

Un híbrido natural de *Hydrocotyle* (Umbelliferae)

por

Rafael L. Rodríguez C.*

(Recibido para su publicación el 5 de abril de 1960)

Durante los dos últimos años hemos hecho varias colecciones de una *Hydrocotyle* que al principio supusimos una especie nueva. Sin embargo, la distinción entre la nueva entidad e *Hydrocotyle pusilla* tal como definen a ésta MATHIAS y CONSTANCE (14) es vaga; al acumularse suficiente material se observó que éste se encuentra siempre en localidades donde *H. mexicana* y *H. pusilla* crecen juntas o muy cercanas, y que las diferencias entre el nuevo material e *H. pusilla* tienden a acercarlo a *H. mexicana*. Estos hechos sugerían una naturaleza híbrida, corroborada luego por el estudio morfológico y estadístico, y como tal la describimos ahora. Encontrándose este material con relativa frecuencia y con caracteres bastante definidos, creemos conveniente darle un nombre.

H. mexicana Cham. & Schlecht. × *H. pusilla* A. Rich.
Hydrocotyle × *nubigena* Rodríguez, *hyb. nov.*

Plantae procumbentes, 0.5 - 2 metra longae, ramosae, caulibus gracilibus 0.4 - 1.5 mm crassis, hirsutis vel fere glabris. Petioli 6 - 210 mm longi, distali villosi maxime parte. Foliorum laminae orbiculares cordiformes, 6 - 10 mm latae, 5 - 36 mm longae, peltatae, generatim in 7 lobulos parum profundos diffissae marginibus crenatis-serratis, quisque lobulus in partes 3 divisus, divisionibus 1 - 3 dentatis; fissura basalis profunditate variabili adest, quae rare usque ad petiolum attingit; utrinque hirsutulae secus nervos. Petioli umbilicus super faciem superiorem 1 - 4 pilis erectis ornatus. Pedunculi villosi, 10 - 70 mm longi, breviores, aequales vel raro petiolis maiores. Umbellae simplices, 6 - 17 (communiter 10) floribus. Petala alba vel diluta rosea. Ovaria vividia ac rubropunctata. Fructus immaturus subsessilis, in ambitu ellipticus; costae evidentes, acutae, paulo eminentes.

* Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Letras, Universidad de Costa Rica.

Plantas rastreras, de 0,50 a 2 m de longitud, ramificadas; tallos de 0,4 a 1,5 mm de grueso, casi glabros o con pelos ralos, adpresos o derechos. Pecíolos de 6 a 210 mm de largo, vellosos, especialmente hacia el extremo distal. Lámina de la hoja orbicular-cordiforme, de 6 a 40 × 5 a 36 mm, dividida generalmente en 7 lóbulos poco profundos, peltada, con una hendidura basal de profundidad variable que generalmente no llega hasta la unión del pecíolo con la lámina; borde crenado-serrado, cada lóbulo dividido en tres y correspondiendo a cada división 2 o 3 denticillos. Haz y envés hirsútulos a lo largo de los nervios, la haz con pelos más escasos. Base del pecíolo marcada en la haz por 1 a 4 pelos erguidos. Pedúnculos de 10 a 70 mm, vellosos, menores, iguales, o rara vez mayores que los pecíolos. Umbela sencilla, de 6 a 17 flores, corrientemente de 10. Pétalos blancos o rosado pálido. Ovario verde punteado de rojo. Fruto elíptico en silueta, costillas evidentes.

TIPO: *R. L. Rodríguez C. 508*, potrero húmedo entre Las Nubes y Bajo de la Rosa, al E. de San Isidro de Coronado, Costa Rica, Julio 26, 1957 (CR 36.730, UC, UCR).

DISTRIBUCIÓN: Montañas centrales de Costa Rica, de 1300 a 1800 m de altitud, en laderas muy húmedas.

MATERIAL EXAMINADO: *R. L. Rodríguez C. 526-B*, entre Las Nubes y Bajo de la Rosa; *R. L. Rodríguez C. 536*, Alto de la Palma, camino de Carrillo; *E. Coen & R. L. Rodríguez C. 552*, laderas altas del Cerro de la Cruz, Alajuelita; *A. Jiménez, L. Oviedo & R. L. Rodríguez C. 613*, laderas altas del Valle de la Estrella, Cartago; *R. L. Rodríguez C. 671*, Rancho Redondo, Coronado; *S. Jiménez C. R-676*, Alto de la Palma, camino de Carrillo.

POSICION INTERMEDIA DE *HYDROCOTYLE* × *NUBIGENA*

El carácter intermedio de los ejemplares en cuestión se nota a primera vista en la morfología grosera de la hoja; pero se hace aún más evidente al comparar cuidadosamente colecciones en masa de las dos especies presuntas progenitoras y del presunto híbrido, y al estudiar la correlación de sus caracteres según los métodos de investigación desarrollados por ANDERSON (2, 3, 4, 6). En el cuadro 1 se resume un número de características morfológicas de las tres entidades, y en la figura 1 se comparan gráficamente.

TALLO. Al observarlos al fresco, se nota una diferencia marcada entre los tallos tenues y débiles de *H. pusilla* y los de *H. mexicana*, más gruesos y resistentes. En *H. × nubigena* los tallos tienden a ser de un grosor intermedio y a variar de consistencia desde la suavidad de *H. pusilla* hasta la resistencia de *H. mexicana*, siendo lo más frecuente encontrar tallos de 1 mm de grueso y tan resistentes como los de esta última especie. El tipo de desarrollo y ramificación es semejante en las tres entidades, si bien se diferencian claramente en el tamaño total de la planta; *H. × nubigena* presenta un desarrollo intermedio entre las plantitas pequeñas de *H. pusilla* y los tallos largos y bejuocos de *H. mexicana*, siendo lo más frecuente encontrar tallos de 1 mm de grueso y tan resistentes como los de esta última especie. El tipo de desarrollo y ramifica-

ción es semejante en las tres entidades, si bien se diferencian claramente en el tamaño total de la planta; *H. × nubigena* presenta un desarrollo intermedio entre las plantitas pequeñas de *H. pusilla* y los tallos largos y bejuocos de *H. mexicana*. En cuanto a longitud máxima, mínima y promedio de entrenudos y pecíolos, así como al ámbito de variación de unos y otros, *H. pusilla* y *H. mexicana* difieren significativamente, y *H. × nubigena* aparece en posición intermedia (fig. 2). En cada entidad, la relación entre el entrenudo y el pecíolo que se forma concurrentemente tiende a variar de manera semejante (fig. 3), si bien dentro de límites muy distintos para las dos especies híbridógenas, con respecto a las cuales *H. × nubigena* resulta nuevamente intermedia.

