

## Les espècies del gènere Espeletia

per

**JOSEP CUATRECASAS**

Del Chicago Nat. Hist. Museum

Qualsevol que pugí per primera vegada als cims de les muntanyes que rodegen Bogotà, la capital de Colòmbia, queda sorprès per la presència d'una planta d'aspecte poc comú, de la qual la gent en diu «frailejón». Crida immediatament l'atenció de tothom, sigui botanòfil o llec el que la mira, a causa de la seva original aparença. Els «frailejones» tenen les fulles grosses i nombroses, reunides en rosetes a l'extrem d'una tija dreta i simple; són llargues, rígides i cobertes d'un indument llanós, blanc o esblanqueït. De l'axilla de les fulles, surten les inflorescències, no molt llargues, també llanoses i blanques, o groguenques, que sostenen uns capítols inclinats, blans, amb flòsculs grocs i lígules daurades. Ningú que no conegui la planta diria de primer antuvi que aquest vegetal de forma de palmereta pertany a la família de les compostes. Per l'aspecte blanquinós i per tenir sovint l'alçada d'un home, es confonen amb la silueta d'un ésser humà passant els «páramos» emboirats, i per aquest motiu i per trobar-se en formació, hom els ha comparat amb els frares i han rebut el nom de «frailejones» amb què són coneguts en tot l'àmbit geogràfic de la seva pàtria. MUTIS, el primer botànic que organitzà l'estudi de la flora de Nova Granada, donà el nom d'*Espeletia* al nou gènere, a honor del virrei EZPELETA, que protegí l'Expedició Botànica; el gènere, no obstant això, fou publicat per HUMBOLDT i BONPLAND en el famós llibre «Plantae Aequinotiales» (1809). En aquesta obra foren publicades tres espècies, de les qual l'*Espeletia grandiflora* és el tipus del gènere i també el prototipus de la forma del popular «frailejón». Té la tija dreta, generalment d'un a dos metres d'alçada, llenyosa i amb una medulla tova, que després es consumeix, protegida per una espessa capa formada per les beines de les fulles seques, i a la part més alta per tot el fullam marcescent; així, el «frailejón» aparenta una espessor molt més grossa que el veritable gruix de la tija. Ja he dit que les fulles són gruixudes i cobertes (així com la inflorescència) amb abundant indument llanós i blanc. La suma d'aquestes característiques i la resultant fisiognòmica defineixen ben bé una forma biològica, que és ja coneguda en la literatura fitosociològica

amb el nom de «caulirrosuletum». Aquest biotipus és modelat per les extremes condicions psicrofítiques de les enlairades regions andines dites «páramos». Els «páramos» són terres fredes i predominantment emboirades, constantment humides, castigades sovint pels vents freds; amb marcats canvis diürns, mes amb la uniformitat climatològica anual que és característica del tròpic; el sòl és fortament humífer,



*Espeletia Chardonii* A. C. Sm., al Páramo de Tamá (Norte de Santander).  
Especie arboreescent, una de les més arcaiques

humit i àcid. Els «páramos» s'estenen al llarg de la Serralada Andina; però els que ens interessen com a habitació de les espècies d'*Espeletia* són els que trobem des de la Serralada de Caracas i la Sierra Nevada de Mérida (Venezuela) fins al Páramo del Àngel (Carchi), de l'Equador, incloent les serralades colombianes; ocupen les zones altitudinals de les muntanyes des del límit dels boscos i depressions locals fins al nivell de les neus perpètuas. Els «frailejones» viuen dels 2600 m. fins als 4500 m. alt.; però on es fan els majors «frailejonales», on constitueixen extenses associacions, és entre els 3200 i 4200 m. d'alçària.

Malgrat la raresa de la forma de les *espeleties*, no és única; d'altres plantes de la mateixa família també la presenten, entre altres els fa-

mosos *senecis* de la *Sec. arborei*, habitants de les altes muntanyes de l'Àfrica tropical, notable exemple d'homologia biològica, que demostra com a iguals condicions geogràfico-ecològiques s'originen idèntics biotipus amb absoluta separació geogràfica, en gèneres taxonòmicament diversos i filèticament allunyats. Altres grups taxonòmics desentrotllen també *caulirrosuletum* i, amb variants, hom els troba més sovint del que sembla en diferents grups sistemàtics. És una qüestió per resoldre la de la significació ecològica i filogenètica del *caulirrosuletum*, cosa que he assenyalat en altres publicacions; pertanyen a aquest tipus les palmes, falgueres arbòries i d'altres, i m'inclino a considerar la influència d'un «factor tropical» de natura complexa.

