

FLORA DE COLOMBIA

16. SCROPHULARIACEAE- ARAGOEAE

José Luis Fernández Alonso



REAL JARDIN BOTANICO
DE MADRID



INSTITUTO COLOMBIANO
DE CULTURA HISPANICA



INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Para J. D. ...
con mucho ...
J. D. ...

INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES-MUSEO DE HISTORIA NATURAL
FACULTAD DE CIENCIAS-UNIVERSIDAD NACIONAL

FLORA DE COLOMBIA

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

REAL-JARDÍN BOTÁNICO (MADRID). C.S.I.C.

INSTITUTO COLOMBIANO DE CULTURA HISPÁNICA

Santa Fe de Bogotá, D.C.

1995

FLORA DE COLOMBIA

Publicación del Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural
Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia

Patrocinado y financiado por la Universidad Nacional de Colombia,
el Real Jardín Botánico de Madrid y
el Instituto Colombiano de Cultura Hispánica

COORDINACION EDITORIAL

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA, Decano, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

MARIA TERESA TELLERIA, Directora, Real Jardín Botánico de Madrid.

SANTIAGO CASTROVIEJO, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

WILLIAM JARAMILLO MEJIA, Director, Instituto Colombiano de Cultura Hispánica.

PEDRO RUIZ CARRANZA, Director, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

GUSTAVO LOZANO CONTRERAS, Jefe de la Unidad Botánica del Instituto de Ciencias Naturales.

Diseño Portada: EUGENIA RICO DE BRIEVA.

© Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia
Instituto Colombiano de Cultura Hispánica

Queda prohibida la reproducción

ISSN 0120-4351

Printed in Colombia - Impreso en Colombia por Juan Pablo Arbeláez
Calle 12 No. 3- 94, Of. 205 - Santafé de Bogotá, D. C.



**REAL JARDIN BOTANICO
DE MADRID**



**INSTITUTO COLOMBIANO
DE CULTURA HISPANICA**



**INSTITUTO DE CIENCIAS
NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL
DE COLOMBIA**

PRESENTACION

En carta fechada el 7 de junio de 1.927 y dirigida al Dr. Antonio García Varela, Director del Real Jardín Botánico de Madrid, señalaba el Padre Enrique Pérez Arbeláez los siguientes planteamientos relativos a la posible publicación de la Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada:

"Esta obra no ha de ser sólo la edición artística de los dibujos de la Expedición Botánica conservados en Madrid, sino también de otros de la misma y que están en otros museos. Ni ha de parar en el trabajo artístico, sino que ha de ser el ideal de Mutis, es decir una flora colosal de la parte septentrional de Suramérica. Por eso a los dibujos hay que añadir la descripción botánica tal como se hace hoy en día, los sinónimos; la nota bibliográfica de cuanto se ha escrito sobre cada planta; la vindicación de la prioridad de Mutis..., la repartición geográfica, &. A mi parecer los dibujos de Mutis se deben publicar intactos, pero de suerte que formen una sola obra con la Magna Flora Columbiae que fue en esencia la idea de Mutis. Esto exige que se vuelva a reanudar la Expedición Botánica, que para ser una continuación no más de la de hace un siglo, había de ser formada por elementos hispanos e hispanoamericanos y contar con el patrocinio Real de España. A esa Expedición le tocaría completar la obra de Mutis respecto a las especies que él no alcanzó a describir y respecto de los datos que hoy día exige la ciencia y que en el tiempo de Mutis no se apreciaba."

Desde 1.927 hasta nuestros días han ocurrido muchas cosas en torno a la Flora de Colombia. A su regreso a Colombia y luego de realizar una visita relámpago a Madrid, donde pudo por fin contemplar las láminas de la Expedición y copiar el catálogo de las mismas elaborado por José Jerónimo Triana cinco décadas atrás, el Doctor Pérez Arbeláez fundó en 1.929 el Herbario Nacional Colombiano y reinició el estudio de la flora colombiana. Con el fin de darle un marco institucional a la investigación, promovió en 1.936 la creación en la Universidad Nacional de un Instituto Botánico que luego se convertiría en el Instituto de Ciencias Naturales, entidad continuadora de los trabajos de la Expedición. Por la misma época colaboró en la reorganización de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, entre cuyos objetivos hizo incluir la tarea de promover la publicación de las láminas de Mutis, siguiendo un plan por él esbozado en 1.927. Esta meta se cristalizó en 1.951 al ser suscrito el acuerdo cultural entre Colombia y España, acuerdo que ha permitido en

labor conjunta y siguiendo los lineamientos del botánico antioqueño, publicar ya la mitad de los volúmenes que componen esta obra monumental. A su vez los botánicos del Instituto de Ciencias Naturales pusieron en marcha el Programa Flora de Colombia, cuya primera Monografía se publicó en 1.983 con ocasión de la conmemoración del bicentenario de la iniciación de la Expedición de Mutis. Salen ahora a la luz cuatro nuevas Monografías de la Flora de Colombia preparadas esta vez por botánicos españoles, y que se unen a las trece publicadas previamente en esta serie que ha ganado prestigio internacional y que viene a llenar el enorme vacío existente en cuanto a conocimiento de nuestra vasta riqueza florística. Con estas Monografías se cumple completamente el anhelo del principal promotor de ciencia y cultura de este siglo, "alter ego" de Mutis en la primera mitad del siglo XX.

Por los motivos expuestos, es ampliamente satisfactorio poder presentar estas nuevas publicaciones que aparecen con el auspicio generoso del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España y del Real Jardín Botánico de Madrid, así como del Instituto Colombiano de Cultura Hispánica de Bogotá y de la Universidad Nacional de Colombia. A estas entidades, continuadoras de los ideales mutisianos expresados por el Dr. Pérez Arbeláez, les reiteramos nuestro reconocimiento por hacer posible la continuación de esta obra - tan necesaria y tan esperada por la comunidad científica - a través de Monografías rigurosamente preparadas y pulcramente editadas. Sinceras gracias a los doctores Santiago Castroviejo y María Teresa Tellería del Real Jardín Botánico de Madrid, así como a los doctores William Jaramillo y Clemencia Vallejo del Instituto Colombiano de Cultura Hispánica.

Santiago Díaz Piedrahita
Decano
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional de Colombia

MONOGRAFÍA N.º 16

SCROPHULARIACEAE-ARAGOEAE

por

JOSÉ LUIS FERNÁNDEZ ALONSO

Instituto de Ciencias Naturales - U. NÁL. (Bogotá)

SCROPHULARIACEAE - ARAGOEAE

por

José Luis Fernández Alonso*

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I. INTRODUCCIÓN	1
AGRADECIMIENTOS	1
II. ANTECEDENTES HISTÓRICOS	5
III. MATERIAL Y MÉTODOS	11
IV. CARACTERES TAXONÓMICOS	15
1. PLÁNTULAS	15
2. HÁBITO	18
3. SISTEMA RADICAL	18
4. INDUMENTO	20
5. TALLOS	21
6. RAMIFICACIÓN	21
Patrón de ramificación	21
Grosor de las ramas de último orden	23
7. HOJAS	25
Filotaxis	25
Disposición (orientación respecto al eje)	26
Tipos de hojas (estadíos)	29
Inserción (base de la hoja)	29
Color, forma y tamaño	29
Consistencia	30
Sección transversal de la hoja	30
Nervadura	32
Quillas y surcos	32
Punteaduras y brillo	32
Indumento foliar	32

* Instituto de Ciencias Naturales - U. NAL. (Bogotá).

	<u>Página</u>
Otras modificaciones en las hojas	33
8. INFLORESCENCIAS	34
9. PEDICELO FLORAL	35
10. FLOR	36
Cáliz	37
Corola	38
Disco hipógino (nectarífero)	42
Androceo	42
Gineceo	43
11. FRUTO	44
12. SEMILLAS	44
13. ANATOMÍA DE LA MADERA	46
14. POLEN	49
15. CARIOLOGÍA	53
Antecedentes	53
Material y métodos	53
Resultados	54
V. BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN	57
BIOLOGÍA FLORAL	57
DISPERSIÓN DE SEMILLAS	59
VI. COROLOGÍA Y FITO GEOGRAFÍA	61
COROLOGÍA	61
FITO GEOGRAFÍA	69
VII. PALEO ECOLOGÍA Y ECOLOGÍA	75
PALEO ECOLOGÍA	75
ECOLOGÍA	76
VIII. ETNOBOTÁNICA Y CONSERVACIÓN	81
ETNOBOTÁNICA	81
CONSERVACIÓN	82
IX. HIBRIDACIÓN	83
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS HÍBRIDOS EN LA NATURALEZA	83
MORFOLOGÍA Y FERTILIDAD POLÍNICA DE LOS HÍBRIDOS	84
CONCLUSIONES	87
X. ESPECIACIÓN Y DIVERSIFICACIÓN EN EL GÉNERO <i>ARAGOA</i>	89
ESPECIACIÓN	89
VÍAS DE RADIACIÓN EN <i>ARAGOA</i>	89
IDEAS SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN <i>ARAGOA</i>	90
XI. TAXONOMÍA	95
DELIMITACIÓN SISTEMÁTICA DEL GÉNERO	95
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	100

	Página
Descripción del género	100
Subdivisión del género y claves	103
Descripción de las especies	107
Subgénero 1. <i>Luteoaragoa</i>	107
1. <i>A. perez-arbelaeziana</i>	108
Subgénero 2. <i>Aragoa</i>	113
Sección 1. <i>Ciliatae</i>	113
2. <i>A. lucidula</i>	114
2a. <i>A. lucidula</i> subsp. <i>lucidula</i>	116
2b. <i>A. lucidula</i> subsp. <i>lanata</i>	120
3. <i>A. kogiorum</i>	123
3a. <i>A. kogiorum</i> subsp. <i>kogiorum</i>	124
3b. <i>A. kogiorum</i> subsp. <i>sevillae</i>	127
4. <i>A. funckii</i>	129
Sección 2. <i>Aragoa</i>	133
Grupo 1. <i>Cupressina</i>	133
5. <i>A. cupressina</i>	134
6. <i>A. cleefii</i>	139
7. <i>A. romeroi</i>	146
8. <i>A. castroviejoi</i>	149
Grupo 2. <i>Abietina</i>	153
9. <i>A. dugandii</i>	154
10. <i>A. abietina</i>	158
11. <i>A. corrugatifolia</i>	165
12. <i>A. occidentalis</i>	169
12a. <i>A. occidentalis</i> subsp. <i>occidentalis</i>	170
12b. <i>A. occidentalis</i> subsp. <i>refracta</i>	173
Grupo 3. <i>Lycopodioides</i>	176
13. <i>A. cundinamarcensis</i>	177
14. <i>A. parviflora</i>	182
15. <i>A. abscondita</i>	185
16. <i>A. lycopodioides</i>	188
17. <i>A. picachensis</i>	194
18. <i>A. hammenii</i>	196
19. <i>A. tamana</i>	199
HÍBRIDOS	203
XII. RESUMEN	207
XIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	209
XIV. APÉNDICES	221
APÉNDICE I. RELACIÓN DE TÁXONES	221
APÉNDICE II. LISTA ALFABÉTICA DE COLECTORES Y EXSICCATA	223

I. INTRODUCCIÓN

Aragoa es uno de los escasos géneros endémicos de los páramos neotropicales, y se encuentra localizado en el norte de los Andes (fig. 1). A diferencia de lo que ocurre con la mayoría de estos géneros, que cuentan con recientes revisiones, en *Aragoa* no se había efectuado aún esta tarea, y solo se conocía una escueta revisión de más de 50 años, que incluía cinco especies. En los últimos 50-60 años se han efectuado importantes colecciones, que han ampliado notablemente el rango de distribución del género (mayor número de páramos), así como el número especies conocidas. Este esfuerzo de colección, desafortunadamente no fue acompañado del correspondiente trabajo descriptivo, lo que hizo que las colecciones se ordenasen en los herbarios con los pocos nombres existentes, sin un criterio claro para la separación de los diferentes táxones y a sabiendas de que se requería una revisión moderna.

El objetivo primordial del trabajo fue el estudio morfológico a partir de las muestras de herbario y, cuando se pudo, de las plantas vivas en el campo. Por otra parte, se pretendía obtener mas información morfológica a nivel de caracteres genéricos, para dilucidar en lo posible la ubicación taxonómica del mismo y esbozar una hipótesis fitogeográfica que explicase la distribución y radiación en este género. Para ello se analizaron y se evaluaron numerosos caracteres morfológicos, parte de ellos no considerados hasta ahora en el tratamiento del grupo y que en buena medida fueron la base del que ahora se presenta.

Adicionalmente se incluyen algunos datos relativos a anatomía del leño, palinología, cariólogía, biología de la reproducción, distribución, fitogeografía, ecología, etnobotánica e hibridación en el género *Aragoa*.

Se decidió incluir completa la monografía del género en la serie *Flora de Colombia* por encontrarse solo dos especies fuera de su territorio (Sierra Nevada de Mérida, Venezuela). No se descarta que la distribución de una de éstas alcance también a Colombia.

AGRADECIMIENTOS

Quiero dejar constancia de mi agradecimiento a quienes a continuación me refiero.

Al Dr. Santiago Castroviejo Bolibar, director de este trabajo, por su ayuda en medios y por el tiempo dedicado en su orientación y corrección. Siendo franco y

volviendo la vista atrás, a él he de agradecer también mi incursión en el campo de la botánica, ya que bajo su dirección hice mi primer estudio florístico (tesina); posteriormente me brindó la oportunidad de conocer de cerca la flora tropical, en 1986, cuando pasé mi primer año en Colombia como becario de Cooperación y cuando ya tenía la certeza de que sería difícil regresar después de conocer aquello. Al Dr. Enrique Rico Hernández, del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de Salamanca, que me ayudó no poco en los trámites de convalidación de cursos doctorales. Como profesor dentro y fuera del aula, influyó en que me decidiera por la botánica y abandonase la entomología.

Al Dr. Jaime Aguirre Ceballos, Director del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, con cuyo apoyo y confianza obtuve la Comisión de Estudios en España y pude llevar a cabo el plan de trabajo para la finalización del estudio. Al Dr. Orlando Rangel Churio, Tutor de Investigación en el Instituto de Ciencias, por toda su colaboración tanto en lo académico como en lo personal. Asimismo quiero agradecer a los Dres. Pedro M. Ruiz, Santiago Díaz Piedrahíta y Polidoro Pinto, ex directores del Instituto de Ciencias, su colaboración en los pasados años en Colombia.

A la Universidad Nacional de Colombia y a COLCIENCIAS el permiso y la beca concedida.

Al Real Jardín Botánico de Madrid, del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, el permiso de utilización de sus instalaciones, durante el período de beca, así como la permanente colaboración en los años anteriores en Colombia. A la Agencia Española de Cooperación Internacional y a su antiguo Coordinador en Colombia Pablo Sevilla.

A los Dres. Antoine M. Cleef, Henry Hooghiemstra y Thomas van der Hammen, del Laboratorio Hugo de Vries de la Universidad de Amsterdam, por sus consejos y comentarios referentes a la paleoecología, ecología y vegetación de los páramos. Fotografías correspondientes a dos especies incluidas en esta tesis fueron suministradas por el Dr. Cleef. Al Dr. Siwert Nilsson, de la Universidad de Estocolmo, su colaboración en la información sobre el polen.

A Roberto Jaramillo M., Fabio González Garavito, Gustavo Lozano, Clara Inés Orozco, Santiago Díaz y otros compañeros del Instituto de Ciencias Naturales; a Miriam R. Garzón, de la Universidad Distrital Francisco J. de Caldas, y a Tito Castillo; con todos compartí jornadas de colección en los páramos.

A José María Cardiel, compañero en el trabajo de Cooperación, que colectó por encargo una especie poco conocida de *Aragoa*, en su ascenso a las cumbres de la Sierra Nevada de Santa Marta.

A los que fueron compañeros del Jardín Botánico de Madrid durante algunas temporadas en la última década: Gonzalo Nieto Feliner, Ramón Morales, Ginés López y Félix Muñoz Garmendia, en los que siempre encontré apoyo a la hora de solucionar alguna duda metodológica o incluso idiomática.

A Mauricio Velayos, del Real Jardín Botánico de Madrid, y a Fabio González Garavito, del Instituto de Ciencias Naturales, su ayuda en la solicitud y envío de préstamos de herbario. A Juanjo Aldasoro y Antonio Martín Ciudad, en Madrid, por su ayuda en lo referente a cariología. A Miguel Jerez, su ayuda en la fotografía y en la microscopía electrónica de barrido.

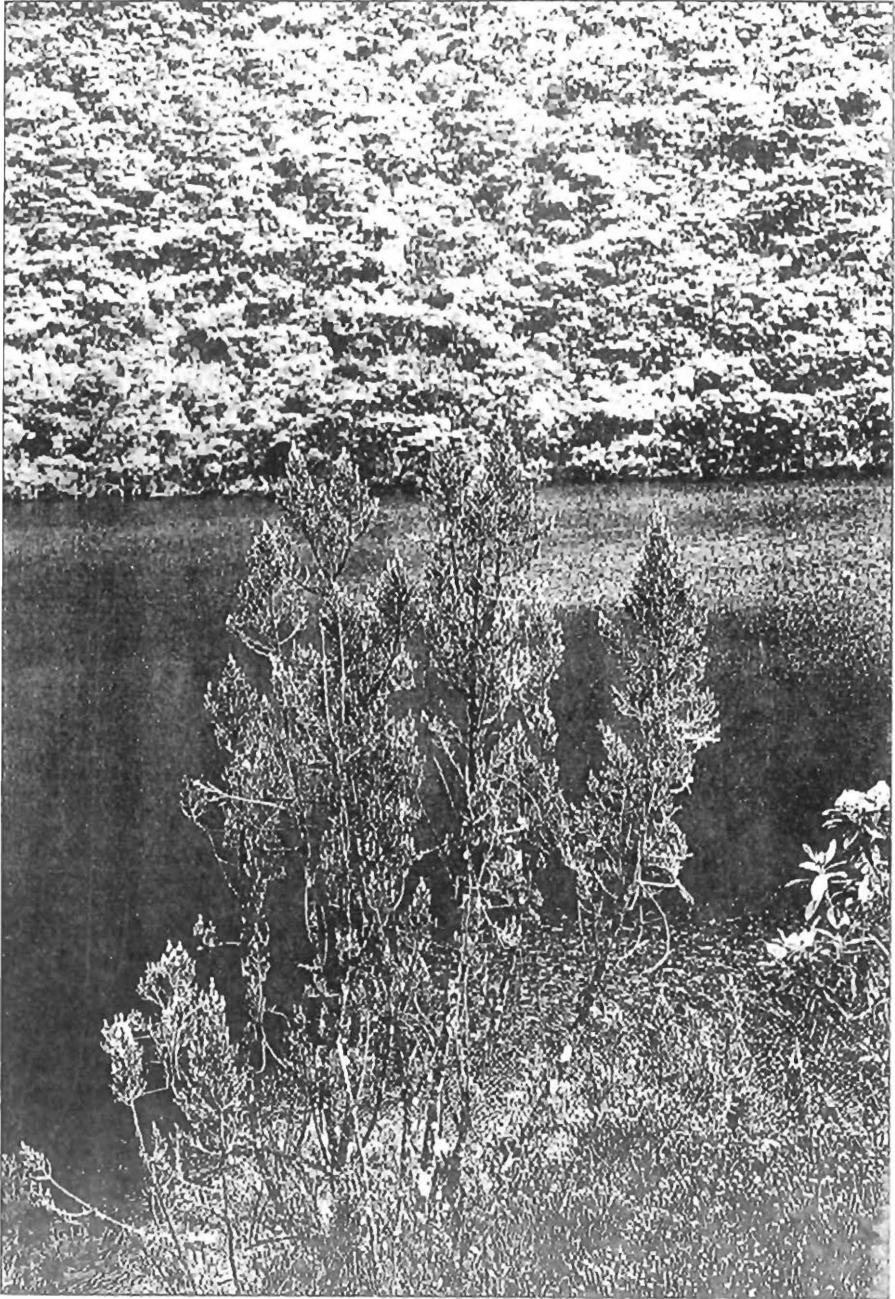


Figura 1.—*Aragoa lucidula* subsp. *lucidula* en su ambiente natural: Laguna Negra, Mérida, Venezuela.

A Deby A. Bell, César Barbosa, Ricardo Callejas, David Díaz-Miranda, Francisco Guánchez, José R. Guevara, J. Jolinon, G. Lucas, Ph. Morat, Gilberto Morillo, M. Ricardi, Darío Sánchez, Fernando Sarmiento, A. E. Schuyler, L. Skog y otros directores de Instituciones y conservadores de Herbarios (BOG, HUA, FMB, MEDEL, MER, MERF, K, P, PH, US, U y VEN), que han facilitado material en préstamo.

Al personal de la Biblioteca del Instituto de Ciencias Naturales y del Real Jardín Botánico de Madrid. A Maribel Aterido, Maribel Moreno, Piedad Rodríguez, Isabel Martell, Ana del Valle, Mari Luz Lyon y otro personal del Real Jardín Botánico de Madrid.

A Eugenia de Brieva y Juan José Quirós, su ayuda con algunas láminas y mapas. Javier Reyes y Mauricio Velayos me echaron una mano en las tareas informáticas. A Mauricio debo agradecer especialmente su infinita paciencia y generosa ayuda durante los últimos días de la redacción.

A mi madre y hermanos (Imelda, María del Carmen, Ramón y Pilar); a mi familia política, Castillo Torres.

A la excepcional ayuda y comprensión de mi esposa, Adriana Rocío Castillo. Ella colaboró, siempre generosamente, en campañas de recolección, en revisiones de ficheros y en el teclado final de esta memoria.

II. ANTECEDENTES HISTÓRICOS

El género *Aragoa* fue publicado por HUMBOLDT, BONPLAND y KUNTH dentro de la extensa obra descriptiva del *Nova Genera et Species...* (1819). Había sido creado para nombrar dos plantas de los Andes de Nueva Granada (Colombia), que presentaban una rara combinación de caracteres: hábito y hojas de pequeña conífera, flores típicas de "*Tetrandria monogynia*" de dos carpelos y semillas aladas provistas de endospermo. Lo catalogan provisionalmente como "*Genera Bignoniaceis affinia*".

Las circunstancias de publicación de las dos primeras especies fueron un tanto anómalas. Como anota BARNHART (1968), el volumen 3 de la obra *Nova Genera et Species Plantarum* fue publicado, en cinco fascículos, en el intervalo de febrero de 1818 a marzo de 1820. Por lo que respecta al género *Aragoa* y a las dos especies descritas, *A. cupressina* y *A. abietina*, la fecha válida de publicación es la de febrero de 1819. No obstante, con anterioridad, en 1818, fueron publicadas dos láminas, con los nombres de *A. abietina* y *A. juniperina*, respectivamente. Mientras que el primer nombre, *A. abietina*, fue validado con la publicación de su diagnosis en 1819, el nombre *A. juniperina* sigue siendo un nombre inválido. En realidad *A. juniperina* se ajusta a la descripción de *A. cupressina*, a excepción de la disección de flor y fruto (en pie de lámina), que corresponde a *A. abietina* (fig. 2A). Quizá debido a esta confusión (mezcla), los autores del género se vieron forzados a ignorar este nombre y esta lámina y ellos mismos publicaron otra lámina adicional para *A. cupressina* (fig. 2B). Esta última se incluyó al final del volumen 3 (tab. 216bis, fasc. 13, 1820).

Una de las dos especies descritas (*A. cupressina*) había sido con anterioridad magníficamente iconografiada por los miembros de la Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (1783-1816). Esta expedición, dirigida por el gaditano José Celestino Mutis, trabajó varios años en Santafé de Bogotá, muy cerca de la localidad clásica de las especies colectadas y descritas por Humboldt y Bonpland (PEREZ ARBELÁEZ & al., 1953; DÍAZ PIEDRAHÍTA, 1984; FERNÁNDEZ ALONSO, 1990). Solo hasta el pasado decenio fueron publicadas las dos láminas correspondientes a esta especie (FERNÁNDEZ ALONSO, 1987). STEUDEL (1821) recoge los tres nombres en su obra y crea alguna confusión nomenclatural al respecto, al presentar *A. juniperina* como nombre utilizable y *A. cupressina* como sinónimo del anterior binomen. Asimismo indica que la descripción de *A. cupressina* se corresponde con la lámina de *A. juniperina*. KUNTH (1823), uno de los autores del género, en una sinopsis posterior, recoge únicamente *A. cupressina* y *A. abietina*, los dos nombres válidamente publicados, y pasa por alto el nombre *A. juniperina*. Este mismo criterio es seguido por SPRENGEL (1825) y ROEMER & SCHULTES (1827).

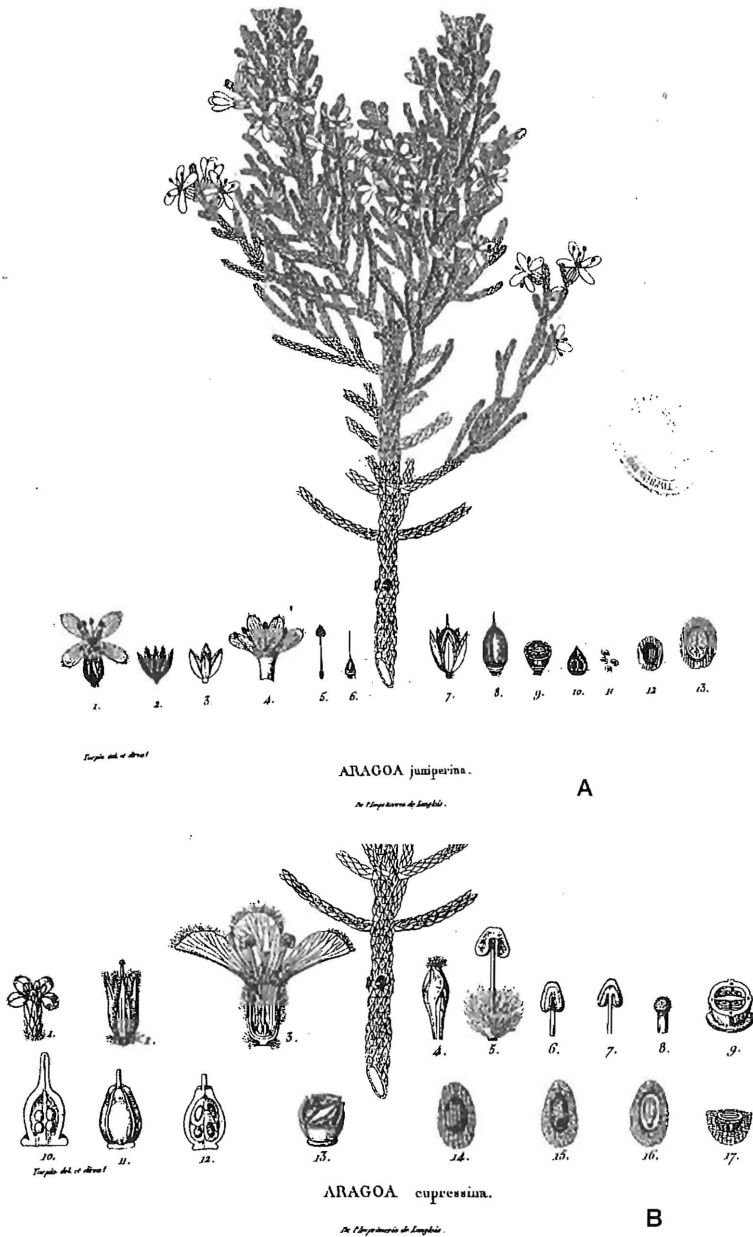


Figura 2.—Láminas "216" y "216bis", tomadas de Humboldt, Bonpland & Kunth (1818-1819): A, lámina de "*Aragoa juniperina*", en la que se observan una rama de la actual *A. cupressina* H.B.K. y los detalles de disección floral de *A. abietina* H.B.K.; B, lámina de *A. cupressina* publicada en 1819, en la que se repite el dibujo de una rama de *A. cupressina* y se incluye la disección de flor y fruto correspondiente a esta especie.

La incertidumbre en cuanto a la posición de este género, dentro de los diferentes grupos de monopétalas, continúa (tabla 1); así, REICHEMBACH (1828) lo asigna a las *Scrophularinae-Caprariaceae*; SPRENGEL (1830), dentro de las *Tetrandria Monogynia*, al grupo de las "*Gentianeae*", junto a géneros de familias muy dispares, ubicadas en la actualidad en diferentes órdenes. BARTLING (1830), en su sistema de clasificación, incluye a *Aragoa* al final del orden 117 (*Solaneae*), en el apartado "*genera desciscentia*".

TABLA 1

SÍNTESIS HISTÓRICA DE LA UBICACIÓN DEL GÉNERO *ARAGOA* EN LOS DIFERENTES TRATAMIENTOS

Autor	Año	Ubicación sistemática
HUMB., BONPL. & KUNTH	1819	"aff. <i>Bignoniaceis</i> "
SPRENGEL	1825	<i>Verbeneae</i> vel <i>Viticeae</i>
REICHENBACH	1828	<i>Scrophularinae-Caprariaceae</i>
SPRENGEL	1830	<i>Tetrandria Monogynia-Gentianeae</i>
BARTLING	1830	<i>Tubiflorae</i> , Ord. <i>Solanaceae</i>
D. DON	1835	<i>Aragoaceae</i>
ENDLICHER	1839	<i>Veroniceae</i> Benth. (1835)
ENDLICHER	1841	<i>Veroniceae</i> Benth. (1835)
MEISNER	1840	<i>Veroniceae</i> Benth. (1835)
BENTHAM	1846	<i>Rhinanthideae</i> trb. <i>Veroniceae</i>
BENTH. & HOOK.	1876	<i>Rhinanthidaae</i> , trb. <i>Digitaleae</i> , Subtribu <i>Veroniceae</i>
BAILLON	1888	<i>Rhinanthidaae</i> , trb. <i>Digitaleae</i> , Subtribu <i>Veroniceae</i>
WETTSTEIN	1897	<i>Digitaleae</i> emend.
WEBERBAUER	1901	con <i>Russellia</i> , <i>Campylanthus</i> (Trb. <i>Russelieae</i> , <i>Digitaleae</i>)
DALLA TORRE & HARMS	1907	<i>Digitaleae</i> emend.
CHODAT	1908	con <i>Polypremum</i> (<i>Loganiaceae</i>)
ROUY	1909	Tribu <i>Veroniceae</i> subtr. <i>Euveroniceae</i> Rouy
PENNELL	1939	Tribu <i>Veroniceae</i> emend.
THIERET	1967	Tribu <i>Veroniceae</i> emend.
NILSSON & HONG	1983	Tribu <i>Aragoae</i>

D. DON (1835), en un primer intento de solución del problema, al abordar la posición sistemática de algunos grupos críticos de la clase *Personatae*, describe la nueva familia *Aragoaceae*. G. DON (1837), siguiendo el mismo criterio que su hermano David, trató a *A. juniperina* como sinónimo de *A. cupressina*, al igual que STEUDEL (1840), en su segunda edición del Nomenclátor... ENDLICHER (1839), siguiendo el tratamiento de las tribus de la familia (*Scrophularinae*) publicado por BENTHAM (1835a, b), incluye por primera vez el género en la tribu *Veroniceae* Benth., en posición cercana a la que se ha mantenido hasta hoy. La misma clasificación es seguida por MEISNER (1840), SPACH (1840) y WALPERS (1845). ENDLICHER

(1841), en su *Enchiridion...*, se refiere al género –probablemente por errata–, con el nombre *Arago* H. B. K. BENTHAM (1846), en su magnífico tratamiento de las *Scrophulariaceae* en el *Systema Nature* de De Candolle, coloca el género *Arago* dentro del subord. *Rhinanthideae*, en la tribu *Veroniceae*.

WEDDELL (1857) menciona las dos especies descritas hasta la fecha, pero curiosamente el único material revisado de *A. abietina* es una colección de Funck y Schlim, procedente de los Andes venezolanos –en realidad se trata de una especie nueva muy diferente a *A. abietina* y que, según lo conocido, no ha vuelto a ser colectada (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b)–. PFEIFFER (1870, 1873) sigue la ordenación de BENTHAM (1846) para las tribus, pero elimina el suborden “*Rhinanthidae*” y acepta “*Antirrhinidae*”. BENTHAM & HOOKER (1876) engloban en la tribu *Digitaleae*, la antigua tribu *Veroniceae*, a la que asignan el rango de subtribu. BAILLON (1888) mantiene el tratamiento de BENTHAM & HOOKER. Por su parte, WETTSTEIN (1897) considera a *Arago* en la tribu *Digitaleae* enmendada (que incluía varios géneros actualmente ubicados en *Gratioleae*).

La tercera especie del género, *A. lycopodioides*, se describe e ilustra a finales de siglo (BENTHAM, 1880), a partir de plantas del centro de Colombia colectadas por Funck & Schlim, Kalbreyer y Purdie (BARNHART, 1927).

WEBERBAUER (1901) compara la anatomía de los frutos en toda la familia *Scrophulariaceae*, y relaciona a *Arago* con géneros de diferentes tribus (*Campylanthus*, *Russelia*, *Veronica*). HALLIER (1903) relaciona a *Arago* con *Veronica* más estrechamente que con los géneros de la tribu *Digitaleae*. DALLA TORRE & HARMS (1907) siguen a Wettstein y ubican a *Arago* entre *Scoparia* (*Gratioleae*) y *Picrorrhiza* (*Veroniceae*).

CHODAT (1908) describe un nuevo género de *Scrophulariaceae*, *Hasslerella*, al que considera estrechamente relacionado con *Arago*. Posteriormente se aclararía que no existía tal relación (PENNELL, 1950) y que *Hasslerella* era un sinónimo más del género *Polypremum*, una loganiácea de amplia distribución. ROUY (1909), al preparar la síntesis de las tribus y géneros de *Scrophulariaceae*, encuadra a *Arago* en la tribu *Veroniceae*, en la subtribu *Euveroniceae* Rouy, junto con el género *Veronica*. No obstante los dos caracteres de la subtribu, hojas opuestas y dos estambres, no se cumplen en *Arago*.

En 1924, S. F. BLAKE describe una especie nueva –*A. lucidula*– procedente de los Andes de Venezuela, muy diferente a las tres anteriormente descritas. PENNELL, en 1938, publica una nueva especie, *A. occidentalis*, procedente de la Cordillera Occidental de Colombia, con lo que amplía notablemente el área del género. Asimismo presenta la primera revisión taxonómica en la que efectúa un análisis muy sucinto pero útil por la selección de algunos caracteres morfológicos valiosos para la diagnosis de las especies. Quizá la escasez de material impidió una primera segregación de lo que venía identificándose como *A. lycopodioides* Benth. en varias especies. Entre los caracteres diagnósticos de PENNELL (1938) están los relativos a las hojas: disposición, forma, consistencia, brillo, presencia de quilla dorsal (en-vés), presencia de puntuaciones, al margen de algunos caracteres cuantitativos comunes del cáliz, corola, cápsula y semilla. Considera a *Arago* un elemento primitivo de la tribu *Veroniceae*, relacionado con *Hebe*.

PITTIER & *al.* (1947) citan en Venezuela todas las especies descritas, a excepción de *Aragoa occidentalis*. En realidad, según el material de herbario mencionado, lo que ellos llaman *A. abietina*, *A. cupressina* y *A. lycopodioides* corresponde según nuestro criterio a las especies *A. funckii*, *A. tamana* y *A. castroviejoi*, respectivamente, muy diferentes de las citadas. Asimismo VARESCHI (1970) y DÍAZ-MIRANDA (1988), al referirse a las escrofulariáceas de la flora de los páramos de Venezuela, perpetúan las citas erróneas anteriores, aunque no indican a *A. abietina*.

En la década de los cincuenta, ROMERO CASTAÑEDA (1951, 1958) publica dos nuevas especies de los páramos de Colombia: *A. kogiorum* de la Sierra Nevada de Santa Marta y *A. dugandii* de los páramos de Pisba-Chita de la Cordillera Oriental. *A. kogiorum*, según el actual criterio, está relacionada con *A. lucidula* de Venezuela, mientras que *A. dugandii* es claramente diferente de las especies anteriormente descritas, si bien puede relacionarse con *A. abietina*.

THIERET (1955), en su estudio sobre la morfología de la semilla en la tribu *Veroniceae*, separa a *Aragoa* del resto de la tribu en un grupo autónomo —aunque no incluye este género en el trabajo—. El mismo autor (1967) hace referencia a *Aragoa* al indicar la nueva circunscripción de la tribu *Veroniceae* enmendada por PENNELL (1933, 1938). En los años setenta (ROMERO CASTAÑEDA, 1971) es descrita la nueva especie *A. perez-arbelaeziana*, la única conocida de corola amarilla (tabla 2).

TABLA 2

AUTOR Y FECHA DE DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO ARAGOA

HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH	1818	<i>A. juniperina</i> (nom. inval.)
HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH	1819	<i>A. abietina</i>
		<i>A. cupressina</i>
BENTHAM	1880	<i>A. lycopodioides</i>
BLAKE	1924	<i>A. lucidula</i>
PENNELL	1938	<i>A. occidentalis</i>
ROMERO CASTAÑEDA	1951	<i>A. kogiorum</i>
ROMERO CASTAÑEDA	1958	<i>A. dugandii</i>
ROMERO CASTAÑEDA	1971	<i>A. perez-arbelaeziana</i>
FERNÁNDEZ ALONSO	1991	<i>A. romeroi</i>
FDEZ. ALONSO & CASTROVIEJO	1993	<i>A. parviflora</i>
FERNÁNDEZ ALONSO	1993a	<i>A. corrugatifolia</i>
FERNÁNDEZ ALONSO	1993b	8 sp. (<i>A. funckii</i> , <i>A. cleefii</i> , <i>A. castroviejoi</i> , <i>A. cundinamarcensis</i> , <i>A. abscondita</i> , <i>A. picachensis</i> , <i>A. hammenii</i> , <i>A. tamana</i>) y 3 subsp.

CLEEF (1979) presenta un mapa de distribución de las ocho especies descritas hasta la fecha y posteriormente (CLEEF, 1981) incluye, en su tesis sobre la vegetación de los páramos de la Cordillera Oriental, información ecológica de parte de ellas.

HONG (1983, 1984) anuncia la separación de *Aragoa* del resto de las *Veroniceae*, en una nueva tribu *Aragoeae* (tabla 1), por las diferencias ya conocidas

(PENNEL, 1938) y nuevos datos palinológicos (NILSSON & HONG, 1993). BAUMANN (1988) recoge información publicada de diverso tipo sobre el género, y presenta un nuevo mapa de distribución, poco diferente al de CLEEF (1979).

Desde que se abordó esta revisión (FERNÁNDEZ ALONSO & CASTROVIEJO, 1990; FERNÁNDEZ ALONSO, 1991) se publicó una nueva especie de la Sierra de Perijá, *A. romeroi*, y se presentó una subdivisión preliminar del género en grupos morfológicos, según el tipo de ramificación, tipo de sección foliar, longitud de pedicelos florales y anchura del ala de la semilla. Más recientemente (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993a; FERNÁNDEZ ALONSO & CASTROVIEJO, 1993) se publicaron dos nuevas especies de los grupos "*abietina*" y "*lycopodioides*", respectivamente. Por último se dieron a conocer (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b) los nuevos táxones propuestos como resultado de este estudio: un subgénero, una sección, ocho especies, tres subespecies y cuatro híbridos.

III. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el estudio de los caracteres taxonómicos de tipo morfológico, que han sido la base para delimitar las diferencias entre los distintos táxones, fue indispensable por una parte un esfuerzo de colección en las localidades conocidas y accesibles en la actualidad y, por otra, la revisión de todos los pliegos (unos 800), depositados en diferentes herbarios.

Bibliografía

Para la documentación bibliográfica referente a la familia *Scrophulariaceae*, al género *Aragoa*, así como a aspectos concretos relacionados con taxonomía, corología, citología y palinología del género y la familia *Scrophulariaceae*, se dispuso de las bibliotecas del Real Jardín Botánico de Madrid y del Instituto de Ciencias Naturales de Bogotá, principalmente. Fue de gran ayuda también la bibliografía obtenida en la Smithsonian Institution y la recibida de la Academia de Ciencias de Philadelphia (USA) y de la biblioteca del Conservatoire et Jardín Botanique de la Ville de Genève.

Colecciones

Hasta mediados del presente siglo la mayoría de las colecciones del género *Aragoa* pertenecían a solo 3-4 especies, procedentes de los páramos más visitados (cercanos a Bogotá, Colombia, y a Mérida, Venezuela).

Desde los años cincuenta, bien como resultado de iniciativas personales (Rafael Romero Castañeda, José Cuatrecasas, Antoine M. Cleef) o bien durante los inventarios sistemáticos efectuados en proyectos (Proyecto Colombia-Holanda: Estudios de Ecosistemas Tropaandinos -ECOANDES) se obtuvo un importante número de colecciones adicionales. A ellas habría que sumar por último algunas efectuadas por nosotros durante el período 1986-1992, principalmente en los páramos de Cundinamarca (páramos de Monserrate, Cruz Verde, Palacio, Guasca, Chisacá, Sumapaz, Zipaquirá, Guerrero-El Alto, Páramo de Santa Bárbara y Chasques), Boyacá (La Rusia) y en los de Mucubají y Mucuchíes-Laguna Negra, en el estado de Mérida (Venezuela) (fig. 25).

Estas colecciones se encuentran depositadas en los herbarios COL y MA, y el resto de las series, por distribuir.

Se solicitó material a todos los herbarios donde posiblemente se guardaban colecciones de importancia. Al final pudimos estudiar los de:

BOG:	Herbario Museo de La Salle, Bogotá, Colombia
CAR:	Herbario Departamento de Botánica, Museo de Historia Natural La Salle, Caracas, Venezuela
COL:	Herbario Nacional Colombiano, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, U. Nal. Bogotá, Colombia
Herb.-Univ.-Javeriana:	Herbario Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia
HUA:	Herbario, C.I.E.N., Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia
FMB:	Herbario, UNIFEM, INDERENA, Bogotá, Colombia
MEDEL:	Herbario Gabriel Gutiérrez V., Facultad de Ciencias, Universidad Nacional-Sec. Medellín, Colombia
MER:	Herbario Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
MERF:	Herbario, Farmacia, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
MER-BIOL:	Herbario, Biología, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
K:	Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra.
MA:	Herbario, Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España
MA-MUT:	Herbario, Expedición Botánica J. C. Mutis de Nueva Granada (en MA)
P:	Herbier, Laboratoire de Phanérogamie, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia
P-BONPL:	Herbario Humboldt & Bonpland, Laboratoire de Phanérogamie, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia
PH:	Herbarium, Botany Department, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA
US:	United States National Herbarium, Botany Department, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA
U:	Herbarium, Institute of Systematic Botany, State University of Utrecht, Netherlands
VEN:	Herbario Nacional de Venezuela, Caracas, Venezuela

Para las abreviaturas de los herbarios hemos seguido a HOLMGREN & *al.* (1990). Asimismo se ha obtenido información relativa a herbarios regionales y colecciones históricas efectuadas en Colombia y Venezuela (Mutis, Humboldt & Bonpland, Funck & Schlim, Kalbreyer, Purdie, Goudot, etc.) en relación con la tipificación de algunas de las plantas en las siguientes fuentes: LINDEN, 1848; BARNHART, 1927; KILLIP, 1927; EWAN, 1948; STEARN, 1968; BARNHART, 1968; SPRAGUE, 1968; HIEPKO, 1972; TILLET, 1978; GRIMÉ & PLOWMAN, 1986; FERNÁNDEZ ALONSO, 1987; HIEPKO, 1987; ANÓNIMO, 1988; FERNÁNDEZ ALONSO & AMAYA, 1991; BLANCO & VALLE, 1991.

Tipificación

Se han consultado todos los tipos nomenclaturales de las especies descritas, a excepción de una, *A. abietina*, en cuyo caso se hicieron colecciones en la localidad

clásica, páramos de Monserrate y Guadalupe, en el departamento de Cundinamarca. Se estudió el material tipo, en unos casos directamente en los herbarios correspondientes (COL, US, VEN), en otros se consultaron herbarios microfilmados (HUMBOLDT & BONPLAND) o se solicitaron en préstamo (PH, K, P).

Material vivo

Para poder llevar a cabo el estudio de las plántulas se recolectaron semillas vivas de varias especies. También se tomaron muestras de flores y botones florales en alcohol y en FAA, respectivamente, para su utilización en estudios de morfología polínica y en citología.

La metodología para el estudio de cromosomas, polen y semillas se indica en los apartados correspondientes.

Ficha descriptiva de caracteres morfológicos

Para la elaboración de una ficha descriptiva de los caracteres morfológicos se tuvieron en cuenta la información bibliográfica publicada con anterioridad sobre el género y las observaciones personales resultantes de la primera fase del estudio del material de herbario. Por último se tuvieron en cuenta algunos caracteres de campo, con los que se contó solo en algunos casos. En la ficha descriptiva se consideraron multitud de caracteres, desde el hábito a la semilla, incluyéndose algunos no tenidos en cuenta en anteriores estudios; así, diámetro de las ramas de último orden, patrón de ramificación, disposición (ángulo) de las hojas con respecto al eje, sección foliar en su zona media, presencia de quilla y puntuaciones en ambas superficies, longitud de pedicelos florales, indumento de la corola, longitud del estilo en y después de la antesis, anchura del ala de la semilla.

Observación y medidas

El estudio de los caracteres morfológicos se efectuó con lupa binocular, en la que se dispuso de un micrómetro. La observación se realizó de forma sistemática, siguiendo el orden de la ficha de caracteres elaborada.

Las medidas para las descripciones se hicieron sobre el material seco prensado, en casos excepcionales se indican las características o medidas en fresco. Las medidas referentes a las hojas se indican en el esquema adjunto (fig. 3A-C). El método para efectuar la sección foliar en la zona media de la lámina se indica en el apartado correspondiente —en caracteres taxonómicos.

En general se ha observado que partes blandas, como la corola, con el secado reducen su tamaño de forma apreciable (c. 10-15%). La longitud del pedicelo floral aumenta ligeramente durante el proceso de maduración del fruto. Para la medida de la longitud total de la corola (fig. 3D) se suma la longitud del tubo a la del lóbulo, independientemente de que en la antesis la posición del lóbulo sea patente con respecto al tubo.

En la semilla se mide tanto la longitud total como la longitud de la parte carnosa central (más oscura) y resaltada en la cara dorsal (fig. 3E-F).

Los valores extremos o inusuales en las medidas de los diferentes caracteres se indican entre paréntesis.

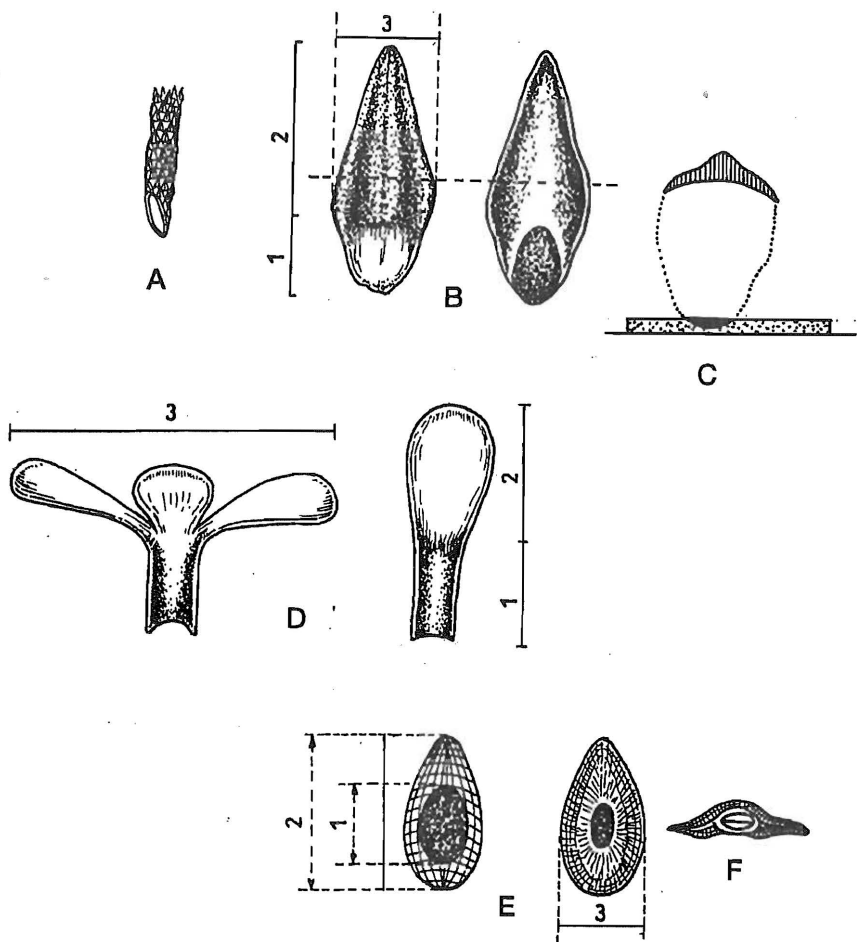


Figura 3.—Modo en que se tomaron algunas medidas en hoja, corola y semilla: A, tallo con hojas de *Aragoa cupressina*; B, hojas en visión dorsal (envés), izquierda y ventral (haz) derecha (1 = porción decurrente en el tallo; 2 = porción libre de la hoja; 1+2 = longitud total de la hoja; 3 = anchura de la hoja); C, sección foliar de la hoja en su zona media; D, corola (1 = longitud del tubo; 2 = longitud del lóbulo; 1+2 = longitud de la corola; 3 = anchura de la corola); E, semilla en visión dorsal (izquierda) y ventral (derecha) (1 = longitud de la parte carnosa central; 2 = longitud de la semilla; 3 = anchura); F, semilla en sección transversal, mostrando la parte carnosa central y la testa alada a ambos lados.

Material estudiado

El material estudiado se presenta con el siguiente orden. Dentro de cada país (Colombia o Venezuela), alfabéticamente por departamentos (Colombia) o estados (Venezuela). Dentro de cada departamento, por orden alfabético de colectores, y cada colector, por orden creciente de número. Para cada muestra estudiada se indican, aparte de la información geográfica, la fecha de recolección y el nombre del recolector, así como los herbarios en que se ha estudiado esa muestra.

IV. CARACTERES TAXONÓMICOS

1. PLÁNTULAS

Germinación

Según observaciones sobre la germinación de cuatro especies del género *Aragoa* (tabla 3) en condiciones de invernadero, las semillas –provistas de una testa alada formada por una estructura en retículo o enrejado– germinan en superficie (epígeas) húmeda en un intervalo entre 8 y 15 días. Por lo general la testa se desprende en seguida de los cotiledones, cuando éstos comienzan a separarse cada uno en una dirección (fig. 4).

La germinación se ve favorecida si se retira la testa alada previo ablandamiento; el proceso se acelera también si se añade al agua de riego pequeñas cantidades de ácido giberélico.

TABLA 3

PROCEDENCIA DEL MATERIAL EMPLEADO EN LA SIEMBRA Y PLIEGOS TESTIGO
CORRESPONDIENTES

Especie	Localidad	Fecha	Recolector	N.º
<i>A. abietina</i>	COL. Cundinamarca Pár. Chingaza	26-I-1993	CASTROVIEJO & al.	12602
<i>A. cleefii</i>	COL. Cundinamarca Pár. Sta. Bárbara	30-XII-1992	FERNÁNDEZ & CASTILLO	10540
<i>A. cundinamar.</i>	COL. Cundinamarca Pár. Chasques	30-XII-1992	FERNÁNDEZ & CASTILLO	10530
<i>A. lucidula</i> subsp. <i>lucid.</i>	VEN. Mérida Pár. Mucubají	3-XII-1992	FERNÁNDEZ & al.	10349
<i>A. × funzana</i>	COL. Cundinamarca Pár. Chasques	30-XII-1992	FERNÁNDEZ & CASTILLO	10533

Morfología

Las plántulas producen primero un par de cotiledones iguales de 1-3 × 1-1,5 mm, dispuestos sobre un hipocótilo de 2-8 mm de longitud y de color blanco. Durante los primeros dos meses, en las condiciones indicadas, el desarrollo es muy lento y se producen entre 4-8(-10) hojas, sobre un corto eje. Las cuatro primeras hojas se disponen de forma claramente opuesta o subopuesta (decusadas 2 a 2). Las

siguientes hojas, por lo general, van perdiendo progresivamente esta disposición y se tornan helicoidalmente esparcidas (fig. 4). En varios tipos de plántulas descritas por VOGEL (1980) se observa la presencia de un primer par de hojas opuestas, a las que les siguen hojas con disposición esparcida indefinidamente. En *Aragoa* se observa que no solo el primer par de hojas aparece de forma opuesta, sino los 2-3 primeros pares; no obstante, el desarrollo de las dos hojas de cada par es desigual (diferente tamaño).

Los primeros pares de hojas en las plántulas de las especies observadas variaron ligeramente en la forma, son anchamente lanceoladas en *Aragoa abietina* y *A. lucidula* subsp. *lucidula* y más estrechamente en *A. cleefii*, *A. cundinamarcensis*

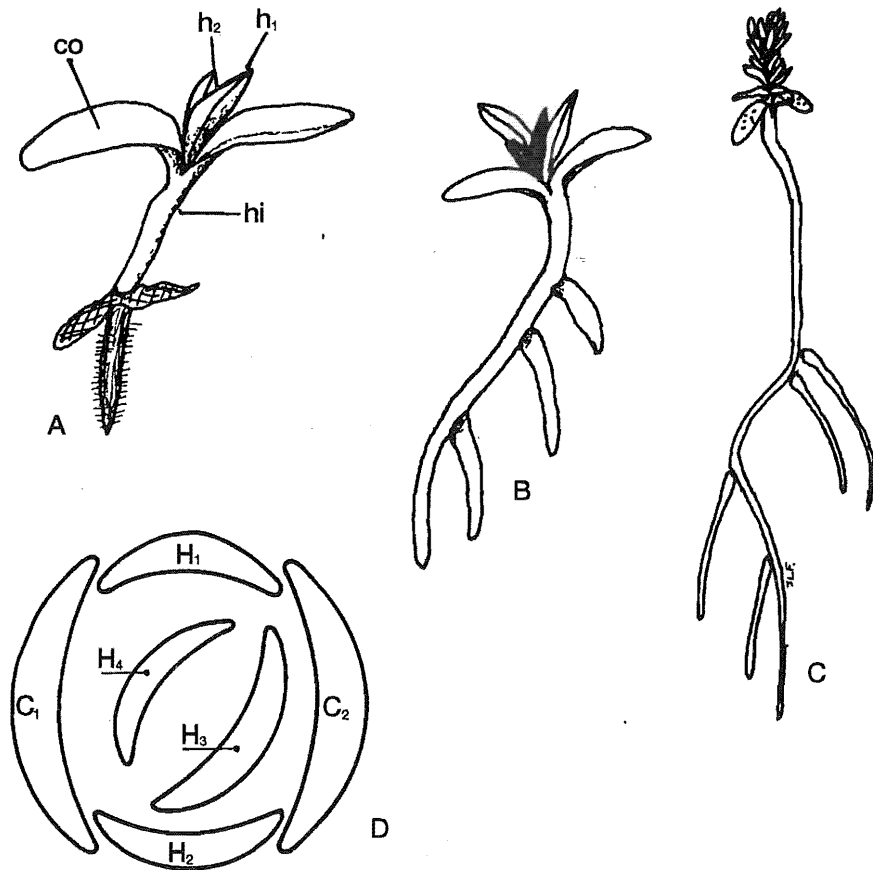


Figura 4.—A, plántula de *Aragoa cleefii* de 2 semanas, con restos de la testa (hi = hipocótilo; co = cotiledón; h₁ y h₂ = primera y segunda hoja, respectivamente); B, plántula de *A. cleefii* de 3 semanas; C, plántula de *A. abietina* de 75 días; D, representación de un corte transversal de la parte superior de una plántula de *A. abietina* de 3-4 semanas (C₁ y C₂ = cotiledones; H₁ y H₂ = primer par de hojas; H₃ y H₄ = hojas tercera y cuarta según el orden de aparición).

y en *A. × funzana* (fig. 4). En todas las especies a excepción de *A. lucidula* se observó en las hojas jóvenes la presencia de algunas áreas deprimidas en la superficie foliar (punteaduras). No se observó en ninguna de las cuatro especies indumento alguno en el eje, cotiledones u hojas durante los 2-3 primeros meses de desarrollo [6-10(-12) hojas desarrolladas]. No obstante, las cuatro especies presentan en mayor o menor grado indumento algodonoso en los ejes, en las ramas de individuos de más de un año.

Después de las primeras dos semanas se observa la emisión de algunas raíces laterales, prácticamente del mismo grosor que la raíz principal (fig. 4). En la morfo-

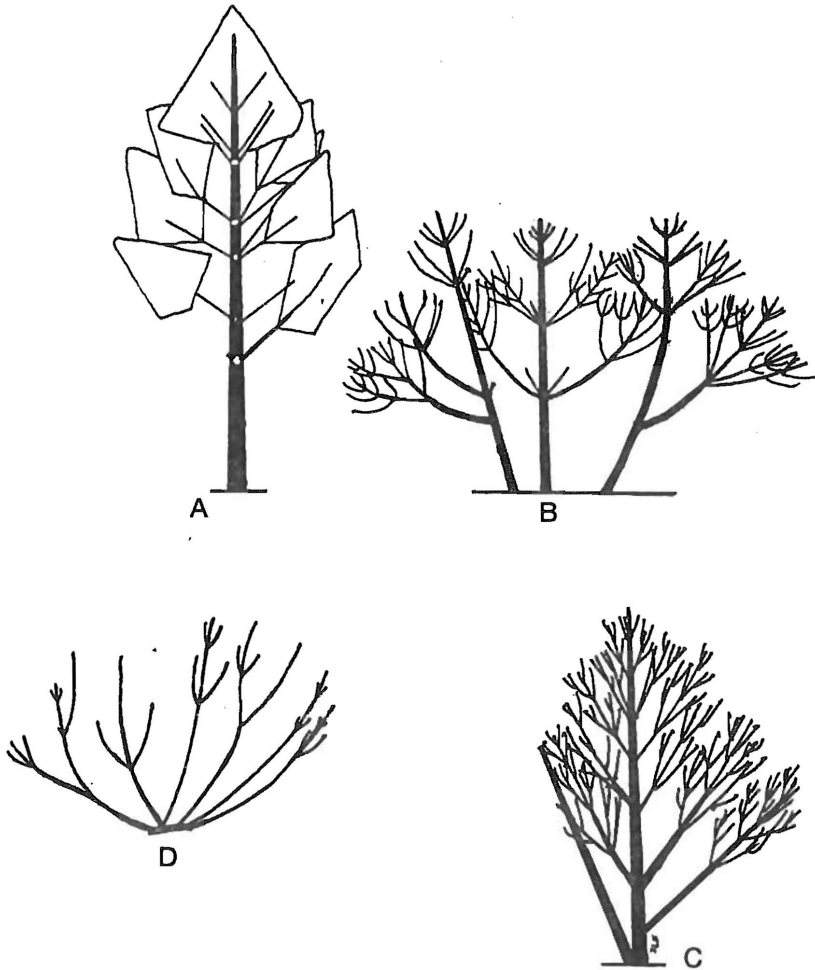


Figura 5.—Tipos de hábito en el género *Aragoa*: A, arbolillo (*Aragoa lucidula*); B, arbusto, con ramificación patente (*A. abietina*); C, arbusto con ramificación densa ascendente o erecto-patente (*A. cupressina*); D, subar busto (caméfito) (*A. castroviejoi*).

logía básica, las plántulas son similares a las descritas para otros miembros de las tribus *Veroniceae* y *Digitaleae* (LICHT, 1982).

[NOTA: Nuestra inquietud con respecto a la siembra y obtención de plántulas de *Aragoa* respondía más a delimitar la filotaxis en los primeros estadios que a la comparación con la morfología de otras plántulas de otros géneros de la familia *Scrophulariaceae*.]

2. HÁBITO

En el género *Aragoa* el hábito más frecuente es el de arbusto (1-3 metros), aunque en algunas especies se presentan pequeños árboles de 5-8 metros, o más raramente subarbustos (fig. 5). Se trataría de nanofanerófitos, microfanerófitos o caméfitos, en la terminología de RAUNKIAER (FONT QUER, 1985).

En todos los casos son generalmente plantas ramosas desde la base o zonas inferiores. Su arquitectura es frecuentemente de tipo piramidal y sus copas cónicas o más raramente hemisféricas. Buena parte de las especies recuerda en cierto modo a pequeñas coníferas por sus hojas, ramificación y porte. Un caso excepcional es el de *A. castroviejoi*, cuya forma biológica es típicamente un subarbusto, escasamente ramoso, de apenas 30-50 cm. Generalmente presenta varios tallos que parten de una cepa leñosa basal (fig. 5D). De acuerdo con lo indicado sobre biotipología de la vegetación del páramo (GOEBEL, "1891"; CUATRECASAS, 1934, 1949, 1954, 1968), *Aragoa* se incluye entre los elementos de tipo fruticoso (raramente arbolillos), de hojas diminutas: leptófilas o nanófilas, como ocurre en los géneros *Hypericum* (*Guttiferae*), *Diplostephium* y *Loricaria* (*Asteraceae*). Este mismo tipo de formas biológicas también se encuentra en la puna peruana —en géneros como *Fabiana* (*Solanaceae*) y *Parastrephia*, *Chuquiraga* (*Asteraceae*), entre otras (CABRERA, 1968), y en zonas subalpinas y alpinas de las regiones austral-antárticas (WARDLE, 1963; WILLIAMS, 1991, 1993).

La mayoría de las especies muestra marcadas adaptaciones al xerofitismo. Las hojas pequeñas, frecuentemente coriáceas o subcoriáceas, densamente imbricadas con respecto al eje, a menudo recubiértas por una capa glutinosa o semienglobadas por indumento algodonoso del eje, son fieles indicadores de dicho carácter. En algunas especies estas adaptaciones pueden estar relacionadas con la presencia de suelos pobres, aunque esta posibilidad parece menos verosímil, ya que en los páramos se encuentran con frecuencia suelos enriquecidos por depósitos periódicos de cenizas volcánicas.

3. SISTEMA RADICAL

En las plántulas se observa una pronta ramificación de la raíz principal con aparición de raíces laterales del mismo grosor y abruptamente dirigidas hacia abajo. En plantas jóvenes de *A. abietina* y *A. cupressina* se observó crecimiento irregular de la raíz principal, en la que se forma generalmente un engrosamiento horizontal con aspecto de cepa (fig. 6) y aparecen una o más raíces gruesas. Las raíces de cierto grosor, generalmente presentan desigual recubrimiento suberoso, de aspecto agrietado longitudinalmente.

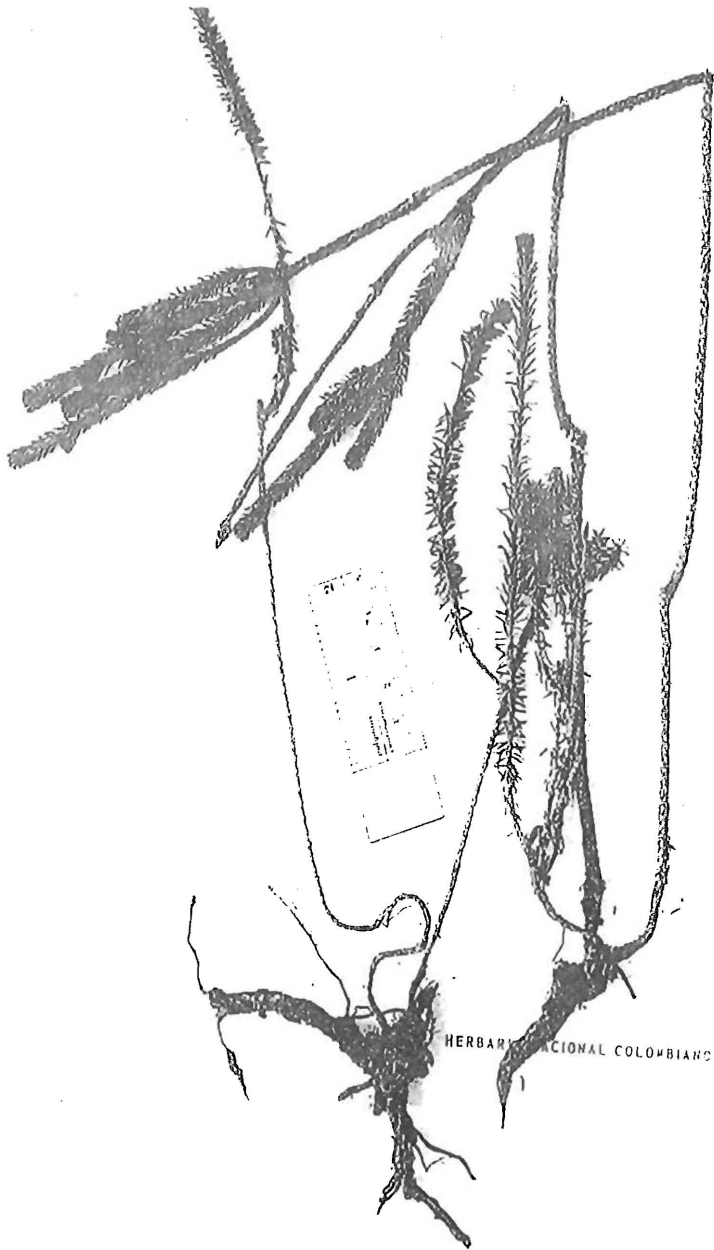


Figura 6.—Plantas jóvenes de *Aragoa abietina*, mostrando el crecimiento irregular (en cepa) de la base de la planta.

En *A. castroviejoi*, de hábito sufruticoso y provista de una especie de cepa basal recostada, se observa también emisión de diversas raíces que arrancan de dicha cepa.

4. INDUMENTO

En el conjunto del género, la presencia de indumento puede ser más o menos conspicua, pero hasta la fecha no se han encontrado especies totalmente glabras. Los tipos de indumento observados son tricomas simples y glándulas sésiles (papilas). No se han observado elementos ramosos o estrellados, que fueron indicados en la descripción de una especie (ROMERO CASTAÑEDA, 1972). Se ha seguido en la terminología básica a THEOBALD & *al.* (1988) y METCALFE & CHALK (1950, 1988).

Tipos de tricomas observados

- a) Tricomas pluricelulares, muy alargados, no rígidos (algodonosos) (figs. 7-1, 7-2).
 - a1) Delgados, filiformes, escasamente sinuosos.
 - a2) Tipo cintiforme y generalmente muy sinuosos.
- b) Tricomas uni o pluricelulares, cortos, generalmente rígidos y puntiagudos (fig. 7-3).
- c) Tricomas glandulares septados, glándula corta o largamente pedunculada (fig. 7-4).
- d) Glándulas sésiles subglobosas (fig. 7-5).

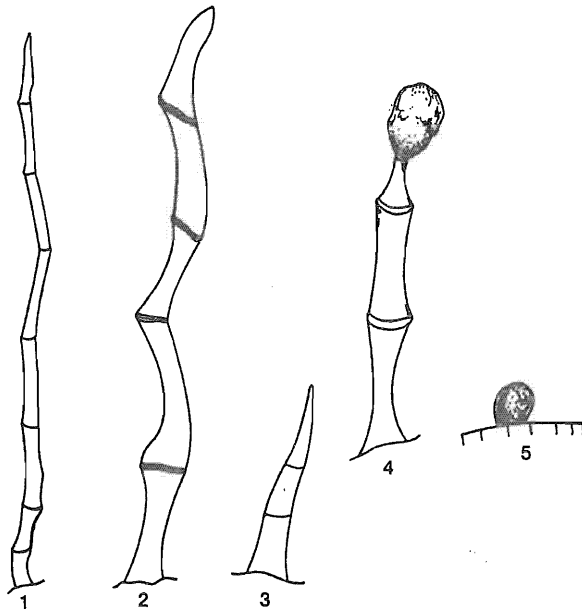


Figura 7.—Algunos tipos de tricomas presentes en el género *Aragoa* (aprox. $\times 200$): 1, pelos largos pluricelulares, filiformes, no o escasamente sinuosos; 2, pluricelulares, cintiformes y sinuosos; 3, pelos cortos, rígidos y puntiagudos; 4, pelos glandulares septados; 5, glándulas sésiles globosas.

El tipo "a1" se encuentra en las ramas jóvenes y se mantiene en los tallos en todas las especies menos en *A. funckii*. En algunas como en *A. perez-arbelaeziana*, *A. cupressina* y *A. lucidula* subsp. *lanata* es muy denso. En la mayoría se hace inconspicuo con el desarrollo de las ramas y queda oculto en la zona axilar de las hojas, que por lo general se disponen en tejadillo. El tipo "a1" y raramente el tipo "a2" dan aspecto ciliado-algodonoso a los márgenes de los sépalos y ocasionalmente de los pétalos. También se encuentra en el tubo de la corola, con distinta disposición y densidad dependiendo de las especies.

El tipo "b", que ciertamente se encuentra restringido a las especies de la sección *Ciliatae*, se localiza en los márgenes de la hoja y ocasionalmente en el envés foliar (*A. lucidula* subsp. *lanata*). En la especie *A. funckii* es más corto y rígido que en el resto de los táxones de la sección).

El tipo "c", relacionado con el tipo "a1", se encuentra localizado únicamente en la cara interna de la corola, en el nivel de la garganta y base de los lóbulos. Estos tricomas son similares a los indicados en la corola de algunas *Scrophulariaceae* (RAMAN, 1988, 1989).

El tipo "d" se encuentra en la cara externa de la corola en numerosas especies. Por lo general se presenta de forma poco densa y poco conspicua.

5. TALLOS

Leñosos. Los ejes principales pueden oscilar en grosor entre 2-4 cm en la mayoría de las especies, raramente alcanzan 15-25(-35) cm de diámetro. La corteza adulta generalmente se encuentra recubierta por abundantes criptógamas (líquenes, hepáticas foliosas, musgos y hongos) y suele encontrarse cuarteada longitudinalmente.

Tanto ramas como eje principal son cilíndricos o subcilíndricos, con apariencia frecuentemente escamosa por la presencia de hojas muertas escuamiformes o más raramente cicatrices foliares poligonales. En algunas especies, como *A. abietina*, que con frecuencia pierde las hojas en las zonas medias de los tallos, pueden observarse claramente las diferentes filas ascendentes de cicatrices foliares (parásitos y ortósticos) (fig. 8). En la mayoría de las especies los ejes principales son claramente erectos. En algunos ejemplares de *A. lucidula* se ha observado crecimiento oblicuo o reclinado de los ejes principales como respuesta a substratos poco consolidados en zonas con fuerte pendiente (de derrumbe). En el caso de *A. castroviejoi*, la única especie con porte subarborescente (caméfito), generalmente a partir de una cepa leñosa basal van creciendo numerosos tallos ascendentes de escaso desarrollo. En la mayoría de las de porte arbustivo, y como consecuencia de un irregular crecimiento de la parte subterránea (cepa), generalmente se presentan varios tallos que parten de una base común, dando el típico aspecto ramoso a estas especies. El leño en las especies observadas es amarillento o color crema, generalmente con la zona central algo más oscura.

6. RAMIFICACIÓN

Patrón de ramificación

Como ya se indicó recientemente (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991, 1993b), el patrón de ramificación básico puede tener alguna relevancia taxonómica, y de hecho se

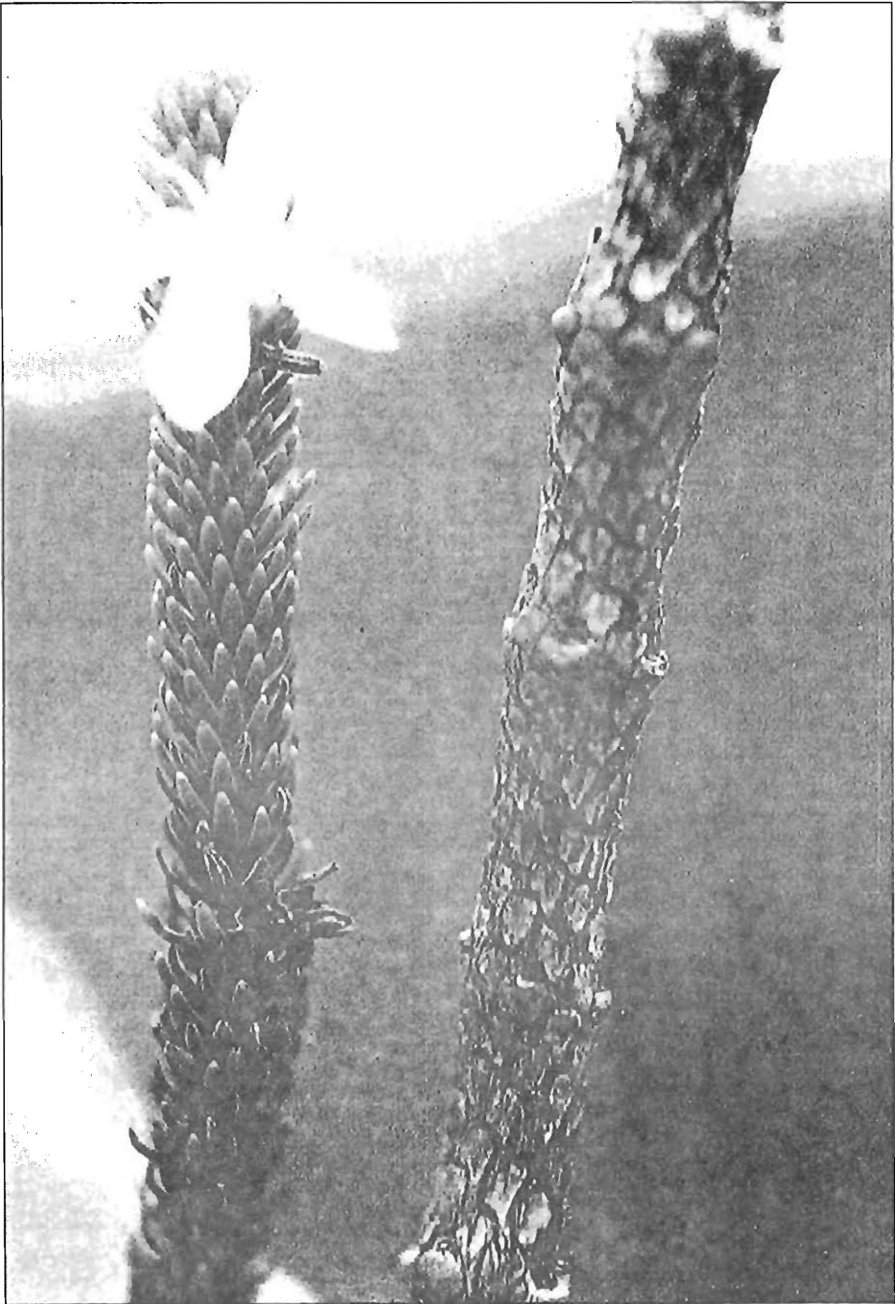


Figura 8.—Parte apical y basal (con las cicatrices foliares) de un eje de *Aragoa abietina*.

utilizó junto con otros caracteres para delimitar grupos de especies dentro del género. El patrón de ramificación de las ramas de primer orden, en prácticamente todo el género, es de tipo verticilado (4-8 ramas al mismo nivel). Al provenir de una disposición espiralada, recuerda al patrón que se presenta a menudo en coníferas como *Abies* y *Picea*, reseñados por HALLÉ & *al.* (1978).

En los brotes jóvenes de especies con ramas gruesas, como *A. cupressina*, se observa claramente la aparición de forma simultánea y verticilada de los nuevos brotes (fig. 9). Por otra parte, la ramificación de último orden (3.º, 4.º) según los casos, aunque por lo común mantiene el patrón opuesto-verticilado, puede ser también subopuesta o alterna (esparcida). Esto se observa sin dificultad en especies de la sección *Ciliatae* y del grupo "*cupressina*" dentro de la sección *Aragoa*. Como se indica en el apartado de inflorescencias, en algunas especies la presencia de ramas alternas tendría su origen en fenómenos de proliferación (o proliferación) en ejes florales.

No obstante, el ángulo de ramificación con respecto al eje principal puede ser, según nuestras observaciones, de dos tipos básicos en las partes superiores de la planta:

a) Ascendente o erecto-patente: Se da básicamente en *A. perez-arbelaeziana*, en la sección *Ciliatae* y en el grupo "*cupressina*" de la sección *Aragoa* (fig. 9A).

b) Patente o reclinada: Este tipo de ramificación es el predominante en los grupos "*abietina*" y "*lycopodioides*" de la sección *Aragoa* (fig. 9B, 9C).

Teniendo en cuenta la ramificación secundaria, terciaria y de último orden, se observa que en el grupo "a" con frecuencia se presentan ramas de 2.º ó 3.º orden dispuestas de modo alterno o subopuesto; mientras que en el grupo "b" las ramas de los siguientes órdenes siguen el mismo patrón opuesto o verticilado. Dependiendo de la profusión de esta ramificación, se observa que en:

b1) El grupo *abietina* hay tendencia a presentar ramas de 2.º y, más raramente, de 3.º orden alargadas,

b2) En el grupo *lycopodioides* es frecuente la presencia de ramas de 3.º ó 4.º orden, generalmente cortas y densamente dispuestas.

En algunos híbridos (*A. × jaramilloi* y *A. × funzana*) se observa claramente el tipo de ramificación intermedio o "híbrido" entre las dos tendencias (fig. 32).

Grosor de las ramas de último orden

Dentro del género se han considerado básicamente dos grupos con respecto al grosor de las ramas de último orden. Hay que explicar que la medida del diámetro de las ramas se ha efectuado en material seco y que ésta incluía el recubrimiento foliar (generalmente se denomina "columna foliar", por la densa disposición en que aparecen). Se estimó también la medida del diámetro de la rama eliminando la capa de hojas, medida que presentó menor interés taxonómico y mayor dificultad técnica—por ser muy difícil separar las hojas (decurrentes) del tallo de modo uniforme—. Un primer grupo incluye a las especies en que las ramas de último orden alcanzan o superan los 8 mm de diámetro. En este caso se habla de ramas "gruesas" y son habituales en el grupo *abietina*. En el resto del género, las ramas de mayor orden generalmente no alcanzan los 8 mm de diámetro.

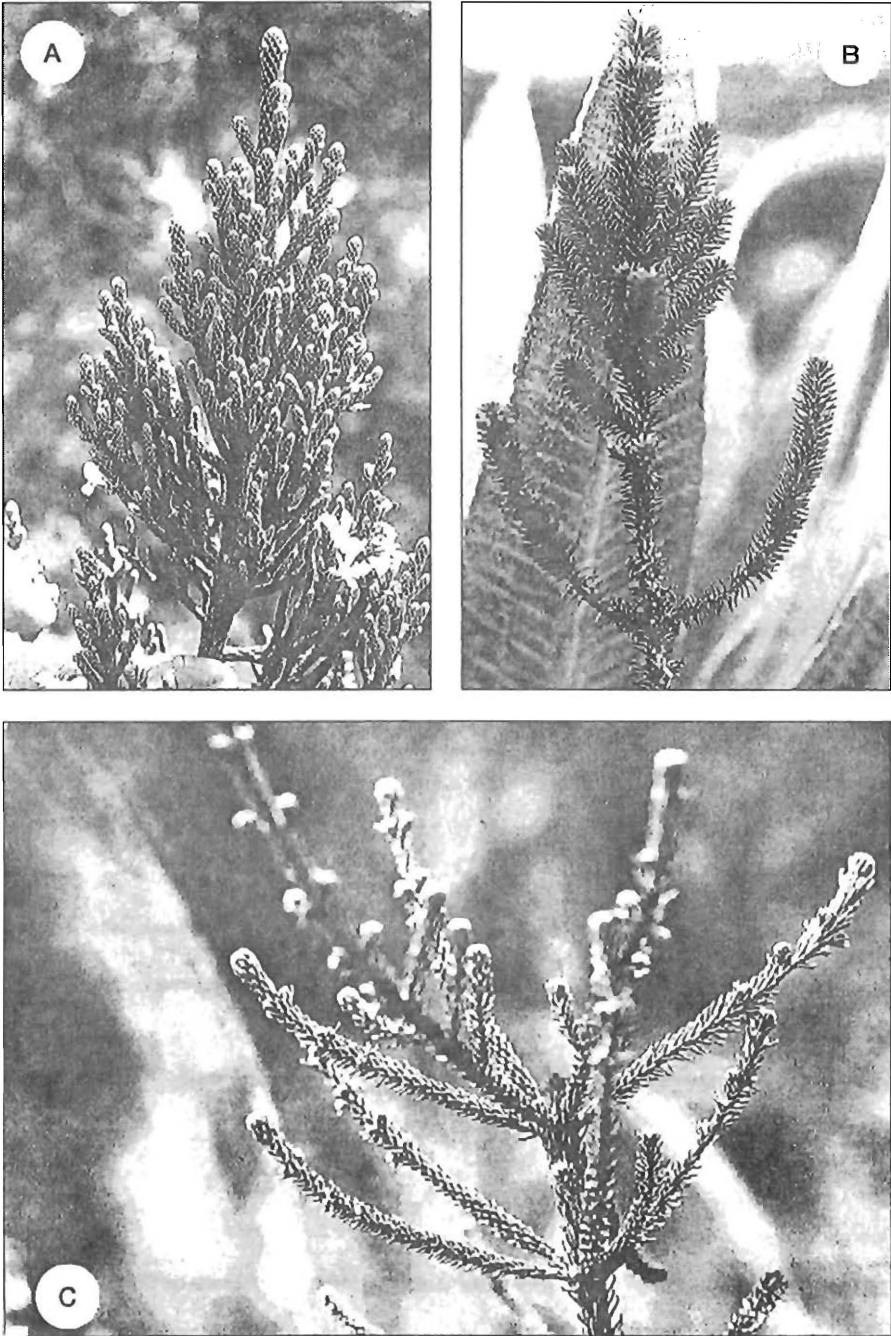


Figura 9.—Algunos tipos de ramificación: A, *Aragoa cupressina*; B, *A. abietina*; C, *A. xfunzana*.

7. HOJAS

Filotaxis

La disposición de las hojas en las ramas adultas es esparcida y están densamente agrupadas en (4-)5-9(-14) filas o parásticos helicoidalmente ascendentes. El número de ortósticos (filas verticales) es siempre mayor, pero generalmente más difícil de visualizar con precisión. Es más fácil contar el número de parásticos o filas oblicuas de hojas —o lo que es lo mismo, el número de vueltas de la línea generatriz— (fig. 10) que calcular el ángulo de divergencia (FONT QUER, 1985).

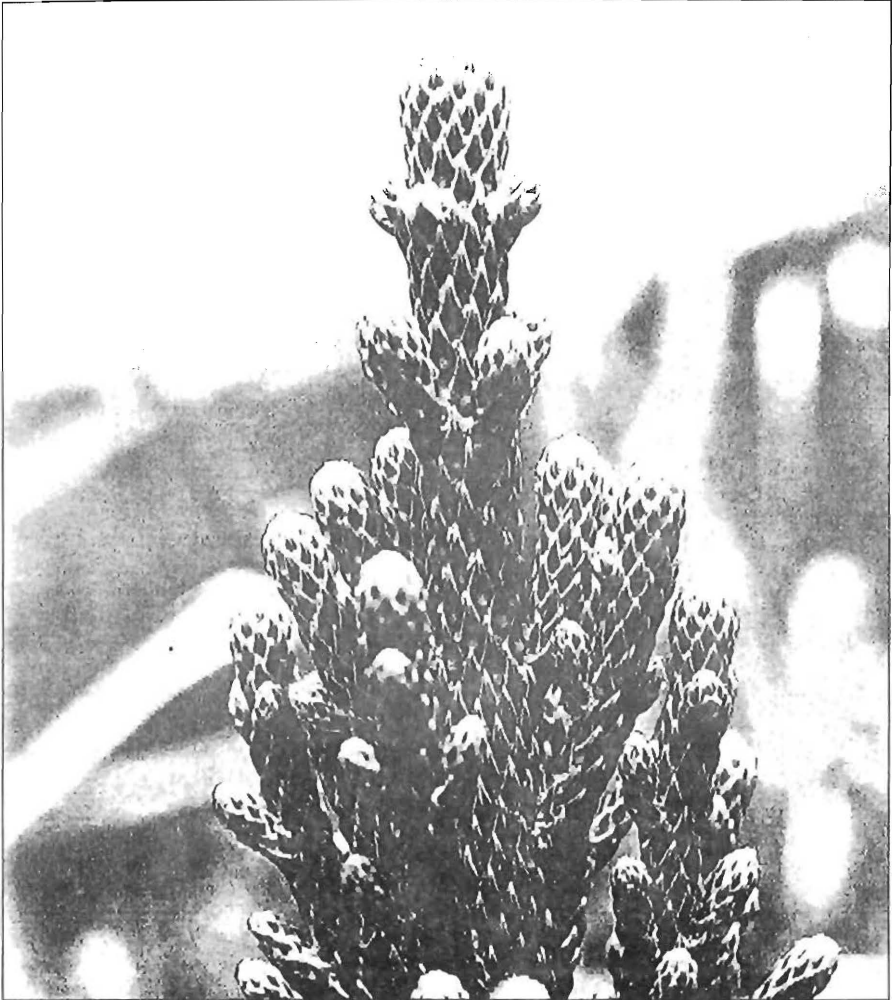


Figura 10.—Zona apical de crecimiento en *Aragoà cupressina*, mostrando las diferentes series de hojas (ortósticos y parásticos).

Como ya se indicó al describir las plántulas, este patrón de foliación (filotaxis) parece provenir de un tipo opuesto, frecuente en otros grupos de *Scrophulariaceae* en mayor o menor medida relacionados con *Aragoa*, como es el caso de la tribu *Veroniceae*. Teniendo en cuenta los dos tipos básicos de filotaxis dentro de dicha tribu: a) con hojas caulinares alternas u opuestas, y b) basales; PENNELL (1933) y THIERET (1955) consideran dos líneas evolutivas paralelas. La línea de hojas caulinares parte de *Veronicastrum*, de hojas alternas, y acaba en *Detzneria*, de hojas opuestas. La línea de hojas basales parte de *Picrorhiza*, derivada de patrón alterno, y acaba en *Besseyia*, derivada de patrón opuesto. YAMAZAKI (1957), considerando principalmente caracteres de inflorescencias y semillas, presenta un diagrama filogenético en árbol que parte de *Picrorhiza*. HONG (1984) propone, basándose en metodología cládica, un nuevo sistema filogenético, que coloca en un extremo al grupo *Picrorhiza* y en el otro a los grupos *Hebe* y *Detzneria*, pero sin indicar en esta serie única, relación de parentesco. Estas relaciones se establecen dentro de cada grupo de géneros.

En el género *Aragoa* se habló en repetidas ocasiones de hojas dispuestas según un patrón opuesto (BENTHAM, 1846; BENTHAM & HOOKER, 1876), e incluso en *A. dugandii*, de hojas dispuestas en verticilos de tres (ROMERO CASTAÑEDA, 1958). Nosotros podemos constatar que, aunque el patrón de foliación original en *Aragoa* (plántulas) es de tipo opuesto-decusado, posteriormente se pierde la sincronía en la aparición de los pares de hojas y se da una condensación de filas de hojas. Esto probablemente se deba no solo al acortamiento de los ejes –frecuente en plantas sometidas a condiciones adversas (frío)–, sino también al engrosamiento de dichos ejes = meristemos (poliploidía?). Esto se traduciría en la actual multiplicación de los ortósticos que presenta el género *Aragoa*.

En el extenso género *Hebe* (MOORE, 1982) hay gran semejanza morfológica con *Aragoa* en un grupo de especies neozelandesas de hojas escuamiformes, pero a diferencia de *Aragoa*, aunque se acortan los ejes (ej.: *Hebe cupressoides*, *H. tetragona*, *H. hectori*, *H. imbricata*), se mantiene invariablemente el patrón de foliación opuesto decusado (fig. 29B). Por todo lo indicado aquí sobre la filotaxis en *Aragoa* y en la tribu *Veroniceae*, no es posible relacionar de una forma clara a *Aragoa* con ningún elemento de la tribu.