HOJA. Donde más claramente se ve el carácter intermedio de *H. × nubigena* es en las características foliares. En cuanto a tamaño promedio de la lámina y límites de variación, las tres entidades difieren entre sí de la misma manera que en cuanto a longitud de entrenudo y pecíolo (fig. 2), con idéntica posición intermedia para el presunto híbrido. Morfológicamente, las hojas orbiculares, peltadas y completamente glabras de *H. pusilla* (fig. 4) contrastan con las de *H. mexicana* reniformes, hendidas hasta el pecíolo y pelosas (fig. 6); los pelos de ésta generalmente se desarrollan sobre los nervios primarios, secundarios y aún de menor categoría, variando en número pero siempre abundantes. En la unión del pecíolo con la lámina de la hoja ("ombigo"), *H. pusilla* tiene una pequeña protuberancia glabra y *H. mexicana* un manojito de pelos generalmente abundantes y más largos que los de los nervios. En todos estos aspectos *H. × nubigena* muestra una notable combinación de características intermedias entre las otras dos. La variación de proporciones de sus hojas es mayor que en *H. pusilla* y menor que en *H. mexicana*. Predomina la lámina cordiforme (fig. 5) en que se combinan la posición central del pecíolo de una hoja peltada, como en *H. pusilla*, y una base hendida como la de *H. mexicana*; la hendidura es generalmente muy angosta y puede llegar hasta el pecíolo, aunque corrientemente no penetra sino hasta una distancia equivalente a desde $\frac{1}{3}$ hasta $\frac{2}{3}$ del radio de la hoja. La simetría es definitivamente bilateral como en *H. mexicana* pero la mayor longitud relativa del lóbulo central le da un carácter enteramente diferente, que contrasta también con la forma orbicular de *H. pusilla*. El indumento es más raro que en *H. mexicana*. Una condición intermedia más en *H. × nubigena* es la presencia de uno o de pocos pelos sobre el "ombigo" de la lámina, en vez de la protuberancia glabra de *H. pusilla* y del penacho abundante de *H. mexicana*. La correlación de todas estas características con las dimensiones de la hoja se muestra en las figuras 7 y 8.

INFLORESCENCIA. El pedúnculo muestra, en cuanto a longitud media y extremos de variación, las mismas diferencias entre las tres entidades que otros caracteres mensurables (fig. 2); aún más marcadas son las diferencias que se observan en cuanto al número de flores que forman la umbela. En ambos aspectos *H. × nubigena* ocupa la posición central del grupo. La relación entre la longitud del pecíolo y la del pedúnculo producido en el mismo nudo es muy diferente en una y otra especie híbridógena. En la figura 9 se han reunido todas

CUADRO 1

Comparación de algunas características de *Hydrocotyle × nubigena* con las de *H. pusilla* y *H. mexicana*

CARACTERÍSTICA		<i>H. pusilla</i>	<i>H. × nubigena</i>	<i>H. mexicana</i>
TALLO	Longitud Grueso Consistencia Indumento	0,1 — 0,5 m 0,5 — 1,0 mm tenue, débil hirsuto, muy ralo	0,5 — 2,0 m 0,5 — 2,0 mm débil a recio hirsuto, ralo	0,7 — 5,0 m 1,0 — 3,0 mm recio, resistente hirsuto, ralo
LONGITUD DE LOS ENTRENUDOS	Máxima	4,0 cm	10,4 cm	23,0 cm
	Moda	2,0 cm	5,0 cm	7,0 cm
	Media	2,35 ± 0,9 cm	5,15 ± 0,13 cm	7,82 ± 2,55 cm
	Mínima	0,5 cm	0,7 cm	2,2 cm
LONGITUD DEL PECÍOLO	Máxima	9,0 cm	20,5 cm	38,0 cm
	Moda	2,0 cm	3,0 cm	4,0 cm
	Media	2,3 ± 0,1 cm	4,90 ± 0,20 cm	6,70 ± 0,40 cm
	Mínimo	0,3 cm	0,6 cm	1,0 cm
DIÁMETRO TRANSVERSAL DE LA HOJA	Máximo	2,7 cm	4,0 cm	10,8 cm
	Moda	1,0 cm	1,6 cm	3,4 cm
	Medio	1,46 ± 0,03 cm	2,00 ± 0,04 cm	4,47 ± 0,15 cm
	Mínimo	0,3 cm	0,6 cm	1,0 cm
MORFOLOGÍA DE LA HOJA	Forma Lóbulos Borde Inserción del pecíolo Base "Ombligo"	Orbicular (6) 7 (8) Crenado Peltada Indistinta Glabro	Orbicular-cordiforme 7 - 9 Crenado-dentado Peltada Hendida parcialmente 1 a 3 cerdas	Orbicular-reniforme 9 - 11 Crenado-dentado Lateral Hendida Penacho de cerdas

	Indumento de la haz	Glabra	Ralo: 1 a 6 pelos por vena (media = 2,33).	Abundante: 10 a 60 pelos por vena (media = 20,8). Pelos en venas primarias secundarias, y menores. Abundante: media = 40 pelos por vena
	Indumento del envés	Glabro	Pelos en venas primarias y secundarias Mediano: media = 19 pelos por vena	
LONGITUD DEL PEDÚNCULO	Máxima	6,0 cm	7,0 cm	24,0 cm
	Moda	0,7 cm	2,5 cm	7,0 cm
	Media	0,84 ± 0,07 cm	2,62 ± 0,20 cm	8,24 ± 0,41 cm
	Mínima	0,2 cm	1,0 cm	2,3 cm
MORFOLOGÍA DE LA INFLORESCENCIA	Indumento del pedúnculo	Glabro (8% con pelos escasos)	Desde pelos ralos hasta hirsuto	Todos hirsutos
	Consistencia del pedúnculo Razón (media) pedúnculo/peciolo de un mismo nudo Pedicelos	Tenue 0,365 Nulos a 1 mm	Medianamente débil 0,534 1 mm	Tan recio como los peciolos. 1.222 2 a 7 mm
NÚMERO DE FLORES POR UMBELA	Máximo	8	18	66
	Moda	3	10	37
	Media	3,0 ± 0,09	11,32 ± 0,45	41,2 ± 0,8
	Mínimo	1	6	13
FLOR	Pétalo:	Carmín a rosado	Rosado, punteado de rosa, rosado en el ápice, o blanco transparente	Blanco transparente, verdoso o amarillento
	Ovario	Verde punteado de rojo	Verde, corrientemente punteado de rojo	Verde
FRUTO	Color durante maduración	Pardo anaranjado intenso	Verde; las manchas rojas desaparecen. No se presenta el color anaranjado	Verde
	Color maduro Costillas	Terroso claro Obsoletas	Terroso Marcadas	Terroso Bien marcadas

las medidas efectuadas en el material disponible, usando como coordenadas una y otra medida, y en ella resalta una vez más la condición intermedia de *H. × nubigena*. Esta posición intermedia se muestra aún más claramente en la correlación entre longitud del pedúnculo y número de flores por umbela (fig. 10).

