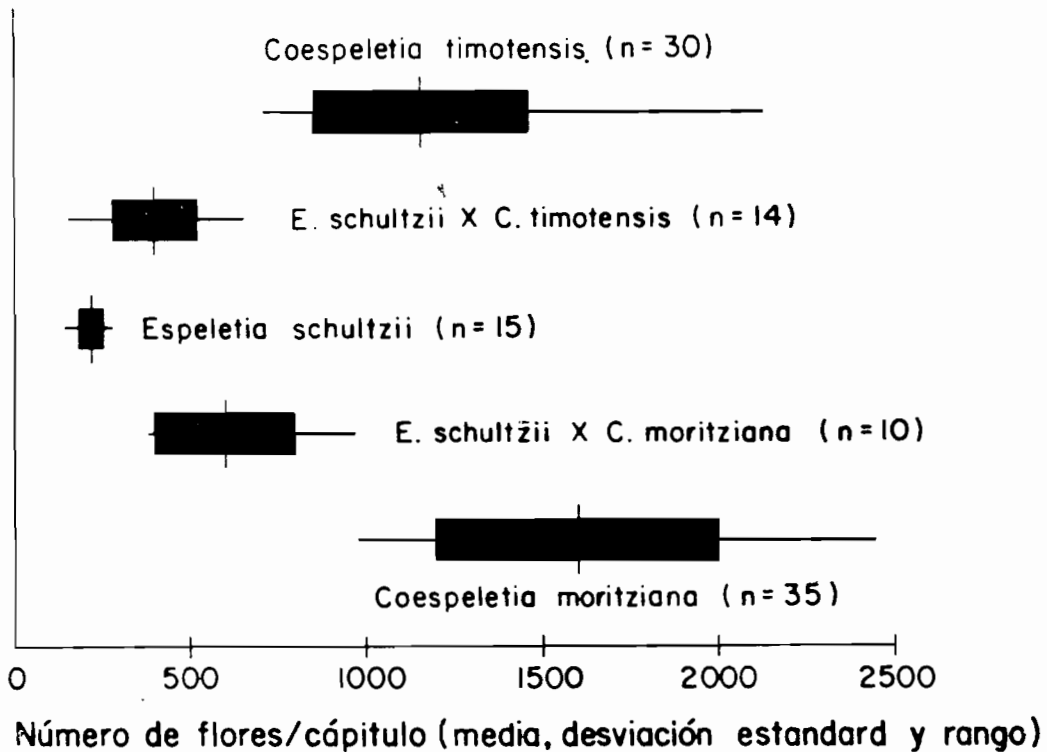
HIBRIDIZACION EN LOS FRAILEJONES

La Fig. 5 presenta los resultados del conteo del número de flores por capítulo en una serie de probables híbridos entre *E. schultzii* y dos otras especies, *E. timotensis* y *E. moritziana*, así como en las especies parentales. En *E. moritziana*, *E. schultzii* y sus híbridos, no existe

sobreposición en el número de flores entre los tres grupos. En el caso de *E. timotensis* y *E. schultzii*, existe también una buena separación entre las dos especies y sus híbridos, pero con una mayor sobreposición en el número de flores.

**TABLA 5.** Porcentaje de los achenios con embrión que son viables en pruebas de fertilización cruzada intraespecífica en una comunidad mixta de *Espeletia*.

Grupo	Nº de achenios con embrión	Nº de semillas viables	% semillas/achenios con embrión
<i>E. batata</i>	649	450	69,34
<i>E. spicata</i>	772	503	65,16
<i>E. batata</i> x <i>schultzii</i>	312	94	30,13



**FIGURA 5.** Número de flores por capítulo en tres especies de *Espeletia* y sus híbridos naturales, del Páramo Las Cruces.

## DISCUSION

Este estudio presenta los primeros resultados experimentales sobre hibridización interespecífica en *Espeletia* y en plantas parameras. El análisis morfométrico de una comunidad mixta de *E. batata* y *E. schultzei* demuestra claramente la existencia de numerosos híbridos naturales entre ellos. Los cruzamientos experimentales establecen que, en cruces entre estas dos especies, se producen semillas viables en proporciones similares a los cruces intraespecíficos (controles). Los individuos entre las dos especies no presentan ninguna reducción significativa en la proporción de granos de polen teñibles, pero cruzamientos entre los supuestos híbridos naturales presentaron niveles de semillas viables inferiores al 10%. Cuando éstos se cruzaron con las especies parentales, sin embargo, las proporciones de semillas viables subieron a 24% y 17%, un patrón característico de la introgresión interespecífica (Anderson 1949).

Cuatrecasas (comunicación personal) considera que *E. batata* y *E. schultzei* son especies muy relacionadas, ambas pertenecientes al género *Espeletia*, según su sistema de 7 géneros diferentes en los frailejones (Cuatrecasas, 1976). Esta afinidad se evidencia por la falta de diferencias significativas entre las dos especies y sus supuestos híbridos en cinco de los 12 caracteres medidos. Con la excepción de capítulos con un mayor número de flores en *E. batata*, los capítulos individuales de estas dos especies difieren muy poco. El tamaño foliar y el número de capítulos por eje, al contrario, difieren notablemente entre las dos especies y sirven como excelentes indicadores para detectar híbridos entre ellas.