Disposición (orientación respecto al eje)

En cuanto a la disposición de las hojas en los ejes, se observa constancia dentro de cada especie. Solo en el caso de rebrotes basales o tallos basales muy jóvenes, se observa que –incluso en especies con hojas densamente imbricadas, como *A. cupressina* o *A. lucidula*– se presenta en estos casos disposición más laxa y abierta (fig. 12). Esta aparente “plasticidad” ha dado origen ocasionalmente a la mala interpretación de algunos táxones (cf. *A. lycopodioides* sensu Vareschi; VARESCHI, 1970). Por su carácter eventual y poco representativo del modo de disposición foliar de las especies correspondientes, no debe tenerse en cuenta en el tratamiento más que como observación.

Tipos de disposición (fig. 11)

- a) Patente o reclinatoria: en el grupo *abietina*.
- b) Ascendente o adpresa: subgénero *Luteoaragoa*, sección *Ciliatae*, grupo *cupressina* y grupo *lycopodioides* p.p.

c) Erecto-patente: grupo *lycopodioides* p.p.

Los tipos adpreso y ascendente generalmente están asociados con hojas coriáceas y convexas en su cara externa (envés) y se consideran adaptados a condiciones de mayor xerofitismo (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991).

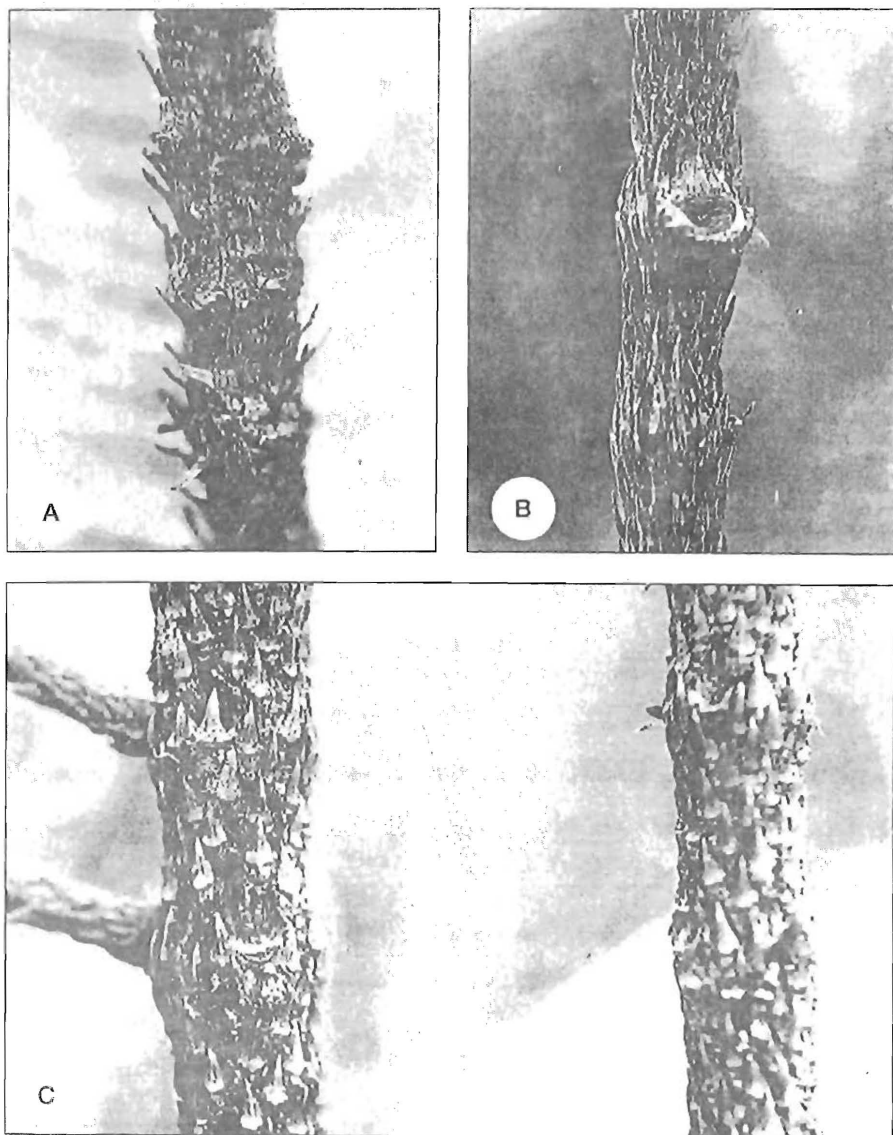


Figura 11.—Algunos tipos de orientación de las hojas (viejas) con respecto al eje: A, *Aragoa abietina*; B, *A. ×jaramilloi*; C, *A. cupressina*.

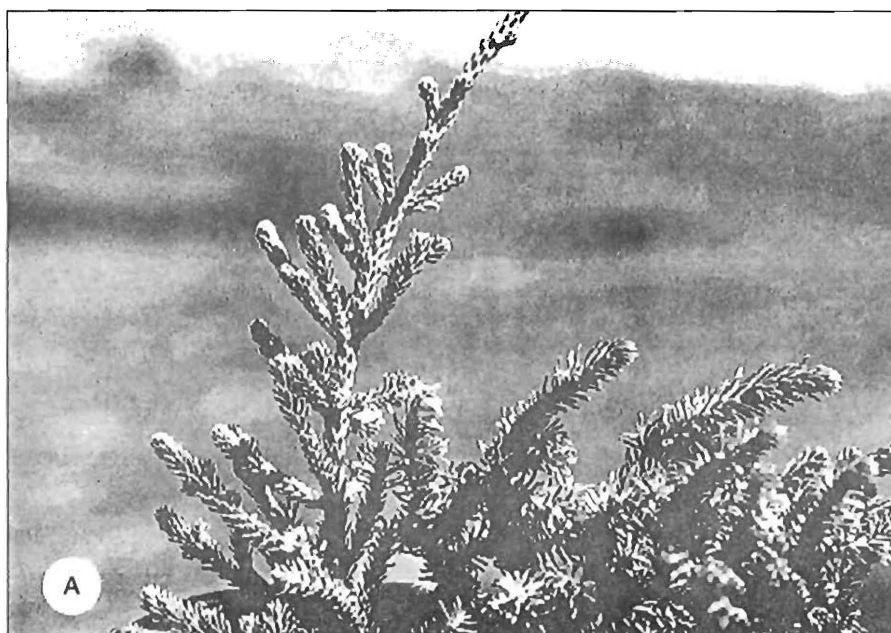


Figura 12.—Variación en la disposición de las hojas en rebrotes jóvenes en *Aragoa lucidula* subsp. *lucidula*: A, rebrote con gradación en la disposición de las hojas; B, zona de aparición de rebrotes en la base de un eje grueso.

[NOTA: Se ha observado alguna variación en el grado de imbricación de la hoja en especies del tipo "a", como *A. abietina*. Se presentan ocasionalmente desde hojas recurvadas en zonas bajas (subpáramo), a hojas más adosadas o ascendentes en páramos más altos y expuestos (más fríos).]

Tipos de hojas. Estadíos

Después de contrastar en varias especies las dimensiones, consistencia y tipo de sección transversal de las hojas de las ramas jóvenes (de último orden) con respecto a las de la base de las ramas y zona media del eje principal, se observaron diferencias apreciables y constantes entre estos dos "estadíos de desarrollo" de las hojas.

Estadío 1: Hojas *jóvenes* de las ramas de último orden.

Estadío 2: Hojas *adultas* o *desarrolladas*, que han alcanzado el tamaño y la consistencia definitiva (hojas de la zona media del eje principal o de la base de ramas primarias).

Inserción (base de la hoja)

Las hojas en todas las especies son en mayor o menor grado decurrentes. La porción decurrente es generalmente menor a la libre en relación 1/4 a 1/6, raramente es casi igual (2/5), como ocurre en *A. cupressina*. En *A. dugandii*, de hojas planas y espatuladas, este carácter es menos conspicuo.

Aunque en algunas especies se observa ocasionalmente un ligero engrosamiento dorsal (envés) en la zona de unión al tallo, no puede interpretarse como pulvínulo, ya que no hay un tejido claramente diferenciado asociado con la movilidad-orientación de la hoja. Dentro de la tribu *Veroniceae*, únicamente se presenta pulvínulo en: *Detzneria*, *Hebe*, *Chionohebe* y *Parahebe*, géneros relacionados con *Aragoa* en la literatura (HONG, 1984). No hay una zona definida de abscisión, carácter con valor taxonómico en algunas secciones del género *Hypericum* de los páramos, con hábito y tipo de hoja muy similares a *Aragoa* (ROBSON, 1981, 1987, 1990). Las hojas generalmente se parten irregularmente, cerca de la zona de inserción, y permanece la porción decurrente, soldada al eje.

Color, forma y tamaño

Color: El color de la hoja en la planta viva puede ser verde-azulado, en muchas de las especies de hojas adpresas (*A. perez-arbelaeziana*, la sección *Ciliatae* y el grupo *cupressina* de la sección *Aragoa*), o verde, generalmente oscuro en la mayoría de las especies de los grupos *abietina* y *lycopodioides* (figs. 9, 32).

Forma: En la forma no hay grandes variaciones. En todos los casos se trata de hojas enteras, raramente planas y espatuladas, como en *A. dugandii*; o lineal-lanceoladas, como en *A. abietina*; más frecuentemente (aunque lineares o lanceoladas en proyección) son subuladas, aciculares o acinaciformes, por su grosor y sección transversal (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991).

Tamaño: Todas las especies presentan hojas leptófilas o en contadas excepciones nanófilas, de acuerdo con la terminología biotipológica de Raunkiaer, seguida por CUATRECASAS (1934). La longitud varía desde 2 hasta 12 mm, y la anchura, desde 0,5 hasta 3,3 mm.

Consistencia

En cuanto a la consistencia, en el género *Aragoa* se presentan hojas coriáceas, subcoriáceas o no coriáceas/herbáceas (generalmente membranoso-crasas o crasas). Para la observación de este carácter se tomó siempre material seco de herbario. En el caso de especies que presentan hojas carnosas (en vivo), en el pliego de herbario, generalmente, al no presentar cutículas fuertes y por efecto del secado, se resaltan notoriamente las costillas y surcos tanto en el haz como en el envés; en cambio, en hojas coriáceas, después del secado se mantiene básicamente el tipo de sección que la hoja presenta en vivo.

Tipos

a) Coriáceas: en el subgénero *Luteoaragoa*, la sección *Ciliatae* p.p., grupo *cupressina* y grupo *abietina* p.p.

b) Subcoriáceas: en *A. funckii* (sección *Ciliatae*), *A. corrugatifolia* y *A. occidentalis* (grupo *abietina*) y grupo *lycopodioides* p.p.

c) No coriáceas: en el grupo *lycopodioides* p.p.

Sección transversal de la hoja

Se observó la sección transversal en la zona media de la lámina en los dos tipos de hojas: jóvenes (ramas de último orden) y desarrolladas (base de ramas y eje principal). La sección transversal de la hoja seca, efectuada directamente a partir del material de herbario, es de fácil obtención y constituye un buen carácter diagnóstico por su constancia en los diferentes táxones y por la presencia de varios tipos definidos de sección foliar (cóncavo-convexas, biconvexas, plano-convexas, planas, con surcos o costas).

Método

Para la obtención de la sección foliar se desprenden de los tallos hojas de los dos tipos (jóvenes y desarrolladas), con las pinzas y bisturí de disección. Se procede a la colocación de las diferentes hojas sobre una superficie semiblanda y posteriormente se cortan transversalmente con bisturí en la zona media de la lámina (porción no decurrente). Para la observación del tipo de sección generalmente se colocan fijas por el ápice en una superficie blanda, para poder observar en la lupa binocular y dibujar la forma (fig. 3A-3C).

Tipos de sección foliar (fig. 13)

1. Convexo-cóncavas o convexo-planas (haz-envés).
2. Planas.
3. Biconvexas.
 - a) Lenticulares.
 - b) Transverso-rómbicas.
4. Cóncavo-convexas (haz-envés).
5. Plano-convexas.
 - a) Comprimidas.
 - b) Trígonas o acinaciformes.

Estos tipos de sección de la lámina (seca) están relacionados con la disposición de la hoja en el tallo (grado de imbricación), el grosor de la hoja en vivo y la consistencia-rigidez de la hoja en sí. Este carácter puede generalmente correlacionarse con el comportamiento ecológico o adaptativo de las especies.

El estudio de la anatomía y vascularización de la hoja no estaba entre los objetivos de este trabajo.

TABLA 4

TIPOS DE SECCIÓN FOLIAR (HOJAS ADULTAS) EN LAS DISTINTAS ESPECIES
DEL GÉNERO *ARAGOA*

Especie	Tipos de sección						
	1	2	3a	3b	4	5a	5b
Subg. <i>Luteoaragoa</i>							
<i>A. perez-arbelaeziana</i>	-	-	-	-	+	-	-
Subg. <i>Aragoa</i>							
Secc. <i>Ciliatae</i>							
<i>A. kogiorum</i> subsp. <i>kog.</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. kog.</i> subsp. <i>sevillae</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. lucidula</i> subsp. <i>luc.</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. luc.</i> subsp. <i>lanata</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. funkii</i>	-	-	-	-	-	-	+
Secc. <i>Aragoa</i>							
gr. <i>cupressina</i>							
<i>A. cupressina</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. cleefii</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>A. romeroi</i>	-	-	-	-	+	-	(-)
<i>A. castroviejoii</i>	-	-	-	-	-	-	+
gr. <i>abietina</i>							
<i>A. dugandii</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>A. abietina</i>	-	+	(+)	-	-	(+)	-
<i>A. corrugatifolia</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. occidentalis</i> subsp. <i>occid.</i>	+	-	(+)	-	-	-	-
<i>A. occid.</i> subsp. <i>refracta</i>	-	-	(+)	+	-	-	-
gr. <i>lycopodioides</i>							
<i>A. cundinamarcensis</i>	-	-	+	(+)	-	-	(+)
<i>A. parviflora</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>A. abscondita</i>	-	-	-	(+)	-	-	+
<i>A. lycopodioides</i>	-	-	-	-	(+)	+	+
<i>A. picachensis</i>	-	-	-	-	(+)	+	-
<i>A. hammenii</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. tamana</i>	-	-	-	-	+	(+)	-

[NOTA: En la tabla adjunta, la indicación (+) quiere decir: frecuentemente presentan el tipo de sección; la indicación (-) significa: muy raramente se presenta.]

Nervadura

En todas las especies se observa únicamente el nervio medio de la hoja, generalmente resaltado o al menos conspicuo tanto en el haz como en el envés. En hojas adultas y secas de *A. perez-arbelaeziana*, ocasionalmente se señalan ligeramente dos a modo de costillas laterales, pero no se corresponden claramente con un par de nervios longitudinales. En las hojas de plántulas de *A. abietina* y *A. cundinamarcensis* se pueden discernir dos tenues nervios laterales que parten de la base de la hoja y llegan paralelamente al nervio medio hasta el margen del tercio superior de la lámina.

Quillas y surcos

A la vez que se describe el tipo de sección foliar, se precisa si la hoja presenta quillas o surcos tanto en el haz como en el envés y si las quillas o costas son agudas u obtusas.

La mayoría de las especies presenta quilla dorsal (envés); ésta puede ser aguda, obtusa o estar reducida a una simple arista en la unión de los dos semilimbos en "v". Los surcos pueden ser uno (generalmente longitudinal en el haz) o dos a ambos lados de la quilla dorsal (envés) o de la costa media en el haz (fig. 13-6). Estos caracteres son útiles para la diagnosis de las distintas especies.

Punteaduras y brillo

Se ha utilizado el término "punteaduras" en el contexto en que se indica en FONT QUER (1985) aplicado a las "superficies punteadas". Equivaldría al término "puntuaciones", señalado en la descripción de algunas especies del género (PENNELL, 1938) y en el glosario de terminología de tricomas de PAYNE (1978), "una diminuta mancha o depresión" en la superficie de un órgano vegetal (fig. 54b-c). En algunos casos se ha observado una gota translúcida de secreción, en el centro de la punteadura (*A. romeroi*), que se puede considerar en este sentido como un hidátodo por su carácter glandular.

La presencia de punteaduras en algunas plantas muy jóvenes de especies que no las presentan en las ramas adultas, como en *A. cupressina*, quizá pueda interpretarse como un carácter vestigial en estas especies. Posiblemente el carácter de las punteaduras fuera común a todas las especies del género, pero algunas las han perdido posteriormente. En algunas especies, como en *A. kogiorum* o *A. lucidula* (tanto en vivo como en pliego), se observa cierto brillo, debido a recubrimiento glutinoso-mucilaginoso, no asociado a tricomas. En la mayoría de las especies (en pliego) la superficie de la hoja no presenta brillo.

Indumento foliar

El indumento en las hojas de *Aragoa* se reduce a tricomas marginales (cilios) o dispuestos en el envés (más o menos rígidos), en las especies de la sección *Ciliatae* (fig. 13-8).

En algunas especies del género que presentan tallos pelosos o muy pelosos, ocasionalmente este indumento se ha referido erróneamente en la literatura como sereto o perteneciente a la hoja, así (HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, 1819; WEDDSELL, 1857) en el caso de *A. abietina*, de hojas glabras.

Otras modificaciones en las hojas

Mamelón basal

En la mayoría de las especies, cuando la hoja ha alcanzado el tamaño definitivo, o en las hojas muertas adosadas al tallo, generalmente se puede apreciar en el envés una discontinuidad entre la parte libre de la hoja y la parte soldada. En la zona del envés que corresponde a la porción soldada suele apreciarse una depresión y en algunos casos, como en *A. lycopodioides*, se observa una formación de tipo generalmente cónico, muy llamativa, que aquí denominamos "mamelón basal" (fig. 13-7).

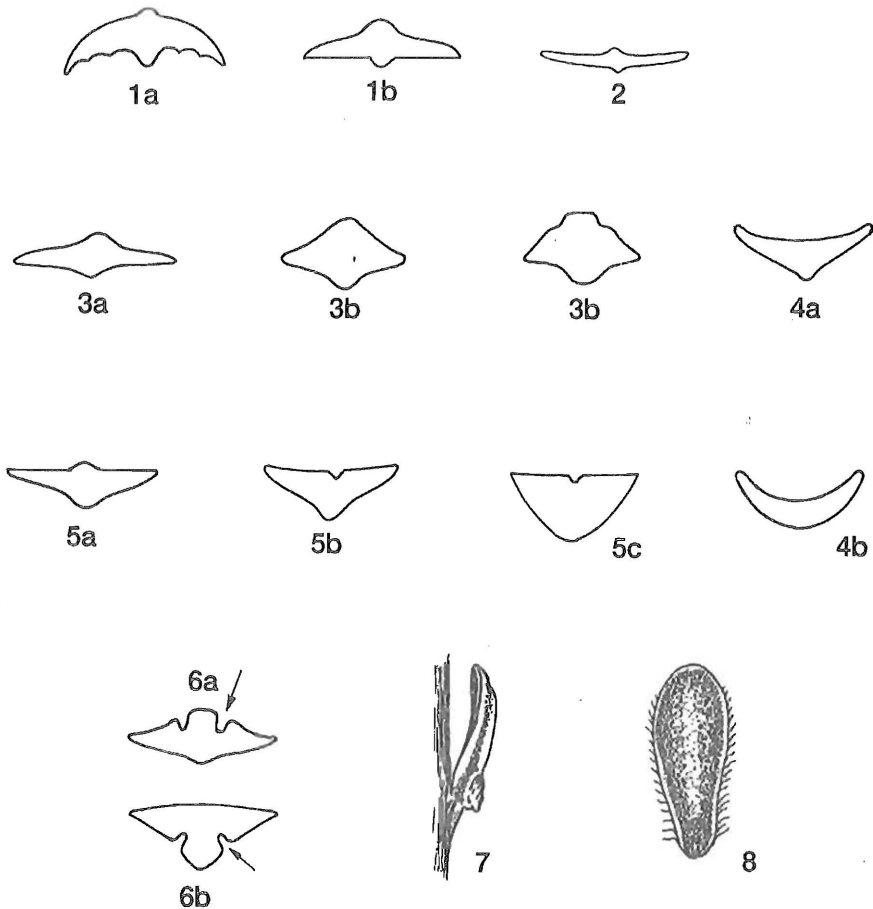


Figura 13.—Tipos de sección foliar en el género *Aragoa*: 1a, convexo-cóncava (haz-envés); 1b, convexo-plana; 2, plana; 3a, lenticular; 3b, transverso-rómbicas; 4a, 4b, cóncavo-convexas; 5a, plano-convexa, comprimida; 5b, 5c, plano-convexa, trigona; 6a, con costilla y dos surcos en el haz; 6b, con costilla y dos surcos laterales en el envés; 7, hoja de *A. lycopodioides* vista lateralmente, con el mamelón basal; 8, hoja de *A. lucidula* subsp. *lucidula* mostrando el haz con los márgenes ciliados.

Pliegues laterales

Raramente se observan en la madurez pliegues transversales a lo largo del envés. Estos pliegues aparecen de forma irregular y más llamativa en los 2/3 basales de la hoja. Son característicos en *A. corrugatifolia* (fig. 58-2).

[NOTA: Frecuentemente se encuentran en varias especies de *Aragoa* formaciones fúngicas que corresponden a cuerpos fructíferos de Ascomicetos/Pyrenomicetos. Éstos aparecen como pequeñas esferas negras en ambas superficies de la hoja, de 0,2-0,8 mm, sésiles o a veces comprimidas, y que pueden relacionarse a primera vista con las punteaduras. Se observan con alguna frecuencia cuerpos fructíferos en la oquedad de algunas punteaduras.]

8. INFLORESCENCIAS

Las flores son generalmente axilares y se disponen de 1-3 en la axila de una hoja o bráctea foliácea. Suelen presentarse de forma abundante en la zona subterminal de las ramas jóvenes y más raramente en ramas primarias o ápices de los ejes principales (fig. 14). A menudo las flores aparecen en forma verticilada, por la presencia de varias brácteas fértiles más o menos al mismo nivel (fig. 62B). Cada bráctea floral recubre al menos parcialmente a dos nuevas hojas o brácteas internas—que en una anterior contribución (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991) interpretamos como bractéolas—. De la axila de cada bráctea interna parte una flor (fig. 15). Estas brácteas son lanceoladas o triangulares, raramente lineares, por lo general de menor tamaño que las hojas, de $2,5-7 \times 0,5-1,2$ mm.

Variantes

A) En algunas especies (*A. lucidula*, *A. kogiorum*, *A. corrugatifolia*) se observa que generalmente una sola de las brácteas internas porta flor; la otra bráctea “estéril” en algunos táxones presenta en su axila una especie de yema diminuta, la que a su vez origina una rámula lateral, con frecuencia fácil de observar (*A. kogiorum*) (fig. 15D-F). Teniendo en cuenta que en otras especies se presenta una flor en lugar de la yema, ésta provendría de un botón floral escasamente desarrollado. Interpretamos este fenómeno como un tipo de proliferación al originarse un eje vegetativo a partir de un eje floral (FONT QUER, 1985; WEBERLING, 1989).

B) La situación más frecuente es que cada bráctea interna porte una flor; en este caso, una suele desarrollarse ligeramente antes que la otra. En algunos casos se observan en posición central 1-2 piezas diminutas adicionales (brácteas internas) de consistencia foliácea (fig. 15A-C).

C) Un caso poco frecuente, y guardamos ciertas dudas sobre la claridad de la observación (en *A. cundinamarcensis*), es la presencia de una flor central y dos laterales (secundarias), cada una con su bráctea interna.

En los casos A y B, el origen de esta disposición axilar, no fasciculada, podría interpretarse como procedente de un tipo de inflorescencia racemosa contraída (típica en la tribu *Veroniceae*) (fig. 29). Dada la secuencia de aparición de las flores en el caso C, aparentemente se acercaría más al tipo cimoso.

9. PEDICELO FLORAL

El pedicelo floral puede ser desde inconspicuo hasta de más de 15 mm de longitud, ligeramente más largo en el fruto que en la flor, cilíndrico, de menos de 1 mm de grosor, con o sin indumento algodonoso. En la tabla adjunta se observa la segregación de algunos grupos de especies según la longitud del pedicelo floral.

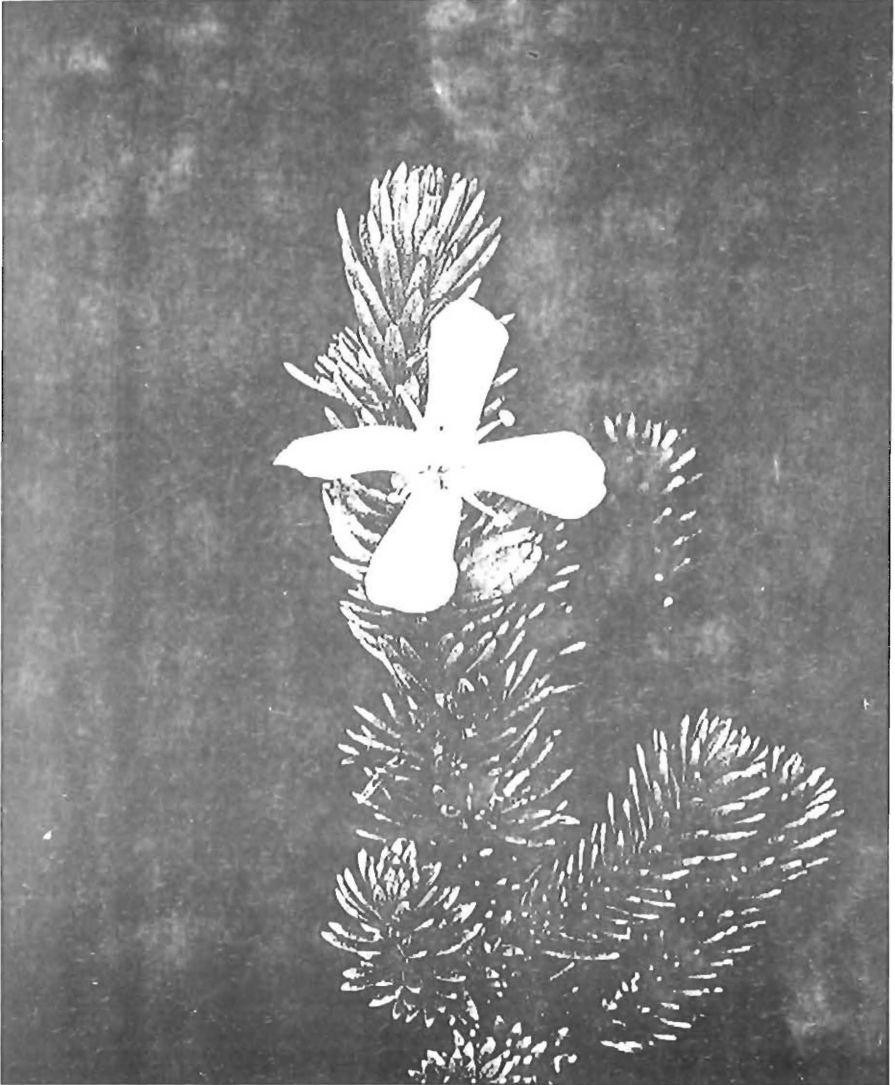


Figura 14.—Rama florífera de *Aragoa abietina* mostrando la disposición de las flores, así como la de los lóbulos de la corola y estambres en la antesis. (Foto: S. Castroviejo.)

Los pedicelos muy cortos caracterizan a la sección *Ciliatae* y al grupo *cupressina* de la sección *Aragoa*. Pedicelos cortos o de hasta 5-6 mm son habituales en los grupos *abietina* y *lycopodioides*. Pedicelos muy largos (de más de 8 mm) se presentan únicamente en *A. perez-arbelaeziana*.

Generalmente el pedicelo es erecto u oblicuo; solo en la especie *A. perez-arbelaeziana* es recurvado y la flor péndula.

10. FLOR

Las flores en *Aragoa* son hermafroditas, protándricas y actinomorfas. La corola actinomorfa se interpreta en la familia *Scrophulariaceae* (ej.: *Verbascum*; ROBERT-

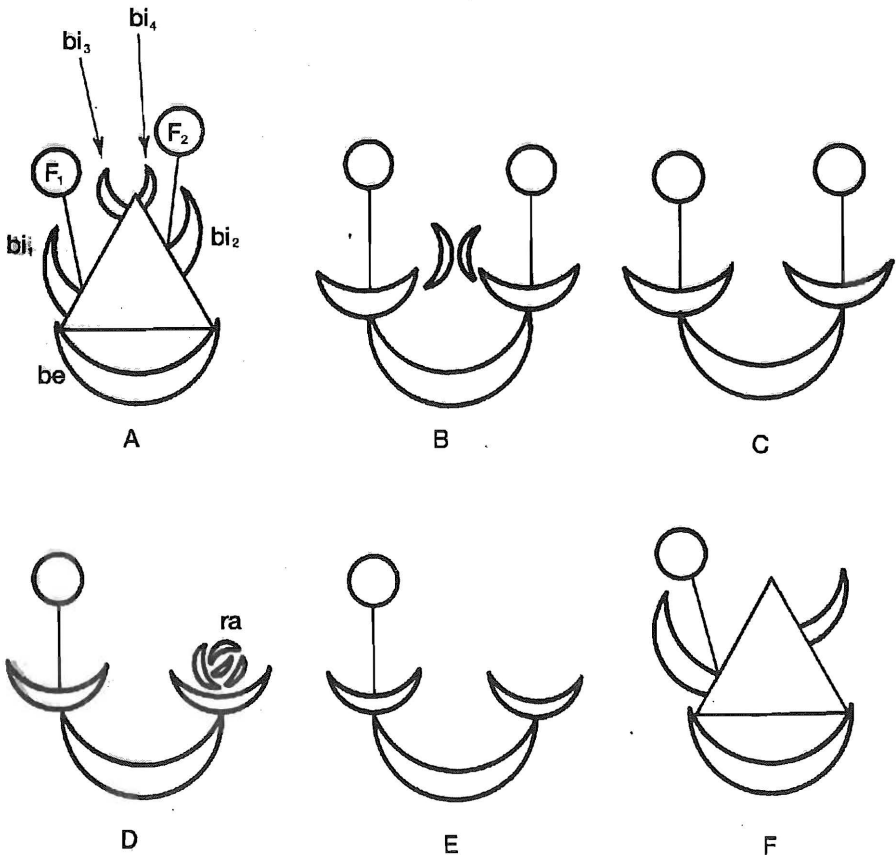


Figura 15.—Representación esquemática de los diferentes tipos de disposición de flores y brácteas en los ejes en el género *Aragoa*: A, B, *A. cundinamarcensis*, dos flores fértiles con sus brácteas internas y dos brácteas adicionales; C, *A. cupressina*, dos flores y dos brácteas internas; D, *A. kogiorum*, una flor y una pequeña yema en la segunda bráctea interna; E, F, *A. lucidula*, una sola de las brácteas con flor (be = bráctea externa; bi = bráctea interna; F = flor; ra = yema que origina rama).

sentan la costa media resaltada en toda su longitud (carenados). La consistencia es generalmente subcoriácea, con dos zonas marginales (1/3-1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-escariosas y por lo común translúcidas. La anchura del margen escarioso varía algo de unas especies a otras, pero generalmente no puede considerarse un claro carácter taxonómico como en algunos otros géneros de la familia (*Scrophularia*) (ORTEGA OLIVENCIA & DEVESA, 1993).

Presentan indumento algodonoso marginal, en mayor o menor grado según las especies; este indumento es más notorio (un fascículo) en el ápice. Escasas especies, entre las que se hallan *A. perez-arbelaeziana* y *A. lucidula* subsp. *lanata*, presentan indumento conspicuo también en toda la superficie externa del cáliz.

Corola

La corola es gamopétala, con el tubo rematado en 4 lóbulos.

Prefloración

Imbricada, ascendente. De los 4 lóbulos de la corola, el más externo que se interpreta como resultante de la soldadura de los dos lóbulos inferiores, frecuentemente es el más próximo al eje del que parte la flor (fig. 16). Hasta que fue aclarado por BENTHAM (1846), la prefloración de la corola fue descrita como "convoluta" (D. DON, 1835) y fue un argumento de peso para separar *Aragoa* en una familia independiente. La presencia de 4 lóbulos en la corola es considerada en gamopétalas pentámeras (ENDRESS, 1987) y en la tribu *Veroniceae* (HONG, 1984) como un carácter derivado o evolucionado.

Forma

Las corolas varían dentro del género desde largamente tubulosas a rotáceas (fig. 17).

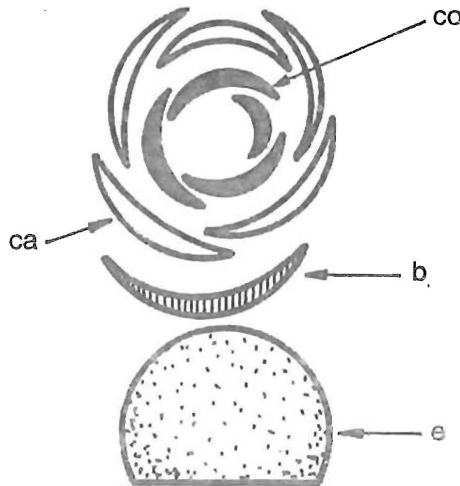
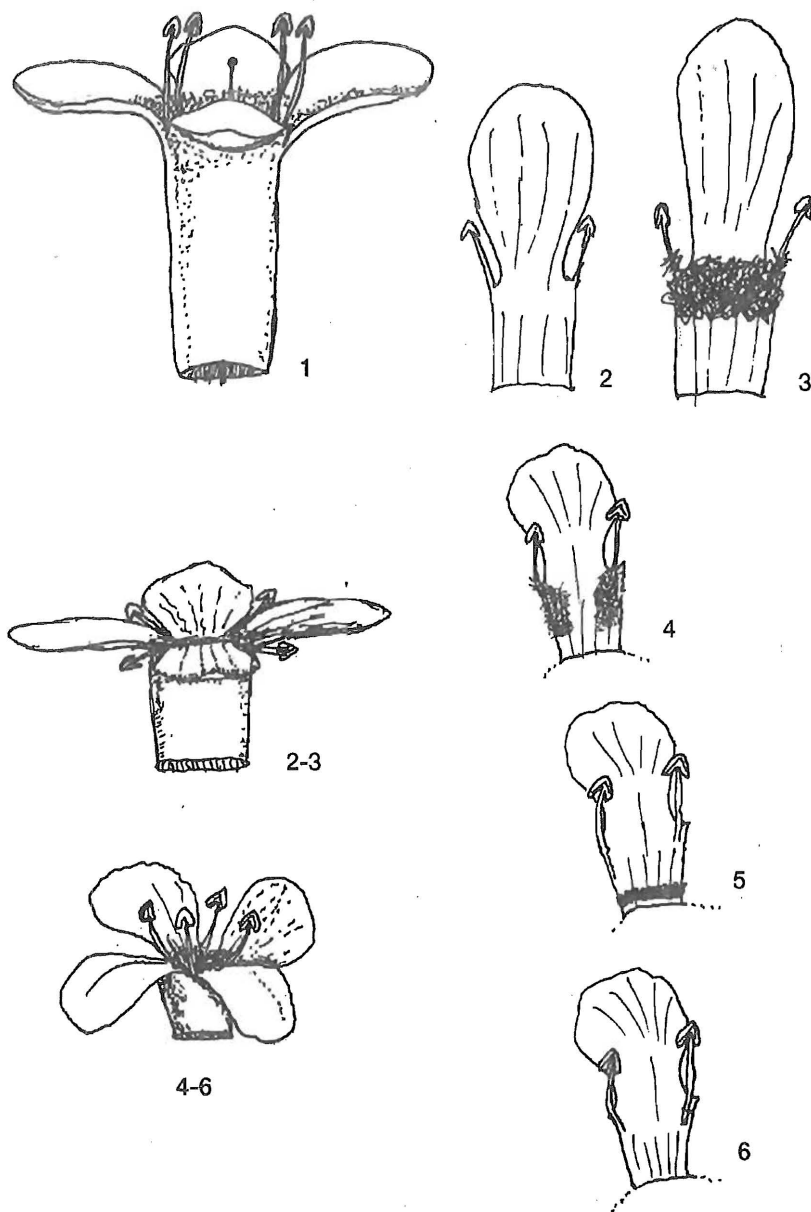


Figura 16.—Diagrama de la prefloración en el cáliz y la corola en *Aragoa* (e = eje florífero; b = bráctea interna; ca = cáliz; co = corola).



JLF

Figura 17.—Tipos de corolas en *Aragoa*: 1, largamente tubular-campanulada (*A. perez-arbelaeziana*); 2, 3, subrotáceas de tubo cilíndrico, glabras como en *A. occidentalis* (2) o pelosas en la garganta como en *A. cupressina* (3); 4-6, rotáceas de tubo gradualmente ensanchado, pelosas en cuatro bandas en la zona media del tubo como en *A. kogiorum* (4), con un anillo basal de pelos como en *A. lucidula* (5) o glabras como en *A. parviflora* (6).

Tubo. Suele ser cilíndrico en la mayoría de las especies. En *A. parviflora* y otras especies de flores pequeñas el tubo es corto y gradualmente ensanchado desde la base hasta la garganta.

Lóbulos. El número natural de lóbulos en la corola es 4. Ocasionalmente pueden observarse flores con 5-6 lóbulos. La forma de los lóbulos puede variar desde anchamente obovados hasta estrechamente espatulados. La posición más frecuente de los lóbulos con respecto al tubo de la corola es la patente. Flores con 5-6 lóbulos han sido observadas esporádicamente en las especies: *A. cupressina*, *A. abietina* y *A. lucidula*.

En *Aragoa*, y de acuerdo con lo indicado por ENDRESS (1992) en general para todo el orden *Scrophulariales*, el incremento (muy raro) en el número de estambres está íntimamente ligado al incremento del número de lóbulos de la corola. Los fenómenos de peloría en *Scrophulariaceae* deben ser interpretados como mutaciones casuales y no como formas atávicas de ancestros con marcada simetría radial (SUTTON, 1987, 1988; ENDRESS, 1992).

Tamaño

Varía entre 7-12(-24) mm de longitud y tiene interés taxonómico. Tubo de 1,5-7(-17) mm de longitud. Lóbulos de $3-9 \times 2,5-7$ mm.

La relación longitud de tubo/lóbulos en la corola puede variar desde 1,5-2/1 hasta 0,4-0,9/1. Este aspecto es muy significativo en biología floral y en la delimitación de algunos géneros o grupos de géneros en *Scrophulariaceae* (HONG, 1984; BOLLIGER & MOLAU, 1992; BARRINGER, 1993), y es asimismo importante en el caso de *Aragoa*, para la separación de grupos de especies. Se pueden establecer con orden práctico tres grupos:

a) Corolas (tubo + lóbulos) MUY GRANDES: de más de 18 mm, solo en el subgénero *Luteoaragoa* (*A. perez-arbelaeziana*).

b) Corolas GRANDES: de más de 9 mm de longitud. En este grupo se incluyen: las cuatro especies del grupo *abietina*, *A. cupressina* y *A. cleefii* del grupo *cupressina* y cuatro de las siete especies del grupo *lycopodioides*.

c) Corolas PEQUEÑAS: de hasta 8-8,5 mm, incluye la sección *Ciliatae* y tres especies del grupo *lycopodioides*.

Color

Tiene interés taxonómico, y puede ser amarillo vivo (una especie) o blanco níveo (la mayoría). Solamente en *A. lucidula* y en *A. kogiorum*, ambas de la sección *Ciliatae*, el tubo o toda la corola es frecuentemente de color crema, ligeramente amarillento.

Indumento

Aunque ya se comentó algo de los tipos y distribución del indumento de la corola al hablar del mismo —refiriéndolo a lo publicado por RAMAN (1989)— al inicio de este capítulo de morfología, añadiremos aquí algunos comentarios.

El indumento puede ubicarse en distintas partes de la corola, dependiendo de las especies:

TABLA 6

TIPOS DE COROLAS EN LAS ESPECIES DEL GÉNERO *ARAGOA* CON RESPECTO A FORMA, TAMAÑO E INDUMENTO

Especies	Tipos de corolas					
	1	2	3	4	5	6
Subg. <i>Luteoaragoa</i>						
<i>A. perez-arbelaeziana</i>	+	-	-	-	-	-
Subg. <i>Aragoa</i>						
Secc. <i>Ciliatae</i>						
<i>A. kogiorum</i> subsp. <i>kogiorum</i>	-	-	-	+	-	-
<i>A. kogiorum</i> subsp. <i>sevillae</i>	-	-	-	+	-	-
<i>A. lucidula</i> subsp. <i>lucidula</i>	-	-	-	-	+	-
<i>A. lucidula</i> subsp. <i>lanata</i>	-	-	-	-	+	-
<i>A. funckii</i>	-	-	-	-	-	+
Secc. <i>Aragoa</i>						
gr. <i>cupressina</i>						
<i>A. cupressina</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. cleefii</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. romeroi</i>	-	-	-	+	-	-
<i>A. castroviejoii</i>	-	-	-	-	-	+
gr. <i>abietina</i>						
<i>A. dugandii</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. abietina</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. corrugatifolia</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. occidentalis</i> subsp. <i>occid.</i>	-	-	+	-	-	-
<i>A. occident.</i> subsp. <i>refracta</i>	-	-	+	-	-	-
gr. <i>lycopodioides</i>						
<i>A. cundinamarcensis</i>	-	-	(+)	-	-	+
<i>A. parviflora</i>	-	-	-	-	-	+
<i>A. abscondita</i>	-	-	-	-	-	+
<i>A. lycopodioides</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. picachensis</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. hammenii</i>	-	+	-	-	-	-
<i>A. tamana</i>	-	+	-	-	-	-

- a) A nivel de la garganta.
 b) En la zona media y superior interna del tubo
 c) En un anillo en la base del tubo de la corola
 d) En el tercio medio y basal de la cara interna de los lóbulos.
 e) En los márgenes distales de los lóbulos.
 f) En toda la cara externa de la corola.

En la ubicación tipo "d" se presentan siempre pelos de tipo glandular septado. En el tipo "f" pueden ser o bien glándulas sésiles (en varias especies) o bien pelos septados en *A. kogiorum* subsp. *sevillae*.

Se han considerado seis tipos de acuerdo con la forma, tamaño y distribución del indumento en la corola: tipo 1, corolas largamente tubular-campanuladas (figura 17-1); tipo 2, corolas grandes, subrotáceas, densamente pelosas en la garganta (fig. 17-3); tipo 3, corolas grandes, subrotáceas, glabras en la garganta (fig. 17-4); tipo 4, corolas pequeñas, rotáceas, con indumento en la zona media y superior del tubo (fig. 17-4); tipo 5, corolas pequeñas, rotáceas, con un anillo de pelos en la base del tubo (fig. 17-5); tipo 6, corolas pequeñas, rotáceas, glabras (fig. 17-6).

Disco hipógino (nectarífero)

El género *Aragoa* presenta disco hipógino nectarífero generalmente anular, plano o ligeramente ondulado en los márgenes. Sus dimensiones oscilan entre 1-3,5(-4) mm de diámetro y hasta 2 mm de grosor (alto). En general se encuentran ligeras diferencias entre algunos grupos de especies y no se le ha dado especial significación o utilidad taxonómica a las dimensiones del disco. En vivo es subcarnoso y de color verdoso amarillento, tornándose pardo y coriáceo en el fruto. La función de este disco es la producción de néctar, en la base del tubo de la corola.

Androcèo

El número natural de estambres en el género *Aragoa* es de cuatro. Son alternipétalos, iguales o muy levemente subiguales, y están insertos en la parte superior del tubo de la corola.

Filamentos

Generalmente lineares, filiformes, a menudo comprimidos o aplanados. En algunas especies, como por ejemplo *A. hammenii*, se presenta un ensanchamiento en el tercio basal del filamento. Su tamaño puede variar de 1-5 mm de longitud.

En todas las especies son de color blanco, a excepción de *A. perez-arbelaeziana*, de filamentos amarillos. En cuanto al indumento pueden ser glabros o piloso-algodonosos en la mitad o tercio distal.

Anteras

Son amarillas o ligeramente pardo-amarillentas, dorsifijas, de 0,7-1,8 mm de longitud. Presentan dos tecas confluyentes, en forma de herradura.

Dehiscencia: una sola línea continua de dehiscencia que recorre la antera longitudinalmente en la cara interna (introrsas). Las anteras expandidas después de la dehiscencia son circulares o subcirculares.

No hay una relación directa entre el tamaño de la flor y el tamaño de las anteras; así, en *A. lucidula*, de flores muy pequeñas, se presentan anteras relativamente grandes (de hasta 1,8 mm).

Dos posibles disposiciones del androcceo en la antesis: a) En algunos casos en posición erecta con respecto al tubo: p. ej., *A. cundinamarcensis* y *A. perez-arbelaeziana*. b) Frecuentemente en ángulo de 90° con respecto al tubo: p. ej., *A. cleefii* y *A. cupressina*.

El fenómeno de la fusión de tecas, presente en *Aragoa*, es muy frecuente en otros géneros de *Scrophulariaceae*, *Bignoniaceae* y *Gesneriaceae* en el orden *Scrophulariales* (WEBERLING, 1989).

Gineceo

Pístil de dos carpelos, bilocular, de 1-2 mm de longitud, oval o cónico, glabro.

Septo placentario

La placentación es axial. El septo placentario une los márgenes de las dos hojas carpelares y tiene la anchura del ovario, ya que no hay aplastamiento lateral. Generalmente es carnoso, comprimido, triangular o anchamente lanceolado, ocasionalmente bifido en la parte superior, glabro en todas sus partes (fig. 18C, centro). Presenta cuatro, o menos frecuentemente hasta ocho óvulos por lóculo; éstos se disponen en dos series más o menos paralelas, una a cada lado de la zona media del septo.

A diferencia de lo que ocurre en el género *Hebe*, en que las hojas carpelares se prolongan en sus márgenes desde la zona de confluencia con la hoja contigua hacia

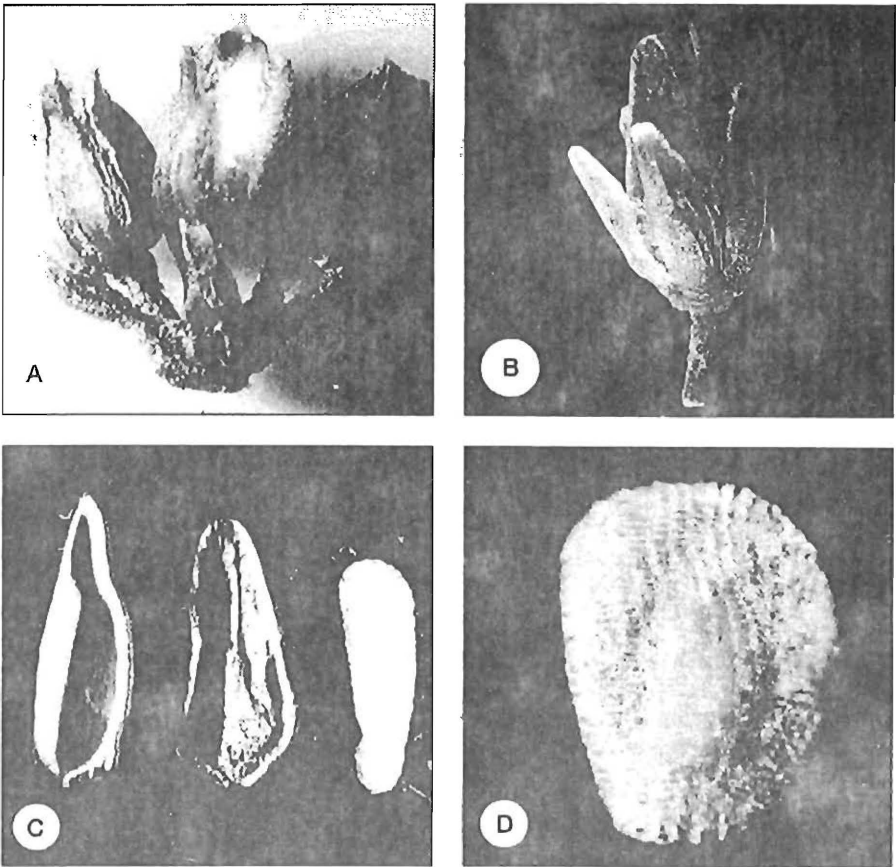


Figura 18.—A, B, frutos jóvenes agrupados en la axila de brácteas ($\times 6$) (A) y fruto maduro parcialmente abierto ($\times 10$) (B) de *Aragoa cundinamarcensis*; C, valva, septo placentario (seco) y semilla (de izquierda a derecha) de la misma especie ($\times 12$); D, semilla de *A. abietina* ($\times 25$).

el eje del ovario (se cierran parcialmente cada una por separado), en *Aragoa* el septo llega claramente hasta los márgenes del ovario y la hojas carpelares (totalmente abiertas) rompen limpiamente en la zona de confluencia de las mismas (margen externo del ovario).

Estilo

Filiforme, por lo general blanquecino en el comienzo de la antesis y corto (proterandria) y más largo [de 2-7(-20) mm según las especies] al final de la floración, una vez liberado el polen de las anteras. En relación a la variabilidad de la longitud del estilo en algunas especies: ver parte de biología floral.

Estigma

Capitado o subcapitado, glabro en todas sus partes, superficie formada por papilas romas.

11. FRUTO

El fruto es una cápsula bilocular con dehiscencia septicida y loculicida de la que resultan cuatro valvas iguales o subiguales y un septo placentario aplastado dorsiventralmente. Estas cinco piezas, después de la dehiscencia, permanecen únicamente soldadas por su parte basal al tálamo, en el centro del disco nectarífero (fig. 18A-C). En la planta viva es generalmente de color verde pálido y se torna pardo en la madurez. Puede variar en tamaño entre (2,2-)3,5-7 mm de longitud y (2-)2,8-5 mm de anchura. Las cápsulas más pequeñas son las de *A. lucidula*, y las más grandes, las de *A. abietina* y *A. dugandii*. Pueden ser cónicas, ovadas o elipsoides; agudas, subobtusas u obtusas en el ápice. Generalmente conservan cierto tiempo el estilo, que suele faltar en la madurez. En todas las especies se presentan cápsulas glabras y generalmente brillantes en la cara externa.

Valvas

Lanceoladas o, en algunas especies, como *A. cundinamarcensis*, estrechamente lanceoladas, coriáceas, de 2,5-6 × 1,5-3 mm, gruesas de hasta 0,5 mm, curvadas hacia el interior en ambos extremos (fig. 18C, izquierda).

Según la anatomía-histología del fruto, *Aragoa* fue relacionada (WEBERBAUER, 1901) con *Campylanthus* (*Digitaleae*) y *Russellia* (*Russellieae*) más estrechamente que con otros miembros de la tribu *Veroniceae*.

Septo placentario

En el fruto (seco) es ovado o lanceolado, comprimido, a menudo con surco medio longitudinal visible. Su tamaño oscila entre 1,5-4,5 × 1,5-3 mm.

12. SEMILLAS

Número: 2-4(-8) por lóculo.

Disposición: Se insertan al septo placentario en posición dorsiventral, muy apretadas unas contra otras y solapándose parcialmente en los márgenes alados.

Forma y tamaño: Son discoideas o sublanceoladas, generalmente lenticulares, ligeramente convexas en la cara ventral (hilo) y convexas en la dorsal; de 1,5-4,5 × 1,5-2,8 mm, las más grandes se encuentran en especies del grupo *tycopodioides*.

Retículo

Presentan ala marginal generalmente ancha, blanquecina, finamente reticulada. El retículo se dispone siguiendo 8-15 surcos longitudinales en el dorso y 20-40 surcos radiales en la cara ventral. Las bandas y surcos longitudinales están formados por un entramado de cordones fibrosos de 6-20 micrómetros de anchura, que forman una estructura en malla (retículo). Hay poca variación en grosor de los cordones en las distintas especies, salvo en el caso de *A. lucidula*, en que regularmente son gruesos –de 16-20 micrómetros–. El retículo o malla por lo general presenta las paredes cerradas por un tenue tabique; no obstante, en algunas especies como *A. cleefii* y *A. occidentalis*, faltan parcialmente los tabiques o presentan una gruesa perforación en posición central (figs. 18, 19, 20, 21).

Celdillas

Aunque no se posee información de todas las especies, al menos en las que se dispuso de semilla, se observó cierta constancia dentro de cada especie en la forma y tamaño de las celdillas, midiendo siempre en la misma zona de la semilla madura.

La forma de las celdillas en la zona submarginal de la cara dorsal de la semilla generalmente es de tipo rectangular o estrechamente hexagonal/pentagonal; en algunas especies como *A. dugandii* y *A. cundinamarcensis* las unidades del retículo son cuadradas, rómbicas o cortamente rectangulares (figs. 20, 21). El tamaño de las celdillas puede variar desde 60-80 × 80 micrómetros, en *A. dugandii*, hasta 120-190 × 50-60, en *A. cundinamarcensis*, o 140-180 × 25-35, en *A. occidentalis* subsp. *occidentalis*. En general se observa que en especies de los grupos *abietina* y *lycopodioides* las celdillas son de ángulos rectos (cuadrados y rectángulos), mientras que en las especies de *Luteoaragoa*, *Ciliatae* y grupo *cupressina* se observa una tendencia a formas poligonales de ángulos más abiertos (hexágonos, pentágonos). La profundidad del retículo es mayor en *A. dugandii* y *A. cundinamarcensis* y escasa en *A. lucidula* subsp. *lucidula* y *A. cleefii* (figs. 20, 21). En este aspecto se relacionan respectivamente los grupos *abietina* y *lycopodioides* en el primer caso, y la sección *Ciliatae* y el grupo *cupressina*, en el segundo, acercamiento observado también en otros caracteres (ramificación, disposición de las hojas en el eje, tipo de sección foliar, longitud del pedicelo floral, etc.).

Dentro de la familia *Scrophulariaceae*, la estructura en malla se encuentra en varios géneros de las tribus *Gerardieae* y *Euphrasieae* (FALCAO ICHASO, 1980; MOLAU, 1990). En la tribu *Veroniceae* (THIERET, 1955; HONG, 1984) hay semillas lenticulares en *Hebe*, *Synthyris*, etc., pero sin el enrejado característico de la testa de *Aragoa*, género al que Thieret considera en un grupo morfológico independiente dentro la tribu *Veroniceae*. Por otra parte, en géneros como *Kashmiria* y *Wulfenia* se presentan semillas de tipo alveolado-reticulado, pero escasamente comprimidas dorsiventralmente.

La anchura del ala tiene interés taxonómico, y puede correlacionarse generalmente con otros caracteres, para la separación de grupos de especies (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991). En las especies del grupo *cupressina*, el ala es estrecha –más estrecha que la parte carnosa central– (fig. 19B). En el grupo *abietina* las semillas presentan ala ancha –tan ancha o más que la parte carnosa central– (fig. 19A). En el grupo *lycopodioides*, el ala de la semilla es por lo general claramente más ancha que la parte carnosa (figs. 18C, 19C).

La semilla desprovista de ala es elíptica o subesférica, marrón-amarillenta, de $1-2 \times 0,8-1,5$ mm.

En su morfología y características aerodinámicas externas (en relación con el tipo de dispersión) recuerdan a las semillas "Dyckia Type" indicadas en bromeliáceas (VARADARAJAN & GILMARTIN, 1988).

13. ANATOMÍA DE LA MADERA

La familia *Scrophulariaceae* representa una línea típicamente herbácea dentro del orden *Scrophulariales* (CRONQUIST, 1981, 1988; BRUMMIT, 1992). Solo unos

TABLA 7

DIMENSIONES DE LA CÁPSULA Y SEMILLA EN LAS ESPECIES DEL GÉNERO *ARAGOA*

Táxones	Cápsulas		Semillas	
	Longitud	Anchura	Longitud	Anchura
Subg. <i>Luteoaragoa</i>				
<i>A. perez-arbelaeziana</i>	5,5-6	3,5	2-3	1,5
Subg. <i>Aragoa</i>				
Secc. <i>Ciliatae</i>				
<i>A. kogiorum</i> subsp. <i>kog.</i>	3,4-4,2	2,3-2,4	1,8-2	1-1,1
<i>A. kog.</i> subsp. <i>sevillae</i>	3,4-4,2	2,3-2,4	2,5-3	1,5-2
<i>A. lucidula</i> subsp. <i>luc.</i>	2,6-3,8	2-2,4	1,5-1,7	1,2
<i>A. luc.</i> subsp. <i>lanata</i>	2,2-3,5	2,5-3	—	—
<i>A. funckii</i>	—	—	—	—
Secc. <i>Aragoa</i>				
gr. <i>cupressina</i>				
<i>A. cupressina</i>	3,5-4	2	2,2-2,5	1,5-2
<i>A. cleefii</i>	4,8-5,5	2	2-2,4	1,3-1,6
<i>A. romeroi</i>	3,5-3,8	2,4-2,6	2	1,2
<i>A. castroviejoii</i>	4	2,5(?)	2,4	1,6
gr. <i>abietina</i>				
<i>A. dugandii</i>	5,6-6,4	3,6-4	2,9-3,5	2-2,5
<i>A. abietina</i>	5,2-6,3	3,5	2,8-3,5	2-2,5
<i>A. corrugatifolia</i>	5,2-6	3	2,2-3	1,8-2
<i>A. occidentalis</i> subsp. <i>occ.</i>	5-6	3	2,6-3	1,7-3
<i>A. occid.</i> subsp. <i>refracta</i>	—	—	—	—
gr. <i>lycopodioides</i>				
<i>A. cundinamarcensis</i>	5-6,2	2,8-3	3-4,2	1,8-2
<i>A. parviflora</i>	4,8-5	2,5	2,1-2,7	1,5-1,7
<i>A. abscondita</i>	3,3-4,7	1,7-2,2	3-3,5	1,3-1,5
<i>A. lycopodioides</i>	5-6	3,5-3,9	3,6-4,5	2
<i>A. picachensis</i>	5,2-5,7	3-3,5	2,5-3,2	2-2,5
<i>A. hammenii</i>	4,8-5	2,8-3	—	—
<i>A. tamana</i>	4-4,8	2,2(?)	2,5-2,8	1,6-2

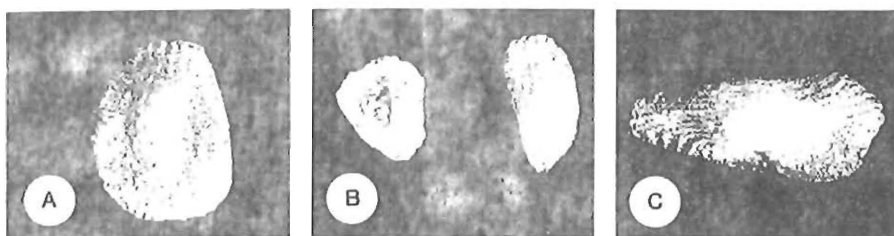


Figura 19.—Semillas fotografiadas en la lupa binocular: A, de *Aragoa abietina*; B, de *A. cleefii*; C, de *A. cundinamarcensis*. A, C ($\times 22$); B ($\times 17$).

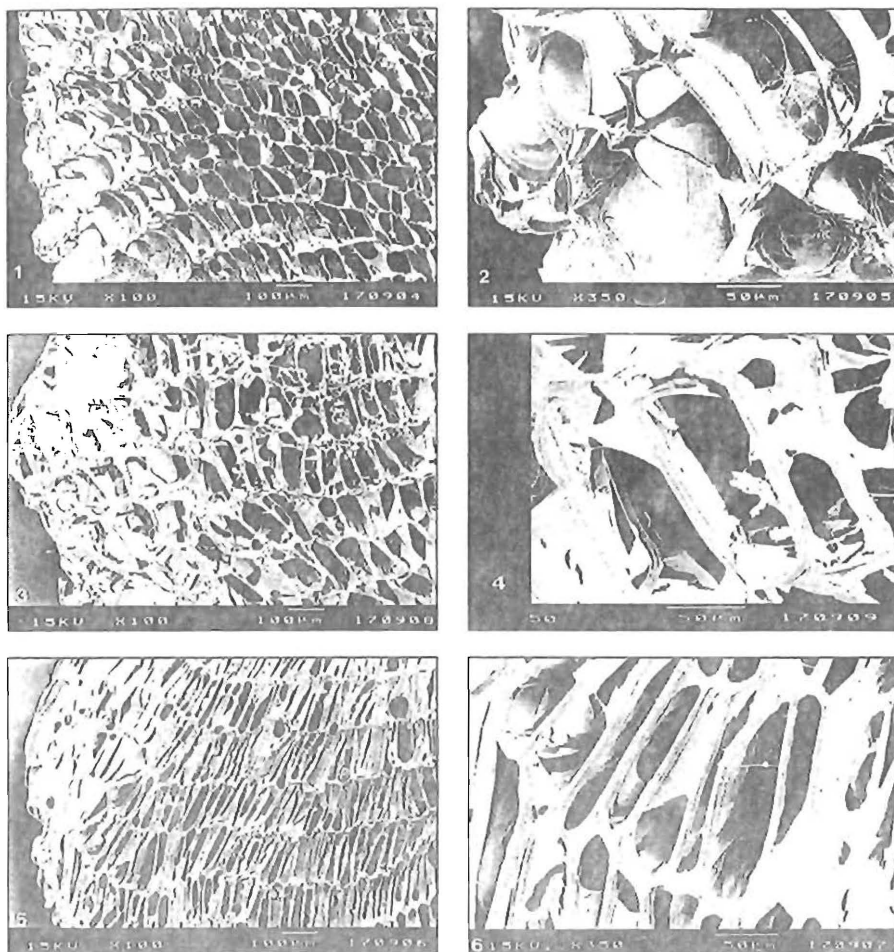


Figura 20.—Semillas del género *Aragoa* vistas al MEB, todas fotografiadas en la cara dorsal: 1, 2, *Aragoa dugandii* (Cuatrecasas & Jaramillo 28735); 3, 4, *A. cundinamarcensis* (Fernández Alonso & Castillo 10531); 5, 6, *A. occidentalis* subsp. *occidentalis* (Roldán & al. 328).

pocos géneros con porte de arbolillos, arbustos o hemiepífitos leñosos, constituyen una excepción en la familia; este es el caso de *Aragoa*, *Detzneria*, *Gibsoniothamnus*, *Hebe*, *Monttea*, *Paulownia* y *Wightia*. Varios de ellos han sido o son en la actualidad de dudosa ubicación taxonómica (CAMPBELL, 1930; WILLIAMS, 1970; GENTRY, 1971; ARMSTRONG, 1985; ROSSOW, 1985).

Todas las especies del género *Aragoa* son leñosas. La mayoría son arbustos o arbolillos ramosos de 0,5-2,5 m de altura y solo tres especies dentro de las conocidas, *A. perez-arbelaeziana*, *A. lucidula* y *A. cundinamarcensis*, cuentan con individuos de 3,5-6(-8) m de altura y troncos basales de hasta 15-25(-35) cm de diámetro. El estudio de la anatomía del leño de *A. perez-arbelaeziana* (MENNEGA, 1975), en

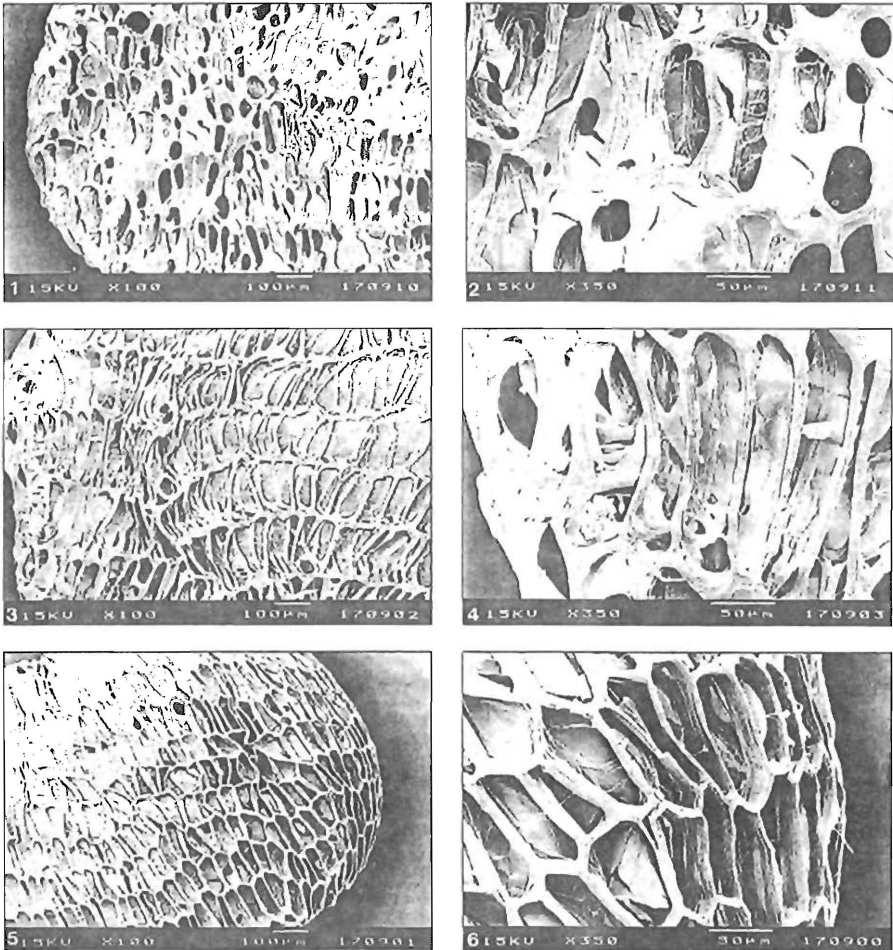


Figura 21.—Semillas del género *Aragoa* vistas al MEB, todas fotografiadas en la cara dorsal: 1, 2, *Aragoa perez-arbelaeziana* (Cleef 1729); 3, 4, *A. cleefii* (Yepes-Agrede 3305); 5, 6, *A. lucidula* subsp. *lucidula* (López-Palacios 2554).

una muestra (tronco) de varios centímetros de grosor, así como el estudio de varias muestras de ramas de 4-8 mm de diámetro correspondientes a cinco especies del género, arrojaron resultados novedosos al encontrarse que este tipo de leño carecía totalmente de radios y de parénquima xilemático. Otra particularidad es que en los anillos de crecimiento (en sección) no se aprecia diferencia entre los vasos y las fibras, ya que tienen prácticamente el mismo grosor.

Los vasos en sección longitudinal son reconocibles por la presencia de perforaciones simples, con engrosamientos espirales y escasas punteaduras simples. Por su parte, en las fibras traqueidas faltan los engrosamientos espirales y se aprecian numerosas punteaduras engrosadas en las paredes radiales y tangenciales. El diámetro de los vasos y fibras varía, en las cinco especies estudiadas por MENNEGA (1975), entre 16-24 micrómetros. La longitud de las células de los vasos es de 260(-185-370) micrómetros, y la de las fibras traqueidas, de 310(-220-450) micrómetros.

En la literatura ya se había mencionado ausencia de radios xilemáticos en otros géneros, todos de la subfamilia *Rhinanthoideae*, como *Veronica*, *Digitalis* y *Capraria*. Si bien, según el tratamiento de WETSSTEIN (1897), todos ellos quedaban incluidos en la tribu *Digitaleae*; de acuerdo con los tratamientos más recientes (PENNEL, 1935), *Capraria* se incluye en la tribu *Gratiroleae*, y *Digitalis*, en *Digitaleae*. Mientras la anatomía de algunas especies leñosas de *Digitalis* y *Hebe* presentan una estructura bastante similar a la de *Aragoa* (en *Hebe*, sin radios, y en *Digitalis*, radios de solo 1-2 células de espesor y vasos difícilmente distinguibles de las fibras más pequeñas), en *Capraria* la estructura es la habitual en la familia *Scrophulariaceae*, con radios y parénquima marginal y los vasos con pequeñas punteaduras engrosadas y sin engrosamientos espirales.

Más recientemente, MICHENER (1983) encontró también eliminación de radios de xilema en un género de la tribu *Gratiroleae* (*Mimulus* sect. *Diplacus*), y explicó que en este caso la eliminación se da por el ensanchamiento de los radios iniciales. La reducción pronunciada o la ausencia de radios xilemáticos se dan con frecuencia en plantas achaparradas o modificadas morfológicamente en su hábito por condiciones ambientales adversas. Esta condición se ha observado en géneros de diversas familias no relacionadas filogenéticamente (BARGHOORN, 1940; 1941). En el género *Aragoa* se cumplen los factores indicados anteriormente en cuanto a forma de vida y hábitat. Según BARGHOORN (1941) y MENNEGA (1975), la ausencia de radios xilemáticos se considera como una condición anatómica muy especializada, que se ha alcanzado independientemente en muy diversas familias.

Por último, CARLQUIST (1992) sugiere que la ausencia de radios xilemáticos en elementos leñosos dentro de grupos eminentemente herbáceos evidencian un ancestro herbáceo. Según esto, *Aragoa* provendría de un ancestro herbáceo, paralelamente a lo indicado sobre el género *Hebe*, el cual procedería de *Veronica* o de un ancestro cercano a *Veronica*.

14. POLEN

El estudio del polen del género *Aragoa* surge en relación con los estudios paleoecológicos y paleoclimáticos iniciados en la década de los cincuenta en la

Cordillera Oriental Colombiana (VAN DER HAMMEN & GONZÁLEZ, 1960, 1963). En estas fechas se delimita un tipo polínico (*Aragoa type*) que aparece con frecuencia en las secuencias estratigráficas de las zonas altas de la Cordillera Oriental y que corresponde al polen observado en muestras de referencia de uno de los arbustos componentes del subpáramo en la actualidad: el género *Aragoa*. En relación con lo anterior, y dado que a lo largo de los diferentes páramos de Colombia se encontraban diversas especies, se inició la descripción del polen en todo el género (BARRIENTOS, 1964). Este trabajo –informe inédito– da cuenta de que la resolución de la microscopía óptica no suministraba diferencias relevantes ni en tamaño ni en morfología entre las ocho especies estudiadas. Cabe destacar que buena parte de las muestras estudiadas fueron tomadas de los especímenes tipo. La colección de muestras fue almacenada en su día en el Servicio Geológico Nacional de Bogotá y corresponden a las especies *A. kogiorum*, *A. lucidula*, *A. occidentalis*, *A. dugandii*, *A. kogiorum* subsp. *sevillae* (Romero 7125), *A. romeroi* (Romero 7543) y *A. tamana* (sub. *A. lycopodioides*).

Resumiendo lo indicado en este informe se concluye que los granos de polen de *Aragoa* son muy similares en todas las especies estudiadas: Granos redondos, tricolpados, amarillos (en fresco); de 32,6-44,4 μm de diámetro máximo (ecuatorial) y 29,4-42 μm de diámetro mínimo (polar). En *A. kogiorum* es ligeramente mayor (hasta 54,6 \times 42 μm).

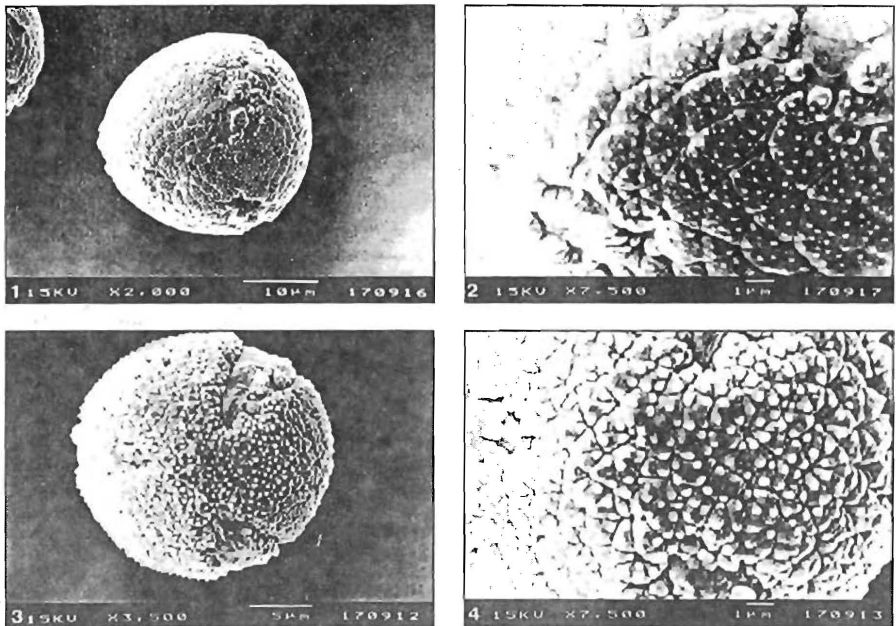


Figura 22.—Morfología polínica en el género *Aragoa*: 1, 2, *A. cupressina* (Fernández Alonso, 5127), visión polar (1) y detalle de la ornamentación de la ectexina (2); 3, 4, *A. lucidula* subsp. *lucidula* (Cuatrecasas 28077), visión polar (3) y detalle de la ornamentación de la ectexina (4).

Exina de 2,8 μm de grosor en todas las especies. La morfología externa de la exina: foveólas (c. 1 micra), unidas por canales que salen de cada foveóla (parece cubierta por una red formada por pequeños triángulos en cuyos vértices hay foveóla).

HOOGHIEMSTRA (1984), a partir de polen fósil, hace la descripción del tipo polínico *Aragoa* y fotografías del mismo (*loc. cit.*, lám. 21). Precisa con respecto a lo ya indicado sobre este tipo de polen (VAN DER HAMMEN & GONZÁLEZ, 1960, 1963), que son foveolados (fosulados), radialmente simétricos, de colpo muy corto y estrecho e índice polar 0,25-0,36 μm . Exina de 1,4-2 μm de grosor. Prolado (P/E relac. 1.26-1,57), 21-27 \times 33-38 μm .

El polen fósil más antiguo hallado en la Sabana de Bogotá es de 2,5 millones de años y de morfología muy similar a la de las especies actuales. En este sentido, ya VAN DER HAMMEN & *al.* (1973) habían indicado polen de *Aragoa* en la flora componente del protópáramo. GRABANDT & NIEUWLAND (1980) basan también sus estudios ecológicos y paleoecológicos en el polen.

Como resultado del estudio palinológico de la tribu *Veroniceae*, HONG (1984) sugirió la separación de *Aragoa* en una nueva tribu independiente de las *Veroniceae*, al sumar las divergencias en el polen a las ya conocidas diferencias morfológicas. Recientemente, NILSSON & HONG (1993), basándose en un estudio palinológico en microscopio electrónico de Barrido (SEM) y de Transmisión (TEM), proponen el tratamiento de *Aragoa* en una tribu independiente.

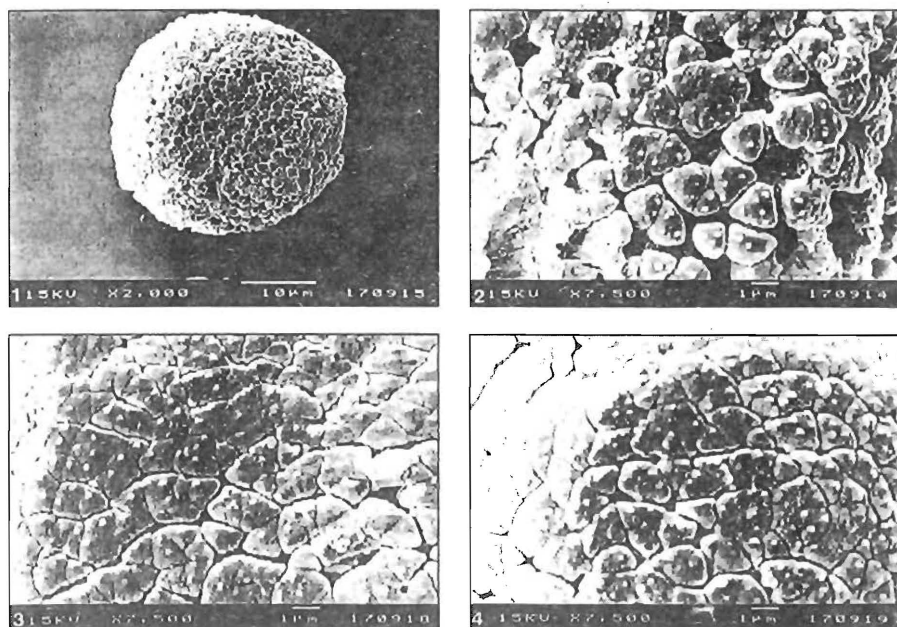


Figura 23.—Morfología polínica en el género *Aragoa*: 1, 2, *A. perez-arbelaeziana* (Cleef 1729), visión polar (1) y detalle de la ornamentación de la ectexina (2); 3, *A. tamana* (Steyermark & Dunsterville 98630), detalle de la ornamentación de la ectexina; 4, *A. tamana* (Ruiz-Terán 12550), detalle de la ornamentación de la ectexina.

Aragoa presenta un polen único por su exina gruesa (2,5-3,5 μm de grosor, con ornamentación "insular-espinulosa" con islas angulares con pocas espinulas cortas en la ectexina y endexina lamelar. Aperturas simples, colpo estrecho). Eje polar de 35,5(32,5-43,5 μm), esferoidal o subesferoidal, redondeado o redondeado-triangular en visión polar, circular o ligeramente elíptico en vista ecuatorial.

Por nuestra parte, conociendo el trabajo inédito de estos autores y con la intención de no interferir en sus resultados, nos limitamos a colaborar en la preparación de nuevas muestras, de algunas especies no estudiadas con anterioridad. En este sentido y para poder al menos contrastar los datos referidos por los citados autores, se obtuvieron muestras acetolizadas y se observaron en microscopía óptica las especies: *A. abscondita*, *A. cleefii*, *A. cundinamarcensis*, *A. cupressina*, *A. x jaramilloi*, *A. lucidula* subsp. *lucidula*, *A. parviflora* y *A. tamana*.

Asimismo se observaron y fotografiaron al MEB muestras no acetolizadas de las especies: *A. cupressina*, *A. lucidula* subsp. *lucidula*, *A. perez-arbelaeziana* y *A. tamana* (figs. 22, 23).

Nota sobre la metodología seguida

La acetolisis de las muestras fue realizada con la colaboración del Laboratorio de Palinología del Museo Sueco de Historia Natural. Para la observación de las muestras acetolizadas se utilizó un microscopio óptico Reichert provisto de cámara fotográfica.

Microscopía electrónica: Bajo la lupa binocular se disgregaron anteras, que fueron desecadas y posteriormente metalizadas con un baño de oro de 35-40 nanómetros de espesor. El MEB utilizado en la observación de las muestras fue un JEOL JSM T330A con voltaje de aceleración de 15 KV y con cámara fotográfica acoplada.

Resultados

En general la morfología y tamaño polínicos observados coinciden con los señalados por BARRIENTOS (1967) y NILSSON & HONG (1993). En cuanto a la ornamentación de la exina se observa que en *A. cupressina* se presentan las placas o islas más estrecha y uniformemente dispuestas que en el resto de las especies. Asimismo en *A. lucidula* subsp. *lucidula* las placas presentan ornamentación espinulosa más llamativa y resaltada que en el resto de las especies observadas (figs. 22, 23).

Otros miembros de la tribu *Veroniceae* (HONG & NILSSON, 1983; HONG, 1984; NILSSON & HONG, 1993) se diferencian notoriamente en el grosor y estructura y ornamentación de la exina. Dentro de *Scrophulariaceae*, al margen de la tribu *Veroniceae* y fuera de la subfamilia *Rhinanthoideae*, encontramos algunas similitudes morfológicas (hojas alternas, corola actinomorfa, con 4-5 estambres iguales) en *Leucophyllum* (*Leucophylleae*) y *Capraria* (*Gratiroleae*), ambos de la subfamilia *Antirrhinoideae*. Palinológicamente, aunque presentan pólenes tricolpados al igual que *Aragoa*, se diferencian de un modo claro en la ornamentación de la exina y por presentar aperturas de tipo "diorate" (NIEZGODA & TOMB, 1975; KARRFALT & TOMB, 1983), aspecto que las relaciona con miembros de la familia *Myoporaceae*.

Por otra parte, no se ha observado relación en la morfología de la exina foveolado-fosulada, con el polen de otros grupos de *Scrophulariaceae* en la literatura (JENSEN & al., 1974; ELISENS, 1986; MINKIN & ESHBAUGH, 1989; ARGUE, 1982; 1985, 1990, 1993).

TABLA 8

PROCEDENCIA DEL MATERIAL EMPLEADO EN LA OBSERVACIÓN DEL POLEN

Especie	Colector	Localidad	MOPT	MEB
<i>A. perez-arbelaeziana</i>	Cleef 1729	P. Sumapaz		+
<i>A. lucidula lucidula</i>	Cuatrecasas 28077	P. Granates		+
<i>A. lucidula lucidula</i>	Fdez. Alonso 10348	P. Mucubají	+	
<i>A. cupressina</i>	Fdez. Alonso 5127	P. Monserrate		+
<i>A. cupressina</i>	Fdez. Alonso 8226	P. Monserrate	+	
<i>A. cleefii</i>	Fdez. Alonso 10530	P. Chasques	+	
<i>A. abscondita</i>	García-Barr. 19982	P. Berlín	+	
<i>A. parviflora</i>	García-Barr. 12649	P. Jurisdicciones	+	
<i>A. cundinamarcensis</i>	Fdez. Alonso 7753	P. Sumapaz	+	
<i>A. cundinamarcensis</i>	Fdez. Alonso 10531	P. Chasques	+	
<i>A. tamana</i>	Cuatrecasas 28332	P. Tamá	+	
<i>A. tamana</i>	Ruiz-Terán 12550	P. Tamá		+
<i>A. tamana</i>	Steyrmark 98630	P. Tamá		+
<i>A. × jaramilloi</i>	Fdez. Alonso 8227	P. Monserrate	+	

15. CARIOLOGÍA

Antecedentes

Existen recuentos de la gran mayoría de los géneros de la tribu *Veroniceae* (FRANKEL, 1941; HAIR, 1967; FISCHER, 1967, 1969; R. J. MOORE, 1973; HONG, 1980, 1984). Uno de los no contados hasta la fecha es *Aragoa*.

Aunque el estudio cariológico del género *Aragoa* no era un objetivo del presente estudio, se intentó contar los cromosomas en tres especies de las que se disponía de material apropiado. Meyosis en botones florales de *A. cupressina* y mitosis en raíz primaria de plántulas de *A. abietina* y *A. cleefii*. Si consideramos de gran interés abordar en un futuro el estudio cariológico del grupo, para conocer el número básico de cromosomas en el género, el de las especies y para esclarecer en lo posible las hipótesis sobre la diversificación de éste género, en el que la especiación por hibridación parece haber tenido gran trascendencia.

Material y métodos

Recolección: Se recogieron en campo botones florales muy jóvenes de *A. cupressina*, en horas de la mañana, para proceder directamente a su pretratamiento. Asimismo se recolectaron semillas para siembra de las especies: *A. abietina*, *A. cleefii* y *A. lucidula*.

Siembra: Para la obtención de meristemos apicales de raíces se sembraron semillas en mezcla de turba y arena en invernadero y se obtuvieron plántulas. La selección de las raicillas primarias se efectuó en los 2-5 días siguientes a la germinación, antes de que la planta hubiera desarrollado el primer par de hojas, y un segundo grupo a los 20-50 días de la germinación. Las raíces obtenidas de plántulas más desarrolladas (2.º grupo) dieron peores resultados en la tinción-observación, ya que eran raíces endurecidas y con escaso crecimiento.

Pretratamiento: se efectuó incluyendo las raicillas en un frasco con agua y colocando éste al baño maría con hielo fundente durante 24-26 horas, en el frigorífico.

Fijación: Los botones florales se fijaron en mezcla FAA (formol; ácido acético y alcohol) directamente en el campo. Las raíces se mantuvieron 24-26 horas en mezcla 3:1 alcohol etílico-ácido acético glacial.

Coloración: Previa hidrólisis con CIH para facilitar el ablandamiento de los tejidos, se realizó la tinción con orceína lactopropiónica en el caso de anteras (meiosis), siguiendo básicamente la metodología propuesta por CORAL & GUTIÉRREZ (1987). Se empleó orceína acética en el caso de meristemas radiculares. Después de incluir las raicillas en orceína acética, se calientan con el mechero sin llegar a ebullición durante veinte minutos, seguidamente se deposita una gota de orceína acética sobre la raicilla y se coloca un cubreobjetos encima para poder proceder al aplastamiento.

Resultados

Las dificultades de tipo técnico, en el caso de la observación de meiosis en Colombia, impidieron obtención de resultados. La germinación de semillas –si bien resultó problemática en un principio, en condiciones de invernadero, Madrid–, para la observación de mitosis, permitió no obstante aproximar un primer número somático en el género.

Se observaron mitosis, aunque en ninguno de los dos casos se obtuvieron preparaciones lo suficientemente nítidas como para obtener un número totalmente fiable. Las dificultades encontradas fueron la débil tinción, la dificultad de un adecuado aplastamiento (un plano), la rotura de células al intentar mayor aplastamiento y el pequeño tamaño de los cromosomas; lo que, unido a la presencia de un número relativamente alto de cromosomas (más de 50), nos resume las dificultades con que nos tropezamos.

En el caso de las meiosis en botones florales de *A. cupressina*, se pudo aproximar un número $n = 24-26$. En el caso de mitosis en raíces de *A. abietina*, se obtuvo $2n = c. 52$. Incluimos un dibujo de la placa metafásica observada (fig. 24).

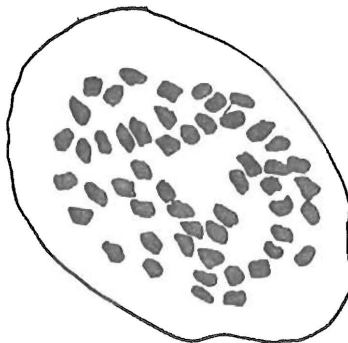


Figura 24.—Representación (dibujo) de una metafase somática de *Aragoa abietina* obtenida a partir de ápices radiculares de plántulas (colección testigo Castroviejo 12602, Chingaza, Colombia); $2n = c. 52$.

Dentro de la tribu *Veroniceae*, los números básicos de cromosomas son $n = 7$ y $n = 8$. Siete en algunas secciones de *Veronica* y ocho en *Kashimira*, *Wulfenopsis* y *Veronica*. En el otro extremo, los géneros con número básico más alto son *Detzneria*, $n = 24$; *Hebe* y *Parahebe*, ambos con número básico $n = 20, 21$, y *Chionohebe*, con $n = 21$. Estos cuatro últimos géneros, ahora considerados primitivos (?), han sido relacionados repetidamente con *Aragoa*, dentro de la familia *Scrophulariaceae* (PENNELL, 1938; HONG, 1984). Aunque los datos cariológicos en *Aragoa* son todavía provisionales, el número cromosómico $2n = c. 52$ es cercano a *Detzneria*.

Este alto número de cromosomas en *Aragoa* ($2n = c. 52$) y en *Detzneria* ($2n = 48$) representarían, de acuerdo con lo señalado por EHRENDORFER (1971) para el complejo *Hebe* ($2n = 40, 42$), un viejo nivel tetraploide, ya que todos ellos muestran varios caracteres primitivos o relícticos dentro de la tribu *Veroniceae*.

V. BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN

BIOLOGÍA FLORAL

Floración

Como se indica en los diferentes apartados de cada especie dedicados a la floración, es frecuente que se observen ejemplares o al menos algunas ramas en antesis a lo largo de prácticamente todo el año, aunque haya uno o dos períodos en el año en que se acentúa la floración. Estos períodos suelen estar asociados a los intervalos más lluviosos del año. **Observaciones generales** hechas por FRANTZEN & BOUMAN (1989), en plantas de páramo indican que en la estación lluviosa se encuentran individuos en floración, en fructificación y en estado vegetativo (estériles) en proporciones más o menos similares simultáneamente.