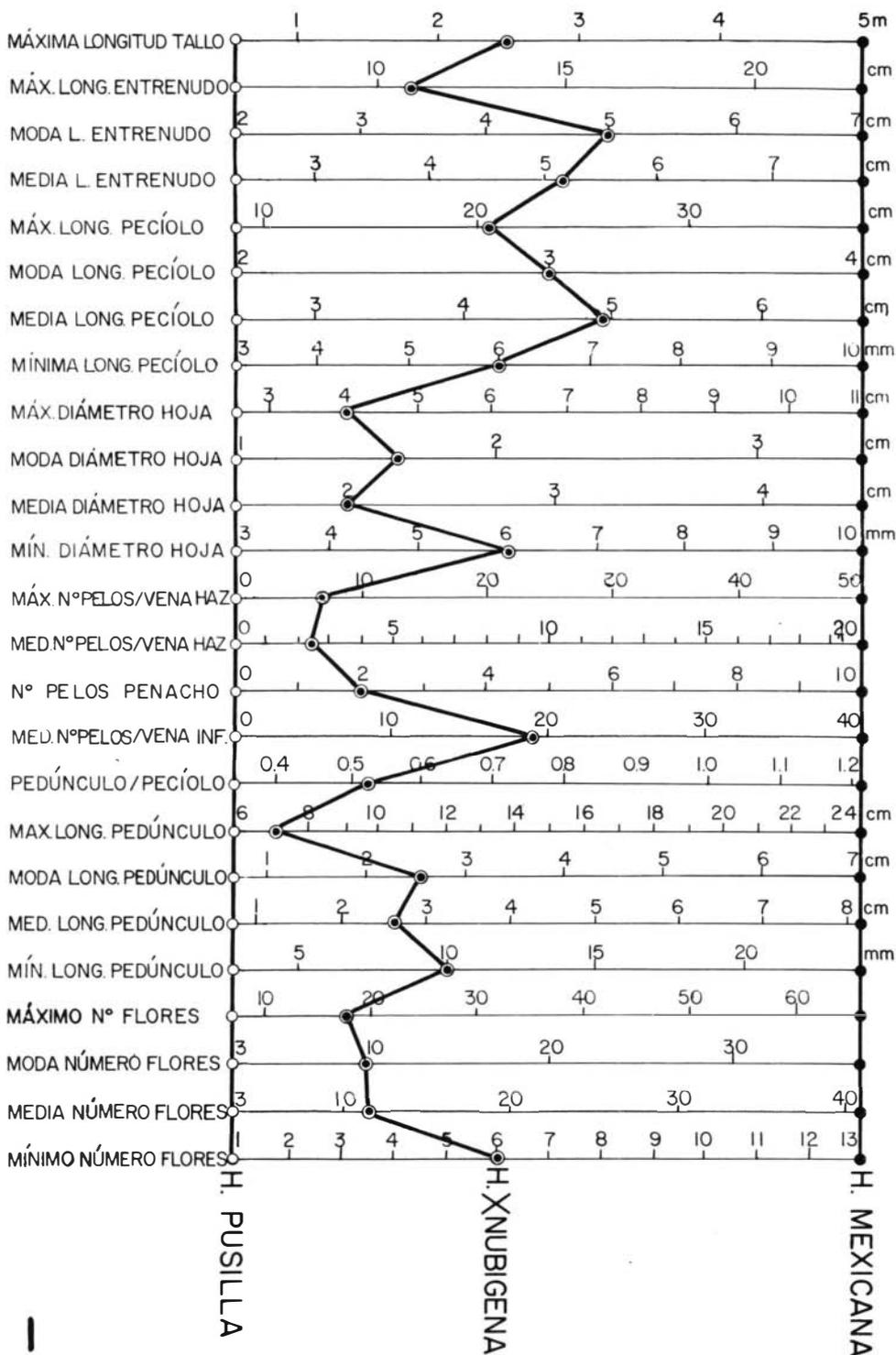
FLOR Y FRUTO. La corola de color rosado pálido o blanco nos hace considerar a *H. × nubigena* más próxima a *H. pusilla* que a *H. mexicana*, aunque siempre en posición intermedia. El ovario de *H. pusilla* es abultado, ovoide, y en material fresco son muy llamativas las manchas de intenso color rojo sobre el fondo verde; ROSE y STANDLEY (15) lo describieron como "obscurely tuberculate". Al madurar toma un color pardo anaranjado fuerte que finalmente se vuelve terroso pálido. *H. × nubigena* tiene corrientemente las mismas manchas rojas, pero en el proceso de maduración no se presenta el color anaranjado; las manchas rojas desaparecen y el color verde oscuro pasa a terroso como en *H. mexicana*.

INDICE DE HIBRIDACION

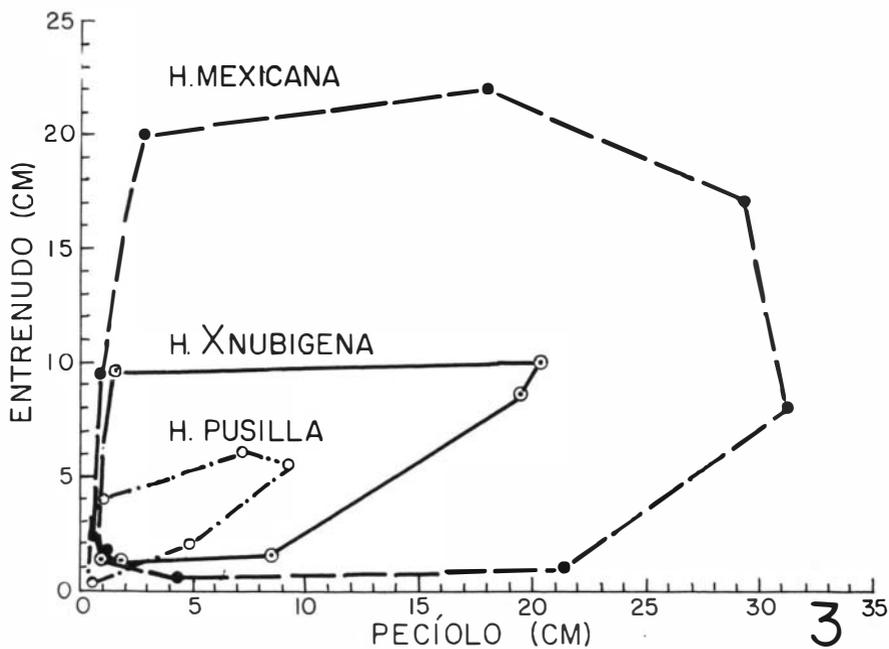
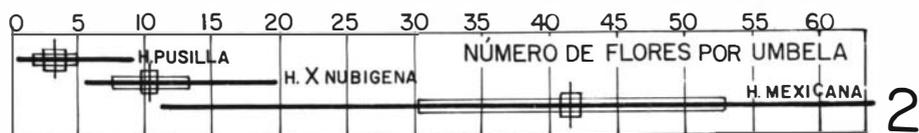
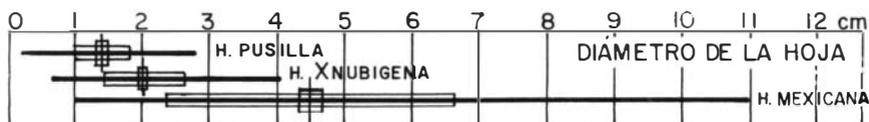
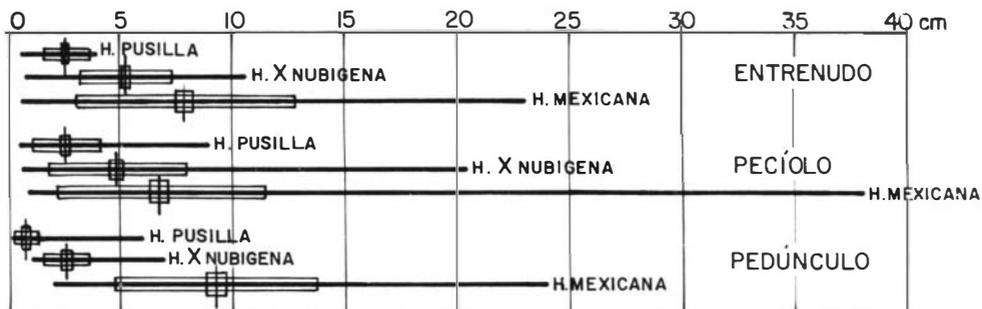
Para investigar la ocurrencia de introgresión entre estas entidades (cf. ANDERSON, 2, 3, 4, 6) se hizo una lista de 11 caracteres en que *H. mexicana* e *H. pusilla* se diferencian claramente: longitud y consistencia del tallo, longitud del pecíolo, diámetro de la hoja, hoja orbicular peltada vs. reniforme hendida, presencia o ausencia de un penacho de tricomas sobre el "ombbligo" de la lámina, indumento en la haz de la hoja, indumento en el envés, relación entre la longitud del pedúnculo y del pecíolo, longitud del pedúnculo, número de flores por umbela y color de las flores. Para cada uno de estos caracteres se asignó un valor de 0 a la condición típica de *H. pusilla* y de 6 a la de *H. mexicana*. Se valoró individualmente cada planta de una y de otra especie, así como de *H. × nubigena*, de acuerdo con la escala establecida, dando valores intermedios según el caso. En la comparación se usaron 33 plantas de *H. mexicana*, de 12 localidades; 37 de *H. × nubigena*, de 5 localidades; y 51 de *H. pusilla*, de 17 localidades. La figura 11 muestra gráficamente los resultados, expresados como porcentaje de la muestra de cada entidad.

