

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y CLAVE DE LAS ESPECIES
DEL GÉNERO *ORITROPHIUM* (KUNTH) CUATREC.
(ASTERACEAE)**

**Geographical distribution and species key of the genus *Oritrophium* (Kunth)
Cuatrec. (Asteraceae)**

Anairamiz ARANGUREN B.¹, Gilberto MORILLO² y Mario FARIÑAS¹

¹Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE).
Facultad de Ciencias, ULA. Mérida. Venezuela.

²Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, ULA.
Mérida. Venezuela.
anairami@ula.ve

RESUMEN

Oritrophium es un género de Asteraceae originario de montañas tropicales y subtropicales entre Bolivia y México. Se suministra una lista actualizada de las especies del género (21) y una clave. Se incluyen ilustraciones de 13 especies. Se realizó un análisis de agrupamiento con la distribución de especies por países. Las 21 especies conocidas se distribuyen entre 1500 y 5400 m snm. En conclusión el género presenta distribución disyunta entre Norteamérica y Sudamérica, con mayor cantidad de especies y endemismos en Ecuador, Perú y Venezuela.

Palabras clave: Asteraceae, biodiversidad, Compositae, endemismo, *Oritrophium*

ABSTRACT

The genus *Oritrophium* (Asteraceae) is native of tropical and subtropical mountains from Bolivia to Mexico. An updated list and a species key are provided. Illustrations of 13 species are included. A cluster analysis of the distribution by countries of the genus is presented. The 21 currently known species of the genus are found between 1500 and 5400 m asl. As a conclusion *Oritrophium* has a disjunct distribution between North America and South America, with higher number of species and a higher endemism in Ecuador, Perú and Venezuela.

Key words: Asteraceae, biodiversity, Compositae, endemism, *Oritrophium*

INTRODUCCIÓN

La biogeografía permite elaborar una regionalización del planeta, que hace posible ver los patrones de distribución ya sea de la flora y fauna completa de un ecosistema o región (Gentry 1982; Morrone 2004), o bien de un taxón particular al estudiar el área de distribución y otros elementos de tales taxa (Zunino & Zullini 2003).

El área de distribución de un taxón se define como la fracción del espacio geográfico donde está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosiste-

ma (Zunino & Zullini 2003). Cuatrecasas (1997), en su última sinopsis sobre *Oritrophium*, reportó que el área de distribución del género es neotropical y mencionó que había 19 especies para ese momento, ya que las especies *O. vahlii* y *O. paramense* propuestas por este autor (Cuatrecasas 1969) fueron transferidas a *Symphytotrichum* sp. y *Erigeron paramensis* respectivamente, y *O. ferrugineum* (tratada previamente como válida) es sinónimo de *O. hieracioides*.

Los ecosistemas naturales donde se ha reportado con más frecuencia el género *Oritrophium* son las montañas de la cordillera de los Andes, en páramos (Azócar & Fariñas 2003), superpáramos y jalcas (Sklenar *et al.* 2005); sin embargo, otras poblaciones están ubicadas fuera de los Andes, en la provincia Pantepui, específicamente en el cerro Marahuaca a 2.500-2.700 m snm, estado Amazonas, en Venezuela (Steyermark & Maguire 1984; Riina 1996; Rull 2004), y en las montañas de Veracruz, en la cima del volcán Orizaba (Nesom 1992) en los denominados zacatonales alpinos mexicanos (Rzedowski & Rzedowski 1979), y en Durango, México (Nesom 1998).

Con relación al origen biogeográfico de las Asteraceae, diferentes autores mencionan que la familia es cosmopolita. Dillon & Zapata (2004) y Funk *et al.* (1995) mencionan que la diversidad de las Asteraceae es alta en los Andes de Suramérica. Consideran que muchos géneros están restringidos a hábitats de altura como páramos, jalcas y punas donde hay activos procesos de especiación y diversificación. Van der Hammen (1974) menciona que los páramos constituyen uno de los ecosistemas más recientes en los Andes (2,5 a 3 millones de años), por lo que las fluctuaciones climáticas sucedidas en esta cordillera durante los períodos glaciales e interglaciales probablemente facilitaron la migración de elementos de la flora templada y austral hacia las cumbres. Además, indica que las adaptaciones y evolución de la flora preparamera en estos dos millones de años son razones fundamentales de la particularidad de la flora de los páramos.

Cuatrecasas (1997) afirma que el género *Oritrophium* proviene de un grupo diferente de Asteraceae, que junto con *Olearia* Moench y *Tetramolopium* Nees desde Nueva Zelanda y Australia, evolucionaron independiente y paralelamente con *Aster* L., *Erigeron* L., *Noticastrum* DC. y *Diplostephium* Kunth en el continente americano. Este autor propone al subcontinente sureño como centro de origen del género.

Noyes & Rieseberg (1999) mencionan que la tribu Astereae es la segunda más grande de las Asteraceae, con 170 géneros y 3000 especies de amplia distribución. En Norteamérica es la tribu más grande, con 70 géneros y aproximadamente 1100 especies, predominantemente anuales y herbáceas. Basados en un estudio sobre caracteres morfológicos estos autores proponen la alta frecuencia de dispersión intercontinental de la tribu como explicación para el bajo nivel de patrones geográficos de las Astereae. Además, a partir del análisis del ADN de diferentes géneros de las Astereae concluyen que *Oritrophium* forma parte del grupo basal que provenía de Sudamérica (Noyes & Rieseberg 1999).

Dillon & Zapata (2004) mencionan que representantes de varias tribus,

entre ellas Astereae, han tenido una radiación a hábitats especializados, como por ejemplo los géneros *Oritrophium* y *Plagiocheilus* Arnott ex DC., mientras que la tribu Liabeae (15 géneros y 180 especies) es la única con una distribución netamente neotropical. Funk *et al.* (1995) mencionan que con respecto a la distribución de las diferentes tribus las compuestas pueden dividirse en cuatro grupos principales, de éstas la tribu Astereae está bien representada en los Andes pero tiene especies en ambos hemisferios.

El género *Oritrophium* está constituido por hierbas pequeñas, perennes, arrosetadas, con rizoma corto, raíces fibrosas, numerosas, tallos escaposos, erectos o curvados, frecuentemente fistulosos y pubescentes, y conspicuamente bracteados. Las hojas dispuestas en rosetas basales, alternas, glabras, pubescentes, hirsutas o lanosas, las más externas (rosulares) con vainas grandes, generalmente barbadas, con tricomas finos, blancos, densamente agrupados. Capítulos solitarios, heterógamos, radiados, situados en los extremos de los escapos, con involucros angostocampanulados, las filarias con venación poco diferenciada. Flores del radio por lo general entre 10 y 160, 2-4 seriadas; corolas liguladas, color generalmente blanco o blanco-lila en la superficie superior, con ápice obtuso a cortamente 3-lobulado. Flores del disco 20-80, funcionalmente estaminadas (con ovarios estériles y ramas estilares angostas sin bandas estigmáticas), corolas tubulares, sub-infundibuliformes, amarillas. Cipselas oblongas, 5 costadas, pubescentes o glabras, papus 1 seriado, las cerdas escábridas (Cuatrecasas 1969, 1997; Nesom 1998; Sklenar *et al.* 2005). Cuatrecasas (1997) menciona que la característica resaltante del género es la presencia de ramas estilares delgadas y pilosas en las flores pseudo-hermafroditas, así como la esterilidad de estas flores, y Nesom (1998) resalta igualmente la ausencia de tricomas largos, uniseriados, con paredes gruesas.