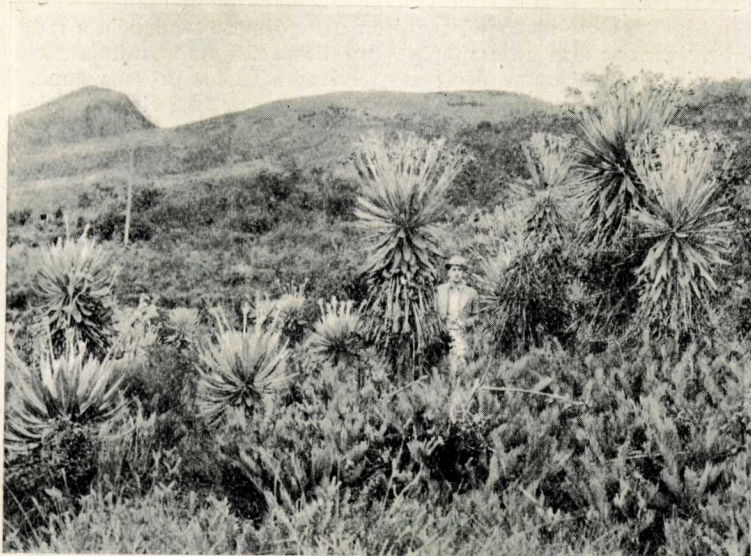
No totes les espècies d'*Espeletia* tenen la forma que he indicat com a típica del «frailejón», sinó que llur morfologia és variable; n'hi ha amb tija ramificada i d'altres són acaules, unes tenen fulles coriàcies, dures, poc peludes, unes altres les tenen més curtes i blanques; mes, la forma referida suara com a típica potser és la socialment i geogràficament predominant, i representa la clímax de l'evolució del gènere.

Un dels temes que més crida l'atenció d'aquest gènere és el relatiu a l'origen i distribució de les seves espècies, caracteritzades per llur marcada localització. En l'excel·lent monografia d'A. C. SMITH i M. F. KOCH (\*) es plantegen i s'expliquen aquests problemes. SMITH resumia el gènere, el 1935, amb trenta espècies, repartides així: 18 a Venezuela i 12 a Colòmbia. L'àrea total del gènere comprèn el nord de la serralada andina, des de la «Cordillera de Mérida», a Venezuela, a la part septentrional de l'Equador. Mes, el coneixement del gènere ha variat considerablement des d'aquella data, car a partir de 1938 s'han descobert nombroses formes noves. A. C. SMITH va descriure dues espècies i l'autor d'aquestes ratlles 39 espècies, 3 subespècies, 8 varietats, 13 formes i 7 híbrids, resultant un total actual de 71 espècies, que es distribueixen així: 26 a Venezuela, 42 a Colòmbia i 3 espècies conegudes a ambdós països. Les altres entitats inferiors han estat trobades per l'autor a Colòmbia.

A. C. SMITH i M. KOCH divideixen el gènere en cinc grups no massa marcadament diferenciats i definits; utilitza com a caràcters fonamentals la qualitat llenyosa o herbàcia de la planta, el volum de la inflorescència (que en l'evolució té una marcada tendència a la reducció, principalment en un cert grup), la grandària dels capitols, la morfologia de les bràctees involucrals i de les lígules, i l'anatomia d'aquestes. Pel que toca a aquest punt, M. KOCH ha fet un minuciós i acurat estudi sobre la relació entre la forma de la lígula i el desenvolupament dels feixos vasculars respectius. No obstant això, i sigui dit de pas, no puc subscriure el seu parer quan afirma que en les corolles ligulades estan representats els cinc pètals corresponents de la corolla ancestral tubulosa de què deriven. L'observació de nom

(\*) *The Genus Espeletia: a Study in phylogenetic Taxonomy*. Brittonia 1:479, 1935.

brosos casos que presenten remanents rudimentaris dels lòbuls superiors demostra que les corolles marginals són producte d'una diferenciació zigomòrfica amb predomini dels tres pètals inferiors en contra de la tendència reductiva dels lòbuls o pètals interns, és a dir, que és aplicable i digne d'ésser mantingut el clàssic criteri de l'origen bilabiat de les esmentades corolles.