Proterandria

Según nuestras observaciones, en la mayoría de las especies del género, en una flor determinada primero se da maduración del androceo en la antesis y posteriormente, después de la liberación del polen y flexión (parcial) de los filamentos estaminales, el estilo adquiere el tamaño definitivo, claramente exerto en esta segunda fase. Puede hablarse, por tanto, de flores proterándricas dicógamas en el género. Esta adaptación, frecuente en muchas familias de fanerógamas, favorece la aloгамia o polinización cruzada (LLOID & WEBB, 1986; WEBB & LLOID, 1986).

Solo en parte de las especies se dispuso de suficiente material en flor para efectuar las medidas correspondientes en el estilo. En la tabla adjunta se indican algunas de las obtenidas. Los dos estadíos considerados son:

a) Flor en el momento de su apertura (los lóbulos pasan de posición erecta a patente), una vez que el botón floral con los pétalos erectos ha alcanzado el tamaño definitivo.

b) Flor cuando las anteras han liberado el polen y los filamentos generalmente se flexionan hacia afuera.

En la tabla adjunta (tabla 9) se indica la longitud del estilo en cada estadío en 12 especies y un híbrido. Se puede observar que en todas las especies hay un alargamiento importante del estilo en el segundo estadío.

Polinizadores

OPLER & *al.* (1975) y LEVIN (1978) muestran ejemplos concretos de especialización en determinados polinizadores (especies) según variaciones en el color, ta-

TABLA 9

VARIACIÓN DE LA LONGITUD DEL ESTILO AL INICIO-FINAL DE LA ANTESIS
EN DIFERENTES ESPECIES DEL GÉNERO *ARAGOA*

Especie	Longitud del estilo (mm)	
	Inicio antesis	Final antesis
<i>A. funckii</i>	1,2	1,6
<i>A. lucidula</i>	1,2-1,4	1,9-2
<i>A. abscondita</i>	1,5	2,2
<i>A. cundinamarcensis</i>	1,1-1,4	2,5-2,8
<i>A. × funzana</i>	1-1,6	1,9-2
<i>A. occidentalis</i>	2-2,4	3,2-3,8
<i>A. kogiorum</i>	1,7-2,5	(3-)3,5-5
<i>A. tamana</i>	3,5-4	4,2-6
<i>A. cleefii</i>	5,5-6	6-6,5
<i>A. picachensis</i>	4,5	6-6,2
<i>A. abietina</i>	3,8-4,5	5,5-6,8
<i>A. lycopodioides</i>	3,5-4	5,5-6,8
<i>A. cupressina</i>	3-4	5,2-7

maño y forma de la corola. En el caso de *Aragoa* se puede hablar de los siguientes tipos de corolas:

a) Corola tipo 1 (fig. 17-1). *A. perez-arbelaeziana* presenta corolas péndulas, largamente tubulares amarillas. Son polinizadas posiblemente por alguna especie grande de *Bombus* (*Apidae*), quizá *B. funebris*, que poliniza especies de *Bartsia* de corola amarilla en los páramos (MOLAU, 1990).

Aunque en las flores polinizadas por colibríes es más frecuente el rojo que el amarillo (SNOW & SNOW, 1972; STYLES, 1976), no se descarta la polinización de *A. perez-arbelaeziana* por parte de alguna de las especies de colibríes que llegan al bosque altoandino-páramo (OLIVARES, 1973; STURM, 1978). De acuerdo con HONG (1984), las corolas largamente tubulares en la tribu *Veroniceae* se consideran primitivas. No obstante, y teniendo en cuenta que las afinidades de *Aragoa* dentro de la familia *Scrophulariaceae* no son claras, puede interpretarse la corola de *A. perez-arbelaeziana* (a) como un tipo especializado, derivado de ancestros de flores tubulosas más cortas, polinizadas por himenópteros.

b) Corolas tipo 2 y 3 (figs. 17-2 y 17-3). *A. cupressina*, *A. abietina*, *A. cleefii* y *A. lycopodioides* presentan corolas blancas tubular-asalvilladas, tubo de 3,5-7 mm, con garganta glabra u obturada por indumento abundante. Según las observaciones realizadas en las primeras especies en los páramos cercanos a Bogotá, son polinizadas por pequeños ápidos, más raramente por dípteros y lepidópteros (*Hesperidae*, *Pieridae* - *Catacticta semiramis*, *C. uricoeche*).

c) Corolas de los tipos 4, 5 y 6 (figs. 17-4 a 17-6). *A. lucidula*, *A. parviflora*, *A. abscondita* y *A. cundinamarcensis* presentan flores pequeñas blancas, acampanadas o rotáceas con tubos cortos de menos de 3,5 mm. Observaciones en *A. cundi-*

namarcensis, en los páramos de Santa Bárbara (Colombia), y en *A. lucidula*, en Mucubají (Venezuela), indican que son polinizadas preferentemente por dípteros (fig. 39).

[NOTA: En *A. abietina* H.B.K. se observaron numerosos ejemplares de *Tysanoptera* (muy frecuentes en los flósculos de las asteráceas -STURM, 1978), en el fondo del tubo de la corola de esta especie. Estos insectos se encontraron en varios casos en flores semiabiertas y en botones florales grandes pero cerrados. Es poco probable que intervengan en la polinización, dado el carácter proterándrico del género.]

DISPERSIÓN DE SEMILLAS

En los ecosistemas de páramo, al ascender en altitud aumenta el número de especies anemócoras y disminuye el de zoócoras. Esto es debido a que en zonas altas hay ecosistemas más abiertos y el viento tiene mayor relevancia que en las franjas inferiores del bosque andino. Hay relación entre la forma biológica y el modo de dispersión (FRANTZEN & BOUMAN, 1989). Dentro de las cinco categorías de dispersión consideradas por estos autores para las plantas de los páramos, *Aragoa* podría incluirse en el grupo 4 (anemócoras), y dentro de éste en la subcategoría de las semillas aladas (diásporas pterócoras). Entre las plantas de páramo con similar estrategia de dispersión que *Aragoa* se encuentran *Rumex acetosella*, *Puya santosii*, *Arcytophyllum nitidum*, *Carex amecta* y *Bartsia santolinaefolia*.

De acuerdo con MOLAU (1990), muchas plantas de zonas alpinas y húmedas, a pesar de que presentan semillas aladas, no pueden considerarse como de dispersión por viento (anemócoras) y más bien se consideran plantas con dispersión por "simple adhesión" (MOLAU, 1988a; GOOD, 1974). Este modo de dispersión parece ser frecuente también en otros géneros de *Scrophulariaceae* presentes en los Andes, con semillas provistas de una especie de malla o retículo, como *Castilleja*, *Lamourouxia*, etc. En el caso de *Aragoa*, todas las especies presentan semillas discoide-lenticulares con parte carnosa central y ala lateral en forma de malla hueca. La anchura del ala oscila desde 0,3-0,5 a 1,5 mm en algunas especies del grupo *lycopodioides*.

Según observaciones de campo, la dispersión de la semilla se da en horas del día en que hay insolación y las cápsulas maduras se encuentran con las valvas semiabiertas. En estas circunstancias los golpes de viento fimbrea las ramas de la planta y permiten la dispersión de grupos de semillas a unas distancias muy discretas, 0,5-1,5 m (en el caso de *Aragoa cupressina*, que crece en páramos abiertos).

En el caso frecuente de especies que viven en ambientes de turbera o semiencharcados (grupo *abietina*) es muy posible que sea más importante la dispersión por agua (hidrócora). La forma misma de la semilla lenticular o discoide, con ala esponjosa, permite la flotación y, por tanto, la dispersión en las pequeñas vías de agua de las turberas. Asimismo puede ser importante este mecanismo de dispersión después de las lluvias en las pequeñas vías de escorrentía. Esto estaría de acuerdo con lo indicado para algunas especies de *Bartsia* (MOLAU, 1990) y en general para los ambientes de turbera en los páramos (RIDLEY, 1930; FRANTZEN & BOUMAN, 1989). En especies que viven en los márgenes del bosque altoandino y con alas re-

lativamente grandes en la semilla (grupo *lycopodioides*), quizá tenga cierta importancia la dispersión anemócora, al tratarse de semillas más livianas y de plantas a menudo de mayor porte.

No tenemos evidencias de que se dé dispersión por pájaros (endozoocoria). No obstante, dadas las características y el tamaño de la parte carnosa de la semilla (a veces de más de 1 mm de grosor), no descartamos esta posibilidad, que podría, por otra parte, ser una de las explicaciones de la presencia de *Aragoa* en algunas áreas muy aisladas, como son los páramos de Chaquiro y Frontino, en la Cordillera Occidental, donde se encuentra *Aragoa occidentalis*.

VI. COROLOGÍA Y FITOGEOGRAFÍA

COROLOGÍA

El género *Aragoa* se considera en la actualidad como un elemento estrictamente endémico de las zonas altas del norte de Sudamérica (Colombia y Venezuela). Forma parte del grupo de 31 géneros endémicos de los páramos (VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986).

El primero de los mapas de distribución del género publicados (PENNEL, 1938) incluía cinco especies. Posteriormente, los de CLEEF (1980a) y BAUMANN (1988) incluían las ocho especies descritas hasta la fecha, pero la distribución indicada para buena parte de ellas no corresponde con la realidad, por incluirse bajo el mismo nombre material que en la actualidad pertenece a dos o más especies. Se amplió mucho la distribución de algunas de las especies; así, bajo *A. lycopodioides*, BAUMANN (*loc. cit.*) incluye el material correspondiente en la actualidad a *A. lycopodioides*, *A. tamana*, *A. lucidula pro parte*, *A. parviflora* y *A. cundinamarcensis*. Más recientemente, FERNÁNDEZ ALONSO (1991) publica dos mapas de distribución, en los que incluye nueve especies de los grupos *abietina* y *cupressina* y la distribución del grupo *lycopodioides*, al que en aquel momento solo pertenecía una especie descrita.

Rango de distribución y número de especies en los diferentes sistemas de páramos

El rango de distribución conocido para el género (fig. 26) va de sur a norte, desde el páramo de Sumapaz, en la Cordillera Oriental de Colombia —prácticamente de forma continua—, hasta el Macizo de Tamá, en los límites entre Colombia y Venezuela. En este punto se bifurca hacia el nordeste, hasta la Sierra Nevada de Mérida, y hacia el norte, hasta la Sierra de Valledupar-Perijá. Las especies ubicadas más al norte se encuentran en el flanco norte de la Sierra Nevada de Santa Marta. Por último y de manera muy aislada, una especie llega al norte de la Cordillera Occidental en los páramos de Chaquiro, Frontino y Salgar (Antioquia).

A continuación se enumeran y comentan (en dirección sur-norte) los principales grupos de páramos y las especies que crecen en los mismos. En el mapa adjunto (fig. 25) se señala la situación aproximada de los principales páramos en los que se ha encontrado *Aragoa*. Se han considerado cuatro unidades básicas independientes (fig. 27):

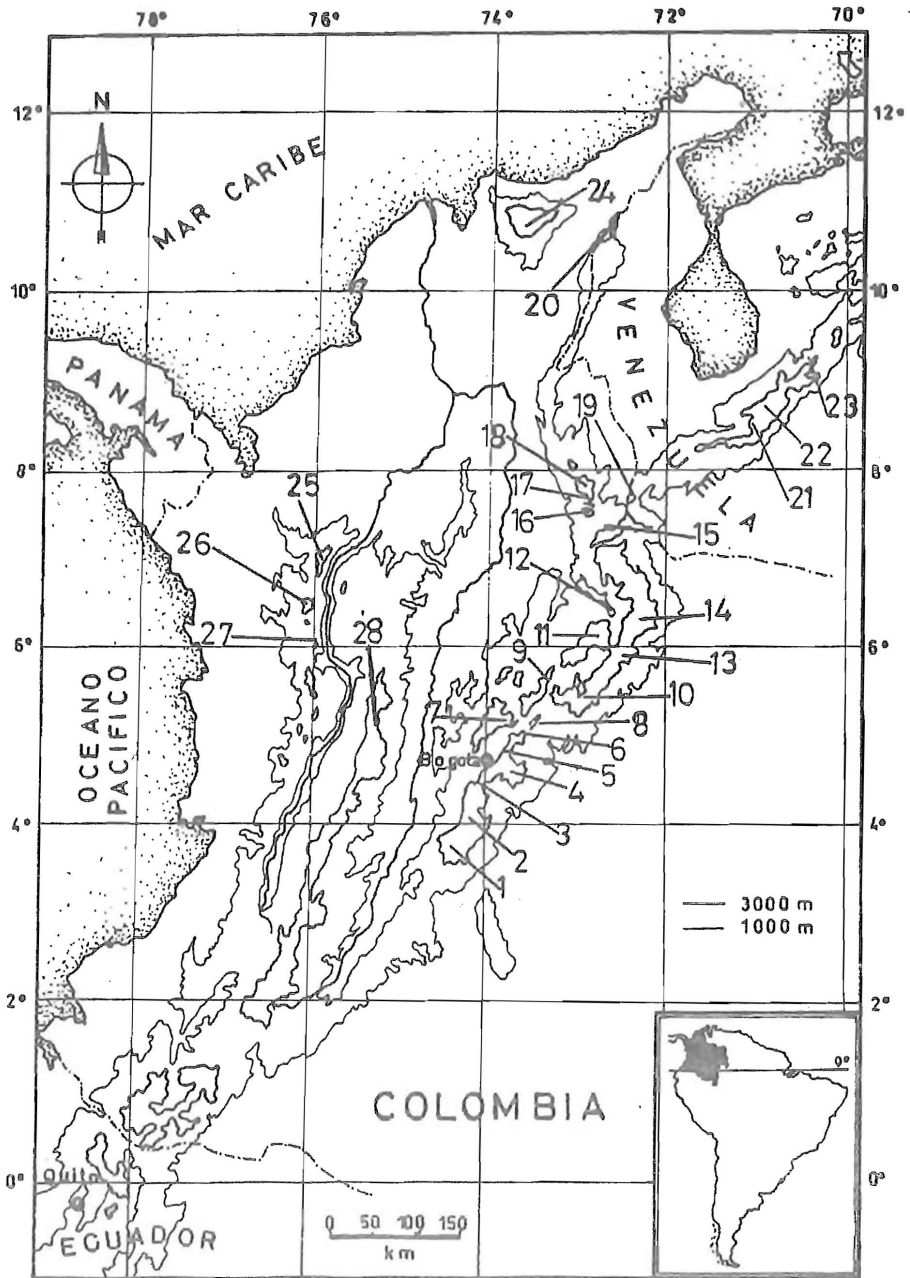


Figura 25.—Localización de los páramos citados del norte de los Andes (Colombia y Venezuela). (Ver página siguiente.)

Figura 25 (continuación).

- | | |
|--|---|
| 1. Sumapaz | 15. Almorzadero. Chitagá |
| 2. Chisacá | 16. Santurbán |
| 3. Cruz Verde-Chipaque | 17. Romeral. Las Puentes. Las Coloradas |
| 4. Chingaza-Chuza | 18. Jurisdicciones. Oroque |
| 5. Palacio. La Siberia | 19. Tamá |
| 6. Guasca | 20. Perijá |
| 7. Zipaquirá. San Cayetano. El Alto (Guerrero) | 21. La Culata |
| 8. Chasques y Santa Bárbara | 22. Sierra Nevada de Mérida |
| 9. Tunja-Iguaque | 23. Guirigay. Trujillo |
| 10. Tota. La Cortadera. Ecce Homo | 24. Sierra Nevada de Santa Marta |
| 11. La Rusia | 25. Chaquiro. Paramillo |
| 12. Guantiva | 26. Morro Frontino |
| 13. Pisva. Chita | 27. Santa Ana |
| 14. Cocuy | 28. Parque Los Nevados |

A. CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA

a. Páramos meridionales

- i. Ramal Oriental
- ii. Ramal Occidental

b. Páramos de la región Centro-Norte

- i. Sector Boyacá-Arauca
- ii. Sector Santanderes
- iii. Sector Tamá y Perijá

B. SIERRA NEVADA DE MÉRIDA

C. SIERRA NEVADA DE SANTA MARTA

D. CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA

A. CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA: 15 especies

Formación montañosa muy amplia, con relieve variado, extensas áreas con altitudes entre los 3000-4200 m y algunos macizos aislados más altos, como la Sierra Nevada del Cocuy, con 5493 m. La Cordillera Oriental es considerada como la mayor área de especiación para varios de los géneros típicos de estas formaciones (VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986). Entre las razones que pudieran considerarse como causa de este fenómeno cabría citar: contiene numerosos páramos aislados, es el sistema de páramos más extenso, variado, geológicamente estable y posiblemente el más antiguo. *Aragoa* no cuenta con ninguna especie que cubra todo este rango de distribución, o al menos especies comunes a Sumapaz-Cocuy-Almorzadero, como ocurre con especies de *Diplostephium*, *Senecio* (*Asteraceae*) y *Puya* (*Bromeliaceae*), entre otras. Consideramos aquí dos subunidades:

a. Páramos meridionales: seis especies

La amplitud de este sistema de páramos coincidiría básicamente con el rango de distribución indicado para las especies *Diplostephium phyllicoides*, *Verbesina baccharidea* y *Miconia parviflora*, desde el sur del páramo de Guantiva al norte del páramo de Sumapaz (CLEEF, 1981).

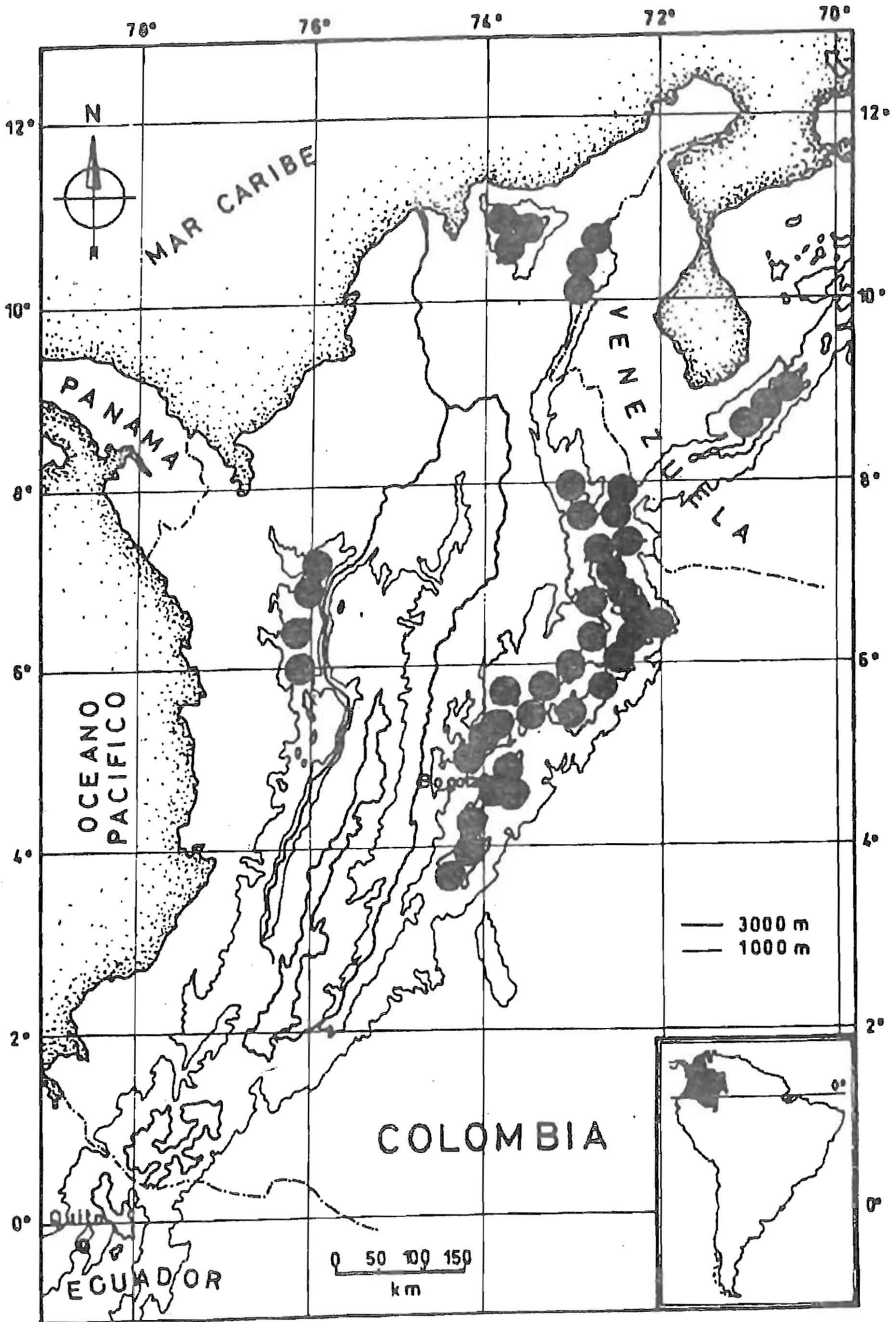


Figura 26.—Distribución del género *Aragoa*.

i. Ramal Oriental

^Páramos de Sumapaz-Chisacá y Macizo de Bogotá (páramos de Cruz Verde, Palacio, Guasca).

El páramo de Sumapaz es principalmente de areniscas del Terciario y las elevaciones cercanas a la laguna de Chisacá son del Terciario Inferior. Los páramos circundantes a Bogotá: Cruz Verde, Palacio y Guasca, son de areniscas sedimentarias del Terciario Inferior y Cretácico Superior (IRVING, 1971; CLEEF, 1981; GUHL, 1964, 1982).

A. perez-arbelaeziana, el único representante del subgénero *Luteoaragoa*, es endémico de una pequeña zona del páramo de Sumapaz. También con carácter endémico se encuentran en Sumapaz-Chisacá *A. corrugatifolia* (grupo *abietina*) y *A. cupressina* (grupo *cupressina*) en los páramos de Monserrate-Cruz-Verde (junto a Bogotá). Otras dos especies están presentes en la región: *A. abietina* y *A. cundinamarcensis*, pero no son exclusivas de esta subzona. Este ramal oriental puede considerarse como el centro de diversidad morfológica del género, ya que cuenta con cinco especies y en él están representadas todas las subdivisiones infragenéricas a excepción de la sección *Ciliatae* de Mérida-Santa Marta (fig. 34). Este sector de la Cordillera Oriental se corresponde con uno de los cuatro centros de diversidad (centro III, Cundinamarca), considerados en el género *Puya* en el norte de los Andes (VARADARAJAN, 1990).

ii. Ramal Occidental

Páramos de Zipaquirá-Neusa, Santa Bárbara, Chasques, Arcabuco, Tota, Belén y La Rusia-Guantiva.

En los páramos de la región de Tota se encuentran predominantemente rocas cretácicas. En los páramos de la Rusia y Guantiva predominan las areniscas rojas y conglomerados del Triásico y Jurásico. *A. cleefii* se encuentra muy extendida, en todo el ramal occidental de páramos que va desde Iguaque a Guantiva. Hay un páramo que puede considerarse puente entre los páramos del ramal oriental (Chingaza-Guasca) y los del ramal occidental; es el páramo de Chasques-Santa Bárbara (Villapinzón), en los límites entre Cundinamarca y Boyacá. En él se encuentra *A. cleefii* y también *A. cundinamarcensis*, en su límite norte.

Por otra parte, el páramo de Zipaquirá-San Cayetano cuenta también con *A. abietina*, que interpretamos aquí como de presencia relativamente reciente en la región y proveniente del Macizo de Bogotá.

Los páramos de Neusa-San Cayetano cuentan con *A. abietina*, ampliamente distribuida en la parte oriental de páramos de la Sabana, y con *A. cleefii*, que se encuentra a lo largo del ramal occidental hasta el páramo de Guantiva. En lo que se refiere al género *Espeletia*, también comparte alguna especie con el Macizo de Bogotá y cuenta además con tres endemismos. La zona de Guantiva-Belén-La Rusia constituye para *Espeletia* el centro de diversidad, con 13 especies, a diferencia de lo que ocurre con *Aragoa*, que solo cuenta con una especie en la región.

b. Páramos de la región Centro-Norte: nueve especies

i. Sector Boyacá-Arauca

Incluye los páramos de Socha-Pisba, Chita y Sierra Nevada del Cocuy. Este

sistema de páramos está ubicado en la vertiente oriental de la Cordillera Occidental y se separan del ramal La Rusia-Guativa por la depresión del río Chicamocha. En esta región se encuentran rocas terciarias y del Cretácico Inferior (Pisba y Cocuy). El tipo de roca varía de unos sectores a otros desde areniscas y cuarzitas a calizas.

A. dugandii, del grupo *abietina*, es un endemismo de la región Socha-Pisba. En la Sierra Nevada del Cocuy se encuentra como elemento endémico *A. hammenii*, del grupo *lycopodioides*. Asimismo es frecuente *A. lycopodioides*, especie de distribución más amplia, que se extiende por otros páramos de los departamentos de Santander y Norte de Santander (hasta Ocaña). Este sector cuenta, en el caso del género *Espeletia* (CUATRECASAS, 1986), con cuatro especies en la Sierra Nevada del Cocuy, de las que una (*E. lopezii*) llega hasta los páramos de Socha y Pisba.

ii. Sector Santanderes

Páramos de Berlín, Romeral, Santurbán (o "San Urbán"), Pamplona, Almorzadero, Jurisdicciones-Oroque y Ocaña.

En este extenso mosaico de páramos se encuentra muy diversificado el grupo *lycopodioides* y no están representados los otros dos grupos (*abietina* y *cupressina*). Dentro del grupo de especies de flores subrotáceas de tubo largo (grandes), la especie más extendida es *A. lycopodioides*. Además, en los páramos de la región de Berlín se encuentra la especie endémica *A. picachensis*. Hay dos especies de corolas pequeñas y rotáceas (tubo corto y ensanchado). *A. parviflora*, endemismo de la Serranía de Jurisdicciones, y *A. abscondita*, más extendida en toda la región.

iii. Sector Tamá y Perijá

La Sierra de Tamá, donde se encuentran dos especies endémicas de *Aragoa*, *A. castroviejoi*, del grupo *cupressina*, y *A. tamana*, del grupo *lycopodioides*, cuenta también con otros endemismos, como: *Befaria tachirensis* (*Ericaceae*), *Tamania chardonii* (*Asteraceae*) y *Halenia venezuelensis* (*Gentianaceae*). La Sierra de Valledupar-Perijá, el ramal más septentrional de la cordillera andina, cuenta con altitudes de hasta los 3600 m y alta frecuencia de nieblas en la vertiente de Venezuela. Su nivel de endemismo es relativamente bajo. Con respecto a *Aragoa*, hasta la fecha se ha localizado únicamente *A. romeroi*. Se encuentran también en las zonas altas de la sierra endemismos como: *Espeletia perijensis*, *Espeletia tilletti*, *Libanothamnus divisorius*, *Calea perijaensis* (*Asteraceae*) y *Miconia limitaris* (*Melastomataceae*). También de esta última familia, *Chaetolepis perijensis* solo se conoce del lado colombiano, mientras que *Chimarrhis perijaensis* y *Miconia perijaensis* solo de la porción de Venezuela (TILLET, 1978; STEYERMARK & DELASCIO, 1985; HUBER & ALARCÓN, 1988).

B. SIERRA NEVADA DE MÉRIDA: dos especies

El ramal de los Andes que constituye la Sierra Nevada de Mérida se encuentra separado de la Cordillera Oriental de Colombia por la planicie de Maracaibo —que le separa de la Sierra de Perijá— y por la depresión de Cúcuta —de unos 50 km de anchura—, que le separa del Macizo de Tamá.

Aragoa tiene dos de las tres especies de la sección *Ciliatae*: *A. lucidula*, muy extendida en buena parte de la Sierra de Mérida, y *A. funckii*, de distribución poco conocida en la actualidad. En esta región se encuentran numerosas especies de asteráceas endémicas, entre ellas 10 especies de *Espeletia* y los géneros *Carramboa*, *Ruizlopezia*, *Coespeletia* e *Hymenostephium* (CUATRECASAS, 1979; CUATRECASAS, 1986; VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986). La relación entre la Sierra Nevada de Santa Marta y Sierra Nevada de Mérida se pone de manifiesto también en otros géneros, como *Libanothamnus* (CUATRECASAS, 1986). En el caso de *Puya* (VARADARAJAN, 1990), las especies de la Sierra Nevada de Mérida son consideradas en un solo centro de diversidad junto con las de la región de Táchira (Venezuela), Norte de Santander y Boyacá (Colombia).

C. SIERRA NEVADA DE SANTA MARTA: una especie con dos subespecies

Esta formación montañosa se encuentra separada unos 75 km de la Sierra de Perijá, el ramal mas septentrional de la Cordillera Oriental. *A. kogiorum* se encuentra restringida a las zonas de páramo y subpáramo de esta sierra. Otros endemismos de los páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta son: *Diplostephium anactinotum*, *Hinterhubera harrietae* y *Raouliopsis seifrizii* (*Asteraceae*). En la región se encuentra una sola especie del género *Libanothamnus*, más diversificado en el ramal venezolano.

TABLA 10

DIVERSIDAD DE TÁXONES DE ARAGOA EN LOS DIFERENTES GRUPOS DE PÁRAMOS

Páramos	Táxones/Grupos					
	(L)	(C)	(AC)	(AA)	(AL)	(n.º T)
1. CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA						
a. Páramos meridionales						
i. Ramal oriental (Sumapaz)	1	0	1	1/1	1	5
ii. Ramal occidental (Zipaq.-Guan.)	0	0	1	1	1	3
b. Páramos región Centro-Norte						
i. Sect. Boy.-Ara.(Pisb-Cocuy)	0	0	0	1	1/1	3
ii. Sect. Santanderes	0	0	0	0	3/1	4
iii. Sect. Tamá y Perijá	0	0	2	0	1	3
	1	0	4	3	7	=15
2. SIERRA NEVADA DE MÉRIDA (Ven.)	0	3	0	0	0	3
3. SIERRA NEVADA DE SANTA MARTA	0	2	0	0	0	2
4. CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA	0	0	0	2	0	2
	1	5	4	5	7	=22

(L) = subgén. *Luteoaragoa*; (C) = secc. *Ciliatae*; (AC) = secc. *Aragoa*, grupo *cupressina*; (AA) = secc. *Aragoa*, grupo *abietina*; (AL) = secc. *Aragoa*, grupo *lycopodioides*; (n.º T) = número total de táxones. Cuando el taxon no es exclusivo de una de las zonas consideradas, se subraya.

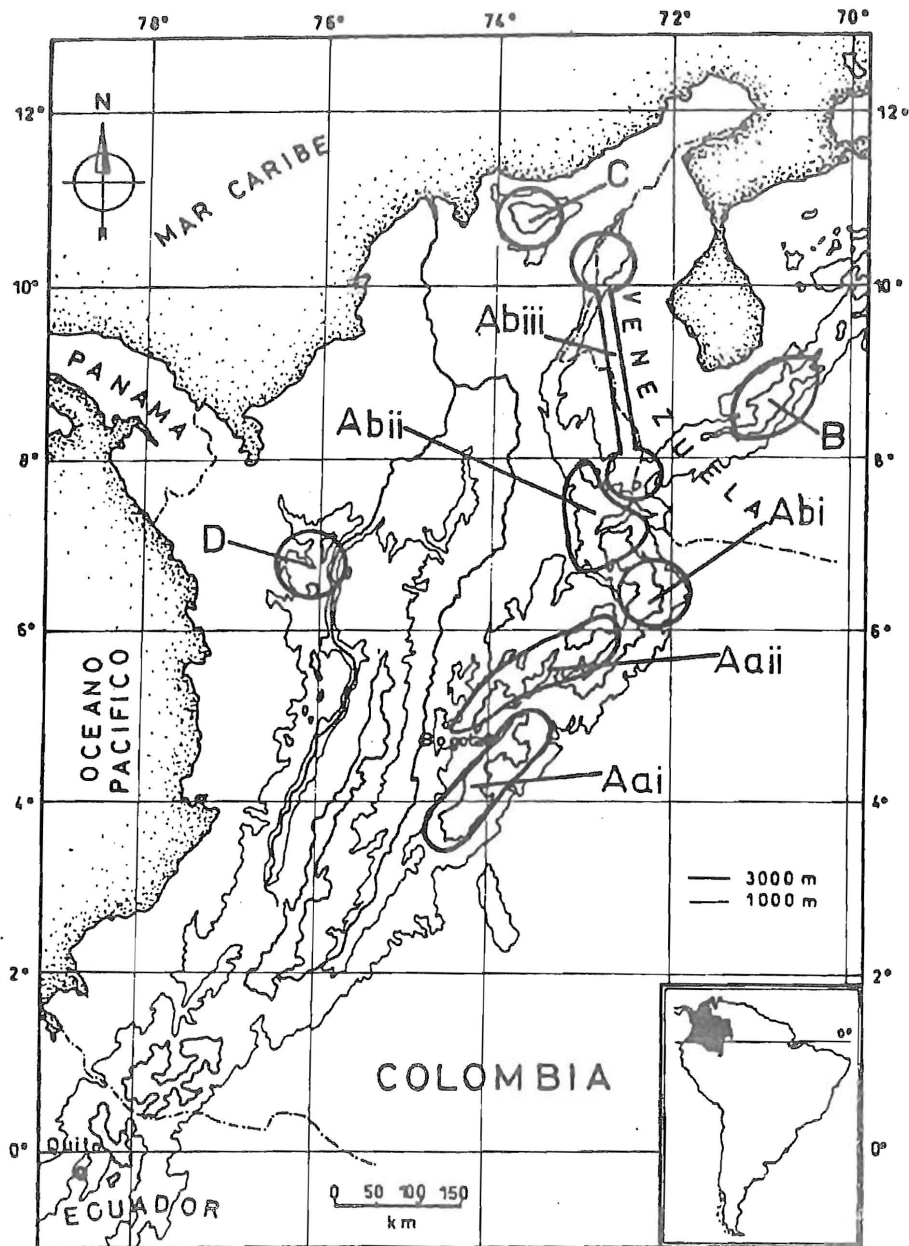


Figura 27.—Principales grupos de páramos, delimitados de acuerdo a los patrones de distribución observados en el género *Aragoa*. A. Cordillera Oriental: Aai y Aaii, páramos meridionales, ramales oriental y occidental, respectivamente; Ab, páramos de la región centro-norte; Abi, sector Boyacá-Arauca; Abii, sector Santanderes; Abiii, sector Tamá-Perijá. B. Sierra Nevada de Mérida. C. Sierra Nevada de Santa Marta. D. Cordillera Occidental.

D. CORDILLERA OCCIDENTAL DE COLOMBIA: una especie con dos subespecies

En los páramos del norte de la Cordillera Occidental se encuentra aislada *A. occidentalis*, especie relacionada tanto con especies del grupo *abietina* como del grupo *lycopodioides* de la Cordillera Oriental. *Espeletia*, que refleja un patrón de diversidad similar al de *Aragoa*, en las diferentes cordilleras del norte de los Andes (CUATRECASAS, 1986; FERNÁNDEZ ALONSO, 1991), cuenta con dos especies endémicas y una común con la Cordillera Central.

En la siguiente tabla (tabla 10) se representa el número de especies de *Aragoa* en los diferentes sistemas de páramos. Se indican el número de táxones (especies o subespecies) de cada categoría infragenérica y el total en los diferentes grupos de páramos considerados.

FITO GEOGRAFÍA

Disyunciones y conexiones

En el patrón de distribución tanto del género como de las subdivisiones infragenéricas de *Aragoa* (subgéneros, secciones, grupos) se ponen de manifiesto ciertas disyunciones bien en la distribución general (Cordillera Oriental, Cordillera Occidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Sierra Nevada de Mérida) o bien entre especies del mismo grupo (vgr., en el grupo *cupressina*). Esto, así como lo observado en los géneros *Puya*, *Niphogeton* (*Umbelliferae*) e *Hinterhubera* (*Asteraceae*), entre otros (MATHIAS & CONSTANCE, 1976; VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986), evidencia conexiones y separaciones entre las "islas" de páramos y se explica parcialmente por la antigua historia del género *Aragoa* y de la vegetación del páramo en general. La distribución disyunta de *Aragoa* en las Cordilleras Oriental y Occidental de Colombia, fue interpretada por PENNELL (1938) como un indicador del carácter relíctico del género.

a) La sección *Ciliatae* se encuentra en la actualidad circunscrita a dos macizos aislados: Sierra Nevada de Mérida –tres táxones– y Sierra Nevada de Santa Marta –dos táxones (figs. 47, 53).

b) El grupo *abietina* se encuentra disperso en dos regiones diferentes de la Cordillera Oriental y en el norte de la Cordillera Occidental (figs. 57, 61).

c) Las especies del grupo *cupressina* se encuentran separadas en dos bloques bien definidos, dos especies en los páramos meridionales de la Cordillera Oriental y otras dos confinadas a los macizos de Tamá y Perijá, en el norte de la Cordillera (figs. 49, 52).

d) La relación entre el Macizo del Cocuy y el grupo de páramos de Berlín-Santurbán-Jurisdicciones se pone de manifiesto en la gran diversificación del grupo *lycopodioides* y la relación entre las especies de los dos núcleos (figs. 63, 67, 71).

e) Por otra parte, *A. perez-arbelaeziana* no guarda relación clara en los caracteres de la corola con ninguna de las especies de la región del Sumapaz, ni del género en su conjunto. Estas divergencias morfológicas en el género indicarían también cierta antigüedad en la historia del mismo en la zona.

Ausencia del género en la Cordillera Central

La notoria ausencia del género en la Cordillera Central –y su existencia en el norte de la Cordillera Occidental– ha sido interpretada como ausencia por extinción, dada la histórica y reciente actividad volcánica de la Cordillera Central (PENNELL, 1938; SCHREVE-BRINKMAN, 1978; FERNÁNDEZ ALONSO, 1991). En otros géneros con numerosas especies en los páramos se observa claramente pobreza de especies en la Cordillera Central con respecto a la Oriental (CUATRECASAS, 1979, 1986). No obstante, la pobreza de especies en muchos de los géneros en la Cordillera Central puede explicarse además aceptando la poca antigüedad de las partes altas de esta Cordillera y el poco tiempo de evolución e inmigración en la zona y no solamente por el origen volcánico (plio-pleistocénico) de la zona (VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986). Por otra parte, la marcada relación entre las especies de la Cordillera Central y Occidental en diferentes géneros (*Espeletia*, *Diplostephyum*, *Puya*, etc.) apoyaría las anteriores afirmaciones.

Recientes hallazgos palinológicos (polen de más de 10.000 aap) constatan la existencia del género *Aragoa* en un pasado reciente, en la vertiente oriental de la Cordillera Central (VAN DER HAMMEN, CLEEF & NOLDUS, *in press.*), y constituyen una prueba más de los eventos de extinción ocurridos en los páramos de esta Cordillera que simplificaron periódicamente su flora. En el caso de *Aragoa* pudieron darse sucesivos ciclos de colonización/extinción durante los distintos ciclos glaciares; quizá en uno solo de los casos se logró el paso a la Cordillera Occidental, donde hoy solo se encuentra una especie. El punto de partida pudo ser el sur de la Cordillera Oriental (Sumapaz), donde se encuentran las especies *A. corrugatifolia* y *A. cundinamarcensis*, que guardan relación morfológica con *A. occidentalis*.

Una posibilidad no descartable es la eventual dispersión endozoócora, por aves. Este modo de dispersión explica grandes disyunciones en la distribución de géneros o especies de tierras altas neotropicales, como por ejemplo *Vaccinium* y *Pernettya* (*Ericaceae*), *Ugni myricoides* (*Myrtaceae*), con especies comunes en los páramos y en las tierras altas de Guyana (STEYERMARK & *al.*, 1984; STEYERMARK, 1986).

Relación fitogeográfica con otros géneros y floras

Dentro de las floras de tierras altas tropicales (tropicoalpinas), la sudamericana es la que presenta un porcentaje más alto (27%) de géneros endémicos con respecto a la Africana (8%) y Malasiana (16%) (SMITH & CLEEF, 1988). Uno de estos géneros endémicos es *Aragoa*.

Los resultados del estudio del polen fósil de cuencas sedimentarias altoandinas en Colombia (VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986) indican que *Aragoa* es, junto con *Polylepis* (*Rosaceae*), uno de los pocos géneros leñosos presentes en los protopáramos (hace más de 3 m. a.). El hecho de que géneros como *Aragoa* se encuentren sistemáticamente aislados y el desarrollo de gran diversidad genérica y específica en otros grupos, como *Espeletineae*, plantean un mayor tiempo de evolución que el intervalo Pleistoceno-actual. Es posible que los orígenes de la flora del páramo deban buscarse en la vegetación abierta que pudo haber existido durante el Mioceno y Plioceno en la parte superior de montañas y colinas bajas.

Como ya se señaló para algunos géneros de la flora afroalpina (HEDBERG, 1969), como *Senecio* (*Dendrosenecio*) y *Lobelia*, las especies típicamente alpinas se consideran originadas por adaptación de otras especies provenientes del bosque montano. Asimismo varios géneros de la flora del páramo (ej., *Diplostephium*, *Espeletinae*) cuentan con sus elementos más primitivos arborescentes en la franja superior del bosque o en el subpáramo (CUATRECASAS, 1986). En este sentido podría explicarse la diferenciación independiente del género *Aragoa* a partir de elementos tropicales locales, adaptados a las nuevas tierras altas emergidas.

El elemento austral-antártico

La distribución austral-antártica de algunas tribus de *Scrophulariaceae*, como *Calceolarieae*, *Hemimerideae* y *Ourisieae*, ha sido varias veces comentada (PENNELL, 1938; RAVEN & AXELROD, 1974; CLEEF, 1978; ROSSOW, 1985; HONG, 1983, 1984) y en más de una ocasión se ha asignado a *Aragoa* esta afinidad biogeográfica por la presencia del género *Hebe* en el sur del continente americano. Hasta la fecha se ha considerado a *Aragoa* como un género muy antiguo, que pudo estar ya presente en el Mio-Plioceno tardío, como elemento del "paramillo". Según VAN DER HAMMEN & CLEEF (1983), los antepasados inmediatos de *Aragoa* habrían vivido en la región andino-patagónica, pero se extinguieron. En cuanto a la relación con géneros de otras floras australes extraamericanas: Sudáfrica, Nueva Guinea, Nueva Zelanda (ALLEN, 1961; DRYER, 1975; VAN ROYEN, 1972, 1983; ROSSOW, 1985), se señalan aquí los géneros *Hebe* (s.l.) y *Detzneria* (*Veroniceae*), que ocupan ambientes ecológicamente similares en Nueva Zelanda (*Hebe*) y Nueva Guinea (*Detzneria*) (fig. 28).

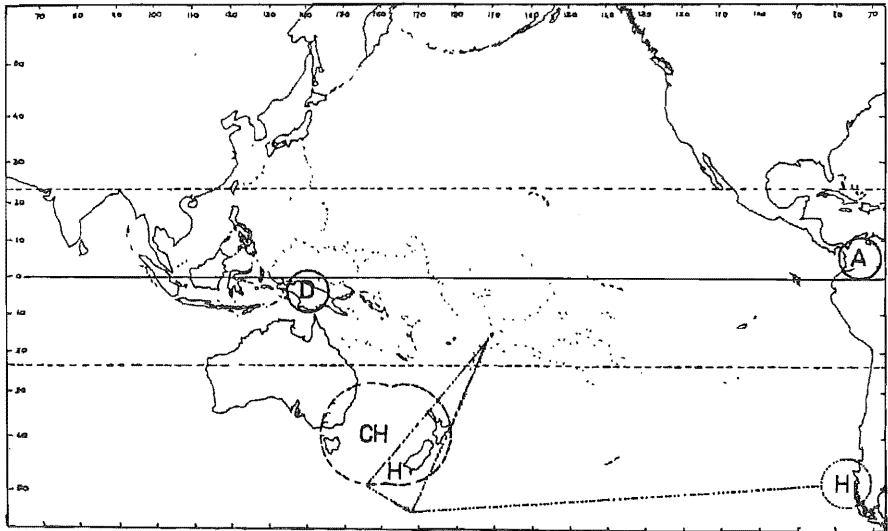


Figura 28.—Áreas de distribución de *Aragoa* y de algunos géneros australes de la familia *Scrophulariaceae*: A, *Aragoa*; CH, *Chionohebe*; D, *Detzneria*; H, *Hebe*.

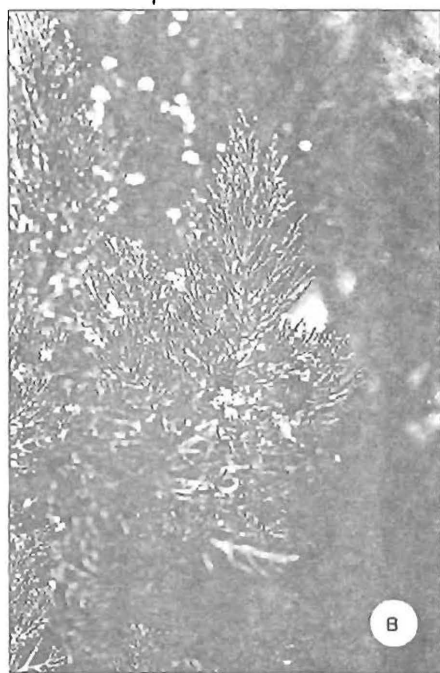
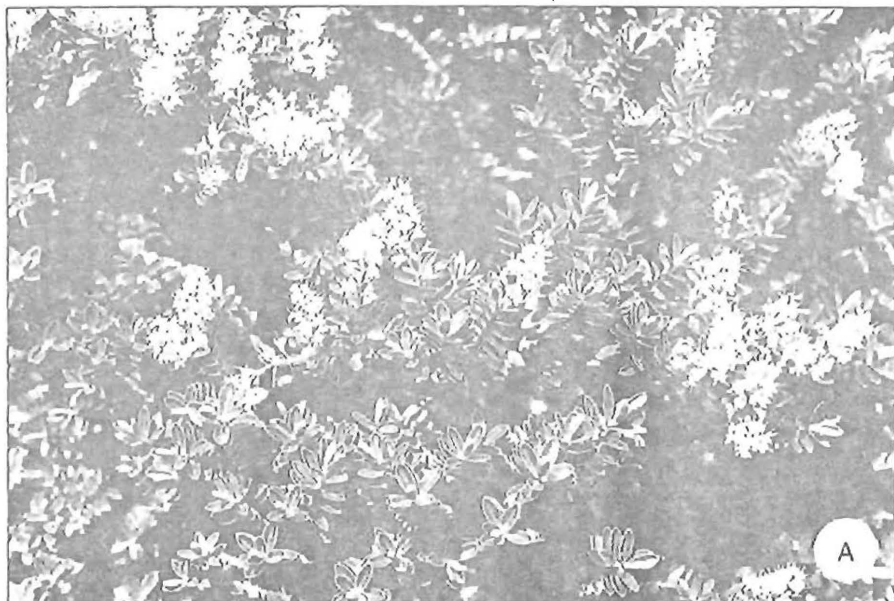


Figura 29.—Dos especies neozelandesas de *Hebe*, con el que tradicionalmente se ha relacionado a *Aragoa*: A, *Hebe rakaiensis* (J. B. Armst.) Ckn.; B, *Hebe cupressoides* (Hook. f.) Ckn. & Allan (ejemplares cultivados en el Real Jardín Botánico de Madrid).

El género *Hebe*, con más de 90 especies (D. M. MOORE, 1972, L. B. MOORE, 1982; HONG, 1984) y distribución centrada en Nueva Zelanda, tiene en Sudamérica (Patagonia) únicamente dos especies disyuntas (*Hebe salicifolia* y *Hebe elliptica*), comunes a Patagonia-Nueva Zelanda. La presencia de estas especies en Sudamérica se ha interpretado generalmente como un caso de dispersión a larga distancia, y no como un caso más de disyunción debido a la existencia de un área ancestral común —como se ha sugerido en otros géneros: *Ourisia*, *Euphrasia*, *Jovellana*, *Calceolaria* (*Scrophulariaceae*) (BARKER, 1982; ROSSOW, 1986; MOLAU, 1988a; HEADS, 1993). Este segundo supuesto implicaría aceptar que las especies antes indicadas (*Hebe*) no han sufrido diferenciación alguna a lo largo de decenas de millones de años, como ha sido planteado por HAY (1992) para táxones de la familia *Araceae*.

El género *Hebe* mantiene diferencias notables con *Aragoa* en la foliación, androceo, polen, etc.; no obstante cabe señalar, como una notable convergencia morfológica, la existencia en Nueva Zelanda de un grupo de especies (“grupo flagrifor-mes”) que, aunque mantienen un patrón de foliación claramente decusado, presentan hojas cupresoides y son muy similares en hábito a *Aragoa* (fig. 29B). El género *Detzneria* vive en regiones alpinas de Nueva Guinea, y presenta también convergencia morfológica en hábito y hojas, aunque las diferencias florales y polínicas con *Aragoa* son también definitivas (PENNEL, 1942; VAN ROYEN, 1972, 1983; HONG, 1984).

A diferencia de *Puya* (*Bromeliaceae*), género muy diversificado en los páramos del norte de los Andes y en la Puna, pero de origen Guyanés (SMITH & DOWNS, 1974; SMITH, 1989; VARADARAJAN, 1990), *Aragoa* no cuenta con géneros relacionados (representantes de las tribus *Veroniceae* ni *Sibthorpieae*) en las tierras altas de Guyana. El género *Puya* y varios géneros de la subfamilia *Pitcairnoideae* son elementos propios de las tierras de Guyana.

VII. PALEOECOLOGÍA Y ECOLOGÍA

PALEOECOLOGÍA

Aragoa como elemento del protopáramo

Una vez perdido el contacto entre Sudamérica y África y cuando las conexiones austral-antárticas fueron interrumpiéndose progresivamente (Eoceno-Oligoceno), la evolución de la flora sudamericana continuó independientemente de la africana. Los procesos orogénicos del Mioceno forzaron el desarrollo de nuevos tipos de vegetación en el norte de los Andes, como consecuencia de la adaptación de elementos tropicales a las nuevas condiciones y de la inmigración de flora austral-antártica (por migración o dispersión a larga distancia). La vegetación del páramo primitivo era, hace unos 2,5-3 millones de años, muy pobre en especies y dominaban las gramíneas. Junto al polen de *Aragoa* se encontró evidencia de otros géneros, como: *Polylepis* (*Rosaceae*), *Hypericum* (*Guttiferae*), *Jamesonia* (*Pteridofitos*), *Valeriana* (*Valerianaceae*), *Plantago* (*Plantaginaceae*) y otros (VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986). Causa de nuevos aportes a la flora del páramo fueron el establecimiento del istmo de Panamá (flora holártica) y los pleniglaciales en que las islas del páramo crecían y establecían contactos con otras floras. Los cambios climáticos del Pleistoceno afectaron notablemente a la vegetación del páramo, que en la actualidad presenta distribución tipo isla (VAN DER HAMMEN, 1974, 1979, 1992; VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1983). Han sido reconocidos al menos 15-20 ciclos glaciares —de unos 100.000 años cada uno—, desde los tiempos del protopáramo, hace 2-2,5 millones de años. En cada ciclo, debido a las alternancias de clima seco/húmedo, la vegetación se vio sometida a cambios de composición florística, resultando en la actualidad, por la conjunción de todos los factores anteriormente indicados, una flora muy diversa.

Aragoa en los registros de polen fósil

En la actualidad han sido publicados numerosos registros de polen fósil de *Aragoa* y corresponden a diferentes puntos de la Cordillera Oriental y a muestreos puntuales en la Cordillera Central y Sierra Nevada de Santa Marta.

HOOGHIEMSTRA (1984) estudia palinológicamente una sección de 357 m de sedimentos de laguna en la altiplanicie de Bogotá (Funza), a 2547 m de altitud, donde se obtuvo un registro de polen prácticamente continuo correspondiente al intervalo

30.000 años a 3,2 millones de años a.p. (HOOGHIEMSTRA, com. pers.). *Aragoa* se encuentra representado desde los registros más antiguos (zona 51), prácticamente durante toda la secuencia. Por otra parte, MELIEF (1985), en secciones efectuadas en depósitos lacustres en la región de Sumapaz, Cordillera Oriental, obtuvo un registro polínico continuo de los últimos 23.000 años. En él aparecen pólenes de *Aragoa* en diferentes intervalos, que pudieron ser interpretados paleoecológicamente como pertenecientes a más de un tipo de vegetación. *Aragoa* aparece asociada a asteráceas arbustivas en la franja de bosque andino –en varios intervalos–, y en el último interstadial de Guantiva (12.750 a 11.800 a.a.p.), *Aragoa* aparece asociada a páramo arbustivo muy húmedo con ericáceas y asteráceas. Los pólenes de *Aragoa* de las secciones del Sumapaz pertenecen probablemente a las especies *A. corrugatifolia* y *A. cundinamarcensis*, que actualmente viven en la región.

KUHRY (1988) encuentra asimismo polen de *Aragoa* –posiblemente de *A. abietina*–, asociado a depósitos de turbera en la Cordillera Oriental. El polen de *Aragoa* aparece con elementos propios del páramo de gramíneas y del subpáramo en distintos períodos comprendidos entre los intervalos: 22.500 al 19.500 a.a.p. (Estadial de Fúquene Temprano) –en que el límite superior del bosque se encontraba aproximadamente a 2000 m– y el 1.800 a.a.p al presente (Intervalo Holoceno Z) –cuando el bosque llega hasta los 3.300 m.

En la Sierra Nevada de Mérida –menos conocida paleoecológicamente que la Cordillera Oriental Colombiana–, en la Sierra de la Culata, estudios recientes sobre el polen cuaternario en los depósitos de la región (SALGADO-LABOURIAU, 1986) no indican presencia del género *Aragoa*. No obstante, en la actualidad, tanto en la Sierra de la Culata como en extensas zonas del Estado de Mérida y Trujillo, se encuentra en abundancia la especie *A. lucidula*.

ECOLOGÍA

Los páramos neotropicales en sentido amplio son regiones altas, frías y con vegetación abierta, ubicadas en zonas montañosas húmedas del norte de los Andes. Se extienden desde Costa Rica (11° N) hasta el norte de Perú (8° S), a altitudes comprendidas entre los (3200-)3800-4800(-5000) m. En cuanto a las características fisiográficas y geobotánicas, así como a los criterios de zonación en distintas franjas o zonas de vida, nos remitimos a CUATRECASAS (1934, 1968), CLEEF (1981) y STURM & RANGEL (1985).

En el páramo se observa confluencia adaptativa en cuanto a biotipos, tipo de hoja, etc., en el elemento arbustivo (CUATRECASAS, 1968; CLEEF, 1979). *Aragoa* (ver hábito) presenta hojas nanófilas o leptófilas generalmente imbricadas y coriáceas.

Aragoa en los estudios de vegetación de los páramos

Desde los primeros estudios sobre vegetación de los páramos de Colombia y Venezuela (JAHN, 1931; CUATRECASAS, 1934, 1936) se ponen de manifiesto el interés o notoriedad de algunas de las especies del género *Aragoa* en la composición de las comunidades vegetales del páramo y subpáramo. CUATRECASAS publica los pri-

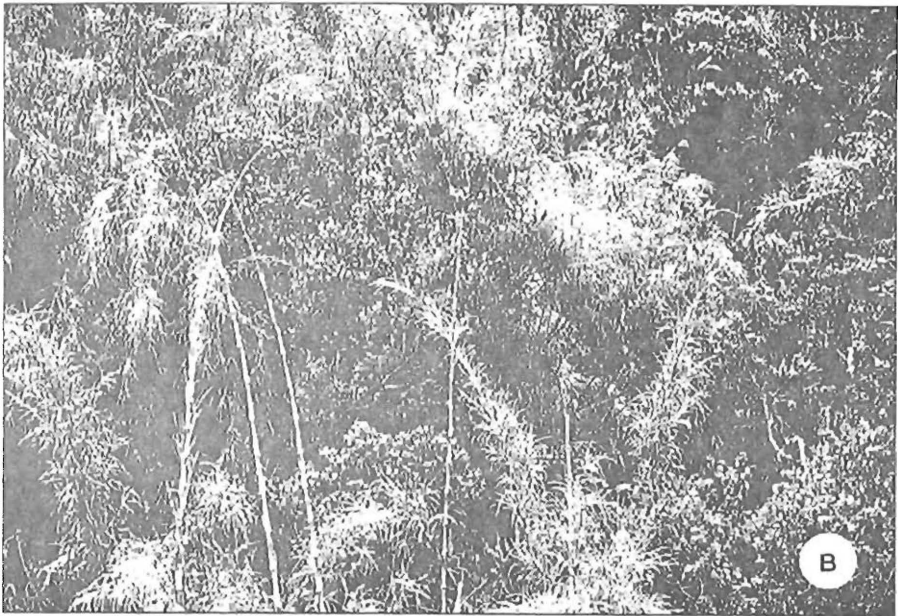


Figura 30.—Dos tipos de vegetación en que se presenta *Aragoa*: A, *Aragoa abietina* en páramo húmedo con *Espeletia barclayana* Cuatr., en el páramo del Alto-San Cayetano; B, *Aragoa cundinamarcensis* en bosque andino/subpáramo arbustivo con elementos bambusoides (*Chusquea* sp.), en la región de Chasques-Santa Bárbara.

meros datos fitosociológicos con información sobre las especies *A. cupressina* y *A. abietina*. Los levantamientos fueron efectuados en los páramos circundantes a la sabana de Bogotá.

VAN DER HAMMEN (1962), en un estudio palinológico en el páramo de Guantiva (Boyacá-Santander), describe la formación vegetal existente en las laderas noroccidentales, entre los 3700 y 4000 m. En estas condiciones se encuentra una especie de "bosque enano" con *Aragoa cleefii*, *Weinmannia* (*Cunoniaceae*), *Myrsine* (*Myrsinaceae*) e *Ilex* (*Aquifoliaceae*). La formación recuerda en cierto modo a las existentes en los cerros de Bogotá donde crece otra especie del género: *A. cupressina*. Otros trabajos sobre vegetación de los páramos con indicaciones de especies del género *Aragoa* son: CUATRECASAS, 1968; LOZANO Y SCHNETTER, 1976; CLEEF, 1981; FRANCO, 1982; CLEEF & RANGEL, 1984; STURM & RANGEL, 1985; VARGAS Y ZULOAGA, 1985; FRANCO & al., 1986; SÁNCHEZ & RANGEL, 1990. Se comentan algunos de ellos.

CLEEF (1981) describe, basándose parcialmente en lo dicho por CUATRECASAS (1934) y LOZANO & SCHNETTER (1976), la asociación *Aragoetum abietinae* característica de los páramos del sur de la Cordillera Oriental, en los que *A. abietina* es el elemento arbustivo dominante en ambientes de turbera. Incluye dos subasociaciones dependiendo de la presencia o ausencia de *Bambu* (*Chusquea*). Asimismo tipifica la vegetación del páramo arbustivo o subpáramo bajo en la región del Cocuy, dominado por *Ericaceae*, *Asteraceae* y *Melastomataceae*. En este ambiente crece *Aragoa lycopodioides*.

GRABANDT (1980, 1985) realiza estudios de "lluvia de polen" en distintas regiones de la Cordillera Oriental. En los transectos efectuados en tres páramos de Boyacá encuentra pólenes de *Aragoa* (*A. cleefii*) y correlaciona la lluvia de polen con la vegetación actual. Según sus resultados *Aragoa* presenta un coeficiente de correlación muy alto y sirve, por tanto, como excelente indicador del subpáramo y del páramo bajo y de los tipos de vegetación que en ellos se encuentran. En la región del Sumapaz los registros polínicos de *Aragoa* se reducen a la franja altitudinal 3300-3850 m. La especie indicada en la zona del Cocuy como "*Aragoa cupressina*" corresponde a una especie del grupo *lycopodioides*.

A continuación incluimos una relación de diferentes ambientes o tipos de vegetación del páramo con algunas especies de *Aragoa* asociadas –a grandes rasgos– a cada uno de ellos:

a) Subpáramos y páramos abiertos secos:

- *A. cupressina*
- *A. cleefii*
- *A. romeroi*
- *A. kogiorum* subsp. *kogiorum*

b) Páramos con abundante humedad edáfica:

En turbera:

- *A. abietina* (figs. 30A)
- *A. dugandii*

Cerca de vías de agua o lagunas:

- *A. corrugatifolia*
- *A. tamana*
- *A. kogiorum* ssp. *sevillae*
- *A. castroviejoii*

c) Borde de bosque andino/subpáramo:

- *A. cundinamarcensis* (fig. 30B)
- *A. lycopodioides*

d) Límite superior del bosque altoandino (> 3500 m):

Muy húmedo:

- *A. perez-aebelaeziana* (ver CLEEF, 1981)

Húmedo o subhúmedo:

- *A. lucidula*

VIII. ETNOBOTÁNICA Y CONSERVACIÓN

ETNOBOTÁNICA

Cultivo ornamental

Debido a su apariencia de pequeñas coníferas llamativas por sus flores blanco-níveo, ya en el siglo pasado se señaló el valor ornamental de las especies *A. abietina* y *A. cupressina* (G. DON, 1837). Se indicaban para el jardín y como plantas de interior que debían sembrarse en macetas con buen drenaje, en mezcla de turba y arena. WEDDELL (1857) recoge un comentario sobre el valor ornamental de estas plantas en los páramos cercanos a Bogotá, donde se las conoce con el nombre de "romero de páramo". PÉREZ ARBELÁEZ, en su libro de plantas útiles de Colombia (1978), recomendaba el cultivo en Colombia de *A. abietina* (fig. 56).

A pesar de haberse ensalzado su valor ornamental, como ocurre con varias plantas propias de los páramos, es muy difícil cultivarlas fuera de esos peculiares ambientes. Se ha visto ocasionalmente cultivada en Bogotá a *A. cupressina*, de la que se encuentran ejemplares vivos en el Jardín Botánico José Celestino Mutis de Bogotá. Según observaciones personales, parece difícil tanto la viabilidad de individuos jóvenes trasplantados como la obtención de plántulas a partir de semilla en invernadero.

Aunque no es probable que en el género *Aragoa* se dé hemiparasitismo, como ocurre en algunas otras *Scrophulariaceae-Rhinanthoideae* de los páramos, como *Castilleja*, *Bartsia* (HECKARD, 1962; MUSSELMAN & DICKISON, 1975), parecen tener algún requerimiento específico en el suelo del páramo que dificulta su crecimiento fuera de su hábitat natural. Esto puede explicar la debilidad de las plantas, tanto en los trasplantes como en las plántulas poco después de la germinación, que al no desarrollarse debidamente, son atacadas prontamente por hongos.

Plantas de corte

Otros usos muy locales y relativamente poco extendidos en la actualidad son como "plantas secas" y como "ramos verdes". En ferias artesanales se venden con fines ornamentales tallos de 30-40 cm de longitud de *A. cupressina* (figs. 10, 46), impregnados por una capa de purpurina, que da un aspecto sólido metálico a este adorno floral. En los últimos años se encuentra también en el mercado de flores de Bogotá *Aragoa abietina*, vendida como "ramo verde", para decorar floreros, con la misma función que algunas variedades de *Buxus* y *Asparagus*.

CONSERVACIÓN

Como caso similar a lo que acontece con algunos géneros de la subtribu *Espeletineae* (*Asteraceae*), aparte del carácter endémico del género *Aragoa* en sí, la mayoría de las especies, según la distribución conocida en la actualidad, se hallan confinadas a franjas de páramo y subpáramo en determinados sectores de las cordilleras. Salvo 3-4 especies que se encuentran en los diferentes manchones de páramo a lo largo de 250-500 km de cordillera, la distribución de más de la mitad de las especies se encuentra confinada a zonas paramunas a lo largo de no más de 30-100 km.

Conocida la especialización ecológica de la mayoría de las plantas de los páramos, cualquier medida de conservación que se tome ha de relacionarse con la protección del ecosistema en sí. Si se tienen en cuenta el pequeño número de km² que representan los páramos en la geografía del norte de los Andes, la flora altamente endémica y el indudable valor paisajístico (fig. 30) y regulador de flujos de agua que representan los páramos, cualquier esfuerzo encaminado a proteger o mantener las medidas de conservación ya establecidas en parte de las regiones de páramo de Colombia y Venezuela ha de ser considerado como de alto interés. Sobre la conservación de estos ecosistemas CUATRECASAS (1979) expresó ya algunas ideas.

IX. HIBRIDACIÓN

La hibridación en *Aragoa* se da con cierta frecuencia entre especies que ocupan áreas próximas y que ocasionalmente entran en contacto. No se han detectado casos de hibridación entre especies pertenecientes a secciones o subgéneros diferentes, no obstante se da hibridación entre especies muy diferentes dentro de una misma sección, como por ejemplo entre especies del grupo *lycopodioides* y del grupo *cupressina*, pertenecientes ambos a la sección *Aragoa*.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS HÍBRIDOS EN LA NATURALEZA

Se contabilizaron y muestrearon con cierto detalle en el campo dos grupos de poblaciones donde se observaron, aparte de poblaciones bien definidas de las especies progenitoras, múltiples individuos que presentaban una gradación entre los supuestos progenitores.

a) Hibridación entre *A. cleefii* y *A. cundinamarcensis*, en los páramos de Chasques-Santa Bárbara (Cundinamarca) (fig. 31).

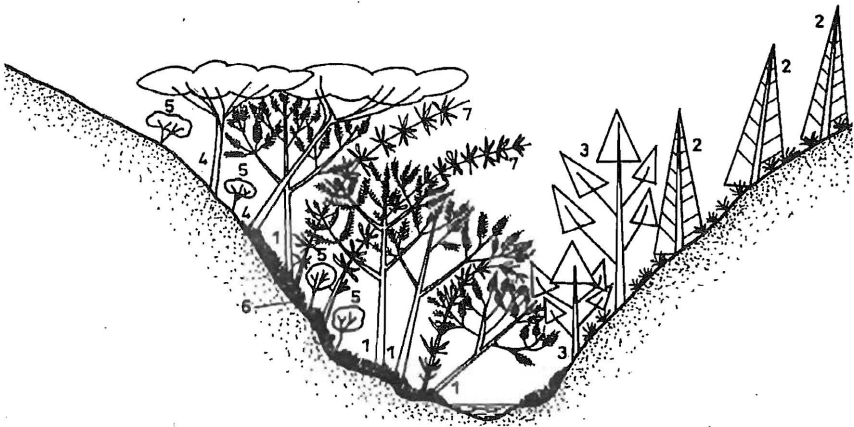


Figura 31.—Representación de la distribución espacial de *Aragoa cundinamarcensis* (1), *A. cleefii* (2) y *A. x funzana* (3) en una quebrada en la región de Chasques (Cundinamarca). Confluencia de bosque andino/subpáramo con *Chusquea* (7), *Escallonia* (4), *Hypericum* (5) y *Sphagnum* (6) en su cara norte, y subpáramo arbustivo seco, en la cara sur.

La región cuenta con zonas de subpáramo arbustivo en contacto con restos de bosque andino en las zonas inferiores y páramo en las partes más altas, todos moderadamente alterados por la actividad humana (ganadería y agricultura). *A. cleefii* es la única especie del género presente en matorrales del subpáramo, acompañada además de *Arcytophyllum*, *Puya*, *Espeletiopsis* e *Hypericum*, principalmente.

Asimismo, y de forma menos conspicua, se encuentra *A. cundinamarcensis* en hondonadas húmedas de quebrada, sobre suelos de *Sphagnum*. Crece con otros arbustos y arbolillos, aunque ocasionalmente se presentan individuos en algunas zonas más expuestas. En una microcuenca en que confluían estos dos táxones se observó que en una de las pendientes (la más seca) era frecuente *A. cleefii* (siete individuos), mientras que en la otra vertiente y en la base de la quebrada, donde el suelo estaba cubierto por *Sphagnum*, se encontraba casi exclusivamente *A. cundinamarcensis* (seis individuos). Del mismo modo y dispersos en la zona de contacto a ambos lados de la quebrada se encontraban cinco individuos híbridos, correspondientes a tres notomorfos.

Por otra parte se detectaron también algunos individuos con características intermedias en otras zonas cercanas, en llanos con *Espeletiopsis*, que se comportaban en cierta medida en estos ambientes como una especie autónoma.

b) En otro caso observado confluyen –aunque en áreas más reducidas– *A. cupressina* y *A. abietina* en el páramo de Monserrate, cerca de Bogotá (fig. 32). La situación es muy similar, ya que a pesar de que a lo largo de todo el páramo Monserrate-Cruz Verde hay zonas muy claras con solo *A. cupressina* (zonas expuestas) o *A. abietina* (turbera), en algunas áreas de contacto (quizá favorecido por la alteración humana del bosque andino) se observa abundancia de individuos híbridos con gradación morfológica hacia uno u otro padre (“franja híbrida”), incluso en mayor proporción que cualquiera de éstos. Cabe anotar que algunos de los pies híbridos alcanzan 3-3,5 m de altura, rebasan claramente en talla a los progenitores y con frecuencia producen abundante semilla.

Podemos concluir que la hibridación natural en estas plantas es relativamente frecuente y fácil de detectar. Además se pone de manifiesto una probable introgresión y formación de numerosos notomorfos, ya que se observa una amplia gradación en los híbridos y frecuente producción de semillas.

MORFOLOGÍA Y FERTILIDAD POLÍNICA DE LOS HÍBRIDOS

En muchos casos es relativamente fácil, al observar el material de herbario, detectar la presencia de individuos que muestran características intermedias (para varios de los caracteres) entre dos especies bien definidas de una zona geográfica determinada. Así se presentan individuos con características intermedias en: patrón de ramificación, disposición de las hojas en el tallo, forma de la hoja, sección foliar e indumento en la boca del tubo de la corola –glabro/piloso (fig. 32).

Fertilidad polínica

Se estimó la viabilidad de los granos de polen de individuos con características híbridas, colectados en una zona de contacto entre poblaciones de *A. cupressina* y

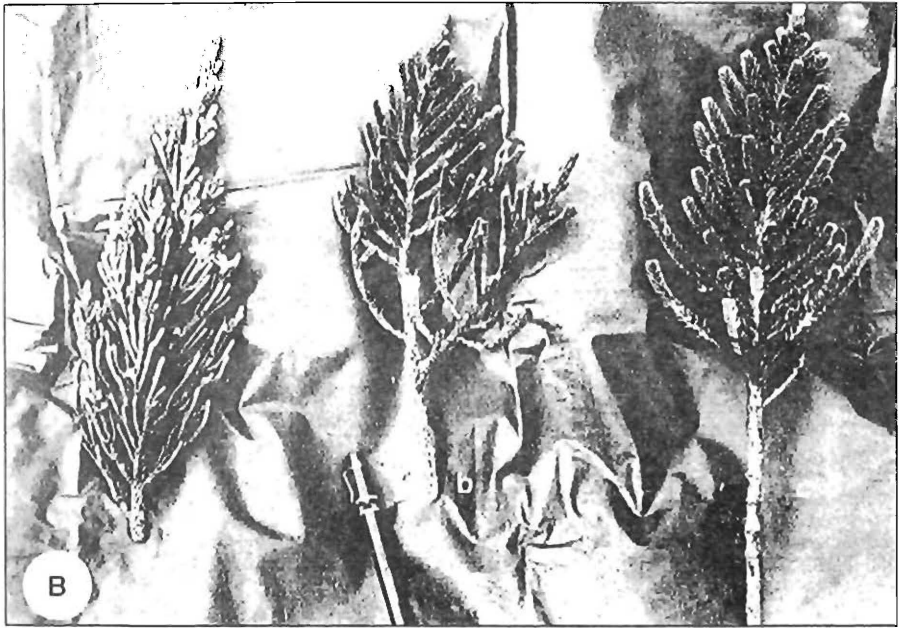
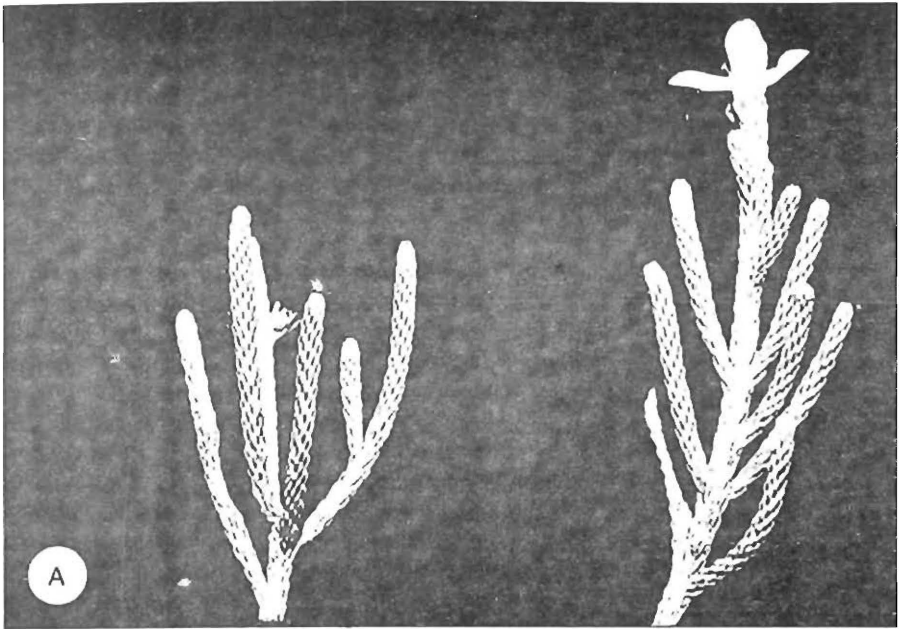


Figura 32.—A, *Aragoa × jaramilloi*; B, ramas de *A. cupressina* (a), *A. × jaramilloi* (b) y *A. abietina* (c), mostrando el tipo de ramificación intermedio del híbrido.

A. abietina, en una franja no superior a 100×15 m. Se tomó muestra de polen de dos individuos que correspondían a los presuntos progenitores: *A. cupressina* y *A. abietina*, y otras tantas de dos individuos híbridos, uno que tiende morfológicamente a la primera, y el otro, más parecido a la segunda especie. »

Material y métodos

Para estimar el porcentaje de pólenes no viables se observaron las preparaciones de anteras en el microscopio óptico, previa tinción con lactofenol y carmín acético. Se tomaron como estériles aquellos granos pequeños, vacíos o malformados y los que se teñían irregularmente, en general siguiendo el mismo método que en FERNÁNDEZ ALONSO & FERNÁNDEZ CASAS (1993).

Los resultados obtenidos fueron (4% y 54 %) de pólenes viables en el primer y segundo híbrido, y de 92% y 77%, en *A. abietina* y *A. cupressina*, respectivamente (tabla 11).

TABLA 11
VALORES DE FERTILIDAD POLÍNICA

	E s p e c i e			
	<i>A. cupressina</i>	<i>A. abietina</i>	<i>A. × jaramilloi</i> (c)	<i>A. × jaramilloi</i> (a)
N.º colec.	Fern.-8226	Fern.-8225	Fern.-8228	Fern.-8227
N.º granos	250	300	300	300
Viables	231	230	162	12
Anómalos	19	70	138	288
% fertilidad	92,4%	76,6%	54%	4%

Introgresión

Las diferencias en los porcentajes entre los dos híbridos, así como el relativamente bajo de uno de los padres, unido al tipo de variación morfológica gradual observada en la población en cuestión, parecen indicar que se dan procesos de introgresión. Nos encontraríamos entonces ante un "enjambre de híbridos" (GRANT, 1989). Otro dato interesante es la presencia de cápsulas con semillas completamente desarrolladas en la mayoría de los individuos híbridos, que representaría una recuperación secundaria de la fertilidad por retrocruzamiento. De este modo, las formas introgredidas podrían competir con las especies progenitoras o colonizar nuevos hábitats. Este mecanismo, en el que intervienen la hibridación natural y la introgresión, constituiría a largo plazo un posible mecanismo de especiación. LEWONTIN & BIRCH (1966), STEBBINS (1971), FUNK (1985), NIETO FELINER (1987), GRANT (1989), FUNK & BROOKS (1990) y ARNOLD (1992) señalan información sobre este proceso y casos en algún modo similares al descrito para *Aragoa*.

TABLA 12

HÍBRIDOS CONOCIDOS EN EL GÉNERO *ARAGOA*

	<i>A. abietina</i>	<i>A. cundinamarcensis</i>
gr. <i>cupressina</i>		
<i>A. cupressina</i>	(1)	
<i>A. cleefii</i>		(2)
gr. <i>abietina</i>		
<i>A. abietina</i>		(3)
<i>A. corrugatifolia</i>		(4)
gr. <i>lycopodioides</i>		
<i>A. cundinamarcensis</i>		

1. *Aragoa* × *jaramilloi* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 93. 1993.
2. *Aragoa* × *funzana* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 93-94. 1993.
3. *Aragoa* × *chingacensis* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 94. 1993.
4. *Aragoa* × *diazii* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 94. 1993.

CONCLUSIONES

La hibridación de tipo introgresivo entre *A. cupressina* y *A. abietina*, así como entre *A. cleefii* y *A. cundinamarcensis*, puede deberse en parte a la modificación del medio por actividades humanas, lo que ha eliminado algunas barreras naturales, ha favorecido la dispersión de alguna especie colonizadora y ha permitido el contacto entre especies. Por otra parte, el hecho de que generalmente los híbridos hayan sido detectados en áreas en que se encontraban individuos de las dos especies progenitoras a escasas decenas de metros parece estar íntimamente ligado con el agente polinizador. En las especies observadas, con flores blancas de tamaño "medio o grande", la polinización es llevada a cabo por dípteros y pequeños ápidos, caracterizados por una movilidad muy discreta, a diferencia de lo que se ha indicado en la literatura para algunas especies ornitófilas, en las que el polen, y por consiguiente el flujo génico, puede darse entre individuos de poblaciones separadas varios cientos o miles de metros (DE PAMPHELLIS & WYATT, 1989).

En los híbridos entre especies del grupo *lycopodioides* y del grupo *cupressina*—que presentan diferencias notables en el tamaño y tipo de corola— puede obtenerse alguna combinación híbrida que permita o facilite el aislamiento reproductivo (barrera mecánica) del híbrido con respecto a los padres. En este sentido, una especialización en un nuevo polinizador permitiría una rápida estabilización del nuevo fenotipo. Ideas relacionadas con lo dicho anteriormente se han indicado para *Penstemon* (*Scrophulariaceae*) (STRAW, 1955), *Calceolaria* (MOLAU, 1988a) y para otros grupos (LEVIN, 1978).

X. ESPECIACIÓN Y DIVERSIFICACIÓN EN EL GÉNERO ARAGO

ESPECIACIÓN

En el establecimiento de la flora de los páramos (ver capítulo de paleoecología) y posterior enriquecimiento se dieron sucesivos procesos de inmigración, evolución y especiación propiciada por el aislamiento y repetida fragmentación de su biota en el Pleistoceno (CLEEF, 1981). Asimismo, de acuerdo con GRANT (1971), este tipo de condiciones permitió expansiones y extinciones o cuasiextinciones en las especies y, consecuentemente, se favoreció la selección y deriva genética.

a) *Especiación geográfica*. La diversificación y especiación en *Aragoa*, si se tiene en cuenta el número de especies en las diferentes subdivisiones del sistema de páramos del norte de los Andes, puede interpretarse que han seguido patrones similares a los indicados para algunos géneros altoandinos de *Asteraceae* (CUATRECASAS, 1986), para el género *Puya* en los centros de especiación presentes en Colombia (VARADARAJAN, 1990; FERNÁNDEZ ALONSO, 1991) y para la *Rosaceae Polylepis* (SIMPSON, 1986). En relación con la actual presencia de diferentes especies de *Aragoa* en los distintos grupos de páramos a lo largo de todo el gradiente o rango de distribución del género, se interpreta como una respuesta adaptativa, a la individualización de nichos resultante, de los diferentes tipos de suelos y condiciones climáticas locales a lo largo de dicho gradiente.

b) *Especiación hibridógena*. Si la hibridación natural, y en especial la hibridación de tipo introgresivo, ha tenido la frecuencia y la importancia en el pasado, como la que puede detectarse en la actualidad, quizá la explicación de la gran diversificación de algunos grupos, como el grupo *lycopodioides*—que puede considerarse conectado con otros grupos o secciones a través de algunas especies que presentan caracteres cruzados (especies relacionadas con *A. funckii*, de la secc. *Ciliatae*; con *A. romeroi* y *A. castroviejoi*, del grupo *cupressina*, y con *A. occidentalis*, del grupo *abietina*)—, se deba a la existencia de evolución reticulada (ARNOLD, 1992) en la historia del grupo. La especiación hibridógena, indicada en otros géneros presentes en los páramos, como *Calceolaria* (MOLAU, 1988), puede postularse en *Aragoa* (ver capítulo de hibridación), como un importante mecanismo de especiación.

VÍAS DE RADIACIÓN EN ARAGO

En 1991 (FERNÁNDEZ ALONSO), de acuerdo con el conocimiento del grupo en esa fecha y con lo planteado por CLEEF (1979)—en el sentido de considerar el sur de

la Cordillera Oriental, el más importante centro de evolución en el género *Aragoa*—, presentamos una posible hipótesis de diversificación-radiación en cada uno de los tres grupos morfológicos considerados (*cupressina*, *abietina* y *lycopodioides*), partiendo siempre del sur de la Cordillera Oriental. Hoy, a la luz de nueva información taxonómica y corológica del género, aunque seguimos de acuerdo en considerar el sur de la Cordillera Oriental (páramos de Cundinamarca-Boyacá) como el más importante centro de diversidad del género, se postulan al menos dos centros secundarios más (fig. 33).

a) *Páramos meridionales de la Cordillera Oriental* (fig. 34). Albergan a la única especie del subgénero *Luteoaragoa*, como un grupo autónomo; presenta asimismo dos especies del grupo *cupressina*, que se habría diversificado hacia el norte en dos especies más en los macizos de Tamá y Perijá. Cuenta asimismo con dos especies del grupo *abietina*, que habría originado hacia el sur la única especie de la Cordillera Occidental. La cuarta especie del grupo *abietina*, *A. dugandii* —posiblemente la más primitiva—, se encuentra al norte de este primer centro, en los páramos de Pisba.

b) *Páramos de los Santanderes-Cocuy (sector i y ii de la región centro-norte de la Cordillera Oriental)* (fig. 34). Centro de diversidad del grupo *lycopodioides*, con cinco especies, hacia el nordeste solo se encuentra una especie, en Tamá, y hacia en sur, una especie, de amplia distribución en los páramos meridionales.

c) *Sierra Nevada de Mérida-Sierra Nevada de Santa Marta* (fig. 34). Centro secundario en el que solo se encuentra la sección *Ciliatae*. Aparentemente esta sección está relacionada con especies del grupo *cupressina*, de Tamá, Perijá, y con especies del grupo *lycopodioides*, de Tamá y Santanderes.

IDEAS SOBRE LA DIVERSIFICACIÓN Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN *ARAGOA*

Sobre el origen o posible relación filogenética de *Aragoa* con otros grupos de *Scrophulariaceae* algo se ha indicado en la parte de fitogeografía, y se complementa más adelante al hablar de la ubicación taxonómica del género.

Tendencias evolutivas

Expresamos nuestra opinión sobre algunos caracteres y la tendencia que puede haber tenido la evolución de los mismos (carácter primitivo o derivado).

a) En cuanto al hábito, según lo observado en varios géneros del páramo, los elementos más antiguos del género *Aragoa* corresponderían a plantas arborescentes, del bosque o márgenes de bosque andino (*Aragoa* gr. *lycopodioides*).

b) Desde el punto de vista morfológico, y en lo relativo a las hojas, consideramos primitivo el escaso número de filas de hojas, la presencia de hojas anchas y patentes o reclinadas respecto al eje. Caracteres todos ellos que se cumplen en *A. dugandii*, endémica de los páramos de Pisba o Chita, donde se encuentran también elementos primitivos del género *Espeletia* (*E. jaramilloi* Cuatr.).

c) Las corolas con tubos largos son consideradas primitivas en la tribu *Verniceae*, frente a las típicamente rotáceas o subrotáceas de tubos cortos (HONG, 1984); en este sentido sería *A. perez-arbelaeziana* la más primitiva, aunque este carácter no se puede correlacionar claramente con otros considerados primitivos (hojas), en esta especie.

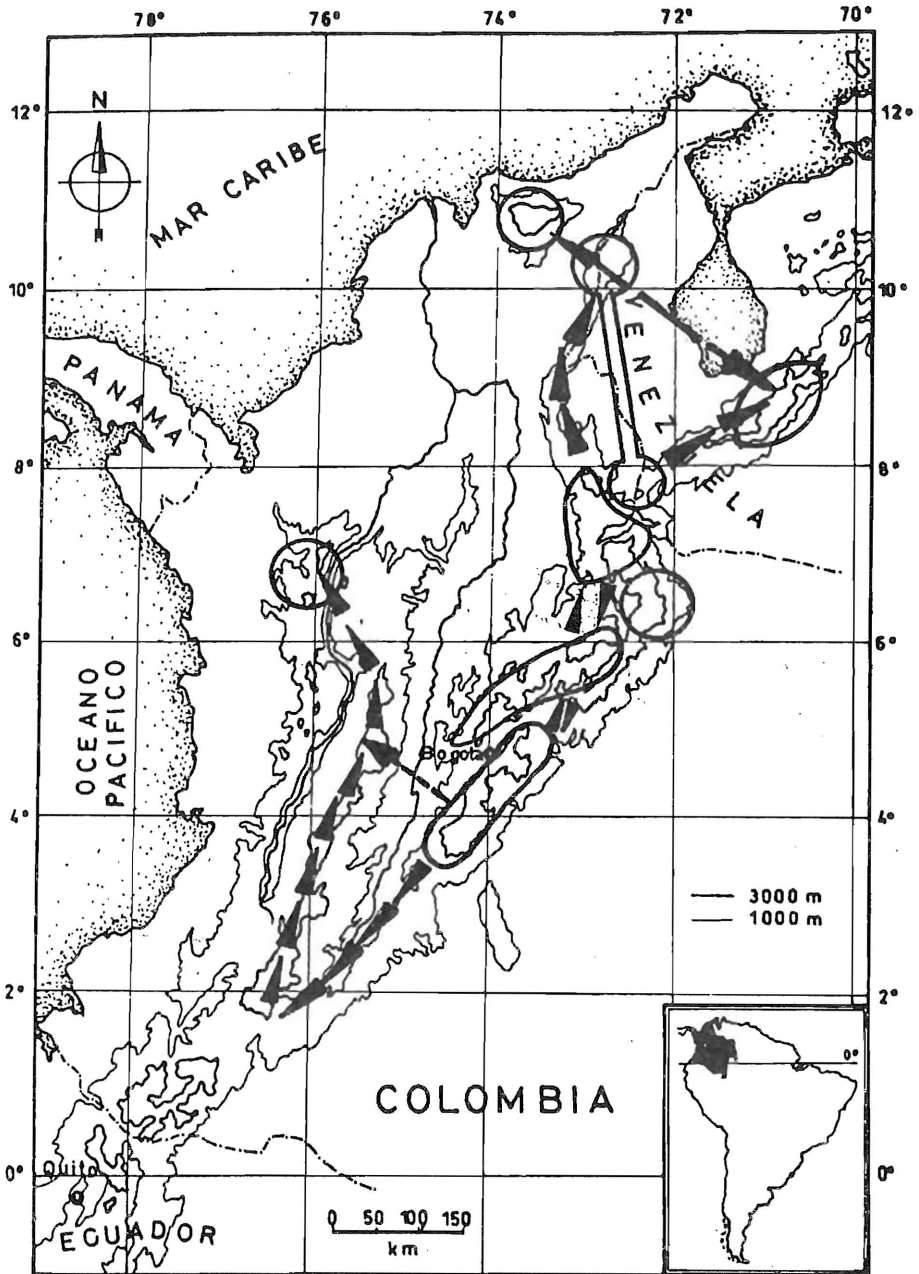


Figura 33.—Posibles vías de radiación en el género *Aragoa*. Las áreas cerradas corresponden a los diferentes grupos de páramos; las series de flechas, a las posibles vías de radiación en los períodos pleniglaciares del pleistoceno; las líneas discontinuas, a posibles vías de dispersión a larga distancia (endozoocoria).