En Venezuela, *Oritrophium peruvianum* Lam. es un elemento de los páramos, especialmente de las zonas anegadas y pantanosas (Ullian *et al.* 2003). Es una planta poco abundante (Ullian 2004), utilizada por los campesinos para preparar un jarabe para la tos y tiene una frecuencia de colecta alta (Aranguren *et al.* 1996), por lo que en su área de distribución está dentro de las especies en riesgo de extinción (Llamozas *et al.* 2003). Torres *et al.* (1996) han estudiado la anatomía foliar de dos especies de *Oritrophium* en Venezuela, encontrando que *O. peruvianum* presenta numerosas hifas de hongos entremezcladas con los pelos del indumento de la cara adaxial y consideran que estas hifas podrían funcionar como abastecedoras de CO₂ y reguladoras del flujo de calor. Los objetivos de este trabajo son analizar la riqueza de especies y los patrones de distribución geográfica del género *Oritrophium* y proponer una nueva clave con ilustraciones para facilitar la identificación de las especies en campo cuando no se dispone de material reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron las siguientes fuentes bibliográficas de trabajos relacionados con *Oritrophium* en varios países: Colombia (Cuatrecasas 1969, 1985, 1997; Rangel

2000), Costa Rica y Panamá (Vargas & Sánchez 2005), Ecuador (Jorgensen & Ulloa 1994; Jorgensen & León-Yáñez 1999; Sklenar & Robinson 2000), México (Nesom 1992, 1998), Perú (Brako & Zarucchi 1993), Venezuela (Aristeguieta 1964; Fariás-Sánchez 1978; Badillo 1994, 2001; Pruski 1997; Ricardi *et al.* 1997; Dorr *et al.* 2000; Morillo & Briceño 2000; Briceño & Morillo 2002; Rull 2004). Otras fuentes bibliográficas fueron Funk *et al.* (1995), Huber (1995), Aranguren *et al.* (1996), Torres *et al.* (1996), Luteyn (1999), Sklenar *et al.* (2005) y las bases de datos del Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org>) y del proyecto RICAS (en fase de publicación electrónica).

Se elaboró una matriz con los datos de la distribución por países de 21 especies actualmente reportadas. Con estos datos se realizó un análisis de agrupamiento usando el programa PC-Ord para calcular el índice de similitud (coeficiente de Jaccard) y el método de pares de grupos sin peso o unión promedio (UPGMA), usando el mismo programa a fin de determinar la similitud florística respecto al género en cada país.

Se elaboró una lista de las especies registradas en la literatura consultada. Para ello se revisó la información bibliográfica y el material depositado en varios herbarios venezolanos (MER, MERC, MERF y parcialmente VEN). La información de los herbarios MY y PORT se basa en artículos publicados recientemente. Se elaboró una clave con énfasis en caracteres foliares, dado que la hoja tiene numerosos caracteres diagnósticos fácilmente observables. Se incluyen ilustraciones que permiten reconocer las especies incluso en campo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El género *Oritrophium* posee hasta el presente 21 especies, las cuales han sido reportadas en las listas florísticas de cinco de los diferentes países ubicados en la cordillera de los Andes de Suramérica (Colombia, Bolivia, Ecuador, Perú y Venezuela) y para México (Tabla 1).

Tabla 1. Lista de especies de *Oritrophium* con el rango altitudinal reportado para cada país.

Especie	Rango altitudinal (m snm)	EC	PE	BO	CO	VE	ME
<i>O. aciculifolium</i> Cuatrec.	2000-3000		X, e				
<i>O. blepharophyllum</i> (S.Blake) Cuatrec.	3000-3600					X, e	
<i>O. callacallense</i> Cuatrec.	3000-4000		X, e				
<i>O. cocuyense</i> Cuatrec.	3350-4400				X, e		
<i>O. crocifolium</i> (Kunth) Cuatrec.	2500-4000	X	X				
* <i>O. durangense</i> Nesom	2200						X, e
<i>O. figueirasii</i> Cuatrec.	3300					X, e	
<i>O. granatum</i> Cuatrec.	3400-3750					X, e	

Tabla 1. Continuación...

Especie	Rango altitudinal (m snm)	EC	PE	BO	CO	VE	ME
<i>O. hieracioides</i> (Wedd.) Cuatrec.	3000-4500		X	X			
<i>O. hirtopilosum</i> (Hieron.) Cuatrec.	3000-3500		X, e				
<i>O. limnophilum</i> (Sch.Bip.) Cuatrec.	3000-4500	X	X	X	X	X	
<i>O. llanganatense</i> Sklenár & H.Rob.	4200-4300	X, e					
* <i>O. marahuacense</i> Steyererm. & Maguire	2500-2700					X, e	
<i>O. mucidum</i> Cuatrec.	3000-3200				X	X	
<i>O. nevadense</i> (Wedd.) Cuatrec.	3500-4100					X, e	
<i>O. ollgaardii</i> Cuatrec.	3700-4000	X, e					
<i>O. orizabense</i> Nesson	3220						X, e
<i>O. peruvianum</i> (Lam.) Cuatrec.	2000-4600	X	X		X	X	
<i>O. repens</i> (Kunth) Cuatrec.	1500-3500	X	X				
<i>O. tergoalbum</i> Cuatrec.	3050-3400	X, e					
<i>O. venezuelense</i> (Steyererm.) Cuatrec.	3250-3700					X, e	

(*) las especies encontradas en ecosistemas diferentes a páramos, superpáramos, jalcas, punas y zacatonales alpinos.