En cuatro de las cinco localidades parece haber introgresión de genes de *H. mexicana* en la población de *H. pusilla*. Los ejemplares de ésta con índices superiores a 1 provienen todos de las localidades donde se encontró el híbrido; los valores obtenidos se deben a combinaciones diferentes, desde plantas típicas de *H. pusilla* con tallos anormalmente gruesos y pecíolos anormalmente grandes hasta *H. × nubigena* típica con hojas y pecíolos muy pequeños. Las colecciones número 526, de Las Nubes, formaban aparentemente parte de

Fig. 1: Posición intermedia de *H. × nubigena* con relación a sus presuntos progenitores. Se han representado con dos líneas paralelas las condiciones características de *H. mexicana* y *H. pusilla*. En cada línea transversal se ha indicado una característica mensurable, haciéndose variar la escala para que las cifras correspondientes a una y otra especie coinciden con las líneas horizontales. Sobre esa escala se ha indicado el valor correspondiente al híbrido.



- Fig. 2: Análisis estadístico gráfico de algunas características mensurables de *Hydrocotyle*, en el cual se nota la posición intermedia de *H. × nubigena*.
- Fig. 3: Comparación entre la longitud de los entrenudos y la de los pecíolos producidos con ellos por plantas de *H. mexicana*, *H. pusilla* e *H. × nubigena*. La relación entre ambas dimensiones varía de manera similar en las tres entidades, pero los ámbitos de variación son bien diferentes; nótese la posición intermedia del híbrido.



Figs. 4-6: Variaciones observadas en el tamaño, forma y pubescencia de las hojas de *Hydrocotyle*.

Fig. 4: *Hydrocotyle pusilla*. Nótese el tamaño pequeño, la hoja orbicular peltada y la superficie glabra.

Fig. 5: *Hydrocotyle* × *nubigena*. Nótese variación del tamaño, la hoja peltada cordiforme con hendidura basal muy variable, pubescencia escasa y número escaso de pelos sobre el pecíolo.

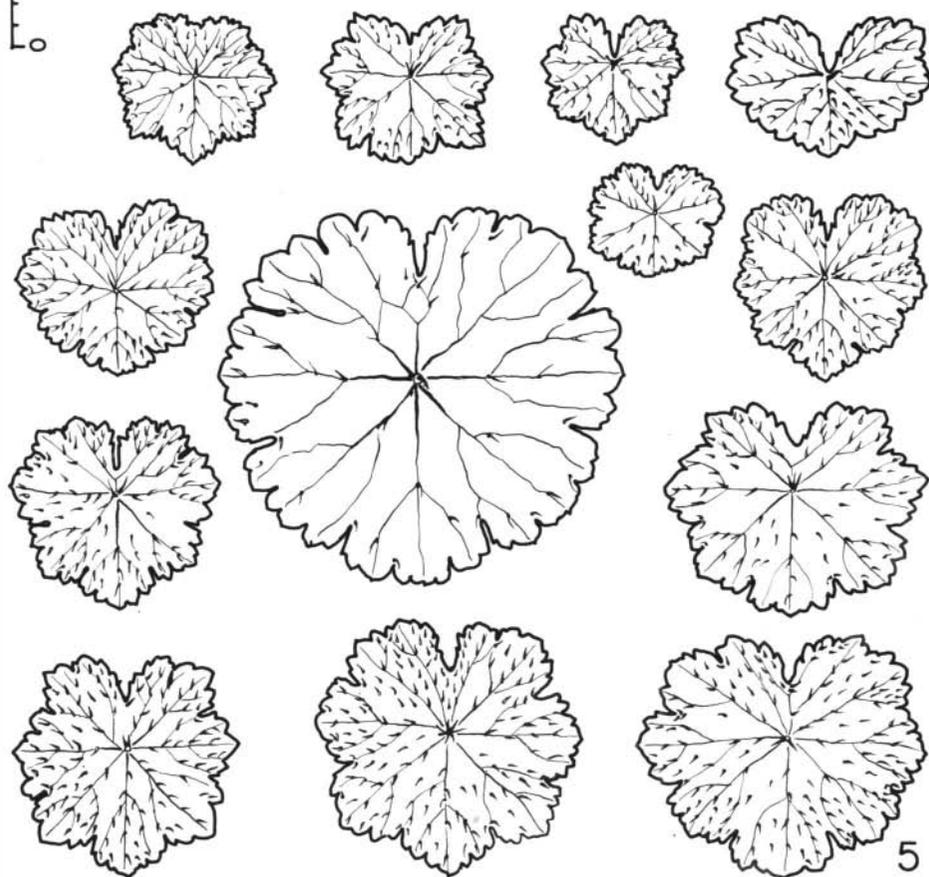
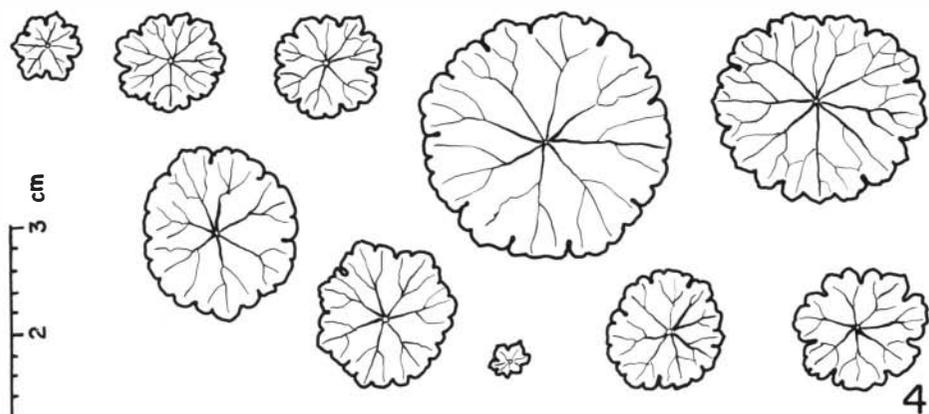
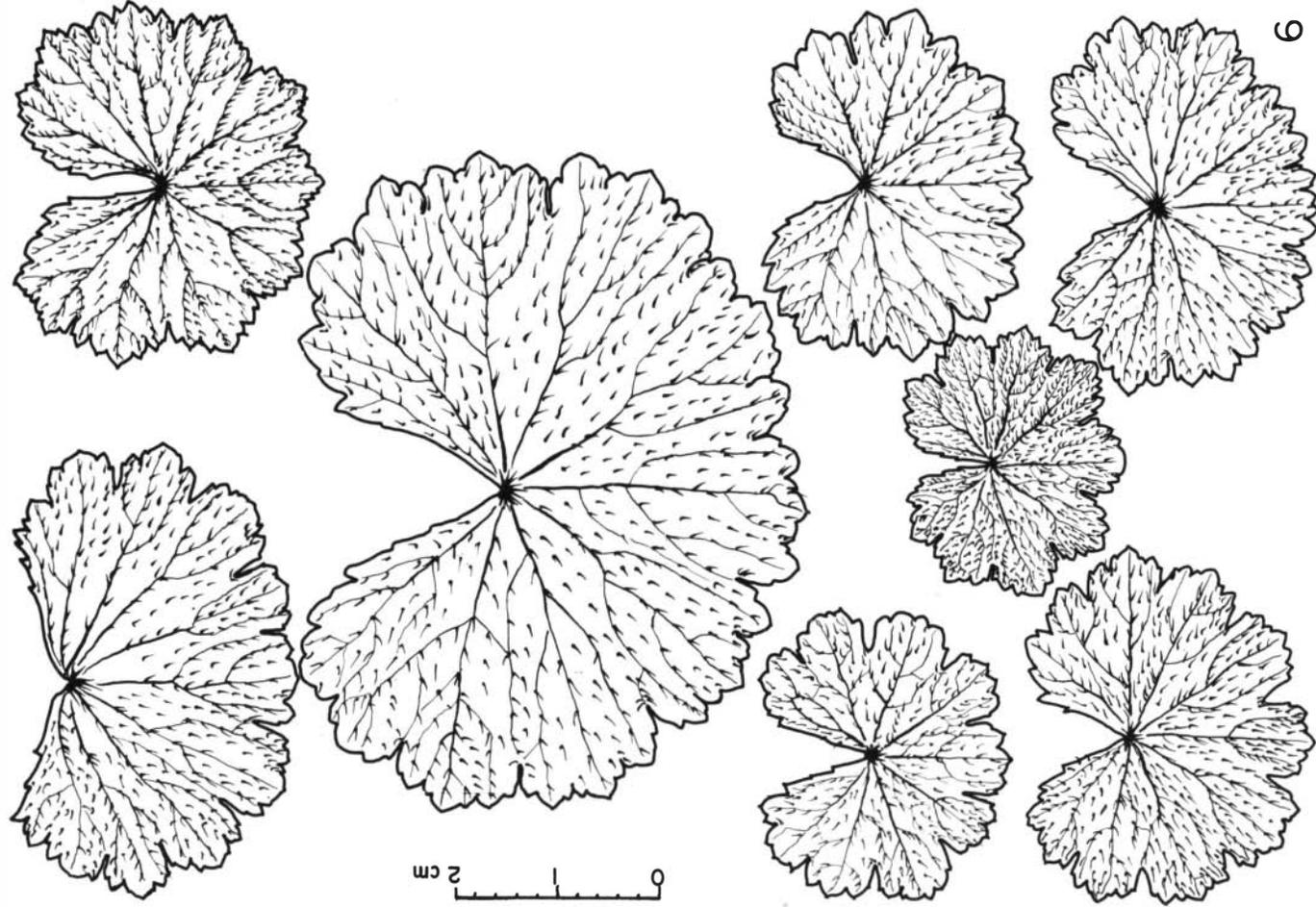