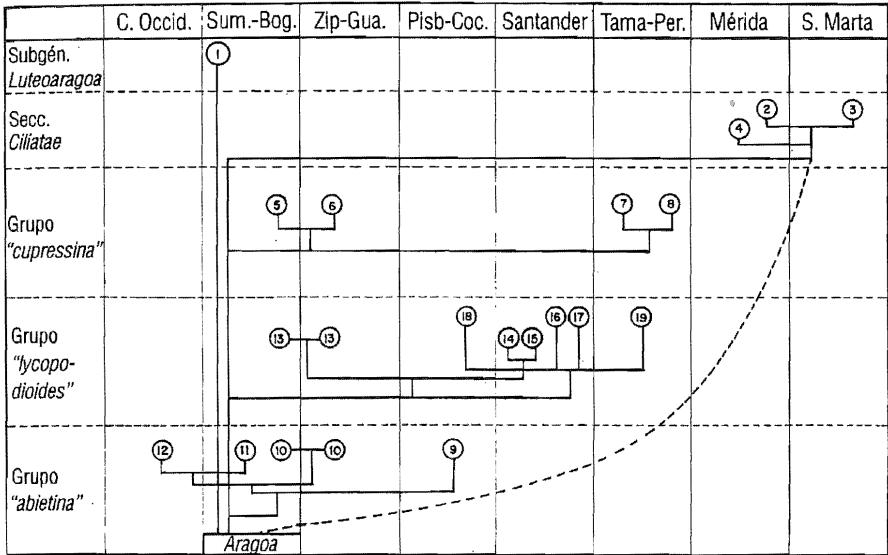


Figura 34.—Esquema filogenético tentativo en *Aragoa* H.B.K. La numeración de los círculos guarda correspondencia con la de las especies en el tratamiento.

Polaridad supuesta para algunos caracteres en el género *Aragoa* (P = primitivo; D = derivado):

	(P)	(D)
– Hábito:	-----	árbol → arbusto → subarbusto
– Ramas:	-----	patentes-reclinadas → ascendentes
– Hojas:	núm. ortóst-----	bajo → alto
-----:	disposición-----	patentes → adpresas
-----:	forma-----	anchas, delgadas → estrechas, gruesas
-----:	consistencia-----	no coriáceas → coriáceas
-----:	punteaduras-----	si → no
– Inflorescencias:	-----	2-3 flores axilares → 1 flor axilar
– Pedicelo floral:	-----	largo → corto
– Corola:	-----	tubo largo → tubo corto (?)
– Semilla:	núm./loc-----	4 ó más → menos de 4
-----:	ala-----	ancha → estrecha

Las características de un hipotético ancestro o elemento primitivo del género *Aragoa* ("*Protoaragoa*") serían, según lo expuesto: elemento arborescente, con escaso número de filas de hojas (provenientes de un patrón opuesto decusado); ramas patentes; hojas patentes, anchas, no coriáceas, con puntuaciones glandulares; flores axilares, agrupadas (racimos contraídos); pedicelo largo; corolas con tubo largo; cápsulas con abundantes semillas, ala ancha. Ecológicamente se consideraría propio

del bosque montano-andino, desde donde pudo diversificarse y adaptarse a diferentes tipos de formaciones: bosque altoandino, subpáramo, páramo (húmedos o secos).

En la figura 38 presentamos un esquema filogenético provisional para el género *Aragoa*, en el que también se puede visualizar la concentración de taxones de las diferentes categorías infragenéricas en los distintos grupos de páramos. En dicho esquema representamos a los dos subgéneros como líneas independientes. Para la sección *Ciliatae* se plantean dos alternativas, una de ellas la relaciona directamente con el grupo *cupressina*, de la sección *Aragoa*, y en la otra se indica como una tercera línea independiente. En la sección *Aragoa* se presentan como más primitivos (en la base) los grupos *abietina* y *lycopodioides*, respectivamente.

XI. TAXONOMÍA

DELIMITACIÓN SISTEMÁTICA DEL GÉNERO

Período 1819-1839, o de incertidumbre sistemática

Cuando se describió el género *Aragoa* (ver capítulo de “Antecedentes históricos”) fue catalogado dentro de las *Tetrandria Monogynia* de Linneo como un género afín –remotamente– a las bignoniáceas, probablemente por sus semillas aladas. Su hábito, foliación, tipo de cápsula y semilla no encajaban bien con ninguno de los géneros o familias conocidos. Puede anotarse aquí que un carácter indicado en la diagnosis, “*Calyx tetra aut pentaphyllus*”, ha originado alguna confusión hasta nuestros días, al ser considerado como cierto en subsiguientes clasificaciones. En realidad, el cáliz de *Aragoa* es claramente pentámero y con carácter anómalo o muy excepcional se presentan 4 ó 6 sépalos.

SPRENGEL (1825), en la 16.^a edición de *Systema Vegetabilium* de Linneo, incluye provisionalmente a *Aragoa* en “*Verbeneae vel Viticeae*”, dentro de la *Tetrandria Monogynia*, de corola monopétala y fruto semiínfero o súpero, junto a géneros como *Stilbe* y *Petitia* (*Verbenaceae*). REICHENBACH (1828) incluye a *Aragoa* en las *Caprariaceae*, junto a géneros como *Fabiana* (*Solanaceae*), *Capraria* (*Scrophulariaceae-Gratiroleae*) y otros géneros actualmente en diversas familias del orden *Scrophulariales* (CRONQUIST, 1988).

ROEMER & SCHULTES (1827), SPRENGEL (1830) y BARTLING (1830) colocan al género *Aragoa* (capítulo “Antecedentes históricos”) con diferentes grupos de tubifloras; así, BARTLING sitúa a *Aragoa* junto a *Nolana* L. (*Nolanaceae*) y *Triguera* Cav. (*Solanaceae*) en el grupo “*Solaneae*”.

D. DON (1835), que dio mucha importancia a la “prefloración convoluta” de la corola y a otros caracteres menos consistentes, describe la nueva familia *Aragoaceae*, a la que ubica cerca del género “*Diapensia*” de las “*Polemoniaceae*” (*Diapensiaceae*) por presentar corola regular y simétrica y prefloración convoluta (*sic*). Aclara que tanto *Aragoa* como *Diapensia* ocupan un lugar intermedio entre *Polemoniaceae*, *Scrophulariaceae* y *Bignoniaceae*. BENTHAM (1846) señala el error de la prefloración “convoluta” y aclara que *Aragoa* presenta prefloración imbricada, lo que la aleja definitivamente de *Diapensiaceae-Polemoniaceae* (tabla 13).

Los caracteres indicados en la diagnosis de la familia por D. DON (1835) coinciden básicamente con los indicados para el género cuando se describió (HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, 1819).

TABLA 13

CARACTERES DE ALGUNAS FAMILIAS Y GÉNEROS RELACIONADOS POR D. DON (1835)

	Caracteres				
	<i>Aragoaceae</i>	<i>Polemoniaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Bignoniaceae</i>	<i>Diapensiaceae</i>
fl. regulares	+	+	(-)	-	+
prefl. convol.	-	+	-	-	"+"
semilla ala	+	-	(-)	+	+
estilo único	+	-	+	-	-
cáps. bilocular	+	-	+	+	-

Período 1839-1897, Aragoa en la tribu Veroniceae/Digitaleae de Bentham

ENDLICHER (1839) agrupa al género *Aragoa* junto a *Picrorhiza* Royle (*Veroniceae*), *Ourisia* Commers. (*Ourisieae*), *Hemiphragma* Wall. (*Digitaleae*) y *Leucophyllum* Humb. & Bonpl. (*Leucophylleae*), ubicados por BENTHAM (1835a, 1835b) en la tribu *Veroniceae* en sus estudios sobre escrofulariáceas orientales. La tribu incluía además los géneros típicos con dos estambres, como *Veronica*; no obstante, *Aragoa* fue relacionada con los de cuatro estambres, algunos de ellos en la actualidad en tribus diferentes.

BENTHAM (1846), que delimita el suborden *Rhinanthideae* por su corola de venación imbricada ascendente, incluye a *Aragoa* en una de sus tribus: *Veroniceae*; pero, a diferencia de ENDLICHER, lo sitúa cerca de *Veronica* y *Paederota*. No obstante cabe reseñar que *Aragoa* representa una excepción para algunos caracteres (inflorescencia, hojas opuestas) de la tribu *Veroniceae* según fue definida por Bentham:

"Inflorescentia centripeta, racemosa. Folia, saltem inferiora, opposita. Stamina distantia. Antherae biloculares vel confluentim uniloculares."

BENTHAM tipifica a *Aragoa* con la siguiente diagnosis:

"Calyx 4-5 partitus. Corollae limbus 4-fidus patens. Stamina 4, summo tubo inserta, exerta." *"Genus Veroniceae sect. Hebe arcte affine; aestivatio corollae, antherae, stylus et (quod char. essentielles) capsula et semina eadem; differt habitu, staminibus 4."*

Asimismo aclara en la descripción del género que presenta estivación típica de *Veroniceae* (imbricado ascendente) *"nec convoluta uti dixit Don"* (D. DON, 1835).

En BENTHAM & HOOKER (1876) se incluye *Aragoa* en la tribu 10: *Digitaleae*, Subtribu *Veroniceae*, junto a *Veronica*, con los siguientes criterios:

Subtribu *Veroniceae*: *"Calyx 4-5 partitus. Corollae tubus nunc brevissimus nunc breviter cylindraceus v. campanulatus, limbi lobis 4-5 erectis v. patentibus. Stamina 2 v. 4, exerta subaequalia, distantia. Antherarum loculi paralleli v. divergentes, apice confluentes. Capsula 4-valvis v. loculicide 2-valvis."*

Reproducimos aquí la precisa descripción del género, subrayando los caracteres que no se ajustan al conocimiento actual del género:

“*Calyx 4-rarius 5-partitus, segmentis valde imbricatis subcoriaceis ciliatis. Corolla tubo brevi rotata v. subcampanulata, alte 4-lobata; lobi lati, plani, laterales exterioribus, fauce intus saepius barbata. Stamina 4, fauci affixa, exserta, aequalia, filamentis breviter filiformibus, antherae distantes, reniformes, confluentia, 1-loculares. Stylus crassiuscule subulatus, apice obtuse stigmatosus; ovula in quoque locula pauca. Cápsula turgida, 2-sulcata, septicida et loculicide dehiscens, valvis 4 septum placentiferum liberantibus. Semina ovata, compressa, ala lata, hyalina cincta; embryonis recti radícula supera ex Rich. – Frutices ramosissimi, cupressiformes. Folia parva, oppositifolia, 8-fariam imbricata, coriáceo-carnosa, integérrima. Flores ad axillas solitarii, sessilis ebracteolati, albi.”*

1897-1933, nuevo período de incertidumbre en la ubicación sistemática

WETTSTEIN (1897) se aparta de la ordenación de BENTHAM y relaciona *Aragoa*, por sus hojas esparcidas y corolas regulares de cuatro o más estambres (independientemente de la prefloración), con géneros hoy situados en diversas tribus dentro de *Scrophulariaceae*, como *Scoparia* (*Gratioleae*), *Hemiphragma* (*Digitaleae*), *Picrorhiza* (*Veroniceae*), *Capraria* (*Gratioleae*) y *Sibthorpia* (*Sibthorpieae*). Recuerda a la ordenación presentada por Endlicher cincuenta años antes.

HALLIER (1903), al buscar el parentesco de algunos grupos críticos de “*Scrophularineas*”, confirma la relación morfológica de *Aragoa* con *Veronica*, en mayor grado que con otras *Digitaleas*, como *Campylanthus*. La relación con *Campylanthus* y con *Russelia* (*Russelieae*) había sido indicada con anterioridad, basándose únicamente en caracteres anatómicos del fruto (WEBERBAUER, 1901).

Como se indicó en los antecedentes históricos, *Aragoa* fue relacionado con una *Loganiaceae* (*Polypremum*) a la se parecía remotamente (CHODAT, 1908), sobre la base de una observación errónea –la presencia de dos tipos de flores en ambos géneros–. Como aclararía mas tarde PENNELL (1950), si bien hay ligeras coincidencias morfológicas entre *Aragoa* y *Polypremum*, la primera presenta estigma no sésil, septo placentario que separa dos carpelos y un solo tipo de flores. Quizá la referencia a los dos tipos de flores se deba a que observó las plantas de *A. lycopodioides* Benth. mencionadas en el protólogo de BENTHAM (1880). En este protólogo se incluyeron dos plantas bien distintas, bajo el nombre *A. lycopodioides*, que solo recientemente han recibido nombres diferentes: *A. lycopodioides* y *A. abscondita*. Esta última presenta flores claramente más pequeñas y tubo corolino más corto que *A. lycopodioides*.

Aragoa en la nueva circunscripción de la tribu *Veroniceae*
(Pennell, Thieret, Yamazaki)

En 1938 PENNELL considera a *Aragoa* como el único género de la tribu *Veroniceae* endémico de América, un elemento primitivo de la tribu relacionado con el austral-antártico *Hebe*. Difiere de los miembros avanzados de la tribu *Veroniceae* en que presenta: cuatro estambres, dehiscencia de la cápsula septicida y secundariamente loculicida en cada valva leñosa; en *Hebe* y *Veronica* solo permanecen los estambres postero-laterales, y la dehiscencia de la cápsula es más elaborada en *Hebe* (generalmente solo septicida) y en *Veronica* (loculicida).

THIERET (1955, 1967), siguiendo básicamente el nuevo concepto de la tribu

Veroniceae –al margen de *Digitaleae*– (PENNEL, 1933, 1938), pero incluyendo en ella algunos géneros adicionales (v.gr.: *Globularia*), considera a *Aragoa* como uno de los géneros más divergentes en cuanto a la morfología de la semilla. YAMAZAKY (1957) incluye dentro de *Veroniceae* los siguientes 13 géneros: *Picrorhiza*, *Wulfenia*, *Paederota*, *Calorhabdos*, *Botryopleuron*, *Veronicastrum*, *Veronica*, *Hebe*, *Scrofella*, *Synthyris*, *Besseyia*, *Detzneria* y *Aragoa*. Anexa en su trabajo un esquema de relaciones entre varios géneros de la tribu, pero no incluye a *Aragoa* en el mismo.

Por el tipo de leño muy especializado de *Aragoa*, MENNEGA (1975) consideró a este género relacionado con *Digitalis* y *Veronica*, pero no con *Capraria*, como había sido señalado por WETTSTEIN (1895), basándose en la morfología de la flor.

Últimas tendencias: *Aragoa* en una tribu autónoma

Como se anunció con anterioridad (HONG, 1983, 1984) y se sostiene en la actualidad (NILSSON & HONG, 1993), se propone la separación de *Aragoa* en una nueva tribu *Aragoeae*, apoyándose en nuevos datos palinológicos (ver polen).

Como caracteres divergentes en *Aragoa*, con respecto a los de la tribu *Veroniceae* –al margen de las diferencias polínicas ya indicadas–, podemos señalar:

Hábito de arbusto o arbolillo

- Hojas no opuestas, parcialmente decurrentes, dispuestas en varias filas helicoidalmente ascendentes (5-9)
- Flores axilares solitarias
- Corola actinomorfa
- Presencia de cuatro estambres iguales
- Cápsula con dehiscencia septicida y loculicida
- Semillas aladas

TABLA 14

POLARIDAD DE CARACTERES EN *ARAGOA* CON RESPECTO A LA TRIBU *VERONICEAE*
 [(P) = primitivo; (D) = derivado]

	(P)	(D)
– Foliación:	Hojas opuestas decus.	<u>Hojas esparcidas</u> <u>n filas imbricadas</u>
– Indumento:	Ramoso	<u>Simple</u>
– Inflorescencia:	Racimos	<u>Flores axilares</u>
– Cáliz:	<u>5 sépalos</u>	4 sépalos
– Corola:	5 lóbulos Zigomorfa	<u>4 lóbulos</u> <u>Actinomorfa</u>
– Androceo:	<u>4 estam. igual.</u> Inserc. base cor.	2 estambres <u>Inserción garganta</u>
– Semillas:	Numerosas, pequ.	<u>Pocas, grandes</u>
– Leño:	Con radios medulares	<u>Sin radios medulares</u>
– Cromosomas:	Número bajo	<u>Número elevado</u>

Teniendo en cuenta el criterio señalado por autores como YAMAZAKI (1957) y HONG (1984), con respecto la polaridad (primitivo o derivado) de numerosos caracteres en la tribu *Veroniceae*, y CARLQUIST (1992), incluimos aquí los que en nuestro concepto tendrían vigencia para el género *Aragoa* y la polaridad que nos parece de acuerdo a la información de que ahora disponemos (tabla 14). Se indica subrayada la opción que se cumple en *Aragoa*.

Por otra parte, incluimos dos tablas (tablas 15 y 16), en las que se contrastan diferentes caracteres de *Aragoa* con los de varias tribus y géneros de *Scrophulariaceae*, en su mayoría comentados con anterioridad en diferentes partes de este trabajo. Conscientes de que nueva información sobre el género (fitoquímica, citología, anatomía) —de la que ahora no se dispone— arrojaría nuevas luces sobre el pa-

TABLA 15

COINCIDENCIAS Y DIVERGENCIAS CON OTRAS TRIBUS DE *SCROPHULARIACEAE*(Tribus: *Aragoeae*, *Veroniceae*, *Sibthorpieae*, *Ourisieae*, *Gratiroleae*, *Leucophylleae* y *Russellieae*)

	Caract./Tribus						
	<i>Arago.</i>	<i>Veron.</i>	<i>Sibth.</i>	<i>Ouri.</i>	<i>Grat.</i>	<i>Leuc.</i>	<i>Russel.</i>
- Hojas esparcidas	+	-/+	+	-	-	+/(-)	-
- Hojas decurrentes	+	-	-	-	-	-	-
- Polen: exina gruesa, insular espinulosa	+	-	-	-	-	-	-
- Corola actin. 4-lob.	+	+/-	+	-	-/(+)	-	-
- Pref. imbr. ascend.	+	+	+	+	-	-	-
- Estambres 4 iguales	+	-/(+)	+/(-)	-	+/-	-	-
- Anteras con 2 tec. conf.	+	+	-	-	-/(+)	+	-
- Dehisc. setp. y loc.	+	-/(+)	-	-	(+)	(-)	-

TABLA 16

RELACIÓN CON ALGUNOS GÉNEROS DE *SCROPHULARIACEAE* AMERICANOS O AUSTRAL-ANTÁRTICOS

	Caract./Tribus					
	<i>Aragoa</i>	<i>Hebe</i>	<i>Chionohebe</i>	<i>Detzneria</i>	<i>Capraria</i>	<i>Scoparia</i>
- Hojas esparcidas	+	-	-	-	+	-
- Hojas decurrentes	+	(+)	-	-	-	-
- Flores axilares	+	-	+	+	+	+
- Cáliz 5 sépalos	+	-	+	-	+	-
- Coro. actinomorfa	+	+	+	-	+	+
- Corol. 4-lobada	+	+	-	-	-	+
- Prefl. imb. ascend.	+	+	+	+	-	-
- Estambres 4 iguales	+	-	-	-	(+)	+
- Anter. 2 tec. confluy.	+	+	+	+	-	-
- Dehis. setp. + loc.	+	(-)	-	-	(-)	+
- Semi. hasta 5(-8)/loc.	+	-	-	-	-	-

rentesco de este género dentro de la familia *Scrophulariaceae*, basándose en los caracteres conocidos (tabla 15) se puede observar una mayor afinidad entre *Aragoa* y las tribus *Veroniceae* y *Sibthorpieae* que con el resto de ellas.

Además de las semejanzas con *Hebe* y *Chionohebe* ya comentadas (tabla 16), puede señalarse que, a pesar de que las diferencias entre *Aragoa* y la tribu *Gratioleae* son claras —prefloración, anteras, etc.—, hay coincidencia con los géneros *Capraria* y *Scoparia* (*Gratioleae*) en la simetría de la corola, el número de estambres y tipo de dehiscencia de la cápsula.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Descripción del género

Aragoa H.B.K., Nov. Gen. Sp. 3: 154 (1819); Kunth, Syn. Pl. 2: 253 (1823); D. Don, Edinburgh New Philos. J. 19: 109-110 (1835); G. Don, Gen. Syst. Gard. Bot. 4: 236-237 (1837); Walpers, Repert. Bot. Syst. 3: 376-377 (1845); Benth. in D.C. Prodr. 10: 491 (1846); Benth. & Hook., Gen. Pl. 2: 923, 965 (1876); Wettst. in Engl. & Prantl (eds.), Nat. Pflanzenfam. 4 (3b): 293-299 (1891); Pennell, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 89: 425-432 (1938); Fernández Alonso in Fl. Real Exped. Bot. Nuevo Reino de Granada 39: 67 (1987).

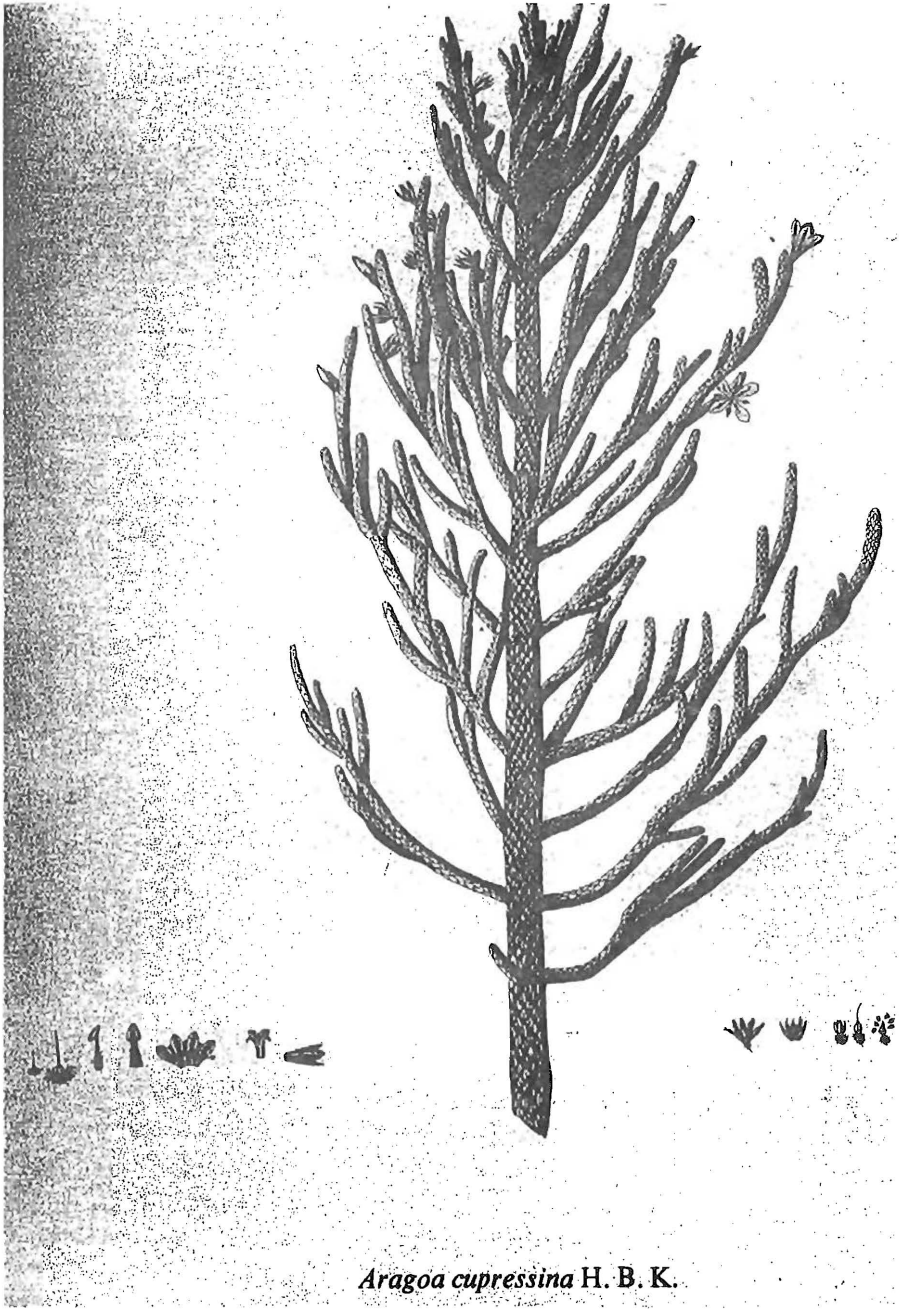
= *Arago* Endl., Ench. Bot.: 340 (1841)

Etimología: Género dedicado al físico y astrónomo francés Francisco Aragó (1786-1853), miembro de la Academia de París y amigo de Humboldt.

Especie tipo: *A. cupressina* H.B.K. (fig. 35)

Seleccionada por PENNELL (1938), por ser la primera de las dos especies publicadas en este género. El lectótipo de *A. cupressina* es seleccionado por nosotros en este trabajo y se encuentra en el herbario de París: Bonpland, M. A. s/n.

Descripción: Arbustos o pequeños árboles de (0,5-)1-3(-8) m, raramente subarborescentes de menos de 0,5 m, generalmente ramosos desde la base y ramosos o muy ramosos en las partes superiores. Tallo de 2-4, raramente hasta 15-25(-35) cm de diámetro en la base. Ramas del eje principal verticiladas de a 3-8 ó raramente opuestas; con respecto al eje, ascendentes, erecto-patentes, patentes o raramente reclinadas. Ramas secundarias y de orden superior opuestas o verticiladas, menos frecuentemente ramas de tercer orden o de orden superior ausentes o dispuestas de modo alterno o subopuesto. Ramas jóvenes terminales, generalmente aigodonas en diverso grado, menos frecuentemente subglabras o glabras, su grosor varía de 2-3,5 mm de diámetro (sin hojas) y de 2,5-12 mm con la columna foliar. Hojas dispuestas helicoidalmente en (4-)5-9(-14) filas o series ascendentes, decurrentes en 2/5-1/6 de su longitud, disposición en las ramas desde adpresas a patentes o reclinadas. Hojas jóvenes (de las ramas de mayor orden) de 2-10 × 0,5-3,3 mm, lanceoladas, lineares, acinaciformes, más raramente espatuladas; coriáceas, subcoriáceas o carnosas, sin brillo o a veces glutinoso nítidas; de sección variable según las especies: linear, biconvexa (lenticular), cóncavo-convexa, triquetra o transversalmente



Aragoa cupressina H. B. K.

Figura 35.—*Aragoa cupressina* en la lámina 1651b de la colección Mutis, Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada (1783-1817).

rómbica; frecuentemente con quilla marcada en el envés, menos frecuentemente costadas o sulcadas en el haz; haz frecuentemente cóncavo, a veces marcadamente acanalado; láminas agudas, subobtusas o más raramente obtusas en el ápice, frecuentemente incurvo falcadas, con o sin punteaduras excavadas en el envés, más raramente en el haz. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares a las jóvenes en forma y con mayor o menor variación en la sección, de $2,8-12 \times 0,5-3,6$ mm. Flores por lo general dispuestas en la zona subterminal de las ramitas. Solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa. Cada bráctea externa recubre a 2 brácteas internas generalmente con una flor cada una, aquéllas ligeramente menores a las hojas, lanceoladas o triangulares de c. $2,5-7 \times 0,5-1,2$ mm. Prefloración imbricada ascendente tanto en el cáliz como en la corola. Pedicelo floral desde inconspicuo hasta de más de 15 mm, ligeramente más largo en el fruto, cilíndrico, con o sin indumento algodonoso. Cáliz de 5 sépalos, muy raramente 4 ó 6, libres hasta su base, ligeramente prolongados en el pedicelo; sépalos (en el fruto) de $2,8-8 \times 1,4-4$ mm, ovados, oblongos o lanceolados, agudos o subagudos, con sección acanalada, por lo general levemente carenados en toda su longitud, con indumento algodonoso en los márgenes de la mitad distal y más denso en el ápice, generalmente sin punteaduras en la cara externa, con dos zonas marginales ($1/3-1/5$ de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino plano o ligeramente ondulado, anular, de $1-3,5(-4)$ mm de diámetro. Corola blanca, ocasionalmente con tinte crema o muy raramente amarillo limón según las especies, de $7-12(-24)$ mm de longitud (tubo + lóbulos), rotácea, subrotácea, tubular o más raramente campanulada. Tubo de $1,5-7(-17)$ mm de longitud, cilíndrico o gradualmente ensanchado desde la base, internamente glabro o más frecuentemente con indumento largo y flexuoso en el tercio superior. Lóbulos 4, en la flor generalmente patentes, de $3-9 \times 2,5-7$ mm; obovados o espatulados, generalmente obtusos en la zona distal, glabros en la cara interna o con indumento algodonoso o glandular en el tercio basal. Estambres 4, alternipétalos, iguales o subiguales, filamentos de $1-5$ mm de longitud, anteras dorsifijas, de $0,7-1,8$ mm de longitud, en forma de herradura, de 2 tecas confluyentes. Ovario de $1-2$ mm oval o cónico, con $3-4(-8)$ óvulos por lóculo. Estilo filiforme, en el comienzo de la antesis más corto (proterandria), y exerto, de $2-7(-20)$ mm al final de la floración. Estigma capitado o subcapitado, glabro en todas sus partes. Cápsula con dehiscencia septicida y loculicida, de $3,5-7$ mm de longitud y $2,8-5$ mm de anchura, cónica, ovada o elipsoide, aguda, subobtusa u obtusa. Septo placentario en el fruto (seco) ovado o lanceolado, comprimido. Semillas $2-4(-8)$ por lóculo, adosadas al septo placentario, discoides o sublanceoladas, de $1,5-4,5 \times 1,5-2,8$ mm, con ala generalmente ancha, blanquecina, finamente reticulada; semilla desprovista de ala, elíptica o subesférica, marrón-amarillenta, de $1-2$ mm \times $0,8-1,5$ mm.

Notas nomenclaturales: Quizá uno de los casos más particulares en lo referente a las circunstancias de publicación de un género, dentro de la extensa obra descriptiva de *Nova Genera et Species Plantarum...* de HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH (1816-1826), lo constituye el género *Aragoa* (tabla 17). En el apartado dedicado a antecedentes históricos del género se incluye información sobre su publicación válida, que ahora complementamos.

TABLA 17

FECHAS DE PUBLICACIÓN DE LOS DIFERENTES FASCÍCULOS DEL VOLUMEN 3
DEL *NOVA GENERA...*, CON INDICACIÓN DE LAS LÁMINAS Y PÁGINAS REFERENTES
AL GÉNERO *ARAGOA* (*OP. CIT.*)

Fascículos	Volumen	Texto (cuarto)	Láminas	Fechas
9	III		216. <i>A. juniperina</i>	Sep. 1818
"	"		217. <i>A. abietina</i>	" "
10	III	Género, pp. 154-156 <i>A. cupressina</i> , 156 <i>A. abietina</i> , 156-157		Feb. 1819
13	III		216 "bis". <i>A. cupressina</i>	Mar. 1820

En lo que atañe al Código Internacional de Nomenclatura Botánica (GREUTER & *al.*, 1988), puede haber algún indicio de duda respecto a la no prioridad de el nombre *A. juniperina*, tipificable a partir de la lámina con diagnosis publicada medio año antes que la descripción de *A. cupressina*. Para disipar esta incertidumbre y justificar el mantenimiento de *A. cupressina* se aclara lo siguiente:

En cuanto al género, que al no tratarse de un género monotípico (ya que en 1818 se publicaron simultáneamente las láminas correspondientes a dos especies), no podría plantearse la validez de la publicación del mismo a partir de una lámina con diagnosis (Código, Art. 42.1, 42.2). La publicación de la diagnosis del género y de las dos primeras especies (*A. cupressina* y *A. abietina*) se produce cinco meses después -1819, haciendo referencia a las ilustraciones correspondientes (fig. 2).

En cuanto a las especies, cuando se publicó la lámina de *A. juniperina* aún no se había publicado el género *Aragoa* de forma válida (Art. 43.1). Además, el nombre *A. juniperina* iba asociado a una mezcla de dos especies distintas (dibujadas), colectadas ambas en los páramos de Santafé de Bogotá, Colombia. Se considera, por tanto, a *A. juniperina* nombre inválido, y la situación nomenclatural de las especies implicadas se indica en el tratamiento de *A. abietina* y *A. cupressina*, respectivamente.

Subdivisión del género y claves

A la hora de abordar el tratamiento taxonómico del género se dio especial importancia a algunos caracteres que mostraban gran divergencia en sus "estados" en expresión, y que por otra parte era fácil circunscribir geográficamente. De acuerdo con esto, se estimó necesaria la descripción de dos nuevas entidades infragenéricas (un subgénero y una sección), además de la delimitación de algunos grupos de especies que comparten grupos de caracteres (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991, 1993b).

a) Tomando como base caracteres relativos a los pedicelos florales y a la corola (color y relación tubo/lóbulos), se delimitaron dos subgéneros y se describe el subgénero *Luteoaragoa* (tabla 18).

b) Se delimitaron asimismo, dentro del subgénero *Aragoa*, dos secciones, se-

TABLA 18
CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LOS SUBGÉNEROS

Subgénero <i>Luteoaragou</i>	Subgénero <i>Aragoa</i>
- Arbolillos	- Arbolillos, arbustos o subarbustos
- Pedicelo floral de más de 8 mm	- Pedicelo floral de menos de 7 mm
- Pedicelo floral recurvado	- Pedicelo floral recto
- Corola amarilla, péndula	- Corola blanca (o crema), erecta
- Tubo de la corola al menos 1,5 veces la longitud de los lóbulos	- Tubo de la corola más corto que los lóbulos

gún la presencia o no de cilios marginales en las hojas. A este respecto se segregaron del "grupo *cupressina*" (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991) las especies que presentan hojas con margen ciliado (sección *Ciliatae*), carácter presente en tres especies del sistema Sierra Nevada de Mérida-Sierra Nevada de Santa Marta.

c) Dentro de las especies de la sección *Aragoa* (de márgenes foliares no ciliados) se delimitan tres grupos de especies, más con sentido práctico para facilitar el reconocimiento de las especies que como claros grupos naturales. Posiblemente la dificultad para encontrar buenos caracteres o grupos de caracteres que mantengan correlación con distribuciones definidas se deba a la facilidad o frecuencia con que se da hibridación entre especies del género, a veces muy separadas morfológicamente.

Para la separación de estos tres grupos de especies se tiene en cuenta una serie de caracteres, que aparecen en la tabla adjunta (tabla 19). Se remite al capítulo de

TABLA 19
CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LOS GRUPOS DE ESPECIES
DE LA SECCIÓN *ARAGOA*

Caracteres	Grupos		
	<i>Cupressina</i>	<i>Abietina</i>	<i>Lycopodioides</i>
Hábito	arbustos/subarbustos	arbustos	arbustos o árboles
Follaje, color	glauco	verde oscuro	verde osc./clar.
Ramas primar.	asc./ere.-pat.	patent./recl.	gen. patentes
Ram. ult. orden	subop./alternas	opuesta/verticil.	opuesta/verticil.
Hojas disposición	adpresas	pat. o reclinad.	variada
Hojas consist.	coriáceas	coriáceas/subcor.	no coriáceas/subcor.
Hojas sección	tipos 4, (5b)	2, 3a, (1)	(1),(3a),3b,4,5a,5b
Hojas jov. lgt.	gen. < 5 mm	gen. > 7	gen. < 7
Hojas puntead.	no/(sf)	sí	sí
Pedic. fl.(mm)	0-1(-1,5)	(0,5-)1-3,5	(0,5-)1,5-6
Corola (tipo)	tipos 2,(4,6)	2,(3)	2,6
Cáps./sépalos	= ó <	= ó >	> ó =
Semilla, mm	(2-2,5)	(2,2-3,5)	(2,1-)2,5-4,5
Semilla ala	corta	ancha	ancha
Distr.(zonas)	Aa y Abiii	Aa, Abi, D	Aai, Ab,

morfología la explicación de las distintas variantes morfológicas consideradas dentro de algunos caracteres, o al de distribución y fitogeografía, en lo referente a las subdivisiones de los sistemas de páramos. Otra información referente a los subgéneros va en el tratamiento taxonómico, en los apartados correspondientes.

d) Por último señalaremos que, como caracteres taxonómicos de interés para la diagnosis de las especies, se tuvieron en cuenta también:

Hojas. Forma: espatuladas, lineares, linear-lanceoladas, subuladas, aciculares o acinaciformes.

Hojas: presencia de quillas, costillas y mamelón basal dorsal.

Corola. Tipo y ubicación de indumento.

Filamentos. Forma: filiformes o planos y ensanchados en la base.

Estilo. Longitud en y después de la antesis.

CLAVE PARA LOS SUBGÉNEROS, SECCIONES, GRUPOS Y ESPECIES

- 1a. Plantas con flores péndulas, corola amarilla con tubo al menos 1,5 veces más largo que los lóbulos (Subgénero 1. *Luteoaragoa*) **1. A. perez-arbelaeziana**
- 1b. Plantas con flores no péndulas, corola blanca con tubo de igual o menor longitud que lóbulos (Subgénero 2. *Aragoa*) 2
- 2a. Hojas con cilios marginales (Sección 1. *Ciliatae*) 5
- 2b. Hojas sin cilios marginales (Sección 2. *Aragoa*) 3
- 3a. Ramas primarias ascendentes o erecto-patentes, ramas secundarias y terciarias frecuentemente subopuestas o alternas, hojas coriáceas, densamente imbricado-adpresas, de sección cóncava o plana en el haz y convexa en el envés en la madurez; pedicelos fructíferos muy cortos (raramente de hasta 1,5 mm.), semillas con ala corta (de menor anchura que la parte central carnososa de la semilla) (Grupo 1. *Cupressina*) 7
- 3b. Ramas primarias generalmente divaricadas o patentes, ramas secundarias y terciarias opuestas o verticiladas, hojas coriáceas o no, de sección variada muy raramente convexo-cóncava, pedicelos fructíferos de varias longitudes, semillas con ala ancha. (de igual o mayor anchura que el ancho de la parte central carnososa de la semilla) 4
- 4a. Plantas con ramas generalmente de más de 8 mm de diámetro, ramas secundarias y terciarias largas y opuestas, hojas desarrolladas, patentes o reclinadas con respecto al eje, coriáceas o subcoriáceas, generalmente de más de 7 mm de longitud y 1 mm de anchura en la madurez, pedicelo fructífero generalmente 1-2(-2,5) mm (Grupo 2. *Abietina*) 10
- 4b. Plantas con ramas generalmente gráciles (de menos de 8 mm de diámetro), ramas secundarias frecuentemente con abundante proliferación de ramas terciarias y cuaternarias opuestas, hojas desarrolladas patentes, erecto-patentes o adpresas, hojas no coriáceas o subcoriáceas, generalmente de menos de 7 mm de longitud y de 1 mm de anchura en la madurez, pedicelos fructíferos por lo general de 2-6 mm (Grupo 3. *Lycopodioides*) 13

SECCIÓN 1. *CILIATAE*

- 5a. Ejes de las ramas terminales glabros; hojas de las ramas jóvenes estrechamente lineares, de 0,3-0,4 mm de anchura, con escaso brillo, con sección transversal trígona, planas en el haz con costa media resaltada y obtusa, corola con pelos glandulares cortos y dispersos en el 1/3 basal de los lóbulos **4. A. funckii**

- 5b. Ejes de las ramas jóvenes en mayor o menor grado algodonosos; hojas de las ramas jóvenes estrechamente oblongas, obovoides, lanceoladas o linear-lanceoladas, de más de 0,5 mm de anchura, nítidas, con sección transversal acanalada cóncavo-convexa (haz-envés), indumento de la corola de diferente tipo y ubicación 6
- 6a. Hojas adultas del eje principal de más de 6,5 mm de longitud, con algunas foveolas-punteaduras, sépalos fructíferos de más de 3,5 mm de longitud, tubo de la corola de más de 3 mm de longitud, con abundante indumento algodonoso en los 2/3 superiores internos **3. A. kogiorum**
- 6b. Hojas adultas del eje principal generalmente de menos de 5,5 mm de longitud, sin foveolas-punteaduras, sépalos fructíferos de menos de 2,5 mm de longitud, tubo de la corola de 2 mm de longitud, con un anillo de pelos en la base **2. A. lucidula**

SECCIÓN 2. *ARAGOA*

Grupo 1. "*Cupressina*"

- 7a. Hojas del eje principal estrecha o anchamente triangular-subuladas de al menos 1,2 mm de anchura en su zona media, envés con quilla en la mitad distal, foveolas-punteaduras inexistentes o muy escasas 2-6, corola (tubo y lóbulos) de 10 mm o más de longitud, estilo completamente desarrollado de al menos 5 mm de longitud 8
- 7b. Hojas del eje principal lanceoladas o linear-lanceoladas de hasta 1,1 mm de anchura en la zona media, envés con quilla en toda su longitud y foveolas-punteaduras siempre presentes en el envés, corola (tubo y lóbulos) de menos de 9 mm de longitud 9
- 8a. Plantas densamente ramificadas en la parte superior, hojas del eje principal anchamente triangular-subuladas de 5-5,5 × 1,7-2 mm, agudas, sin foveolas-punteaduras, lóbulos de la corola de 7 × 3,5-4 mm, con (2-)3-4 semillas por lóculo **5. A. cupressina**
- 8b. Plantas laxamente ramosas en la parte superior, hojas del eje principal estrechamente triangular-subuladas de 4-6 × 1,1-1.6 mm de anchura, romas, generalmente con 2-6 foveolas-punteaduras en el envés, lóbulos de la corola de 6-8 × 2,5-3 mm, con 3-6(-7) semillas por lóculo **6. A. cleefii**
- 9a. Hojas del eje principal, angulosas en el dorso, pero con quilla no diferenciada de la lámina, ni surco central en el haz, sépalos de 3,1-3,6 mm de longitud, corola de 5-6,5 mm de longitud, glabra en la cara interna **8. A. castroviejoi**
- 9b. Hojas del eje principal, con quilla resaltada en el envés, con surco central en el haz, sépalos de 4,5-4,7 mm de longitud, corola de 6-8 mm de longitud, con indumento algodonoso en la mitad superior del tubo y en la base de los lóbulos **7. A. romeroi**

Grupo 2. "*Abietina*"

- 10a. Hojas desarrolladas espatuladas, de 2,5-3,5 mm de anchura, delgadas, de sección linear, plana **9. A. dugandii**
- 10b. Hojas desarrolladas no espatuladas, de menos de 2 mm de anchura, de sección biconvexa, plano-convexa o cóncavo-convexa (haz-envés) 11
- 11a. Corola no vellosa en la garganta, indumento compuesto únicamente por algunas glándulas sésiles **12. A. occidentalis**
- 11b. Corola abundantemente vellosa en la garganta 12
- 12a. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de hasta 0,9 mm de anchura, hojas desarrolladas con sección convexo-recurvada en el haz y cóncava en el envés, éste transversalmente estriado-corrugado de forma irregular en la mitad ó 2/3 inferiores **11. A. corrugatifolia**

- 12b. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 1,1-1,6 mm de anchura, hojas desarrolladas con sección claramente plano-convexa o biconvexa, lámina no estriado-corrugada en el envés **10. A. abietina**

Grupo 3. "*Lycopodioides*"

- 13a. Sépalos de hasta 3,5(-4) mm, corola glabra en la garganta, tubo de la corola de hasta 3 mm de longitud, estilo completamente desarrollado de hasta 3 mm de longitud 14
- 13b. Sépalos de más de (3,8-)4 mm, corola pelosa en la garganta, tubo de más de 3 mm de longitud, estilo completamente desarrollado de más de 3,5 de longitud 16
- 14a. Cáliz de 3,2-4 mm de longitud, corola de 6,5-10 mm de longitud, lóbulos de la corola de 4,5 mm o más de longitud, estilo completamente desarrollado de 2,5-3 mm **13. A. cundinamarcensis**
- 14b. Cáliz de 2,5-3,3 (raramente hasta 3,5) mm de longitud, corola menor de 6,5 mm de longitud, lóbulos de la corola de hasta 4 mm de longitud, estilo completamente desarrollado de hasta 2,2 mm 15
- 15a. Hoja madura de 5-6 × 0,9-1 mm de longitud, con sección rómbico-transversa, pedicelo en el fruto de más de 2,8-3 mm, estilo de 1-1,8 mm, cápsula madura de más de 4,5 mm de longitud **14. A. parviflora**
- 15b. Hoja madura de 4-5 × 0,6-0,7 mm de longitud, con sección biconvexa, subtrígona, con costilla dorsal muy marcada (cónica) y costilla ventral redondeada, poco pronunciada, pedicelo en el fruto menor de 2 mm, cáliz de (3-)3,3-3,5 mm de longitud, estilo de 2-2,2 mm, cápsula madura de hasta 4,5 mm de longitud **15. A. abscondita**
- 16a. Hojas no coriáceas, tubo de la corola de 4-6 mm de longitud, filamentos estaminales de 3-4 mm de long. 17
- 16b. Hojas coriáceas o subcoriáceas, tubo de la corola de 3-4 mm de longitud, filamentos estaminales de 2,5-3 mm 18
- 17a. Ramas generalmente de 2-3 mm de diámetro (con la columna de hojas), hojas incurvo-imbricadas o ascendentes con respecto al tallo, hojas adultas de 3,3-4 × 0,7 mm, costilla dorsal grande obtusamente cónica, generalmente con un mamelón o gibosidad en el envés en la zona de unión al eje, sépalos de 5-5,5 mm **16. A. lycopodioides**
- 17b. Ramas de 4-6 mm de diámetro (con la columna de hojas), hojas ascendentes o erecto-patentes con respecto a el eje, hojas adultas de 6-8 × 1,1-1,2 mm, con costilla dorsal y ventral aplanadas, sépalos de 4,2-4,5 mm **17. A. picachensis**
- 18a. Ramas primarias y secundarias patentes o erecto-patentes con respecto al eje (ángulo de 70-90°), hojas desarrolladas del eje principal planas o planocóncavas en el envés, con quilla central muy resaltada, y haz convexa con costa muy pronunciada (rebasando ampliamente los márgenes de la hoja) **18. A. hammenii**
- 18b. Ramas primarias y secundarias ascendentes o adpresas, hojas desarrolladas del eje principal convexas en el envés con quilla central más o menos pronunciada, haz cóncava o planocóncava con costa escasamente pronunciada (no rebasando los márgenes de la hoja) **19. A. tamana**

Descripción de las especies

Subgénero 1. *Luteoaragoa*

Luteoaragoa Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 76 (1993b)

Especie tipo: Aragoa perez-arbelaeziana Romero.

Pequeños árboles de hasta 6-8 m, con aspecto de conífera, que a diferencia del resto de las especies del género presentan flores grandes (de más de 15 mm de lon-

gitud), péndulas, sobre pedicelos muy largos (de 10-15 mm) y recurvados. La coloración de la corola, amarillo limón, también se aparta del resto del género, que presenta corolas blancas o raramente blanco-crema. La relación longitud de tubo/lóbulos de la corola, carácter importante en taxonomía de *Scrophulariaceae* (HONG, 1984), es de 1,5-2 y típica claramente este subgénero. En el resto de las especies de *Aragoa* el tubo es siempre más corto que los lóbulos. Tanto el color como el tipo de corola (tipo 1 –ver biología floral–) están directamente relacionados con el agente polinizador, y en este caso, según los patrones observados en otros géneros altoandinos, parece ser un árido grande *Bombus*, o menos probablemente un colibrí (MOLAU, 1990; STURM, 1978), mientras que en otras especies del género la polinización es llevada a cabo por pequeños áridos y dípteros.

Representado en la actualidad por una sola especie endémica de la región de Sumapaz, en los límites de los departamentos de Cundinamarca y Meta, Colombia.

1. ***Aragoa perez-arbelaeziana*** Romero, Mutisia 38: 8, lám. 4-5 (1972); figs. 36, 37

Etimología: Especie dedicada a Enrique Pérez Arbeláez, sacerdote y naturalista colombiano fundador del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional y del Jardín Botánico José Celestino Mutis, ambos en Bogotá, Colombia.

Typus: COLOMBIA. Cundinamarca: Distrito Especial de Bogotá, Región de Sumapaz, Páramos entre Lagunitas y Valle Chorreras, 3500 m, 2-II-1972, A. M. Cleef & M. Cleef van Rens 1541 (*lectotypus*, COL-124001; *isolectotypus*, COL-124002, 124003, U; UTM-5200, no visto).

Ilustraciones: ROMERO CASTAÑEDA, 1972: 9-10, láms. 4, 5; CLEEF, 1980a: 71, fot. 1.

Arbusto o arbolillo enano de (2-)3-6(-8) m de altura, con follaje verde-azulado (glauco), muy ramoso en las partes media y superior, con aspecto de conífera, con copas parciales de las ramas principales piramidales. Tallo (eje principal) de hasta 20-30 cm de diámetro en la base, recto, de c. 10-12 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Ramas del eje principal y ramas secundarias gruesas, verticiladas de a 4-8, partiendo del eje con un ángulo de c. 60-100°, corteza de la zona inferior de las ramas, recubierta por las hojas viejas imbricadas. Ramas terciarias y de orden superior subopuestas o más raramente alternas. Ramas jóvenes terminales, lanoso-algodonosas, de color gris argénteo (en vivo), tornándose blanco crema en seco, de 3,5-6 mm de diámetro (incluida la "columna foliar"). Hojas dispuestas helicoidalmente en 7-8 filas o series ascendentes, decurrentes en 1/3 de su longitud (o hasta 1/2 en las hojas desarrolladas); disposición de las hojas en las ramas adpresas, densamente imbricadas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de 2-2,5 × 1-1,3 mm, ovadas, levemente arqueadas, coriáceas, sin brillo aparente, de sección cóncavo-convexa (haz-envés), con quilla ligeramente resaltada en el envés, láminas obtusas en el ápice, con abundante indumento algodonoso en la región axilar. Hojas desarrolladas del eje principal, triangular-ovadas en su parte libre y lanceoladas si se tiene en cuenta la parte soldada (1/3), con quilla en el envés y generalmente con una tenue costilla a cada lado de la quilla media, de 5,5-7 × 2-

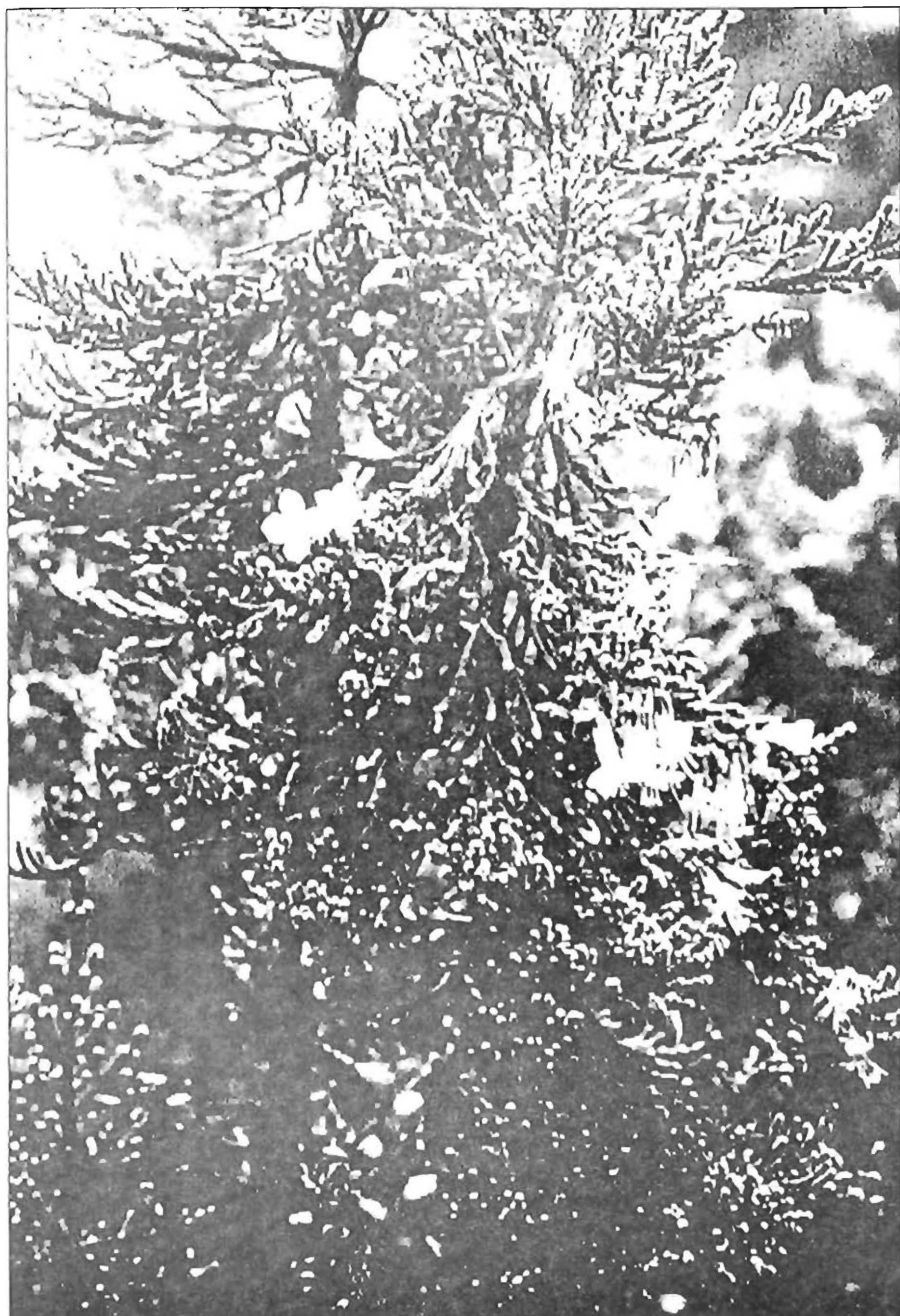
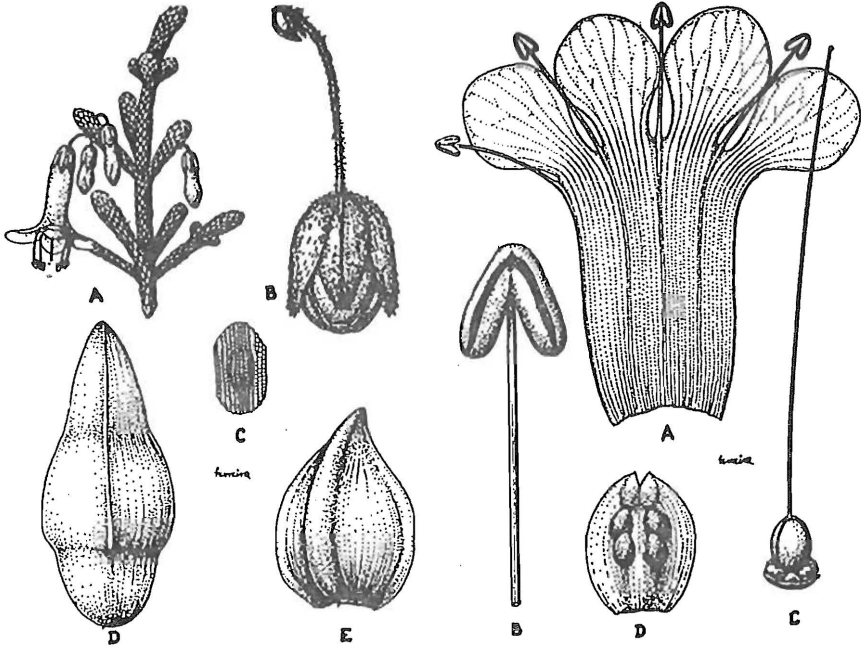


Figura 36.—Fotografía del ejemplar de donde fue colectado el material tipo de *Aragoa perez-arbelaeziana*. (Fotografía: A. M. Cleef.).

LÁMINA IV. *Aragoa perez-arbelaeziana* Romero

- A) Rama con flores, x 1.
 B) Flor con cáliz persistente, x 6.
 C) Semilla, x 11.
 D) Hoja del tronco, x 20.
 E) Bráctea basilar, x 22.

LÁMINA V. *Aragoa perez-arbelaeziana* Romero

- A) Corola abierta, x 4.
 B) Estambre, x 10.
 C) Pétalo, x 5.
 D) Sépalo y óvulo, x 5.

Figura 37.—Reproducción de las láminas de *Aragoa perez-arbelaeziana* publicadas por Romero Castañeda al describir esta especie.

3,2 mm. Flores péndulas, numerosas en la zona subterminal de las ramas jóvenes; solitarias o menos frecuentemente en pares en la axila de una bráctea foliácea, ésta ovada, cóncava, adelgazada en la zona de unión al tallo y obtusa en el ápice, de 2,5-3 mm de longitud. Pedicelo floral largo, de 8-15 mm de longitud, deflexo, con abundante indumento algodonoso. Cáliz de 5 sépalos verdes, tornándose pardos en el fruto, libres hasta su base, subiguales, de 5,2-5,5 × 2-3 mm, ovado-lanceolados, subagudos en el ápice, cóncavos, ligeramente carenados y vellosos en el dorso y más conspicuamente en los márgenes y en el ápice, con dos zonas marginales (1/4 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central foliácea. Disco hipógino verde pálido en vivo, plano, subcarnoso, de 3-4 mm de diámetro y c. 2 mm de espesor (alto), lobulado en los márgenes, glabro. Corola amarilla, largamente tubular-campanulada, de 18-22(-24) mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 12-17 mm de longitud, cilíndrico, con pelos algodonosos dispersos en la cara externa, internamente con indumento corto y grueso de tipo glandular (tipo "c"), disperso en la zona media y más denso en el 1/4 superior. Lóbulos de 7-8 × 6-8 mm, anchamente obovados o subcirculares, glabros salvo en la base (pelos cortos glandulares) y con algunos pelos septados (algodonosos) en el margen apical. Estambres, iguales, erectos, filamentosos de 7-8 mm de longitud, glabros a excepción

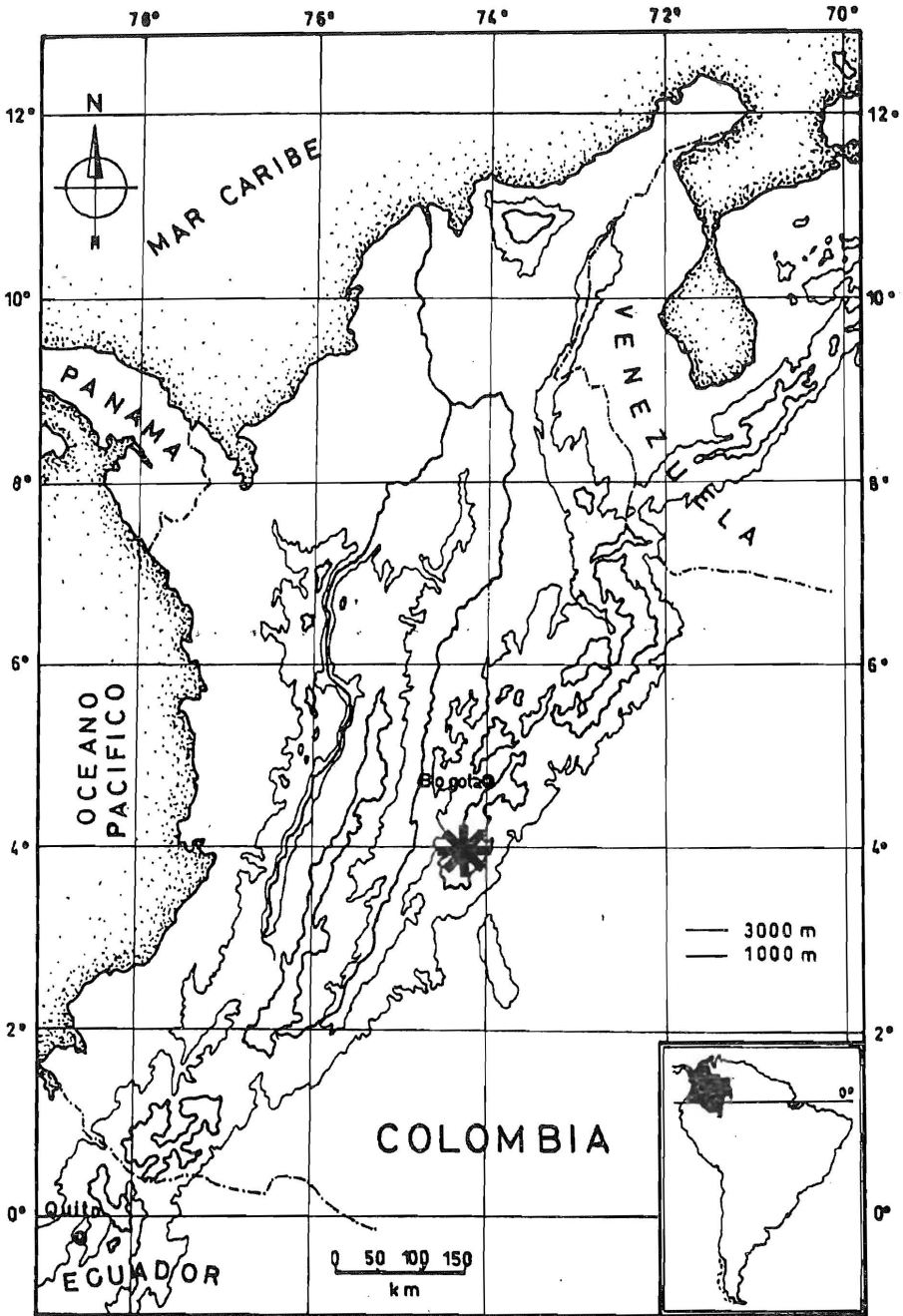


Figura 38.—Distribución de *Aragoa perez-arbelaeziana*.

de la zona basal (pelos cortos glandulares), anteras amarillas de c. 1-1,2 mm de longitud, triangular-oblongas (fig. 37); polen amarillo. Ovario de 3-4 × 2,5-3 mm, de ovoide a subgloboso, glabro. Estilo verde en la flor, amarillo pálido en la madurez, de hasta 20 mm al final de la floración; estigma capitado, blanco amarillento, glabro. Cápsula péndula, marrón, rodeada por el cáliz persistente, de 5,5-6 × 3,5 mm, de elíptica a ovoide, obtusa; valvas 4, de 5-5,5 × 2,5 mm, ligeramente engrosadas en los márgenes de dehiscencia, cóncavas. Septo placentario elíptico, bidentado en el ápice, de c. 4 × 3 mm, glabro, con 2-4 óvulos por lóculo, colocados en 2 series. Semillas por lo general 2-3 por lóculo, peltado-subsésiles, adosadas al septo placentario, elípticas, de 2-3 × 1,5 mm; cara interna o ventral cóncava, ligeramente prominente en el centro, en la cara externa convexa, con ala blanquecina finamente estriado-asurcada (11-12 surcos); semilla desprovista de ala elipsoide, marrón, de 1,2-1,5 × 0,7-1 mm.

Floración: Los únicos registros conocidos en esta especie son de enero y febrero, en que la planta se encuentra en floración.

Hábitat y ecología: Crece en el límite altitudinal de las formaciones de arbustos y árboles enanos, en ambientes muy húmedos con niebla, entre los 3500-3750 m. Los suelos de arcilla negruzca en que se asientan son muy ácidos (pH c. 4,4). Suele verse asociada con otros arbustos o arbolillos, y es especie dominante en el estrato de árboles del "bosque enano de *Gaultheria ramossissima*-*Aragoa perez-arbelaeziana*" descrito en CLEEF (1981). En esta formación hay una completa cobertura del estrato basal por musgos y hepáticas. También se encuentra asociado con *Chusquea tessellata*, arbolillos achaparrados de *Escallonia* sp. (*Grossulariaceae*) y arbustos del género *Gynoxys* (*Asteraceae*).

Ocasionalmente se ha visto en pajonales de páramo con *Espeletia grandiflora*, *Hypericum* sp. y *Gaylussacia buxifolia*.

Distribución: Especie circunscrita, hasta donde se conoce, a una pequeña zona central del páramo de Sumapaz -Distrito Especial de Bogotá y zonas limítrofes en el departamento del Meta- (fig. 38). Probablemente se encuentre extendida en una amplia franja de 30-45 km, en el centro y sur del páramo de Sumapaz, donde se dan condiciones ecológicas similares a las de las localidades conocidas (páramos húmedos a altitudes por encima de los 3500 m). La región indicada ha sido de difícil acceso en el último decenio por problemas de orden público, por lo que la zona es en parte desconocida. Nosotros intentamos infructuosamente llegar a la región en dos ocasiones, en 1987 y 1988. Según CLEEF (com. pers.), también ha sido observada esta planta en otra localidad del páramo de Sumapaz (pantanos de la Laguna de La Guitarra, 3440 m, año 1973), en el departamento del Meta. La localidad referida está ubicada unos 20-25 km al este de las conocidas en el lado de Cundinamarca. No tenemos constancia de que exista testigo de herbario de esta nueva localidad.

Notas nomenclaturales: ROMERO CASTAÑEDA (1972), en el protólogo en que se describe esta planta, indica tres pliegos diferentes como holótipo, y uno adicional, como isótipo, todos duplicados de la colección Cleef & Cleef van Reens 1541. El conjunto del material parece corresponder a un solo ejemplar arbustivo; no obstante, y siguiendo las normas del ICBN (GREUTER & al., 1988), se designó como lec-

tótipo –validando, por tanto, la descripción– el ejemplar COL-124001. El resto de los duplicados, enumerados al inicio del tratamiento de esta especie, son isótijos (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b).

Observaciones: En la descripción (ROMERO CASTAÑEDA, *loc. cit.*) se habla de “*pilis singulis stellatisve*” en la cara externa del tubo de la corola. Nosotros solo hemos observado pelos simples pluricelulares, cintiformes, pero no estrellados. Por otra parte, no hemos observado pelos estrellados en ningún órgano dentro de este género.

En MENNEGA (1975) y CLEEF (1981), se indica que es la única especie arbórea en el género; no obstante, *A. lucidula* y alguna especie del grupo *lycopodioides* llegan a alcanzar con frecuencia el mismo porte (5-8 m).

Material estudiado

COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Páramo de Sumapaz, 11-II-1972, A. M. Cleef & M. Cleef van Rens 1729 (COL-124004, 124005, 124006, US, U, VEN). Páramo de Sumapaz, páramo y Alto de Chorreras, bosque altoandino cerca de Lagunitas al sur de San Juan, c. 2,5 km al norte de la laguna Gobernador, pedregal con bosque enano altoandino húmedo, 3780 m, 27-I-1973, A. M. Cleef 8350 (COL, U, US).

Subgénero 2. *Aragoa*

Aragoa subgén. **Aragoa**

Especie tipo: *Aragoa cupressina* H.B.K.

Subarbustos, arbustos o arbolillos con hojas coriáceas, subcoriáceas o no coriáceas (crasas o membranosas), imbricadas más o menos densamente en los tallos; adpresas, ascendentes, erecto-patentes o raramente reclinadas con respecto al eje, flores axilares sésiles o con pedicelos erectos de hasta 3-5(-7) mm de longitud, no péndulas, corola blanca u ocasionalmente con tinte crema, tubo de la corola de menor longitud que los lóbulos (relación 0,4-0,9); estilo de menos de 10 mm de longitud.

Incluye el resto de las especies conocidas en el género, agrupadas en dos secciones: *Ciliatae* y *Aragoa*.

Sección 1. *Ciliatae*

Aragoa sect. **Ciliatae** Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 77 (1993b)

Especie tipo: *Aragoa lucidula* Blake.

La sección *Ciliatae* está claramente definida por la presencia de hojas con abundantes cilios marginales, carácter no compartido con el resto de las especies del género.

Incluye tres especies (tabla 20) y geográficamente se halla circunscrito a la Cordillera de Mérida (Venezuela) y Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), ambos macizos de ubicación septentrional en el norte de Sudamérica y con claras relaciones fitogeográficas (CLEEF & RANGEL, 1984; VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986;

TABLA 20
 CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LAS ESPECIES
 DE LA SECCIÓN *CILIATAE*

Caracteres (medidas en mm)	Sección <i>Ciliatae</i>				
	funcki	kog-kog	kog-se	lu-lu	lu-la
Ramas glabras	+	-	-	-	-
Hoj. jov. lineares	+	-	-	-	-
Hoj. < 0,5 ancho	+	-	-	-	-
Hoj. sc. trígona	+	-	-	-	-
Indu. corola	lóbulos	tubo	tubo	anillo	anillo
Hoj. (des.) long. > 6,5	-	+	+	-	-
Punteaduras	+	+	+	-	-
Sep. > 3,5 long.	-	+	+	-	-
Tubo cor. = $\delta > 3$	-	+	+	-	-
Ram. jóv. > 4				-	+
Hoj. jóv. > $3 \times 0,9$				-	+
Hoj. lancl. agd.				-	+
Hoj. jov. quilla		-	+		
Ind. ext. corola		-	+		
Estil. des. < 4		-	+		

FERNÁNDEZ ALONSO, 1991). Esta sección podría considerarse especializada en páramos predominantemente secos y presenta afinidades morfológicas (tipo de ramificación, disposición de las hojas con respecto al eje y longitud de pedicelos) con el grupo *cupressina*, de la sección *Aragoa* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991). La presencia en esta sección de cilios marginales en hojas dispuestas a modo de escamas contra el eje y el recubrimiento glutinoso que generalmente presentan en el envés foliar parecen claras adaptaciones al xerofitismo.

2. *Aragoa lucidula* Blake in J. Wash. Acad. Sci. 14: 453 (1924)

Arbusto o arbolillo de (1-)2,5-6(-8) m de altura, con follaje verde-azulado oscuro, erecto o raramente reclinado, de aspecto piramidal, frecuentemente ramoso desde la base y muy ramoso en las partes superiores. Tallo de (6-)9-30(-35) cm de diámetro en la base y de 10-12 mm en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Ramas primarias, secundarias y de orden superior verticiladas, menos frecuentemente subopuestas o raramente alternas (las terciarias). Ramas principales dispuestas con respecto al eje con un ángulo de 40-70°, las ramas de último orden por lo general densamente dispuestas y creciendo según los respectivos ejes con un ángulo de 20-45°. Corteza de la zona inferior de las ramas cuarteada. Ramas jóvenes terminales cilíndricas, de c. (1,5-)2-7(-8) mm de diámetro (incluida la columna de hojas), generalmente lanoso-algodonosas, densamente recubiertas por las hojas, persistentes en el tallo salvo en las partes inferiores. Hojas dispuestas helicoidalmente en 4-7 filas o series. Hojas decurrentes en 1/4 de su longitud, disposición en las ramas totalmente imbricadas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 2-3,6 \times 0,8-

1,2 mm, oblongas o lanceoladas, coriáceas, engrosadas, brillantes, glutinosas, de sección acanalada, redondeadas o con quilla ligeramente resaltada en el envés, dispersa o densamente pelosas (envés); cóncavas y glabras en el haz (cara interna), láminas obtusas o agudas en el ápice, márgenes adelgazados, pálidos, ciliados, especialmente en la mitad superior. Hojas desarrolladas del eje principal, estrechamente elíptico-obovadas o lanceoladas, en general similares en forma y sección a las jóvenes, dispersa o más o menos densamente ciliadas en los márgenes y en la lámina, indumento de la lámina ocasionalmente ausente en las hojas adultas, éstas de $2,8-4(-7) \times 0,5-1,3$ mm; ocasionalmente en ejes gruesos, se presentan hojas de hasta 7 mm de longitud. Flores numerosas o dispersas en posición subterminal en las ramas jóvenes; por lo general las flores, sésiles, se disponen aisladas en la axila de una bráctea foliácea. Cada bráctea foliácea (externa) recubre a 2 brácteas internas, por lo general solo una de ellas con flor. A menudo las flores aparecen de forma verticilada, por la confluencia de varias brácteas fértiles más o menos al mismo nivel. Pedicelo floral nulo. Cáliz: Sépalos ligeramente prolongados en el pedicelo, (en el fruto) de $2,2-3,3 \times 1-1,7$ mm, ovales o lanceolados, redondeados o subagudos en el ápice, cóncavos, con sección acanalada, no carenados o muy raramente alguno de los sépalos carenado en el 1/3 superior, subcoriáceos, con indumento algodonoso en los márgenes y muy disperso o a veces denso en la zona central en el envés, con dos zonas marginales (1/4 de la anchura a cada lado) escarioso-papiráceas, zona central más ancha foliácea. Disco hipógino plano, anular, engrosado, de 1-1,5 mm de diámetro. Corola amarillenta (crema) en el botón, blanca en la antesis, ocasionalmente con tinte crema, rotáceo-campanulada, de 3,5-6 mm de longitud (tubo + lóbulos) y hasta 6-7 mm de anchura, generalmente con una banda basal de pelos algodonosos, tubo gradualmente ensanchado desde la base, de 1,5-2 mm de longitud y 1,5 mm de anchura en la base, cara externa de la corola generalmente con pequeñas glándulas sésiles, amarillentas, dispersas. Lóbulos 4 (muy raramente 5-6), de $3-3,8(-4) \times 2-2,8$ mm, obovado-oblongos, redondeados, generalmente ciliados (cilios escasos) en el margen, glabros en la cara interna. Estambres: Filamentos de 1-1,8 mm de longitud, aplanado-subulados, glabros, anteras de 0,8-1,8 mm de longitud, reniformes o en herradura, anteras expandidas subcirculares. Ovario ovoide-globooso, a menudo comprimido, de 0,7-1 mm, glabro, con 4-6 óvulos en cada lóculo. Estilo de 1,2-1,4 mm en la antesis y de 1,9-2 mm al final de ésta; estigma subcapitado. Cápsula de 2,2-3(-3,8) mm de longitud y c. 2-2,4 mm de ancho, ovoide o globosa, aguda; valvas 4, muy raramente 5-6, de $2,3-2,8 \times 1,1-1,5$ mm, coriáceas, agudas en el ápice. Septo placentario en el fruto ovado-lanceolado, de $1,8-2,5 \times 1,5-2$ mm. Semillas por lo general 3-4 por lóculo, adosadas al septo placentario, discoide-elípticas, de $1,5-1,7 \times 1,2$ mm, con ala blanquecina generalmente de menor anchura que la parte carnosa central de la semilla, dorsalmente convexa, con 9-10 surcos longitudinales. Semilla desprovista de ala, subdiscoide, de 0,8-1 mm.

Distribución: Se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de la Sierra Nevada de Mérida (estados de Mérida y Trujillo, Venezuela). Es una de las pocas especies del género que alcanza el porte de pequeño árbol.

Variabilidad: Se observa alguna variación en el grosor de las ramas de último orden; se pueden encontrar o bien plantas con ramas relativamente delgadas y hojas

poco densamente imbricadas o bien plantas con ramas más gruesas y hojas muy densamente dispuestas. En lo que respecta a la hoja hay uniformidad en la morfología, salvo en el material procedente de la Sierra de La Culata, que aquí se ha tratado como subespecie independiente.

En ocasiones, son muy notorios los rebrotes (fig. 12a) de las zonas medias e inferiores de algunas plantas arborescentes. Generalmente presentan en sus partes más jóvenes hojas no adpresas y más alargadas, que se normalizan en las partes superiores de las ramas (ver apartado de morfología de hojas).

CLAVE PARA LAS SUBESPECIES DE *ARAGOA LUCIDULA*

- 1a. Ramas jóvenes de 1,5-3,5(-5) mm de diámetro, hojas jóvenes de 2-2,6(-3) × 0,8 mm, tanto hojas jóvenes como desarrolladas, oblongas y obtusas en el ápice, con escasos pelos en el envés **2a. *A. lucidula* subsp. *lucidula***
- 1b. Ramas jóvenes de (4-)4,5-8 mm de diámetro, hojas jóvenes de 3,5-4,5 × 0,9-1,3 mm, tanto hojas jóvenes como desarrolladas lanceoladas, agudas en el ápice, densamente lanosas en el envés **2b. *A. lucidula* subsp. *lanata***

2a. *Aragoa lucidula* Blake subsp. *lucidula* (fig. 39)

- *A. cupressina* sensu Vareschi pro parte, Fl. Páramos Venez.: 334 (1970), non H.B.K.
- *A. lycopodioides* sensu Vareschi pro parte, Fl. Páramos Venez.: 334 (1970), non Benth.

Etimología: “*lucidula*”, del latín “*lucidus -a -um*” = nítido, brillante, haciendo referencia a las hojas brillantes de la planta.

Nombres vulgares: “Chicote”, “Romerito de Páramo”, “Romerito Negro”.

Typus: “VENEZUELA. Sierra Nevada de Santo Domingo, Mérida, altitud 3600 meters, 12 Sept. 1922”, *A. Jahn* 1091 (*holotypus*, US-1186693; *isotypi*, PH-682898, VEN-13902).

Ilustraciones: VARESCHI, 1970: 332, figs. 102, 4-7.

Arbusto o arbolillo de (1-)2,5-6(-8) m de altura. Tallo de (6-)9-30(-35) cm de diámetro en la base y de 10-12 mm en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Leño vivo amarillo crema, con tinte rosado. Ramas de último orden por lo general densamente dispuestas, formando un ángulo de 20-40° con los respectivos ejes. Ramas jóvenes terminales cilíndricas, de c. 1,5-3(-5) mm de diámetro (incluida la columna de hojas), generalmente lanoso-algodonosas. Hojas decurrentes en 1/4 de su longitud. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de 2-2,6 × 0,8 mm, oblongas, de sección acanalada, redondeadas y dispersamente pelosas en el dorso (envés); cóncavas y glabras en el haz (cara interna), láminas obtusas en el ápice. Hojas desarrolladas del eje principal, estrechamente elíptico-obovadas, raramente más alargadas, en general similares en forma y sección a las jóvenes, obtusas, cóncavas en la cara interna, dispersamente ciliadas en los márgenes y en la lámina, de 2,8 × 0,5 mm; ocasionalmente en ejes principales se presentan hojas de hasta 7 mm de longitud. Flores por lo general sésiles, se disponen aisladas en la axila de una bráctea foliácea. Cáliz: Sépalos (en el fruto) de 2,2-2,6(3,2) × 1-1,2 mm, ovales, redondeados en el ápice, cóncavos, con sección acanalada, no carenados o muy raramente alguno

de los sépalos carenado en el 1/3 superior, con indumento muy disperso en la zona central en el envés. Disco hipógeno de c. 1 mm de diámetro. Corola amarillenta (crema) en el botón, blanca en la antesis o más raramente crema (fig. 39), de 3,5-6 mm de longitud (tubo + lóbulos) y hasta 6-7 mm de anchura, con una banda basal de pelos algodonosos, ocasionalmente subglabra; tubo ligeramente acampanado, de 2 mm de longitud y 1,5 mm de anchura en la base. Lóbulos de 3(-4) × 2 mm, obovado-oblongos, redondeados. Estambres: Filamentos estaminales de 1,5-1,8 mm de longitud, anteras de 0,8-1,5 mm de longitud, reniformes, anteras expandidas subcirculares. Ovario globoso-ovoide, de c. 1 mm, glabro, más corto que el estilo maduro, con 4-6 óvulos en cada lóculo. Estilo de 1-1,3 mm en la flor joven y de hasta 2 mm al final de la floración; estigma subcapitado. Cápsula de 2,6-3(-3,8) mm de lon-

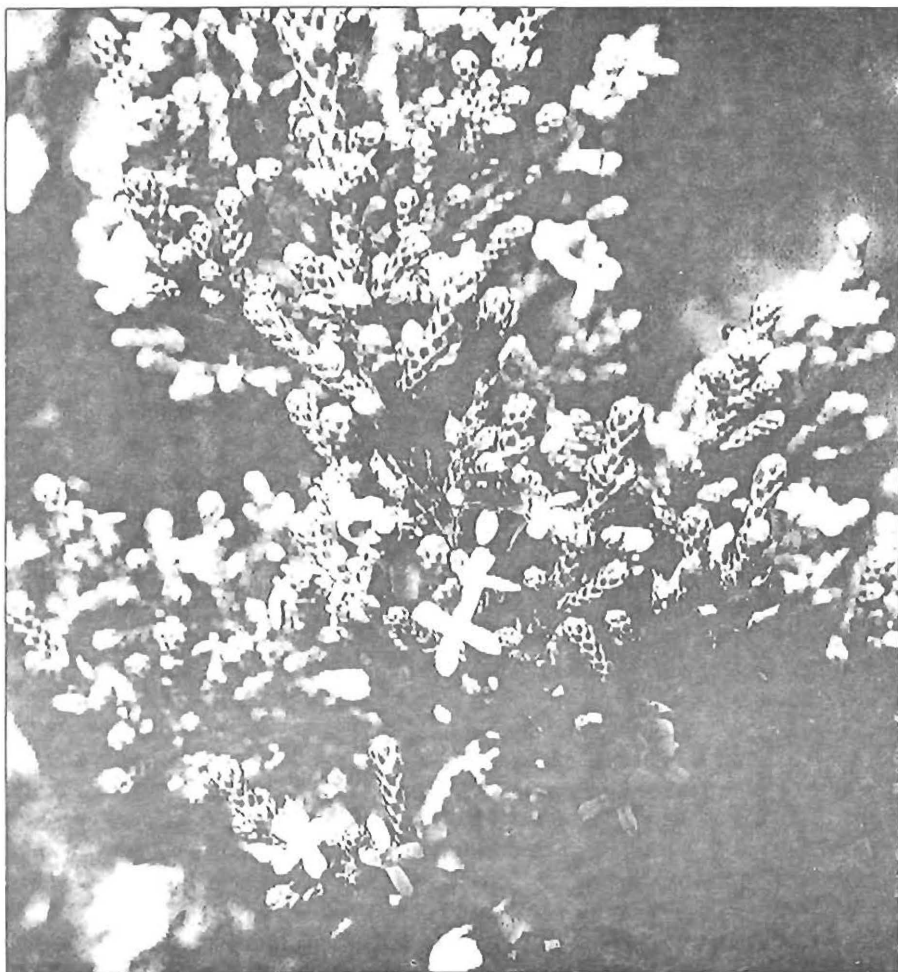


Figura 39.—*Aragoa lucidula* subsp. *lucidula*, detalle de una rama con flores.

gitud y c. 2-2,4 mm de ancho, ovoide, glabra, aguda. Septo placentario en el fruto ovado-lanceolado, de $2,5 \times 1,8-2$ mm. Semillas por lo general 3-4 por lóculo, discoide-elípticas, de $1,5-1,7 \times 1,2$ mm, con ala generalmente de menor anchura que la parte sólida central de la semilla.

Floración: Hay recolecciones de plantas en floración correspondientes a casi todo el año, si bien los períodos de floración parecen acentuarse en los intervalos febrero-abril y septiembre-diciembre.

Hábitat y ecología: Vegetación con matorrales y árboles achaparrados en el límite altitudinal del bosque altoandino y páramos, 3500-3800 m. En algunas zonas, como en los bosques circundantes a la Laguna Negra (páramo de Mucubají), se comporta como uno de los elementos dominantes (fig. 1). Se encuentra con frecuencia en zonas con pendientes fuertes, expuestas, sobre suelos bien drenados, y también en áreas con cierta alteración. Ha permanecido e incluso se ha extendido en páramos alterados, como el de Mucubají, parcialmente repoblado con pinos.

Crece generalmente asociado con *Hesperomeles* sp., *Polylepis sericea* (Rosaceae) y *Libanothamnus* sp. (Asteraceae). Es menos frecuente en páramo típico de *Espeletia*, *Coespeletia* y pajonales de *Calamagrostis*, etc. Fitosociológicamente se la ha asociado con comunidades arbustivas de *Arcytophyllum caracasenum* en la Sierra Nevada de Mérida (VARESCHI, 1970; CLEEF, 1981). En estas asociaciones crece con especies como *Ottoa oenanthoides*, *Gynoxys violacea* y *Vallea stipularis*.

Distribución: Endémica de Venezuela. El rango de distribución de esta subespecie coincide con el de la especie (fig. 41).

Notas nomenclaturales: Aparte del holótipo (US), se estudiaron los siguientes isotipos.

Pliego n.º 1: En el herbario VEN.

"Herbario del Museo Comercial de Venezuela / *Aragoa lucidula* Blake (tinta) / N.v': Romero negro o chicote (máquina) / Sierra Nevada de Sto. Domingo, 3600 m. / Mérida (maq.) / Num. (impr.) 13.902 (tinta, -VEN-) / Num. Col. (impr.) 1091 (maq.) Col. (impr.) Dr. A. Jahn (maq.) Fecha (impr.) Sept. 12, 1922."

Cuenta además con una nueva etiqueta copia de la anterior.

Pliego n.º 2: En el herbario PH.

"The Academy of Natural Sciences of Philadelphia / VENEZUELA / *Aragoa lucidula* Blake / ... (igual al holótipo)... / Ex United States Nat. Herb."

Type collection (mayusc.) / "A. 1. / FWP 1933/ Isotype (mayusc.) / 682898 ANSPHILA."

Variabilidad: En ambientes de bosque tiene porte de arbolillo más o menos ramoso. En zonas abiertas de páramo o márgenes del bosque altoandino se presenta como un arbusto achaparrado, perdiendo la forma típicamente cónica o piramidal. En cuanto a la flor se observan raramente flores con 6 sépalos, 5-6 pétalos y 5-6 valvas en el fruto, dentro de individuos normales con flores típicas.

Observaciones: Una colección de la región de Timotes (J. A. Steyermark 55836) lleva la indicación altitudinal "1520-2285 m". Se trata con toda probabilidad de un error de anotación.