CO = Colombia, BO = Bolivia, EC = Ecuador, ME = México, PE = Perú, VE = Venezuela, X = presente, e = endémica

Clave para las especies del género *Oritrophium*

- 1a. Láminas foliares aciculares, angostamente lineares hasta angostamente oblongas, relación largo/ancho 9/1 hasta 90/1, márgenes paralelos o casi paralelos, sin dientes visibles (rara vez inconspicuos) 2
- 1b. Láminas foliares oblongo-elípticas, obovado-oblongas, oblanceoladas-obovadas, ovado-espátuladas o angosto-ovadas, relación largo/ancho 2/1 hasta 9/1, en algunas especies hasta 14,7/1, márgenes no paralelos, con o sin dientes, generalmente la mitad o dos tercios apicales de la lámina más anchos que el resto 8
- 2a. Láminas foliares con márgenes fuertemente revolutos, algunas veces aparentemente aciculares 3
- 2b. Láminas foliares con márgenes no revolutos 5
- 3a. Hojas con láminas adultas glabras en el haz, tomentosas a densamente lanuginosas en el envés 4
- 3b. Hojas con láminas adultas totalmente cubiertas por tricomas malpighiáceos escumiformes *O. ollgaardii*
- 4a. Escapo y filarias (involucro) con vello de color blanco. Láminas foliares muy angostas, con relación largo/ancho 30/1 hasta 90/1, con pubescencia tomentosa dentro de la curvatura del envés. *O. crocifolium* (Fig. 1)
- 4b. Escapos con pubescencia lanosa, color púrpura. Láminas foliares lineares,

- con relación largo/ancho 20/1 hasta 60/1, y pubescencia densamente lanuginosa en el envés. *O. peruvianum* (Fig. 2)
- 5a. Láminas foliares aciculares (con forma de aguja), subterete, con relación largo/ancho 30/1 hasta 80/1) *O. aciculifolium*
- 5b. Láminas foliares lineares o linear-lanceoladas con relación largo/ancho 10/1 hasta 23/1 6
- 6a. Láminas foliares con pubescencia estrigosa en las dos caras, los tricomas rígidos y adpresos; relación ancho/largo 10/1. Escapos con tricomas extendidos. *O. hirtopilosum*
- 6b. Láminas foliares glabras o subglabras, con relación largo/ancho 16/1 hasta 23/1. Escapo con mezcla de tricomas glandulares y no glandulares (diminutos) 7
- 7a. Involucro 10-14 mm de ancho, filarias 8-10 × 2 mm, las externas más cortas que las internas. Flores del radio (liguladas) 10 a 15, con el limbo enrollado apicalmente. Cipselas (del radio) 5 mm de largo, densamente seríceas, sin glándulas. Láminas foliares planas, con márgenes enteros y ápices agudos *O. durangense* (Fig. 3)
- 7b. Involucro 7 mm de ancho, filarias subiguales, 7-8 × 0,7-1 mm. Flores del radio (liguladas) 21, el limbo generalmente extendido. Cipselas (del radio) 2,2 mm largo, pilosas en la base, con glándulas sésiles en el ápice. Láminas foliares canaliculado-complanadas, con márgenes levemente sinuado-dentados y ápice subobtusos *O. marahuacense* (Fig. 4)
- 8a. Márgenes de las láminas foliares enteros, algunas veces revolutos o recurvados, o diminuta e inconspicuamente denticulados. Vaina foliar pubescente por fuera 9
- 8b. Márgenes de las láminas foliares dentado-crenadas, dentadas o serradas al menos en la zona apical o foliar, generalmente glabras 16
- 9a. Láminas foliares angosto-ovadas, ovado-elípticas u ovado-espátuladas. Involucro 3-5 seriado, con filarias gradualmente más pequeñas y anchas desde el interior hasta el exterior. 10
- 9b. Láminas foliares angostamente oblongo-elípticas, sublanceoladas o lanceoladas. Involucro 4-6 seriado, con filarias externas levemente más pequeñas que las internas 11
- 10a. Involucro con filarias 3-4-seriadas, las internas 5,5-6,5 mm largo, brácteas del escapo 4-7 mm de largo, externamente blanco lanosas. Láminas foliares verde amarillento en el haz, densamente lanosas en el envés, con márgenes resolutos *O. llanganatense* (Fig. 5)
- 10b. Involucro con filarias 5-seriadas, las internas 9-12 mm largo, brácteas del escapo 4-20 mm de largo, hirtociliadas en el margen inferior. Láminas foliares verdes en el haz, glabras o con algunos tricomas en el envés sobre el nervio medio, con márgenes enteros diminutamente denticulados *O. limnophilum* (Fig. 6)
- 11a. Láminas foliares glabras en las dos caras, cortamente atenuadas y final-

- mente obtusas en el ápice *O. repens* (Fig. 7)
- 11b. Láminas foliares pubescentes en una o ambas caras, agudas u obtusas en el ápice 12
- 12a. Láminas foliares adultas oblongo-elípticas a lanceoladas, glabras o casi glabras en el haz 13
- 12b. Láminas foliares angostamente lanceoladas, pubescentes en las dos caras, el haz con pubescencia adpresa, formando una capa de pelos densa y brillante. *O. callacallense* (Fig. 8)
- 13a. Láminas foliares 14-22 × 1-1,5 cm, el envés con indumento blanco nieve. *O. tergoalbum*
- 13b. Láminas foliares 2,5-14 × 0,5-1,8 cm, el envés con indumento pardo, blanco o amarillento. 14
- 14a. Pubescencia del envés de las hojas vellosa o aracnoideo-lanosa, con pelos largos, finos entremezclados o subparalelos densamente agrupados. Margen foliar plano o levemente revuelto 15
- 14b. Pubescencia del envés de las hojas densamente lanosa, con pelos retorcidos, encrespados, formando una capa gruesa. Margen foliar fuertemente revuelto. *O. peruvianum* (Fig. 2)
- 15a. Láminas foliares membranosas-cartáceas; el envés blanco grisáceo con pelos largos, finos, flexuosos, aracnoides; haz en hojas jóvenes cubierto por una membrana escariosa translúcida caduca, deviniendo en glabro cuando adultas. Escapos hasta 30 cm de largo, esparcidamente lanuginoso-aracnoides. Cipselas esparcidamente pubérulas, con papus uni o biseriado, 4,5 - 5 mm de largo *O. cocuyense*
- 15b. Láminas foliares subcoriáceas; el envés blanco, con pelos largos, subparalelos, más o menos rígidos, densamente agrupados; haz en hojas jóvenes densamente seríceo-velloso, deviniendo a glabro cuando adultas. Escapos 6-15 cm de largo, lanoso-vellosos. Cipselas densamente velloso-seríceas, con papus uniseriados, 4 mm de largo *O. mucidum*
- 16a. Vainas foliares lanoso-barbadas. Láminas foliares anchamente ovadas a espatulado-elípticas, con márgenes crenados; superficie con pubescencia ocre o ferrugínea *O. hieracioides* (Fig. 9)
- 16b. Vainas foliares glabras o glabrescentes. Láminas foliares cuando adultas oblongas, obovado-oblongas, oblongo-elípticas hasta angostamente obovadas, con márgenes serrulados o dentados, al menos en el cuarto apical; superficie con una mezcla de tricomas pluricelulares y glandulares, sésiles o pedicelados, o con una o ambas caras glabras, pero con frecuencia los márgenes con cilios glandulares a todo lo largo 17
- 17a. Láminas foliares adultas pubescentes en al menos una cara 18
- 17b. Láminas foliares adultas glabras o casi glabras en las dos caras, o con pocos tricomas septados y glandulares 20
- 18a. Láminas foliares oblongas u oblongo-lanceoladas, densamente pubescentes en las dos caras *O. blepharophyllum* (Fig. 10)