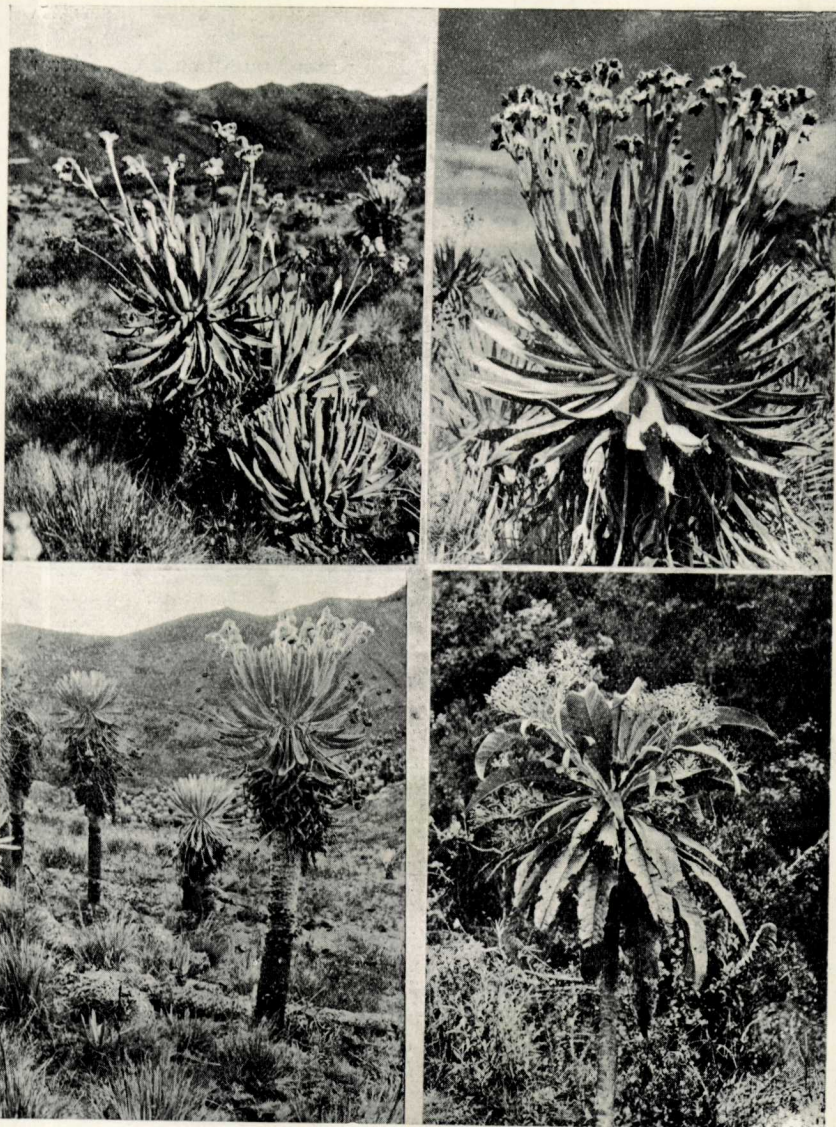


*Espeletia Nemekenei*. Cuatr., al Páramo de Guantiva (Bocayá), a 3.200 m.

El coneixement directe de la majoria de les espècies d'*Espeletia* en llur hàbitat natural m'ha afermat certes idees per a una classificació més lògica que l'abans esmentada dels membres d'aquest gènere. No puc estendre'm en aquest article amb la classificació minuciosa de les *espeleties*, així és que em limitaré a indicar que es poden fàcilment separar en dos grups tenint en compte el caràcter fonamental de la inflorescència. Amb aquesta base es poden delimitar dues seccions, que jo veig com a dos grups completament naturals; dintre de cadascun es marquen també tendències evolutives anàlogues. El grup més antic és el de la *inflorescència indefinida*, caracteritzat per presentar les inflorescències en corimbos compostos, o bé variants de formes tirsoïdes, racemoses i fins capítols solitaris. El segon grup presenta inflorescències dicasials, amb variants de reducció fins a un capítol solitari. La secció *corymbifera*, sense perdre unitat orgànica, conté des del nucli originari del gènere, que són les espècies llenyoses