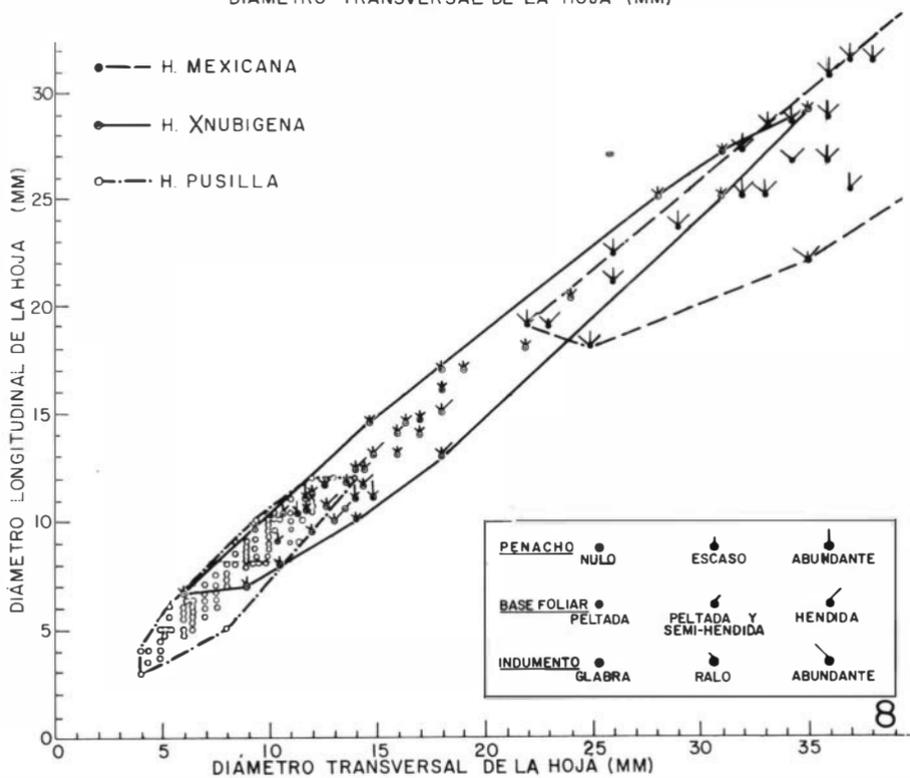
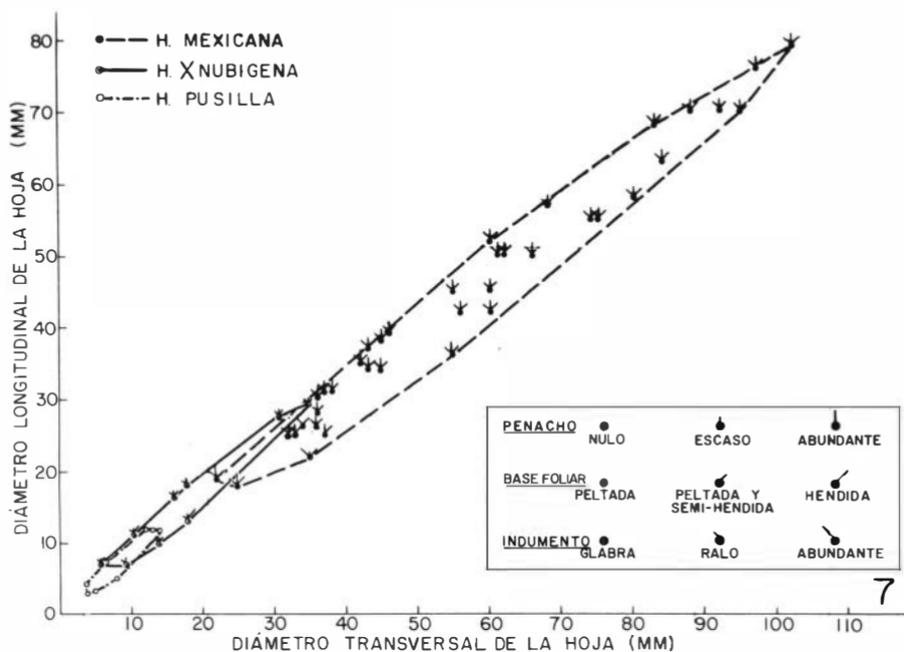
Fig. 6: *Hydrocotyle mexicana*. Nótese el mayor tamaño de las hojas, la lámina hendida hasta el pecíolo, la pubescencia abundante y el mechón de pelos sobre el pecíolo.