- 18b. Láminas foliares angostamente oblanceoladas, oblanceolado-espatuladas u oblongo-elípticas; haz esparcida a densamente piloso o glanduloso, envés glabro o densamente glanduloso y setífero 19
- 19a. Envés de la lámina foliar glabro. Capítulo con lígulas, 18-19 mm de diámetro. Involucro 6-7 mm de largo, con filarias internas 5-6 mm de largo. *O. figueirasii*
- 19b. Envés de la lámina foliar con pelos glandulosos pedicelados y setas dispersas. Capítulo con lígulas, 25-30 mm de diámetro. Involucro 10-11 mm largo, con filarias internas 9-10,5 mm largo *O. granatum*
- 20a. Láminas foliares glabras a veces con penacho de pelos, generalmente con 4-8 pares de dientes en la mitad apical, solo el nervio medio visible. Escapo 3-7 cm de largo, con tricomas unicelulares alargados, sin tricomas glandulares. Cipselas del radio densamente seríceas, sin glándulas *O. orizabense* (Fig. 11)
- 20b. Láminas foliares con tricomas glandulares, marginales. Las caras con glándulas generalmente sésiles (particularmente en hojas jóvenes) o glabras cuando adultas; con 2-3 pares de nervios secundarios, dos tenues pero visibles. Escapo 5-30 cm de largo, con una mezcla de pelos alargados y pelos glandulosos más cortos. Cipselas glabras o escasas y cortamente pilosas. . 21
- 21a. Superficie de la lámina foliar glabra, los nervios secundarios generalmente bien diferenciados y la mitad apical de la lámina con dientes obtusos. Brácteas del escapo angosto lanceoladas, generalmente dentadas y nervadas. Escapos esparcidamente ciliados y glandulosos. Corola del radio 9-11 mm largo *O. nevadense* (Fig. 12)
- 21b. Superficie de la lámina foliar con tricomas glandulosos esparcidos, más densamente agrupados en hojas jóvenes, nervios secundarios tenues, el ápice o cuarto apical de la lámina con dientes conspicuos, agudos. Brácteas del escapo oblongas, nervios no visibles. Escapo setuloso y glandulífero. Corolas del radio 9 mm largo *O. venezuelensis* (Fig. 13)

Distribución geográfica

De las 21 especies de *Oritrophium*, dos (*O. limnophilum* y *O. peruvianum*) tienen amplia distribución, ya que se encuentran en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Venezuela. Quince especies tienen distribución restringida a un solo país y algunas de ellas han sido reportadas para una sola localidad. Éstas podrían ser especies endémicas que requieren un mayor esfuerzo de conservación ya que muchas de las zonas de distribución están sometidas a cambios de uso de la tierra y tienden a ser transformadas en agroecosistemas. Este resultado concuerda con lo reportado por Morillo & Briceño (2000), quienes proponen al menos dos rutas de migración de las especies de Asteraceae de páramo: una desde la zona sur o central de los Andes migrando hacia el norte (representantes de las tribus Astereae, Gnaphalieae, Senecioneae), y otra desde Norteamérica hacia Suramérica (tribus Heliantheae, Astereae y Gnaphalieae).

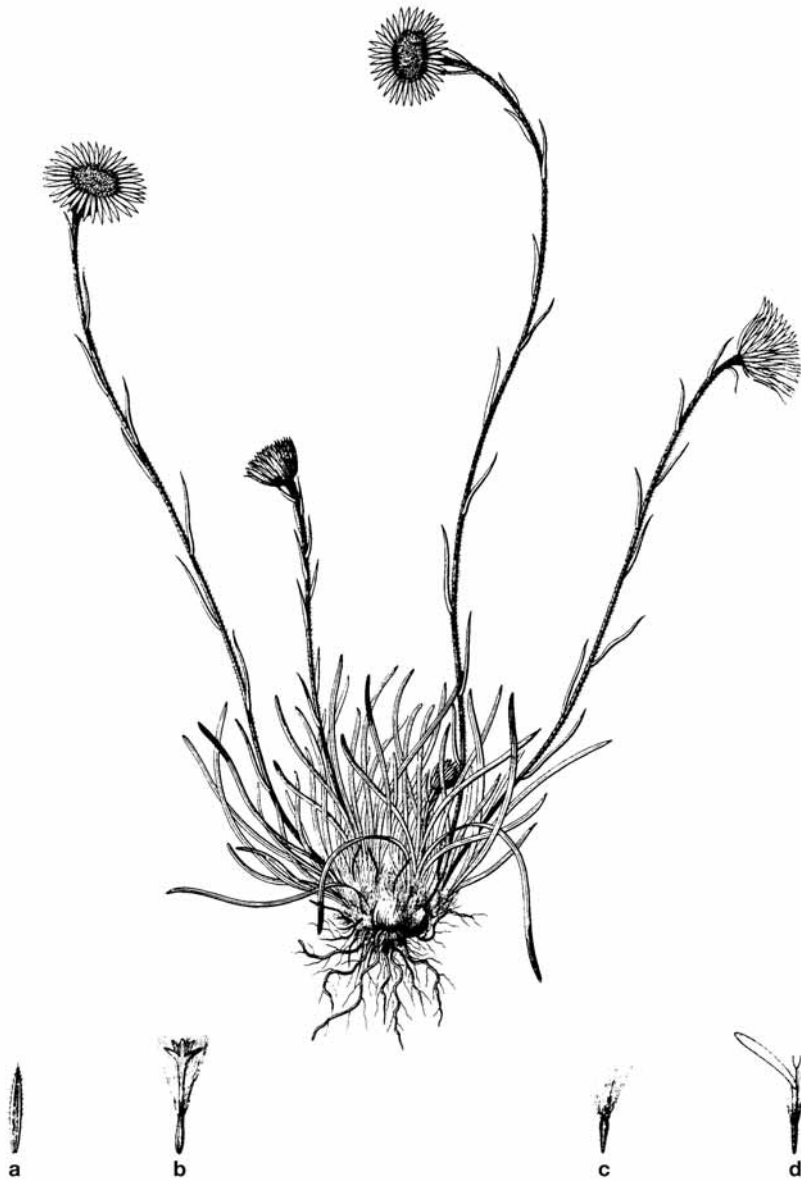


Fig. 1. *Oritrophium crocifolium* * 0,5 X. **a.** Filaria. **b.** Flor del disco. **c.** Cipsela. **d.** Flor del radio. Tomado de Humboldt *et al.* 1820.



Fig. 2. *Oritrophium peruvianum*. **a.** Planta completa $\times 0,8$. **b.** Hoja $\times 0,8$. **c.** Capítulo completo. **d.** Flor marginal femenina $\times 5$. **e.** Flor del disco hermafrodita $\times 5$. Tomado de Aristeguieta 1964.