i d'aspecte més o menys arbori (algunes, ramificades) amb fulles més rígides i coriàcies, fins a les formes acaules amb fulles fluixes i llanudes i capítols solitaris. Les tendències evolutives són, per una banda, la simplificació de la tija, l'augment de la concentració de fulles a les rosetes, l'increment de grandària de la beina foliar i de l'amplexicaulia, així com l'augment de la vestidura, amb tendència a fer-se llanuda o bé argentada; una altra tendència és la reducció de la tija per a formar rosetes sèssils, o bé embolcar-la densament amb la base de les fulles. Respecte als capítols, hi ha una primera tendència a reduir-los, originant-se així un nombrós grup d'espècies amb capítols petits; però existeix també una derivació tendent a fer-los grossos, amb involucre grans i llanuts. Les lígules evolucionen en el sentit de la reducció en els grups de capítols petits amb involucre curts, però augmentant llur desenrotllament cas de tenir capítols grans i involucre llargs. Aquestes línies de transformació obeeixen indubtablement a les forces que empenyen les *espeleties* a adaptar-se a la vida dels «páramos» freds. És evident l'èxit assolit per aquestes adaptacions morfològiques, i a jutjar per les grans formacions que dominen immenses regions parameres de la Serralada Oriental i Central de Colòmbia, les formes cimoses d'involucre grossos i de fulles toves i gruixudes, tapades per un espès toment llanut, són les que representen l'estat climàtic de l'evolució del gènere. Exemple *E. Hartwegiana*.

Segons SMITH i KOCH (*l. c.*), el gènere *Espeletia* tindria el seu origen en un altre gènere afí, possiblement *Polymnia*, planta d'aspecte arbori i freqüent a les regions subandines i andines; també opinen que l'espècie més primitiva és *E. nerifolia* (HBK) Sch. Bip. Aquesta planta, que HUMBOLDT va incloure en el gènere *Trixis*, forma arbres que no passen de 5 metres d'alçària, no densament ramificats, amb les fulles fasciculades en els extrems, coriàcies, verdes per sobre i tomentoses per sota; es fa en les regions limítrofes dels boscos, sota del «páramos», freqüentment de 2600 a 3000 m. alt., però circumstancialment pot baixar, car ha estat citada fins a 1500 m. d'alçària. És molt probable que primitivament s'originessin diverses espècies de característiques semblants, nemorals, que degueren estendre la seva àrea geogràfica per la regió alta dels boscos andins o subandins en un clima temperat-fred. D'aquestes espècies en coneixem avui dia una sèrie de representants mercès als descobriments fets els darrers anys, els quals descobriments permeten imaginar-nos la successió de formes d'aquest gènere millor que no es podia fer ara fa quinze anys. Un primer grup d'espècies, que constitueix el nucli primitiu, està format, probablement, per: *E. nerifolia* (HBK) Sch. Bip. i var. *columbica* Cuatr., *E. banksiaefolia* Sch. Bip., *E. marcescens* Blake, *E. occulta* Blake, *E. glossophylla* Mattf. i *E. Cardonae* Cuatr. Aquestes espècies no són totes perfectament conegudes, mes és molt probable que totes elles siguin arbòries i més o menys ramoses; els capítols són grossos, amb bràctees membranàcies i lígules blanques (*E. glossophylla*, blanques-groguenques), caràcters primitius en aquest gènere, que l'acos-



En la part superior, a l'esquerra: *Espeletia rositae* Cuatr. (typus), al Páramo de Guantiva (Boyacá) a 3.400 m.; a la dreta: *Espeletia Killipii* Cuatr., al Paramo de Guasca (Cundinamarca), a 3.300 m. En la part inferior, a l'esquerra: *Espeletia Lopezii* Cuatr., al Páramo del Escobal (Boyacá) a 3.800 m.; a la dreta: *Espeletia insignis* Cuatr., a Vega Colón (Norte de Santander), a 2.800 - 3.000 m.