*Espeletia batata* es parte de un grupo de unas seis especies de frailejones enanos que difieren principalmente en caracteres como el número de capítulos por eje y el tamaño y pubescencia de sus hojas (Cuatrecasas 1986). Nuestros resultados sugieren que algunas de estas especies pueden haberse originado como segregados de poblaciones

introgresivas de *E. schultzei* y un frailejón enano. Según este modelo, primero habría hibridización entre dos especies morfológicamente diferenciadas, seguido por el aislamiento geográfico y estabilización de algunas formas híbridas. Por otro lado, también es posible que algunos de los taxa descritos en este grupo no sean buenas especies, sino formas híbridas localizadas. Para saber esto, sería necesario efectuar análisis como el nuestro en otras comunidades de frailejones enanos.

En general, se encontraron niveles altos de compatibilidad genética en *Espeletia* en cruzamientos muy diversos, inclusive entre especies consideradas por el taxónomo especialista del grupo como pertenecientes a géneros diferentes. La única especie que no produjo semillas en algunos cruzamientos fue *E. schultzei*, y sólo cuando fue planta receptora de polen de *E. moritziana* y *E. timotensis*. Aunque cultivamos la mayoría de las semillas de los diferentes cruzamientos hasta producir plántulas, hubiera sido mucho más informativo seguir su desarrollo hasta la madurez, lo cual permitiría determinar la viabilidad real de progenie híbrida. Esto requeriría, sin embargo, de tiempo y facilidades más allá de nuestra disponibilidad actual.

Si se utiliza la existencia de individuos con caracteres claramente intermedios entre dos especies presentes en la misma área como evidencias de su origen híbrido, tal como fue demostrado entre *E. batata* y *E. schultzei*, entonces la hibridización interespecífica entre especies simpátricas de *Espeletia* es muy común, como se ilustró en la Fig. 4 para las seis especies del Páramo las Cruces. Smith (1981) señaló la existencia de un probable híbrido entre *E. schultzei* y *E. humbertii*, la primera una especie arrosetada del páramo y la segunda un árbol bien ramificado del bosque nublado adyacente. Esta misma combinación híbrida fue detectada por nosotros, así como otros seis casos de probables híbridos entre especies que Cuatrecasas (1976) asigna a géneros distintos de frailejones (datos no publicados). La delimitación de géneros en la familia de las com-

puestas es objeto de grandes diferencias de opinión (ver Cronquist 1985). Según Stebbins (1974) y Carlquist (1974), estas controversias se deben a que esta familia está evolucionando activamente y tiene una alta capacidad de efectuar, rápidamente, cambios ecológicos, lo cual conduce a una situación taxonómica compleja con muchas formas intermedias. Para las compuestas, Powell (1985) propuso que la existencia de híbridos *naturales* fértiles debería ser evidencia para incluir las especies dentro del mismo género.

Existen otras evidencias que apoyan la hipótesis de que la hibridización interespecífica es, y ha sido, una fuente muy importante de recombinación genética en los frailejones. Más de 50 especies y posibles híbridos naturales de *Espeletia*, examinados citológicamente, tienen el mismo número cromosómico de  $n = 19$  (Robinson et al. 1982). Esto indica que no existen impedimentos cromosómicos evidentes que dificulten la formación de híbridos fértiles. Por otro lado, las 12 especies estudiadas por Berry (1987; Berry & Calvo en prensa) son genéticamente autoincompatibles y obligadas al exocruce; las mismas son polinizadas por insectos generalistas o por el viento, y los períodos de floración de especies simpátricas se solapan parcialmente durante el año. Por tanto, deben existir niveles altos de polinizaciones interespecíficas cuando dos o más especies de frailejones crecen juntas.

Durante el Pleistoceno, la región andina donde crece *Espeletia* fue sometida a una serie de fluctuaciones climáticas que afectaron profundamente la distribución de los diferentes tipos y pisos de vegetación; el nivel del Páramo varió en más de 1.500 m entre los períodos glaciales e interglaciales más marcados (Hammen, 1975). Esta situación causó la expansión y contracción sucesiva de las áreas de páramo, facilitando mucho el contacto entre poblaciones previamente aisladas. Los Andes merideños han debido ser la zona de estas interacciones más importante, porque allí se encuentra la mayor diversidad y número de especies de *Espeletia*, y es el probable lugar de origen

del grupo (Cuatrecasas 1986). Es posible que ciclos de hibridación, como los propuestos por Rattenbury (1962) en Nueva Zelanda, hayan ocurrido en las *Espeletia*, sobre todo en los períodos glaciales, proporcionando niveles de recombinación genética suficientes para permitir la extensa radiación ya conocida en este grupo.