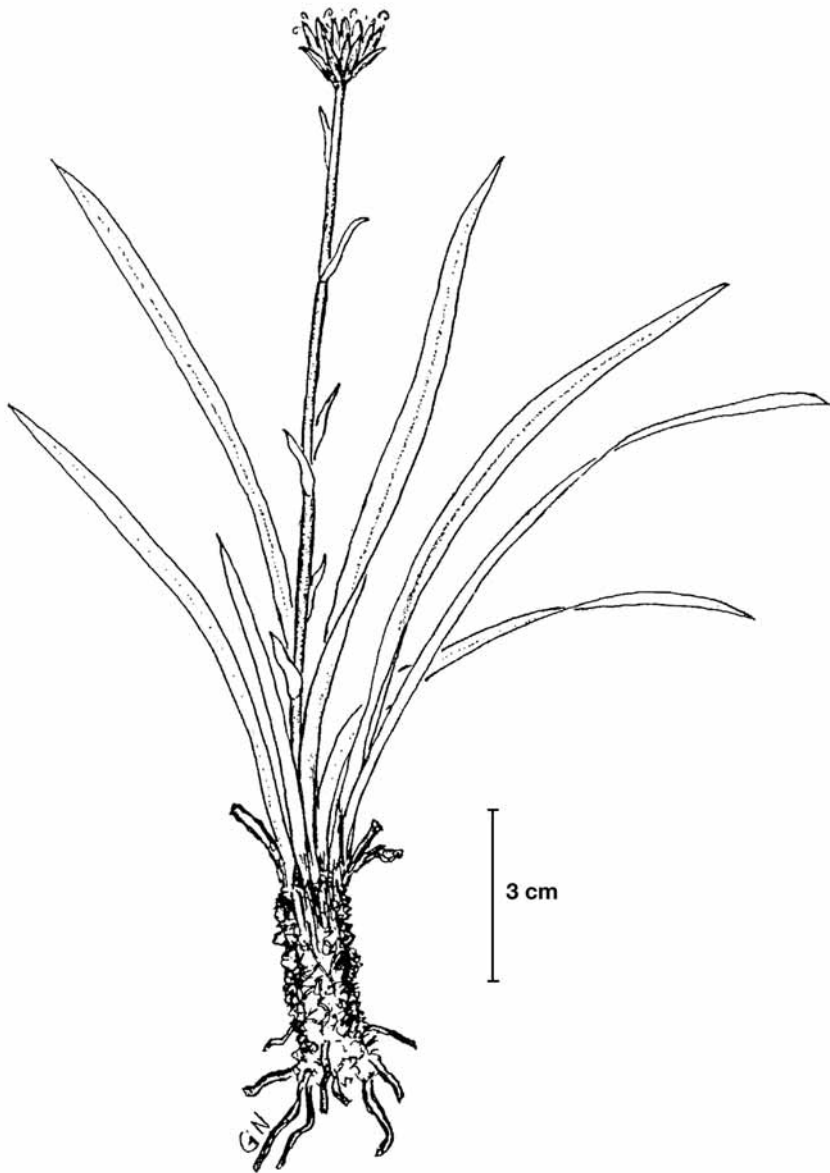


Fig. 3. *Oritrophium durangense*. Tomado de Nesom 1998.



Fig. 4. *Oritrophium marahuacense*. * 1,0 X. Tomado de Steyermark & Maguire 1984.



Fig. 5. *Oritrophium llanganatense*. * 1,5 X. Tomado de Sklenar & Robinson 2000 y redibujado por I. Akirov 2006.



Fig. 6. *Oritrophium limnophilum*. **a.** Planta completa $\times 0,8$. **b.** Capítulo completo 1. **c.** Hoja $\times 0,9$. **d.** Flor marginal femenina $\times 8$. **e.** Flor del disco hermafrodita $\times 8$. Tomado de Aristeguieta 1964.



Fig. 7. *Oritrophium repens*. * 0,75 X. **a.** Flor del disco. **b.** Flor del radio. Tomado de Humboldt *et al.* 1820.