ten més a possibles ancestrals. Una de les raons que mou a considerar l'*E. nerifolia* com la més primitiva, és la seva màxima dispersió geogràfica; és freqüent en el nucli andí de la Sierra Nevada de Mérida, a les muntanyes de Caracas (Cerro Avila) i darrerament l'hem registrada als Andes de Norte de Santander, al Páramo de Tamá (var. *columbica*). És fàcil imaginar que aquesta espècie o una altra de les citades hagi originat aquest grup, possiblement durant el pliocen, que, en una època glacial (el pleistocen), podia haver-se estès considerablement per tot el país, des de l'est de Caracas a l'oest de la Sierra Nevada de Santa Marta, i vers el sud-oest fins més al sud de Pamplona. En augmentar la temperatura de les regions baixes, aquestes espècies quedarien aïllades a les parts altes de les muntanyes, i això explicaria l'existència de l'*E. nerifolia* aïllada al Cerro de Caracas, i la de l'*E. glossophylla* a la Sierra Nevada, a considerable distància del nucli andí generador de les altres espècies. Quasi formant part del mateix grup d'espècies ja citades he d'esmentar l'*E. Lindenii* Sch. Bip., de capítols grossos i lígules llargues i blanques, fulles peludes, planta ja avançada cap als «páramos», havent reduït la tija a molt curta alçària. *Espeletia Chardoni* A. C. Smith, que, amb poca diferència de setmanes, vaig descriure com *E. leporina*, és una altra espècie ben connectada filèticament amb les anteriors, car és arborescent, ramificada, i mostra gran plasticitat, ja que hi ha formes de vara recta, senzilla i fins i tot fullosa en tota la part superior, i també es troben formes dintre dels boscos humits, les branques de les quals, per a buscar la llum, es fan sarmentoses. Aquesta planta ha anat molt enllà en la reducció dels capítols, té lígules groguenques i les fulles densament vestides pel revers d'un indument llis i lluent, amb el mateix tacte i aspecte de l'orella de llebre. Les *E. bracteosa* St., *atropurpurea* A. C. Sm. i *paltionoides* St. tenen característiques semblants, mes les dues primeres s'han fet acaules i la segona a més discoide; la tercera és probable que tingui la mateixa estructura vegetativa d'*E. Chardoni*, però té les fulles molt llargues i estretes. Quasi sense solució de continuïtat ens trobem amb un grup d'espècies, totes endèmiques de la Sierra Nevada de Mérida o dels Andes de Norte de Santander, de tipus llenyós amb tija generalment simple, amb densa capça de fulles terminals coriàcies, més o menys peludes, i capítols petits, en corimbos compostos típics; també es fan a la regió superior dels boscos i a vegades als «páramos», i són *E. Pittieri*, *E. Badilloi* i *E. trujillensis*, de la part de Venezuela i *E. Trianae*, *E. insignis*, *E. purpurascens*, *E. pleiochasia* i *E. Jimenez-Quesadae* de la part de Colòmbia (totes descrites per l'autor). Aquest grup evoluciona d'Est a Oest i el terme final és una espècie inseparable d'elles, l'*Espeletia corymbosa* H. et B., dels «páramos» de Bogotà. Aquesta espècie, que, juntament amb l'*E. grandiflora* H. et B., és la primera que va ésser descrita del gènere, representa un extrem d'adaptació al «páramo» obert i és acaule; rarament presenta una tija curta, que pot arribar fins 25 cm. Indubtablement, la transició del tipus anterior al de l'*E. corymbosa* el trobem a l'altra banda de Bogotà amb l'*E. co-*

*rymbosa* subsp. *zipaquirana*, planta caulescent, amb tija coberta de fulles seques, i baixeta. Per la morfologia foliar i floral aquesta subespècie s'uneix amb l'*E. pleiochasia* la qual espècie, ja en territori de Boyacá, allunyat del primitiu nucli, presenta com a caràcter ancestral certa ramificació; generalment la tija es divideix en diverses branques a poca distància del sòl, morfologia intermèdia entre la ramificació arbòria i l'adaptació paramera del càudex simple cobert de fulla vella. L'*E. Jimenez-Quesadae* és una gallarda planta dreta i alta, extrem xeromorf del grup esmentat, amb fulles rígides i coriàcies, tiges cobertes densament per les restes de les fulles velles i capítols discoides. En aquest grup hem d'incloure també l'acaula *E. sclerophylla* Cuatr., que creix una mica més vers l'Oest que l'*E. Jimenez-Quesadae* i una mica més enlairada, car es troba en les «parameras» del Páramo del Almorzadero, per sobre dels límits dels boscos, i es pot considerar derivada d'aquesta. Així mateix adoptant aspecte similar al de l'*E. corymbosa*, als cims desolats de la Cordillera Oriental, al nucli andí de Norte de Santander, s'han originat les següents: *E. Funcki* Sch. Bip., *E. Smithiana* Cuatr. (tal vegada sinònima de l'anterior), *E. petiolata* Cuatr. amb nombroses formes, *E. colombiana* Cuatr. i *E. muiska* Cuatr., molt bonica espècie aquesta, dels «páramos» de Boyacá (de Guantiva, La Rusia). La tendència a formar un indument dens assoleix el seu resultat en un petit grup de plantes acaules força extenses en «páramos» oberts, com són *E. pannosa* St. (de Vençuela) i *E. santanderensis* A. C. Sm. (de Colòmbia). Dues espècies es diversifiquen del gènere per tenir fulles molt coriàcies, linears, amb vores molt revolutes, llises i glabres per sobre; els capítols són molt llanuts en l'*E. Jahnii* St., de Vençuela, i verds, en canvi, en l'*E. glandulosa* Cuatr.; aquestes dues formes semblen d'adaptació a un ambient fred i a indrets oberts i pedregosos. Una altra línia d'evolució de la secció *corymbifera* és la que ofereix la sèrie *E. spicata* Sch. Bip., *E. alba* A. C. Sm., *E. elongata* A. C. Sm., *E. thyriformis* A. C. Sm., *E. racemosa* Cuatr., *E. angustifolia* Cuatr., totes dels «páramos» del nucli andí occidental de Vençuela; aquesta línia evolutiva es caracteritza per l'engruiximent de les fulles, per l'adquisició d'abundant indument llanós, augment de volum de les rosetes, acaulescència o tija simple, coberta de fulles o beines seques, i modificació de la inflorescència que és de tipus racemós o bé tirsoide, amb rames gruixudes, més o menys floríferes des de baix; és important en aquest grup la tendència a formar capítols grossos i involucres llanuts. Probablement *E. grisea* St. i *E. floccosa* St. són formes derivades d'alguna de les anteriors amb gran desenrotllament paniculiforme de la inflorescència.