Material estudiado

VENEZUELA. MÉRIDA: Sierra Nevada de Santo Domingo, Mucuchíes, borde de la Laguna Negra, 9-XI-1952, *L. Aristiguieta* 987 (VEN). Laguna de Mucubají, Laguna Negra, 3600 m, 19-IX-1956, fl., *L. Aristiguieta* 2452 (MER, US, VEN). Laguna Negra, V-1952, *Badillo*, V. 3249 (US); ibídem, sin fecha, *H. G. Barclay* 9706 (COL); ibídem, sin fecha, *H. G. Barclay* 9814 (COL 2 pliegos, US). Departamento de Rangel, Mucubají-Laguna Negra, 3500-3600 m, 14-II-1983, *P. F. Berry* 4026 (VEN). 67 km al nordeste de Mérida, en la carretera a Barinas, bosque montano, cerca de la Laguna Negra, 3500 m, 19-II-1963, *F. J. Breteler* 3342 (MED, MER, US, VEN). Sierra de Santo Domingo, Laguna Larga, 3600 m, 31-III-1958, *J. Buza* 1-50 (MER); ibídem, páramo de Los Granates, Alto de Morato, 3670 m, 12-X-1969, *J. Cuatrecasas, Ruiz-Terán & López Palacios* 28077 (MA, MERF, US 2 pliegos); ibídem, Laguna Negra, 3350 m, III-1977, *F. Delascio* 5066 (CAR). Departamento de Rangel, camino de Laguna de Mucubají a Laguna Negra, 3500 m, 25-XI-1989, *D. Díaz-Miranda & J. A. Dugarte* 1604 (MERF). Municipio de San Rafael de Mucuchíes, páramo de Mucubají, vía de la Laguna de Mucubají a la Laguna Negra, páramo alterado, 3500 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10346 (MA, MER-BIOL); ibídem, pendientes cercanas a la Laguna Negra, bosque andino, 3500-3650 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10347 (MA, MER-BIOL); ibídem, páramo de Mucubají, junto a la Laguna Negra, páramo alterado, 3500 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10348 (MA, MER-BIOL); ibídem, comienzo de la vía a la Laguna Negra, páramo alterado, 3500 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10349 (MA, MER-BIOL); ibídem, páramo alterado, rebrotes jóvenes (ejemplar estéril), 3500 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10349A (MA, MER-BIOL); ibídem, bordes de la Laguna Negra, en borde de bosque, 3500 m, 3-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso, R. Rico & R. Casado* 10350 (MA, MER-BIOL). Laguna Negra, 3600 m, IV-1952, *Hno. Ginés* 4677 (US); ibídem, vertiente noroeste, Laguna Negra, 3630 m, 21-IX-1952, *H. Humbert* 26392 (COL, K). Páramo de Mucubají, falda semiboscosa entre Laguna Grande y Laguna Negra, después de la quebrada de la laguna La Verde, 3450 m, 8-VII-1974, *López-Figueiras* 9113 (MERF, US); ibídem, Laguna Negra, 3500 m, 16-VI-1968, *S. López Palacios* 2030 (MER, MERF, VEN). El Morato, páramo de Los Granates, 3700 m, 23-I-1971, *S. López Palacios* 2554 (MERF). Páramo de Mucubají-Laguna Negra, 3600 m, 3-VII-1982, *B. Mannara* 195 (VEN). Páramo de Santo Domingo, 3500 m, *H. Mexmuller & L. Ruiz-Terán* 44 (MER); ibídem, camino entre el mirador y la Laguna Negra, 3400-3600 m, 18-III-1993, *G. Morillo & J. Guevara* 10911, 10912 (MERF). Entre Mucubají y Laguna Negra, distrito Rangel, 3400 m, 7-IX-1980, *L. A. Pinto* 01 (MER); ibídem, Laguna Negra, 7-IX-1980, *L. A. Pinto* 02 (MER); ibídem, Apartaderos, Laguna Negra, a orillas de la laguna, 3050 m, 11-II-1990, *G. Rodríguez* 707 (VEN); ibídem, camino de la Laguna Grande (Mucubají) a Laguna Negra, páramo de Apartaderos, 3000-3500 m, 11-VII-1970, fl., *L. Ruiz-Terán & López-Figueiras* 299 (MERF). Departamento de Rangel, Cañada del Padre, cerca del Alto de Morato, páramo de Los Granates, unos 8 km al nordeste de la S. N. de Santo Domingo, 3340-3671 m, 27-IX-1971, *L. Ruiz-Terán* 6420 (MERF). Valle del río Matatán, páramo El Águila, carretera a Mucuchíes, Valera, 6 km abajo del pico El Águila, 3800 m, 19-II-1965, *J. P. Schulz & R. Rodríguez Poveda* 135 (MER). Vía entre Cuadras y Timotes, 1520-2285 m (?), 30-III-1944, *J. A. Steyermark* 55836 (VEN). Laguna de Mucubají, páramos, 3700 m, 9-IX-1958, *V. Vareschi* 7093 (VEN); ibídem, cerca de la Laguna de Mucubají, páramos, 3700 m, 9-IV-1958, *V. Vareschi* 7105 (VEN). Cerca de la Laguna Negra, entre Apartaderos y Páramo, en el paso Mérida-Barinas, 3800 m, 23-III-1968, *C. de Zeeuw* 9011 (VEN). TRUJILLO: Guirigay, hacia la

laguna La Parida, 3600 m, VIII-1958, *L. Aristiguieta & E. Medina* 3552 (US, VEN); íbidem. laguna La Parida, 3600 m, 19-VIII-1958, *L. Aristiguieta & E. Medina* 3553 (US, VEN); íbidem, 3500 m, VIII-1958, *L. Aristiguieta & E. Medina* 3555 (US, VEN). Páramo de Cachaco, 7-XI-1927, *Christ* 82 (VEN).

2b. **Aragoa lucidula** Blake subsp. **lanata** Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 77 (1993b)

Etimología: “*lanata*”, del latín *lanatus -a -um*, lanoso, lanudo. Hace referencia al denso indumento de las ramas.

Nombre vulgar: “Pino”, en la región de la sierra de La Culata, Mérida (Venezuela).

Typus: VENEZUELA. MÉRIDA: Departamento de Campo Elías, llano de Las Coloradas, al este del pico El Campanario, Páramo de los Conejos, Sierra de la Culata, 3900 m, 24-III-1972, *L. Ruiz-Terán* 6988 (*holotypus*, MERF) (fig. 40).

Arbusto o arbolillo de 4-5 m de altura. Tallo muy ramoso en las partes superiores. Ramas de último orden densamente dispuestas, que crecen según los respectivos ejes con un ángulo de 30-45°; ramas jóvenes terminales de (4-)4,5-8 mm de diámetro (incluida la columna de hojas), densamente lanoso-algodonosas, indumento marrón-blanquecino. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 3,2-3,6 × 0,9-1,2 mm, lanceoladas, de sección acanalada, redondeadas y densamente pilosas en el dorso (envés); cóncavas y glabras en el haz (cara interna), láminas agudas en el ápice. Hojas desarrolladas del eje principal similares a las jóvenes, dispersamente ciliadas en los márgenes y más o menos densamente en la lámina (envés), de 3,2-4 × 1-1,3 mm. Flores dispersas en las ramas jóvenes. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 2,5-3(-3,3) × 1,5-1,7 mm, obtusos o subagudos en el ápice, generalmente no carenados, con indumento algodonoso en los márgenes y más denso en la zona central en la cara externa. Corola blanca, 5-6 mm de longitud (tubo más lóbulos); tubo de 1,5 mm de longitud, con una banda de pelos cortos en la parte basal, en la cara interna; lóbulos de 3-3,8 × 2,8 mm, obovados, subagudos y glábrs. Estambres con filamentos de c. 1 mm de longitud, anteras de hasta 1,8 mm de longitud, en herradura. Ovario globoso, comprimido en el ápice, de 0,7-0,9 mm. Estilo de 1,3-1,5 mm, estigma subcapitado. Cápsula de 2,2-3(3,5) × 2,5-3 mm de diámetro, globosa, obtusa; valvas de c. 2,4 × 1,1 mm de longitud, subagudas en el ápice. Septo placentario ovado en el fruto, de c. 1,8-2 mm. Semillas no vistas.

Hábitat y ecología: Límite altitudinal de los árboles y arbustos del bosque altoandino. Colectada a los 3900 m.

Distribución: Conocida únicamente por la colección tipo. Aparentemente esta subespecie reemplaza a la subespecie típica, en el sistema de páramos de la sierra de La Culata (Mérida), donde crece a mayor altitud que ella (fig. 41).

Notas nomenclaturales: El pliego *L. Ruiz-Terán* 6988 del herbario MERF (fig. 40) contiene un solo eje muy ramoso (rama). Aparte de los datos sobre localidad, fecha y altitud, contiene la siguiente información: “... *A. lucidula*... / Det.:

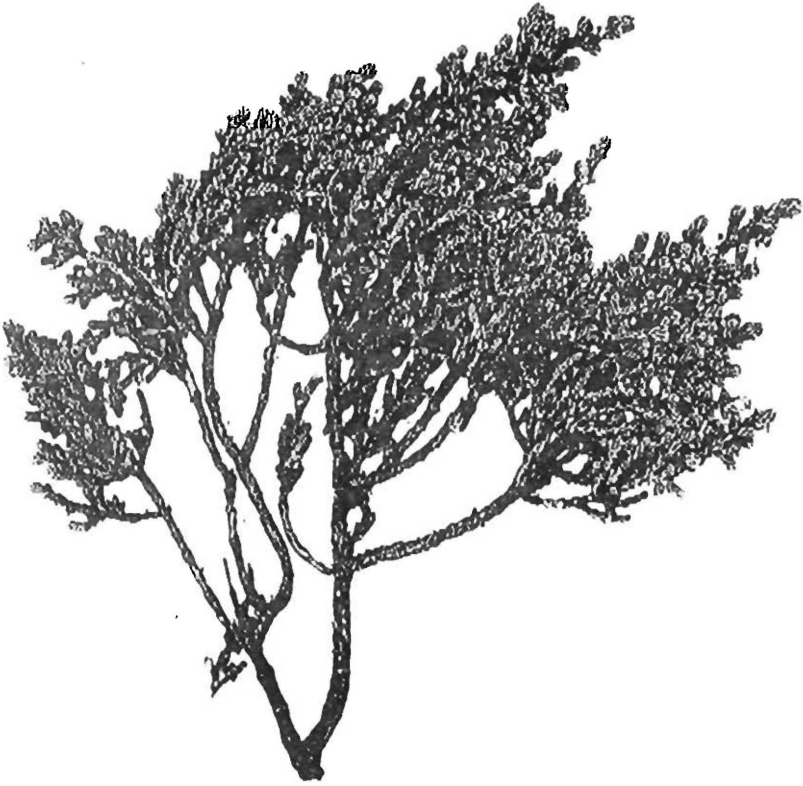


Figura 40.—Holótipo de *Aragoa lucidula* subsp. *lanata*.

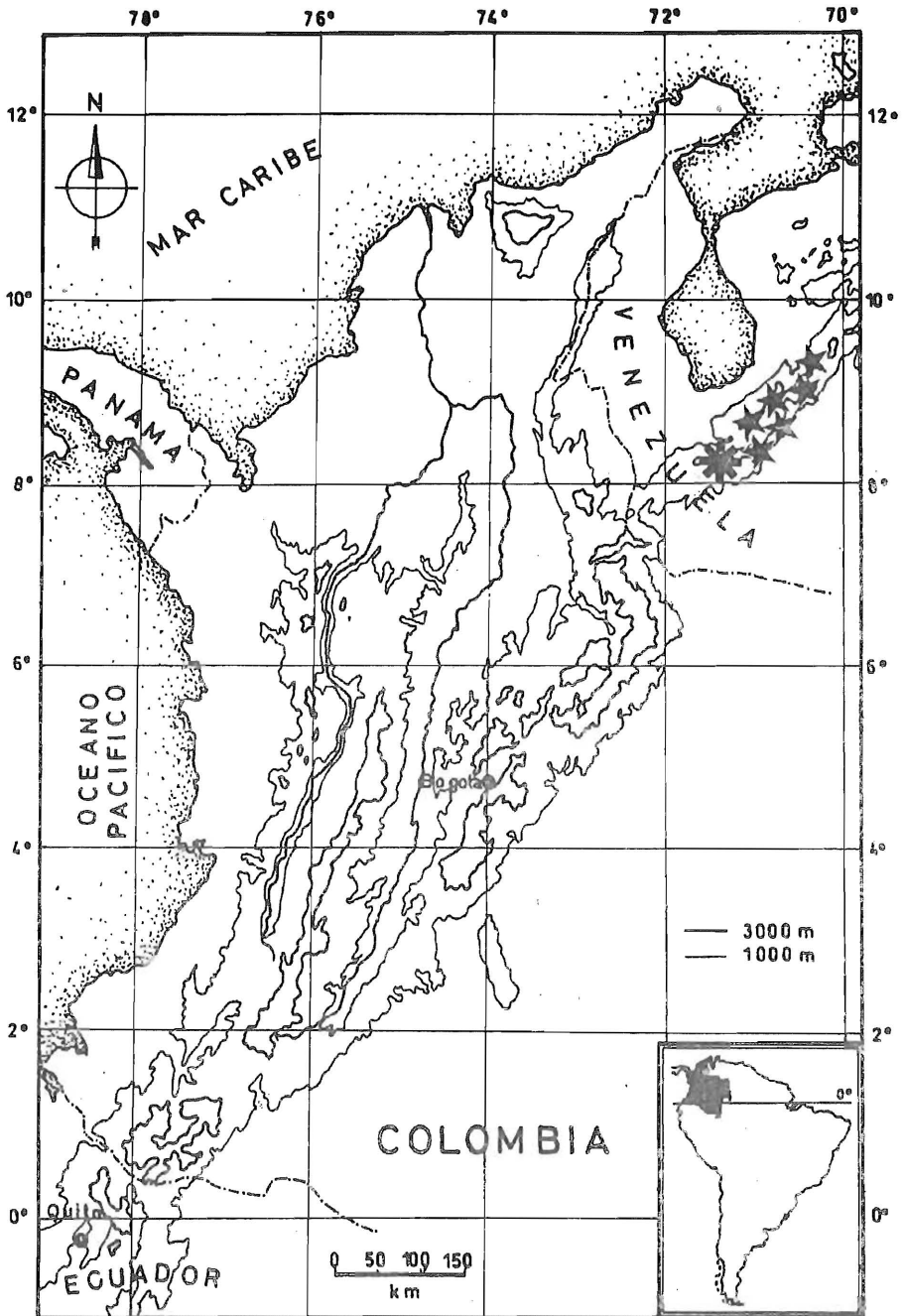


Figura 41.—Distribución de *Aragoa lucidula*: *A. lucidula* subsp. *lucidula* (★); *A. lucidula* subsp. *lanata* (*).

(impr.) D. D. M. enero 88 // N.V.: Pino. / Arbusto, 4-5 m., flores blancas" // "(Etiqueta de revisión) *Aragoa cupressina* H.B.K. / Det.... / Fecha: Dic. 1989" // "(Sello) L.R.T. (tinta) / 6988 (lápiz)."

Observaciones: Se diferencia de la subespecie típica, entre otros caracteres, por sus hojas lanceoladas agudas, más densamente pelosas en el envés. Las ramas de último orden son densamente peloso-lanosas en esta subespecie (indumento del eje), en mayor grado que en la subespecie típica.

3. *Aragoa kogiorum* Romero, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 8(31): 384 (1951)

Arbusto de 1,2-2 m de altura, ramoso o muy ramoso en la parte superior. Tallo de hasta 7-10 mm de diámetro en la parte superior (30-35 cm del ápice). Ramas del eje principal verticiladas, partiendo de éste con un ángulo de 30-50(-70)°; ramas secundarias y terciarias alternas o subopuestas, por lo general cortas; ramas jóvenes terminales de 4-7 mm de grosor (incluida la columna de hojas), por lo general densamente algodonosas, indumento parcialmente enmascarado por las hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-8 filas o series ascendentes en los tallos decurrentes en c. 1/4 de su longitud en las hojas desarrolladas, adpresas o ascendentes en las ramas, densamente imbricadas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de (3,2-)4,6-5 × (0,9-)1,1-1,3 mm, estrechamente obovadas, subcoriáceas, brillantes, glutinosas; de sección acanalada, cóncavas en el haz y convexas en el envés, sin quilla resaltada o solo ligeramente en el dorso (envés); láminas obtuso-redondeadas en el ápice, ligeramente incurvo-falcadas, con diminutas glándulas sésiles amarillentas en el haz y puntaduras conspicuas y muy escasas en el envés, con márgenes completamente ciliados; cilios largos de aspecto vítreo, pluricelulares; cilios de la mitad inferior de la hoja dirigidos hacia la base. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma y sección a las jóvenes, pero de 6-7(-9) × 1,2-1,6(-2) mm, claramente coriáceas, engrosadas, linear obtusas, con sección cóncavo-convexa (haz-envés), escasamente acanaladas, con quilla dorsal muy levemente o bien notoriamente resaltada; conservando un haz de pelos algodonosos de la rama en la zona axilar de la hoja, que rellenan la hoquedad. Flores dispersas en las ramas jóvenes, solitarias en la axila de una bráctea foliácea externa. Cada bráctea externa recubre a 2 brácteas internas, con una flor cada una o bien con flor en una de ellas; ocasionalmente la bráctea interna no fértil origina en su axila una pequeña yema, que se transforma prontamente en una ramita lateral (proliferación). Bráctea externa ligeramente ensanchada en la base. Pedicelo floral nulo o menor de 0,5 mm. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de (3,8-)4-4,2(-4,5) × 1,6-2 mm, ovado-lanceolados, conspicuamente acanalados en sección, carenados generalmente en toda su longitud en el cáliz fructífero, agudos en el ápice, con indumento ciliado-algodonoso en los márgenes y ápice, cilios de la mitad inferior retrorsos, con dos zonas marginales (de c. 1/3 de la anchura) más o menos membranosos-papiráceas, zona central foliácea. Disco hipógino amarillo pálido en vivo, plano, anular, de 1-1,5 mm de diámetro. Corola blanca de hasta 8-9(-9,5) mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo blanco o a veces amarillento, de (2,8-)3,3-4 mm de longitud, cilíndrico, cara interna con abundante indumento algodonoso blanco en los 2/3 superiores, indumento más densamente dispuesto en 4 cor-

dones longitudinales, continuación de los filamentos estaminales; glabro o con pelos largos cintiformes dispersos en la cara externa. Lóbulos patentes de $5-7 \times 2,5-4,5$ mm, anchamente obovados, subtriangulares o estrechamente obovado-espátulados, vellosos en la base en la cara interna, a veces con pequeñas glándulas amarillentas dispersas en la cara externa, con márgenes del $1/3$ superior ciliados (algodonosos). Estambres con filamentos blancos de 2,2-3 mm de longitud, glabros, anteras amarillas de 0,9-1,3 mm de longitud, en forma de herradura, subcirculares después de la apertura. Ovario de 1-1,5 mm de longitud, ovado. Estilo blanco, glabro, de 1,7-2,5 en la anthesis y de (3-)3,5-5 mm al final de la floración, estigma capitado. Cápsula de $4-5 \times 3$ mm, ovoide, subaguda, marrón en la madurez, brillante-glutinosa, con los márgenes de dehiscencia resaltados; valvas de $4,5-4,8 \times 2$ mm, lanceoladas, acanala-das, coriáceo-engrosadas. Septo placentario en el fruto ovado-elíptico, agudo, bifido en el ápice, de c. $3,5 \times 2$ mm (en seco). Semillas por lo general 3 por lóculo, adosa-das al septo placentario, desde irregularmente discoides a elípticas, convexas en la cara dorsal y ligeramente cóncavas en la ventral, de $1,8-2 \times 1-1,1$ mm, con ala estrecha (menor a la anchura de la parte central de la semilla) e irregular, blanquecina en vivo, marrón oscuro en seco, finamente asurcadas, con 13-14 surcos longitudinales en la cara dorsal y con numerosos surcos radiales en la cara ventral; semilla despro- vista de ala más o menos circular, de c. 1,5 mm de diámetro.

Distribución: Especie endémica de los páramos y subpáramos de la Sierra Nevada de Santa Marta, entre los 3000-4000 m. Comprende dos subespecies aparentemente alopátricas. La subespecie *kogiorum* se conoce únicamente de la vertiente sur de la Sierra Nevada de Santa Marta, y la subespecie *sevillae*, hasta donde se conoce, se halla restringida a las vertientes oeste y norte de la sierra.

Variabilidad: Las plantas de las vertientes norte y oeste de la sierra (más húme-das que la vertiente sur) presentan ramificación más laxa y algunas diferencias en hojas, corola y longitud del estilo. Con base en estas diferencias se describió una subespecie.

CLAVE PARA LAS SUBESPECIES DE *ARAGOA KOGIORUM*

- 1a. Plantas con ramificación secundaria y terciaria muy densa, intrincada, hojas de las ramas jóvenes generalmente sin quilla resaltada en el envés, tubo de la corola sin indumento algodonoso disperso en la cara externa, lóbulos de la corola obovoide-espátulados de $5-7 \times 2,5$ mm, estilo completamente desarrollado de hasta 5 mm **3a. *A. kogiorum* subsp. *kogiorum***
- 1b. Plantas con ramificación secundaria y terciaria poco densa, hojas de las ramas jóvenes con quilla generalmente resaltada en el envés, tubo de la corola con indumento algodonoso disperso en la cara externa, lóbulos de la corola anchamente obovados, de $6-6,5 \times 4-4,5$ mm, estilo adulto de hasta 3,5 mm **3b. *A. kogiorum* subsp. *sevillae***

3a. *Aragoa kogiorum* Romero subsp. *kogiorum* (fig. 42)

Etimología: Especie nombrada en honor de la comunidad indígena Kogi, que junto con los Arhuacos habitan desde tiempos prehispánicos las zonas altas de la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia.

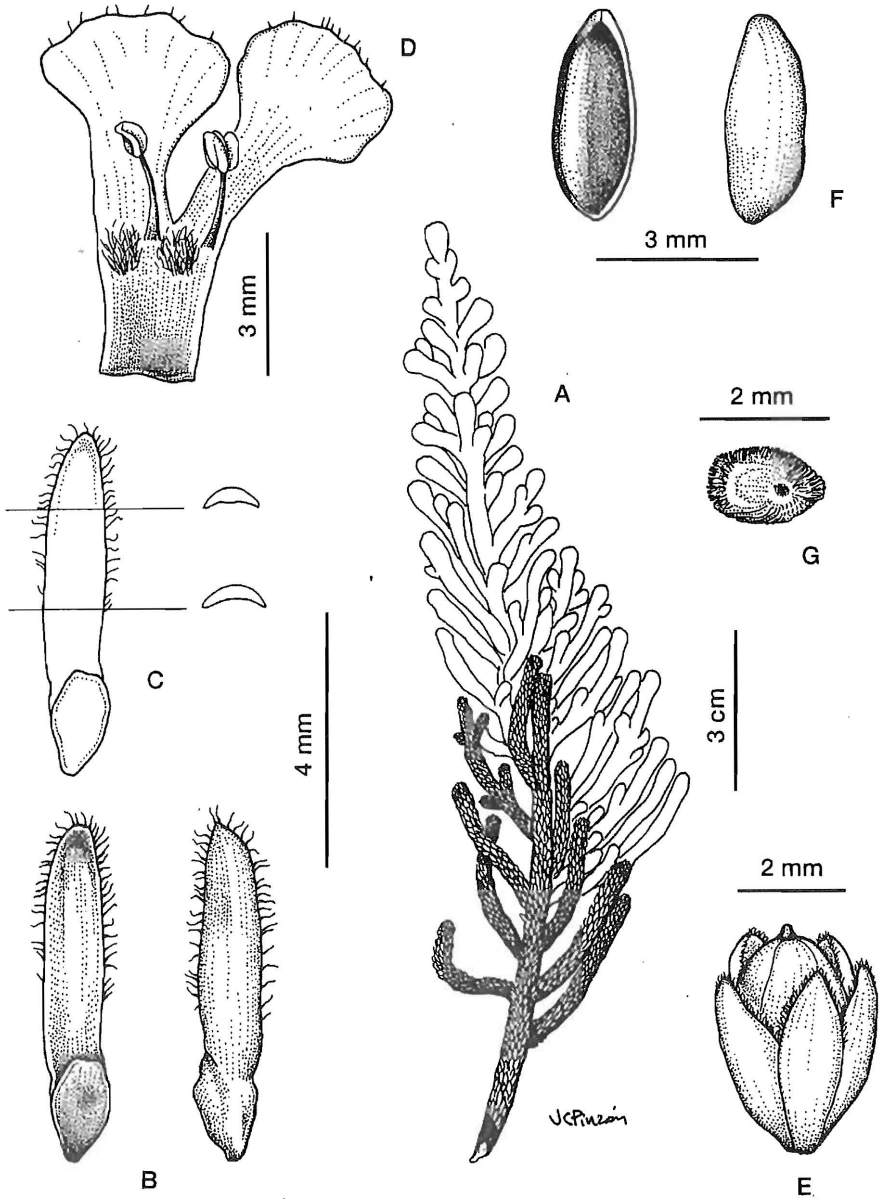


Figura 42.—*Aragoa kogiorum* Romero subsp. *kogiorum*. A, rama; B, hoja: haz (izquierda), envés (de-
 recha); C, sección transversal de la hoja; D, porción de corola vista por su cara interna, mostrando el
 androceo; E, cápsula madura, con el cáliz; F, valva del fruto; G, semilla, vista ventral. (Dibujado de
 Cardiel-283.)

Nombre vulgar: En Anduriameinia se la conoce con el nombre de "alhuecema".

Typus: COLOMBIA. MAGDALENA: Sierra Nevada de Santa Marta, Anduriameinia, 2 m, c. 3500 m, 10-III-1948, R. Romero Castañeda 915 (*holotypus*, COL-36337; *isotypus*, US-2220452) (LIL, no visto).

Plantas de hasta 2 m, muy ramosas, con ramificación secundaria y terciaria densa e intrincada. Tallo de hasta 7-8,5 mm de diámetro en la parte superior (30-35 cm del ápice). Ramas secundarias y terciarias alternas o subopuestas; copas parciales de las ramas primarias muy compactas, estrechamente cónico-piramidales. Ramas terminales de 4-7 mm de diámetro (incluida la columna foliar). Hojas jóvenes de 3,3-5 × 1,1-1,3 mm, estrechamente obovadas, sin quilla resaltada en el dorso (envés); láminas obtuso-redondeadas en el ápice, ligeramente incurvo-falcadas. Hojas desarrolladas del eje principal de 6-7(-9) × 1,2-1,6(-2) mm, linear-obtusas, escasamente acanaladas, a veces con la costa media (envés) ligeramente resaltada. Flores dispersas en las ramas jóvenes, solitarias en la axila de una bráctea foliácea. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 3,8-4,2 × 1,5-2 mm, con indumento ciliado-algodonoso en los márgenes y ápice. Disco hipógino de 1-1,3 mm de diámetro. Corola blanca de hasta 8-9 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo de 3,8-4 mm de longitud, glabro en la cara externa. Lóbulos patentes de 5-7 × 2,5 mm, estrechos, obovado-espátulados, vellosos en la base en la cara interna, con cilios marginales dispersos en el tercio superior. Estambres con filamentos de 2,2-3 mm de longitud, anteras amarillas de 0,9-1,3 mm de longitud. Estilo de hasta 5 mm en la madurez. Cápsula de (3,4-)3,9-4,2 × 2,3-2,4 mm, ovoide-oblonga, subaguda; valvas de 3,7-3,9 × 1,5-1,8 mm, lanceolado-acanaladas. Septo placentario en el fruto ovado-elíptico, agudo, de 2,5-3 × 1,5-2 mm (en seco). Semillas de 1,8-2 × 1-1,1 mm, con ala estrecha (de menor anchura que la parte central), irregular, blanquecina en vivo, marrón oscura en seco, finamente asurcada, con 13-14 costillas/surcos longitudinales en la cara dorsal y numerosos surcos/costillas radiales en la cara ventral; semilla desprovista de ala, más o menos circular, de c. 1,5 mm de diámetro.

Floración: Todos los pliegos estudiados se encontraban con flores y correspondían a los períodos de marzo-abril y diciembre.

Hábitat y ecología: Páramos y subpáramos secos en el flanco sur de la Sierra Nevada de Santa Marta. Crece en ambientes dominados por *Libanothamnus glosophyllus* (*Asteraceae*) y *Hesperomeles lanuginosa* (*Rosaceae*).

Distribución: Colombia. Sierra Nevada de Santa Marta, departamentos de Magdalena y César, entre los 3000-3500 m (fig. 45).

Notas nomenclaturales: El pliego indicado en el protólogo como *holotypus* contiene tres ramas independientes (centro, derecha e izquierda), que parecen corresponder a tres ejes o ramas del mismo individuo y son homogéneas morfológicamente.

Observaciones: Entre los caracteres que diferencian a ésta de la subespecie *sevillae* se encuentran la ramificación más densa, ramas terciarias más cortas, hojas más cortas y sin quilla, sépalos de 3,8 × 1,5-2 mm, corola sin pelos en la cara externa, tubo de la corola, según lo conocido no amarillento, pétalos espátulados más largos.

Material estudiado

COLOMBIA. CÉSAR: Sierra Nevada de Santa Marta, camino de Nabusímaque a Duriameinia, quebrada con *Libanothamnus*, 3100 m, 27-XII-1989, fl. fr., J. M. Cardiel 283 (COL, MA). Flanco sur de la Sierra Nevada de Santa Marta, c. 3000 m, VI-1954, fl., *Hinojosa & Rivera s/n* (COL-53223) (COL).

3b. *Aragoa kogiorum* Romero subsp. *sevillae* Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 78 (1993b)

Etimología: Dedicada a Pablo J. Sevilla, coordinador de la Agencia Española de Cooperación (AECI) en Colombia en los ochenta y noventa. El restrictivo de la subespecie concuerda además con el topónimo de una de las localidades de la planta "río Sevilla".

Typus: COLOMBIA. MAGDALENA: "Sierra Nevada de Santa Marta, quebrada from Laguna Río Frío, Páramo with tall vegetación to 4-5 m, 10°55' N 73°53' W, 3250 m, 28-VII-1972, J. H. Kirkbride & E. Forero 1749 (*holotypus*, COL-146061; *isotypi*, COL-162222, US-2834854, K) (fig. 43).

Arbusto de 1,5-2 m. Tallo de hasta 10 mm de diámetro en la parte superior (30-35 cm del ápice). Ramas secundarias generalmente alargadas, ramas terciarias alternas o menos frecuentemente subopuestas, generalmente muy cortas. Ramas jóvenes de 4-7 mm de diámetro (con la columna foliar). Hojas jóvenes de las ramas de último orden, de 3,5-4 × 0,9-1 mm, estrechamente lanceoladas o linear-lanceoladas, con quilla moderadamente resaltada en el dorso (envés), láminas obtuso-redondeadas en el ápice. Hojas desarrolladas del eje principal de 6-6,5(-8) × (1,2-)1,5-1,8(-2) mm, linear-obtusas, sección cóncavo-convexa (haz-envés), escasamente acanalada, con quilla longitudinal bien marcada en el envés. Cáliz. Sépalos, en el fruto de 4,5 × 2 mm, ovado-lanceolados, carenados generalmente en toda su longitud. Disco hipógino de 1,5 mm de diámetro. Corola blanca de hasta 8-9 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo a menudo blanco-amarillento, de (2,8-)3-3,5 mm de longitud, cilíndrico, con indumento algodonoso-cintiforme, disperso en la cara externa. Lóbulos de 6-6,5 × 4-4,5 mm, anchamente obovados o subtriangulares, vellosos en la base en la cara interna, con glándulas sésiles marrones, diminutas, dispersas en la cara externa y pelos septados (cilios) marginales dispersos en el tercio superior. Estambres: filamentos blancos de 2,5 mm de longitud, anteras gris pálido o blancas de c. 1 mm de longitud. Estilo de 1,6-2 mm en el principio de la antesis y hasta 3,5 mm en la madurez. Cápsula de (3,5-)3,9-4,2 × 2,3-2,5 mm, ovoide-oblonga; valvas de 3,3-3,9 × 1,5-1,8 mm, lanceolado-acanaladas, coriáceo-engrosadas. Septo placentario en el fruto ovado-elíptico, agudo, de c. 2,5-3 × 1,5-2 mm (en seco). Semillas desarrolladas no vistas.

Floración: Las colecciones conocidas (con flores) corresponden a los meses de enero y julio.

Hábitat y ecología: Especie asociada a ambientes con humedad edáfica acusada, en las cercanías de quebradas y en páramos arbustivos. Según CLEEF & RANGEL (1984), se encuentra (sub *Aragoa* cf. *kogiorum*) en matorrales de páramo bajo



Figura 43.—Holótipo de *Aragoa kogiorum* subsp. *sevilla*.

(3450 m), donde crece sobre lajas junto con arbustos de los géneros *Vaccinium* (*Ericaceae*), *Escallonia*, *Ribes* (*Grossulariaceae*), *Fuchsia* (*Oenotheraceae*), *Diplostegium*, *Libanothamnus* (*Asteraceae*) y *Symplocos* (*Symplocaceae*). Asimismo, en RANGEL & JARAMILLO (1984), se indica en bosques de *Myrcianthes* sp. (*Myrtaceae*), *Hesperomeles lanuginosa* y *Vaccinium meridionale*, a los 3300 m.

Distribución: A diferencia de la subespecie típica, la subespecie *sevillae* se conoce únicamente de las vertientes norte y oeste de la sierra (departamento de Magdalena), entre los 3000-3500 m (fig. 45). La altitud anotada en el pliego (Barclay 6755) "1370 m" se debe probablemente a un error de transcripción de los datos de campo.

Observaciones: La ramificación menos densa, la presencia de costa en el envés foliar, el indumento externo de la corola y la forma de los pétalos diferencian claramente esta subespecie de la típica.

Una de las colecciones (*Romero Castañeda* 7125) fue referida con el nombre "A. *cienaguensis* Romero", en un informe inédito sobre el polen de algunas especies del género *Aragoa* (BARRIENTOS, 1964).

Material estudiado

COLOMBIA. MAGDALENA: Sierra Nevada de Santa Marta, cerca de la cabecera del río Sevilla, 3470-3510 m, 20-VI-1959, fl., *H. G. Barclay* 6666 (COL); ibídem, cabeceras del río Sevilla, cerca de San Pedro, 1370 m (?), 25-VI-1959, *H. G. Barclay* 6755 (COL); ibídem, quebrada de la laguna Río Frío, páramo con vegetación alta, 73°53'W, 10°55'N, 3250 m, 29-VII-1972, fl., *E. Forero* & *J. H. Kirkbride* 606 (COL). Flanco occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, 3500 m, 16-I-1954, *R. Romero Castañeda* 4548 (COL); ibídem, 3500 m, 17-I-1954, *R. Romero Castañeda* 4571 (COL); ibídem, 3140 m, 29-I-1959, fl., *R. Romero Castañeda* 7125 (COL, 3 pliegos); ibídem, flanco occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, en páramo, 3100 m, 30-I-1959, fl., *R. Romero Castañeda* 7165 (COL, 3 pliegos, VEN).

4. *Aragoa funkii* Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 79 (1993b) (fig. 44)

= *A. abietina* sensu Weddell, *Chloris Andina* 2: 113 (1857); sensu Pittier & al., *Catal. Fl. Venez.* 2: 386 (1947), non H.B.K.

Etimología: Nicolas F. Funck (1816-1896), a quien se dedica esta especie, colectó junto con Louis J. Schlim en diferentes zonas de Venezuela y norte de Colombia, en el período 1845-1847.

Typus: VENEZUELA. "Provincia de Mérida, Sierra Nevada. alt. 9000 feet (c. 2700 m). junio 1847. -Arbusto (símbolo)-, fl. blanches." Funck & Schlim 1603 (*holotypus*, P).

Arbusto erecto, ramoso en las partes superiores. Tallo de 6-7,5 mm de diámetro en la parte media-superior (c. 35 cm del ápice). Ramas primarias y secundarias opuestas o verticiladas, menos frecuentemente (y especialmente las de orden superior) subopuestas o alternas (fig. 44A). Ramas jóvenes terminales de 3-3,5 mm de diámetro (incluida la columna de hojas), glabras, recubiertas parcialmente por las hojas imbricadas y persistentes en el tallo. Hojas (fig. 44B-F) dispuestas helicoidal-

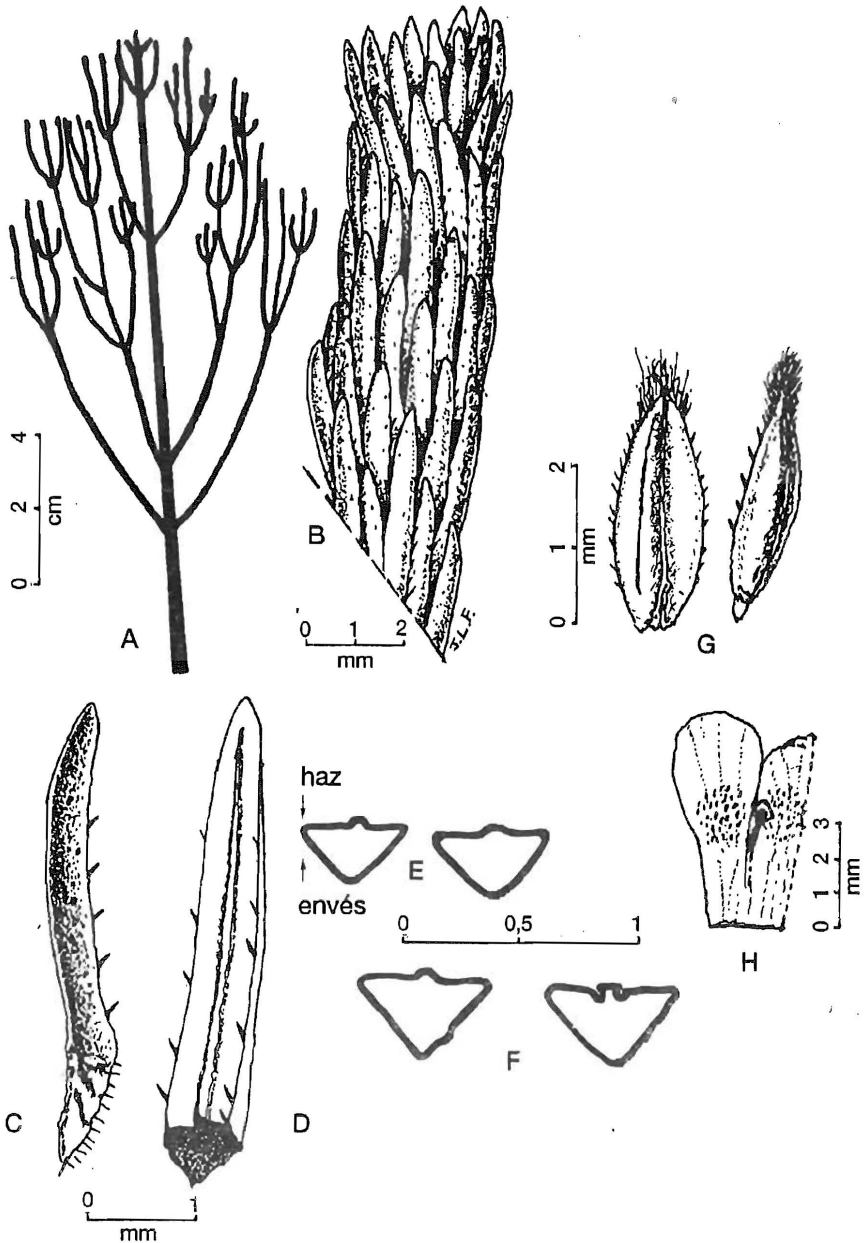


Figura 44.—*Aragoa funckii*: A, patrón de ramificación de una rama lateral; B, ápice de una rama de mayor orden; C, hoja adulta de la base de una rama, vista lateralmente; D, vista ventral (haz) mostrando la costilla central; E, sección foliar de hojas jóvenes de las ramas de mayor orden; F, sección foliar de hojas adultas de ramas principales; G, cáliz fructífero visto dorsal y lateralmente; H, porción de la corola vista por su cara interna.

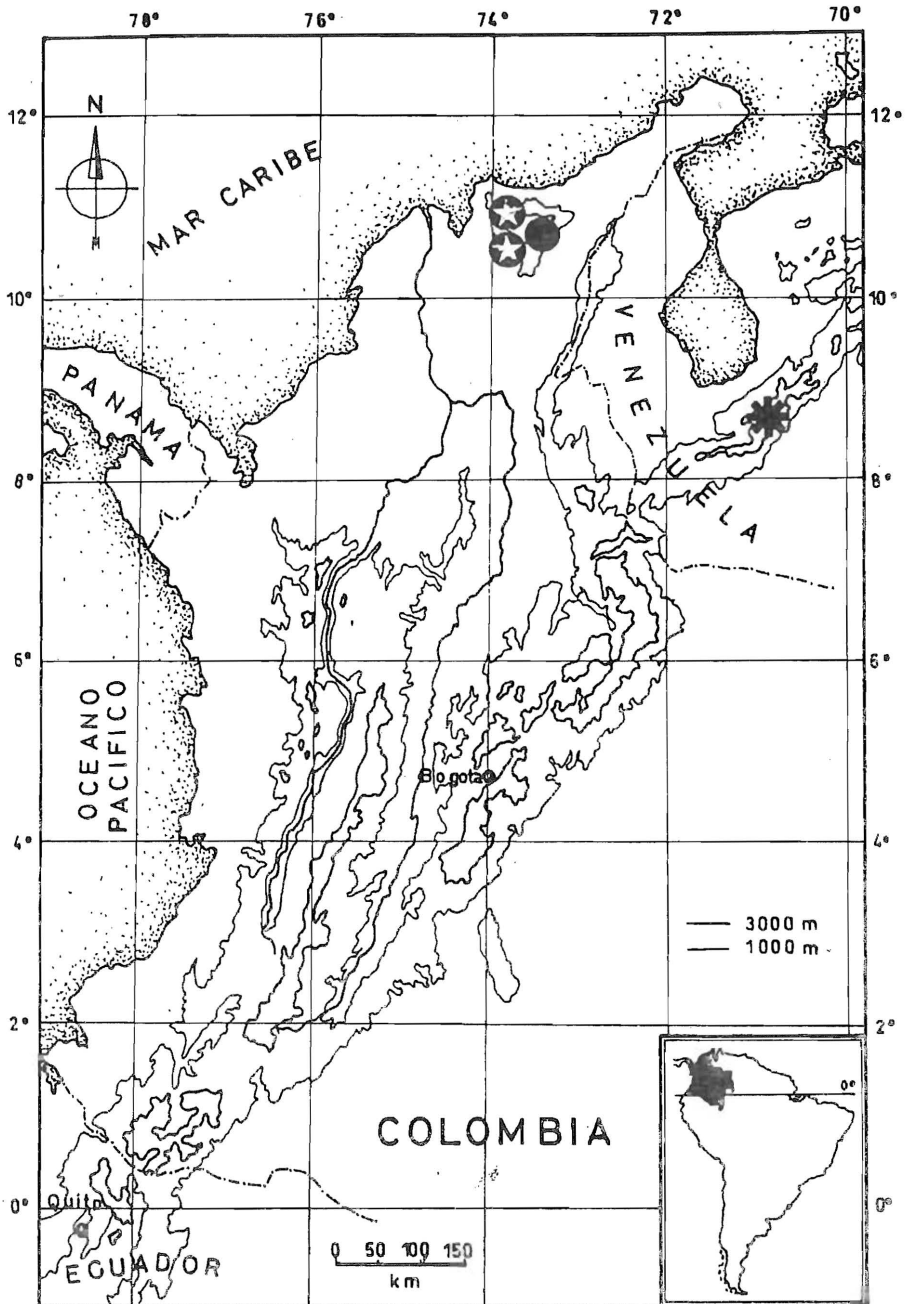


Figura 45.—Distribución de *Aragoa kogiorum* subsp. *kogiorum* (●), *A. kogiorum* subsp. *sevilla* (⊙) y *A. funckii* (*).

mente en 4-5 filas o series; decurrentes en 1/5 a 1/6 de su longitud, disposición en las ramas adpresa o ascendente. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de (3-)3,5-4,8 × 0,3-0,4 mm, estrechamente lineares, coriáceas o subcoriáceas, engrosadas, de sección trigona, obtusas o subobtusas en el ápice, angulosas (en "v") en el envés, con costa media resaltada y obtusa en el haz; con punteaduras en el envés, márgenes con cilios gruesos y agudos, dispuestos de modo disperso. Hojas desarrolladas del eje principal, linear-lanceoladas, similares en sección a las jóvenes, de (3,5-)4,2-5(-5,5) × 0,4-0,7 mm. Flores dispersas en partes subterminales de las ramas jóvenes, por lo general sésiles, se disponen aisladas en la axila de una bráctea foliácea ensanchada. Cáliz (en el fruto; fig. 44G) de 3-3,1 × 1,3-1,5 mm, sépalos lanceolados, agudos en el ápice, con sección acanalada, carenados, subcoriáceos, con indumento aldonoso en los márgenes escaso en el 1/3 distal. Disco hipógino plano, anular, engrosado, de 0,6 mm de diámetro. Corola blanca (según Funck & Schlim), rotáceo-campanulada, de 6-6,5 mm de longitud (tubo + lóbulos) y de hasta 7-8 mm de anchura (fig. 44H); tubo muy levemente acampanado, de 1,8-2,5 mm de longitud, cara externa de la corola glabra. Lóbulos de 5(-6) × 3 mm, anchamente obovados, redondeados, ligeramente ciliados en el margen, glabros en la cara interna a excepción del tercio basal, éste con indumento corto y poco denso de tipo glandular. Estambres con filamentos de c. 1 mm de longitud, glabros, anteras de c. 0,7 mm de longitud, en herradura. Ovario ovoide, 0,8-1 mm, glabro. Estilo de 1,2 en la antesis y de hasta 1,6 mm en la madurez, estigma capitado. Cápsula desconocida.

Distribución: Solo conocida por la colección tipo, de localidad poco precisa, "Venezuela, Mérida, Sierra Nevada" (fig. 45).

Notas nomenclaturales: La información contenida en el pliego Funck & Schlim 1603, depositado en el herbario de París, y designado como *holotypus* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b):

"Etablissement de Botanique & D'Horticulture / de J. Linden, a Luxembourg. / N° 1603 / Voyage de Funck et Schlim. / Aragoa / # Fl. blanches / Venezuela, Prov. de Merida / Hauteur 9000 -/ Sa. Nevada / 1847. fl. en Juin."

"Herb. Mus. Paris / Aragoa abietina H.B.K. / Venezuela, prov. de Merida / alt. 9000 feet. / Funck et Schlim/ N° 1603."

"Aragoa lycodioides Benth. / Determinavit K. Benoist 1941."

"(sello) Herb Mus Paris * Phanerogamie* / Met? N° 43/69 ?"

El pliego contiene dos ramas montadas (un eje grueso y una rama desprendida); además contiene abundante material fragmentado de la muestra original en dos sobres. El conjunto de este material —que es homogéneo morfológicamente— se considera *holotypus*, por proceder de la misma muestra original (eje) y ser necesario para la diagnosis precisa de la planta.

Observaciones: Las hojas ciliadas adpresas o ascendentes y los caracteres florales corresponden claramente a la sección *Ciliatae* del subgénero *Aragoa*. No obstante, las hojas menos coriáceas que en el resto los táxones de la sección y la presencia de costa media conspicua en el haz y sección foliar trigona la relacionan con el grupo *lycodioides*, que cuenta con una especie en el páramo de Tamá, cerca de la Sierra Nevada de Mérida (*A. tamana*).

WEDDELL (1857) cita la colección tipo (Funck & Schlim 1603) como *A. abietina* H.B.K., junto con la poco precisa diagnosis original de ésta (HUMBOLDT, BONLAND & KUNTH, 1819), en la que se malinterpreta a *A. abietina* como especie de hojas ciliadas.

Sección 2. *Aragoa*

Aragoa sect. *Aragoa*

Especie tipo: *A. cupressina* H.B.K.

Arbolillos, arbustos o más raramente pequeños subarbustos, con hojas coriáceas, subcoriáceas o carnosas, desde adpresas a patentes o reclinadas, de variada forma y sección, no ciliadas, no o escasamente glutinoso-nítidas, con o sin punteaduras, pedicelos fructíferos desde inconspicuos hasta de 5(-7) mm, corolas blancas de 6-12 mm de longitud, tubo de la corola cilíndrico o menos frecuentemente acampinado, semillas con ala corta o ancha.

Incluye todas las especies del subgénero *Aragoa*, a excepción de las que presentan hojas ciliadas. Como se indicó en el apartado correspondiente a la subdivisión del género, se consideran tres grupos de especies.

Grupo 1. *Cupressina* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b)

Arbustos o subarbustos con follaje frecuentemente glauco (fig. 55), ramas primarias ascendentes o erecto-patentes, ramas secundarias y terciarias densamente dispuestas, por lo general con proliferación de ramas cortas esparcidas (alternas),

TABLA 21

CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LAS ESPECIES
DEL GRUPO *CUPRESSINA*, DE LA SECCIÓN *ARAGOA*

Caracteres	Grupo <i>Cupressina</i>			
	<i>cupressina</i>	<i>cleefii</i>	<i>castroviejoi</i>	<i>romeroi</i>
Hoj. desarr. triang.-subul.	+	+	-	-
Hoj. des. >1,2 anch. (mm)	+	+	-	-
Quilla parcial	+	+	-	-
Puntuaciones	-	(-)	+	+
Corola > 10 mm	+	+	-	-
Estilo > 5 mm	+	+	-	-
Ramif. sup. densa	+	-	-	(+)
Hoj. des. >1,6 anch. (mm)	+	-	-	-
Hoj. des. agudas	+	-	-	-
N.º semill/loc.	(2-)3-4	3-6(-7)	-	-
Quilla resaltada	-	-	-	+
Sépalos > 4 mm	-	-	-	+
Corola > 6-6,5 mm	-	-	-	+
Corol. glabra inter.	-	-	+	-

hojas coriáceas, densamente imbricado-adpresas, hojas de las ramas de último orden generalmente de menos de 5 mm de longitud, con o sin punteaduras (envés), de sección cóncava o plana en el haz y convexa en el envés en la madurez (sección tipos 4 y 5b); pedicelos fructíferos muy cortos (raramente de más 1,5 mm), corola subrotácea o rotácea (tipos de corola: 2, 4, 6), cápsula de igual o menor longitud que los sépalos fructíferos, semillas con ala corta (de menor anchura que el ancho de la parte central carnosa de la semilla) de 2-2,5 mm de longitud.

La ramificación predominantemente ascendente, las hojas imbricadas, coriáceas y de sección cóncavo-convexa (haz-envés) relacionan a este grupo con las dos secciones anteriores (*Luteoaragoa* y *Ciliatae*).

Con las cuatro especies incluidas en este grupo (tabla 21) pueden hacerse dos subgrupos: *A. cupressina* y *A. cleefii*, de hojas desarrolladas triangular-subuladas y corolas grandes subrotáceas (de más de 1 cm de longitud), que ocupan zonas meridionales (subdivisión "Aa") de la Cordillera Oriental: Cundinamarca-Boyaca-Santander (Guantiva); y por otra parte, *A. castroviejoi* y *A. romeroi*, de hojas lanceoladas y corolas rotáceas pequeñas, que se encuentra localizado más al norte en la misma cordillera en los macizos de Tamá-Perijá, respectivamente (Páramos de la subdivisión "Abiii").

5. **Aragoa cupressina** H.B.K., Nov. Gen. Sp. 3: 156, tab. 216 (bis) (1819) (figs. 2, 10, 46)

– *A. juniperina* H.B.K., loc. cit., tab 216 pro parte (1818), nom. inval.

Etimología: Del latín *cupressinus*, -a, -um = de ciprés, por el hábito y disposición de las hojas en estas plantas.

Nombre vulgar: En Bogotá, "Romero de Páramo".

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Santa Fé de Bogotá, M. A. Bonpland s/n (*lectotypus*, P; *isotypus*, P, P-Bonpl.); *A. Humboldt* & *A. Bonpland* 39396 (destruido, US-fototipo).

Ilustraciones: HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, *op. cit.*, tab. 216, 216bis, p.p.; G. DON, 1837: 113; FERNÁNDEZ ALONSO, 1987, lám. 48, 49.

Arbusto de 40-150 cm, de aspecto cónico-piramidal y muy ramoso, follaje verde glauco. Tallo de 9-12 mm de diámetro en la parte superior (c. 30-35 cm del ápice) y de hasta 2-3(-4) cm en la base. Ramas del eje principal verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de 15-30°, generalmente gruesas. Parte inferior del tallo y de las ramas que conservan las hojas muertas escuamiformes (fig. 11C). Ramas secundarias densamente dispuestas, subopuestas o esparcidas, con irregular desarrollo en longitud; ramas terciarias, muy cortas y generalmente dispuestas de forma esparcida. Ramas jóvenes terminales, generalmente con abundante indumento algodonoso, claramente visible en la zona axilar de cada hoja, de 3-5,5 mm de diámetro (incluido el recubrimiento de hojas). Hojas dispuestas generalmente en 8 filas o series ascendentes, decurrentes en 2/5 a 1/3 de su longitud (fig. 10), dispuestas en las ramas muy densamente, imbricadas, adpresas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 3-4,3 × 1,2-1,7 mm, láminas estrechamente triangulares en la parte libre,

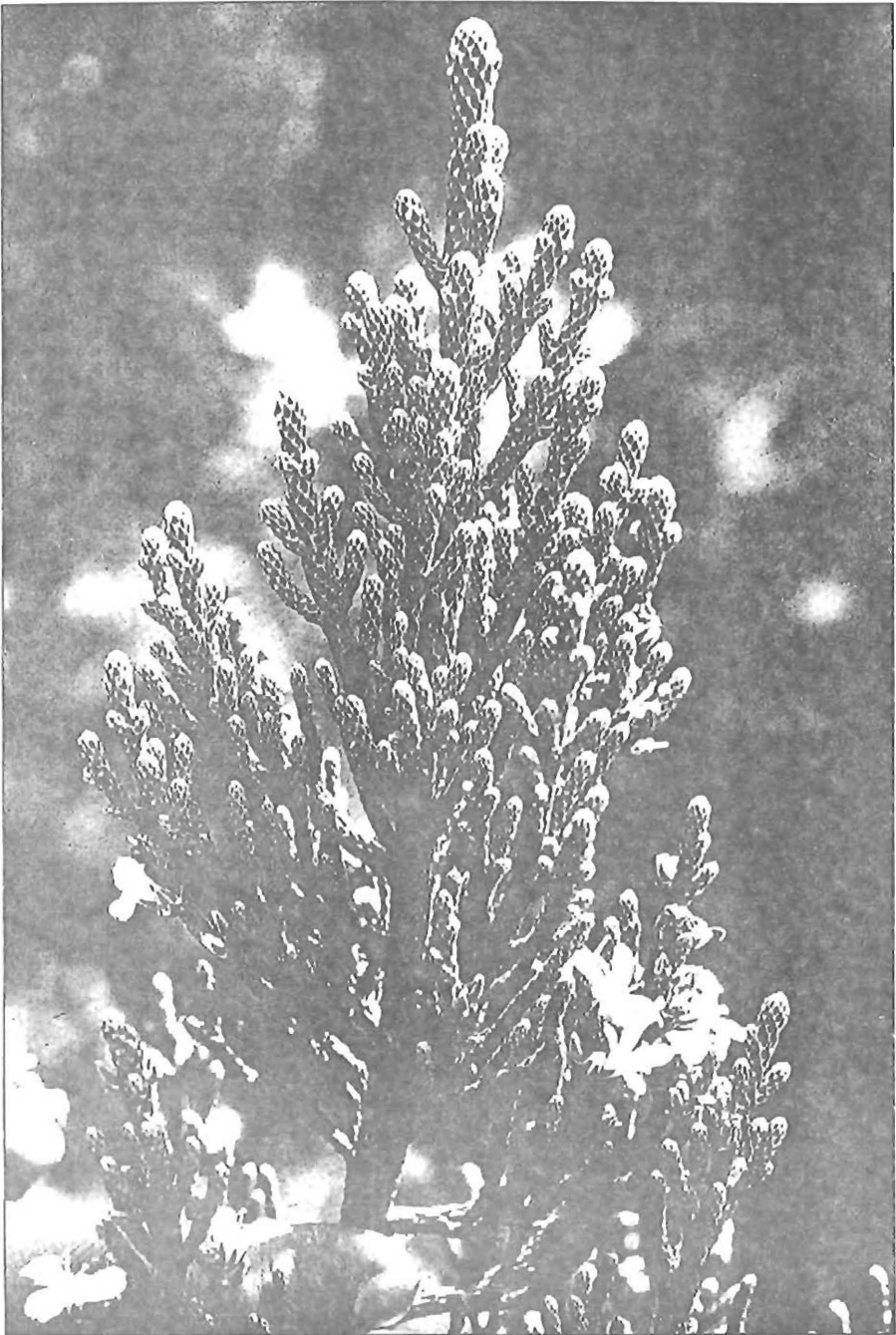


Figura 46.—*Aragoa cupressina* en el páramo de Monserrate (Cundinamarca).

rómbico-lanceoladas (si se considera también la parte decurrente de la hoja), coriáceas, con cierto brillo, de sección cimbiforme-acanalada (cóncavo-convexa, haz-en-vés), obtusa y oscuramente aquilladas en el envés, ápice agudo y aquillado, sin punteaduras en el envés. Hojas desarrolladas del eje principal, similares en forma y sección a las jóvenes, triangular-subuladas, agudas, con la quilla del envés más pronunciada a lo largo de la hoja, haciéndose difusa en la parte basal; tercio inferior de la lámina (parte decurrente) hundido a ambos lados de la quilla, de $5-5,5 \times 1,7-2,3$ mm. Flores dispersas a lo largo de las ramas secundarias, por lo general se disponen solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa ligeramente más ancha que las hojas. Cada bráctea externa recubre a 2 brácteas internas, por lo general ambas fértiles. Brácteas internas triangulares, muy similares en forma y tamaño a las hojas, sobrepasando ligeramente a la bráctea externa, de c. $4,4 \times 2,3$ mm. Pedicelo floral nulo. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de $5-5,2 \times 1,5$ mm, lanceolados, agudos, con sección acanalada, no u obtusamente carenados, sin punteaduras en la cara externa, con indumento algodonoso abundante en todo el margen y por lo general no en la zona central dorsal (externa), indumento presente también en el cáliz fructífero; con dos bandas marginales papiráceas, zona central más ancha foliácea. Disco hipógino plano, desigualmente anular, de 1,1-1,3 mm de diámetro. Corola blanca de 10-12 mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 3-4 mm de longitud y 1,5-2 mm de anchura en la base, ligeramente ensanchado a nivel de la garganta c. 2,5-3 mm ancho, internamente con abundante indumento algodonoso en la parte superior del tubo; lóbulos patentes en la floración, de c. $7 \times 3,5-4$ mm, ova-do-espátulados, obtusos, con indumento glandular-septado en el 1/4 basal y notoriamente algodonoso-ciliado (tricomas septados) en el margen apical. Estambres con filamentos de 3-4 mm de longitud, subulado-filiformes glabros excepto en su base, anteras de 1,2-1,4 mm de longitud cuando jóvenes, tecas estrechas confluyentes en triángulo. Ovario de c. 1 mm de longitud \times 0,8-1 mm. Estilo filiforme de 3-4 mm de longitud en la antesis y 5,2-7 mm al final de la floración, estigma subcapitado. Cápsula de 3,5-4 mm de longitud y c. 2 mm de anchura, verde pálida, marrón en seco, oval-cónica, ligeramente apiculada, deprimida en el ápice, valvas de 3,5-3,9 \times 1,5-1,7 mm, ligeramente acanaladas en la cara interna. Septo placentario en el fruto, anchamente triangular, de $2,4-2,8 \times 1,6-1,8$ mm. Semillas (2-)3-4 por lóculo, estrechamente adosadas al septo placentario, discoide-elípticas, convexas en la cara dorsal y planas o plano-cóncavas en la ventral, de $2,2-2,5 \times 1,5-2$ mm, con ala estrecha (menor que la anchura de la parte central de la semilla), blanca, finamente reticulado-asurcada, con 11-13 surcos longitudinales; semilla desprovista de ala, elipsoide, de $1,6 \times 1,1$ mm, marrón-amarillenta.

Floración: Aunque pueden encontrarse individuos con flor a lo largo de prácticamente todo el año, los períodos de floración se concentran en los meses de enero-marzo(-abril) y julio-septiembre.

Hábitat y ecología: Crece en las vertientes más expuestas y secas, a menudo rocosas, de los páramos cercanos a Bogotá. Por lo común, acompañado por especies de los géneros *Puya* (*Bromeliaceae*), *Calamagrostis* (*Poaceae*), *Arcytophyllum* (*Rubiaceae*) y *Espeletopsis* (*Asteraceae*). En cuanto al comportamiento fitosociológico de esta especie, existen inventarios detallados efectuados en los páramos

cercanos a Bogotá (CUATRECASAS, 1934; CLEEF, 1981: fig. 16; STURM & RANGEL, 1985; SÁNCHEZ & RANGEL, 1990). En el páramo de Monserrate crece en zonas llanas, en compañía de *Espeletia grandiflora*, *Hypericum mexicanum*, *Arcytophyllum nitidum*, *Calamagrostis planifolia* y *Pentacalia abietina*, entre otras.

Distribución: Aunque *A. cupressina* ha sido indicada, erróneamente, de diferentes partes de Venezuela (PITTIER & *al.*, 1947; VARESCHI, 1970; DÍAZ-MIRANDA, 1988; BAUMANN, 1988), es una especie endémica de los páramos cercanos a Bogotá, Cundinamarca, Colombia (fig. 49). Con frecuencia se consideró extendida en Colombia a lo largo de los departamentos de Boyacá y Santander (CLEEF, 1979; BAUMANN, 1988; FERNÁNDEZ ALONSO, 1991), al incluirse como *A. cupressina* o como *A. cupressina* s. l., el material correspondiente a la especie próxima *A. cleefii*.

Notas nomenclaturales: Como se indica en los comentarios sobre la publicación original del género, *A. cupressina* fue la primera especie publicada válidamente (HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, 1819), ya que la lámina aparecida en 1818 con el nombre *A. juniperina* no pudo ser usada para validar el nombre, al no haberse descrito aún el género (según art. 41.3 del ICBN).

Por otra parte, el nombre *A. juniperina* apareció en una lámina que contenía mezcla de dos especies distintas (rama de *A. cupressina* y disecciones de flor y fruto de *A. abietina*) (fig. 2), y los autores del género no se refirieron a ella con posterioridad a su publicación (HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, *loc. cit.*, 1919; KUNTH, *loc. cit.*, 1823).

La publicación de una nueva lámina de *A. cupressina* un año después de su descripción (HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, 1820), enmendando la mezcla aparecida en la lámina de *A. juniperina* (ver género), podría interpretarse como un reconocimiento, por parte de los autores, de la anomalía (mezcla) de la primera lámina citada (*A. juniperina*). Si bien nunca se mencionó la mezcla existente en la lámina "superflua" de *A. juniperina*, con posterioridad otros autores incluyeron regularmente este nombre en la sinonimia de *A. cupressina* (STEUDEL, 1840).

Material tipo

Herbario PARIS (P). dos pliegos M. A. Bonpland s/n, catalogados como *isotypus*, contienen las siguientes anotaciones:

Pliego 1. *Lectotypus*, seleccionado en FERNÁNDEZ ALONSO (1993b).

Contiene dos ramas y un sobre con fragmentos en la parte superior derecha:

"Herb. Mus. Paris * Phanerogamie * Pret N° 33/69."

Etiqueta recortada en el ángulo inferior izquierdo: "A. gia (ileg.) rotmania (?) (tinta) / Aragoa cupressina K (lapiz)."

ISOTYPE / "Her. MUS. PARIS / Aragoa cupressina HBK/ N. Gen. III, 156 t. 218. / Sa Fé de Bogotá, / Herbar de l'Amérique équatoriale, donné par M. A. Bonpland."

Pliego 2. *Isotypus*.

Contiene una rama. No lleva sobre en la parte superior derecha. Lleva los mismos labels que la anterior, a excepción de la etiqueta recortada inferior.

Herbario de F. W. H. A. von Humboldt, en París (P-Bonpl). Existe un duplicado de esta planta (Herb. microficha caja 2, ficha n.º 71), con las siguientes indicaciones:

“(Labelo) Herb. Mus. Paris. / Herbarium Humboldt & Bonpland / Amerique aequatoriale.”

“Aragoa cupressina / Santa fé (manusc. tinta).”

Herbario US. Fotótipo de Humboldt & Bonpland 39396. Fotografiado en Herbario de Berlín, actualmente destruido. Correspondería a un duplicado más de la serie típica, aunque aparezca con diferente referencia numérica.

Observaciones: Uno de los pliegos [Arsene Fr. & al. 358 (P)] contiene una indicación geográfica falsa: “Guadalupe –Pl. du Mexique (sic), 2800 m”. La planta procede sin lugar a dudas del “cerro de Guadalupe”, cercano a Bogotá, donde es común la especie, y no de México, como se indica en el pliego.

En la colección iconográfica de la Expedición Botánica de Nueva Granada se conservan dos magníficas láminas de esta especie (fig. 35), elaboradas con anterioridad a la descripción de la especie (1786-1817) y que solo recientemente fueron publicadas (FERNÁNDEZ ALONSO, 1987). Asimismo se conservan abundantes exicatas de esas mismas fechas, procedentes de la localidad típica, colectados por los miembros de la Expedición Botánica (Herbario Mutis en MA-MUT y US).

Material estudiado

COLOMBIA. Sin. loc.: New Granada, 1842, *Linden* 769 (K). Plantae Expeditionis Botanicae Mutisii Vice-Regni Novae-Granatae (1783-1808), *J. C. Mutis* 2466 (MA-MUT 2 pliegos, US-1561413); íbidem, *J. C. Mutis* 4900(1A), 4900(2), 4900(3), 4900(4A), 4900(5) (MA-MUT); íbidem, *J. C. Mutis* 4900 (US-1561411); íbidem, *J. C. Mutis* 5645 (MA-MUT). New Granada, sin fecha, *Purdie* s.n. (K-H341/93 9). Nueva Granada. “Herbarium E. Drake/Loricaria”, *Triana* 229 (P). CUNDINAMARCA: Sin loc., *Hno. Antonio Camilo* s/n, (MEDEL-21544) (MEDEL). Bogotá, *Ariste-Joseph (Bro.)* s/n, US-1040134. Región de Bogotá, año de 1919, *Ariste-Joseph (Bro.)* s/n, US-1059800. Sin loc., *Ariste-Joseph (Bro.)* s/n, US-1067942 (p.p.). Páramos de Guasca, próximos a Gachetá, *Ariste-Joseph (Bro.)* s/n, US-1121625. Cerca de Bogotá, Guadalupe, *Ariste-Joseph (Bro.)* A-108, US-888314. Páramo de Usme, año de 1922, *Ariste-Joseph (Bro.)* B-25 (PH); ídem, *Ariste-Joseph (Bro.)* 325, US-1122458. “Guadalupe (cerro de..., próximo a Bogotá), Pl. du Mexique (sic), 2800 m, 16-VI-1930”, *Fr. Arsene & al.* 358 (P). Vertiente oriental del páramo de Monserrate, 7-II-1957, *H. G. Barclay* 3472 (COL). Santa Fé de Bogotá, 1828 (Ex Herb. Ad. Bronglart. 1861), *Céspedes (Dr.)* s.n. (P). Páramo de Cruz Verde, carretera Bogotá-Choachí, 15 km al este de Bogotá, rastrojo en subpáramo seco, 3350 m, 15-III-1972, fl., *A. M. Cleef & H. t'Hart* 2361 (COL). Páramo de Cruz Verde, 3300 m, 15-III-1972, *A. M. Cleef* 2367 (COL); íbidem, Alto de La Viga, flanco norte, vertiente seca, límite superior del subpáramo, 3460 m, 12-IV-1972, fl., *A. M. Cleef* 2803 (COL, US). Bogotá, La Peña, matorrales, 2900 m, 13-IV-1932, *J. Cuatrecasas* 3379 (MA, 2 pliegos). Macizo de Bogotá, El Delirio, Guadalupe, vertiente oriental, 3220 m, 28-V-1939, fl., *J. Cuatrecasas* 5154 (COL, US); íbidem, Cerro de Guadalupe, matorrales, 3250 m, 14-I-1940, fl., *J. Cuatrecasas* 7959 (COL, US). Páramo entre Bogotá y Choachí, en vegetación de *Espeletia* y gramíneas, 3320 m, 1-I-1974, fl., *G. Davidse & al.*, 5541 (COL). Monserrate, 1-1916, *Dawe* 13 (K, US). Macizo de Bogotá, cerros arriba de Teusaquillo, 2800-2900 m, 29-VII-1941, fl., *A. Dugand* 2982 (COL). Cerro de

Monserrate, 3000 m, 10-III-1946, fl., *J. M. Duque Jaramillo* 2886 (COL). "Monserrate, along high ridge of scarpment above Valle de Bogotá", 10300 pies, 25-II-1945, *J. A. Ewan* 16911 (US); ibídem, 10500 pies, 8-X-1944, *N. C. Fasset* 25860 (US). Páramo de Monserrate, región de El Granizo, en zona expuesta rocosa, 3250 m, 8-II-1986, fl., *J. L. Fernández Alonso & al.* 5115 (COL, MA); ibídem, El Granizo, 3250 m, 8-II-1986, fl., *J. L. Fernández Alonso & al.* 5127A (COL, MA); ídem, *J. L. Fernández Alonso & al.* 5131 (COL, MA). Macizo de Bogotá, páramo de Cruz Verde, municipio de Choachí, 3250 m, 19-II-1986, fl., *J. L. Fernández Alonso, O. Rangel & J. Aguirre* 5471 (COL, MA). Páramo de Monserrate, El Granizo, 3300 m, 5-I-1990, fl., *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8226 (COL, MA); ibídem, vertiente seca, rocosa, 3300 m, planta joven estéril, 5-I-1990, *Fernández Alonso & F. González* 8233 (COL, MA); ibídem, planta joven con cepa basal, *Fernández Alonso & F. González* 8234 (COL, MA). Vitelma, hills above Bogotá, water works, San Cristóbal, just S of Bogotá, 2770 m, 29-XI-1942, fl., *F. R. Fosberg & R. E. Schultes* 19215 (COL, US). Quebrada de San Francisco, cerca de Bogotá, en pendientes rocosas, páramo, 3400-3500 m, 30-VII-1944, *F. R. Fosberg* 22057 (US). Páramo de Monserrate, zona "El Granizo", Hacienda Santa Bárbara, 3000-3200 m, 15-II-1986, fl., *M. R. Garzón & N. Salamanca* 35 (COL). Bogotá, Guadalupe, I-1844, *M. J. Goudot* 1 (P). Páramo de Cruz Verde, vía Bogotá-Choachí, km 30, 2900 m, 6-VIII-1974, fl., *R. A. Grabandt & J. M. Idrobo* 158 (COL). "Flora Nogranadina-Bogotana, In montibus juxta Bogotam", 18-I-1852, *I. F. Holton* 588 (PH). "Prov.ce de Bogotá, sur la montagne de Guadalupe pres de Bogotá, Hteur. 1600 toises, fl.", XII-1842, *J. Linden* 769 (P). Cerro de Monserrate, 11.000 pies, 12-I-1969, fl., *T. Plowman* 2213 (COL). Guadalupe, cerca de Bogotá, en pendientes con arbustos, 2800-3300 m, año 1917, *F. W. Pennell* 1915 (PH 2 pl., US). Bogotá, D. E., Cerro de Monserrate, 26-IV-1951, fl., *R. Romero Castañeda* 2485 (COL. 3 pliegos). Sin localidad precisa, s/f, fl., *H. Schieffer* 393 (COL). Páramos de Monserrate, 21-VII-1960, fl., *R. E. Schultes* 22502A (COL, 2 pliegos). Montaña de Guadalupe, Bogotá, c. 9500-10.000 ft., IX-1917, *J. A. Tracey* 166 (K). Andes de Bogotá, 3000 m, VIII-1953, *J. J. Triana* 3986.1B (COL). Páramos de Bogotá, 3000 m, 1851-1857, *J. J. Triana* s/n, US-42166 (US). Nueva Granada, 1851-1857, *J. J. Triana* s/n, US-1480468 (US). Páramos de Bogotá, 3000 m, 1851-1857, *J. J. Triana* s/n, US-1481419, US-1481420 (US). Región de Monserrate, El Granizo, 3000 m, 7-II-1980, fl., *O. Vargas* 90 (COL).

Usos: Ocasionalmente se ha observado en mercados artesanales de Bogotá, donde se comercializan ramas secas "plateadas" con purpurina, como adorno para florero. Raramente cultivada en algunos jardines de Bogotá.

6. *Aragoa cleefii* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 80-81 (1993b), fig. 1 (figs. 47, 48)

- *A. cupressina* sensu Fernández Alonso, Flora Real Exped. Bot. Nuevo Reino Granada 39: 68 (1987) pro parte, non H.B.K.
- *A. cupressina* s.l. sensu Fernández Alonso, *Caldasia* 16: 305 (1991) pro parte, non H.B.K.

Etimología: Especie dedicada a Antoine M. Cleef, activo ecólogo vegetal, que publicó numerosas contribuciones sobre la vegetación de los Andes de Colombia.

Typus: COLOMBIA. BOYACÁ: "Western slopes Páramo La Rusia, Kms 7-20 along road from Duitama to San Gil. Elev. 2900-3375 m. Heavily disturbed páramo & subpáramo", 8-V-1979, fl., *J. L. Luteyn, M. Lebrón-Luteyn & M. A. Pabón* E. 7601 (*holotypus*, COL-208777, fragmento "A", a la izquierda del pliego; *isotypi*, NY, VEN).

Arbusto de (30-)40-130(-200) cm, por lo general laxamente ramoso. Tallo de 4-7 mm de diámetro en la parte superior (c. 20-30 cm del ápice) y de hasta 2 cm en la base. Ramas del eje principal originalmente de tipo verticilado, generalmente con desarrollo irregular en longitud, partiendo del eje con un ángulo de 10-30(45)°; corteza de la zona inferior del eje y de las ramas, con cicatrices foliares de tipo lanceolado-elípticas. Ramas secundarias subopuestas o a menudo esparcidas, cortas. Ramas jóvenes de último orden, con abundante indumento algodonoso denso que cubre parte de las ramas, de c. 2,5(-3) mm de diámetro (con hojas) y 1-1,5 mm sin la columna foliar. Hojas dispuestas helicoidalmente en 6-8 filas o series ascendentes, decurrentes en 1/4 a 1/3 de su longitud, disposición en las ramas, imbricada, adpresa o ascendente en las ramillas jóvenes. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de 2,3-3,5(-4) × 0,6-1,1 mm, láminas lanceoladas, ligeramente arqueado-falcadas en el ápice, brillantes, de sección acanalada, obtusamente aquilladas en el envés y cóncavas en el haz, ápice obtuso; con escasas punteaduras (0-)1-6 en el envés, con abundantes glándulas sésiles amarillentas y muy pequeñas (haz). Hojas desarrolladas del eje principal, similares en forma y sección a las jóvenes, de 4-6 × 1,1-1,6 mm, aplanado-hundidas en la porción decurrente, envés con costilla central marcada, ancha y obtusa, caducas en las partes más inferiores de los ejes. Flores numerosas a lo largo de las ramas jóvenes, por lo general solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa, brácteas internas triangulares, más cortas que la externa, de 2-4 mm de longitud. A menudo las flores aparecen en forma verticilada, por la presencia de varias brácteas externas más o menos al mismo nivel. Pedicelo floral nulo o de hasta 1 mm (hasta 1,3 mm en fruto) y 0,6 mm de grosor. Cáliz. Sépalos de 5-6 × 1,5-2 mm (en el fruto), lanceolados, agudos, con sección acanalada, carenados en toda su longitud, con fovéolas-punteaduras en el envés, con indumento algodonoso abundante en todo el margen y frecuentemente en la zona central de la cara externa, con dos estrechas bandas marginales membranoso-papiráceas, zona central ancha foliácea. Disco hipógino plano, anular, de 1,3-1,7 mm de diámetro. Corola blanca de 11-12 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo de 3-4 mm de longitud y 1,2-1,4 mm de anchura, muy ligeramente ensanchado en la garganta, internamente con abundante indumento algodonoso en la parte superior del tubo, obturando su apertura; lóbulos patentes en la floración, de 6-8 × 2,5-3 mm, muy estrechamente ovados, espatulados, subobtusos, con indumento glandular-septado en el 1/4 basal, y dispersamente algodonoso-ciliado en el margen. Estambres con filamentos de 3,5-4,5 mm de longitud, glabros excepto en su base, anteras de 1-1,2 mm de longitud, subtriangulares antes de la apertura. Ovario de c. 1 mm. Estilo de c. 5 mm en la anthesis y de 6-6,5 mm al final de la floración, estigma capitado-depreso. Cápsula de (4,8-)5-5,5 mm de longitud y 2-2,5 mm de ancho, oval-cónica, ligeramente apiculada, valvas de 4,5-5 mm de longitud y 1,6-2 mm de anchura, interiormente acanaladas. Septo placentario en el fruto obovado-rómbico, de 3-3,4 × 2 mm. Semillas 3-6 (-7) por lóculo, estrechamente adosadas al septo placentario, irregularmente discoide-ovadas (fig. 19B), de 2-2,4 × 1,3-1,6 mm, con ala estrecha (menor que la anchura de la parte central de la semilla), blanco nívea, finamente reticulado-asurcada, con 9-10 surcos longitudinales; semilla desprovista de ala, elipsoide, de 1,5 × 1 mm, marrón-amarillenta.

Floración: Según los testimonios de herbario, esta especie puede encontrarse

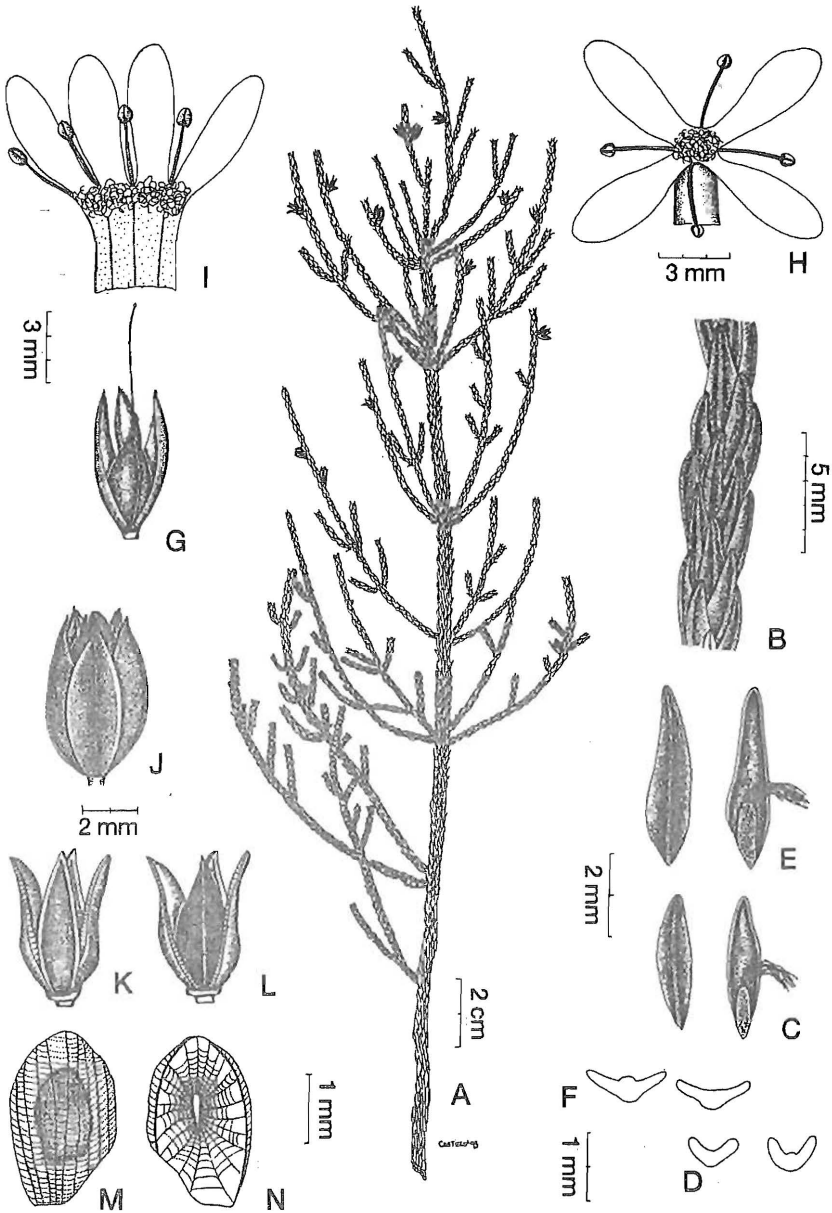


Figura 47.-Lámina de *Aragoa cleefii*: A, hábito; B, detalle de una rama joven; C, hojas de las ramas de último orden (envés, izquierda; haz, derecha); D, sección de la hoja en su zona media; E, hojas de la zona media del eje principal (por envés y haz, respectivamente); F, sección de estas hojas en su zona media; G, detalle del fruto joven dentro del cáliz; H, tubo de la corola con el androceo; I, corola extendida, mostrando el indumento interno; J, cáliz fructífero; K, L, valvas del fruto maduro, dejando ver el septo placentario (centro); M, N, semilla, vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha).

en flor a lo largo de todo el año. Aunque presenta "máximos" en la floración y fructificación en algunos meses, se mantiene una floración escalonada y menos intensa durante todo el año.

Hábitat y ecología: Crece en las franjas de páramo y subpáramo abierto, en vertientes secas, comúnmente asociado con especies de *Calamagrostis* (*Poaceae*), *Espeletia* (*Asteraceae*) y *Rhynchospora* (*Cyperaceae*), entre otras. Por lo general se desarrolla en pH ácido. En el páramo de Guantiva (CLEEF, 1981) –sub *A. cupressina*– ha sido indicada como componente del subpáramo inferior "lower bamboo páramo" en ambientes relativamente secos y bien drenados. Se encuentra en comunidades gramínoideas de *Chusquea* (*Poaceae*) y *Rhynchospora paramorum* (*Cyperaceae*) con *Castratella piloselloides* (*Melastomataceae*), *Rhacocarpus purpurascens* (*Bryophyta*), *Sisyrinchium pusillum* (*Iridaceae*) y *Castilleja integrifolia* (*Scrophulariaceae*).

En el páramo de la Rusia ha sido observada por encima de los 3500 m, en comunidades abiertas –pajonal– con *Orithrophium peruvianum* y *Arcitophyllum* sp. Por el contrario, en el páramo de Santa Bárbara (Cundinamarca) crece a menor altura, entre los 3200-3300 m, en subpáramo arbustivo con abundante cobertura y variedad de elementos leñosos.

Distribución: Especie ampliamente distribuida en la Cordillera Oriental de Colombia, desde los páramos del norte y nordeste del departamento de Cundinamarca (páramos de Chasques, Santa Bárbara y Neusa-San Cayetano), a través de los departamentos de Boyacá y Santander, siguiendo el ramal Tunja-Arcabuco-Tota-La Rusia-Guantiva. En el páramo de Guantiva se encuentra su límite norte conocido (fig. 49).

Notas nomenclaturales: El pliego COL-208777 contiene tres fragmentos (ramas), uniformes en lo morfológico, aunque posiblemente no pertenecientes a un mismo individuo. Se designó como holótipo (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b) el fragmento "A" ubicado a la izquierda del pliego; los fragmentos "B" y "C", en el centro y, derecha, respectivamente, son por tanto isótipos. El fragmento "C" representa un individuo de escaso porte (25 cm), que conserva en su parte inferior hojas de planta joven (más aplanadas y escasamente adpresas).

Variabilidad: En páramos secos ubicados por encima de los 3600 m, en la vía Cogua y San Cayetano (Cundinamarca), se encuentran poblaciones de esta especie, con ramificación más laxa y ramas muy delgadas (Cleef, A. M. 6524). En el límite norte de distribución de la especie (páramo de Guantiva, Santander) existen, según los testimonios de herbario, individuos más robustos (ramas más gruesas) que en otros páramos, pero con el patrón de ramificación típico de la especie.

Observaciones: Esta especie, morfológicamente, presenta una relación clara con *A. cupressina* H.B.K., con la que mantiene un patrón de distribución disyunto. Se trata de un par de especies probablemente derivadas de un antepasado común de esta zona de la Cordillera Oriental, por división del área original y posterior aislamiento. Este proceso pudo tener lugar en alguno de los flujos y reflujos de las franjas paramunas, asociados a los numerosos ciclos glaciares sufridos por esta zona de los Andes (HOOGHIEMSTRA, 1984).



Figura 48.—*Aragoa cleefii* en los páramos de Iguaque (Boyacá). (Fotografía: F. González.)

En zonas de contacto entre *A. cleefii* y *A. cundinamarcensis* (secc. *Aragoa*, grupo *lycopodioides*) se observa gran incidencia de eventos de hibridación (*A. × funzana*), presentándose variados tipos morfológicos que tienden hacia uno u otro padre (ver capítulo "Hibridación").