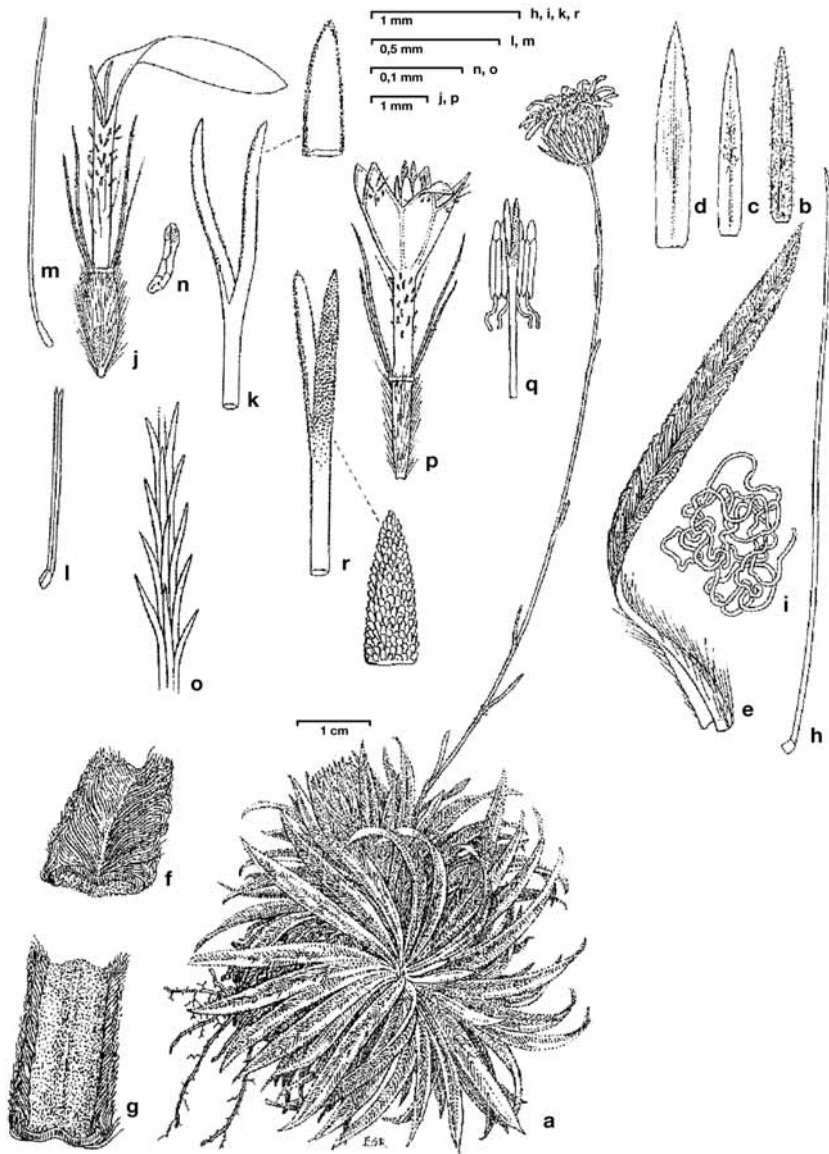


Fig. 8. *Oritrophium callacallense*. **a.** Parte de la planta. **b-d.** Brácteas involucrales externas. **e-i.** Hojas. **f.** Superficie adaxial. **g.** Superficie abaxial. **h.** Tricoma de haz foliar. **i.** Tricoma del envés foliar. **j.** Flor femenina. **k.** Estigma de la misma flor. **l.** Tricoma germinal del ovario. **m.** Tricoma bicelular del tubo corolino. **n.** Tricoma glandular del tubo corolino. **o.** Tricoma glandular del tubo corolino. **p.** Detalle de una palea de vilano. **q.** Flor pseudohermafrodita. **r.** Antenas y estilo de la misma flor. Tomado de Cuatrecasas 1997.

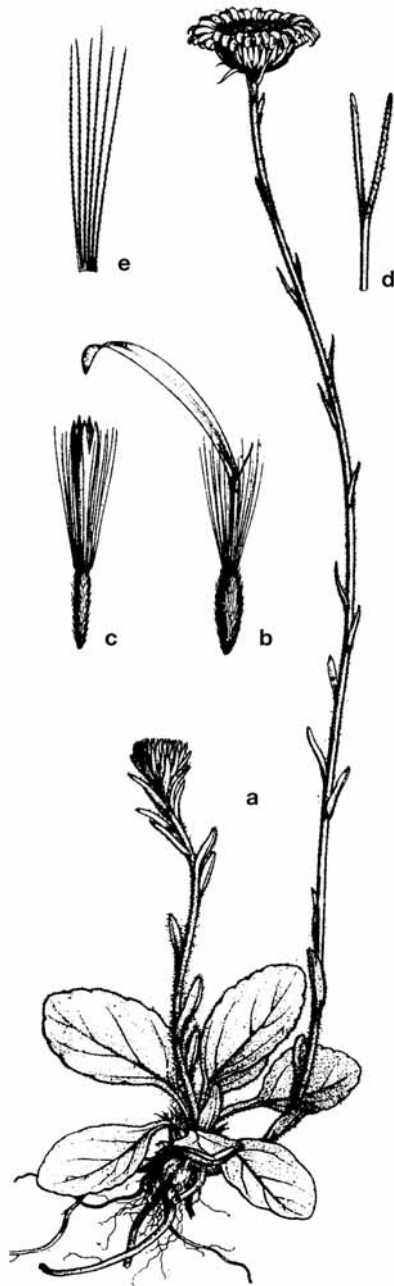


Fig. 9. *Oritrophium hieracioides*. * 0,5 X. **a.** Hábito con capítulo. **b.** Flor ligulada del radio. **c.** Flor del disco. **d.** Rama de estilo. **e.** Pappus. Tomado de Weddell 1858.



Fig. 10. *Oritrophium blepharophyllum*. * 1,0 X. Dibujado por I. Akirov 2006.

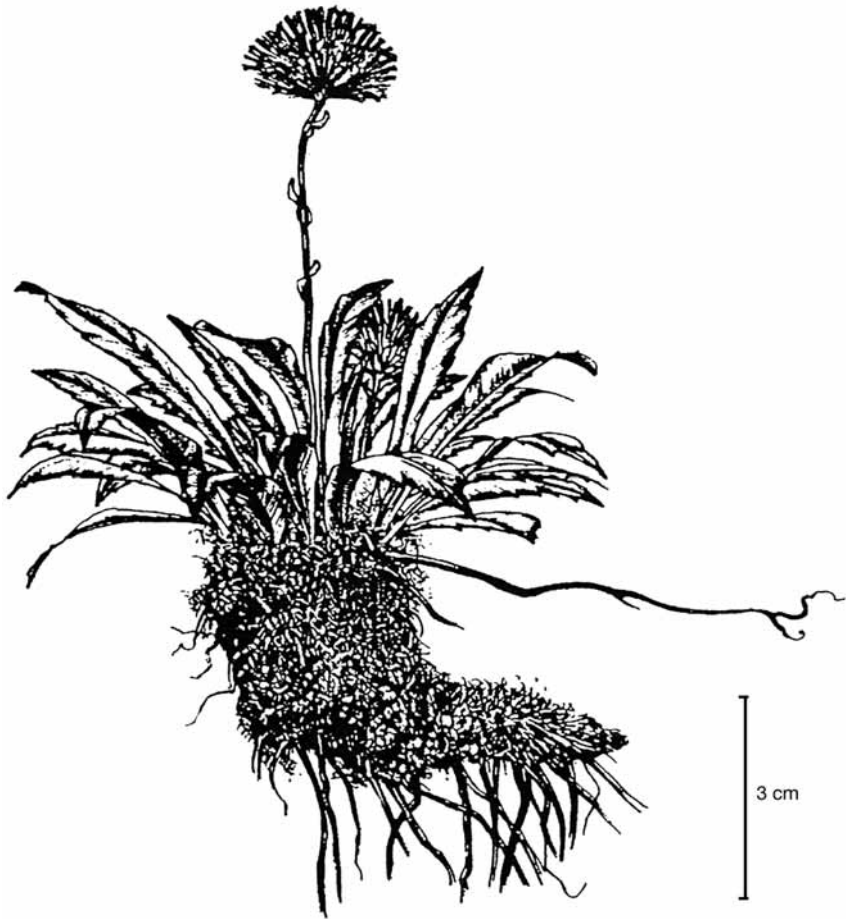


Fig. 11. *Oritrophium orizabense*. Tomado de Nesom 1992.



Fig. 12. *Oritrophium nevadense*. **a.** Planta completa $\times 0,8$. **b.** Hoja basal $\times 0,8$. **c.** Cabezuela completa $\times 0,8$. **d.** Flor marginal (femenina) $\times 5,5$. **e.** Flor marginal (femenina) $\times 10$. Tomado de Aristeguieta 1964.



Fig. 13. *Oritrophium venezuelense*. **a.** Planta completa $\times 0,8$. **b.** Flor marginal (femenina) $\times 9$. **c.** Flor del disco hermafrodita $\times 8$. Tomado de Aristeguieta 1964.