#### AGRADECIMIENTOS

La realización de este proyecto fue posible gracias al financiamiento del Proyecto S1-1408 al primer autor y de la tesis de grado de la segunda autora, ambos por la parte del CONICIT. Apoyo adicional fue recibido del Decanato de Investigaciones de la Universidad Simón Bolívar, y del Postgrado en Ecología Tropical de la Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Se agradece especialmente la participación y apoyo de Cristina Graf, Eduardo Cartaya y Claudia Sobrevila. Igualmente, se agradece a Claudia Sobrevila y a tres revisores anónimos por sus valiosos comentarios sobre una versión anterior del manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- Alexander, M.P. 1969. Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Technology* 44: 117-122.
- Anderson, E. 1949. *Introgressive Hybridization*. New York.
- Berry, P.E. 1987. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* (Asteraceae) en los páramos venezolanos. *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica II*:25-33.
- Berry, P.E. y Calvo, R. (en prensa). An overview of the reproductive biology of the Espeletinae (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. En: Rundel, P.W. y R. Meinzer (eds.), *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Springer-Verlag.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press. New York.
- Carr, G.D. 1985. *Monograph of the Hawaiian Madia-nae (Asteraceae): Argyroxiphium, Dubautia, and Wilkesia*. *Allertonia* 4: 1-123.
- Carson, H.L., D.E. Hardy, H.T. Spieth y W.S. Stone. 1970. The evolutionary biology of the Hawaiian Drosophilidae. En: M.K. Hecht y W.C. Steere (eds.), *Essays in evolutionary biology in honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts. New York.
- Cleef, A.M. 1980. La posición fitogeográfica de la

- flora vascular del páramo neotropical. Revista Instituto de Geografía Agustín Codazzi 7: 68-66.
- Cronquist, A. 1985. History of generic concepts in the Compositae. *Taxon* 34: 6-10.
- Cuatrecasas, J. 1954. Outline of vegetation types in Colombia. Congreso Interamericano de Botánica Sección VII: 77-78.
- Cuatrecasas, J. 1976. A new subtribe in the Heliantheae (Compositae): Espeletiinae. *Phytologia* 35: 43-61.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.), High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press.
- Gillett, G.W. 1972. The role of hybridization in the evolution of the Hawaiian flora. In Valentine, D.H. (ed.), *Phytogeography and Evolution*. Academic Press. London.
- Gillett, G.W. y E.K.S. Lim. 1970. An experimental study of the genus *Bidens* in the Hawaiian Islands. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 56: 1-63.
- Hammen, T. van der. 1975. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26.
- Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos venezolanos. En: Monasterio, M. (ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Moore, R.P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: Heydecker, W. (ed.), *Seed Ecology*. Butterworths. Londres.
- Powell, A.M. 1985. Crossing data as generic criteria in the Asteraceae. *Taxon* 34: 55-60.
- Powell, A.M. y J. Cuatrecasas. 1970. Chromosome numbers in Compositae: Colombian and Venezuelan species. *Annals Missouri Botanical Garden* 57: 374-379.
- Rattenbury, J.A. 1962. Cyclic hybridization as a survival mechanism in the New Zealand forest flora. *Evolution* 16: 348-363.
- Raven, P.H., R.F. Evert y H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd Edition. Worth Publishers, New York.
- Robinson, H., A.M. Powello, R.M. King y J.F. Weeden. 1982. Chromosome numbers in Compositae XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions Botany* N° 52.
- Smith, A.P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions Botany* 48: 1-45.
- Smith, A.P. En prensa. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review Ecology Systematics*
- Stebbins, G.L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.

## APENDICE A

### COLECCIONES DE HERBARIO REPRESENTATIVAS DE LOS HIBRIDOS INTERESPECIFICOS ENTRE LAS ESPECIES DE *ESPELETIA* DEL PARAMO LAS CRUCES, EDO. MERIDA, POR ENCIMA DE LOS 4.000 m.

Combinación híbrida	Número de recolección <sup>1</sup>
moritziana X timotensis	4003, 4292*, 4293*
moritziana X spicata	4166*, 4294*
moritziana X schultzii	3996*, 4188*, 4189*, 4200, 4201*, 4398,
spicata X timotensis	4262*, 4399*, 4400*, 4401*
spicata X schultzii	4389*
schultzii X batata	4112*, 4118*, 4268*
timotensis X schultzii	3852*, 3875*, 3884*, 3997*, 4017*, 4018, 4021*, 4022*, 4023*, 4188*, 4189*, 4233*, 4258, 4259*, 4260*, 4262*, 4263, 4274, 4275, 4276, 4277

<sup>1</sup> Números de colección de P. Berry; las muestras han sido depositadas en los Herbarios VEN (Herbario Nacional de Venezuela), US (Smithsonian Institution, Washington, (D.C.) y en la Universidad Simón Bolívar. Las determinaciones de los números seguidos por un asterisco (\*) han sido confirmadas por el Dr. José Cuatrecasas, taxónomo especialista del grupo.