Dues espècies força aïllades morfològicament deuen relacionar-se amb alguna de les darreres, *E. Schultzii* Wedd., que forma un acullirosuletum de fulles toves i gruixudes, cobertes de densa capa d'indument llanós, així com les inflorescències; té capítols grossos, de marcada semblança amb els de les formes de la secció *cymosa*; no obstant això, la inflorescència és de tipus indefinit, per més que n'he



vist algun exemplar amb branques principals i fulles oposades. És una forma que indica l'origen del trànsit a l'altra secció o potser és d'origen híbrid. *E. pozoensis* Cuatr. és una planta més petita, afí a l'*E. Schultzii*.

Les formes més extremes d'aquesta secció són l'*E. Moritziana* Sch. Bip. i *E. Caldasii* Cuatr., que han reduït la inflorescència a un capítol; la primera és una planta desenrotllada, que no ha perdut l'aspecte del «frailejón», té les fulles grosses i llanudes i així mateix l'escapus i el capítol; en canvi *E. Caldasii* és una planteta delicada, de pocs centímetres d'alçària, amb fulles estretes i platejades i amb un escapus terminat per un capítol radiat de corolles daurades, que sembla ben bé un petit seneci alpi.

És difícil de dir per on es pot haver originat la primera estirp de tipus dicasia de *Espeletia*. Ben probablement en el mateix nucli muntanyós de l'extrem occidental de la Sierra Nevada de Mérida i el nus andí oriental de Colòmbia, de Santurbán, que s'uneix a Venezuela pel massís del Páramo de Tamá. No trobo desencertada la idea d'A. C. SMITH sobre la connexió d'ambdós grups per l'*E. Schultzii* Wedd. i *E. Standleyana* A. C. Sm. de Santurbán-Almorzadero. Aquesta pertany definitivament a la secció *cymosa* y té molta semblança amb la de WEDDELL. Crec possible que noves exploracions als «páramos» occidentals de Venezuela proporcionin més elements per a poder jutjar. També caldria fer un viatge als «páramos» de Venezuela, per tal de poder esbrinar quines són les condicions ecològiques que poden haver engendrat les diferències entre les línies evolutives del gènere a Venezuela i a Colòmbia. És ben clar que dintre de la secció *corymbifera* les espècies desenrotllades en direcció a Occident (Colòmbia) segueixen un tipus corimbífer autèntic, mentre que les originades en el complex geogràfic dels «páramos» de Mérida corresponen a les formes més divergents, de tipus racemós i tirsoide, darrerament esmentades. Per altra part, les espècies de la secció *cymosa*, originant-se en el límit Colòmbia-Venezuela, a penes tenen representació en aquest darrer país i el seu gran desenvolupament ocorre en direcció Oest i després Sud. Podríem dir que en l'evolució del gènere, considerant l'explicació ecològica d'adaptació al «páramo», simultani amb la migració, cap a l'Oest (Colòmbia) es diversifiquen dues línies ben marcades, mentre que no és així en el curt trajecte migratori cap a l'Est (Venezuela).

És probable que l'estirp inicial de la sèrie cimosa sigui l'*E. bras-sicoidea*, espècie curtament caulescent, de grans fulles toves i llanudes i inflorescències també, amb capítols grossos. Aquesta espècie s'estén per gran part dels «páramos» dels voltants de Pamplona fins als Páramos de Tamá, inclòs el vessant oriental (Venezuela), i pel Nord arriba a les Sierras de Perijá. El polimorfisme d'aquesta espècie ajuda a creure que pot ésser l'origen de la secció les espècies de la qual es varen anar diferenciant en la seva progressió per les serralades. Intimament afins són l'*E. canescens* A. C. Sm. i l'*E. Steyer-markii* Cuatr.; aquesta és l'única espècie venezolana d'aquest grup