Del análisis realizado en esta investigación se deduce que hay seis especies endémicas para Venezuela (*O. blepharophyllum*, *O. figueirasii*, *O. granatum*, *O. marahuacense*, *O. nevadense*, y *O. venezuelense*), tres en Perú (*O. aciculifolium*, *O. callacallense*, *O. hirtopilosum*), tres especies en Ecuador (*O. ollgaardii*, *O. llanganatense*, *O. tergoalbum*), dos en México (*O. durangense*, *O. orizabense*), una en Colombia (*O. cocuyense*) y ninguna en Bolivia (Tabla 1). Diecinueve especies han sido reportadas en páramos, superpáramos, jalcas, punas y zacatonales alpinos. Sus rangos de distribución varían desde 1.500 a 5.400 m snm, por lo que muchos autores lo reportan como un género montano tropical, o de los denominados páramos, superpáramos, punas, jalcas (Luteyn 1999), y zacatonales alpinos (Rzedowski & Rzedowski 1979). Dos especies (*O. durangense* y *O. marahuacense*) crecen en áreas fuera de la cordillera de los Andes y en ecosistemas diferentes (Tabla 1), como son los bosques de pino-encino, formación arbórea de montaña del centro-norte de México en la zona subtropical, y la provincia Pantepui respectivamente; esta última es un hábitat altimontano ecológicamente comparable a los páramos de la cordillera de los Andes (O. Huber, com. per.).

El análisis de agrupamiento (Fig. 14) muestra que las regiones con mayor similitud son Perú y Ecuador, países que poseen una extensa frontera común y con páramos y jalcas que comparten las siguientes cuatro especies: *O. crocifolium*, *O. limnophilum*, *O. peruvianum* y *O. repens*. A este grupo se le une Bolivia, que comparte *O. limnophilum* con ambos países y *O. hieracioides* sólo con Perú. Posteriormente aparece la unión entre Venezuela y Colombia, que comparte tres especies (*O. limnophilum*, *O. peruvianum* que llegan a alturas superiores a 4.500 m snm, y *O. mucidum*). Este subgrupo se une al anterior por la presencia de *O. limnophilum* y *O. peruvianum*. Y finalmente México, que no comparte ninguna especie con los otros países, y donde las partes más altas de las montañas son llamados zacatonales alpinos (caso del Pico de Orizaba). En todos estos casos existen ambientes de montaña donde hay una amplia oscilación térmica entre el día y la noche, y presencia de heladas que pueden ser recurrentes en una condición tropical y subtropical.

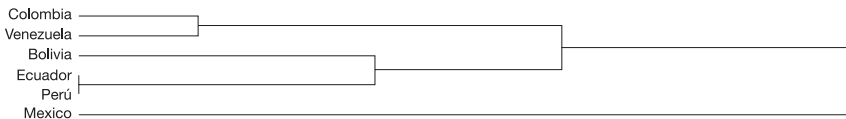


Fig. 14. Dendrograma de la similitud entre países de acuerdo con la distribución del género *Oritrophium* en cada país.

Las especies del género han sido reportadas como un elemento florístico de los páramos, superpáramos, jalcas, punas, zacatonales alpinos, tepuyes, y bosques templados subtropicales. Su distribución altitudinal permite considerar al género como de montañas tropicales y de localidades subtropicales equivalentes ecológicas a páramos, lo que concuerda con lo señalado por otros autores.

La mayor similitud de especies se encontró entre Perú y Ecuador, países andinos cercanos que comparten una extensa superficie de páramos y jalcas y donde parecen estar ocurriendo procesos de especiación de la flora y de la fauna. Posteriormente aparecen como similares las especies de *Oritrophium* de Venezuela y Colombia, que se encuentran en el extremo norte de la cordillera de los Andes y que han sido reportados por compartir muchas especies de páramo (Briceño & Morillo 2002). Bolivia ocupa una posición intermedia, mientras que México aparece como un grupo externo.

La mayor cantidad de especies del género *Oritrophium* en Perú apoyaría la propuesta de Dillon & Zapata (2004) quienes consideran a este país como un centro de diversificación de géneros y especies de la tribu Astereae. Los resultados obtenidos en esta investigación muestran que el bloque geográfico formado por Perú y Ecuador es hábitat para la mayor cantidad de especies del género *Oritrophium*.

Noyes & Rieseberg (1999) mencionan que el género *Oritrophium* proviene de Suramérica, sin embargo, no se puede cerrar la posibilidad de convergencia para explicar las especies mexicanas que pudieron evolucionar independientemente en ambientes de montaña y en el desierto. Otra explicación, propuesta por Cuatrecasas (1997), es que la distribución lejana hacia México es debida al traslado de propágulos a largas distancias. Esto podría ser posible dado que las Asteraaceae usan principalmente a los insectos y el viento como vectores de polinización y dispersión, pero también hay dispersión por aves y como afirman Funk *et al.* (1995) en los 20 millones de años de evolución de esta familia botánica podría haber ocurrido dispersión en largas distancias. Estos últimos autores mencionan como ejemplos de dispersión a larga distancia a *Haplopappus*, *Madia*, *Perityle*.

Los resultados permiten proponer tres hipótesis para explicar la distribución de *Oritrophium*:

1. Este género tuvo una distribución amplia, pero sufrió procesos de desaparición de poblaciones intermedias (por ejemplo, en Centroamérica) por lo que actualmente presenta una distribución más restringida. En este caso podría ser que eventos catastróficos (como por ejemplo, erupciones volcánicas) destruyeran poblaciones naturales.

2. El género se distribuye tanto en Suramérica como en México por un proceso de convergencia, es decir, sería un grupo polifilético.

3. Este género ha sufrido un proceso de migración hacia nuevos hábitats aprovechando áreas de colonización apropiadas para desplazarse desde el sur hacia el norte, tal como lo mencionó Cuatrecasas (1997).

Se requiere un mayor esfuerzo de colecta en las tierras montañosas de Suramérica incluyendo a Brasil (los llamados campos de altitud por Safford 1999a, b, 2001) y en las montañas de Centroamérica y en los zacatonales alpinos de México (Rzedowski & Rzedowski 1979) y en Durango; y además realizar un análisis ecológico (autoecología, ecología de poblaciones y comunidades) y un estudio de marcadores moleculares a todas las especies actualmente conocidas, lo cual se espera que se realice en el futuro.