Figs. 7 - 8: Comparación gráfica de las características foliares de colecciones en masa de *Hydrocotyle* de una misma localidad.

Fig. 7: Comparación de la totalidad de hojas de los ejemplares recogidos en el Alto de La Palma.

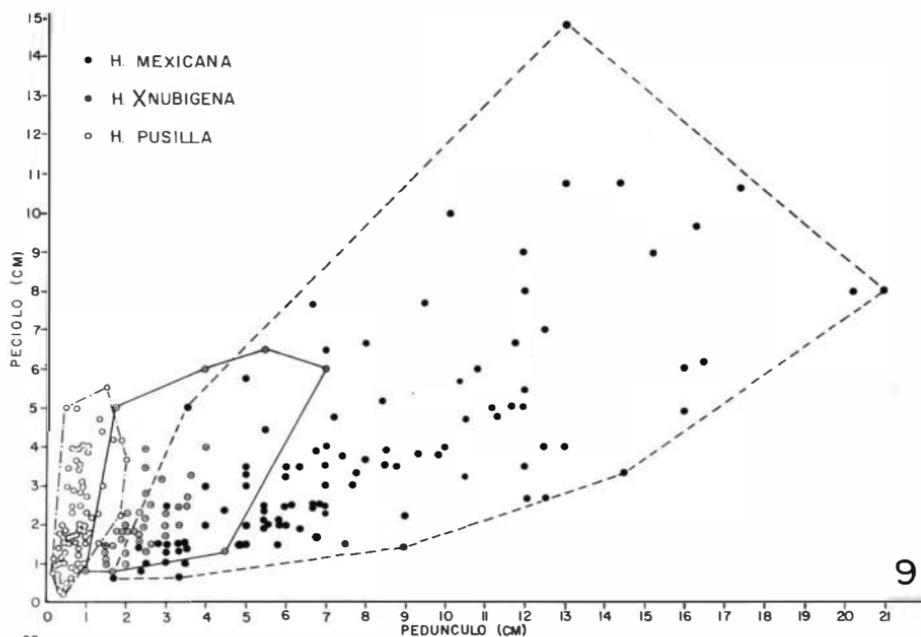
Fig. 8: Detalle de la fig. 7, de la que se ha eliminado parte de los datos correspondientes a *H. mexicana* para permitir mayor claridad en la indicación de las variaciones de *H. × nubigena*.



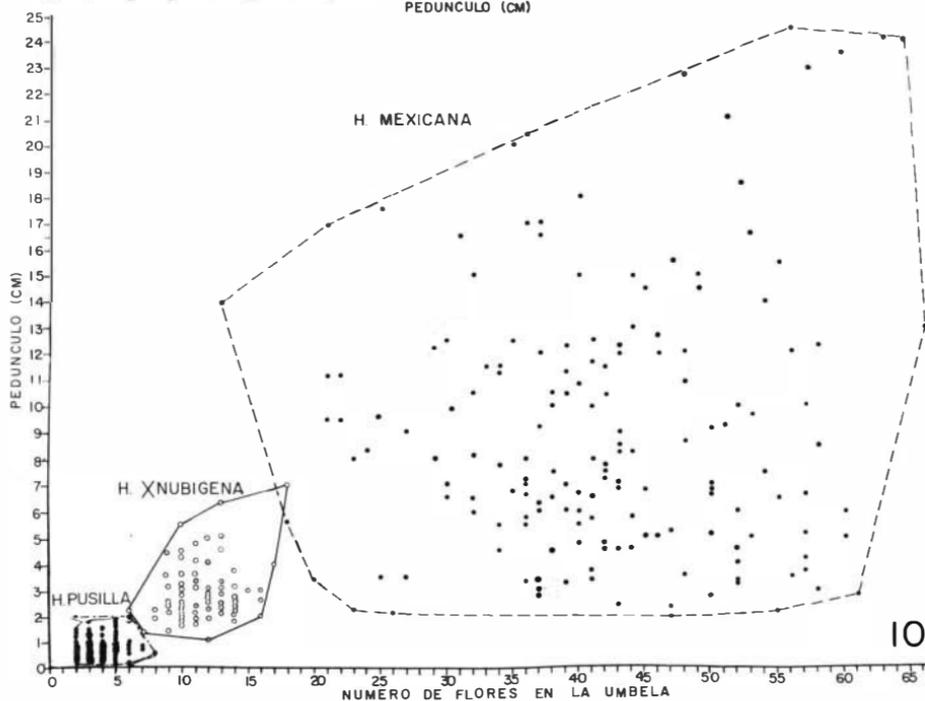
Figs. 9 - 10: Características de la inflorescencia de *Hydrocotyle*.

Fig. 9: Relación entre la longitud del pecíolo y la del pedúnculo que salen del mismo nudo.

Fig. 10: Relación entre la longitud del pedúnculo y el número de flores en la umbela.



9



10

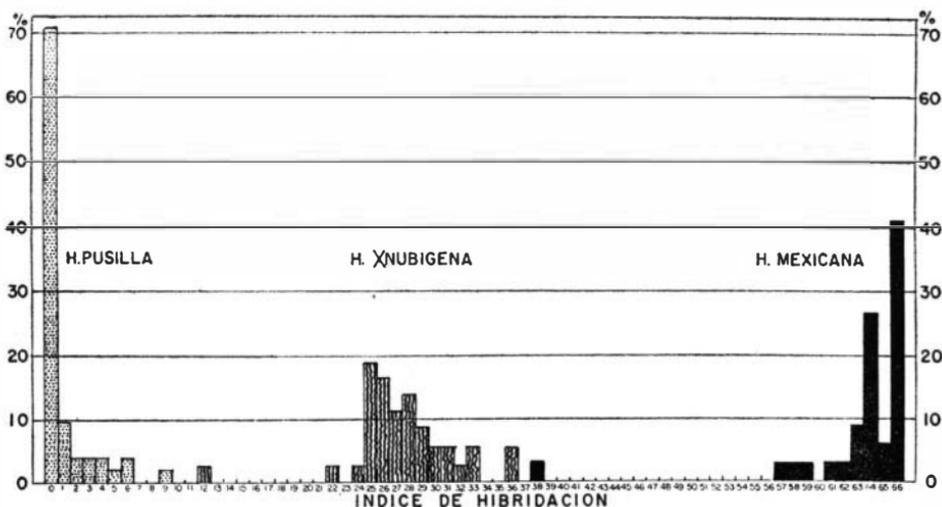


Fig. 11: Frecuencia de valores del índice de hibridación en *Hydrocotyle*, indicada como porcentaje de la muestra observada.

una colonia parcialmente segregante, pues contenían ejemplares típicos de *H. pusilla* con tallo recio (526-A, valores de 5 y 6), intermedios (526-B, valor de 22), de *H. × nubigena* típica (526-B, valores de 26 y 27) y ejemplares con la mayoría de las hojas hendidas hasta el pecíolo (526-C, valor de 29). Únicamente en una localidad, Rancho Redondo, se encontró indicios abundantes de introgresión de *H. pusilla* en *H. mexicana*. De allí son los ejemplares de ésta con menor índice, y los de mayor índice del híbrido.