i podrien anar seguint una sèrie d'espècies emparentades que es van succeir al llarg dels «páramos» i que des de Fontibón, Santurbán i Almorzadero dominen les prades humides i pantanoses dels cims de la Cordillera Oriental fins a Cundinamarca: *E. conglomerata* A. C. Smith, *E. Dugandii* Cuatr., *E. Arbelaezii* Cuatr., *E. incana* Cuatr. i *E. discoidea* Cuatr. (aquesta ha suprimit les lígules). Vénen a formar un altre grup *E. Nemekenei* Cuatr., *E. Murilloi* Cuatr., *E. chocontana* Cuatr., *E. grandiflora* H. et B. i *E. Killipii* Cuatr.; aquestes dues últimes dominen en els «páramos» de més amunt de Bogotà. Formes més evolucionades i potser les més aptes per a la vida en els «páramos» clímax són aquelles que han reduït les inflorescències a la llargada de les fulles, unes i altres més densament peludes, llanoses i groguenques que en l'*Espeletia grandiflora*. Aquestes formes demostren la seva especialització i agilitat perquè, originades a la Cordillera Oriental, són les úniques que han passat a la Cordillera Central, els «páramos» de la qual senyoregen i dominen formant les més fantàstiques vistes de vegetació d'alta muntanya que puguin ésser imaginades. Aquest limitat grup de formes, molt afí a l'*E. grandiflora*, és representat a la Cordillera Oriental per *E. Lopezii* Cuatr. (al Nevado del Cocuy) i *E. rositae* Cuatr. (al Páramo de Guantiva). A la Cordillera Central, de Nord a Sud se succeeixen aquestes formes afins: *E. centroandina* Cuatr. (Tolima), *E. Hartwegiana* Cuatr. (de Páramos de Barragán fins a la República de l'Equador), *E. pycnophylla* Cuatr., *E. cochensis* Cuatr. i *E. Schultesiana* Cuatr. Algunes d'aquestes espècies tenen una àrea força extensa, i demostren una major habilitat de dispersió que no les espècies corimbíferes nemorals.

Dintre de les cimoses s'ha de considerar un altre grup encara, i unes espècies divergents o aberrants. El dit grup és el que forma aculli-rosuleta de fulles més aviat estretes, amb toment apretat, inflorescències de llargues panícules divaricades i capítols petits, globulosos o subglobulosos: A Venezuela, *E. semiglobulata* Cuatr. i a Colòmbia *E. tunjana* Cuatr., *E. phaneractis* (Bl.) A. C. Sm., i *E. argentea* H. et B. Aquestes no passen de la Cordillera Oriental; mes l'*E. phaneractis* (amb una var. *boyacensis* Cuatr.) és una espècie summament difosa pels «páramos» de Bocayá i Cundinamarca, i crida l'atenció per les seves rosetes de nombroses fulles argentades i per les seves elegants inflorescències peludes i groguenques, de flors daurades. L'*E. argentea* H. et B., una de les primeres espeleties descrites de Bogotà és extraordinàriament rara i localitzada; jo la vaig herboritzar al Páramo de Cruz Verde; difereix per ésser discoide.

Les espècies divergents que atribueixo a aquesta secció són: *Espeletia Weddelli* Sch. Bip., de la Sierra Nevada de Mérida, delicada planteta de tipus alpi, amb inflorescència reduïda a un sol capítol; *E. Estanislana* Cuatr., del Páramo del Almorzadero, forma de rosetes fluixes i fulles flonges, estretes, que semblen ésser més gruixudes per la llana groga que cobreix tota la planta, així com els grans capítols blans, solitaris; *E. congestiflora* Cuatr., forma extrema, de fulles llargues, liguliformes, amb capítols escassos i apretats, coberta

tota la planta d'un espessíssim toment llanós, groc daurat, del Páramo de Guantiva. L'altra és *E. alternifolia* Cuatr., trobada a un «páramo» entre Pasto i Sibundoy, regió dominada per les espeleties del grup *Hartwegiana*; considero aquesta espècie com una mutació recessiva al tipus corimbós i demostra més que res que l'origen del segon grup d'espeleties radica en el primer. La regió de la Cordillera Oriental al sud de Bogotà és baixa i no té «parameras» manifestes fins que s'uneix a la Cordillera Central, que és el veritable tronc andí que entra a la República de l'Equador. Les poblacions d'*Espeletia* que es troben, doncs, al sud de Colòmbia és de suposar que emigraren al llarg de la Cordillera Central, on entraren pel Sud durant una època glacial en què els «páramos» foren continus des de Bogotà a Pasto. La Cordillera Occidental té espeleties en els «páramos» d'Antioquia (*E. occidentalis* A. C. Sm.), que és una regió on la Cordillera Occidental s'acosta molt a la Central i això pot haver facilitat el pas. En canvi, als «páramos» dels Farallones de Cali, que puguen a 3700 m. alt., i són separats de la Cordillera Central per la Vall del Cauca, no hi ha *Espeletia*; és una de les proves de la inconveniència de la falta de papus per a facilitar la dispersió; als Farallones hi ha unes altres espècies immigrades des dels cims de la Cordillera Central, com són *Senecio vaccinioides*, *Diplostephium cinerascens*, *D. floribundum*, totes de fruits paposos, i altres.