AGRADECIMIENTOS

A la memoria de Don José Cuatrecasas. Queremos dar nuestro agradecimiento al FONACIT (Proyecto F-2002000424) de fortalecimiento a Centros de Investigación que apoyó al ICAE, a la Técnico Francis Guillén por escanear las figuras e Ivan Akirov por los dibujos de *O. blepharophyllum*, y *O. llanganatense*. También a Leonel Hernández, en México, quien revisó el texto original. Queremos agradecer a los árbitros y editores de la revista quienes ayudaron sustancialmente a mejorar el artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- Aranguren, A., N.J. Marquéz, R. Prato & I. Lesenfans. 1996. Use, collection, commercialization, and vulnerability of two species of the genus *Oritrophium* (*O. venezuelense* and *O. peruvianum*) in the Venezuelan Andes. *Acta Bot. Venez.* 19(1): 16-38.
- Aristeguieta, L. 1964. Compositae. In: *Flora de Venezuela* (Lasser, T., ed.), 10(1): 1-486. Instituto Botánico. Dirección de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas.
- Azócar, A. & M. Fariñas. 2003. Páramos. In: *Biodiversidad en Venezuela* (Aguilera, N., A. Azócar, & E. González-Jiménez, eds.). Vol. 2: 716-733. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT). Caracas.
- Badillo, V.M. 1994. Enumeración de las Compuestas (Asteraceae) de Venezuela. *Alcance Revista Fac. Agron. (Maracay)*. 45: 1-191.
- Badillo, V.M. 2001. Lista actualizada de la familia Compuestas de Venezuela. *Ernstia* 11(3-4): 147-215.
- Brako, L. & J.L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Perú. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 45: 159-160.
- Briceño, B. & G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Bot. Venez.* 25(1): 1-46.
- Cuatrecasas, J. 1969. Prima flora Colombiana. 3. Compositae-Asteraceae. *Webbia*. 24: 53-90.
- Cuatrecasas, J. 1985. Misceláneas sobre Flora Neotropical, IV. Addenda. *Fontqueria* 9:5-7.
- Cuatrecasas, J. 1997. Synopsis of the Neotropical genus *Oritrophium* (Asteraceae: Astereae). *BioLlania*. Edición Especial 6: 287-303.
- Dillon, M. & M. Zapata. 2004. Systematics of *Paranephelis* Poepp. & Endl. (Lia-beae-Asteraceae): A case study in high-elevation speciation. <http://www.sacha.org>
- Dorr, L., B. Stergios, A. Smith & N. Cuello. 2000. Catalogue of the vascular plants of Guaramacal National Park, Portuguesa and Trujillo states,

- Venezuela. *Contr. U.S. Natl. Her.* 40: 1-155.
- Farías-Sánchez, N.B. 1978. Afinidades fitogeográficas de la flora vascular de los páramos venezolanos. *Revista Fac. Agron. (Maracay)*. 4: 96-137.
- Funk, V., H. Robinson, G. McKee & J. Pruski. 1995. Neotropical montane Compositae with an emphasis on the Andes. In: *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests* (Churchill, S.P., ed.), pp. 451-471. New York Botanical Garden, New York.
- Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean Orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69(3): 555-625.
- Huber, O. 1995. Geographical and physical features. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: Introduction (Berry, P.E., B.K. Holst & K. Yatskievych, eds.), pp. 1-61. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Timber Press, Oregon.
- Humboldt, A. von, A. Bonpland & C.S. Kunth. 1820. *Nova Genera et Species Plantarum*. Folio 4: 1247, pl. 301-412.
- Jørgensen, P.M. & C. Ulloa. 1994. *Seed plants of the high Andes of Ecuador*. AAU Reports 34: 1-443. Department of Systematic Botany, University of Aarhus, Denmark.
- Jørgensen, P.M. & S. León-Yáñez. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 75(1-8): 1-1182.
- Llamozas, S., R. Duno, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. *Libro rojo de la flora venezolana*. PROVITA. Fundación Polar. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Conservation International, Caracas.
- Luteyn, J. 1999. Paramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Mem. New York Bot. Gard.* 84: 1-278.
- Morillo, G. & B. Briceño. 2000. Distribución de las Asteraceae de los páramos venezolanos. *Acta Bot. Venez.* 3(1): 47-68.
- Morrone, J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasil. Entomol.* 48(2): 149-162.
- Nesom, G. 1992. *Oritrophium orizabense* (Asteraceae: Astereae), a new species and the first report of the genus from North America. *Phytologia* 73(4): 338-344.
- Nesom, G. 1998. A second species of *Oritrophium* (Asteraceae: Astereae) from Mexico. *Sida* 18(2): 523-526.
- Noyes, R. & L. Rieseberg. 1999. ITS sequence data support a single origin for North American Astereae (Asteraceae) and reflect deep geographic divisions in *Aster* s.l. *Amer. J. Bot.* 86(3): 398-412.
- Pruski, J. 1997. Asteraceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 3: Araliaceae-Cactaceae (Berry, P.E., B.K. Holst & K. Yatskievych, eds.), pp. 177-393. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Timber Press, Oregon.

- Rangel, C. 2000. *Colombia. Diversidad Biológica III*. La región paramuna. Bogotá. Instituto Alejandro de Humboldt. Bogotá.
- Ricardi, M., J. Gaviria & J. Estrada. 1997. La flora del superpáramo venezolano y sus relaciones fitogeográficas a lo largo de los Andes. *Plantula* 1(3): 171-187.
- Riina, R. 1996. El elemento fitogeográfico andino en la provincia Pantepui. Región Guayana. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Rull, V. 2004. Biogeografía histórica de las tierras altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis* 19: 37-48.
- Rzedowski, J. & G.C. Rzedowski. 1979. *Flora fanerogámica del valle de México*. Vol 1. CECSA. México.
- Safford, H. 1999a. Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *J. Biogeogr.* 26: 693-712.
- Safford, H. 1999b. Brazilian Páramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high climates of the tropical Andes and Costa Rica. *J. Biogeogr.* 26: 739-760.
- Safford, H. 2001. Brazilian páramos III. Patterns and rates of postfire regeneration in the campos de altitude. *Biotropica* 33(2): 282-302.
- Sklenar, P. & H. Robinson. 2000. Two new species in *Oritrophium* and *Floscaldasia* (Asteraceae: Astereae) from the high Andes of Ecuador. *Novon* 10: 144-148.
- Sklenar, P., J. Luteyn, C. Ulloa Ulloa, P. Jørgensen & M. Dillon. 2005. *Flora genérica de los páramos. Guía ilustrada de las plantas vasculares*. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Steyermark, J. & B. Maguire 1984. Nuevos taxa de la Guayana venezolana. *Acta Bot. Venez.* 14(3): 5-52.
- Torres, F., J. Gaviria & J. Peraza. 1996. Anatomía foliar de *Oritrophium* (H.B.K) Cuatrec. del páramo de Sierra Nevada, Estación Loma Redonda. *Plantula* 1(1): 65-73
- Ullian, T., S. Smith & A. Aranguren. 2003. Conservación de *Oritrophium peruvianum* en los páramos de la cordillera de Mérida, Venezuela. Memoria extensa del IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable en los Andes. Versión CD. Mérida-Venezuela.
- Ullian, T.S. 2004. Distribution of *Oritrophium* in paramos in Venezuela. PhD-Thesis. University of Greenland. England.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1:3-26.
- Vargas, G. & J. J. Sánchez 2005. Plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: el páramo ístmico. In: *Páramos de Costa Rica* (Kappelle, M. & S.P. Horn, eds.), pp. 397-435. Editorial InBio. Costa Rica.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía: La dimensión especial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Weddell, H.A. 1858. *Chloris andina* 1: 1-231.