Material estudiado

COLOMBIA. BOYACÁ: Entre los municipios de Toca y Pesca, páramo de La Cortadera, 3400-3600 m, 15-X-1981, *M. Bejarano* 2 (COL). Municipio de Pesca, vereda Butagá, páramo de La Cortadera, 3750 m, 1981, fl., *M. Bejarano* 72(COL). Municipio de Toca, vereda La Colorada, páramo del Santo Ecce-Homo, 3400 m, 4-IX-1982, fl., *M. Bejarano* 287 (COL). Páramos al noroeste de Belén, hoya de la laguna El Alcohol, vertiente seca cerca del extremo norte de la laguna, 3825 m, 26-II-1972, fl., *A. M. Cleef* 1829 (COL); ibídem, cabeceras de la Quebrada Minas, c. 500 m al norte de la laguna El Alcohol, páramo abierto sobre suelo pedregoso seco, 3800 m, 27-II-1972, fl., *A. M. Cleef* 1915 (COL, U); ibídem, filo divisorio entre la laguna El Alcohol y la Laguna Negra, páramo rocoso, 4000 m, 27-II-1972, fl., *A. M. Cleef* 1938(COL). Páramo de La Rusia, al norte-noroeste de Duitama, 1200 m al sur-sudeste de la Laguna Negra, páramo abierto, vertiente seca, 3760 m, 15-XII-1972, fl., *A. M. Cleef* 7282 (COL). Páramos al noroeste de Belén, vereda San José de la Montaña, Alto de las Cruces y alrededores, cabeceras de la quebrada El Toral, en afloramiento rocoso, 3730 m, 3-V-1973, fl., *A. M. Cleef* 9700 (COL, US). Cordillera Oriental, línea divisoria de los departamentos de Boyacá y Santander, alto del páramo de La Rusia, 3600 m, 4-VIII-1940, fl., *J. Cuatrecasas* 10421(COL, US); norte-noroeste de Duitama, páramo de La Rusia, loma paramuna arriba de Peñas Negras, páramo raso, 3600 m, 11-IX-1969, fl., *J. Cuatrecasas & L. Rodríguez* 27783 (COL, MA, US). Municipio de Duitama, páramo de La Rusia, vereda El Carmen, 3450-3500 m, 30-XI-1978, *P. Díaz*, S. 1357 (COL). Páramo de Guantiva, 3100 m, fl., *T. Espinal*, S. 1748 (COL, MEDEL). Páramo de La Rusia, pendientes en páramo seco, 3550-3600 m, 7-V-1986, fl., *J. L. Fernández Alonso & al.* 6110 (COL, MA); ibídem, altos rocosos del páramo, 3600 m, *J. L. Fernández Alonso & al.* 6124 (COL, MA); ibídem, desde vereda El Carmen a páramo de la Rusia, 3100-3400 m, subpáramo arbustivo, 19-XI-1994, *J. L. Fernández Alonso & al.* 11927; ibídem, pajonales, 3.550 m, *J. L. Fernández Alonso & al.* 11.968; Vertiente sudeste de la Cordillera de Consuelo, nacimiento del río Guina, 20 km al nordeste de Belén, 3475 m, 4-IV-1975, *F. R. Fosberg* 21708 (US). Municipio de Arcabuco, páramos alrededor de la laguna San Pedro de Iguaque, 3300 m, 21-XI-1992, *F. González* 2647 (COL). Municipio de Arcabuco, páramo de Cerro Pelao, en montículos arriba de la Laguna Negra, 3720 m, 3-I-1970, fl., *G. Huertas & L. A. Camargo* 6828 (COL). Quebrada Surbal, along the road Duitama and Charalá, on dry hillside, 3270 m, 21-VIII-1953, fl., *J. H. Langenheim* 3542 (COL, US). Santuario de Iguaque, pendiente oeste de la laguna de Iguaque, VII-1979, fl., *M. Melampy* 153 (COL, FMB); ibídem, al lado de la laguna de Iguaque, 20-VII-1979, fl., *M. Melampy* 252 (COL, FMB). Límite departamental Boyacá-Santander, páramo de La Rusia, alrededores del Rosal, 1-VI-1958, *R. Romero Castañeda & R. Jaramillo* M. 6828 (COL). Municipio de Tota, 3200 m, XII-1951, fl., *S. Yepes-Agredo* 3305 (COL). Entre Toca y Pesca, páramo de Tibamoa, 3600 m, fl., *F. O. Zuloaga & X. Londoño* 4160 (COL, 3 pliegos). CUNDINAMARCA: Páramo entre Cogua y San Cayetano, cercanías de la Laguna Seca, 1,5 km al sur-sudoeste de la laguna, hondonada seca pedregosa, 3730 m, 17-XI-1972, fl., *A. M. Cleef* 6524 (COL, US, U). Municipio de Villapinzón, vía Villapinzón a las fuentes del río Bogotá, cerca del páramo de Santa Bárbara, subpáramo seco, 3150-3250 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10530 (COL, MA); ibídem, vía Villapinzón a las Fuentes del río Bogotá, vertiente seca de una quebrada cerca de las lagunas, 3250 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10532 (COL, MA); ibídem, cerca del páramo de Santa Bárbara, páramo seco, 3300-3330 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10540 (COL, MA);

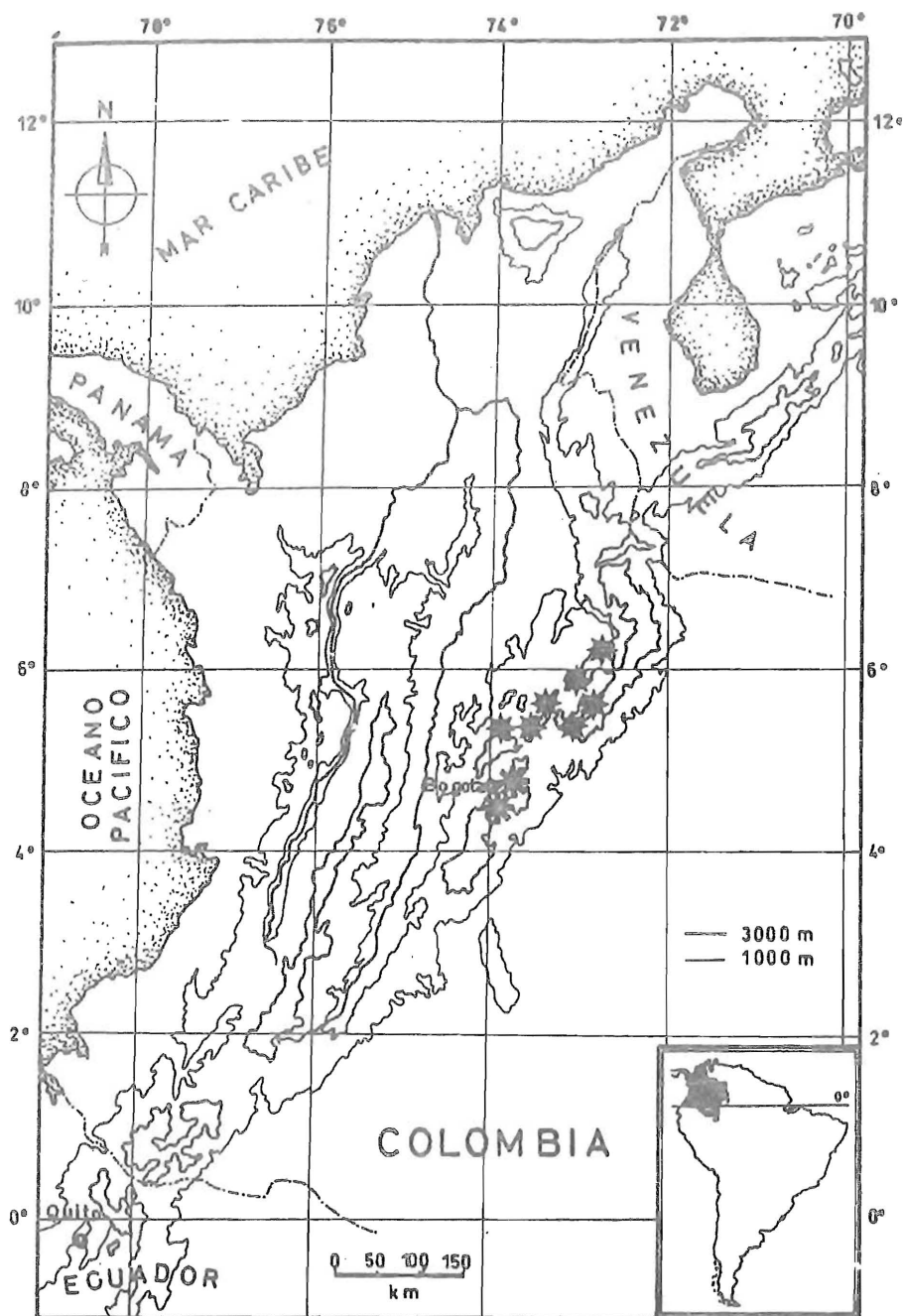


Figura 49.—Distribución de *Aragoa cupressina* (*) y *A. cleefii* (*).

ibídem, vereda Chasques, fuentes del río Bogotá, 23-V-1951, *R. Romero Castañeda* 2535 (COL, MEDEL). SANTANDER: Municipio de Onzaga, vereda Chaguacá, flanco occidental del páramo de Guantiva, crece entre los 3450-4010 m, 6-VIII-1958, fl., *M. Jaramillo, J. Hernández & T. van der Hammen* 904 (COL, US); ibídem, páramo de Guantiva, alto de los Bobos, en zona rocosa, 4010 m, 7-VIII-1958, fl., *M. Jaramillo, J. Hernández & T. van der Hammen* 949 (COL, MA, US). Páramo de La Rusia, junto al límite departamental con Boyacá, 3400 m, 6-VI-1976, *L. Uribe Uribe* 6947 (COL).

7. **Aragoa romeroi** Fernández Alonso, *Caldasia* 16(78): 301, fig. 1 (1991) (fig. 50)

– *A. lucidula* sensu Baumann, pro parte, *Physiche Geogr.* 28: 202 (1988); non Blake

– *A. perijensis* Pennell (in schedis) ex Fernández Alonso, loc. cit. (1991). nom. nud.

Etimología: Especie dedicada al botánico colombiano Rafael Romero Castañeda (1910-1963), quien inició el estudio del género *Aragoa* en Colombia y colectó el tipo de esta especie

Typus: COLOMBIA. CÉSAR: Serranía de Perijá, entre los municipios de Codazzi y Manchique, cerca de la frontera con Venezuela, 2400 m, 11-III-1959, *R. Romero Castañeda* 7543 (*holotypus*, COL-80972; *isotypus*, COL).

Ilustraciones: FERNÁNDEZ ALONSO, 1991: 302, fig. 1.

Arbusto de hasta 150-200 cm, muy ramoso en la parte superior. Tallo de 8-9 mm en la zona media (c. 35 cm del ápice). Ramas generalmente opuestas o verticiladas en el eje principal, partiendo de éste con un ángulo de 30-50° (fig. 50A), zona distal de las ramas primarias frecuentemente con ramificación secundaria o terciaria de tipo alterno. Cicatrices foliares (rastros) ovado-elípticas, dispuestas helicoidalmente en 6 filas ascendentes (fig. 50B); ramas terminales (incluidas las hojas) de 3-3,5(-4) mm de diámetro, con indumento algodonoso visible entre las hojas estrechamente imbricadas. Hojas jóvenes (las de las ramas de último orden) ligeramente decurrentes, adpresas con respecto a el eje, de 3,2-3,8 × 0,7-0,8 mm, linear-lanceoladas, éngrosadas, de sección triquetro-cimbiforme, envés con nervio medio resaltado en quilla, con abundantes punteaduras conspicuas, dispuestas en 2 filas difusas a ambos lados de la quilla; depresión de la punteadura ocupada en las hojas jóvenes por un gránulo subsférico, marrón brillante; haz convexo, ligeramente abultado en la zona media, con punteaduras dispersas en el tercio distal; zona de unión al tallo con abundante pelosidad seríceo-algodonosa, que alcanza la zona media foliar. Hojas de la zona media del eje principal (completamente desarrolladas), claramente decurrentes, de 3,8-4,2 × 0,9-1 mm en la zona media y 1,1-1,2 mm de anchura en la zona de unión al tallo; similares en forma a las jóvenes excepto en el ensanchamiento del tercio basal, sección biconvexa en 1/4 superior y cóncavo-convexas en los 3/4 inferiores; envés fuertemente aquillado hasta la base; haz con costa parcial en el 1/4 superior y surco en los 3/4 basales (fig. 50C-D). Flores dispersas a lo largo de las ramas jóvenes, por lo general solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa. Cada bráctea (externa) recubre a 2 brácteas internas, siendo fértil una o las dos. Pedicelo floral nulo o menor de 1 mm. Cáliz. Sépalos de 4,5-4,7 × 2,8-3,1 mm, ovado-lanceolados en su posición natural (naviculares, con bordes incurvos), ovoi-

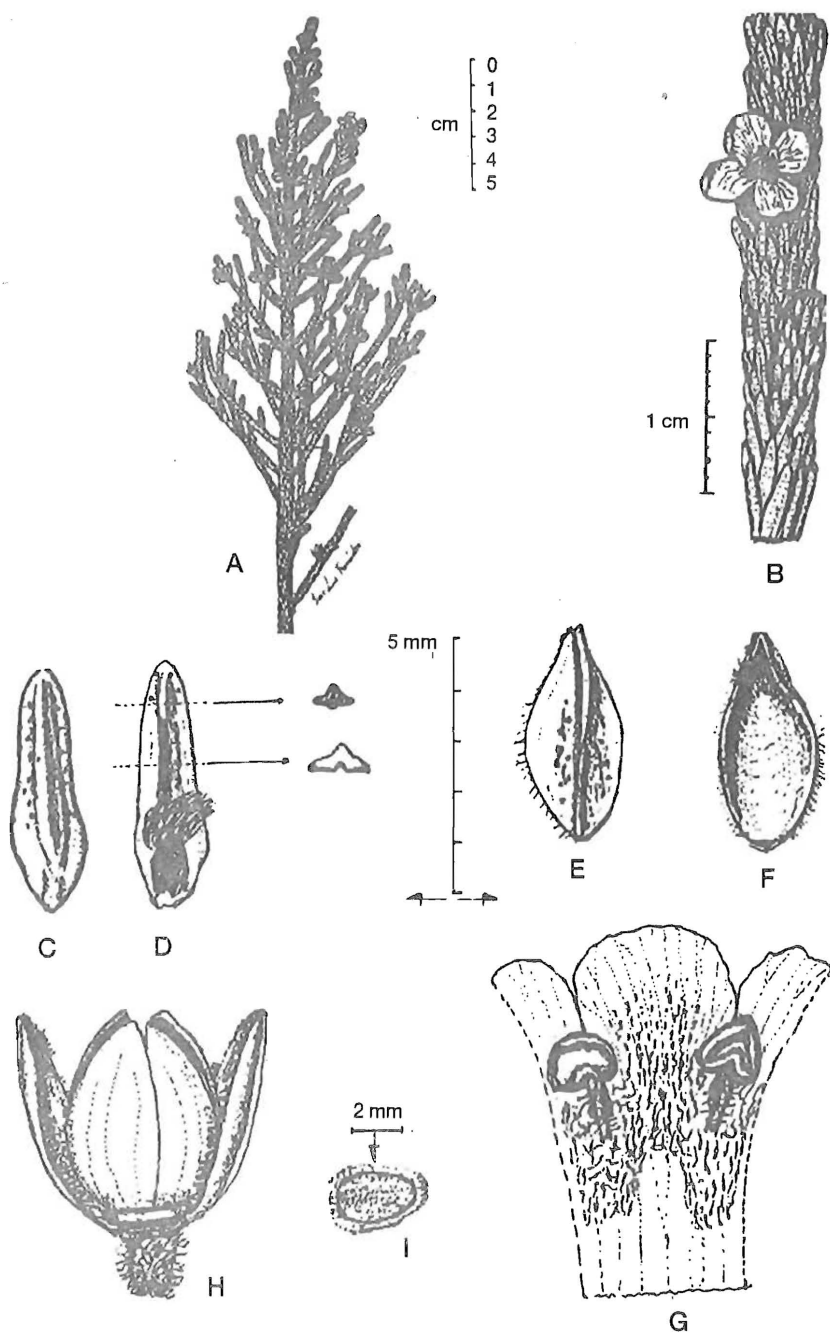


Figura 50.—Reproducción de la lámina de *Aragoea romeroi* publicada en Fernández Alonso, 1991.

des en posición extendida, ligeramente apiculados, en su cara externa con costilla dorsal más o menos resaltada, zona central ancha, oscura, foliácea, con algunas puntaduras excavadas, superficie ligeramente rugosa (en seco); bandas marginales pálidas, membranoso-papiráceas y ciliadas hasta cerca de la base, ápice con mechón de pelos algodonosos (fig. 50E-F). Corola blanca, de 6,5-8 mm de longitud (tubo + lóbulos) y de 5-7 mm de anchura, rotáceo-acampanada, con 4 lóbulos patentes, obovados, de 3-4,2 × 2-3,5 mm; tubo de 3,5-4 mm, la mitad superior del tubo y parte basal de los lóbulos con indumento algodonoso poco denso; zona media de éstos con indumento corto, glandular, disperso; margen de los lóbulos ligeramente ondulado. Disco hipógino plano, circular, de c. 1,2 mm de anchura × 0,2 mm de alto (fig. 50G). Estambres: Filamentos blancos, de 0,8-1(-2) mm de longitud, escasamente pelosos en la mitad inferior; anteras amarillas, de c. 1 mm, cordado-reniformes, obtusas. Estilo blanco, de 2 mm de longitud (en el inicio de la antesis), muy delgado, glabro; estigma escasamente globoso-capitado, superficie papiloso-granulosa. Cápsula de 3,5-3,8 × 2,4-2,6 mm, anchamente ovoide-oblonga, bilocular; valvas coriáceas, estrechamente triangulares o lanceoladas, arqueado-incurvas y agudas hacia el ápice (fig. 50H). Semillas de 2 a 6 por cápsula (1-3 por lóculo), de c. 2 mm de longitud y 1,2 mm de anchura, ancha e irregularmente ovoides, lenticular-aplanadas, con testa membranácea-reticulada, continuada en corta ala en los bordes, de aspecto esponjoso; en la cara dorsal se observan de 11 a 12 surcos longitudinales, en la ventral la ornamentación es más difusa, con zona central no reticulada rodeando la cicatriz de inserción. Semilla desprovista de ala de 1,5 mm de longitud (fig. 50I).

Floración: Se encuentra en floración en los meses de febrero-abril, según los testimonios de herbario existentes.

Hábitat y ecología: Crece en compañía de pequeños arbustos, en su mayoría ericáceas, *Befaria aestuans* Mutis ex L., *Gaultheria scabra* Willd., *Pernettya prostrata* (Cav.) DC., y asteráceas, *Senecio martini-grantii* Cuatr., *Baccharis brachylaenoides* var. *oblanceolata* (Hieron.) Cuatr., *Gnaphalium* sp. con *Berberis* sp. (*Berberidaceae*) y *Satureja discolor* (Ktze.) Briq. (*Labiatae*), entre otras.

Distribución: Ambientes de subpáramo, entre los 2400-3000 m, en la zona central de la Serranía de Perijá, Colombia (departamento del César) y zonas limítrofes de Venezuela –Estado de Zulia– (fig. 52). Solo se han estudiado pliegos de la vertiente colombiana. Aunque el género no había sido señalado en la Serranía de Perijá venezolana (GINÉS & al., 1953), recientemente se ha citado uno de los pliegos incluidos en el material revisado de esta especie, como *A. lucidula* (BAUMANN, 1988). Dentro del género, es una de las especies que crece a menor altitud (2400 m).

En las zonas altas de la Serranía de Perijá se encuentran varias especies endémicas pertenecientes a *Asteraceae* y *Melastomataceae* (ver distribución y fitogeografía del género), y también son frecuentes la especies comunes a la Sierra Nevada de Santa Marta y Perijá (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991).

Notas nomenclaturales: El pliego designado como *holotypus* –COL-80972– contiene cuatro fragmentos que representan con toda probabilidad ramas de un mismo individuo, que como reza la etiqueta era de cierto porte: “arbusto de 2 m...”. Al no haber variación morfológica significativa entre las ramas, se considera al conjunto de ramas montadas en el mismo pliego citado como *holotypus*.

Observaciones: Cuando fue descrita (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991) se la relacionó con *A. cupressina* H.B.K. endémica de la zona central de la Cordillera Oriental, por presentar, al igual que ella, varias coincidencias en la ramificación, tipo de hojas, pedicelos cortos y semillas con ala estrecha, caracteres que delimitan el grupo "cupressina". En la actualidad se ha encontrado otra especie nueva más cercana, *A. castroviejoi*, hasta donde se conoce endémica del Macizo de Tamá en el mismo ramal de la Cordillera Oriental.

Cabe señalar que, aunque hay relación morfológica entre el grupo *cupressina*, de la sección *Aragoa*, y la sección *Ciliatae*, presente esta última en la Sierra Nevada de Santa Marta y en la Sierra Nevada de Mérida, en Perija aún no se han encontrado representantes de la sección *Ciliatae*, aunque no se descarta su existencia, teniendo en cuenta los patrones de distribución encontrados en otros géneros.

Material estudiado

COLOMBIA. CÉSAR: Cordillera Oriental, Serranía de Perijá, entre los municipios de Codazzi y Manchique, antes de la frontera con Venezuela, 11-III-1959, 2400 m, R. Romero Castañeda 7540 (COL, 2 dupl.); ibídem, Valle de Casacará, 23 km al este del municipio de Codazzi, a 2 km de la frontera venezolana, 2700 m, páramos, 15-II-1945, M. L. Grant 10950 (COL, US); ibídem, Serranía de Perijá, cerro Tres Tetos, 3000 m, 28-IV/4-V-1942, M. A. Carriker, Jr., 12 (US).

8. *Aragoa castroviejoi* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 82, fig. 2 (1993b) (fig. 51)

– *A. lycopodioides* sensu Pittier & al., Catal. Fl. Venez.: 387 (1947); non. Benth.

Etimología: Especie dedicada a Santiago Castroviejo Bolibar, director del Real Jardín Botánico de Madrid y de esta tesis doctoral.

Typus: VENEZUELA. TÁCHIRA: Departamento de Junín, explanada inferior del Pico de Banderas, Páramo de Tamá, cerca de los límites con Colombia, 2400-3300 m, 28-XI-1972, sufrútice, 30-50 cm, flores blancas, L. Ruiz-Terán, M. López Figueiras, J. J. Wurdack & S. Tillet 8176 (*holotypus*, MERF-8176).

Subarbusto de 30-50 cm de altura, con 2 ó más ejes que parten de una base leñosa común (fig. 51A). Tallos muy poco ramificados, de (4-)5-7 mm de diámetro (c. 20 cm del ápice). Ramas del eje principal opuestas o subopuestas, raramente esparcidas, partiendo del eje con un ángulo de 20-40°, corteza de la zona inferior de las ramas conservando restos de la parte soldada de cada hoja. Ramas secundarias (cuando presentes) cortas y ascendentes de 3-4 mm de diámetro; ápices de las ramas en apariencia glabros, con ligero indumento algodonoso enmascarado por la capa de hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-6 filas o series oblicuamente ascendentes (fig. 51B), decurrentes en 1/4-1/5 de su longitud, disposición en las ramas imbricado-adpresas o ascendentes en las partes inferiores. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de (4-)4,5-4,9 × 0,9-1 mm, lineares o linear-lanceoladas, coriáceas, brillantes, de sección trígona (fig. 51D), angulosas en el dorso (en "v"), pero generalmente sin quilla independientemente resaltada, haz ligera-

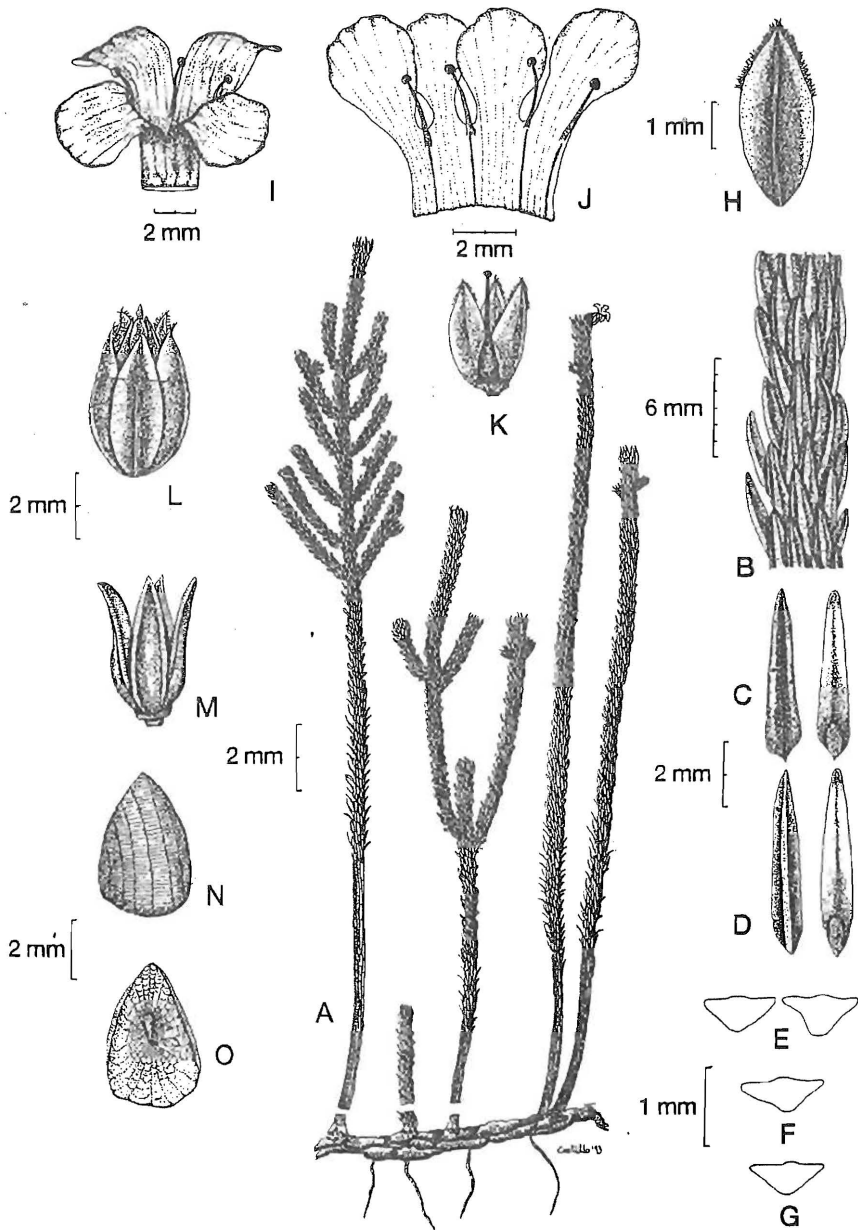


Figura 51.—*Aragoa castroviejoi*: A, hábito; B, detalle de una rama joven con hojas; C, hoja joven, vista por el haz (izquierda) y envés (derecha); D, hoja desarrollada del eje principal, vista por el haz (izquierda) y envés (derecha); E, sección foliar de hojas jóvenes de las ramas de último orden; F, G, sección foliar de hojas adultas de ramas principales; H, sépalo fructífero, visto dorsalmente; I, J, corola; K, pistilo y sépalos florales; L, cáliz con la cápsula; M, cápsula; N, O, semilla vista dorsal y ventralmente.

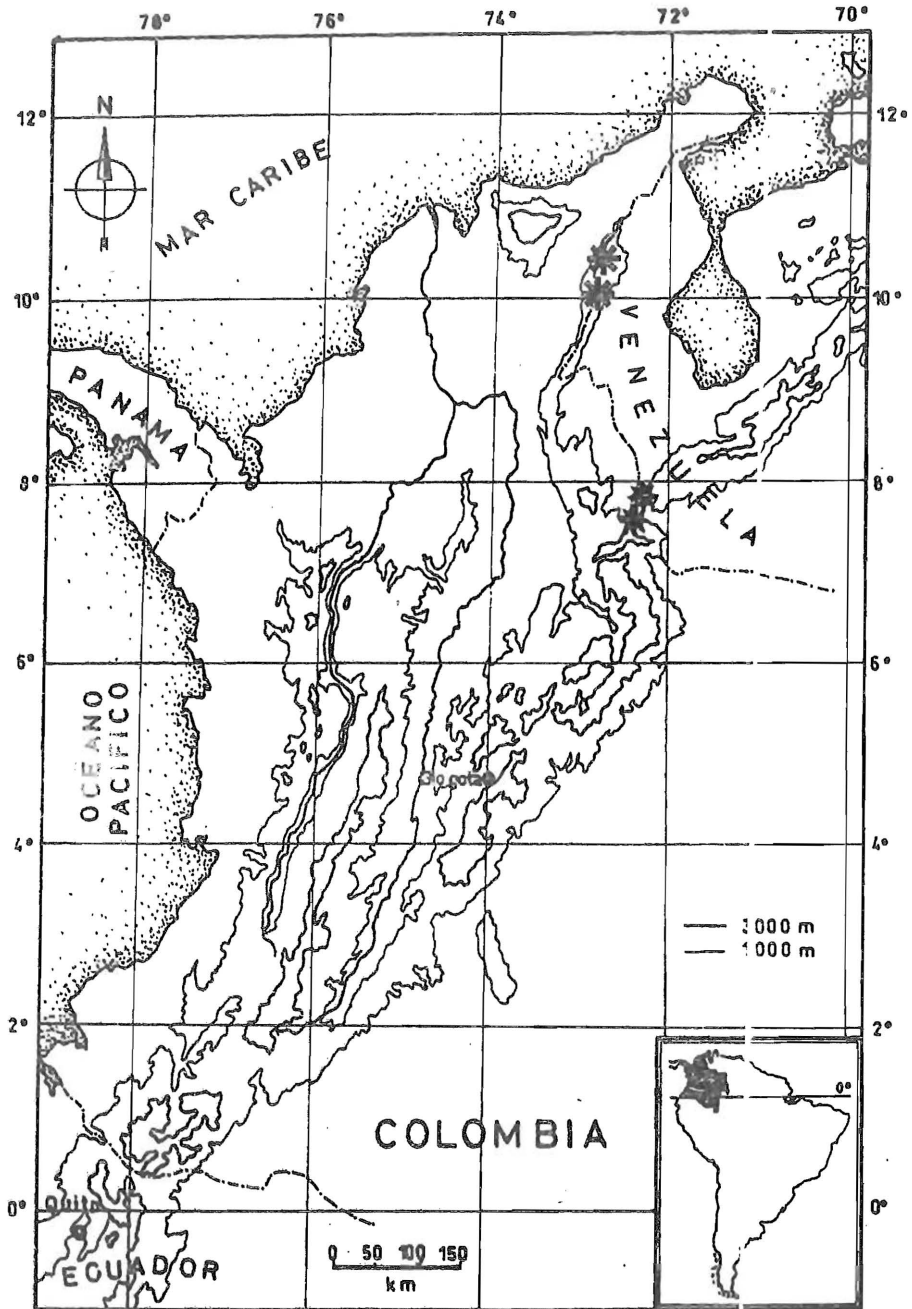


Figura 52.—Distribución de *Aragoa romeroi* (*) y *A. castrovieji* (*).

mente convexa, sin costa media definida, láminas agudas en el ápice, con punteaduras excavadas, generalmente escasas. Hojas desarrolladas del eje principal (fig. 51C, E, F), en general similares en forma y sección a las jóvenes, pero con quilla dorsal ancha y diferenciada, claramente agudas, de $5-6 \times 1$ mm. Flores dispuestas a lo largo de las ramas jóvenes, generalmente geminadas en la axila de una bráctea foliácea (externa); cada bráctea externa recubre a 2 brácteas internas con una flor cada una. Pedicelo floral inconspicuo. Cáliz. Sépalos libres hasta su base, de (3,1-) 3,4-3,8 \times 1,5-1,6 mm, de lanceolados a ovado-lanceolados, agudos, con sección ligeramente acanalada, carenados, con indumento algodonoso en los márgenes de la mitad distal, con dos zonas marginales estrechas (c. 1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranosos-papiráceas, zona central más ancha, foliácea (fig. 51G). Disco hipógino plano, de 1 mm de diámetro. Corola blanca de (5-)6-6,5 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo de 2,1-2,5 mm de longitud, muy ligeramente ensanchado de la base al ápice, internamente glabro (fig. 51H). Lóbulos de (3,5-)3,7-4,5 \times 2-3,3 mm, anchamente obovados, cortamente espatulados, obtusos, glabros en ambas caras. Estambres. Filamentos de (1,5-)2-2,5 mm de longitud, glabros, anteras de c. 0,6 mm de longitud, en forma de herradura. Ovario de 1-1,2 mm, cónico. Estilo de 1,5-1,7 mm en el inicio de la floración y de hasta 3,8 mm al final, estigma subcapitado. Cápsula oval, aguda, de c. 4 mm de longitud, valvas de 3,5-4 mm de longitud (fig. 51I). Septo placentario (en seco) romboide-cónico, de 2,6 mm. Semillas 2-3? por lóculo, de $2,4 \times 1,6$ mm, discoides, ovales en proyección, aladas, reticuladas, irregularmente asurcadas en la cara externa (9-10 surcos), cara interna sin surcos claramente definidos (fig. 51 J-K). Parte carnosa central, no desarrollada.

Floración: Según los testimonios de herbario se encuentra en floración en junio-julio y en noviembre.

Hábitat y ecología: Según la escasa información de campo obtenida, crece en ambientes pantanosos asentados sobre lechos rocosos, a altitudes de (2400?-)3000-4000 m.

Distribución: Especie solo conocida hasta la fecha del Macizo de Tamá, en la vertiente de Venezuela –Estado de Táchira– (fig. 52). En el Macizo de Tamá se encuentra además la especie endémica *Aragoa tamana* y algunos otros endemismos (ver distribución y fitogeografía del género).

Notas nomenclaturales: El pliego que contiene el material típico Ruiz-Terán & al. 8176 (MERF-8176) incluye tres especímenes. Se eligió (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b) el ejemplar ramoso central, que presenta flor y fruto, como *holotypus* de esta especie.

Variabilidad: La colección Delgado 288 (PH) contiene cuatro fragmentos montados, tres de ellos (A1, A2, C) no incluyen la parte basal de la planta y presentan mayor número de ramas que en el material típico.

Observaciones: Dentro del género, presenta afinidad con *A. romeroi* Fernández Alonso, endémica de la Serranía de Perijá (ubicada a unos 280 km al norte del Macizo de Tamá), por el tipo hojas (disposición, consistencia, sección y presencia de

punteaduras) y por sus flores sésiles. Las diferencias más conspicuas entre *A. castroviejoi* y *A. romeroi* son: el hábito sufruticoso, la ramificación muy simple y la corola totalmente glabra de la primera especie.

Material estudiado

VENEZUELA. TÁCHIRA: Departamento de Junín, Explanada inferior de la vertiente septentrional del Pico Banderas, frente a la cueva El Descanso, 3000-3100 m, 29-VI-1975, *L. Ruiz-Terán & al.* 12553 (MERF). Páramo de Tamá, 4000 m, 1937, *F. Cardona* 128 (US, VEN-13.903); ibídem, 3100-3300 m, VII-1939, *E. Delgado* 288 (PH).

Grupo 2. *Abietina* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b)

Arbustos de hasta 4 m, con follaje verde intenso, raramente verde pálido; ramas generalmente gruesas (de más de 8 mm, incluida la columna de hojas), ramas erecto-patentes, patentes o reclinadas; ramas secundarias y terciarias largas y opuestas o verticiladas; hojas desarrolladas coriáceas o subcoriáceas, patentes o reclinadas respecto al eje (fig. 14), generalmente de más de 7 mm de longitud y 1 mm de anchura, planas, convexo-cóncavas o convexo-planas (haz-envés), (principalmente los tipos de sección 1, 2 y 3a), con punteaduras en el envés, pedicelos fructíferos 1-3 mm raramente de mayor o menor longitud, corolas grandes subrotáceas, pelosas o glabras en la garganta según las especies (tipos 2 y 3), semillas de 2,2-3,5 mm de longitud, con ala ancha (de igual o mayor anchura que el ancho de la parte central carnosa de la semilla).

Incluye cuatro especies (tabla 22) del centro de la Cordillera Oriental y norte de la Cordillera Occidental, propias de turberas y zonas con abundante humedad edáfica. En el grupo abietina se encuentran las especies con hojas de mayor tamaño (longitud, anchura). Una de las especies, *A. occidentalis*, se encuentra actualmente aislada en una porción de la Cordillera Occidental, muy lejos de otras especies del género en la Cordillera Oriental (ver capítulo de distribución-fitogeografía).

TABLA 22

CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LAS ESPECIES
DEL GRUPO *ABIETINA*, DE LA SECCIÓN *ARAGOA*

Caracteres	Grupo <i>Abietina</i>				
	<i>dugandii</i>	<i>abietina</i>	<i>corrugat.</i>	<i>occid. occ.</i>	<i>occid. ref.</i>
Hoj. espatul. > 2 anc.	+	-	-	-	-
Hoj. des. secc.	lin-pl.	pla/cv. biconv.	cv/coc.	cv/pla.	lentic. trav-romb.
Garg. co. vell.	+	+	+	-	-
Hoj. jov. ≤1 anc. (mm)	-	-	+	+	+
Hoj. des. corg.	-	-	+	-	-
Ram 3. ^{er} orden	+	+	-	-	+
Hoj. reclinadas				-	+
Sep. > 4,5 mm	+	+	+	-	-
Sep. < 3,9 mm				-	+

9. *Aragoa dugandii* Romero, *Caldasia* 8: 131, fig. (1958) (figs. 53, 54)

Etimología: Especie nombrada en honor a Armando Dugand Gnecco, notable botánico colombiano fallecido en 1971.

Typus: COLOMBIA. BOYACÁ: Páramo de Pisba, a 46 km de San Salvador, en las estribaciones al norte de la Laguna Roja, lecho de una pequeña corriente de agua, c. 3000 m, 2-VI-1958, R. Romero Castañeda & M. Jaramillo R. 6833 (*lectotypus*, COL-53.000; *isotypi*, COL-53.001, VEN).

Ilustraciones: ROMERO CASTAÑEDA, 1958: 132.

Arbusto de 1-3 m, ramoso o muy ramoso en las partes superiores. Tallo de 4-10 mm de diámetro (c. 35 cm del ápice). Ramas del eje principal opuestas o verticiladas, que parten del eje con un ángulo de (40)60-70°, la corteza de la zona inferior de las ramas conserva restos de la parte soldada de cada hoja, cicatrices foliares resaltadas, estrechamente obtriangulares o espatuladas; ramas secundarias opuestas, generalmente alargadas, ascendentes o erecto-patentes, a menudo con ramas terciarias cortas desarrolladas. Ramas jóvenes terminales (fig. 54A), subglabras, de c. 2-2,2 mm de diámetro (sin hojas) y de hasta 10-11 mm con la columna foliar. Hojas imbricadas, dispuestas helicoidalmente en 5-7 filas o series ascendentes, decurrentes en 1/6 de su longitud, patentes o reclinadas en las ramas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) verde oscuro, de 7-10 × 2,6-3,5 mm, espatuladas o estrechamente elípticas (fig. 54B-C), coriáceas en seco, con brillo, de sección linear-plana, con vena media conspicua en el envés, escasamente resaltada y no clara en el haz, láminas obtusas en el ápice, con punteaduras abundantes en el envés y más escasas en el haz, con indumento algodonoso en la región axilar basal. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma y sección a las jóvenes, de 10-11 × 2,8-3,6 mm. Flores más o menos abundantes en las ramas secundarias, dispuestas en la zona subterminal. Solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa, ésta de c. 6,5 mm longitud, recubre a 2 brácteas internas, generalmente con una flor cada una; brácteas internas obovado-oblongas o espatuladas, de 4-6 × 1,5-2 mm, subamplexicaules con respecto al pedicelo floral. Pedicelo floral largo, de c. 1 mm (hasta 2,5 mm en fruto), cilíndrico, de 0,6 mm de grosor, glabro salvo en la base. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 5-6 × (2-)2,5-3 mm, ovados, agudos, con sección acanalada, por lo general no carenados, con indumento algodonoso en el ápice y en los márgenes del tercio superior, con dos zonas marginales más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino plano, anular (fig. 54F), de 2-2,5 mm de diámetro. Corola blanca, inodora, de 11-14 mm de longitud (tubo + lóbulos) subtrotácea (cortamente asalvillada); tubo cilíndrico de 3,6-4,2 mm de longitud, con abundante indumento algodonoso (amarillento) en la cara interna (fig. 54E); lóbulos estrechamente obovado-oblongos, espatulados, de 7-8,5 × 4,5-5,5 mm, patentes, con indumento algodonoso en el 1/2-1/3 basal en la cara interna. Estambres con filamentos blancos, comprimidos en la base, de 3-4(-4,5) mm de longitud, glabros a excepción de la zona basal; anteras de c. 1,4 × 1,5 mm de longitud, en la madurez en forma de herradura, obtusas en el ápice, de 2 tecas confluyentes. Ovario oblongo, glabro, de 2 × 1 mm. Estilo glabro de 5-6 mm en la madurez. Estigma capitado. Cápsula de 5,6-6,4 × 3,6-4 mm, ovoi-

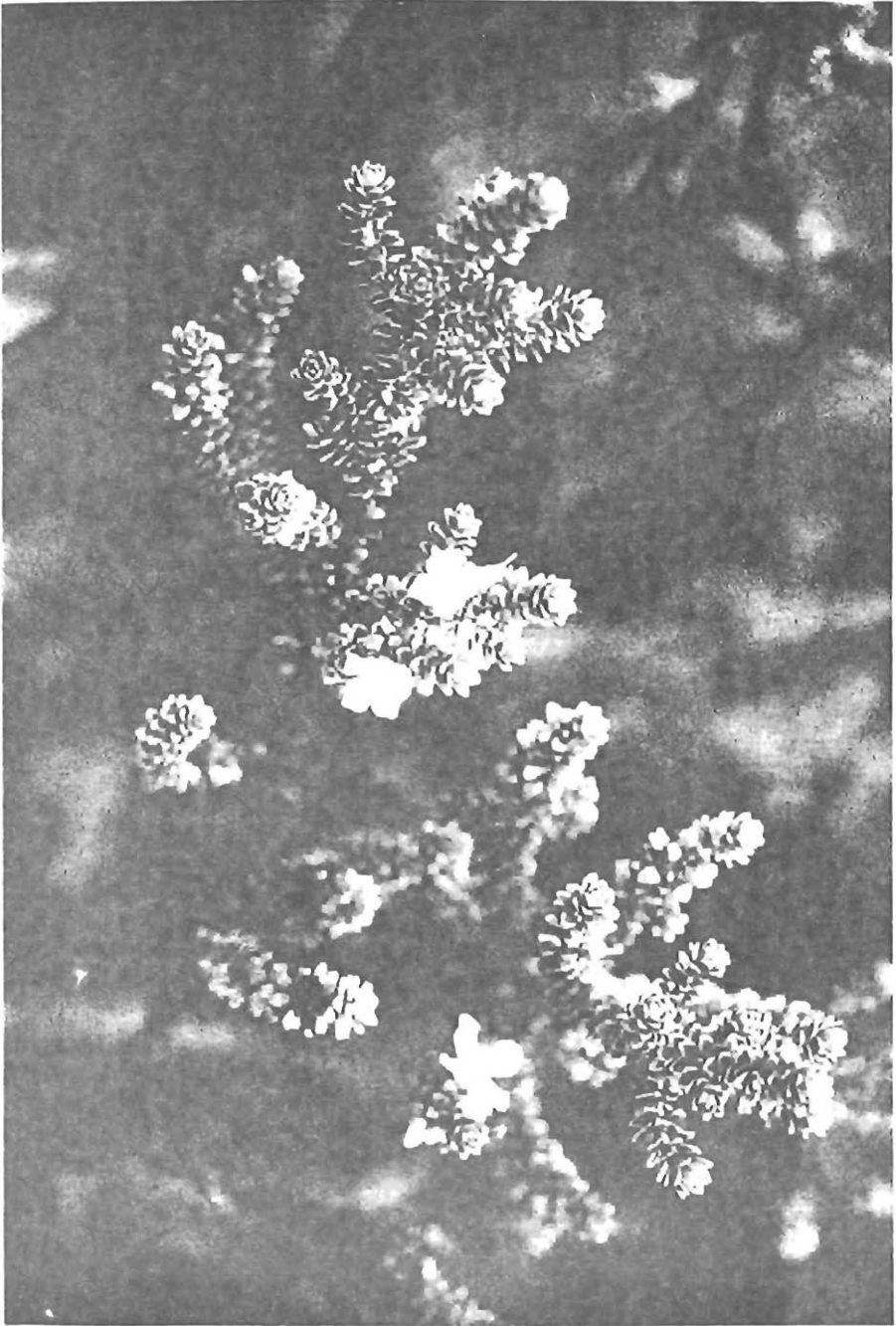


Figura 53.—*Aragoa dugandii* en la localidad típica. (Fotografía: Antoine M. Cleef.)

de-cónica, con 4 líneas de dehiscencia longitudinales, ligeramente resaltadas, ligeramente apiculada; valvas coriáceas, de c. 6 mm de longitud y 2 mm de anchura, agudas en el ápice. Septo placentario en el fruto ovado-lanceolado, glabro, comprimido, con surco medio longitudinal visible, de $4,5 \times 2,2-3,3$ mm en seco, agudo en el ápice. Semillas por lo general $4-6(-7) \times 2-3(-4)$ por lóculo, adosadas al septo placentario de forma peltada, discoide-elípticas, convexas en el dorso y cóncavas (a excepción de la zona central) en la cara ventral, de $2,9-3,5 \times 2-2,5$ mm, con ala ancha blanquecina, finamente asurcado-reticulada, con 10 filas de surcos longitudinales en el dorso. Semilla desprovista de ala, elíptica de $1,2-1,4 \times 1$ mm, marrón-amarrillenta.

Floración: Se ha colectado material con flores en los meses de abril-julio y noviembre.

Hábitat y ecología: Ambientes de subpáramo y páramo húmedo, generalmente en turbera. Crece con otros arbustos, *Rhynchospora* (*Cyperaceae*) y *Sphagnum* (*Briophyta*). Fitosociológicamente (CLEEF, 1981) se comporta como elemento dominante en las comunidades de turbera de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental entre el Lago de Tota y la Sierra Nevada del Cocuy, a altitudes comprendidas entre los 3000-3500 m.

Distribución: Especie endémica de la región de Socha o Pisba, en el norte del departamento de Boyacá, Colombia (fig. 57).

Notas nomenclaturales: ROMERO CASTAÑEDA (1958) designa como *holotypus* en el protólogo dos duplicados diferentes de la colección Romero-Castañeda & Jaramillo 6833 (COL-53.000, 53.001). Hemos seleccionado como *lectotypus* el pliego COL-53.000 (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b), validando por tanto la descripción. Son *isolectotypus* los duplicados depositados en los herbarios VEN y COL.

Observaciones: Las hojas espatuladas, planas, de 2,5-3,5 mm de anchura, separan con claridad a ésta del resto de las especies del género.

ROMERO CASTAÑEDA (1958), en el protólogo, indica en más de una ocasión que esta especie tiene las hojas verticiladas de a tres. Nosotros no podemos confirmar este apunte, ya que según nuestras observaciones, aunque las hojas no están tan densamente imbricadas como en otras especies, siguen un patrón esparcido helicoidal como en el resto del género.

Material estudiado

COLOMBIA. BOYACÁ: Páramo de Pisba, carretera Socha-La Punta, km 78-79, aprox. 2 km al nordeste de la Laguna Colorada, 3460 m, 17-IV-1972, fl., A. M. Cleef 4667 (COL, US). Páramo de Chita, cabeceras del río Casanare, Km 93 de la carretera a La Punta, subpáramo húmedo, cerca de Cacaos, 3080 m, 19-VI-1972, fl., A. M. Cleef 4739 (COL). Páramo de Socha o Pisba, vertiente occidental, 3500-3550 m, 5-IV-1973, fl., J. Cuatrecasas & R. Jaramillo M. 28735 (COL, MA, US). Cordillera Oriental, 25 km al Sudeste de Socha, "Las Mesas", cabeceras del río Pauto, nordeste de Quebrada Laja (Quebrada Colorada), $5^{\circ}58'N$ $72^{\circ}30'W$, 3030 m, 11-XI-1944, F. R. Fosberg 22265 (COL-fragmento, US). Páramo de Chita, vertiente oriental, Piedras Negras, 3300 m, 14-VII-1967, fl., R. Jaramillo & T. van der Hammen M. 2732a (COL, MA).

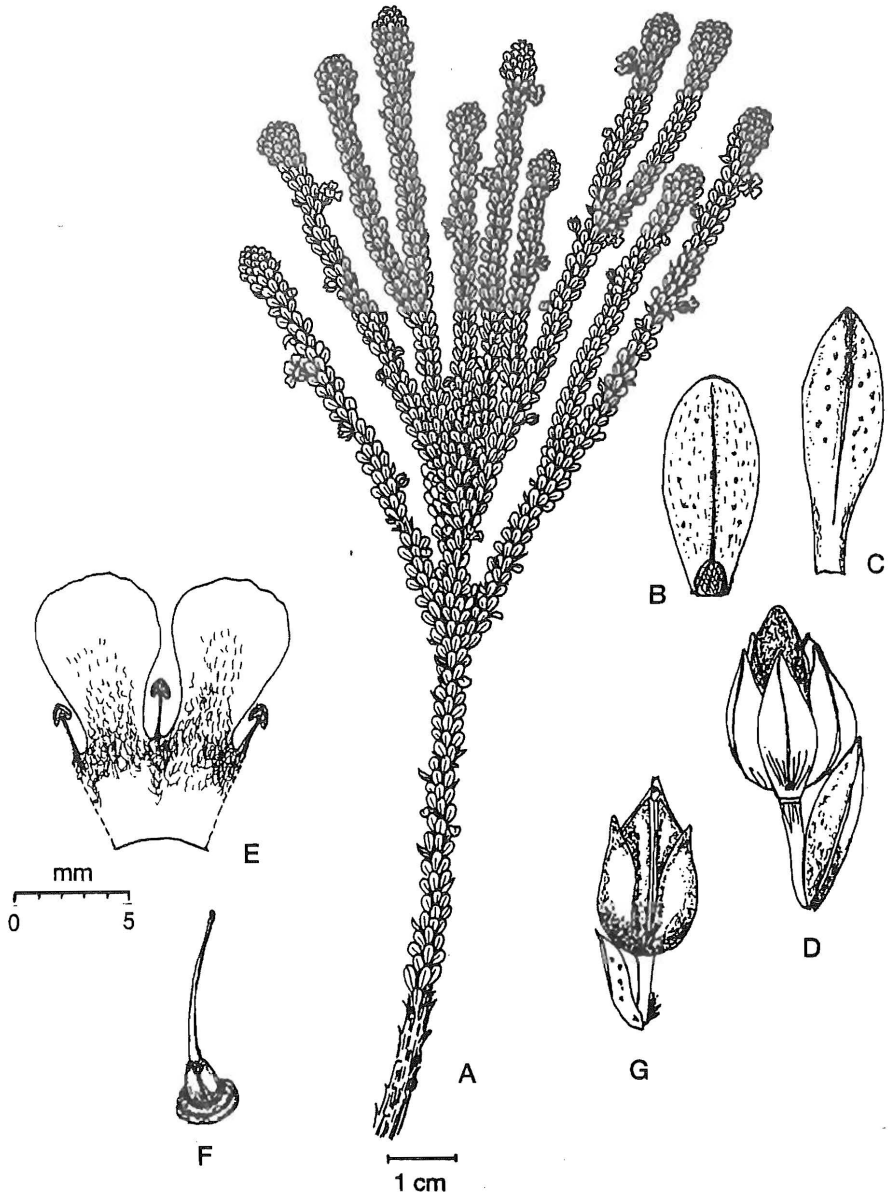


Figura 54.—*Aragoa dugandii*: A, hábito (rama); B, C, hojas; D, botón floral con pedicelo y bráctea; E, porción de la corola, vista en su cara interna; F, pistilo joven y disco hipógino; G, fruto con el cáliz persistente.

10. *Aragoa abietina* H.B.K., Nov. Gen. Sp. 3: 156, tab. 217 (1819) (figs. 9C, 11A, 14, 56)

= *A. juniperina* H.B.K., op. cit. 3, tab. 216, pro parte figs. 1-13 (1818), nom. inval. (fig. 2A)

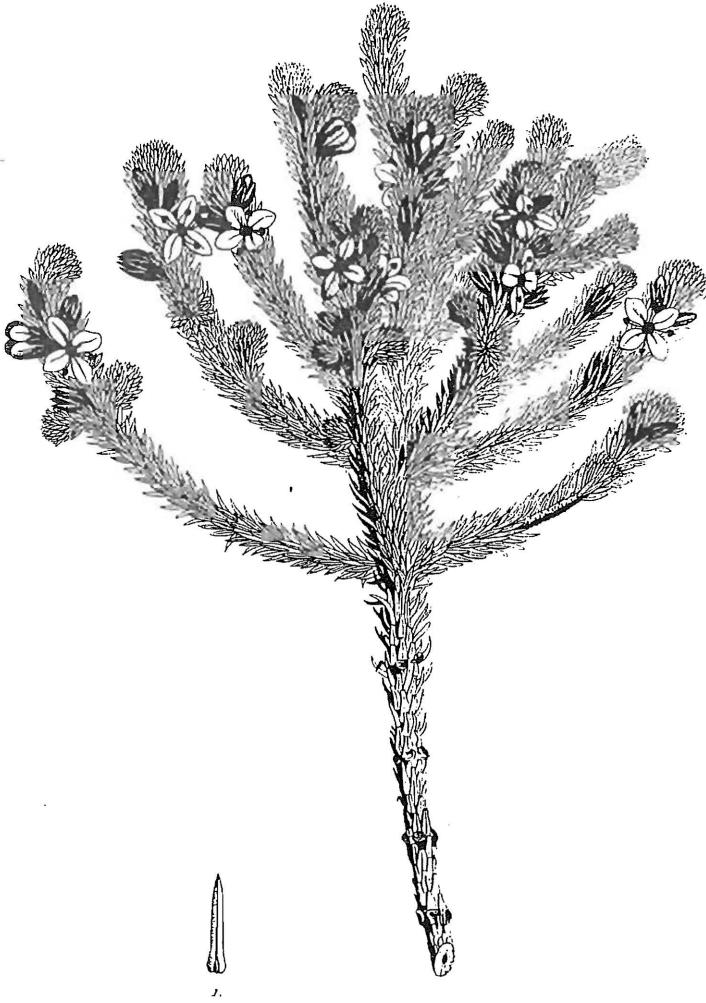
Etimología: Del latín *abietinus -a -um* = con aspecto de abeto (*Abies*).

Nombre vulgar: "Pinito de flor" (Choachí -Cundinamarca- in: BOG-5620); "Rabo de zorro" (Tausa -Cundinamarca- in: Moreno-134, COL).

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: "juxta Santa Fé de Bogotá". Humboldt & Bonpland s.n. (P?, no localizado).

Ilustraciones: HUMBOLDT, BONPLAND & KUNTH, *op. cit.*, tab. 216 p.p. (diseciones), 217. 1818.

Arbusto de (0,5-)1-2 m, por lo general poco ramosos en la base y ramosos en las partes media y superior. Tallo de 7-9 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice) y de hasta 2,5-3 cm en la base de la planta. Ramas del eje principal verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de c. 50-90°, erecto-patentes o hasta reclinadas, raramente ascendentes; corteza de la zona inferior de las ramas resquebrajada, de aspecto escamoso al conservarse la parte soldada de las hojas viejas. Ramas secundarias opuestas o verticiladas, generalmente largas y no o escasamente ramificadas; ramas terciarias cortas (fig. 58.1a). Copas parciales de las ramas primarias escasamente ramosas con aspecto de candelabro. Ramas jóvenes terminales, con indumento algodonoso debajo de la capa de hojas, de c. 2-2,5 mm de diámetro (sin hojas) y de hasta 12 mm (con la columna foliar). Hojas por lo general verde oscuro, dispuestas helicoidalmente en 8-9 filas o series oblicuamente ascendentes (parásticos), y hasta en 14 filas en proyección longitudinal (ortósticos); hojas decurrentes en 1/5 a 1/6 de su longitud, disposición en las ramas erecto-patentes, menos frecuentemente ascendentes o patentes, densamente imbricadas. Hojas jóvenes, de las ramas de último orden (fig. 59.2a-c) de 7-8 × (1,2-)1,4-1,7 mm, linear-subuladas o ligeramente linear-lanceoladas, subcarnosas en vivo, coriáceas en seco, brillantes, de sección aplanada, ligeramente biconvexa o plano-convexa, con quilla marcada en el envés; láminas agudas en el ápice, con abundantes punteaduras glandulares en haz y envés, más notorias y abundantes en el envés. Zona axilar de la hoja con pelos algodonosos generalmente abundantes. Hojas desarrolladas del eje principal (fig. 59.2h-j), en general similares en forma y sección a las jóvenes, de (8-)9,5-10,5 × (1,3-)1,6-2 mm. Flores numerosas en las partes terminales y subterminales de las ramas jóvenes, solitarias o más frecuentemente geminadas en la axila de una bráctea foliácea (externa), lanceolada, de 6,5-9 × 2-2,5 mm; cada bráctea externa recubre a 2 brácteas internas lanceolado-subuladas de 4,5-7 × 1,5 mm. Pedicelo floral de 1-1,8(-2) mm (y de 1,2-3 mm en fruto), glabro. Cáliz. Sépalos de (6-)7-8,5 × 3-3,5 mm, ligeramente más grandes en el cáliz fructífero que en cáliz floral, ovado-lanceolados, agudos, ligeramente recurvados en el ápice, con sección anchamente acanalada, con quilla ligeramente pronunciada, muy corta e irregularmente ciliados en los márgenes de la mitad distal y en el ápice, con punteaduras poco conspicuas en la cara externa, con 2 zonas marginales (1/4 a 1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-translúcidas (papiráneas), zona central más ancha 2/3 a 3/5 de la anchura del sépalo, foliácea. Disco hipógino plano, an-



Scrup. del. et delineat.

ARAGOA abietina.

De l'Imprimerie de Lemaitre.

Figura 55.—*Aragoa abietina*. Reproducción de la tabla 217 del volumen 3 del *Nova Genera et Species...* (1819).

chamente elíptico, anular, de 3,2-3,8 mm de diámetro. Corola blanco nívco, de 11-12(-13) mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 4-6 mm de longitud y 4-5 mm de anchura, internamente glabro a excepción del tercio superior; lóbulos de 6,5-7 × 3-4,5 mm espatulados, obtusos, glabros en la cara interna a excepción del 1/4 basal que presenta el mismo indumento que la garganta. Estambres con filamentos blancos, de 3,8-4 mm de longitud, levemente ensanchados en la base, glabros excepto en la zona de inserción donde presentan abundante pelosidad algodonosa; anteras de c. 1-1,2 mm de longitud, en forma de herradura, anteras expandidas subcirculares. Ovario de c. 1 mm. Estilo de 3,8-4,5 al inicio de la antesis y de 5,5-6,8 al final de la floración; estigma subcapitado, glabro. Cápsula brillante de 5,2-6,3 × c. 3,5 mm, cónica, aguda; valvas de 5-6 × 2,2-2,5 mm, obtusas en el ápice. Septo placentario (en el fruto) ovado-triangular, en fresco notablemente engrosado en todo el margen, con surco medio longitudinal difuso, de 3,8-4 × 2,2 mm. Semillas 4-8: 2-4 por lóculo, generalmente 2-3 por lóculo, adosadas al septo placentario, discoide-elípticas, de 2,8-3,3(-3,5) × 2-2,5 mm, con ala ancha blanca (fig. 19A), finamente reticulada, con 12-13(-14) surcos longitudinales; semilla desprovista de ala elipsoide u oval, marrón-amarillenta, de 1,5-2 × 1-1,3 mm.

Floración: Se han observado individuos en floración a lo largo de prácticamente todo el año, si bien parece concentrarse en los períodos de septiembre-noviembre y enero-abril.

Hábitat y ecología: Crece generalmente en zonas planas y en hondonadas anegadas (endorreicas), donde se establecen comunidades de turbera. A menudo llega a ser el o uno de los elementos arbustivos dominantes en las asociaciones en que aparece (LOZANO & SCHNETTER, 1976; CLEEF, 1981; FRANCO, 1982; SÁNCHEZ & RANGEL, 1990). Esta planta da nombre a la asociación vegetal arbustiva *Aragoetum abietinae* (CLEEF, 1981: 158).

En los páramos turbosos crece con especies de los géneros *Espeletia* (*Espeletia killipiana* Cuatr.), *Puya* (*Puya santosii* Cuatr., *Puya goudotiana* Mez.), *Sphagnum*, *Lysipomia*, *Cortaderia*, *Pleurozium*, *Blechnum*, etc. Asimismo es frecuente también en la zona de contacto del chuscal (*Chusquea*) con el bosque andino (fig. 30).

Distribución: Especie frecuente en varios de los páramos circundantes de la sabana de Bogotá, como son: Monserrate-Choachí, Chingaza, Guasca, Zipaquirá y Guerrero. Según los registros actuales se conoce solo del departamento de Cundinamarca (fig. 57).

Notas nomenclaturales: El nombre *A. abietina* H.B.K. apareció inicialmente como un nombre inválido, asociado a una lámina (H.B.K., tab. 217, 1818), antes de que se describiera el género como tal. Posteriormente, en 1919, cuando se publicó la descripción del género y de *A. abietina*, sus autores validaron el nombre de esta especie.

Con respecto al material indicado como típico Humboldt & Bonpland s.n., no ha podido ser localizado en París (P, P-Bonpl.). Según las averiguaciones efectuadas, tampoco se conserva en el Herbario de Berlín (GRIMÉ & PLOWMAN, 1986; HIEPKO, 1987).

Variabilidad: Se observa una cierta gradación en esta especie en cuanto a la



Figura 56.—*Aragoa abietina*: A, porte; B, detalle de una rama florida. (Fotografía: G. López González.)

disposición de las hojas en el tallo, desde hojas ligeramente engrosadas y adosado-imbricadas contra el eje en los registros de mayor altitud (poco frecuente), hasta hojas típicamente planas y en mayor o menor grado patentes (generalmente) o a veces reclinadas con respecto al eje, en los páramos bajos y subpáramos.

Material estudiado

COLOMBIA. Sin loc.: *Plantae Expeditionis Botanicae Mutisii Vice-Regnii Novae-Granatae* (1783-1808) (Etiqueta: "Genus Novum"), *J. C. Mutis* 4899 (MA-MUT, 5 pliegos, US-1561412). N. Granada, sin fecha, *Purdie* s.n. (K-H341/93 2). CUNDINAMARCA: Páramo de Choachí, sin col., s/n (BOG-5620) (BOG); ídem (BOG-5680) (BOG). Páramo de Cruz Verde, laguna El Verjón, 3450 m, 28-IV-1984, fl. fr., *J. D. Acero & A. M. Moreno* 1 (BOG-5665) (BOG). Parque N. Chingaza, sector Laguna de Chingaza, dirección al túnel del río Guatiquía, 3000 m, 1-II-1992, fl., *G. Andrade & al.* s/n (COL). Municipio de Choachí, páramo de Choachí, 4-VIII-1948, *Hno. Antonio Gabriel* 1193 (BOG). Páramos de Guasca en la vía a Gachetá, año 1921, *Bro. Ariste-Joseph* s/n (US-1121629) (US). "Monserrate near Bogotá", año 1918, *Bro. Ariste-Joseph* A-164B (p.p.) (US). Páramo de Guasca, 10-VII-1956, *A. S. Barclay & al.* 13 (COL); íbidem, *A. S. Barclay & al.* 59 (COL). Páramo de Choachí, 15 km al este de Bogotá, en la carretera a Choachí, 3250 m, 3-III-1972, fl., *A. S. Barclay & al.* 3222 (COL, US). Cerca de Guasca, subpáramo, 13-VI-1957, *H. G. Barclay* 4046 (COL). Represa del Neusa, cerros cercanos, páramo húmedo, 3000 m, 19-VI-1957, *H. G. Barclay* 4107 (COL). Páramo de Guerrero, entre Zipaquirá y Pacho, 3200 m, 1957, *H. G. Barclay* 5326 (COL). Páramo de La Siberia al nordeste de Bogotá, zonas húmedas con *Espeletia killipii* Cuatr., 3000 m, 24-V-1959, *H. G. Barclay & P. Juajibioy* 7691 (COL). Macizo de Bogotá, páramo de Choachí, entre Bogotá y Choachí, 3300 m, III-1959, *H. G. Barclay* 7732 (COL). Páramo de San Cayetano, 15-XI-1979, *H. Y. Bernal & M. del Llano* 212 (COL). La Calera, sector Ventanas, 3300 m, 22-IX-1984, *H. Y. Bernal & J. Correa* 919 (Herb. Univ. Javeriana). "Supra Monserrat, versus Choachí, Peña Azul, in regione Bogotana", 3000-3100 m, 24-IX-1965, *L. Bernardi* 10706 (MA). Páramo de Monserrate, 3200-3300 m, 10-XI-1988, *J. M. Cardiel & M. R. Garzón* 42 (COL, MA); íbidem, Monte Redondo, embalse de Chuza, subpáramo, 3060 m, 1992, *M. Castro* 24 (Herb. Univ. Javeriana). Parque Nacional Natural Chingaza, suelo pizarroso, 3635 m, 26-I-1993, *S. Castroviejo & al.* 12151, 12602 (COL, MA). Páramo de Cruz Verde, Bogotá-Choachí, 15 km al este de Bogotá, 3300 m, 15-III-1972, fl., *A. M. Cleef & H. Hart* 2366 (COL). Carretera de páramo de Palacio al río Chuza, cabeceiras del Valle Chocolatal, 4 km al sudeste de la mina de Cal, vertiente pantanosa, 3700 m, 1-XI-1972, fl., *A. M. Cleef* 5374 (COL, US, U). Páramo entre Cogua y San Cayetano, Laguna Verde y alrededores, turbera a 800 m al noroeste de la laguna, 3700 m, 18-XI-1972, *A. M. Cleef* 6299 (COL, U). Montañas de Guasca, en El Boquerón, páramo, 3200 m, 24-IV-1932, *J. Cuatrecasas* 3378 (MA). Macizo de Bogotá, Alto de Las Cruces, Guadalupe, páramo, 3320-3380 m, 19-VI-1939, fl., *J. Cuatrecasas* 5587 (COL). Páramo de Zipaquirá, entre Zipaquirá y Pacho, 3100-3200 m, 16-VI-1940, *J. Cuatrecasas* 9952 (COL, US). Páramo de Cruz Verde, 3400-3500 m, 15-IX-1940, *J. Cuatrecasas* 10458 (COL, US). Macizo de Bogotá, vertiente oriental, La Calera, páramo de Palacio, Hacienda La Siberia, subpáramo, 3200-3260 m, 8-XII-1959, fl., *J. Cuatrecasas & al.* 25575 (COL, MA, US); íbidem, páramo de Chingaza, alrededores de la Laguna Grande, 3350 m, 3-I-1969, fl., *J. Cuatrecasas & J. M. Idrobo* 26980 (COL, MA, US). Páramo de Cruz Verde, Km 10 vía Bogotá-Choachí, en páramo húmedo y llano cerca de la carretera, 11.000 pies alt., 26-IV-1972, *T. Duncan* 1882 (COL). Páramo de Monserrate, 3100-3300 m, VI-1991, *H. Esquivel* s/n (COL). Municipio de Choachí, páramo de Cruz Verde, 3250 m, 19-II-1986, fl., *J. L. Fernández Alonso & al.* 5430 (COL, MA). Páramo de Monserrate, zona "El Granizo", 3300 m, 5-I-1990, fl., *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8225, (COL, MA); íbidem, *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8225A (COL);

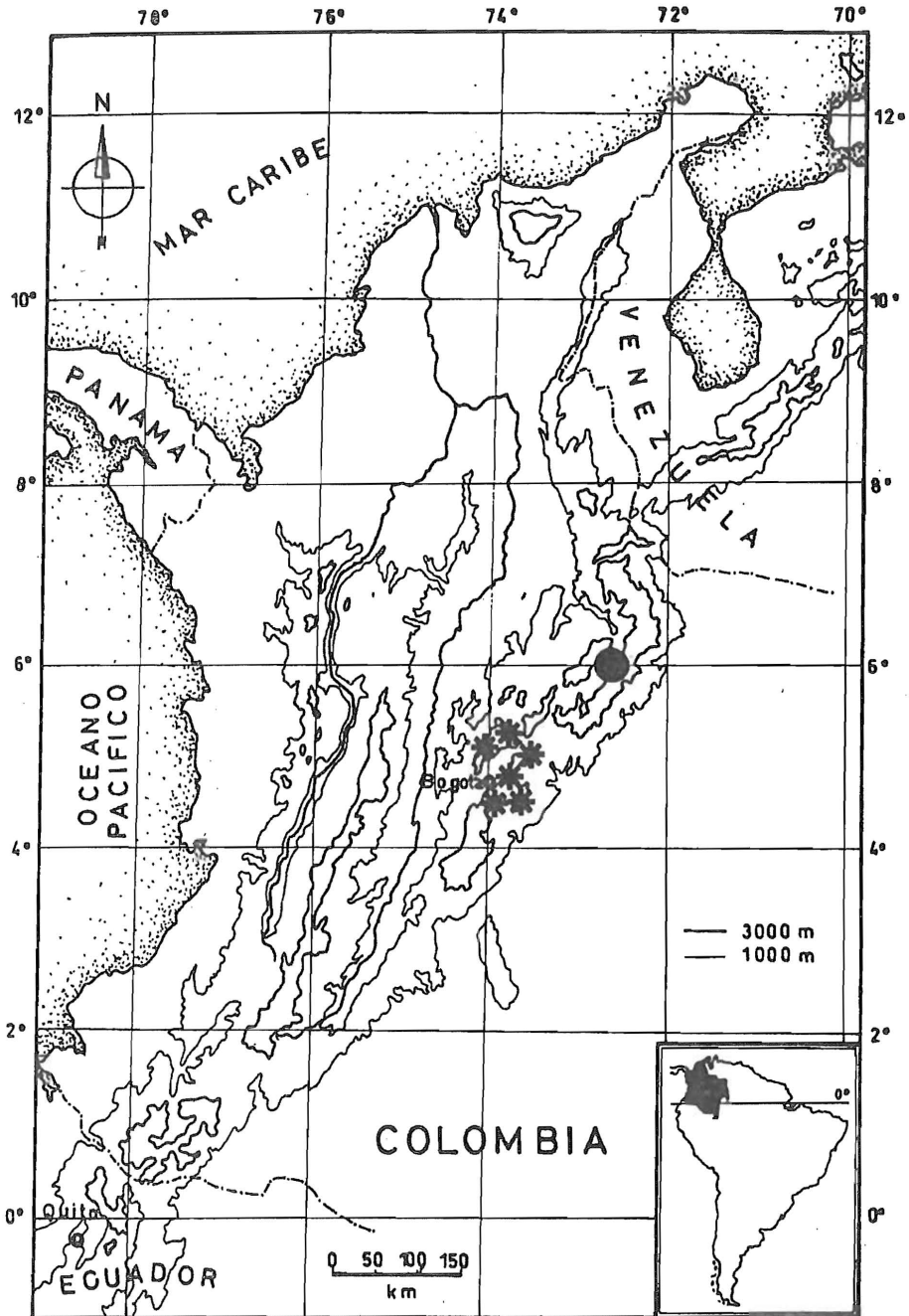


Figura 57.—Distribución de *Aragoa dugandii* (●) y *A. abietina* (*).

ibídem, El Granizo, planta joven, estéril, 3300 m, 5-I-1990, *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8232 (COL, MA). Municipio de Cogua, carretera de Cogua a San Cayetano, en la subida a el Alto del Páramo (municipio de Tausa), 3100-3300 m, 17-XII-1990, *J. L. Fernández Alonso, E. Rico & M. Velayos* 8647 (COL, MA, 2 pliegos); ibídem, Alto del Páramo, lomas cercanas a la laguna, 3550-3630 m, fl., *J. L. Fernández Alonso, E. Rico & M. Velayos* 8709 (COL, MA, 2 pliegos). Carretera Bogotá-Choachí, 3000-3200 m, 26-IV-1961, fl., *A. Fernández Pérez* 5746 (COL). Páramo de Palacio, 3200 m, 9-IX-1965, fl., *A. Fernández Pérez* 7113 (COL, US). Páramo de Guasca, 8 km al este de Guasca, 3500-3600 m, 19-III-1944, *F. R. Fosberg* 21688 fl. (COL, US). Municipio de Fômeque, Parque Nacional Natural de Chingaza, chuscal pantanoso a orillas de la Quebrada Palacios, 3000 m, 6-VI-1981, fl., *P. Franco & O. Rangel* 72 (COL). Páramo de Cruz Verde, carretera a Choachí km 18, páramo, 3290-3300 m, 24-VII-1987, fl., *J. Fuertes & J. Aguirre* C. 19 (COL). "Alto del Páramo", a 15 km al norte de Zipaquirá, 3200 m, 5-VIII-1950, fl., *S. Galen Smith & J. M. Idrobo* 1366 (COL, US). Carretera a Choachí, detrás de Monserrate, páramo El Verjón, 3380-4000 m, 28-VI-1955, *H. García Barriga* 15385 (COL). Vertiente occidental de la Cordillera Oriental, páramo de Guasca, 3500-3700 m, 10-II-1962, fl., fr., *H. García Barriga* 17394 (COL, US). La Calera, páramo de Palacio, 3200-3500 m, 20-II-1964, fl., *H. García Barriga & R. Jaramillo* 18035 (COL, US). Páramo de Palacio, 3200-3800 m, 22-II-1967, fl., fr., *H. García Barriga* 20507 (COL). Carretera Bogotá-Choachí km 9, páramo, zona pantanosa, 2700 m, 8-X-1985, fl., *L. A. García (de)* 60 (COL). Región de Monserrate, "El Granizo", Hacienda Santa Bárbara, 3000-3200 m, 8-III-1986, fl., *M. R. Garzón* 71 (COL, 2 pliegos); ibídem, vertiente "El Verjón", zonas abiertas, 3000-3200 m, 21-XI-1987, fl., *M. R. Garzón* 372 (COL). Páramo de Monserrate, 3200 m, 6-I-1990, fl., *F. González* 2030 (COL). Bogotá, 1844, *J. Goudot* 2 (P). Bogotá, sin fecha, *Goudot* 1885 (US-1706387) (US). Páramo de Cruz Verde, carretera de Bogotá a Choachí, Km 30, 3050 m, VIII-1974, fl., *R. A. Grabandt & J. M. Idrobo* 209 (COL); ibídem, Km 15 desde Bogotá, 3000 m, VIII-1974, *R. A. Grabandt & J. M. Idrobo* 306 (COL, US). Valle "Moquentiva", 22 km al norte de Gachetá, Pantano Martos, páramo, 3100 m, 25-VI-1944 *M. L. Grant* 9488 (COL). Páramo de Guasca, "open moorland", c. 4000 m, 20-VII-1957, fl., *P. J. Grubb & al.* 13 (COL, US). Entre Zipaquirá y Pacho, páramo de Zipaquirá, 3100-3180 m, 22-X-1941, fl., *G. Gutiérrez* 102 (COL, MEDEL). Páramo de Cruz Verde, 8 km al este de Bogotá, 3400 m, 15-VIII-1960, fl., *W. H. Hatheway & J. M. Idrobo* 1128 (COL). "Flora Neogranadina-Bogotana, In montibus ad orient. Bogotae", 17-I-1854, *F. I. Holton* 589 (K,PH). Fomeque, páramo de Chingaza, pajonales, 3630 m, 1963, fl., *G. Huertas & A. Camargo* 5511 (COL); ibídem, Parque Nacional de Chingaza, La Laja y alrededores, 2700-3250 m, 11-XII-1963, *G. Huertas & A. Camargo* 5839 (COL); ibídem, Páramo de Chingaza, alrededores de la Laguna, 3200 m, 7-XI-1968, fl., *G. Huertas & A. Camargo* 6735 (COL, 2 pliegos). La Calera, páramo de La Siberia, 3000-3500 m, 25-X-1952, *H. Humbert & al.* 26869 (COL, VEN). Páramo de Zipaquirá, 3100 m, *M. R. Jaramillo* 158 (COL). Cerro de La Viga, al este de Bogotá, crece formando colonias, 3700-3800 m, 8-IX-1965, *M. R. Jaramillo & E. Forero* 2648 (COL). Páramo de Chingaza, cerca de la laguna de Chingaza, 3200 m, X-1992, fl., *P. J. Jiménez Serrano & al.* 7 (COL). Páramo de Choachí, 3700 m, 8-VIII-1922, *E. P. Killip & Bro. Ariste-Joseph* 11931 (PH, US). Páramo de Cruz Verde, 3500 m, 6-IX-1967, fr., *J. H. Kirkbride & J. M. Idrobo* 354 (COL). Páramo de Palacio, 3600 m, 1-IX-1972, *Koie* 5381 p.p. (US). La Calera, páramo de La Siberia, 3000-3300 m, 16-IX-1953, fl., *J. H. Langenheim & J. M. Idrobo* 3664 (COL, 2 pliegos; US); ibídem, 3000-3500 m, fl., *J. H. Langenheim & J. M. Idrobo* 3672 (COL, US). Bogotá-Choachí, vertiente hacia Choachí, turberas de *Sphagnum*, 3100-3300 m, fl., *C. G. Lozano & al.* 721 (COL). Sudeste de Bogotá, 23 km al nordeste de Choachí, vegetación de páramo, 3260 m, 4-I-1976, fl., *J. L. Luteyn & al.* 4711 (COL, US). Municipio de Tausa, alrededores de la Laguna Verde, 3590 m, 18-III-1984, fl., *P. F. Mejía* 201 (COL). Páramo de Guasca, formando almohadones en el páramo, 3200 m, 15-XII-1959, fl., *L. E. Mora* 896 (COL). Páramo de Palacio,

Hacienda La Siberia, 3200-3400 m, 5-I-1960, fl., *L. E. Mora* 896 (COL); ibídem, fl., *L. E. Mora* 914 (COL). Municipio de Tausa, vereda Sabaneque, 3550 m, 1-X-1989, fl., *C. Moreno & D. Sanabria* 134 (COL). Páramo de Cruz Verde, cerca de Bogotá, en páramo húmedo, 3400-3600 m, 8-IX-1917, *F. W. Pennell* 1905 (PH 2 pl., US). Guasca, páramo de Guasca, 3500 m, VIII-1933, *E. Pérez Arbeldéz* 1143 (COL, US). Vía a Choachí, páramo de Cruz Verde, 3150 m, 21-X-1977, *O. Rangel & G. Guillot* 1338 (COL). Páramo de Cruz Verde, 3200-3400 m, *O. Rangel* 3812 (COL). Macizo de Bogotá, cerros detrás de Monserrate, 24-V-1951, *R. Romero Castañeda* 2555 (COL, VEN); ibídem, *R. Romero Castañeda* 2556 (COL, MEDEL). Páramo de Chingaza, vía a la represa de Chuza, 3400 m, 16-XII-1992, fl., *N. Ruiz* 80 (COL). Páramo en la vía Bogotá-Choachí, km. 15, 3000 m, 31-III-1990, *A. Salama & al.* 34 (COL). Municipio de Tausa, vereda San Antonio, Laguna Verde, costado sudeste, turbera, 3200-3300 m, 7-IV-1987, fl., *R. Sánchez & al.* 32 (COL). Municipio de La Calera, páramo de Palacio, cerca de la entrada al páramo de Chingaza, en turbera, 3300 m, 5-VI-1987, fl., *R. Sánchez & al.* 176 (COL). Guasca, vereda La Concepción, páramo, en franjas de bosquecillos y matorrales cercanos al camino, 2900-3000 m, 25-I-1990, *R. Sánchez & al.* 1432A (COL). Distrito especial de Bogotá, cerros de los alrededores de Bogotá, 2700-3000 m, 1964, *C. Saravia* 1318 (COL). "Cundinamarca", IX-1964, *C. Saravia* 4726 (COL). Páramo de Zipaquirá, 3200 m, 6-VIII-1949, *M. Schneider* 866b (COL). Páramo de Guerrero, 20 km adelante en la vía Zipaquirá-Pacho, 25-I-1967, *R. E. Schultes, R. T. Martin & T. Plowman* 30 (K); ibídem, *R. E. Schultes, R. T. Martin & T. Plowman* 33 (K, US). Macizo de Bogotá, La Calera, páramo de Palacio, 10200-10800 pies, 25-II-1953, *R. E. Schultes* 18735 (COL). Páramo de Palacio, 9000-10000 pies, 4-VII-1960, fl., *R. E. Schultes* 22479 (COL). Páramos de la vía Bogotá-Choachí, año de 1960, *R. E. Schultes* 22515A (COL). Páramo de Cruz Verde, laguna El Verjón, 3400 m, 28-IV-1984, fl., *A. Talero & A. Riaño* 6 (BOG-5686) (BOG). Near Bogotá, 11500 ft., 21-X-1915, *J. A. Tracey* 104 (K). Páramos de Bogotá, 3000 m, intervalo 1851-1854, *J. J. Triana s/n* (US-42165) (US). "Provincia de Bogotá, Andes de Bogotá", 3000 m, VIII-1853, *J. J. Triana* 3986.2 (COL) (P). La Calera, Hacienda La Siberia, 3300 m, 25-X-1952, fl., *L. Uribe Uribe* 2452 (COL). Distrito especial de Bogotá, Choachí, montes al sur de Peña Azul, 3200-3500 m, 6-XII-1955, fl., *L. Uribe Uribe* 2647 (COL). Páramo de Palacio, cabeceras del caño Rionegro, creciendo en grupos, 3400 m, 25-IV-1966, fl., *L. Uribe Uribe* 5607 (COL); ibídem, cabeceras del río Blanco, sector Ventana, 3350-3400 m, 29-XI-1972, fl., *L. Uribe Uribe* 6720 (COL). Carretera entre páramo de Palacio y La Calera, suelos húmedos, 17-IX-1961, fl., *T. van der Hammen* 23 (COL); ibídem, páramo de Palacio, La Calera, 3600 m, 4-VI-1952, fl., *T. van der Hammen* 385 (COL). Páramo de Cruz Verde, laguna El Verjón, 3400 m, 28-IV-1984, *C. Vargas & F. Álvarez* 2 (BOG-5679) (BOG). Páramo de Monserrate, "El Granizo", frecuente en páramo, 3200 m, V-1980, fl., *S. Zuloaga* 133 (COL).

Usos: Como se indica en el apartado correspondiente a etnobotánica, en varias ocasiones se ha sugerido o recomendado el cultivo de esta planta, por su belleza ("pinito de flor").

El pliego *Uribe* 5607 se cataloga como "planta muy apropiada para fronde de floreros". Recientemente, alguna de las empresas que comercializan flores en Santafé de Bogotá parece haber tenido en cuenta esta sugerencia, ya que desde principios de los noventa se ve en algunos comercios con tal fin.

11. *Aragoa corrugatifolia* Fernández Alonso, *Novon* 3(4): 356, figs. 1d-g, k-o, 2b (1993a) (fig. 58. 1b, 2d-g, 2k-o)

Etimología: El nombre de la especie hace referencia a los pliegues que se presentan en las hojas desarrolladas de esta especie.

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Distrito Especial de Bogotá, sur de Bogotá, orilla del río Tunjuelito, 27-IX-1952 (fl. fr.), A. Fernández Pérez & R. Jaramillo M. 1506 (*holotypus*, COL-84797; *isotypus*, US-2844824).

Ilustraciones: FERNÁNDEZ ALONSO, 1993a, figs. 1d-g, k-o, 2b.

Arbusto de 100-220 cm, por lo general ramoso en las partes superiores. Tallo (zona inferior) de hasta 3-4 cm de diámetro, de 1-1,3 cm en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Ramas primarias del eje principal verticiladas, largas, con escasa proliferación de ramas secundarias, ascendentes, que parten del eje con un ángulo de 45-60(-70)° (fig. 58.1b). Corteza del eje principal y de la zona inferior de las ramas, estriada longitudinalmente, con vestigios de hojas viejas degradadas. Ramas jóvenes terminales, glabras o subglabras, de 2-2,5 mm de diámetro (sin hojas) y 7-10 mm con la columna foliar. Hojas decurrentes en 1/5 de su longitud, disposición en las ramas arqueado-recurvadas, no claramente adpresas. Hojas jóvenes —de las ramas de último orden— (fig. 58.2d-g), de (4,5-)5-5,6 × 0,6-0,9 mm, lámina linear-lanceolada, subcoriácea, con brillo, de sección convexo-plana (haz-envés) o ligeramente convexo-cóncava, marcadamente aquillada en el dorso (envés), aguda en el ápice, con abundantes puntaduras glandulares en el haz y escasas en el envés. Hojas desarrolladas del eje principal (fig. 58.2k-o), adosado-adpresas al tallo, dispuestas en 8 filas o series ascendentes, de (6-)6,5-7,5(-8) × 0,6-1,2(-1,4) mm, linear-lanceoladas o con menos frecuencia estrechamente lanceoladas, ligeramente adelgazadas cerca de la zona de unión al tallo, lámina en la mitad inferior, transversalmente estriado-corrugada, pliegues irregulares; sección marcadamente convexo-cóncava (haz-envés), costilla central del envés muy pronunciada y aguda, márgenes foliares totalmente arqueado-recurvados. Flores dispuestas de forma más o menos densa en las ramas jóvenes, solitarias o geminadas en la axila de una bráctea foliácea externa (cada bráctea externa, recubre a 2 brácteas internas, generalmente con una flor cada una), brácteas internas de 2-3 mm de longitud, estrechamente triangulares, completamente cóncavas, amplexicaules, que recubren al pedicelo y parte del cáliz; ocasionalmente flores aparentemente verticiladas, por la presencia de varias brácteas fértiles (externas) más o menos al mismo nivel. Pedicelo floral menor o igual a 1 mm en flor y de hasta 1,9 mm en el fruto. Cáliz. Sépalos de (4,6-)5-6,5 mm de longitud y 2,5-3 mm de anchura en la parte más ancha (tercio basal); lanceolados, agudo-apiculados, gradualmente adelgazados hacia la base, de sección canaliculada, con quilla pronunciada en mayor o menor grado en el envés, con indumento algodonoso en los márgenes y ápice (en la mitad superior); con dos zonas marginales (1/4 de la anchura a cada lado) más o menos membranosas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino nectarífero plano, anular, de 1,7 mm de diámetro, con depresión central de c. 0,6 mm de diámetro. Corola blanca de 10,5-13 mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 4-5 mm de longitud, 3 mm de anchura en la base y c. 4 mm a nivel de la garganta; lóbulos lanceolados u oblongo-lanceolados de 7-8 mm × 3-3,5 mm, internamente con abundante indumento algodonoso en la mitad superior del tubo y glandular-flexuoso más corto en el 1/3 inferior de los lóbulos. Estambres con filamentos de 2,2-3,5 mm de longitud, anteras de c. 1 × 1 mm, en forma de herradura o subtriangulares. Ovario de c. 2 mm de longitud. Estilo de 4,5-5 × 0,1-0,2 mm en la anthesis, estigma subcapitado, glabro en todas sus

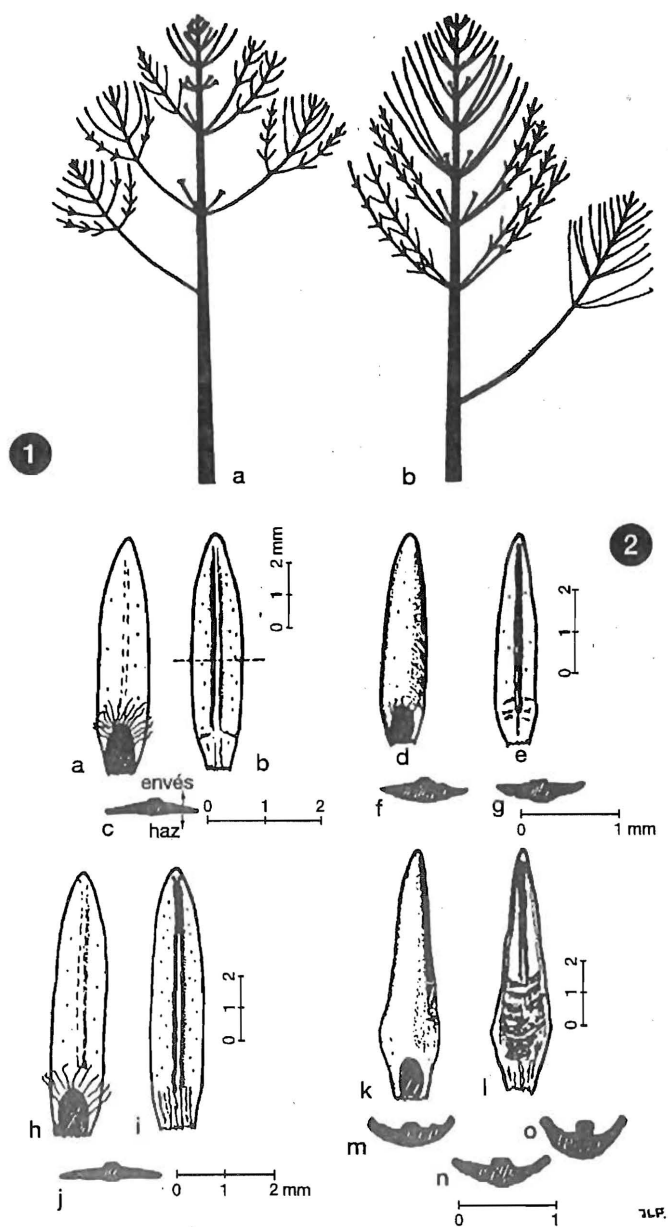


Figura 58.—Comparación entre *Aragoa corrugatifolia* y *A. abietina* en hábito y hojas: 1a, hábito de *A. abietina*; 1b, hábito de *A. corrugatifolia*. 2, hojas de las ramas de último orden en *A. abietina* (a, haz; b, envés; c, sección transversal en la zona media de la lámina) y en *A. corrugatifolia* (d, haz; e, envés; f, g, sección); hojas desarrolladas del eje principal en *A. abietina* (h, haz; i, envés; j, sección) y *A. corrugatifolia* (k, haz; l, envés; m, n, o, sección).

partes. Cápsula de 5,2-6 × 3 mm, oval-cónica, subaguda, que en longitud sobrepasa claramente al cáliz (en c. 1/3 de su longitud); valvas de 5-5,3 × 2,1-2,2 mm, estrechamente lanceoladas, agudas, cóncavas. Septo placentario en el fruto de ovado-lanceolado a estrechamente triangular, de 4-4,7(-5) × 2,2-2,8 mm en la parte más ancha. Semillas por lo general 3 por lóculo, adosadas al septo placentario, discoides o irregularmente discoide-elípticas, de 2,2-3 × 1,8-2 mm, con ala ancha (al menos tan ancha en todos sus lados como la parte carnosa central de la semilla); ala finamente plegado-reticulada, celdillas membranáceas dispuestas por el dorso en 12-14 filas. Semilla (sin el ala) subsférica u oval, un poco comprimida dorsalmente, de 1 × 0,8-1 mm.

Floración: Existen registros de floración de los meses febrero, julio, septiembre y noviembre.

Hábitat y ecología: Crece en páramo entre los 3300-3700 m, en general en zonas con humedad edáfica acusada, cerca de lagunas o planicies anegadas.

Las indicaciones de *A. abietina* en dos levantamientos de la laguna de Los Tunjos, en el páramo de Chisacá (SÁNCHEZ & RANGEL, 1990), muy probablemente corresponden a esta especie. Se indica en la asociación *Lysipomio-Diplostephium revoluti*, junto con *Carex pichinchensis* H.B.K., *Puya santosii* Cuatr., *Hypericum lancioides* y *P. reissianae* (Hieron.) Cuatr. En este ambiente, la presencia de "*A. abietina*" es menos notoria (cobertura 10%), comparado con lo que suele ocurrir con *A. abietina*, que se comporta como elemento dominante en las asociaciones típicas donde aparece: *Aragoetum abietinae* (CLEEF, 1981) y *Aragoetum abietinae-Puyetum santosii* (SÁNCHEZ & RANGEL, 1990).

Distribución: Conocida solo del sur de la Cordillera Oriental de Colombia, en la región de Chisacá y Sumapaz (fig. 61).