El desenrotllament del gènere *Espeletia* s'ha fet, doncs, a base d'un grup d'espècies arcaïques nemorals, originades en una regió (de clima fred-temperat) relativament limitada de la serralada andina, situada entre Colòmbia i Venezuela, les quals, en la progressió cap a l'Occident i cap als cims de les muntanyes, han evolucionat adoptant una morfologia psicròfila en diverses direccions. La plasticitat del gènere per a adaptar-se a condicions tan extremes i especials com són les dels «páramos» andins, separats geogràficament per la barrera climàtica de l'altitud, i l'escassa facilitat de propagació dels fruits han estat causa de la prolífica especiació d'aquest gènere. El nucli arcaic, poc diferenciat en els seus principis, quan habitava una regió més baixa i potser menys accidentada, i per tant més favorable a una àmplia distribució, va ésser geogràficament dissociat probablement a finals del pliocèn. Aïllades com a relíquies quedaren l'espècie de Sierra Nevada de Santa Marta i l'*E. nerifolia* a Cerro Avila, mentre que el grup remanent al nus Sierra de Mérida-Norte de Santander iniciaren una progressió a Orient i a Occident que degué fer-se a poc a poc a causa de la manca d'habilitat de propagació de les llavors. A cada pas que avançava la població trobava condicions una mica diferents d'acord amb les quals es modificava la morfologia. Cada espècie romania pràcticament aïllada i consolidava o augmentava les diferències. Aquestes són més pronunciades entre les espècies primitives que entre les més modernes, les del grup cimífer de la Cordillera Central, per exemple. Una causa important en l'especiació i que pot ésser l'origen de diverses de les espècies conegudes, és la hibridació. El doctor A. C. SMITH no comptava amb aquest factor quan escriví la ci-

tada monografia, car llavors no eren coneguts els híbrids entre espeleties. Mes, durant el meu sojorn a Colòmbia he pogut comprovar, si més no, l'existència de set formes híbrides ben definides, trobades entre els pares. Aquests híbrids han estat descrits i pertanyen sis d'ells a la secció *Cymosa*. Però és digna de citar l'*Espeletia bogotensis*; no dubto gens a atribuir-li origen híbrid. He analitzat la seva morfologia als «páramos» de Bogotà, entre poblacions de les dues espècies que l'han engendrat (*E. grandiflora* i *E. corymbosa*). El més interessant és que es tracta d'un híbrid interseccional i que en ell és dominant el caràcter corimbós; mostra, no obstant això, morfologia intermèdia i qualsevol taxonomista el pot diferenciar fàcilment de les dues espècies. Altres exemplars d'aquest híbrid recollits per altres col·lectors presenten idèntica morfologia que el tipus. Estic segur, doncs, que l'híbrid s'ha fixat i que és verament una nova espècie. Això ocorre en els «páramos» oberts i transitats, on és més fàcil la interacció de les espècies. A més, he observat que en les extenses «parameras» que han estat cremades i devastades, les espècies presenten un major polimorfisme i menys constància; es pot veure, per exemple, al Pàramo del Almorzadero, on convergeixen nombroses espècies dels cims circumdants, i degut a les irregulars i variades condicions locals creades per la devastació de l'antiga vegetació i del sòl, les espècies adopten variants i formes que podrien ésser l'origen de noves espècies; també aquest és camp apropiat per a la hibridació, i, en efecte, allà he assenyalat híbrids ben clars, a part d'una ja ara variada especiació de les espeleties que pot ésser molt recent. Aquests «páramos» foren incendiats ja fa anys, durant la construcció de la carretera del Nord, i aqueixa acció destructiva dels «frailejones» sol repetir-se amb freqüència. També es cremen «páramos» periòdicament, per a facilitar la sortida de nova herba tendra per al bestiar, i en aquests casos el resultat és anihilador per a les espeleties.

---