DISCUSION

La importancia de la hibridación en la evolución de las plantas ha sido comentada ampliamente por ANDERSON (2, 4, 5, 6), ANDERSON y STEBBINS (7), CONSTANCE (9, 10), GRANT (11, 12) y STEBBINS (17, 18, 19), entre otros. En las umbelíferas, ya BELL (8) ha apuntado el origen híbrido de una *Sanicula* norteamericana; este es el primer informe, según creo, de hibridación en *Hydrocotyle*. Los datos aportados atestiguan claramente la posición intermedia de *H. × nubigena* respecto a las dos especies que se consideran sus progenitores. En todos los casos, las comparaciones se han hecho con el material de cada entidad tal como apareció en nuestras colecciones. Es necesario advertir esto particularmente en relación con *H. pusilla*. Las descripciones de esta especie que dan STANDLEY (16) o MATHIAS y CONSTANCE (14) harían parecer el contraste con *H. × nubigena* menos marcado de lo que en realidad es, por ejemplo, al definir la hoja como "glabra a ralmente vellosa" en la haz. El material costarricense que hemos visto ha sido constantemente glabro, con excepción de dos hojas juveniles que tenían 3 y 4 pelos por nervio primario en la haz. En general, los ejemplares de *H. pusilla* recogidos en 18 localidades

diferentes de la región central de Costa Rica corresponden exactamente a la descripción que ROSE y STANDLEY (15) dieron de *H. costarricensis*, posteriormente reducida a sinónimo de *H. pusilla*. El contraste de *H. × nubigena* con este material sí es bien marcado en todos los aspectos apuntados.

En todas las especies del género *Hydrocotyle* se observa gran variación en la longitud de los entrenudos y pecíolos, así como en el desarrollo de las láminas de la hoja, la longitud del pedúnculo, etc. Por esta razón, al comparar las entidades en cuestión se han medido todos los elementos desarrollados comprendidos en las colecciones en masa, evitando escoger un número de elementos "representativos" o "típicos" en cuya selección pudiese entrar un factor subjetivo. Las figuras 7 y 8 corresponden al material de una sola localidad, el Alto de La Palma; se hicieron diagramas separados de las colecciones de cada localidad, para evitar el posible efecto de condiciones ambientales diferentes, que parecen repercutir más fuertemente sobre el desarrollo del pecíolo y de la lámina que sobre otros caracteres. Los diagramas correspondientes a las demás localidades son esencialmente similares a los que publicamos.

La enorme variabilidad de tamaño de la hoja de *H. mexicana* se observa en la figura 7; se hizo necesario reducir mucho la escala del diagrama para poder incluir en él los extremos de esa variación. Como, aparte del tamaño, las características morfológicas de *H. mexicana* son muy constantes, especialmente en las hojas grandes, en la figura 8 se ha eliminado parte del área cubierta por el material de dicha especie para permitir una escala mayor en que se pueda ver más claramente la variación y las combinaciones de caracteres de la muestra de *H. × nubigena*.

Los indicios de introgresión han sido relativamente pocos; en cuatro localidades se nota más introgresión hacia *H. pusilla* que hacia *H. mexicana*, mientras que en una localidad se da el caso contrario. Este último permite descartar la suposición de una barrera de esterilidad entre *H. mexicana* y la nueva entidad, como la de ciertos casos citados por STEBBINS (17) o según un mecanismo como el descrito por GRANT (12); más bien, la explicación más aceptable parece ser que la introgresión se da en cada localidad desde el híbrido a la especie cuyos ejemplares están más cercanos, probablemente por ser de esa especie las plantas que produjeron la semilla híbrida al recibir el polen de la otra. Coincidiendo con fenómenos comentados por STEBBINS (op. cit.), no se encuentran indicios de libre segregación de los caracteres comparados, sino una repetición, en localidades distintas entre sí, de un modelo bastante estable, excepto en las colecciones 526-A, B y C ya descritas. Cabe suponer a este respecto la producción en cada caso de híbridos de F₁ viables, con segregación parcial en la F₂; o bien, que la mayoría de las colecciones de *H. × nubigena* correspondan a un genotipo viable estabilizado después de la F₁, por medio del cual se va realizando muy lentamente la introgresión hacia las poblaciones más cercanas de las especies progenitoras.

Es muy interesante la distribución del híbrido en relación con la de las otras dos especies. *Hydrocotyle pusilla* se encuentra en Costa Rica en la Meseta Central y montañas vecinas, en paredones húmedos, orillas de ríos y quebradas,

potreros y orillas de camino húmedos; generalmente en lugares despejados, con buena iluminación y bastante humedad. *Hydrocotyle mexicana* es preferentemente una especie del suelo de los bosques, generalmente desde los 1300 m de altitud. Se le ve invadir los potreros y seguir por los paredones y caminos, a la sombra de arboledas y matorrales o entre la hierba en lugares muy húmedos y frescos. Todas las muestras de *H. × nubigena* encontradas hasta la hora lo fueron en localidades en que *H. pusilla* e *H. mexicana* crecían juntos en potreros con arboledas o bosquecillos adyacentes, desde los cuales la segunda especie había llegado al terreno despejado, o bien a la orilla de caminos (Cascajal, La Palma) que habían favorecido la aproximación. En cierta manera, es este un caso típico del híbrido interespecífico que sigue a la alteración de las condiciones naturales por el hombre—a la "hibridación del ambiente" que dijera ANDERSON (1, 2, 5). Pero hay lugares que reúnen todas esas condiciones—presencia de las dos especies hibridógenas, y aproximación de sus ambientes típicos gracias a la intervención humana—sin que se encuentre rastro del híbrido. Tal es el caso de la región al N y NE de San Ramón de Tres Ríos, donde cuatro excursiones en distintas épocas del año han sido infructuosas aunque *H. mexicana* y *H. pusilla* se encuentran a 10 m de distancia en lados opuestos del camino o en distintos puntos del mismo paredón. Corresponde esta región al límite de la zona de *bosque húmedo montano bajo* mencionada por HOLDRIDGE (13), formación de poca extensión desarrollada al abrigo del macizo Irazú-Turrialba, mientras que las localidades donde sí se ha encontrado el híbrido están comprendidas en la formación de *bosque muy húmedo montano bajo* (La Palma, La Estrella, Rancho Redondo, Cerro de la Cruz) o en la de *bosque pluvial montano bajo* (Cascajal, Las Nubes). Todas estas localidades están en pendientes moderadas o agudas, orientadas principalmente hacia el NE y que la mayor parte del tiempo están envueltas por neblina o bañadas por lloviznas y lluvias por recibir de frente los vientos reinantes. Cabe preguntarse, pues, si la restricción del híbrido a estas regiones se debe a sus límites de tolerancia particulares, resultantes de las combinaciones nuevas de genes, o a otras causas. Arguye en contra de la primera suposición el éxito obtenido al transplantar un fragmento de la colección 613, de los montes de La Estrella, a Betania de Montes de Oca, donde ha seguido creciendo por más de un año con pleno vigor y manteniendo las mismas características morfológicas que tenía en su lugar de origen. Aunque se le da suficiente agua, es indudable que las temperaturas media, máxima y mínima en Montes de Oca son superiores a las de los montes de La Estrella, y que la humedad del aire es menor. Este transplante también contradice la suposición de que *H. × nubigena* sea una forma inducida en *H. pusilla*, o en *H. mexicana*, por condiciones ambientales. Es más probable, pues, que la restricción observada del híbrido tenga una de las siguientes explicaciones:

- a) Normalmente, cada una de las especies hibridógenas está mejor adaptada a su ambiente particular que el híbrido (cf. ANDERSON, 1, 2, 5,

STEBBINS, 17, 19) y solamente en un ambiente despejado y bañado por las lloviznas logra éste competir con aquéllas.

- b) Normalmente, *H. mexicana* crece a la sombra y *H. pusilla* entre la hierba asoleada, como en San Ramón de Tres Ríos, y solamente en el ambiente de gran humedad y lloviznas abundantes logran crecer suficientemente cerca para que la hibridación sea posible.
- c) Tal vez sea necesario el ambiente de gran humedad y lloviznas para que los mismos insectos polinizadores visiten a ejemplares cercanos de ambas especies híbridógenas.

Hasta la fecha no tenemos recuentos de cromosomas de ninguna especie costarricense de *Hydrocotyle*, por lo que está pendiente la confirmación citológica de la naturaleza híbrida de *H. × nubigena*. De observaciones preliminares comunicadas por el Dr. C. R. Bell se desprende que se trata de poliploides naturales en casi todos los casos; la estabilización de un genotipo bien adaptado a las condiciones del ambiente es concebible como resultado del cruzamiento de dos poliploides naturales. Quedan pendientes, también, pruebas de progeñie que vendrían a aclarar mucho la naturaleza de este taxon. Esperamos obtener tanto observaciones citológicas como pruebas de progeñie del ejemplar transplantado, al tiempo que se continuará la investigación en el campo.

AGRADECIMIENTO

El autor consigna gustoso su agradecimiento a sus colegas y compañeros de excursión, Dr. John de Abate, Prof. Leonel Oviedo e Ing. Elliott Coen, de la Universidad de Costa Rica, Sr. Salvador Jiménez C., e Ing. Agr. Alfonso Jiménez, del Museo Nacional, por su colaboración en la recolección de ejemplares; en la Universidad de California, a la Dra. Mildred Mathias (Los Angeles), Srta. Annetta Carter y Dr. Lincoln Constance (Berkeley) por su fina atención a varias consultas, y a la Srta. Francia H. Chisaki (Berkeley) por su valiosa cooperación en consultas y en la comparación del material de estudio con el del herbario de aquella institución. Igualmente al Prof. Arturo Agüero la revisión de la descripción en latín.

RESUMEN

Se describe *Hydrocotyle × nubigena* Rodríguez, *hyb. nov.*, como híbrido natural de *H. mexicana* Cham. & Schlecht. \times *H. pusilla* A. Rich., recogido en cinco localidades de la región central de Costa Rica donde ambas especies progenitoras se reúnen en un ambiente con neblina y lloviznas abundantes, y cuyos caracteres son intermedios entre dichas especies.

SUMMARY

Hydrocotyle × nubigena Rodríguez, *hyb. nov.* is described as a natural

hybrid of *H. mexicana* Cham. & Schlecht. \times *H. pusilla* A. Rich, collected in five sites of the central highlands of Costa Rica where the altitude and the NE orientation of the slope cause abundant fog, drizzles and rain throughout most of the year, and where the parental species, one occurring usually in forest floor, in the shade of roadside tangles or second growth vegetation, or on very humid pastures, the other in open pastures, stream banks or along trails, are brought together by the climate, human disturbance of the environment, or both. The new taxon is intermediate between the presumed parent species in size, stem thickness and texture, internode length, petiole length, shape of the lamina, peltate character of one and basal sinus of the other, vesture of both leaf surfaces, tuft over base of lamina, size of lamina, peduncle length, peduncle/petiole ratio, number of flowers in umbel, petal color, ovary color, and fruit.

BIBLIOGRAFIA

1. ANDERSON, E.
1948. Hybridization of the habitat. *Evolution*, 2: 1-9.
2. ANDERSON, E.
1949. *Introgressive hybridization*, ix + 109 pp. J. Wiley & Sons, N. Y.
3. ANDERSON, E.
1956. Natural history, statistics, and applied mathematics. *Am. Jour. Bot.*, 43 (10): 882-889.
4. ANDERSON, E.
1956. Character association analysis as a tool for the plant breeder. En *Genetics in plant breeding, Brookhaven symposia in biology*, 9: 123-140.
5. ANDERSON, E.
1957. Man as a maker of new plants and new plant communities. *Smithsonian Institution Report for 1956* (Publ. 4286): 461-479.
5. ANDERSON, E.
1957. A semigraphical method for the analysis of complex problems. *Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.)* 43 (10): 923-927.
7. ANDERSON, E., & G. L. STEBBINS
1954. Evolution as an evolutionary stimulus. *Evolution*, 8 (4): 378-388.
8. BELL, C. R.
1954. The *Sanicula crassicaulis* complex (Umbelliferae): a study of variation and polyploidy. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 27 (3): 133-230.
9. CONSTANCE, L.
1950. Some specific relationships in *Phacelia*, subgenus *Cosmanthus*. *Proc. Am. Acad. Sci.* 78 (3): 135-147.
10. CONSTANCE, L.
1953. The role of plant ecology in biosystematics. *Ecology*, 34 (3): 642-649.
11. GRANT, V.
1957. The plant species in theory and practice. En *The species problem*, A. A. A.

S., Washington, D. C.: 39-80.

12. GRANT, V.
1958. The regulation of recombination in plants. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.*, 23: 337-363.
13. HOLDRIDGE, L.
1953. La vegetación de Costa Rica. En *Atlas estadístico de Costa Rica*, Dir. Gral. Estadística y Censos, M.A.I., San José, C. R.: 32-33.
14. MATHIAS, MILDRED, & L. CONSTANCE
1944. Umbelliferae. *North American Flora*, 28B: 43-295.
15. ROSE, J. N., & P. C. STANDLEY
1927. The Central American species of *Hydrocotyle*. *Jour. Wash. Acad.*, 17 (8): 194-197.
16. STANDLEY, P. C.
1937-1938. *Flora of Costa Rica*. Field Mus. Nat. Hist., Bot. ser., 18, 4 vols., 1616 pp.
17. STEBBINS, G. L.
1950. *Variation and evolution in plants*. xx + 643 pp. Columbia Univ. Press, N. Y.
18. STEBBINS, G. L.
1957. The hybrid origin of microspecies in the *Elymus glaucus* complex. *Cytologia* (Suppl. vol.), *Proc. Int. Genetics Symp.*, 1956: 336-340.
19. STEBBINS, G. L.
1959. The role of hybridization in evolution. *Proc. Am. Philos. Soc.*, 103 (2): 231-251.