Observaciones: *A. corrugatifolia* se encuadra dentro del grupo "*abietina*" (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991, 1993b) por el tipo de ramificación, hojas, longitud del pedicelo floral y anchura del ala en la semilla. Una especie emparentada con *A. corrugatifolia* es *A. abietina* H.B.K., anteriormente tratada en esta tesis y circunscrita geográficamente a los páramos del centro y norte del departamento de Cundinamarca. Esta especie (*A. abietina*) se separa con claridad por sus hojas de mayor tamaño, hojas adultas con sección aplanada ligeramente biconvexa y láminas rígido-coriáceas, no estriado-corrugadas. En cuanto al tipo de ramificación, en *A. corrugatifolia* se observa mayor densidad en la disposición de las ramas primarias, tanto por el número de ramas por "verticilo" como por la menor distancia entre éstos; además en esta especie no se observa proliferación de ramas terciarias, a diferencia de lo que ocurre con *A. abietina*. Una segunda especie emparentada es *A. occidentalis* Pennell, endémica de la parte septentrional de la Cordillera Occidental de Colombia; entre otros caracteres se diferencia por su corola glabra en la garganta y en la base de los lóbulos.

Material estudiado

COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Municipio de Pasca, vereda Cajitas, laguna Cajitas, 3700 m, 4-IX-1983, fl., fr., *M. P. Ardila & al. 2* (BOG-3016). Distrito Especial de Bogotá, páramo

de Sumapaz, después de la laguna de Chisacá, "Laguna Larga" en la vía a San Juan de Sumapaz, 3300-3400 m, 10-XI-1987, fl., *J. L. Fernández Alonso, M. R. Garzón & al.* 7754 (COL, MA); ibídem, zonas encharcadas cercanas a la "Laguna Larga", 3350 m, 23-IX-1994, *J. L. Fernández Alonso & al.* 11.634 (COL, MA). META: Páramo de Sumapaz, hoya El Nevado, lagunas El Sorbedero y El Nevado y páramos en las cercanías, aprox. 500 m al norte de la laguna El Sorbedero, 3550 m, 1-II-1972, *A. M. Cleef* 1505 (COL). Cubarral, orilla de la laguna de La Guitarra, páramo de Sumapaz, 3420 m, 5-VII-1981, *R. Franco P. & O. Rangel* 158 (COL).

12. ***Aragoa occidentalis*** Pennell, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 89: 429-430 (1938)

Arbusto de (20-)50-200 cm, ramoso o muy ramoso en las partes superiores. Tallo de 6-8 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Ramas del eje principal opuestas o verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de 20-60°, alargadas; ramas secundarias opuestas o verticiladas largas y no ramificadas o con ramas terciarias cortas. Ramas jóvenes terminales, subglabras, de c. 6,5-9 mm de diámetro (con la columna de hojas) y 2-2,5 mm sin la columna foliar. Hojas dispuestas helicoidalmente al menos 6 filas o series ascendentes helicoidalmente (parásticos), el número de ortósticos puede ser superior a 12-14; decurrentes en 1/6 de su longitud, disposición en las ramas ascendente o erecto-patente o en otros casos patentes o reclinadas, a menudo ligeramente curvadas hacia el eje en el ápice. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 4,9-8 × 0,8-1 mm, lineares o linear-subuladas, subcoriáceas en la madurez, no nítidas, de sección biconvexa o más raramente convexa-plana (haz-envés), aquilladas en el dorso (envés) y con la zona central abultada en el haz, a veces también con costa; láminas agudas o no en el ápice, con punteaduras glandulares excavadas poco conspicuas. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma a las jóvenes, con sección convexo-plana o biconvexa, envés con costa muy marcada y haz marcadamente convexo, ocasionalmente también costado, de 6,5-10 × 0,9-1,1 mm, con escasos pelos algodonosos en la región axilar. Flores generalmente dispersas en las ramas jóvenes; solitarias o geminadas. Bráctea foliácea externa de 4,5-5,5 mm de longitud. Brácteas internas, 1 ó las 2 fértiles, éstas de 2,5-3 mm de longitud. Pedicelo floral de hasta 1,5 mm de longitud. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 3,6-4,3 × 1,5-2 mm, ovado-oblongos, subobtusos, con sección acanalada, levemente carenados, por lo general solo en la mitad distal, raramente en toda su longitud; con algunas punteaduras en la cara externa; con indumento algodonoso en los márgenes del tercio distal, más conspicuo en los ápices, con dos bandas marginales (1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino plano, irregularmente anular, de 1,4-1,6 mm de diámetro. Corola de 10-12 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo blanco-amarillento, de 3,5-5 mm de longitud, internamente glabro, cara externa de la corola con pequeñas glándulas sésiles amarillentas, translúcidas, dispersas. Lóbulos blancos de 5,2-7,3 × 3,5-4 mm triangular-obovados, redondeados en el ápice, glabros en la cara interna. Estambres con filamentos blancos, aplanados, de 2-2,3 mm de longitud, glabros o muy raramente con escasos pelos en la zona de unión a la corola, anteras de 0,9-1 mm de

longitud y de hasta 1,2 mm extendidas, en herradura, anteras expandidas irregularmente elipsoides. Ovario de 1,3 mm, glabro. Estilo de 2-2,4 mm en al flor y 3,2-3,8 después de la antesis, estigma subcapitado, con 3 óvulos por lóculo. Cápsula marrón en seco, de 5-6 mm de longitud y c. 3 mm de anchura, oval-cónica, con 4 radios longitudinales ligeramente resaltados, correspondientes a las líneas de dehiscencia de las valvas, aguda en el ápice; valvas de 4,2-5,2 × 1,9-2,4 mm, agudas, acanaladas. Septo placentario en el fruto, irregularmente ovado-cónico, comprimido, de 1,8-2 × 1,5 mm. Semillas 4-6: 2-3 por lóculo, adosadas al septo placentario, comprimidas, discoides o subelípticas, de 2,6-3 × 1,7-2 mm de longitud, testa prolongada en ala ancha, finamente reticulada, con aspecto de malla; en la cara inferior con 36-50 filas de surcos radiales que parten de la cicatriz de unión a la placenta, y con 10-12 filas longitudinales en la cara dorsal; semilla (sin el ala) elíptica, marrón, de 1,5 × 1,2 mm.

Distribución: Taxon conocido por escasas colecciones del norte de la Cordillera Occidental de Colombia (fig. 61).

Variabilidad: En el presente tratamiento se ha considerado oportuno separar en un taxón subspecífico independiente las poblaciones más meridionales conocidas en la especie (municipio de Salgar, departamento de Antioquia). La subspecie típica se encuentra distribuida en el nudo de Paramillo y en los páramos de la región de Frontino (Antioquia).

Observaciones: Por el tipo de ramificación, grosor de las ramas y longitud de los pedicelos se incluye aquí al lado de otras especies del grupo *abietina*. No obstante sus hojas subcoriáceas, la sección foliar y las corolas glabras lo relacionan con elementos del grupo *lycopodioides*. Sus parientes más cercanos podrían encontrarse en la región del Sumapaz entre *A. corrugatifolia* (grupo *abietina*) y *A. cundinamarcensis* (grupo *lycopodioides*).

Frecuentemente se presentan cuerpos fructíferos de origen fúngico (*Ascomycetos/Pirenomyces*) negros dispersos en las hojas, de c. 0,2 mm de diámetro.

CLAVE PARA LAS SUBESPECIES DE *ARAGOA OCCIDENTALIS*

- 1a. Partes superiores de la planta sin ramas cortas de tercer orden desarrolladas, hojas de las ramas jóvenes imbricado-ascendentes, por lo general agudas, hojas desarrolladas con sección convexo-planas o más raramente lenticular (haz-envés), sépalos de 4-4,3 × 1,7-2 mm 12a. *A. occidentalis* subsp. *occidentalis*
- 1b. Partes superiores de la planta con ramas cortas de tercer orden desarrolladas, hojas de las ramas jóvenes patentes o reclinadas, por lo general obtusas, hojas desarrolladas con sección lenticular o transverso-rómbica, con ambas costillas (en haz y envés) resaltadas, sépalos de 3,6-3,8 × 1,5-1,8 mm 12b. *A. occidentalis* subsp. *refracta*

12a. *Aragoa occidentalis* Pennell subsp. *occidentalis*

Etimología: Hace referencia a la procedencia de la especie, Cordillera Occidental de Colombia.

Typus: COLOMBIA. ANTIOQUIA: Límite departamental Antioquia-Córdoba, Cordillera Occidental, Páramo de Chaquiro, entre río Sucio y río Esmeraldas, páramo con gramíneas, 3000-3200 m, 23-II-1918, F. W. Pennell 4269 (*holotypus*, PH-811739; *isotypus*, US-1875098) (fig. 59).

Arbusto de (20-)50-200 cm. Tallo ramoso o muy ramoso en las partes superiores. Ramas largas, partiendo del eje con un ángulo de c. 20-50°; corteza de la zona inferior de las ramas, conservando restos de la parte soldada de cada hoja. Ramas secundarias largas y no ramificadas. Ramas jóvenes terminales. Hojas dispuestas en las ramas de modo ascendente o erecto-patente, raramente patentes, ligeramente curvadas hacia el eje en el ápice. Hojas jóvenes de 4,9-8 × 0,8-1 mm, de sección biconvexa o más raramente convexo-plana (haz-envés), láminas agudas en el ápice. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma a las jóvenes, con sección convexo-plana o biconvexa, envés con costa muy marcada y haz claramente convexo, ocasionalmente también costado, de 6,5-10 × 0,9-1,1 mm. Bráctea interna de 2,5-3 mm de longitud. Pedicelo floral de menos de 1 mm de longitud. Cáliz: Sépalos (en el fruto) de 4-4,3 × 1,7-2 mm, ovado-oblongos, subobtusos, levemente carenados. Disco hipógino plano, irregularmente anular, de 1,4-1,6 mm de diámetro. Corola de 10-12 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo blanco-amarillento, de 4-5 mm de longitud, internamente glabro, cara externa de la corola con pequeñas glándulas sésiles amarillentas, translúcidas, dispersas. Lóbulos blancos, de 5,2-7,3 × 3,5-4 mm triangular-obovados, redondeados en el ápice, glabros en la cara interna. Estambres: Filamentos de 2-2,3 mm de longitud, glabros o muy raramente con escasos pelos en la zona de unión a la corola, anteras de 0,9-1 mm de longitud, hasta 1,2 extendidas, en herradura, anteras expandidas irregularmente elipsoides. Ovario de 1,3 mm, glabro. Estilo de 2-2,4 mm en la flor y 3,5-3,8 en el fruto joven. Cápsula de 5-6 mm de longitud y c. 3 mm de ancho, oval-cónica. Semillas 4-6: 2-3 por lóculo, adosadas al septo placentario, comprimidas, discoides o subelípticas, de 2,6-3 × 1,7-2 mm de longitud; semilla (sin el ala) de 1,5 × 1,2 mm.

Floración: Se conocen pliegos de herbario con flores, correspondientes a los intervalos enero-marzo y agosto-octubre.

Hábitat y ecología: Poseemos escasa información sobre el comportamiento ecológico de esta subespecie. Según las notas de las etiquetas de herbario, vive en pajonales y formaciones arbustivas en el subpáramo y páramo. Páramos secos, en zonas abiertas y rocosas (areniscas). PENNELL (1918, 1938) recoge información ecológica adicional sobre la localidad típica de la especie, en la que *A. occidentalis* convive con especies de *Bartsia* (*Scrophulariaceae*), *Pernettya*, *Befaria* (*Ericaceae*), *Sisyrinchium* (*Iridaceae*), *Espeletia* (*Asteraceae*), *Bomarea* (*Alstroemeriaceae*), *Gentiana* (*Gentianaceae*) y *Geranium* (*Geraniaceae*), en asociaciones similares a las que se presentan en los páramos cercanos a Bogotá.

Distribución: La subespecie típica se conoce del nudo de Paramillo (páramo de Chaquiro) y de los páramos de la región de Urrao (Frontino), todos en el departamento de Antioquia (fig. 61). Rango altitudinal: (3000-)3200-3450 m.

Material estudiado

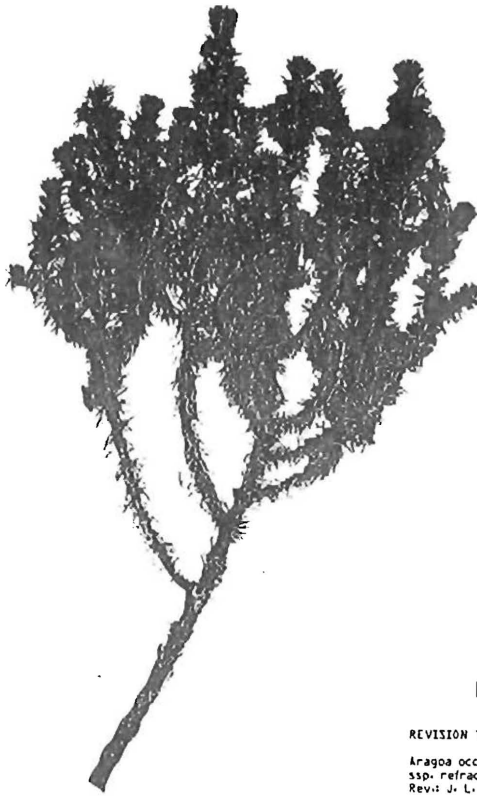
COLOMBIA. ANTIOQUIA: Páramo de Frontino, cerca de Llano Grande, páramo de Espeletia, 3450 m, 26-X-1976, *J. D. Boeke & J. F. Mcelory* 239 (MEDEL). Páramo de Frontino, 12000-13000 pies, VIII-1951, *M. A. Carriker, Jr.* s/n (US-2057348) (COL, US). Páramo del Morro de Frontino, norte de Urrao, 11800 pies, 10-III-1944, zonas rocosas secas, *E. L. Core* 389 (COL, HUA, US). Municipio de Urrao, páramo de Urrao, 3500 m, IX-1960, *S. Espinal & E. Pérez* 256 (COL, HUA); ibídem, páramo de Frontino, camino de la casa del Morro a Llano Grande, 3410 m, 10-I-1984, *R. Londoño & al.* 220 (HUA, MEDEL); ibídem, sitio Llano Grande, junto al camino que va de la casa del Morro al sitio Campanas, 3380 m, 10-IX-1986, *F. J. Roldán, O. Marulanda & M. Escobar* 328 (HUA).

12b. *Aragoa occidentalis* Pennell subsp. *refracta* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 86 (1993b)

Etimología: Del latín *refractus*, -a, -um = reflexo. Hace referencia a la orientación de las hojas con respecto a los ejes de donde parten.

Typus: COLOMBIA. ANTIOQUIA: Municipio de Salgar, Morro de Santa Ana, 3500 m, 4-XI-1985, *R. Franco P., G. Galeano, C. I. Orozco & G. Lozano* 2392 (*holotypus*, COL; *isotypus*, por distribuir) (fig. 60).

Arbusto de 120 cm muy ramoso en las partes superiores. Tallo de 5-6 mm de diámetro en la parte superior (c. 25-30 cm del ápice). Ramas de los ejes principales opuestas o verticiladas, que parten del eje con un ángulo de c. 30-60°, alargadas; corteza de la zona inferior de las ramas, conservando restos de la parte soldada de cada hoja, en las zonas inferiores, rastros foliares rectangular-elipsoides dispuestos en 6-7 filas helicoidalmente ascendentes (parásticos). Ramas secundarias arqueado-ascendentes, ramas terciarias generalmente presentes, cortas y ascendentes. Ramas jóvenes terminales, con indumento algodonoso entre las hojas, poco visible, de c. 8,5-10,5 mm de diámetro (con la columna de hojas) y 2-2,5 mm sin la columna foliar. Hojas decurrentes en 1/5 a 1/6 de su longitud, disposición en los ápices erecto-patente, en las partes medias e inferiores reclinadas (refractus). Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de 6-7 × 0,8 mm, lineares o linear-subuladas, subcoriáceas en la madurez, sin brillo, de sección biconvexa o más raramente convexo-plana (haz-envés), aquilladas en el dorso (envés) y con ancha costilla central en el haz, láminas subagudas en el ápice, con punteaduras glandulares excavadas poco conspicuas. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma a las jóvenes, con sección biconvexa o ligeramente convexo-plana (haz-envés), haz y envés con costas marcadas, de 8,5-10 × 0,9-1,1 mm. Flores generalmente dispersas en las ramas jóvenes; solitarias o geminadas. Bráctea foliácea externa de 4-6 mm de longitud, ligeramente más ancha que la hoja. Cada bráctea externa recubre a 1 ó más frecuentemente 2 brácteas internas, con una flor en su axila. Pedicelo floral de hasta 1,5 mm, densa y cortamente algodonoso. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de c. 3,6-3,8 × 1,5-1,8 mm, ovado-oblongos, subobtusos, con sección ligeramente acanalada, carenados, por lo general solo en la mitad distal, raramente en toda su longitud, con dos bandas marginales (1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipóginio plano, irregularmente anular, de 1,3-1,6 mm de diámetro. Corola blanca de 10-12 mm de



Holotypus

REVISION TAXONOMICA ARAGOA

Aragoa occidentalis Pennell
 ssp. *refracta* Fernández Alonso
 Revis: J. L. Fernández Alonso/1993

HERBARIÓ NACIONAL COLOMBIANO

Arbusto de 1,20m. Flores blancas.

COLOMBIA

Departamento de Antioquia, Municipio de Salazar,
 Morro de Santa Ana.
 Alt. 3500 m.

Nº 2392 Dr. Franco, G. Gabonero, F. Nieto
 E. J. Cárdenas & G. Lozano

Figura 60.—Holótipo de *Aragoa occidentalis* subsp. *refracta*.

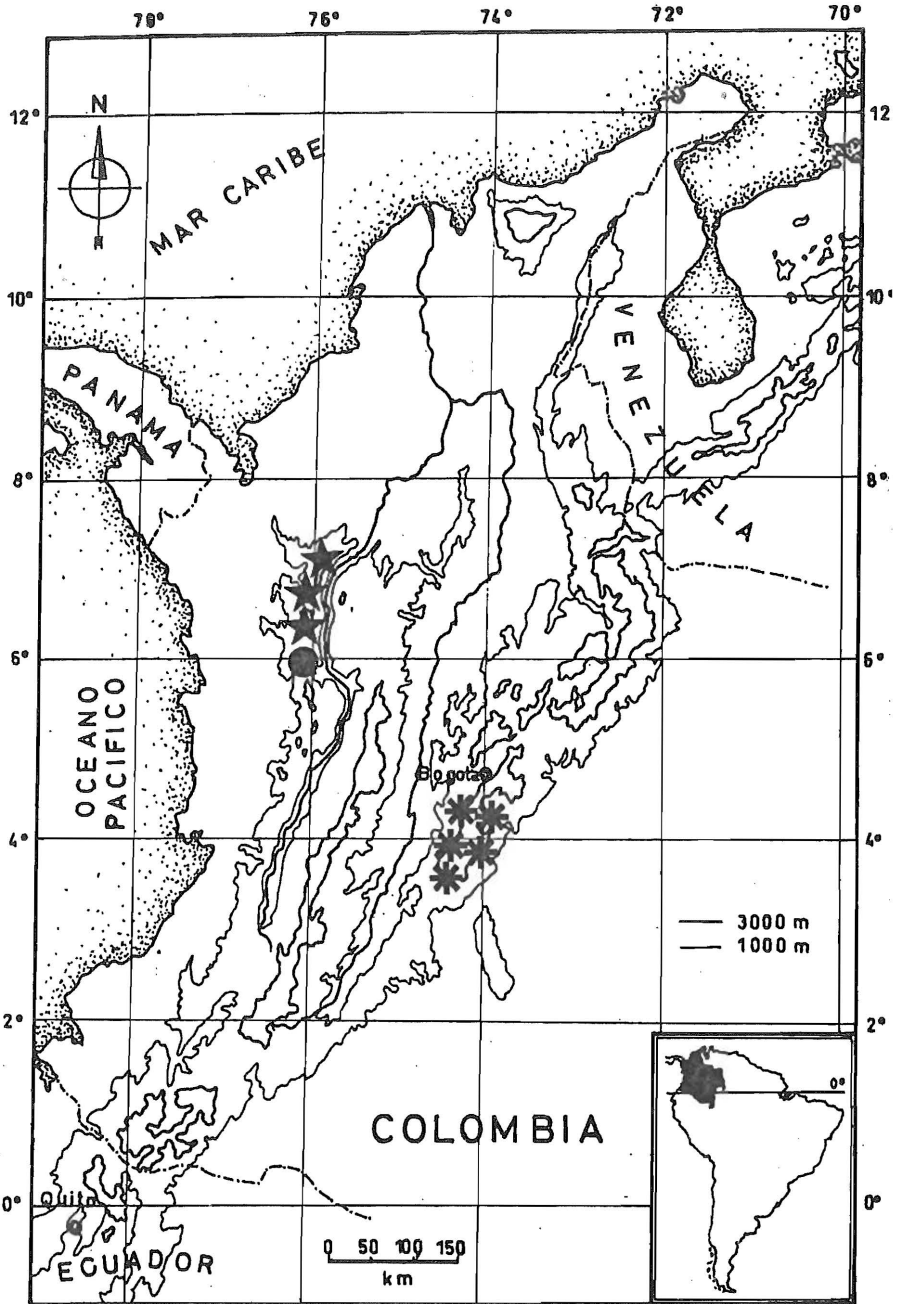


Figura 61.—Distribución de *Aragoa corrugatifolia* (*), *A. occidentalis* subsp. *occidentalis* (★) y *A. occidentalis* subsp. *refracta* (●).

longitud (tubo + lóbulos), tubo de 3,5-4 mm de longitud, internamente glabro, papiloso; cara externa de la corola con pequeñas glándulas sésiles amarillentas, translúcidas, dispersas. Lóbulos de 4,5-6 × 3-3,5 mm obovado-espátulados, redondeados en el ápice, glabros en la cara interna. Estambres con filamentos aplanados, de 2-2,3 mm de longitud, glabros o muy raramente con escasos pelos en la zona de unión a la corola; anteras de 0,9-1 mm de longitud, en herradura, anteras expandidas irregularmente auriculares. Ovario de 1,5 mm, glabro. Estilo de 2-2,4 mm en la flor y 3-3,5 en el fruto joven, estigma subcapitado, con 3 óvulos por lóculo. Cápsula: no vista.

Hábitat y ecología: Taxon solo conocido por la colección típica.

Distribución: Restringida a páramos aislados de la Cordillera Occidental, en el departamento de Antioquia, Colombia (fig. 61).

Grupo 3. *Lycopodioides* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b)

Arbustos a arbolillos, con follaje verde intenso o menos frecuentemente verde pálido, no glauco; ramas primarias generalmente divaricadas o patentes, ramas en la mayoría de las especies, gráciles (de menos de 8 mm de diámetro, con hojas), ramas secundarias frecuentemente con abundante proliferación de ramas terciarias y cuaternarias opuestas o verticiladas (fig. 62A). Hojas desde adpresas a patentes respecto al eje; no coriáceas o subcoriáceas, hojas jóvenes (de las ramas de último orden) raramente de más de 7 mm de longitud y 1 mm de anchura, de sección variada según las especies, en su mayoría biconvexa, generalmente con punteaduras glandulares en el envés, pedicelos fructíferos por lo general de 1,5-6 mm de longitud, corola grande y subtrotácea o bien pequeñas y más cortas (rotáceas), cápsulas por lo general igualando o sobrepasando claramente al cáliz fructífero, semillas generalmente de 2,5-4,5 mm de longitud, con ala ancha.

El grupo *lycopodioides* es el más complejo y el que más problemas de delimitación taxonómica presenta. Si bien hasta fechas recientes solo contaba con una especie descrita (FERNÁNDEZ ALONSO, 1991), en la actualidad (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b; FERNÁNDEZ ALONSO & CASTROVIEJO, 1993) comprende siete especies (tabla 23), distribuidas a lo largo de la Cordillera Oriental desde el páramo de Sumapaz (Meta) hasta los páramos de Tamá y Jurisdicciones (Norte de Santander). La distribución de este grupo se centra en los departamentos de Boyacá, Santander y Norte de Santander, donde se encuentran seis de las siete especies. Solo una ha sido colectada en Venezuela, *A. tamana*, que también se encontrará en Colombia (ver capítulo de distribución). Las indicaciones de *A. lycopodioides* para Venezuela en la literatura o bien se referían a *A. tamana* o estaban basadas en una colección recientemente descrita (*A. funckii*) de los Andes de Mérida, que se citó como *A. lycopodioides*.

Tres de las especies de este grupo, se separan claramente del resto por poseer flores pequeñas (tubo de la corola de hasta 3 mm) y corolas glabras internamente: *A. cundinamarcensis*, *A. parviflora* y *A. abscondita*. Las cuatro restantes presentan corolas con tubo de más de 3 mm y corola con garganta muy pelosa.

TABLA 23

CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LAS ESPECIES
DEL GRUPO *LYCOPODIODES*, DE LA SECCIÓN *ARAGOA*

Caracteres (medidas en mm)	Grupo <i>Lycopodioides</i>			
	Sépalos, longit.	Corola, indum.	Tub., longit.	Estilo
Subgrupo <i>Parviflora</i>	<3,5(-4)	glabra	< 3	< 3
Subgrupo <i>Lycopodioides</i>	>3,8(-4)	pelosa	> 3	> 3,5
Caracteres (medidas en mm)	Subgrupo <i>Parviflora</i>			
	<i>cundinamarcensis</i>	<i>parviflora</i>	<i>abscondita</i>	
Sep. long.	3,2-4	2,5-3	2,8-3,3(-3,5)	
Corol. > 6,5	+	-	-	
Lob. corol. > 6 = 4,5	+	-	-	
Estilo > 2,5	+	-	-	
Hoj. des. long.		5-6	4-5	
Hoj. des. anc.		0,9-1	0,6-0,7	
Secc. fol		transv. romb.	subtrígon.	
Ped. fr. < 2,5		-	+	
Estilo < 2		+	-	
Cápsul. long. > 4,5		+	-	

13. *Aragoa cundinamarcensis* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 87, fig. 4 (1993b) (fig. 62)

Etimología: Del departamento de Cundinamarca, Colombia.

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Distrito Especial de Bogotá, páramo de Sumapaz, después de la laguna de Chisacá, pendientes cercanas a la quebrada Taquecito, confluencia de bosque altoandino y páramo húmedo, 3450-3650 m, 9-XI-1987, J. L. Fernández Alonso, M. R. Garzón & al. 7753 (*holotypus*, COL; *Isotypi*, MA y por distribuir).

Arbusto de (0,3-)0,5-3,5 m, ramoso o muy ramoso en las partes superiores, con follaje verde oscuro (fig. 62A). Tallo de (4-)6-9 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice) y de hasta 40-70(-100) mm en la base de la planta. Ramas del eje principal generalmente verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de hasta 80-90° en las zonas inferiores y de 30-60° en las partes superiores; corteza de la zona inferior de las plantas con estrías longitudinales, cilindro cortical (vivo) de color verde pálido, madera de color crema. Ramas secundarias y terciarias opuestas o verticiladas, ápices de las ramas de último orden de c. 2-3 mm de diámetro (sin hojas) y 4-7 mm con la columna foliar, con indumento algodonoso enmascarado por las hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 6-7 filas o series, ascendentes con respecto al eje, ligeramente incurvas en el ápice, densamente imbricadas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) verde oscuro, de 4-5(-6) × 0,4-0,8(-0,9) mm, linear-subuladas o estrechamente lanceoladas, decurrentes en 1/4 a

1/5 de su longitud, subcarnosas en fresco, no coriáceas, sin brillo, de sección biconvexa, transverso-rómbica, marcadamente aquilladas en el dorso (envés) y con costa obtusa más ancha en el haz; láminas agudas en el ápice, con punteaduras dispersas en el envés, poco conspicuas. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma a las jóvenes, ligeramente más anchas en el tercio basal, de 5-6,5(-9) × 0,8-1 mm, sección biconvexa, con costa en ambas caras, más aguda y marcada en el envés; ocasionalmente planas en el haz con zona central resaltada. Flores numerosas en las ramas jóvenes (fig. 62B), por lo general las flores se disponen en la zona subterminal de las ramitas, geminadas o raramente solitarias, en la axila de una bráctea foliácea (externa), ligeramente más corta que las hojas y más ancha en la base. Ocasionalmente, entre la 2 flores, se disponen 2 brácteas internas adicionales muy desiguales, triangulares, estériles. Pedicelo floral largo, de c. (1,2-)1,5-2 mm (hasta 3 mm en fruto), con pelos cortos algodonosos. Cáliz. Sépalos verdes en fresco (en el fruto) de (2,9-)3,2-4 × (1,5-)1,8-2 mm, ovados, agudos, con sección acanalada, levemente carenados, con indumento algodonoso en los márgenes del 1/2 a 1/4 distal y con un mechón de pelos en el ápice, longitudinalmente con dos zonas marginales (1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino plano, anular, de (1-)1,5-1,8 mm de diámetro. Corola blanca de (6,5-)7,5-9,8 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo de 2,1-2,9 mm de longitud, por lo general ligeramente ensanchado desde la base hasta la boca, con 4 bandas resaltadas que son continuación de los 4 filamentos estaminales y recorren el tubo en toda su longitud; internamente glabro, cara externa de la corola con pequeñas glándulas translúcidas, amarillentas, resaltadas, dispersas. Lóbulos patentes, de (4,5-)5,5-7,5 × 3-3,5 mm, desde anchamente obovados a subespatulados, glabros en la cara interna y con diminutas glándulas translúcidas resaltadas, dispersas en la cara externa. Estambres patentes en la antesis, filamentos blancos, de 1,5-2 mm de longitud, enteramente glabros, anteras de 0,6-0,8 mm de longitud, subtriangulares, en forma de herradura. Ovario oblongo de c. 1 mm de longitud. Estilo de 1,1-1,4 mm en la flor, y 2,5-2,8 mm al alcanzar su completo desarrollo; estigma subcapitado. Cápsula de 5-6,2 mm de longitud y 2,8-3 mm de ancho, sobrepasando notoriamente al cáliz, cónica, aguda o subaguda, ligeramente comprimida en el ápice; valvas de 5-5,5 × 1,8 mm, lanceoladas, ligeramente acanaladas en sección. Septo placentario en el fruto lanceolado-triangular, con surco medio longitudinal difuso, de 2,8-3 × 2,3 mm (en seco). Semillas por lo general 3-4 por lóculo, adosadas al septo placentario, muy comprimidas, estrechamente elípticas o lanceoladas, convexas en la cara dorsal y cóncavas en la cara ventral, de (3-)3,5-4,2 × 1,8-2 mm, con ala ancho blanco nívea en fresco, finamente asurcado-reticuladas, 9-12 surcos oblicuamente longitudinales en la cara dorsal; semilla desprovista de ala, elíptica o estrechamente elíptica de 1,5-2 mm de longitud.

Floración: Con base en los pliegos de herbario y las observaciones de campo, los intervalos de floración en esta especie pueden delimitarse en junio-agosto y noviembre-diciembre. Aunque, como ocurre en otras especies, la floración se presente de forma llamativa en algunos meses concretos, ésta puede prolongarse a lo largo de todo el año.

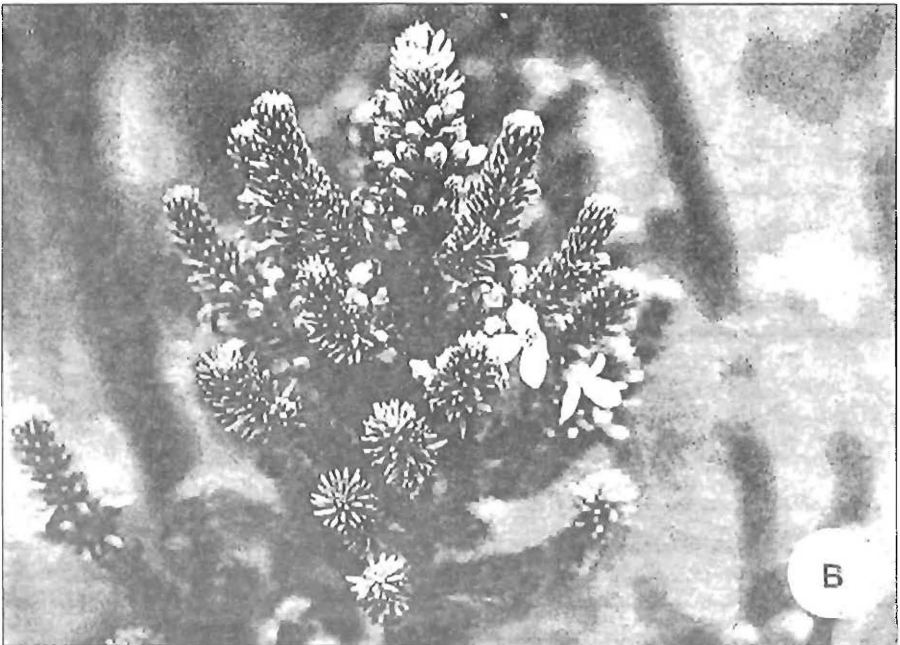


Figura 62.—*Aragoa cundinamarcensis*.

Hábitat y ecología: Crece frecuentemente en ambientes higroturbosos acompañada de *Espeletia* (Asteraceae), *Puya* (Bromeliaceae) y *Chusquea* (Poaceae).

En ocasiones se encuentran arbustos de cierto porte (hasta 3,5 m) creciendo en formaciones ralas con especies de asteráceas, *Escallonia* (Grossulariaceae), *Chusquea* (Poaceae), etc. También se ha observado en el margen altitudinal del bosque de *Escallonia myrtilloides*, acompañado de *Espeletia grandiflora*, *Calceolaria perfoliata*, *Hypericum* sp., etc. (figs. 30B, 62A).

Distribución: Páramos del departamento de Cundinamarca, a lo largo del ramal Sumapaz-Chisacá-Chingaza. En el páramo de Sumapaz también se encuentra en el sector del departamento del Meta, donde fue colectada esta especie por primera vez (FOSBERG, 1944). Reaparece en los páramos de Chasques y Santa Bárbara (Villapinzón, límites con Boyacá), localidades que representan el límite norte conocido para esta especie (fig. 63). Las citas de Cundinamarca/Meta de *A. lycopodioides* (CLEEF, 1979; BAUMANN, 1988), corresponden en realidad a *A. cundinamarcensis*.

Variabilidad: *A. cundinamarcensis*, a pesar de mantener uniformidad en la presencia o ausencia de determinados caracteres, tipo de sección foliar e indumento de la corola, muestra un cierto margen de variación en el tamaño de hojas y de los lóbulos de la corola a lo largo de su rango de distribución, diferencias poco significativas para justificar, en el estado actual de conocimiento del grupo, la separación de táxones independientes.

Hibridación: Se ha detectado hibridación natural de esta especie con dos especies del "grupo *abietina*" (*A. abietina* y *A. corrugatifolia*) y con *A. cleefii*, del "grupo *cupressina*" (figs. 9C, 63).

Observaciones: A diferencia de *A. abscondita* y *A. parviflora*, especies con las que guarda estrecha relación, presenta mayores dimensiones en hojas, cáliz, corola, estilo y semillas. Geográficamente ocupa una posición más meridional, en la cadena de páramos de la Cordillera Oriental.

A menudo se ha detectado la presencia de cuerpos fructíferos de *Ascomycetos/Pyrenomicetos*, negros, esféricos, sésiles, dispersos principalmente en el envés foliar. Esto se ha observado también en algunas otras especies del género, como *A. occidentalis*.

Material estudiado

COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Municipio de Fómeque, cercanías de la Laguna de Chingaza, 3.200 m, 10-IX-1990, *M. Avilés* 4 (Herb. Univ. Javeriana). Cordillera Oriental al sur de Usme, páramo de Chisacá, hacia la Laguna Grande, 4020 m, 9/11-XI-1958, *H. G. Barclay* & *P. Juajibioi* 6213 (COL). Parque N. N. Chingaza, represa de Golillas, bosque andino, 2.995 m, 1-IX-1991, *S. I. Basto*-29A (Herb. Univ. Javeriana). Municipio de Fómeque, Parque Nacional Natural de Chingaza, Valle del Frailejón, páramo, 3150 m, 12-VI-1989, *H. Y. Bernal* & *L. C. Jiménez* 1141 (Herb. Univ. Javeriana); ibídem, Campamento Inderena, alrededores del río La Playa, páramo, 3100 m, 20-VIII-1989, *H. Y. Bernal* 1408 (Herb. Univ. Javeriana). Municipio de Villapinzón, vía Villapinzón a las fuentes del río Bogotá, cerca del páramo de Santa Bárbara, quebrada umbría con suelo cubierto por capa de *Sphagnum*, 3250 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso* & *T. Castillo* 10531 (COL, MA); ibídem, cerca del páramo de Santa Bárbara, quebrada en la subida a las Lagunas, 3250 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso* & *T. Castillo* 10534, 10537 (COL, MA); ibídem, subpáramo llano cerca

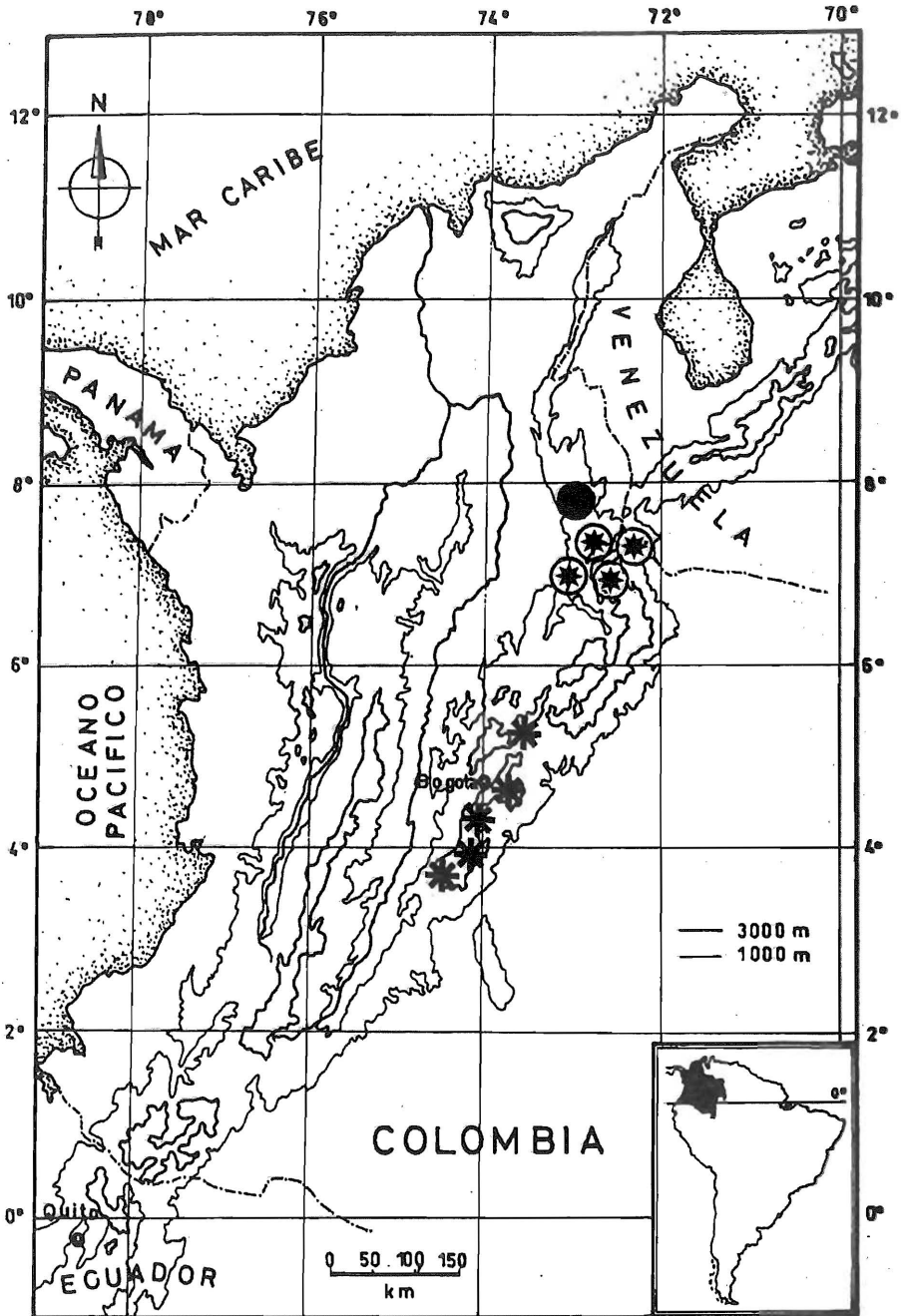


Figura 63.—Distribución de *Aragoa cundinamarcensis* (*), *A. abscondita* (⊗) y *A. parviflora* (●).

del límite departamental con Boyacá, 3300 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10535 (COL, MA); ibídem, quebrada, en subpáramo seco con *Espeletiopsis*, 3300-3320 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10539 (COL, MA). Distrito Especial de Bogotá, páramo de Sumapaz, Quebrada Taquecito, en la vía a San Juan de Sumapaz, 22-XI-1988, *M. R. Garzón & al.* 646 (COL). Carretera de la Playa a Laguna de Chingaza, subpáramo, 3.100 m, 9-IX-1990, *V. Marín E.-20* (Herb. Univ. Javeriana). Parque Nacional Natural de Chingaza, margen noroeste de las lagunas "Las Bonitas", suelos turbosos, 3500 m, VIII-1989, *D. Rivera* 2305 (COL, Herb. Univ. Javeriana). META: Macizo de Sumapaz, vertiente oriental de la Cordillera, hoyo de la quebrada El Buque, 3100-3300 m, 9-VII-1981; *S. Díaz & al.* 2718 (COL). Cordillera Oriental, Las Cruces, cara sur del páramo de Sumapaz, al sur del río Arroz, 3385 m, 27-VIII-1943, *F. R. Fosberg* 20902 (US).

14. **Aragoa parviflora** Fernández Alonso & Castroviejo, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 159, figs. 1, 2 (1993) (fig. 64)

Etimología: El nombre de la especie hace referencia al pequeño tamaño de sus flores.

Typus: COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER: Cordillera Oriental, límites entre los departamentos de Norte de Santander y César, Las Jurisdicciones, Cerro de Oroque, 3700-3900 m, arbusto 2,50 m, muy ramificado, flores blancas. 22/27-VII-1974, *H. García-Barriga & R. Jaramillo* M. 20628 (*holotypus*, COL-209942; *isotypus*, US).

Ilustraciones: FERNÁNDEZ ALONSO & CASTROVIEJO, 1993.

Arbusto de 100-250 cm, muy ramoso. Tallo de 8-12 mm de diámetro en la parte superior (c. 30 cm del ápice). Ramas del eje principal opuestas o verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de 60-75°, corteza de la zona inferior de las ramas, cuarteada, siguiendo un patrón más o menos hexagonal. Ramas secundarias y de orden superior (fig. 64.1), opuestas o verticiladas; copas parciales de las ramas primarias muy densas en la parte superior, con aspecto piramidal. Ramas jóvenes terminales, subglabras, de c. 1,5-2,5 mm de diámetro (sin hojas) y 4-6 mm con la columna foliar. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-6 filas o series, decurrentes en 1/3-1/4 de su longitud, disposición en las ramas patente, ligeramente incurvo-ascendente. Hojas jóvenes de las ramas superiores (fig. 64.2), de 3,5-3,8 × 0,6-0,8 mm, lanceolado-ensiformes o acinaciformes, no coriáceas, sin brillo, con sección rómbico-transversa, marcadamente anguloso-aquilladas en el dorso (envés) y escasamente en el haz, ésta convexa, ligeramente costada en los 2/3 superiores; láminas subagudas en el ápice, con puntaduras glandulares negras, salientes, escasas en el envés, con pelosidad algodonosa escasa en la zona axilar. Hojas desarrolladas del eje principal (fig. 64.3), en general similares en forma y sección a las jóvenes, de 5-6 × 0,9-1 mm. Flores numerosas en las ramas jóvenes, por lo general se disponen de forma densa en la parte subterminal de las ramillas, de 5 a 2 cm por debajo de las puntas de las ramas. Solitarias o geminadas, cada bráctea floral (externa) recubre a 2 brácteas internas, generalmente con una flor cada una, brácteas internas triangular-lanceoladas, de 2-3 × 1-1,5 mm. A menudo las flores aparecen de modo verticilado, por la presencia de varias brácteas fértiles más o menos al mismo nivel. Pedicelo floral largo de 3-3,5 mm (hasta 4,5-6 mm en fruto) y 0,5 mm de grosor, con indumento disperso de tipo algodonoso. Cáliz de 5 sépalos (fig. 64.5, 6), muy raramente 4, sépalos (en el

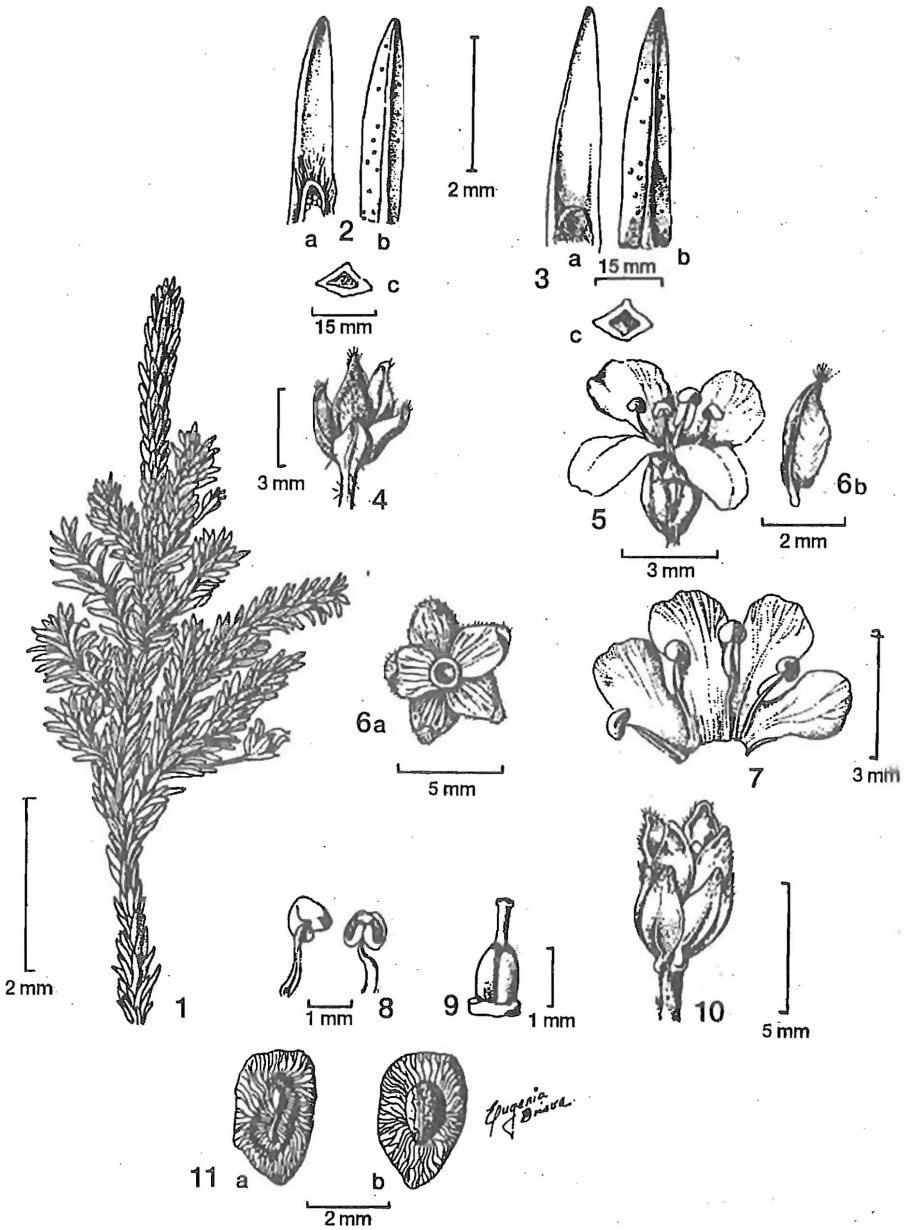


Figura 64.—*Aragoa parviflora*: 1, rama terminal; 2, hoja joven (a, haz; b, envés; c, sección transversal en la zona media); 3, hoja madura (ídem a, b, c); 4, botón floral; 5, flor; 6a, cáliz fructífero y disco hipóginio; 6b, sépalo fructífero; 7, corola extendida; 8, estambres; 9, pistilo y disco; 10, cápsula abierta y cáliz persistente; 11, semilla (a, vista ventral; b, vista dorsal). (Dibujado de García Barriga & Jaramillo 20649.)

fruto) de 2,5-3 × 1,2-1,6 mm, ovado-oblongos, agudos, con sección canaliculado-cimbiforme, levemente carenados, con indumento algodonoso disperso en los márgenes de la mitad distal, sin punteaduras en la cara externa, con 2 zonas marginales (1/4 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central más ancha, verde, foliácea. Disco hipógino plano, anular, de 1-1,5 mm de diámetro. Corola blanca de 5-6 mm de longitud (tubo + lóbulos) cortamente tubular-rotácea (fig. 64.7), tubo de 2-2,7 mm de longitud, gradualmente ensanchado desde la base, internamente glabro u ocasionalmente con escasos pelos en la base de los filamentos estaminales; cara externa de la corola con pequeñas glandulas sésiles amarillentas dispersas. Lóbulos de 3-3,3 × 2 mm obovados, cortamente espatulados, glabros en la cara interna. Estambres (fig. 64-8) con filamentos de 1-1,5 mm de longitud, glabros o con escasos pelos en la base, anteras de c. 0,4-0,5 mm de longitud, en forma de herradura, anteras expandidas subcirculares. Ovario de 0,9-1,1 mm (fig. 64.9). Estilo de 1,1-1,8 mm, estigma subcapitado, glabro en todas sus partes. Cápsula de 4,8-5 mm de longitud y 2,5 mm de anchura, cónico-fusiforme, aguda; valvas de 4,2-4,6 mm de longitud y 1,8-2 mm de anchura, curvadas hacia el interior en ambos extremos, apiculadas; septo placentario en el fruto oval, con surco medio longitudinal, de 2,4-4 × 1,5-2 mm. Semillas por lo general 6: 3 por lóculo, adosadas al septo placentario, discoide-elipsoides, de 2,1-2,7 × 1,5-1,7 mm, con ala ancha blanquecina, finamente reticulada (fig. 64.11). Semilla desprovista de ala, elipsoide, marrón-amarillenta, de 1-1,1 × 0,4 mm.

Floración: Las muestras conocidas corresponden al mes de julio, cuando la planta se encuentra al inicio de o en plena floración. La floración en esta especie es aparentemente masiva, ya que en la zona subterminal de las ramas jóvenes se observa gran densidad de flores desarrolladas y, por otra parte, aún conserva las cápsulas secas del anterior período, que aparecen igualmente de forma densa y en un nivel determinado, pocos centímetros por debajo de la zona o capa en que aparecen la flores.

Hábitat y ecología: Crece junto con otras especies de arbustos, subarbustos y herbáceas propias de los páramos, como: *Hypericum phellos* Gleas. subsp. *oroqueanum* N. Robson, *H. parallelum* N. Robson, *H. jaramilloi* N. Robson (*Guttiferae*), *Hieracium frigidum* Wedd., *Pentacalia ledifolia* (H.B.K.) Cuatr., *Espeletia robertii* Cuatr., *Oritrophium peruvianum* (Lam.) Cuatr. (*Asteraceae*), *Arcytophyllum nitidum* (H.B.K.) Schlecht. (*Rubiaceae*) y *Orthrosanthus chimboracensis* (H.B.K.) Baker (*Iridaceae*), entre otras.

Distribución: En la actualidad solo se la conoce de ambientes de páramo-subpáramo, en la Serranía de Jurisdicciones y Cuchilla de Oroque, zona centro-occidental del departamento de Santander, vertiente occidental de la Cordillera Oriental de Colombia. La Serranía de las Jurisdicciones es rica en especies endémicas, como es el caso de las especies antes mencionadas de los géneros *Hypericum* y *Espeletia*, conocidas únicamente hasta donde se sabe (ROBSON, 1987; CUATRECASAS, 1986) de las partes altas de la mencionada serranía (fig. 63).

Observaciones: *A. parviflora*, que presenta flores pequeñas y corolas con tubo corto (rotáceas) y glabras en la garganta, se diferencia de las cuatro especies del grupo *lycopodioides* (*lycopodioides*, *picachensis*, *hammenii* y *tamana*), que presentan corolas grandes subtrotáceas y pelosas en la garganta.

Las diferencias con las especies próximas *A. abscondita* y *A. cundinamarcensis* se indican en el tratamiento de estas especies.

A. parviflora y *A. abscondita* tienen dentro del grupo *lycopodioides* los tubos florales y estilos más cortos, lo que sin duda constituye una barrera para la hibridación con poblaciones de las especies de flór grande *A. lycopodioides* y *A. picachensis*, presentes en páramos cercanos de los departamentos de Norte de Santander-Santander (páramos de Guerrero, Almorzadero y Berlín).

Material estudiado

COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER: Línea divisoria entre los departamentos del Norte de Santander y César, 20 km al sur de Abrego, Las Jurisdicciones (Cerro de Oroque), 3700-3960 m, 19/21-VII-1974, fl., *H. García-Barriga* & *R. Jaramillo* M. 19793 (COL, 2 pliegos); ibídem, Cerro de Oroque, 3000-3700-3900 m, 22/27-VII-1974, *H. García-Barriga* & *R. Jaramillo* 20649 (COL, US).

15. *Aragoa abscondita* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 88 (1993b)

Etimología: Del latín *absconditus*, -a, -um = escondido. Hace referencia a la existencia de una colección antigua perteneciente a esta nueva especie (*Purdie s/n* K), la cual fue incluida en más de una ocasión dentro de *A. lycopodioides* (BENTHAM, 1880; PENNELL, 1938).

Typus: COLOMBIA. SANTANDER: Páramo de Berlín, en la vía Bucaramanga a Pamplona, 3000-3600 m, 30-V-1969, *H. García-Barriga* & *R. Jaramillo* M. 19982 (*holotypus*, COL-194872; *isotypi*, COL, US-2910729, U, 2 pliegos) (fig. 65).

Arbustillo de 100-180 cm, muy ramoso en las partes superiores, copas frecuentemente redondeadas. Tallos de 10-16 mm de diámetro en la zona media (c. 30-40 cm del ápice, a este nivel, corteza gruesa de c. 2-3 mm y médula hueca muy reducida c. 1-1,5 mm). Ramas del eje principal verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de 35-50°, ramas secundarias y terciarias por lo general opuestas o verticiladas; ramas jóvenes terminales, con abundante indumento algodonoso, parcialmente recubierto por las hojas, de c. 3-4 mm de diámetro con la columna de hojas y de 1-2 mm sin hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-7 filas oblicuamente ascendentes (parásticos), densamente imbricadas, ascendentes o difusas con respecto al eje en las partes superiores y adpreso-ascendentes en la base de las ramas y eje principal, decurrentes en 1/5 de su longitud. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 3,5-4 × 0,5-0,7 mm, linear-lanceoladas, desprovistas de brillo, de sección trigona, marcadamente aquilladas en el dorso (envés) y ligeramente convexas en la zona central en el haz, láminas subagudas en el ápice, con punteaduras glandulares poco conspicuas en el envés. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma y sección a las jóvenes, lanceoladas, y con haz claramente costado-resaltada longitudinalmente en la zona central, de 4-5 × 0,6-0,9 mm, permaneciendo las hojas viejas o al menos la parte soldada de éstas en las zonas inferiores de las ramas principales y del tallo. Flores numerosas, en posición subterminal en las ramas jóvenes; cada bráctea floral (externa), recubre a 2 brácteas internas generalmente con una flor cada una, brácteas externas e internas similares a las hojas.

Pedicelo floral de c. 1 mm (hasta 1,6-1,7 mm en fruto), con indumento algodonoso. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 2,8-3,5 × 1,3-1,8 mm, anchamente obovado-lanceolados, agudos, con sección ligeramente acanalada, claramente carenados, con indumento ciliado-algodonoso en los márgenes de la mitad distal y más conspicuamente en el ápice, con dos zonas marginales (1/4-1/5 de la anchura a cada lado) membranosopapiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipóginio plano, anular, de 0,9-1 mm de diámetro. Corola blanca de 4,4-6,2 (-6,5) mm de longitud (tubo + lóbulos) cortamente tubular-acampanada (rotácea), tubo de 1,8-2 mm de longitud, ligeramente ensanchado desde la base a la garganta, internamente glabro o raras veces con escasísimos e inconspicuos pelos en la zona de inserción de los filamentos, cara externa de la corola con pequeñas glándulas amarillentas dispersas. Lóbulos obovados, redondeado-obtusos en la parte distal, de 3-4 × 2,2-2,8 mm, glabros en la cara interna. Estambres con filamentos blancos de 1-1,3 mm de longitud, glabros, anteras de c. 0,4-0,8 mm de longitud, subtriangulares cuando jóvenes y en herradura en la madurez. Ovario de 1 mm. Estilo de 1,5 mm en la flor y hasta 2,2 mm en la madurez, estigma subcapitado, glabro en todas sus partes. Cápsula de 3,3-4,5(-4,7) × 1,7-2,2, oblonga u oblongo-cónica, subaguda, con 4 bandas de dehiscencia resaltadas; valvas de 2,7-3,5(-4,3) × 1-1,4 mm de anchura, lanceoladas, curvadas ligeramente hacia el interior en ambos extremos. Septo placentario ovado-lanceolado (en el fruto), con surco medio longitudinal visible en la mitad distal, de 1,9-2,3(-3) × 1-1,3 mm. Semillas 3-4 por lóculo, adosadas al septo placentario, irregularmente discoide-elípticas, convexas en la cara dorsal y ligeramente cóncavas en la ventral (hilar), de 3-3,5 × 1,3-1,5 mm; gran parte de la semilla constituida por el ala, ancha y blanquecina, finamente reticulada; semilla desprovista de ala, elíptica.

Floración: Según los testimonios de herbario, se da floración en los intervalos enero-febrero y mayo-septiembre; no obstante, en esta y en otras especies del género es frecuente encontrar individuos en floración a lo largo de todo el año.

Hábitat y ecología: Vive en ambientes de bosque altoandino-páramo, a altitudes de 3400-3900(-4200) m.

Distribución: Su distribución conocida abarca una serie de páramos de los departamentos de Norte de Santander y Santander; de sur a norte: Berlín, Piñuelal, Santurbán y Las Puentes. Más al norte, en la Serranía de Jurisdicciones se encuentra aislada otra especie de este grupo, *A. parviflora* (fig. 63). Esta región de páramos del Norte de Santander es muy rica en especies *Espeletia*, *Espeletiopsis* y *Diplostephium* -*Asteraceae*- (CUATRECASAS, 1986). En la región de Piñuelal-Santurbán-Berlín se encuentran *Espeletia standleyana*, *E. conglomerata*, *E. stanislana* y *E. brassicoidea*, especies endémicas de esta región de la Cordillera Oriental.

Notas nomenclaturales: Una de las tres colecciones citadas en el protólogo de *A. lycopodioides* (BENTHAM, 1880) (Purdie!) contiene una muestra de esta especie, colectada en la región del páramo de Santurbán (Norte de Santander) por el colector escocés William Purdie (1817-1857) (EWAN, 1948). Curiosamente, y a pesar de haber sido estudiada con posterioridad, esta muestra (PENNEL, 1938) se mantuvo dentro de *A. lycopodioides* hasta nuestros días.



Figura 65.—Holótipo de *Aragoa abscondita*.

Observaciones: *A. abscondita* se separa de *A. lycopodioides* fácilmente por presentar ésta flores claramente mayores, sépalos de más de 5 mm de longitud y corola de más de 9 mm de longitud, densamente peloso-lanosa en la garganta. De la especie más próxima, *A. parviflora*, como se indicó en la diagnosis de *A. abscondita* (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b), se separa por presentar hojas mayores con diferente sección, pedicelos y cápsulas más cortas.

Material estudiado

COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER: Municipio de Toledo, páramo de Santa Isabel, en llanos húmedos con arbustos, 3080 m, 3-XI-1994, *J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis* 11.839, 11.849 (COL). Pamplona, páramo arriba de Piñuelal, 30-VI-1945, fl., *M. Garganta (de)* 1049 (COL, US). Mutiscua, vía de La Laguna a Nariz de Judío, páramo, 19-VI-1946, fl., *M. Garganta (de)* 1210 (COL, PH-786961 p.p.). Páramo de Santurbán, en la vía de Tona a Mutiscua, 4200 m, 19-II-1927, fl., *E. P. Killip & A. C. Smith* 19582 (MA, PH, US). "Eastern slope of Páramo de Santurbán, toward Mutiscua, Edge of woods, 3600-3900 m", 20-II-1927, fl., *E. P. Killip & A. C. Smith* 19621A (COL, PH-786957 p. p., US). Páramo de las Puentes, arriba de La Baja, 3500-3700 m, 25-I-1927, *E. P. Killip & A. C. Smith* 21173 (PH, US). "Nueva Granada, Páramo de San Turban", IX-1825, *W. Purdie* s.n. (K s. n.) (PH-680256). "New Granada", *W. Purdie* s.n. (K s. n.) (K). Páramo de Santurbán, 3300-3400 m, 27-VII-1952, fl., *M. Schneider* 1243 (COL).

16. **Aragoa lycopodioides** Benth., Hook. Icon. Pl. 14: 18, t. 1325 (1880); Pennell, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 89: 431 (1938)

– *A. australis* Pennell (in schedis), nom. nud.

Etimología: Hace referencia al parecido de las ramas y hojas de esta planta con los ejes de algunos licopodios.

Typus: COLOMBIA. "New Granada, Ocaña to Pamplona ... San Pedro (actual Villa Caro), 24-III-1879 (n.º) 1029" Kalbreyer, W. 1029 (*lectotypus*, K s. n. p.p.) (fig. 66).

Ilustraciones: BENTHAM, 1880, tab. 1325.

Arbusto de 60-200(-300) cm, de aspecto generalmente piramidal, ramoso o muy ramoso en las partes superiores, con follaje generalmente verde pálido. Tallo de 4-7 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice), corteza del tallo y de la zona inferior de las ramas, cuarteada, de forma más o menos irregular, observándose difusamente las series de cicatrices foliares estrechamente triangulares, (cicatriz de la parte soldada de la hoja). Ramas del eje principal verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de (30-)40-70°; ramas secundarias y terciarias opuestas o verticiladas, delgadas, dispuestas por lo general densamente, en los extremos conspicuamente lanoso-algodonosas, de 2-3 mm de diámetro con las hojas y 1-1,5 mm sin hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-8 filas o series ascendentes, láminas decurrentes en c. 1/3 de su longitud, disposición en las ramas, incurvo-imbricadas, raramente ascendentes o difusas (en las ramas jóvenes). Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de (1,9-)2,5-3,2(-3,4) × 0,5-0,6 mm, trígonas, de contorno lanceolado (en proyección), subcoriáceas, no o escasamente brillantes, marcadamente costadas en el dorso (envés), costa gradualmente ensanchada desde

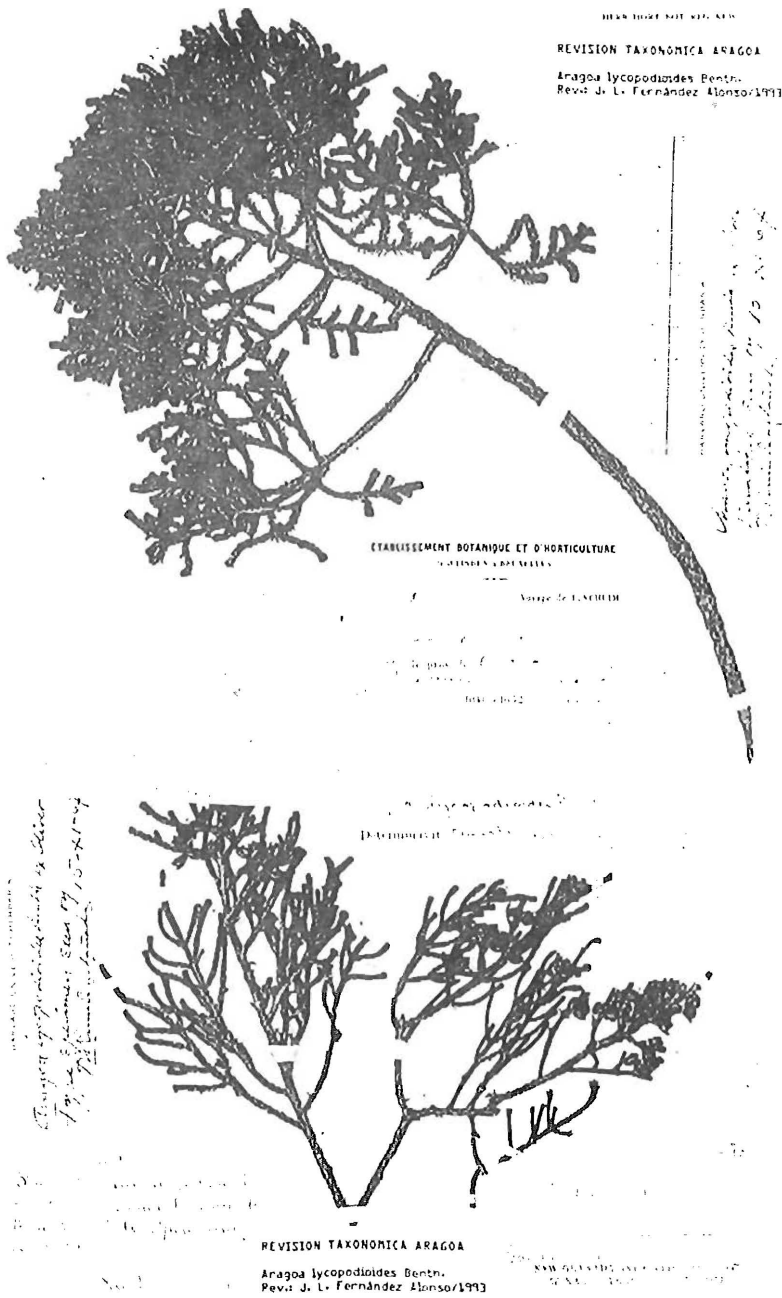


Figura 66.—Lectótipo de *Aragoa lycopodioides* (ejemplar inferior) y boceto de la disección floral (zona media). En la parte superior se encuentra montada otra colección diferente de esta misma especie.

el ápice a la base y haz generalmente plana o levemente cóncava, con zona media poco resaltada, láminas agudas en el ápice, con punteaduras excavadas a ambos lados de la costa en el envés. Hojas desarrolladas del eje principal de 3,3-3,9 × 0,7 mm, similares a las jóvenes pero con la costa (en el envés) más resaltada y con dos surcos (1 a cada lado de la costa), con un mamelón o gibosidad basal en el envés en la zona de unión al eje, frecuentemente arqueadas en el ápice hacia el tallo. Flores numerosas en la región subterminal de las ramas jóvenes, solitarias o más frecuentemente geminadas. Por cada bráctea externa se presentan hacia el eje 2 brácteas internas, generalmente con una flor cada una; brácteas internas subuladas de c. 3-3,5 × 1 mm. Pedicelo floral de 1-2,5 mm (hasta 4 mm en fruto), con abundante indumento algodonoso blanco-amarillento. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 5-5,5 × 2,3-2,5 mm, ovado-elípticos, agudos, cóncavos, no o poco carenados en la mitad distal, glabros en el dorso y con indumento algodonoso en los márgenes y en el ápice, con 2 zonas marginales muy estrechas membranoso-papiráceas, zona ancha central foliáceo-coriácea. Disco hipógino plano, anular, de 1-1,4 mm de diámetro. Corola blanca, subrotácea, de 9-11(-12) mm de longitud (tubo + lóbulos) y hasta 13-15 mm de anchura con los lóbulos patentes; tubo de 4,5-6 mm de longitud, gradualmente ensanchado desde la base, internamente con abundante indumento algodonoso-lanoso en el tercio superior del tubo; lóbulos de 5,5-7 × 3-5 mm, obovados, obtusos, con indumento algodonoso en el tercio inferior en la cara interna, dispersamente ciliado-algodonosos en el margen o más raramente glabros. Estambres con filamentos de 3-4 mm de longitud, con abundante indumento algodonoso en el tercio inferior, anteras de 1-1,2 mm de diámetro, en forma de herradura, después de la dehiscencia subcirculares. Ovario de 1-1,5 mm oval-elíptico. Estiolo de 3,5-4 mm en el inicio de la antesis y de 5,5-6,8 mm en la madurez, estigma capitado, glabro en todas sus partes. Cápsula de 5-6 mm de longitud y 3,5-3,9 mm de ancho, ovoide, aguda, conservando a menudo el estilo; valvas de 4-5 × 2 mm, cóncavas, agudas. Septo placentario (en el fruto) ovado-triangular de c. 3 mm de longitud (en seco). Semillas por lo general 3-4 por lóculo, adosadas al septo placentario, irregularmente discoide-elípticas, de (3,6-)4-4,5 × 2 mm, con ala ancha pardo-crema (en seco), finamente reticulada, convexa en la cara dorsal, con 9 surcos longitudinales, cara ventral convexa, ornamentada con numerosos surcos radiales, que parten de la región central (hilo).

Floración: A partir de los registros de herbario se ha observado floración en los intervalos enero-marzo y junio-octubre.

Hábitat y ecología: Crece en ambientes de subpáramo húmedo, encontrándose preferentemente en matorrales y borde de bosque andino. Menos frecuente en pajonales abiertos.

En el subpáramo crece con especies típicas de este cinturón, como: *Oritrophium peruvianum* (Lam.) Cuatr., *Pentacalia vaccinioides* (H.B.K.) Cuatr., *Eupatorium vacciniifolium* Benth, *Orthosanthus chimboracensis* (H.B.K.) Baker. (Asteraceae), *Rhynchospora paramorum* Mora, *Uncinia meridensis* Steyerl. (Cyperaceae) y *Jamesonia rotundifolia* (Pteridophyta). Se ha señalado asimismo en comunidades de páramo arbustivo dominadas por ericáceas, como *Gaultheria ramosissima* Benth. y *Disterigma empetrifolium* (H.B.K.) Drude, y en asociación

TABLA 24

CARACTERES DE INTERÉS PARA LA SEGREGACIÓN DE LAS ESPECIES DEL SUBGRUPO
LYCOPODIODES, GRUPO *LYCOPODIODES*, DE LA SECCIÓN *ARAGOA*

Caracteres (todas las medidas en mm)	Subgrupo <i>Lycopodioides</i>			
	<i>lycopodioides</i>	<i>picachensis</i>	<i>hammenii</i>	<i>tamana</i>
Hoj. no coriáceas	+	+	-	-
Tub. corol. > 4	+	+	-	-
Est. fil. 3 ó >	+	+	-	-
Hoj. erc-patent.	-	+	-	(-)
Hoj. imbr. adpres.	+	-	+	(+)
Hoj. des. long.	3,3-4	6-8		
Hoj. mamelón bas.	+	-		
Sep. long. > 4,6	+	-		
Diám. ramas > 3,5	-	+		
Ram. patent. o erect.-patent.			-	+
Hoj. (des.) secc.			cv.-cónc. cv.-plan.	cónc.-cv. pl.-cv.

con *Rapanea dependens* (Ruiz & Pavón) Mez. (*Myrsinaceae*) e *Hypericum lycopodioides* Tr. & Planch. Estas comunidades se establecen sobre morrenas rocosas, con suelos arenosos húmicos de pH = 4,6-5,0 (CLEEF, 1981). En la región del Cocuy (departamentos de Boyacá-Arauca), *A. lycopodioides* crece en el límite superior del bosque altoandino en zonas muy húmedas, asociada a matorrales subseriales de *Chusquea* (*Poaceae*) (VAN DER HAMMEN & al., 1980).

Distribución: Departamentos de Arauca, Boyacá, Norte de Santander y Santander, en la Cordillera Oriental de Colombia, a altitudes comprendidas entre los 3000-4100 m (fig. 67).

Notas nomenclaturales: *A. lycopodioides* fue lectotipificada por PENNELL (1938), con base en el pliego *Kalbreyer 1029, K* (fig. 66), ya que de las tres colecciones citadas en el protólogo (BENTHAM, 1880) ésta fue la que sirvió de base para la descripción y para la lámina. Se aclara que en el pliego de Kew, recientemente consultado, aún se conserva el boceto del dibujo publicado con la descripción de la especie. En la mitad inferior de la cartulina se halla montado el lectótipo y en la mitad superior se encuentra otro ejemplar de la misma especie (*Schlim-428*) con la indicación "Prov. Ocaña".

Pliego: *Kalbreyer-1029* (herbario K).

"(Etiqueta impresa) New Granada: Ocaña to Pamplona, 1878-1879" / W. Kalbreyer Coll. & Com. July 1879" (impr.) / "Aragoa sp. nov. lycopodioides Bth. Hess" (manusc. lápiz).

(Sello): (Royal Botanic Gardens Kew s. n. (pro. parte.) / Type specimen (tinta roja).

"(Etiqueta manuscrita tinta) 1029. / Shrub 3-6' splendens pyramidal growth, leaves small imbricate, fl. sessil white. Open swing/ ap. 8000./ San Pedro 24/3 79".

“(Boceto, centro izq. pliego) 1029 Kalbreyer / ...from 1 corolla lobe... / 1 (flor) / 2 (estambre) /(ovario y fruto) /Keew fl. & fruit (ileg.)...”

“(Etiqueta) *Aragoa lycopodioides* Benth (manusc.). Determinavit (impr.) Pennell 1930 (manusc.)” // “(Etiqueta) *Aragoa lycopodioides* Benth. ex Oliver. Type specimen seen by R. Romero Castañeda 15-XI-67”.

Observaciones: En el Herbario Nacional Colombiano (COL) se observó un pequeño fragmento que correspondía a esta especie, con las siguientes indicaciones:

“*Aragoa australis* Pennell (ined.), Ecuador, Páramo de Ángeles, 19-II-1942, Olsson, A. A. s.n.”. A pesar de haberse solicitado, no pudo hallarse material adicional de este colector. De acuerdo con MOLAU (1988, y com. pers.) es difícil clarificar hoy la numeración aparentemente caótica del colector sueco A. A. Olsson, ya que hizo varias series de numeración en diferentes años y hay abundantes repeticiones de números, que corresponden a localidades distintas, con fechas dudosas. Olsson, colectó en el año 1942, tanto en Ecuador (páramo del Ángel) como en Colombia (Santander: vía Bucaramanga-Pamplona). Esto puede explicar un trueque de etiquetas, ya que en la localidad colombiana sí existe *A. lycopodioides*, en cambio en los páramos de Ecuador, bien explorados, no se ha señalado el género *Aragoa* (HOLMGREN & MOLAU, 1984).

Aunque no se puede decir la última palabra —ateniéndose al patrón de distribución conocido en el género *Aragoa*—, por ahora descartamos la presencia de este género en Ecuador y consideramos *A. australis* Pennell (in schedis) como “nomen nudum”.

Material estudiado

COLOMBIA. ARAUCA: Sierra Nevada del Cocuy, quebrada El Playón, Hoya San Luis, 1,5 km al norte-nordeste de la finca El Playón, 3545 m, 13-III-1973, fl., A. M. Cleef 9154 (COL, U). Sierra Nevada del Cocuy, límite superior del bosque, por debajo de El Playón, 3350 m, 11-IX-1957, fl., P. J. Grubb, B. A. B. Curry & A. Fernández P. 793 (US, COL). BOYACÁ: Páramo de Chita, cabeceras del río Casanare, Km 96 de la carretera a la Punta, 3000 m, 20-VI-1972, fl., A. M. Cleef 4775 (COL, VEN, US, U 2 pliegos). Cordillera Oriental, entre Soatá y Cocuy, páramo del Alto del Cañutal, bosque, 3300-3400 m, 8-X-1938, J. Cuatrecasas & H. García Barriga 1189 (COL, US). NORTE DE SANTANDER: Provincia de Pamplona, La Baja, 10.000 ft., X-1846, Funck & Schlim 1294 (P). Eastern slope of páramo de Santurbán, toward Mutiscua, edge of woods, 3600-3900 m, 20-II-1927, fl., E. P. Killip & A. C. Smith 19621B (PH). “Nouvelle Grenade, Prov. de Ocaña”, páramos, 8000-1000 pies, Enero, “1846-1852”, fl., “Herbarium Hookerianum 1867”, L. Schlim 428 (US-1628281; K p.p., P-s.n.). SANTANDER: Sin loc. (?) “Ecuador (?)”, 19-II-1942, A. A. Olsson s. n. (COL-fragmento). Sabanas abiertas cerca del páramo de Santurbán, c. 3000 m, 27-VIII-1948, F. A. Barclay & J. Araque M. 18S150 (COL, US). Vía Bucaramanga a Berlín, restos de bosque andino con *Brunellia*, 2900-2950 m, 29-X-1994, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.672 (COL, MA); ibídem, 3100 m, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.676 (COL, MA); ibídem, subpáramo arbustivo en la base del cerro El Picacho, 3220 m, 29-X-1994, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.677, 11.678 (COL, MA); Páramo de Las Puentes, antes de La Baja, 3500-3700 m, 25-I-1927, E. P. Killip & A. C. Smith 18188 (PH, US). Cara oriental del páramo de Las Coloradas, above La Baja, paramillo, 3900 m, 27-I-1927, E. P. Killip & A. C. Smith 18391 (US). Páramo de Romeral, 3800-4100 m, 29-30-I-1927, E. P. Killip & A. C. Smith 18572 (PH-786961 p.p., US). Berlín, 3110 m, 14-VIII-1977, fl., E. Rentería & al. 566 (COL).

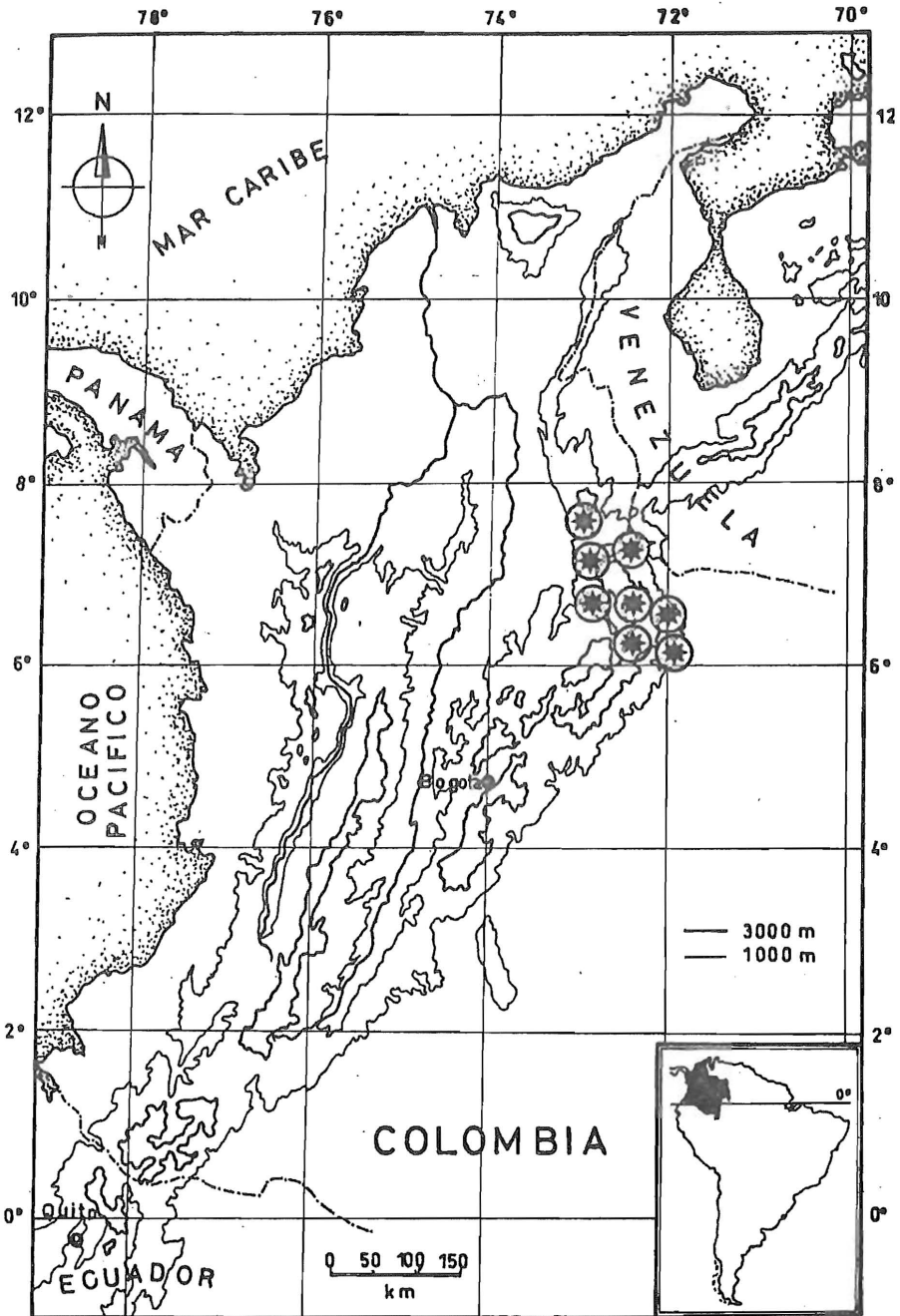


Figura 67.-Distribución de *Aragoa lycopodioides*.

17. *Aragoa picachensis* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 89 (1993b)

Etimología: De la región de "El Picacho" en el departamento de Santander, Colombia.

Typus: COLOMBIA. SANTANDER: Carretera entre Bucaramanga y Pamplona, El Picacho, 3400 m, 7-XI-1969, fl., M. T. Murillo & R. Jaramillo M. 1243 (*holotypus*, COL-150729) (fig. 68).

Arbusto de 1 m, muy ramoso en las partes superiores. Tallo de 9-10 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice), corteza del tallo y de la zona inferior de las ramas, cuarteada, conservando restos de las hojas viejas. Ramas del eje principal verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de (40-)50-80°; ramas secundarias y terciarias opuestas o verticiladas, dispuestas por lo general densamente, con escaso indumento algodonoso en los extremos cubierto por las hojas, ramas 4-6 mm de diámetro (con la columna de hojas) y de 1,5 mm sin hojas. Hojas dispuestas helicoidalmente en 5-7 filas o series ascendentes, láminas decurrentes en c. 1/4 ó 1/5 de su longitud, disposición en las ramas ascendentes o erecto-patentes, y adpresas o ascendentes en la parte inferior de las ramas y el eje. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 3,8-4 × 0,7-0,8 mm, lanceolado-subuladas, sin brillo, convexas en el envés con la costa muy pronunciada y planas o ligeramente convexas en el haz, con zona medial (costa) levemente resaltada; láminas agudas o subagudas en el ápice, generalmente con escasas punteaduras excavadas en el envés. Hojas desarrolladas del eje principal de 6-8 × 1,1-1,2 mm, similares a las jóvenes en forma pero con un ligero estrangulamiento en la zona de soldadura al tallo, envés más aplanado con la costa dorsal muy aguda y un pequeño surco a cada lado de la costa, haz plano-cóncavo con costa obtusa muy marcada. Flores numerosas en las ramas jóvenes, solitarias o más frecuentemente geminadas. Cada bráctea foliácea externa, recubre a 2 brácteas internas generalmente con una flor cada una, brácteas internas estrechamente triangulares de c. 2,5-3 × 1 mm. Pedicelo floral de 1-1,5 mm (hasta 2 mm en fruto), abundantemente algodonoso. Cáliz. Sépalos (en el fruto) de 4,2-4,5 × 2,1-2,3 mm, ovado-lanceolados, agudos, cóncavos, no carenados a excepción del 1/4 distal, glabros en el dorso y con indumento algodonoso en los márgenes y en el ápice, con dos zonas marginales estrechas (1/5 de la anchura) membranoso-papiráceas y zona central ancha foliáceo-coriácea. Disco hipógino plano, anular de 1-1,2 mm de diámetro. Corola blanca, tubular-subrotácea, de 9-11 mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 4 mm de longitud, internamente con indumento algodonoso-lanoso en los 2/3 superiores del tubo, indumento concentrado en 4 bandas resaltadas longitudinales, continuación de los filamentos estaminales; lóbulos de (5,5-)6-6,5 × 2,8-3,1 mm, estrechamente obovados o estaminados, subobtusos, con indumento algodonoso poco denso en el tercio inferior en la cara interna. Estambres con filamentos de 3-3,5 mm de longitud, con indumento algodonoso únicamente en la base, anteras de c. 1 mm de diámetro, en forma de herradura. Ovario de 1 mm oval-cónico. Estilo de 4,5 mm en el inicio de la anthesis y de hasta 6-6,2 mm en la madurez; estigma subcapitado, glabro en todas sus partes. Cápsula de 5,2-5,7 mm de longitud y 3-3,5 mm de ancho, ovoide-cónica, aguda, conservan-



150720

HERBARIO NACIONAL COLOMBIANO

Aragoa lycopodioides Benth.

Det. R. Romero Castañeta

Artístico de l. p. Flores de pétalos blancos.

COLOMBIA

Departamento de Santander del Sur: carretera
sobre Bucaramanga y Pamplona. El Picacho,
Alt. 3,400 m.

REVISIÓN TAXONÓMICA ARAGOA HOLOTYPE

Aragoa picachensis Fernández Alonso
Revis: J. L. Fernández Alonso/1993

Nº. 1243 M. Teresa Jurillo T-Naviembre-1969
R. Jaramillo M.

Figura 68.—Holótipo de *Aragoa picachensis*.

do a menudo el estilo; valvas de $4,5-5 \times 1,5-2,2$ mm, lanceoladas, cóncavas, agudas. Septo placentario en el fruto estrechamente triangular de c. 3 mm de longitud (en seco). Semillas 3-4 por lóculo, adosadas al septo placentario, irregularmente poligonales, ocasionalmente elípticas, de $2,5-3,2 \times 2-2,5$ mm, con ala irregularmente desarrollada en los distintos lados, parda (en seco), finamente reticulada, convexa en la cara dorsal, con 10-12 surcos longitudinales y cóncava en la ventral, ésta con zona central no ornamentada (hilo) de donde parten numerosos surcos radiales, semilla sin ala, subcircular, tan ancha o más que el ala.

Hábitat y ecología: No conocido.

Distribución: Únicamente conocida de la región de "El Picacho", zona de páramo y subpáramo cercana a el páramo de Berlín, en el norte del departamento de Santander, Cordillera Oriental (fig. 71). Fue colectada a 3400 m. Probablemente se trate de un endemismo local de esta región, dotada de un importante mosaico de páramos y muy diversa en especies de otros géneros clásicos del páramo, como son *Espeletia*, *Diplostephium* (*Asteraceae*) e *Hypericum* (*Guttiferae*).

Observaciones: *A. picachensis* representa una variante más dentro de la gran diversificación del grupo *lycopodioides* en el centro-norte de la Cordillera Oriental Colombiana. Está relacionada con *A. lycodioides*, especie más extendida en este sector de la Cordillera Oriental, de la que se separa claramente por caracteres foliares (hojas de mayor tamaño, con diferente sección, erecto-patentes con respecto al eje, sin mamelón basal), su cáliz de menor tamaño y el indumento de la corola menos denso. Asimismo guarda relación con *A. hammenii*, planta de hojas subcoriáceas, adpresas, de sección muy diferente. En este sector de la Cordillera Oriental (páramos de Berlín) confluyen, además de *A. picachensis* y *A. lycopodioides*, una de las especies de corolas pequeñas y glabras (*A. abscondita*).

18. ***Aragoa hammenii*** Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 91 (1993b), Lám. 69

Etimología: Especie dedicada a Thomas van der Hammen, iniciador y máximo exponente de los estudios paleoecológicos y paleoclimáticos en los Andes de Colombia.

Typus: COLOMBIA. ARAUCA/BOYACÁ: Sierra Nevada del Cocuy, "On shrubby paramo above (+/- S. of.) Ratón", 3400 m, 15-VIII-1957, P. J. Grubb, B. A. B. Curry & A. Fernández-Pérez 403 (*holotypus*, US-2322441).

Arbusto de 1-2 m, ramoso en las partes superiores. Tallo de 7-10 mm de diámetro (a c. 35-45 cm del ápice). Ramas del eje principal verticiladas, patentes o erecto-patentes, partiendo del eje con un ángulo de $70-90^\circ$, corteza de la zona inferior de las ramas, cuarteada, conservando restos de la parte soldada de cada hoja. Ramas secundarias y de orden superior opuestas o verticiladas. Ramas jóvenes terminales, de aspecto glabro, con escaso indumento algodonoso totalmente cubierto por la capa de hojas, de 2,5-3,5 mm de diámetro (con hojas). Hojas dispuestas helicoidalmente en 6 filas o series, decurrentes en $1/4$ a $1/5$ de su longitud, disposición

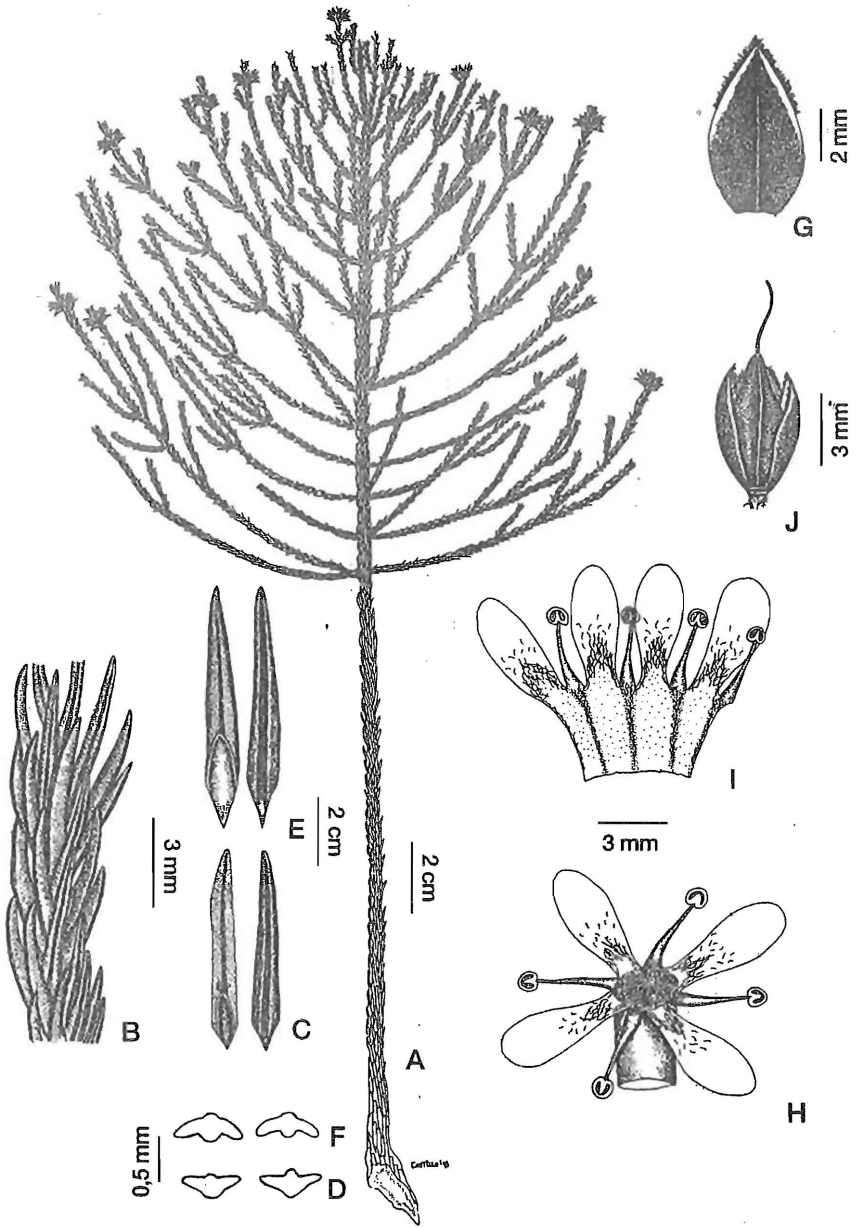


Figura 69.—Lámina de *Aragoa hammenii*, dibujada a partir de material tipo: A, hábito; B, detalle de una rama joven; C, hojas de las ramas de último orden (haz, izquierda; envés, derecha); D, sección de la hoja en su zona media; E, hojas de la zona media del eje principal (por haz y envés, respectivamente); F, sección de estas hojas en su zona media; G, detalle de un sépalo; H, tubo de la corola con el androceo; I, corola extendida, mostrando el indumento interno; J, fruto joven.

en las ramas adpresa, ligeramente incurvas, densamente imbricadas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden), de (3,8-)4-5 × 0,5-0,6 mm, lanceoladas, subcoriáceas, brillantes, de sección subróbica, lámina aplanada o ligeramente cóncava en el haz pero con la costa media resaltada, costa del envés muy prominente, generalmente delimitada por 2 surcos laterales; láminas agudas en el ápice, con punteaduras dispersas en el envés. Hojas desarrolladas del eje de (5-)6-7 × 0,8-1 mm, desde subuladas a estrechamente lanceoladas, por lo general lámina cóncava en el envés con quilla central muy marcada, convexa en el haz, costa media débilmente definida. Flores numerosas en la región subapical de las ramas jóvenes, geminadas en la axila de una bráctea foliacea externa; cada flor parte de la axila de una bráctea interna. A menudo flores verticiladas en las ramillas, por la confluencia de varias brácteas externas al mismo nivel. Pedicelo floral de 1-1,5(-2) mm, con indumento disperso de tipo algodonoso. Cáliz con sépalos de 4,3-5 × 2,2-2,5 mm, anchamente lanceolados, agudos, con sección escasamente acanalada, levemente carenados en la mitad superior o no carenados, con indumento algodonoso en los márgenes de la mitad distal y en el ápice, con 2 zonas marginales (1/5 de la anchura a cada lado) más o menos papiráceas, zona central más ancha, foliácea. Disco hipógino plano, anular, de 1,5 mm de diámetro. Corola blanca de (9-)9,5-10 mm de longitud (tubo + lóbulos); tubo de 3,8-4 mm de longitud, gradualmente ensanchado desde la base, internamente con numerosos pelos algodonosos en el tercio superior, indumento concentrado en 4 bandas longitudinales (continuación de los filamentos estaminales). Lóbulos de 5,5-6 × 2,5-3 mm, obovado-elípticos, con indumento corto algodonoso en el tercio inferior y glandular-estipitado en el tercio medio en la cara interna. Estambres: Filamentos de 2-2,5(-2,8) mm de longitud, notoriamente ensanchados en el tercio basal, glabros o con escasos pelos en la base, anteras de c. 1 mm de longitud, en forma de herradura. Ovario de 1 mm. Estilo de 4,8-5 mm en la madurez, estigma subcapitado. Cápsula de 4,8-5 × 2,8-3 mm, ovada, aguda; valvas de 4,5-4,8 mm de longitud. Septo placentario en el fruto lanceolado-elíptico, de 4 × 2,6 mm. Semillas por lo general 3? por lóculo, irregularmente discoides (inmaduras), con ala ancha.

Floración: El material conocido corresponde a individuos en floración en el mes de agosto.

Hábitat y ecología: Crece en páramo arbustivo, en la cota de los 3400 m.

Distribución: Especie solo conocida, por la colección tipo, procedente de la vertiente nordeste de la Sierra del Cocuy, Boyacá-Colombia (fig. 71). Se suma ésta al número no despreciable de especies endémicas de las franjas de páramo y superpáramo de la Sierra Nevada del Cocuy. Algunas de las más características y llamativas pertenecen a los géneros *Espeletia*, *Oritrophium*, *Pentacalia*, *Draba* y *Salvia* (CUATRECASAS, 1986; VAN DER HAMMEN & CLEEF, 1986; RANGEL & SANTANA, 1989; AL-SHEHBAZ, 1989; WOOD & HARLEY, 1989).

Observaciones: Dentro del grupo *lycopodioides*, se encuentra relacionada más directamente con *A. tamana*, del Macizo de Tamá, de la que se separa claramente por el patrón de ramificación y la sección foliar.

19. **Aragoa tamana** Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 92 (1993b)

= *A. cupressina* sensu Pittier & al., *Catal. Fl. Venez.*: 387 (1943); non. H.B.K.

Etimología: Del Macizo de Tamá en los límites entre Venezuela (Táchira) y Colombia (Norte de Santander).

Typus: COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER: Cordillera Oriental, páramo de Tamá, arriba de la Cueva, 3100-3200 m, 27-X-1941, *J. Cuatrecasas & al.* 12640 (*holotypus*, COL-15198 –ejemplar ramoso central “1”–; *isotypi*, 1850147-US, 175618b-U) (fig. 70).

Ilustraciones: Fotótipo.

Arbusto de 1-2 m, ramoso en las partes superiores, con follaje verde intenso. Tallo de 5-6 mm de diámetro en la parte superior (c. 35 cm del ápice). Ramas del eje principal opuestas o verticiladas, partiendo del eje con un ángulo de 30-50°; ramas secundarias y de orden superior opuestas o subopuestas. Ramas jóvenes terminales, subglabras, con pelos algodonosos enmascarados por la columna foliar, de 2,5-3,5 mm de diámetro (con hojas). Hojas dispuestas helicoidalmente en c. 6 fillos o series ascendentes, decurrentes en 1/4 de su longitud, disposición en las ramas ascendente o menos frecuentemente adpresas. Hojas jóvenes (de las ramas de último orden) de 3,1-4(-4,6) × 0,6-0,8 mm, linear-lanceoladas, subcoriáceas o a veces coriáceas, frecuentemente con ligero brillo, de sección subtrígona, con costa muy resaltada en el envés y haz cóncava con costa central muy fina y resaltada, láminas obtusas o subagudas en el ápice, con puntaduras glandulares excavadas en el envés, notorias pero escasas. Hojas desarrolladas del eje principal, en general similares en forma y sección a las jóvenes, pero con la costa del haz más marcada, de 3,8-5,3 × 0,6-0,8 mm. Flores abundantes hacia la mitad o la zona subterminal de las ramas jóvenes; generalmente 2 flores en la axila de una bráctea foliácea externa, con una bráctea interna por pedicelo; a menudo, las flores aparecen de modo verticilado. Pedicelo floral de 1-2, raramente hasta 3,5 mm de largo, con indumento algodonoso. Cáliz de (3,9-)4-5,5(-6,2) × 1,8-2 mm, ovado u ovado-lanceolado, agudo, con quilla resaltada en la cara externa, con sección ligeramente acanalada, con indumento algodonoso en los márgenes de la mitad distal, especialmente en el ápice, con 2 zonas marginales (1/5 de la anchura a cada lado) más o menos membranoso-papiráceas, zona central ancha, foliácea. Disco hipógino plano de 1,5 mm de diámetro. Corola blanca de (8,5-)9-10 mm de longitud (tubo + lóbulos), tubo de (3,2-) 3,5-4 mm de longitud, gradualmente ensanchado desde la base, internamente con pelos algodonosos en la región media y superior, concentrados en 4 bandas longitudinales (continuación de los filamentos estaminales), cara externa de la corola con pequeñas glándulas amarillentas sésiles dispersas. Lóbulos de (5,2-)6-6,5 × (2,8-)3-3,5 mm, obovados, o estrechamente obovado-elípticos, redondeado-obtusos en el ápice, con pelos algodonosos en 2/3 inferiores de la cara interna y glándulas amarillentas sésiles, dispersas en la cara externa. Estambres con filamentos blancos de 3 mm de longitud, glabros o con escasos pelos algodonosos en la base, anteras de c. 1-1,3 mm de longitud, en forma de herradura. Ovario de c. 1 mm. Estilo de 3-

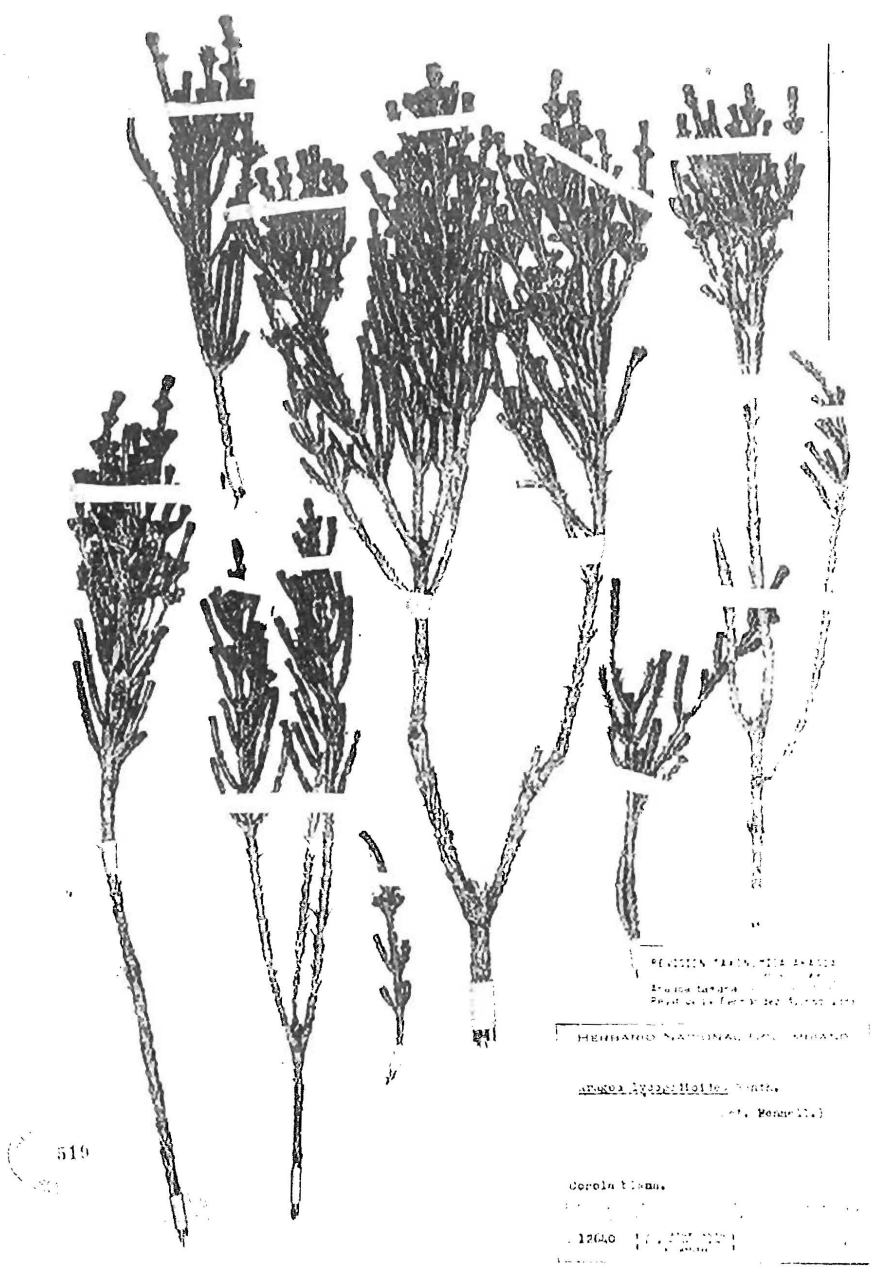


Figura 70.—Holótipo de *Aragoa tamana*.

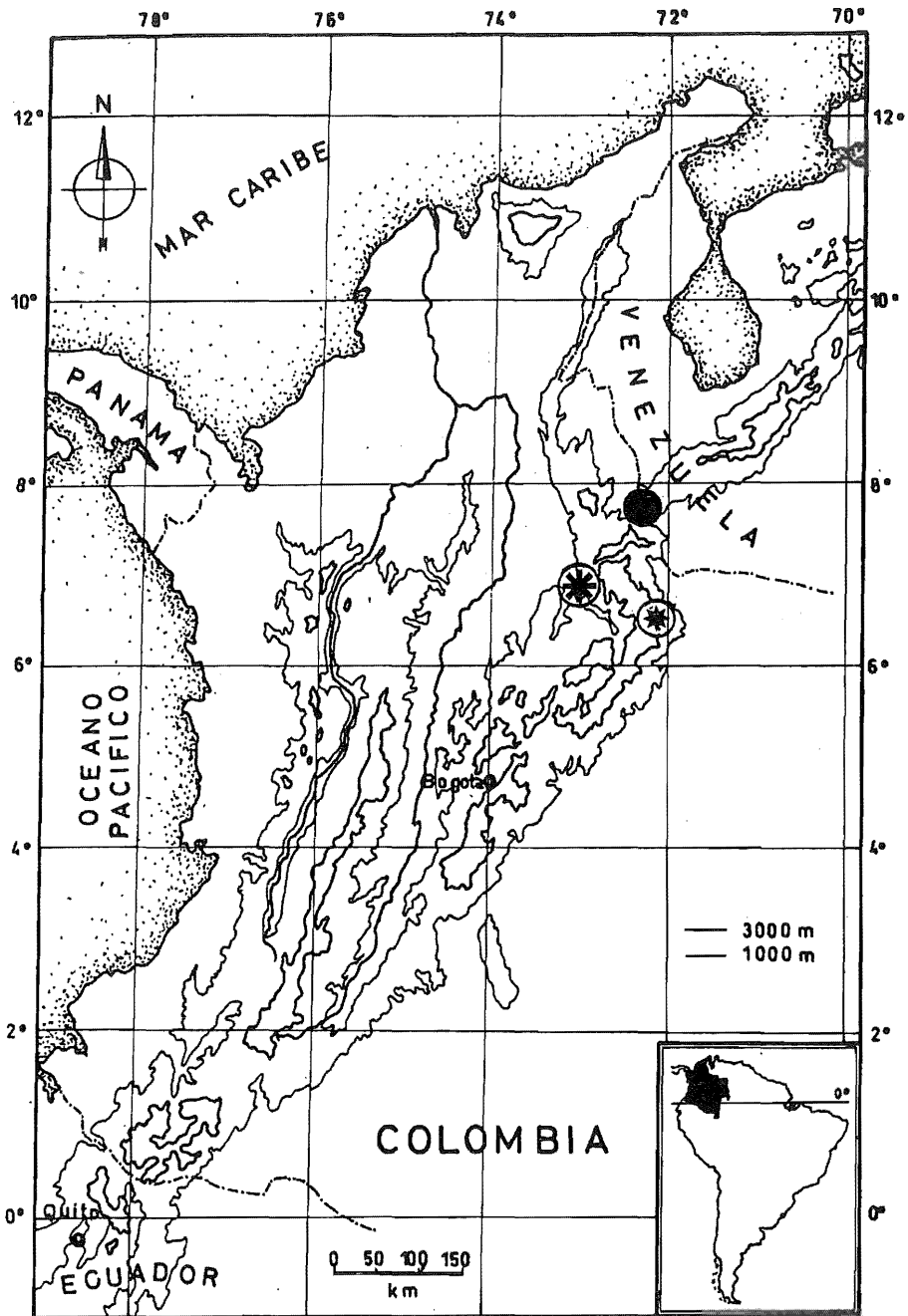


Figura 71.—Distribución de *Aragoa picachensis* (⊛), *A. hammenii* (⊛) y *A. tamana* (●).

3,3 mm al inicio de la antesis y hasta 4,2-6 mm en la madurez, estigma subcapitado. Cápsula de 4-4,5(-4,8) mm de longitud, ovada, aguda, con márgenes de dehiscencia de las valvas resaltados; valvas de 3,6-4,5 mm de longitud y 2 mm de anchura, acanaladas, agudas en el ápice. Septo placentario, en el fruto oval, aplanado, con surco medio longitudinal, de $4 \times 2,5$ mm. Semillas por lo general 3 por lóculo, adosadas al septo placentario, discoide-elípticas, o a veces desigualmente poligonales, de $2,5-2,8 \times 1,6-2$ mm, con ala estrecha, de menor anchura que el ancho de la parte carnosa central, finamente asurcado-reticulada, con (8-)10-12 surcos longitudinales en la cara dorsal; semilla desprovista de ala, elíptica.

Floración: Según los testimonios de herbario, se observa floración a lo largo de todo el año.

Hábitat y ecología: Crece en ambientes anegados, prados húmedos en las franjas de subpáramo y páramo, entre los 2800-3200 m.

Distribución: Se encuentra restringida al Macizo de Tamá, tanto en la parte de Colombia como en la de Venezuela, de donde procede la mayoría del material estudiado (fig. 71).

Diversas citas de *Aragoa* del páramo de Tamá (Táchira, Venezuela) referidas a *A. cupressina* (PITTIER & al., 1947; VARESCHI, 1970; BAUMANN, 1988) corresponden en realidad a esta especie.

Notas nomenclaturales: Dentro de los diversos fragmentos que incluye el pliego Cuatrecasas & al. 12640, COL-15198, se seleccionó como *holotypus* el ejemplar ramoso central que lleva el número "1" (FERNÁNDEZ ALONSO, 1993b).

Observaciones: En una de las localidades de la parte venezolana convive aparentemente en los mismos ambientes con otra especie del género: *A. castroviejoi*, perteneciente al grupo *cupressina*; ésta, a diferencia de *A. tamana*, presenta hábito de subarbusto (caméfito), escasa ramificación y corolas pequeñas, glabras.

Materia estudiado

COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER: Municipio de Toledo, páramo de Santa Isabel, subpáramo, 3000 m, 3-XI-1994, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.838; ibídem, planta de hasta 2 m, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.840A (COL); ibídem, 3050-3200 m, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.847, 11.849A, 11.853 (COL, MA); ibídem, 2750 m, subpáramo, 4-XI-1994, J. L. Fernández Alonso, C. I. Orozco & P. Galvis 11.879 (COL). Páramo de Tamá, 2850-3200 m, 14-VIII-1968, L. E. Mora 4650 (COL). VENEZUELA. TÁCHIRA: Páramo de Tamá, 3100-3300 m, VII-1939, F. Cardona 288 (US, VEN). Hoya del río Táchira, cabeceras de la quebrada El Reposo, 2800-3000 m, 16-I-1973, J. Cuatrecasas & al. 28332 (MERF, US). Departamento de Junín, explanada inferior de la vertiente septentrional del Pico Banderas, frente a la cueva El Descanso, páramo de Tamá, cerca de los límites con Colombia, en zona pantanosa sobre las, 3000-3100 m, 29-VII-1975, L. M. Ruiz-Terán, López-Figueiras & Dana Griffin 12550 (MERF). "Swampy meadow adjacent to Paramito, between Quebrada de Palmar y Quebrada de Paramito, in montane above Paramo de Tamá, 2 km above Betania and 7 km above Villapáez", 8200 pies, 14-VII-1944, J. A. Steyermark 57234 (VEN). Páramo de Tamá, en la región calcárea, cerca de la frontera con Colombia, 3000-3200 m, 23-V-1967, fl., J. A. Steyermark, C. G. K. & E. Dunsterville 98630 (VEN).

HÍBRIDOS

Como complemento a lo indicado en el capítulo de hibridación, se incluye al final del tratamiento de las especies la relación de los híbridos, con una breve descripción diagnóstica. Asimismo, y dado que en uno de los casos son varias colecciones las que corresponden a individuos híbridos y se encuentran distribuidas en numerosos herbarios, se consideró justificado incluirlas aquí entre el material revisado.

Aragoa × **jaramilloi** Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 93 (1993b) (figs. 11B, 32)

(= *A. abietina* H.B.K. × *A. cupressina* H.B.K.)

– *A. × sebastianii* Fernández Alonso & Castroviejo, *Resum. V Congr. Lat. Bot. Habana*. 256 (1990) nom. nud.

Etimología: Nothoespecie dedicada a Roberto Jaramillo Mejía, conecedor de la flora colombiana como pocos y profesor del Instituto de Ciencias Naturales de Bogotá.

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Páramo de Monserrate, El Granizo, 3300 m, 5-I-1990, *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8227 (*holotypus*, COL; *isotypi*, MA y por distribuir).

Arbusto de hasta 3 m, con caracteres intermedios entre *A. abietina* H.B.K. y *A. cupressina* H.B.K., con ramificación primaria más laxa que en *A. cupressina* y más ramosa en las partes superiores que en *A. abietina*, hojas generalmente verde pálido, hojas adpresas o ascendentes, intermedias en tamaño entre las dos especies, generalmente lanceoladas, convexas y conspicuamente costadas en el haz, con punteaduras en el envés, semillas frecuentemente desarrolladas, con ala más o menos ancha.

Observaciones: Para evitar posibles confusiones, se incluye como “*nomen nudum*”, un nombre provisional dado a este híbrido y recogido en los resúmenes de un congreso (FERNÁNDEZ ALONSO & CASTROVIEJO, 1990).

Material estudiado

COLOMBIA. Sin localidad: *Plantae Expeditionis Botanicae Mutisii Vice-Regni Novae-Granatae* (1873-1808), *J. C. Mutis* 4900 (1B), 4900(4B) (MA-MUT). CUNDINAMARCA: Páramos cerca de Bogotá, sin fecha, *Bro. Ariste-Joseph* s/n (US-1067941) (US); ibídem, cerca de Bogotá, sin fecha, *Bro. Ariste Joseph* s/n (US-1124900) (US). Monserrate, cerca de Bogotá, leg. 1918, *Bro. Ariste Joseph* A-164(A) (US-888373) (US). Páramo de Monserrate, El Granizo, 3200-3300 m, 10-IX-1988, *J. M. Cardiel & M. R. Garzón* 41 (COL, MA). Páramo de Monserrate, hacienda Santa Bárbara, 3250 m, 8-II-1986, *J. L. Fernández Alonso & H. Arenas* 5132 (COL, MA). Páramo de Monserrate, 3300 m, 5-I-1990, *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8228A, 8228B (COL, MA); ibídem, *J. L. Fernández Alonso & F. González* 8229, 8230, 8231 (COL, MA). Quebrada de San Francisco, cerca de Bogotá, 3400-3500 m, 30-VII-1944, *F. R. Fosberg* 22060 (US). Región de Bogotá, Monserrate, 10-III-1935; *H. García Barriga & F. W. Pennell* 4809 (COL, 2 pliegos, US); ibídem, páramo de Monserrate, vereda El Verjón, hacienda Santa Barbara, páramo abierto, 3000-3200 m, 26-IX-1987, *M. R. Garzón* 334 (COL). Región de Monserrate, 3200 m, 6-I-1990, *F. González* 2029 (COL). Macizo de Bogotá,

Guadalupe, abundant thence upward to near páramo, 3300 m, 12-X-1946, *O. Haugth* 5066 (US). Cerro de La Viga, al este de Bogotá, 3700-3800 m, 8-IX-1965, *M. Jaramillo R. & E. Forero* 2647 (COL, 4 pliegos, US). Páramo de Palacio, 3600 m, 1-IX-1952, *Koie* 5381 (p. p.) (US). Páramos de Bogotá, 3000 m, 1851-1857, *J. J. Triana s/n* (US-1481130) (US). Andes de Bogotá, VIII-1853, "Romero de Páramo", *J. J. Triana* 3986.1 (A) (COL).

Aragoa × **funzana** Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 93 (1993b), (fig. 9C)

(= *A. cleefii* Fernández Alonso × *A. cundinamarcensis* Fernández Alonso)

Etimología: El nombre de la especie hace referencia al río Funza o Bogotá (Cundinamarca), en cuyas cabeceras fue colectado este híbrido.

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Municipio de Villapinzón, vía Villapinzón a las fuentes del río Funza o Bogotá, quebrada en la subida a las lagunas, 3300 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10538 (*holotypus*, COL; *isotypi*, MA y por distribuir).

Arbustos con características intermedias entre *A. cleefii* y *A. cundinamarcensis*, bien glaucos o bien verde más o menos pálido, hojas adpresas ascendentes, subcoriáceas, sección foliar subtrígona, tubo de la corola con indumento reducido a 4 cordones longitudinales que son continuación de los filamentos estaminales (fig. 20A), cáliz, filamentos estaminales y estilo, con distintos grados de variación en tamaño entre los dos padres.

Material estudiado

COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Villapinzón, vía Villapinzón a las fuentes del río Bogotá, cerca del páramo de Santa Bárbara, quebrada en la subida a las lagunas donde nace el río Bogotá, 3250 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10533 (COL, MA); ibídem, cerca del páramo de Santa Bárbara, subpáramo llano cerca del límite departamental con Boyacá, creciendo junto con *A. cleefii*, 3300 m, 30-XII-1992, *J. L. Fernández Alonso & T. Castillo* 10536 (COL, MA); ibídem, vereda Chasques, páramo de Santa Bárbara, 23-V-1951, *R. Romero Castañeda* 2545 (COL, 3 pliegos, MEDEL).

Aragoa × **chingacensis** Fernández Alonso, *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 94 (1993b)

(= *A. abietina* H.B.K. × *A. cundinamarcensis* Fernández Alonso)

Etimología: Del páramo de Chingaza, departamento de Cundinamarca, única localidad en que se ha encontrado el híbrido.

Typus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Distrito Especial de Bogotá, Macizo de Bogotá, vertiente oriental, páramo de Chingaza, altos cerca de la laguna, 3300-3400 m, 3-I-1969, *J. Cuatrecasas & J. M. Idrobo* 26975 (*holotypus*, COL-249369; *isotypi*, MA-429167, US-2582768A).

Arbusto con follaje verde pálido, afín a *A. abietina*, pero con hojas subcoriáceas, escasamente nítidas, más pequeñas (hojas del eje) 4,5-5 × 1,2-1,4 mm, sección foliar similar a *A. cundinamarcensis*, más crasas que en *A. abietina*, cáliz de 4,2-5 mm, cápsula y pedicelo fructífero más alargados que en *A. abietina*.

Material estudiado

COLOMBIA. CUNDINAMARCA: Parque N. N. Chingaza, represa de Golillas, bosque andino, 2995 m, 1-IX-1991, S. I. Basto 29B (Herb. Univ. Javeriana); ibídem, alrededores de la laguna de Chingaza, ladera, 3180 m, 1990, C. Gutiérrez 5 (Herb. Univ. Javeriana); ibídem, laguna de Chingaza, 1992, A. Lopera 3 (Herb. Univ. Javeriana).

Aragoa × *diazii* Fernández Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 51(1): 94 (1993b)

(*A. corrugatifolia* Fernández Alonso × *A. cundinamarcensis* Fernández Alonso)

Etimología: Especie dedicada a Santiago Díaz Piedrahíta, activo sinanterólogo del Instituto de Ciencias Naturales de Bogotá, que colectó este híbrido en una de las pocas expediciones a la región meridional del páramo de Sumapaz.

Typus: COLOMBIA. META: Macizo de Sumapaz, alrededores de la laguna de La Guitarra, abundante en las laderas, 3380-3420 m, 4-VII-1981, fl., S. Díaz 2410 (*holotypus*, COL-230325; *isotypi*, MEDEL-18099, etc.).

Intermedia entre *A. corrugatifolia* y *A. cundinamarcensis*, con ramificación y sección foliar parecidas a las de la segunda, pero con hojas patentes y ligeramente corrugadas en la base (hojas desarrolladas), con escasas punteaduras, flor grande, tanto o más que la de *A. corrugatifolia*, tubo corolino intermedio en pelosidad entre las dos, estilo de longitud intermedia.

XII. RESUMEN

El género *Aragoa* (*Scrophulariaceae*), endémico del páramo y subpáramo de Colombia y Venezuela, contaba con escasas colecciones hasta mediados de este siglo y carecía de una revisión reciente. Como resultado del estudio de las nuevas colecciones se observó una notable falta de trabajo descriptivo, que se tradujo al final de la presente revisión en la descripción de 14 nuevos táxones y otros nuevos aportes que a continuación se relacionan.

En la filotaxis de las plántulas de *Aragoa* se detectó un cambio de patrón de foliación, inicialmente opuesto-decussado, que por pérdida de sincronía se transforma en esparcido, y un aumento rápido del número de ortósticos helicoidalmente ascendentes en los ejes jóvenes. Se detectaron fenómenos de proliferación de ejes florales, que dan como resultado la aparición de ramas cortas, alternas, en la axila de brácteas estériles. Se establecieron cinco tipos básicos de sección transversal en la hoja, carácter de gran relevancia en la diagnosis de las especies. Se consideraron seis tipos de corolas, en función de la longitud y forma del tubo, así como de la de la distribución del indumento. El número de semillas, su tamaño y la anchura de su ala también suministraron información taxonómicamente relevante. Se efectuaron estudios concretos en morfología de semillas, palinología y cariología, que suministraron interesante información sobre el género; así, los caracteres polínicos, señalados como importantes para la separación del género en una tribu autónoma, revelaron diferencias discretas a nivel de especie. Se hizo el primer recuento cromosómico en una especie de este género (*A. abietina*) y se obtuvo un número somático de $2n = c. 52$.

En relación con la polinización, se detectó proterandria en el género y se delimitaron tres tipos de corolas, que son visitadas preferentemente por dípteros y ápidos. En lo referente a hibridación, especiación y tendencias evolutivas, se plantea una hipótesis de introgresión y de especiación hibridógena reticulada en la historia y diversificación del género, tomando como base las estimaciones sobre la distribución espacial de los híbridos en el medio, valores de fertilidad polínica y la presencia de caracteres morfológicos cruzados o desviantes en cada grupo. Se esbozaron las posibles tendencias evolutivas basándose en argumentos morfológicos y biogeográficos; dentro de la sección *Aragoa*, son considerados los grupos *abietina* y *lycopodioides* como los más primitivos.

Se hizo un seguimiento histórico de la ubicación taxonómica de este género atípico y se aportan nuevos datos sobre la relación de *Aragoa* con otros géneros y tribus de la familia *Scrophulariaceae*, en especial con los de afinidad austral-antártica de la tribu *Veroniceae*.

En cuanto al tratamiento taxonómico, y como resultado del estudio morfológico llevado a cabo, se subdivide *Aragoa* en dos subgéneros, uno de ellos con dos secciones, para lo cual se describen *A.* subgén. *Luteoaragoa* y *A.* sect. *Ciliatae*. Se delimitan dentro de la sección *Aragoa* tres grupos de especies que se relacionan por grupos de caracteres y que podrían representar tres líneas evolutivas independientes. Fueron descritas 11 especies, tres subespecies y cuatro híbridos. Se presentan claves para los subgéneros, secciones, especies y subespecies y los mapas de distribución de las diferentes especies. Se hace una clasificación de los sistemas de páramos de Colombia y Venezuela, que comprende cuatro unidades básicas y varias subunidades, de acuerdo con los patrones de distribución observados en *Aragoa* y en algunos otros géneros de los páramos. Se considera que *Aragoa* tiene un centro principal de diversidad y dos centros secundarios (dos de ellos en la Cordillera Oriental colombiana); se indican además las posibles vías de radiación y diversificación en el norte de los Andes.

XIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, H. H. (1961). *Flora of New Zeland*. Government Printer, Wellington.
- AL-SHEHBAZ, I. A. (1989). New or noteworthy *Draba* (Brassicaceae) from South America. *J. Arnold Arbor*. 70(3): 427-437.
- ANÓNIMO (1988). IX Reunión de directores de Herbarios. Jornada de actualización Botánica. Universidad Surcolombiana. Neiva (multicopiado).
- ARGUE, C. L. (1982). A biometric and taxonomic study of pollen character variation in *Berentiella* and *Hemichaena* (Scrophulariaceae). *Canad. J. Bot.* 61: 53-62.
- (1985). Pollen morphology in the genera *Monttea* and *Melosperma* (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 1248-1255.
- (1990). Pollen morphology of *Deinostema*, *Geochorda*, *Gratiola*, *Ildefonsia*, *Sophranthe* and *Tragiola* (Scrophulariaceae, Gratiolales, Gratiolineae). *Canad. J. Bot.* 68: 1651-1660.
- (1993). Pollen morphology in the Selagineae, Manuleae (Scrophulariaceae), and selected Globulariaceae, and its taxonomic significance. *Amer. J. Bot.* 80(6): 723-733.
- ARMSTRONG, J. E. (1985). The delimitation of Bignoniaceae and Scrophulariaceae based on floral anatomy, and the placement of problem genera. *Am. J. Bot.* 72: 755-766.
- ARNOLD, M. L. (1992). Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 23: 237-261.
- BAILLON, H. (1886). *Hist. Plant. Monograph...* Paris.
- BARGHOORN, E. S. (1940). The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons, I. The primitive ray structure. *Amer. J. Bot.* 27: 918-928.
- (1941). The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons, III. The elimination of rays. *Bull. Torrey Bot. Club* 68: 317-325.
- BARKER, W. H. (1982). Taxonomic studies in *Euphrasia* L. (Scrophulariaceae). A revised infrageneric classification, and a revision of the genus in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* 5: 1-304.
- BARNHART, J. H. (1927). Pp. 210-212. In: E. P. Killip, Report of the Killip-Smith botanical expedition to Colombia, 1926-1927. *J. New York Bot. Gard.* 28: 205-220.
- (1968). Details of publication of the "Nova Genera", pp. 22-31. In: W. T. Stearn (ed.), *Humboldt, Bonpland, Kunth and Tropical American Botany. A miscellany on the "Nova Genera et Species Plantarum"*, pp. 1-159. J. Cramer. Stuttgart.
- BARRIENTOS PÉREZ, R. (1964). *Aporte al conocimiento del polen reciente de algunas especies del género Aragoa*. Servicio Geológico Nacional (informe inédito, máquina), pp. 1-11.
- BARRINGER, K. (1993). Five New Tribes in the Scrophulariaceae. *Novon* 3: 15-17.
- BARTLING, F. T. (1830). *Ordines Naturales Plantarum*. Gottingae.

- BAUMANN, F. (1988). Geographische Verbreitung und Ökologie sudamerikanischer Hochgebirgspflanzen. *Physische Geographie* 28: 1-208.
- BENTHAM, G. (1835a). *Scrophulariaceae Indicae*. London.
- (1835b). Tab. 1770. In: *Bot. Reg.* 21.
- (1846). *Scrophulariaceae in De Candolle (ed.) Prodrum Systema Nat. Reg. Veg.* 10. Paris.
- (1880). *Aragoa lycopodioides*. In: J. D. Hooker (ed.), *Hooker's Icones Plantarum* 14: 18. t. 1325.
- & J. D. HOOKER (1876). *Genera Plantarum* 2. London.
- BLAKE, S. F. (1924). Five new plants from Venezuela. *J. Wash. Acad. Sci.* 14: 453.
- BLANCO, P & A. DEL VALLE (1991). Herbarium mutisianum. *Fontqueria* 32: 1-173.
- BOLLIGER, M. & U. MOLAU (1992). *Nothobartsia*, a new genus of Scrophulariaceae from southwest Europe. *Pl. Syst. Evol.* 179: 59-71.
- BRUMMIT, R. K. (1992). *Vascular plant families and genera*. Royal Bot. Gardens Kew.
- BURTT, B. L. (1970). Studies in the Gesneriaceae of the old World 31: Some aspects of functional evolution. *Notes. Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 30(1): 1-10.
- CABRERA, A. L. (1968). Ecología vegetal de la puna, pp. 91-116. In: C. Troll (ed.), *Geology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium, Aug. 1-3, 1966. *Colloq. Geogr.* 9. 223.
- CAMPBELL, D. H. (1930). The relationships of *Paulownia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 57: 47-50.
- CARLQUIST, S. (1992). Wood anatomy of sympetalous dicotyledon families: A summary, with comments on systematic relationships and evolution of the woody habit. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 303-332.
- CHODAT, R. (1908). Étude critique des genres *Scoparia* L. et *Hasslerella* Chod. *Bull. Herb. Boissier*, 2 ser., 8: 85-89.
- CLEEF, A. M. (1978). Characteristics of neotropical paramo vegetation and its subantarctic relations. In: C. Troll and W. Lauer (eds.), *Geological Relations Between the Southern Temperate Zone and The Tropical Mountains (Erdw. Forsch. 11: 365-390)*. Steiner, Wiesbaden.
- (1979). The phytogeographical position of the neotropical vascular páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental, pp. 175-184. In: K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Academic Press. London-New York-San Francisco.
- (1980a). Posición fitogeográfica de la flora vascular del páramo neotropical. *Colombia Geogr.* 7(2): 68-86 (versión ampliada de "Phytogeographical..., Tropical Botany" [Larsen & Holm-Nielsen (eds.), pp. 175-184]).
- (1980b). La vegetación del páramo neotropical y sus lazos australo-antárticos. *Colombia Geogr.* 7(2): 7-49 (versión ampliada de "Characteristics of Neotropical Paramo Vegetation and its Subantarctic relations". *Erdwiss. Forschung.* 13: 365-390. 1978).
- (1981). *The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental*. Diss. Bot. 61, Cramer, Vaduz.
- & O. RANGEL CH. (1984). La vegetación del páramo del noroeste de la Sierra Nevada de Santa Marta, pp. 203-266. In: T. van der Hammen & P. Ruiz (eds.), *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 2. J. Cramer, Vaduz. Berlin-Stuttgart.
- CORAL, C. & GUTIÉRREZ, B. (1987). Determinación de una metodología a nivel citogenético aplicada a *Brugmansia*. *Agron. Colombiana* 4: 19-22.

- CRONQUIST, A. (1981). *An Integrated System of Clasification of Flowering Plants*. Columbia. New York.
- (1988). *The evolution and clasification of flowering Plants*. 2.ª ed. New York Bot. Gard. New York.
- CUATRECASAS, J. (1934). Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trab. Mus. Nac. Ci. Nat., ser. Bot.*, 27. Madrid.
- (1936). Resumen de mi actuación en Colombia con motivo del II Centenario del Nacimiento de Mutis. *Trab. Mus. Nac. Ci. Nat. (ser. Bot.)* 33: 1-158.
- (1949). Rosette-trees, a tropical growth form. *Bull. Chicago Nat. Hist. Mus.* 20: 6-7.
- (1954). Synopsis der Gattung *Loricaria* Wedd. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 56: 150-172.
- (1968). Paramo vegetation and its life forms. *Colloq. Geogr.* 9: 163-186.
- (1979). Comparación fitogeográfica de páramos entre varias cordilleras. In: M. Salgado-Labouriau (ed.), *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones Centro de Estudios Avanzados. Caracas, pp. 89-99.
- (1979). Growth Forms of the Espeletineae and their correlation to the Vegetation Types of the High Tropical Andes, pp. 397-410. In: K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Acad. Press. London-New York-San Francisco.
- (1986). Speciation and radiation of the Espeletineae in the Andes. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*: 267-303. Oxford Univ. Press.
- DALLA TORRE, C. G. & H. HARMS (1900-1907). *Genera Siphonogamum ad Systema Engleriano Conscripta*. 1-VIII. Lipsiae.
- DE PAMPHILIS, C. W. & R. WYAT (1989). Hybridization and Introgression in Buckeyes (*Aesculus: Hippocastanaceae*): A Review of the Evidence and a Hypothesis to Explain Long-Distance Gene Flow. *Syst. Bot.* 14(4): 593-611.
- DÍAZ-MIRANDA, D. (1988). Genera of scrophulariaceae in the paramos of the venezuelean andes. *Brittonia* 40(2): 235-239.
- DÍAZ-PIEDRAHÍTA, S. (1984). José Celestino Mutis y la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 15(59): 19-29.
- DON, D. (1835). On the Characters of certain groups of the Class Personatae. *Edinburgh New Philos. J.* 19: 108-114.
- DON, G. (1837). *A general system of gardening and Botany* 4.
- DRYER, R. A. (1975). Scrophulariaceae, pp. 540-568. In: *The genera of South African Flowering plants* 1. Pretoria.
- EHRENDORFER, F. (1971). Discusión, pp. 50-51. In: P. H. Davis & al. (eds.), *Plant life of South-west Asia*. Bot. Soc. Edinburgh.
- ELISENS, W. J. (1986). Pollen morphology and systematic relationships among New World species in the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 73: 1298-1311.
- ENDLICHER, S. (1836-1840). *Genera Plantarum...* Vindobonae.
- (1841). *Enchiridion botanicum exhibens...* Lipsiae-Vienae.
- ENDRESS, P. K. (1987). Floral phyllotaxis and floral evolution. *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 417-438.
- (1992). Evolution and floral diversity: The phylogenetic surruoundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum*. *Int. J. Plant. Sci.* 153(3): S106-S122.
- EWAN, J. (1948). A Review of *Purdieanthus* and *Lehmanniella*, two endemic colombian genera of *Gentianaceae*, and biographical notes on Purdie and Lehmann. *Caldasia* 5(21): 89-98.

- FALCAO ICHASO, C. L. (1980). Morfología das sementes de 35 géneros de Scrophulariaceae do Brasil. Sua Aplicação a sistemática desta família. *Rodriguesia* 32: 33-107.
- FERNÁNDEZ ALONSO, J. L. (1987). Escrofulariáceas. In: *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada* 39. Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.
- (1990). Notas sobre Scutellaria (Labiatae) en Colombia y Ecuador. *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(1): 105-123.
- (1991). Nueva especie y comentarios morfológicos y fitogeográficos en el género Aragoa H.B.K. (Scrophulariaceae). *Caldasia* 16(78): 301-310.
- (1993a). Aragoa corrugatifolia (Scrophulariaceae), una nueva especie de los páramos de Colombia. *Novon* 3(4): 356-359.
- (1993b). Novedades taxonómicas en Aragoa (Scrophulariaceae) y sinopsis del género. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 73-96.
- & J. A. AMAYA (1991). Historia del nombre genérico Escallonia Mutis ex L. fil. *Caldasia* 16(78): 317-326.
- & S. CASTROVIEJO (1990). Aportaciones a la revisión taxonómica del género Aragoa (Scrophulariaceae). *Resúmenes V Congr. Lat. Bot.*, p. 256. La Habana. Cuba.
- & S. CASTROVIEJO (1993). Aragoa parviflora sp. nov. (Scrophulariaceae), un nuevo endemismo de la Serranía Jurisdicciones, Colombia. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 159-162.
- & J. FERNÁNDEZ CASAS (1993). Una nueva Centaurea híbrida, de Valladolid. *Fontqueria* 36: 451-454.
- FISCHER, M. (1967). Beiträge zur Cytotaxonomie der Veronica hederifolia-Gruppe (Scrophulariaceae). *Österr. Bot. Z.* 114: 189-233.
- (1969). Einige Chromosomenzahlen aus den Gattungen Veronica, Pseudolysimachion, Paederota, Wulfenia and Lagotis (Scrophulariaceae-Veroniceae). *Österr. Bot. Z.* 116: 430-443.
- FONT QUER, P. (1985). *Diccionario de Botánica*, 9.^a reimpr. Edit. Labor. Barcelona.
- FOSBERG, F. R. (1944). El páramo de Sumapaz. *J. New York. Bot. Gard.* 45: 226-234.
- FRANCO R., P. (1982). *Estudios fitoecológicos en el Parque Nacional de Chingaza*. Trabajo de Grado. Depart. Biol. Univ. Nac. Colombia. Bogotá (iné.).
- FRANCO, P., O. RANGEL & G. LOZANO (1986). Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental II. Las Comunidades Vegetales de los alrededores de la Laguna de Chingaza (Cundinamarca). *Caldasia* 15(71-75): 219-248.
- FRANKEL, O. H. (1941). Cytology and taxonomy of Hebe, Veronica and Pygmaea. *Nature Lond.* 147: 117.
- FRANTZEN, N. M. & F. BOUMAN (1989). Dispersal and growth form patterns of some zonal páramo vegetation types. *Acta Bot. Neerl.* 38(4): 449-465.
- FUNK, V. A. (1985). Phylogenetic patterns and hybridization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 681-715.
- & D. R. BROOKS (1990). Phylogenetic systematics as the basis of Comparative Biology. *Smithsonian Contr. Bot.* 73: 1-45.
- GENTRY, A. H. (1971). Note on Gibsoniothamnus. *Fieldiana Bot.* 34: 55.
- GINÉS, HNO., E. FOLDATS & F. MATOS (1953). Aspectos geobotánicos de la región, pp. 327-340. In: *La Sierra de Perijá y sus habitantes*. Public. Univ. Zulia. Venezuela.
- GOEBEL, K. (1975). La vegetación de los páramos venezolanos. *Acta Bot. Venez.* 10(1-4): 337-395. (Traducción del alemán de "Die Vegetation der venezolanischen Páramos; Marburg, 1891".)
- GOOD, R. (1974). *The geography of the flowering plants*. Ed. 4. London.

- GRABANDT, R. A. J. (1980). Pollen rain in relation to arboreal vegetation in the Colombian Cordillera Oriental. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 29: 65-147. Reimpreso en: "El Cuaternario de Colombia" 7.
- & J. NIEUWLAND (1985). *Pollen rain in relation to páramo vegetation in the Colombian Cordillera Oriental*, 110 pp. ("El Cuaternario de Colombia" 11.)
- GRANT, V. (1971). *Plant speciation*, 1.ª ed. Columbia University Press, Nueva York.
- (1989). *Especiación Vegetal*. Limusa. México.
- GREUTER, W. & al. (1988). *International Code of Botanical Nomenclature. Regnum Veg.* 118. Königstein, Germany.
- GRIMÉ, W. E. & T. PLOWMAN (1986). Type Photographs at Field Museum of Natural History. *Taxon* 35: 932-934.
- GUHL, E. (1964). Aspectos geográficos y humanos en la región del Sumapaz en la Cordillera Oriental de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 12(46): 153-162.
- (1982). *Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá*. Jar. Bot. José Celestino Mutis, Bogotá.
- HAIR, J. B. (1967). Contributions to a chromosome atlas of the New Zeland Flora 10. Hebe (Scrophulariaceae). *New Zeland J. Bot.* 5(3): 322-352.
- HALLE, F., R. A. A. OLDEMAN & P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York.
- HALLIER, H. (1903). Ueber die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei Scrophulariaceen. *Bull. Herb. Boissier*, 3 ser., 2: 181-207.
- HAY, A. (1992). Tribal and subtribal delimitation and circumscription of the genera of Araceae tribe Lasieae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 184-205.
- HEADS, M. (1993). Biogeography and biodiversity in Hebe, a South Pacific genus of Scrophulariaceae. *Candollea* 48: 16-90.
- HECKARD, L. R. (1962). Root-parasitism in Castilleja. *Bot. Gaz.* 124: 21-90.
- HEDBERG, O. (1969). Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 135-148.
- HIEPKO, P. (1972). *Herbarium Willdenow – alphabetical index*. IDC, Zug.
- (1987). The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. *Englera* 7: 219-252.
- HOLMGREN, N. H. & U. MOLAU (1984). 177. Scrophulariaceae. In: G. Harling & B. Sparre (eds.), *Flora of Ecuador* 21.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & L. C. BARNET (1990). *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World* (8.ª ed.). Regnum Veg. 120. Scient. Public. Depart. New York Bot. Gard. Bronx, New York.
- HONG, D. (1980). Wulfeniopsis Hong – a new genus of Scrophulariaceae from Himalayas. *Acta Phytotax. Sin.* 18: 50-52.
- (1983). The distribution of Scrophulariaceae in the Holartic with special reference to the floristic relationships between eastern Asia and Eastern North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 701-712.
- (1984). Taxonomy and evolution of the Veroniceae (Scrophulariaceae) with special reference to palynology. *Opera Bot.* 75: 1-60.
- HONG, D.-Y. & S. NILSSON (1983). On the validity of the genus *Cochlidiosperma* Reichenb. (Scrophulariaceae) as supported by additional palynological evidence. *Acta Phytotax. Sin.* 21: 143-152.

- HOOGHIEMSTRA, H. (1984). Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: A continuous record of the last 3,5 million years. *Diss. Bot.* 79: 368 pp. Cramer, Vaduz.
- HUBER, O. & C. ALARCÓN (1988). *Mapa de Vegetación de Venezuela, escala 1: 2000.000*. Minist. Ambiente. Caracas
- HUMBOLDT, H. A., A. BONLAND & C. S. KUNTH (1818-1820). *Nov. Gen. Sp. Pl.* 3. Paris.
- IRVING, E. M. (1971). La evolución estructural de los Andes más septentrionales de Colombia. *Bol. Geol. (Bogotá)* 19(2): 1-89.
- JAHN, A. (1931). Los Páramos Venezolanos – Sus aspectos físicos y su vegetación, *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 3: 93-127.
- JENSEN, W. A., M. ASHTON & L. R. HECKARD (1974). Ultrastructural studies of the pollen of subtribe Castilleiinae, family Scrophulariaceae. *Bot. Gaz.* 135: 210-218.
- KARRFALT, E. E. & A. S. TOMB (1983). Air spaces, Secretory Cavities, and the Relationships between Leucophylleae (Scrophulariaceae) and Myoporaceae. *Sys. Bot.* 8(1): 29-32.
- KILLIP, E. P. (1927). Report of the Killip-Smith botanical expedition to Colombia, 1926-1927. *J. New York Bot. Gard.* 28: 205-220.
- KUHRY, P. (1988). Paleobotanical-paleoecological studies of tropical high Andean peatbog sections (Cordillera Oriental, Colombia). *Diss. Bot.* 116, pp. 1-241. J. Cramer. Berlin. (Reimpr. "El Cuaternario de Colombia" 14.)
- KUNTH, C. S. (1823). *Synopsis plantarum quas itinere ad plagam aequinoctialem...* 2: 253-254.
- LEVIN, D. A. (1978). The origin of isolating mechanisms in flowering plants. *Evol. Biol.* 11: 185-317.
- LEWONTIN, R. C. & L. C. BIRCH (1966). Hybridization as a source of variation for to new environments. *Evolution* 20: 315-336.
- LICHT, W. (1982). Zur Morphogenese der Radikation bei den Veroniceae 3. *Campylanthus salsoloides* Roth. *Beitr. Biol. Pflanzen* 57: 291-299.
- LINDEN, J. (1848). Sammlungen. *Bot. Zeitung (Berlin)* 6: 709-710.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 135-162.
- LOZANO, G. & R. SCHNETTER (1976). Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia II. Las comunidades vegetales. *Caldasia* 11: 53-68.
- MATHIAS, M. E. & L. CONSTANCE (1976). The genus *Niphogeton* (Umbelliferae) – a second encore. *Bot. J. Linn. Soc.* 72: 311-324.
- MEISNER, C. F. (1836-1840). *Plantarum vascularium genera...* Lipsiae.
- MELIEF, A. B. M. (1985). *Late Quaternary Paleoecology of the Parque Nacional Natural los Nevados (Cordillera Central) and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas*. Colombia.
- MENNEGA, A. M. V. (1975). On unusual wood structures in Scrophulariaceae. *Acta Bot. Neerl.* 24(3/4): 359-360.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1950). *Anatomy od the dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford.
- & L. CHALK (1988). *Anatomy od the dicotyledons*. 2.^a ed., vol 1, pp. 1-276. Clarendon Press. Oxford.

- MICHENER, D. C. (1983). Systematic and Ecological wood anatomy of californian Scrophulariaceae. I. Antirrhinum, Castilleja, Galvezia, and Diplacus. *Aliso* 10(3): 471-487.
- MINKIN, J. P. & H. ESHBAUGH (1989). Pollen morphology of the Orobanchaceae and rhinanthoid Scrophulariaceae. *Grana Palynol.* 28: 1-18.
- MOLAU, U. (1988a). Scrophulariaceae. Part I. Calceolarieae. *Flora Neotropica*, vol. 47. New York.
- (1990). The genus *Bartsia* (Scrophulariaceae-Rhinanthoideae). *Opera Bot.* 102: 1-99.
- B. ERIKSEN & J. TEILMANN KNUDSEN (1989b). Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia* 81: 181-185.
- MOORE, D. M. (1972). Connections Between Cool Temperate Floras with Particular Reference to Southern South America, pp. 115-138. In: D. H. Valentine (ed.), *Taxonomy Phytogeography and Evolution*. Academic Press. London-New York.
- MOORE, L. B. (1982). Hebe y Ourisia (Scrophulariaceae), pp. 861-953. In: H. H. Allan (ed.), *Flora of New Zeland* (reimpr., 1.ª publ. 1961). Vol. 1. Government Printer. Wellington.
- MOORE, R. J. (1973). Scrophulariaceae, pp. 335-347. In: *Index to plant chromosome numbers 1967-1971* (ed.). Utrecht, Netherlands.
- MUSSELMAN, L. J. & W. C. DICKISON (1975). The structure and development of the haustorium in parasitic Scrophulariaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 70(3): 183-212.
- NIETO FELINER, G. (1987). El género *Armeria* (Plumbaginaceae) en la Península Ibérica: aclaraciones para una síntesis. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 319-348.
- NIEZGODA, C. J. & A. S. TOMB (1975). Systematic palynology of the tribe Leucophylleae (Scrophulariaceae) and selected Myoporaceae. *Pollen & Spores* 17: 495-516.
- NILSSON, S. & D.-Y. HONG (1993). The taxonomic significance of Aragoa-pollen (Scrophulariaceae). *Grana Palynol.* (En prensa.)
- OLIVARES, A. (1973). Aves de la Sierra Nevada del Cocuy, Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 14(54): 39-48.
- OPLER, P. A., H. G. BAKER & G. V. FRANKIE (1975). Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica* 7: 234-247.
- ORTEGA OLIVENCIA, A. & J. A. DEVESA (1993). Revisión del género *Scrophularia* (Scrophulariaceae) en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Ruizia* 11: 1-157.
- PAYNE, W. W. (1978). A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30(2): 239-255.
- PENNELL, F. W. (1918). A botanical exploration to Colombia. *J. New York Bot. Gard.* 19: 117-138.
- (1933). A revision of *Synthyris* and *Besseyia*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 85: 77-106.
- (1935). The Scrophulariaceae of eastern temperate North America. *Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monogr.* 1.
- (1938). Taxonomy and distribution of Aragoa and its bearing on the geological history of the Northern Andes. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 89: 425-432.
- (1942). A second summary of the Scrophulariaceae of New Guinea. *J. Arnold Arbor.* 24(3): 99-117.
- (1950). The identity of *Hasslerella* Chodat. *Lilloa* 23: 61-62.
- PÉREZ ARBELÁEZ, E. (1953). *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada. I. Relación de la Historia de la Expedición*. Madrid, 144 pp.
- PÉREZ ARBELÁEZ, E. (1978). *Plantas útiles de Colombia, tercera...* 4.ª ed. Litografía Arco, 831 pp.

- PFEIFFER, L. (1870). *Synonymia Botanica*. Kassel.
- (1873). *Nomenclator Botanicus I*. Cassellis.
- PITTIER, H. & al. (1947). *Catálogo de la Flora Venezolana*. 2. Caracas.
- RAMAN, S. (1988). A code Proposed for the Classification of Trichomes as Applied to the Scrophulariaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 62: 349-367.
- (1989). The Trichomes of the Corolla of the Scrophulariaceae. III: Tribe Digitaleae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 64: 199-212.
- RANGEL CH., O. & R. JARAMILLO (1984). Lista comentada del material herborizado en el transecto Buritaca-La Cumbre, pp. 155-174. In: T. van der Hammen & P. Ruiz (eds.), *Studies on Tropical Andean Ecosystems 2*. J. Cramer, Vaduz. Berlin-Stuttgart.
- RANGEL CH., O. & E. SANTANA (1989). Estudios en *Draba* (Cruciferae) de Colombia I. Cuatro especies nuevas de la Cordillera Oriental. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 17(65): 347-355.
- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD (1974). Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61(3): 539-673.
- REICHENBACH, H. G. L. (1828). *Conspectus Regni Vegetabilis*. Lipsiae.
- RIDLEY, H. N. (1930). *The dispersal of plants throughout the World*. Reeve & Co., Ashford, Kenth.
- ROBERTSON, C. (1888). Zygomorphy and its causes. *Bot. Gaz.* 13: 146-151.
- ROBSON, N. K. B. (1981). Studies in The genus *Hypericum* L. (Guttiferae) 2. Characters of the genus. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 8(2): 55-226.
- (1987). Studies in The genus *Hypericum* L. (Guttiferae) 7. Section 29. Bratys (part 1). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 16(1): 2-106.
- (1990). Studies in the genus *Hypericum* L. (Guttiferae) 8. Sections 29. Brathys (part 2) and 30. Trigynobrathys. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 20(1): 1-151.
- ROEMER, J. J. & J. A. SCHULTES (1827). *Mantissa* 3. Stuttgart.
- ROMERO CASTAÑEDA, R. (1951). *Aragoa kogiorum* Romero, sp. nov. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 8(31): 384.
- (1958). Una nueva especie de *Aragoa*. *Caldasia* 8(37): 131-133
- (1972). Apuntes Botánicos IV. *Mutisia* 38: 8-11.
- ROSSOW, R. A. (1985). Melospermeae, nueva tribu de Scrophulariaceae. *Parodiana* 3(2): 365-396.
- (1986). Sinopsis de las especies austroamericanas del género *Ourisia* (Scrophulariaceae). *Parodiana* 4(2): 239-265.
- ROUY, M. G. (1909). Conspectus des tribus et des genres de la famille des Scrophulariacées. *Rev. Gen. Bot.* 21: 194-207.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. (1986). Late quaternary paleoecology of venezuelan high mountains, pp. 202-217. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (1986), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press.
- SÁNCHEZ-M., R. & O. RANGEL (1990). Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental Colombiana V. Análisis fitosociológico de la Vegetación de los depósitos turbosos paramunos de los alrededores de Bogotá. *Caldasia* 16: 155-191.
- SCHREVE-BRINKMAN, E. J. (1978). A palynological study of the Upper Quaternary sequence in the El Abra corridor and rock shelters (Colombia). *The Quaternary of Colombia* 6.

- SIMPSON, B. B. (1986). Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes, pp. 304-316. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford Univ. Press.
- SMITH, J. M. B. & A. M. CLEEF (1988). Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *J. Biogeogr.* 15: 631-645.
- SMITH, L. B. (1989). Thank you!, don José. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 17(65): 231-235.
- & R. J. DOWNS (1974). Pitcairnoideae (Bromeliaceae). In: *Fl. Neotrop. Monogr.* 14. pp. 1-658, figs. 1-212. Hafner Press. New York.
- SNOW, B. K. & D. W. SNOW (1972). Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *J. Anim. Ecol.* 41: 471-485.
- SPACH, M. E. (1840). *Hist. Nat. Vegetaux. Phanerogames* 9. Paris.
- SPRAGUE, T. A. (1968). Humboldt and Bonpland's Itinerary in Colombia, pp. 82-86. In: W. T. Stearn (ed.), *Humboldt, Bonland, Kunth and Tropical American Botany. A miscellany on the "Nova Genera et Species Plantarum"*. J. Cramer. Stuttgart.
- SPRENGEL, C. (1825). *Caroli Linnei, Systema Vegetabilium*, ed. 16, 1. Gottingae.
- (1830). *Caroli Linnaei Genera Plantarum*, ed. 9, 1. Gottingae.
- STEARNS, W. T. (1968) (ed.). *Humboldt, Bonland, Kunth and Tropical American Botany. A miscellany on the "Nova Genera et Species Plantarum"*, pp. 1-159. J. Cramer. Stuttgart.
- STEBBINS, G. L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold, London.
- STEUDEL, E. T. (1821). *Nomenclator Botanicus*. Vol. 1.
- (1840). *Nomenclator Botanicus*, 2^a ed. Vol. 1.
- STEYERMARK, J. A. (1986). Speciation and Endemism in the Flora of the Venezuelan Tepuis, pp. 317-373. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), *High altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. New York.
- & F. DELASCIO CH. (1985). Contribuciones a la flora de la Cordillera de Perijá. Estado Zulia. Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 40(143): 153-293.
- B. MAGUIRE & al. (1984). Informe preliminar sobre la Flora de la Cumbre del Cerro Marahuaca. *Acta Bot. Venez.* 14(3): 53-89.
- STILES, F. G. (1976). Taste preferences, color preferences and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78: 10-26.
- STRAW, R. M. (1955). Hybridization, homogamy and sympatric spéciation. *Evolution* 9: 441-444
- STURM, H. (1978). Zur Ökologie der Andinen Páramo región. *Biogeographica* 14: 1-121. Junk. The Hague.
- & O. RANGEL-CH. (1985). *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Bibliot. José Jerónimo Triana. Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural 9. Bogotá.
- SUTTON, D. A. (1987). Peloric flowers in the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae). *Watsonia* 16: 337-338.
- (1988). *A revision of the tribe Antirrhineae*. British Museum (Natural History), London. Oxford University Press, Oxford.
- THEOBALD, W. L., J. L. KRAHULIK & R. C. ROLLINS (1988). Trichome description and classification, pp. 40-53. In: C. R. Metcalfe & L. Chalc (eds.), *Anatomy od the dicotyledons*, 2.^a ed., vol 1. Clarendon Press. Oxford.
- THIÉRET, J. W. (1955). The seed of *Veronica* and allied genera. *Lloydia* 18: 37-45.
- (1961). The Scrophulariaceae-Buchnereae of Central America. *Ceiba* 8: 92-101.
- (1967). Supraspecific classification in the Scrophulariaceae: A Review. *Sida* 3(2): 87-106.

- TILLET, S. S. (1978). Contributions to the flora of the Sierra de Perijá, Venezuela I. *Phytologia* 41(2): 85-87.
- VAN DER HAMMEN, T. (1962). Palinología de la región de "Laguna de los Bobos". Historia de su clima, vegetación y agricultura durante los últimos cinco mil años. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 9(44): 359-361.
- (1974). The Pleistocene changes of Vegetacion and climate in Tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- (1979). History of flora, vegetation and climatic in the Colombian Cordillera Oriental During the last five million years, pp. 25-32. In: K. Larsen & L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Academic Press. London-New York-San Francisco.
- (1992). Historia, Ecología y Vegetación, pp. 1-411. COA. Fondo Fen Colombia.
- J. BARELDS, H. DE JONG & A. A. DE VEER (1980). Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoeco.* 32: 247-340.
- & A. M. CLEEF (1983). Datos para la historia de la Flora Andina. *Revista Chilena Hist. Nat.* 56: 97-107.
- & A. M. CLEEF (1986). Development of High Andean Páramo Flora and Vegetation, pp. 153-201. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford Univ. Press.
- A. M. CLEEF & G. NOLDUS (in press.). A palynological record of the Rosarito pedo-stratigraphical sequence (Cordillera Central, Colombia): Historia de la vegetación de los últimos 40000 años. In: T. van der Hammenn (ed.), *Estudios Ecosistemas Tropoandinos* 4. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- & E. GONZÁLEZ (1960). Holocene and Late Glacial climate and vegetation of páramo de Palacio (Eastern Cordillera, Colombia, South America). *Geologie en Mijnbouw* 39(12): 737-746-(1992) (versión en castellano), pp. 125-137. In: Hammen (ed.), *Historia, Ecología y Vegetación*. Corp. Araracuara, Bogotá.
- & E. GONZÁLEZ (1963). Historia del clima y vegetación del Pleistoceno Superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Bol. Geol. (Bogotá)* 11(1-3): 189-266. Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- J. H. WERNWE & H. VAN DOMMELÉN (1973). Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoeco.* 16: 1-22. (*The Quaternary of Colombia* 2).
- VAN ROYEN, P. (1972). The Scrophulariaceae of the alpine regions of New Guinea. *Bot. Jahrb. Syst.* 91: 483.
- (1983). Scrophulariaceae. In: *The alpine flora of New Guinea*, pp. 2857-2924. J. Cramer. Vaduz.
- VARESCHI, V. (1970). *Flora de los páramos de Venezuela*. Univ. Andes, Edit. Rectorado. Mérida.
- VARADARAJAN, G. S. (1990). Patterns of Geographic distribution and their implications on the phylogeny of Puya (Bromeliaceae). *J. Arnold. Arbor.* 71: 527-552.
- & A. J. GILMARTIN (1988). Seed morphology of the subfamily Pitcairnoideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. *Amer. J. Bot.* 75(6): 808-818.
- VARGAS, O. & S. ZULUAGA (1985). La vegetación del páramo de Monserrate, pp. 167-224. In: H. Sturm & O. Rangel Ch. (eds.), *Ecología de los Páramos andinos*. Bibliot. J. J. Triana 9. Inst. Ci. Natur. Bogotá.
- VOGEL, E. F. DE (1980). *Sedding of dicotyledons. pudoc*. Wageningen.
- VALPERS, G. G. (1845). *Rep. Bot. System.* 3. Lipsiae.

- WARDLE, P. (1963). Growth habits of New Zealand subalpine shrubs and trees. *New Zealand J. Bot.* 1: 18-47.
- WEBB, C. J. & D. G. LLOYD (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand J. Bot.* 24: 163-178.
- WEBERBAUER, A. (1901). Ueber die Frucht-Anatomie der Scrophulariaceen. *Bot. Centralbl.* 73(6): 392-457.
- WEBERLING, F. (1989). *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, pp. 1-405. (Traducción de la primera ed. en alemán de 1981.)
- WEDDELL, H. A. (1857). *Chloris Andina* 2. Paris.
- WETTSTEIN, R. (1897). Scrophulariaceae. In: Engl. & Prantl. (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 4(3b): 39-107.
- WILLIAMS, L. O. (1970). An overlooked genus of the Scrophulariaceae. *Fieldiana Bot.* 32: 211-214.
- WILLIAMS, P. A. (1991). Subalpine and alpine vegetation of granite ranges in western Nelson, New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 29: 317-330.
- (1993). The subalpine and alpine vegetation on the Central Sedimentary Belt of Paleozoic rocks in north-west Nelson, New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 31: 65-90.
- WOOD, J. R. I. & R. M. HARLEY (1989). The genus *Salvia* (Labiatae) in Colombia. *Kew Bull.* 44(2): 211-278.
- YAMAZAKI, T. (1957). Taxonomical and Phylogenetic Studies of Scrophulariaceae-Veroniceae with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, Bot.* 7(2): 91-162.

XIV. APÉNDICES

APÉNDICE I. RELACIÓN DE TÁXONES

Subgénero 1. *Luteoaragoa* Fernández Alonso

1. *A. perez-arbelaeziana* Romero

Subgénero 2. *Aragoa*

Sección 1. *Ciliatae* Fernández Alonso

- 2a. *A. lucidula* Blake subsp. *lucidula*
- 2b. *A. lucidula* Blake subsp. *lanata* Fernández Alonso
- 3a. *A. kogiorum* Romero subsp. *kogiorum*
- 3b. *A. kogiorum* Romero subsp. *sevillae* Fernández Alonso
4. *A. funckii* Fernández Alonso

Sección 2. *Aragoa*

Grupo *cupressina*

5. *A. cupressina* H.B.K.
6. *A. cleefii* Fernández Alonso
7. *A. romeroi* Fernández Alonso
8. *A. castroviejoii* Fernández Alonso

Grupo *abietina*

9. *A. dugandii* Romero
10. *A. abietina* H.B.K.
11. *A. corrugatifolia* Fernández Alonso
- 12a. *A. occidentalis* Pennell subsp. *occidentalis*
- 12b. *A. occidentalis* Pennell subsp. *refracta* Fernández Alonso

Grupo *lycopodioides*

13. *A. cundinamarcensis* Fernández Alonso
14. *A. parviflora* Fernández Alonso
15. *A. abscondita* Fernández Alonso
16. *A. lycopodioides* Benth.
17. *A. picachensis* Fernández Alonso
18. *A. hammenii* Fernández Alonso
19. *A. tamana* Fernández Alonso

Híbridos

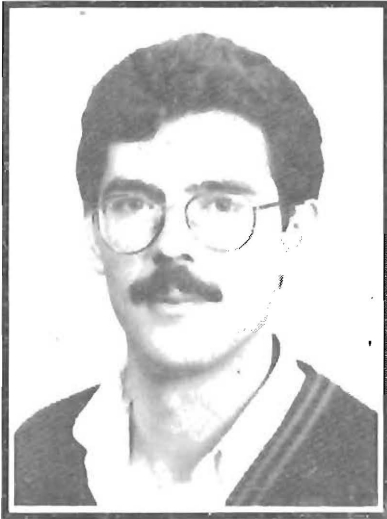
- 10 × 5 *Aragoa* × *jaramilloi* Fernández Alonso
13 × 6 *Aragoa* × *funzana* Fernández Alonso
10 × 13 *Aragoa* × *chingacensis* Fernández Alonso
11 × 13 *Aragoa* × *diazii* Fernández Alonso

APÉNDICE II. LISTA ALFABÉTICA DE COLECTORES Y EXSICCATA

- Sin col., BOG-5620 (10); BOG-5680 (10).
 Acero, J., 1 (10).
 Andrade, G. & *al.*, s.n. (10).
 Antonio Camilo, Hno., s.n. = MEDEL-21544 (5).
 Antonio Gabriel, Hno., 1193 (10).
 Ardila, M. P. & *al.*, 2 (11).
 Ariste-Joseph, Bro., A-108 (5); A-164A (10×5); A-164B (p.p.) (10); B-25 (PH) (5); 325 (5); s.n. = US-1040134 (5); s.n. = US-1059800 (5); s.n. = US-1067941 (10×5); s.n. = US-1067942 (p.p.) (5); s.n. = US-1121625 (5); s.n. = US-1121629 (10); s.n. = US-1124900 (10×5).
 Aristiguieta, L., 987 (2a); 2452 (2a).
 Aristiguieta, L. & E. Medina, 3552 (2a); 3553 (2a); 3555 (2a).
 Arsene Fr. & *al.*, 358 (5).
 Avilés, M., 4 (13).
 Badillo, V., 3249 (2a).
 Barclay, A. S. & *al.*, 13 (10); 59 (10).
 Barclay, F. A. & *al.*, 3222 (10).
 Barclay, F. A. & J. Araque, 185150 (16).
 Barclay, H. G., 3472 (5); 4046 (10); 4107 (10); 5326 (10); 6666 (3b); 6755 (3b); 7732 (10); 9706 (2a); 9814 (2a).
 Barclay, H. G. & P. Juajibioy, 6213 (13); 7691 (10).
 Basto, S. I., 29A (13), 29B (10×13).
 Bejarano, M., 2 (6); 72 (6); 287 (6).
 Bernal, H. Y., 1408 (13).
 Bernal, H. Y. & J. Correa, 919 (10).
 Bernal, H. Y. & L. C. Jiménez, 1141 (13).
 Bernal, H. Y. & M. del Llano 212 (10).
 Bernardi, L., 10706 (10).
 Berry, P. F., 4026 (2a).
 Boeke, J. D. & J. F. Melory, 239 (12a).
 Bonpland, M. A., s/n (P) (5).
 Breteler, F. J., 3342 (2a).
 Buza, J., 1-50 (2a).
 Cardiel, J. M., 283 (3a).
 Cardiel, J. M. & M. R. Garzón, 41 (10×5); 42 (10).
 Cardona, F., 128 (8); 288 (19).
 Carriker, M. A., 12 (7).
 Carriker, M. A., s.n. = US-2057348 (12a).
 Castro, M., 24 (10).
 Castroviejo, S. & *al.*, 12151 (10); 12602 (10).
 Céspedes (Dr.) s.n. (P) (5).
 Christ., 82 (2a).
 Cleef, A. M., 1505 (11); 1829 (6); 1915 (6); 1938 (6); 2367 (5); 2803 (5); 4667 (9); 4739 (9); 4775 (16); 5374 (10); 6299 (10); 6524 (6); 7282 (6); 8350 (1); 9154 (16); 9700 (6).
 Cleef, A. M. & M. Cleef Van Reens, 1541 (1); 1729 (1).
 Cleef, A. M. & H. t'Hart, 2361 (5); 2366 (10).
 Core, E. L., 389 (12a).
 Cuatrecasas, J., 3378 (10); 3379 (5); 5154 (5); 5587 (10); 7959 (5); 9952 (10); 10421 (6); 10458 (10).
 Cuatrecasas, J. & *al.*, 12640 (19); 25575 (10); 28077 (2a); 28332 (19).
 Cuatrecasas, J. & H. García Barriga, 1189 (16).
 Cuatrecasas, J. & J. M. Idrobo, 26975 (10×13); 26980 (10).
 Cuatrecasas, J. & R. Jaramillo, 28735 (9).
 Cuatrecasas, J. & L. Rodríguez, 27783 (6).
 Davidse, G. & *al.*, 5541 (5).
 Dawe., 13 (5).
 Delascio, F., 5066 (2a).
 Delgado, E., 288 (8).
 Díaz-Miranda, D. & J. A. Dugarte, 1604 (2a).
 Díaz P., S., 1357 (6).
 Díaz P., S., 2410 (11×13).
 Díaz P., S. & *al.*, 2718 (13).
 Dugand, A., 2982 (5).
 Duncan, T., 1882 (10).
 Duque Jaramillo, J. M., 2886 (5).
 Espinal, S. & E. Pérez, 256 (12a).
 Espinal T., S., 1748 (6).
 Esquivel, H., s.n. (10).
 Ewan, J. A., 16911 (5).
 Fasset, N. C., 25860 (5).
 Fernández Alonso, J. L., 5430 (10).
 Fernández Alonso, J. L. & *al.*, 5115 (5); 5127A (5); 5131 (5); 5430 (10); 5471 (5); 6110 (6); 6124 (6); 7753 (13); 7754 (11); 8647 (10); 8709 (10); 10346 (2a); 10347 (2a); 10348 (2a); 10349 (2a); 10349A (2a); 10350 (2a); 11634 (11); 11927 (6); 11968 (6).

- Fernández Alonso, J. L. & H. Arenas, 5132 (10×5).
- Fernández Alonso, J. L. & T. Castillo, 10530 (6); 10531 (13); 10532 (6); 10533 (6×13); 10534 (13); 10535 (13); 10536 (6×13); 10537 (13); 10538 (6×13); 10539 (13); 10540 (6).
- Fernández Alonso, J. L. & F. González, 8225 (10); 8225A (10); 8226 (5); 8227 (10×5); 8228A (10×5); 8228B (10×5); 8229 (10×5); 8230 (10×5); 8231 (10×5); 8232 (10); 8233 (5); 8234 (5).
- Fernández Alonso, J. L., C. I. Orozco & P. Galvis, 11672 (16); 11676 (16); 11677 (16); 11678 (16); 11838 (19); 11839 (15); 11840A (19); 11847 (19); 11849 (15); 11849A (19); 11853 (19); 11879 (19).
- Fernández Pérez, A., 1506 (11); 5746 (10); 7113 (10).
- Forero, E. & J. H. Kirkbride, 606 (3b).
- Fosberg, F. R., 20902 (13); 21688 (10); 21708 (6); 22057 (5); 22060 (10×5); 22265 (9).
- Fosberg, F. R. & R. E. Schultes, 19215 (5).
- Fuertes, J. & J. Aguirre, 19 (10).
- Franco, P. & *al.*, 2392 (12b).
- Franco, P. & O. Rangel, 72 (10); 158 (11).
- Funck N. F. & L. J. Schlim, 1294 (16); 1603 (4).
- Galen, S. & J. M. Idrobo, 1366 (10).
- García Barriga, H., 15385 (10); 17394 (10); 20507 (10).
- García Barriga, H. & R. Jaramillo, 18035 (10); 19793 (14); 19982 (15); 20628 (14); 20649 (14).
- García Barriga, H. & F. W. Pennell, 4809 (10×5).
- García (de) L. A., 60 (10).
- Garganta (de), M., 1049 (15); 1210 (PH-786961 p.p.) (15).
- Garzón, M. R., 71 (10); 334 (10×5); 372 (10).
- Garzón, M. R. & *al.*, 646 (13).
- Garzón, M. R. & N. Salamanca, 35 (5).
- Ginés, Hno., 4677 (2a).
- González, F., 2029 (10×5); 2030 (10); 2647 (6).
- Goudot, M. J., 1(P) (5); 2(P) (10); 1885 (10).
- Grabandt, R. A., 209 (10).
- Grabandt, R. A. & J. M. Idrobo, 158 (5); 306 (10).
- Grant, M. L., 9488 (10); 10950 (7).
- Grubb, P. J. & *al.*, 13 (10); 403 (18); 793 (16).
- Gutiérrez, C., 5 (10×13).
- Gutiérrez, G., 102 (10).
- Hatheway, W. H. & J. M. Idrobo, 1128 (10).
- Haugh, O., 5066 (10×5).
- Hinojosa, & Rivera, s.n. (COL-53223) (3a).
- Holton, F. I., 588 (5); 589 (10).
- Huertas, G. & L. A. Camargo, 5511 (10); 5839 (10); 6735 (10); 6828 (6).
- Humbert, H. & *al.*, 26392 (2a); 26869 (10).
- Humboldt, A. & M. A. Bonpland, 39396 (US-fot.) (5).
- Jahn, A., 1091 (2a).
- Jaramillo M., R., 158 (10).
- Jaramillo M., R. & *al.*, 904 (6); 949 (6).
- Jaramillo M., R. & E. Forero, 2647 (10×5); 2648 (10).
- Jaramillo M., R. & T. van der Hammen, 2732a (9).
- Jiménez Serrano, P. & *al.*, 7 (10).
- Kalnbreyer, W., 1029 (16).
- Killip, E. P. & Bro. Ariste-Joseph, 11931 (10).
- Killip, E. P. & A. C. Smith, 18188 (16); 18391 (16); 18572 (p.p. PH) (16); 19582 (15); 19621a (15); 19621b (PH) (16); 21173 (15).
- Kirkbride, J. H. & E. Forero, 1749 (3b).
- Kirkbride, J. H. & J. M. Idrobo, 354 (10).
- Koie, M., 5381 (p.p.) (10); 5381 (p.p.) (10×5).
- Langenheim, J. H., 3542 (6).
- Langenheim, J. H. & J. M. Idrobo, 3664 (10); 3672 (10).
- Linden, J., 769 (5).
- Londoño, R. & *al.*, 220 (12a).
- Lopera, A., 3 (10×13).
- López-Figueiras, 9113 (2a).
- López Palacios, S., 2030 (2a); 2554 (2a).
- Lozano C., G. & *al.*, 721 (10).
- Luteyn, J. L. & *al.*, 4711 (10); 7601 (6).
- Mannara, B., 195 (2a).
- Marín, V., 20 (13).
- Mejía P., F., 201 (10).
- Melampy, M., 153 (6); 252 (6).
- Mexmuller, H. & L. Ruiz-Terán, 44 (2a).
- Mora, L. E., 763 (10); 896 (10); 914 (10); 4650 (19).
- Moreno, C. & D. Sanabria, 134 (10).
- Morillo, G. & J. Guevara, 10911 (2a); 10912 (2a).

- Murillo, M. T. & R. Jaramillo, 1243 (17).
 Mutis, J. C., 2466 (5); 4899 (10); 4900 (5);
 4900-1A (5); 4900-1B (10×5); 4900-2
 (5); 4900-3 (5); 4900-4A (5); 4900-4B
 (10×5); 4900-5 (5); 5645 (5).
 Olsson, A. A. s.n., (16).
 Pennell, F. W., 1905 (10); 1915 (5); 4269
 (12a).
 Pérez Arbeláez, E., 1143 (10).
 Pinto, L. A., 01 (2a); 02 (2a).
 Plowman, T., 2213 (5).
 Purdie, s/n (K, s. n.) (10); (K, s. n.) (15); (K,
 s. n.) (15); (K, s. n.) (5).
 Rangel, O., 3812 (10).
 Rangel, O. & G. Guillot, 1338 (10).
 Rentería, E. & *al.*, 566 (16).
 Rivera, D., 2305 (13).
 Rodríguez, G., 707 (2a).
 Roldán, F. J. & *al.*, 328 (12a).
 Romero Castañeda, R., 915 (3a); 2485 (5);
 2535 (6); 2545 (6×13); 2555 (10); 2556
 (10); 4548 (3b); 4571 (3b); 7125 (3b);
 7165 (3b); 7540 (7); 7543 (7).
 Romero Castañeda, R. & R. Jaramillo M.,
 6828 (6); 6833 (9).
 Ruiz, N., 80 (10).
 Ruiz-Terán, L., 6420 (2a); 6988 (2b).
 Ruiz-Terán, L. & López-Figueiras, 299 (2a).
 Ruiz-Terán, L. & *al.*, 8176 (8); 12550 (19);
 12553 (8).
 Salama, A. & *al.*, 34 (10).
 Sánchez, R. & *al.*, 32 (10); 176 (10); 1432A
 (10).
 Saravia, C., 1318 (10); 4726 (10).
 Schiefer, H., 393 (5).
 Schlim, L., 428 (16); 428 (K, s. n., p.p.) (16).
 Schneider, M., 866B (10); 1243 (15).
 Schultes, R. E., 18735 (10); 22479 (10);
 22502A (5); 22515A (10).
 Schultes, R. E. & *al.*, 30 (10); 33 (10).
 Schulz, J. P. & R. Rodríguez Poveda, 135
 (2a).
 Steyermark, J. A., 55836 (2a); 57234 (19).
 Steyermark, J. A. & E. Dunsterville, 98630
 (19).
 Tálero, A. & A. Riaño G., 6 (10).
 Tracey, J. A., 104 (10); 166 (5).
 Triana, J. J., s/n US-42165 (10); s/n US-
 42166 (5); s/n US-1480468 (5); s/n US-
 1481130 (10×5); s/n US-1481419 (5); s/n
 US-1481420 (5); 229 (P) (5); 3986.1a
 (10×5); 3986.1b (5); 3986.2 (10).
 Uribe U., L., 2452 (10); 2647 (10); 5607
 (10); 6720 (10); 6947 (6).
 Van der Hammen, T., 23 (10); 385 (10).
 Vareschi, V., 7093 (2a); 7105 (2a).
 Vargas, C. & F. Álvarez, 2 (10).
 Vargas O., 90 (5).
 Yepes-Agredo, S., 3305 (6).
 Zeeuw, C. de, 9011 (2a).
 Zuloaga, F. O. & X. Londoño, 4160 (6).
 Zuloaga, S., 133 (10).



José Luis Fernández Alonso nació el 18 de Diciembre de 1.959 en Encinas de Esgueva, Valladolid, España. Obtuvo su grado de Biólogo en la Universidad de Salamanca en 1.985, previa defensa de su tesis de grado sobre la flórmula del noroccidente de Valladolid, su tierra natal.

En 1.986 fué seleccionado por el Real Jardín Botánico de Madrid para participar como becario y después (1.987-1.990) como botánico cooperante, dentro del programa Hispano-Colombiano de la Flora de Mutis. En este período elaboró el tratamiento para varias familias de esta Flora, siendo autor de un volumen y coautor de otros dos.

En 1.989 inició el ciclo de Doctorado en el Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de Salamanca, desarrolló su investigación en Colombia y España en la sistemática del género *Aragoa* y obtuvo el título de Doctor en Ciencias Biológicas con la distinción "Cum Laude", el 9 de Diciembre de 1.993 en la Universidad de Salamanca.

Desde 1.991 se vinculó al Instituto de Ciencias Naturales como Profesor Asistente, institución donde viene desarrollando actividad docente en las cátedras de Sistemática Vegetal y Florística (Profundización). Ha sido además, editor de las revistas *Caldasia*, *Mutisia* y *Lozanía* en 1.990-1.991 y ha participado como ponente en diferentes Congresos y Simposios nacionales e internacionales relacionados con la Botánica.

Ha participado en diferentes estudios florísticos en los Departamentos de Cundinamarca, Risaralda, Nariño y Putumayo y efectuado abundantes colecciones en Colombia –franja altoandina de la Cordillera Oriental y en el Litoral Pacífico Colombiano–, y en el Centro-Norte de la Península Ibérica.

Es autor de cinco artículos sobre Flora Ibérica y de otros veinte sobre Flora Colombiana, familia Scrophulariaceae, Labatae y Bombaceae, principalmente. Su trabajo investigativo se centra en sistemática y biogeografía de estas tres familias y en estudios puntuales de florística y biodiversidad vegetal.