

REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

LA ACADEMIA ES ORGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XVI

FEBRERO DE 1987

NUMERO 62

PATRONO DE LA ACADEMIA.
SEÑOR PRESIDENTE DE LA REPUBLICA

PRESIDENTE DE LA ACADEMIA:
LUIS EDUARDO MORA-OSEJO

DIRECTOR DE LA REVISTA:
JULIO CARRIZOSA UMAÑA

S U M A R I O

Nota del Director	5	Populations genetics in the american tropics xxvii. Extinction and recolonization of demes vs. genetic variability in <i>drosophila pseudoobscura</i> from Colombia, por <i>J. Rodríguez</i> and <i>H. F. Hoenigsberg</i>	93
Informe de la Presidencia sobre las actividades cum- plidas durante el período 1984-1986	7	Un modelo matemático para una población ganadera en Colombia, por <i>Gabriel Poveda Ramos</i>	101
Thermodynamical analysis of a fluid model for the one particle schrödinger equation in the context of stochastic electrodynamics, por <i>Alfonso Rueda</i> and <i>A. Lecompte</i>	9	Estructura y dinámica del fitoplancton de la Laguna de Fúquene, por <i>Santiago R. Duque</i> , <i>John Ch. Donato</i> y <i>Luis E. Mora-Osejo</i>	113
Consideraciones sobre la naturaleza morfológica de las flores de algunos géneros de las cyperaceae, por <i>Luis Eduardo Mora-Osejo</i>	23	Algunas consideraciones sobre la palma de cera del Quindío y sobre la flor de mayo como símbolos nacionales, por <i>Santiago Díaz-Piedrahíta</i>	145
Genética de poblaciones en el trópico americano XXX. Las categorías taxonómicas y críticas a la teoría neodarwinista como teoría completa de la evolu- ción, por <i>H. F. Hoenigsberg</i>	37	La ingeniería nacional y la astronomía, por <i>Jorge Arias de Greiff</i>	153
Tipos de pteridófitos en el Herbario Nacional Colom- biano, por <i>María Teresa Murillo</i>	59	Federico Medem, vanguardista de la ecología colom- biana, por <i>Hno. Daniel J. González</i>	157
La ictiofauna dulceacuícola de Colombia: una visión histórica y su estado actual, por <i>Plutarco Cala</i>	69	Académico Luis Patiño Camargo, por <i>Guillermo Castillo Torres</i>	163
Ethnopharmacology of the northwest amazon: unex- pected chemical discoveries, por <i>Richard Evans Schultes</i>	85	Informe de actividades correspondiente al año acadé- mico 1985-1986	165
		Acuerdos Nos. 2, 3, 4 y 5 de 1986	169

(La responsabilidad de las ideas emitidas en la Revista corresponde a sus autores. La colaboración es solicitada. No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella).



Nota del Director

Este número de la Revista incluye aportes recientes de miembros de la Academia, en genética, botánica, zoología, ecología, física y matemáticas.

Los campos elegidos no son solamente frutos del azar de la producción científica, muestran tendencias de concentración de los escasos recursos de las universidades que siguen así el tradicional interés de los colombianos en las áreas que conduzcan a una mayor comprensión de la complejidad de su ambiente físico-biótico.

Al presentar este panorama interdisciplinario aspiramos a fomentar el desarrollo de una verdadera transdisciplinariedad en donde a una realidad que "es sistema", como decía Hegel, se enfrente un esfuerzo científico integral. Consideramos que la comunidad científica colombiana está ya madura para reunir nuevamente las partes y elaborar las síntesis necesarias para fundamentar el desarrollo de la nación. Investigación integral para un desarrollo integral podría ser la fórmula que convenciera a la clase política sobre la necesidad de dar un golpe cognoscitivo para lograr el cambio.

Coincide este diagnóstico con las tendencias actuales de la comunidad científica internacional en donde las fronteras entre las ciencias del siglo XIX se borran aceleradamente conforme se asemejan a equipos científicos múltiples para estudiar procesos y crear modelos globales. Esta tendencia fue fácilmente observable en la última reunión de la Asamblea General del Consejo Internacional de Uniones Científicas que se realizó en Berna en septiembre de 1986.

El Consejo, mejor conocido por su sigla inglesa, ICSU, existe desde 1931 como órgano fundamental para promover los esfuerzos científicos internacionales. Colombia fue admitida nuevamente el año pasado gracias a las gestiones de la Academia, la cual se ha comprometido a fortalecer los lazos de cooperación entre las diversas Uniones Internacionales, las comisiones y nuestros grupos de estudio.

ICSU, conformado inicialmente por 7 uniones científicas: Astronomía, Geodesia y Geofísica, Química, Radio Ciencia, Física, Biología y Geografía; agrupa hoy 20 grandes uniones, algunas de ellas mezclas estructurales necesarias como la biofísica y la bioquímica, otras enfocadas funcionalmente como las Ciencias Nutricionales, la de Historia y Filosofía de la Ciencia o la de Sociedades de Inmunología.

ICSU fomenta y programa esfuerzos científicos de investigación como el Programa del Manto Superior, el Proyecto Geodinámico, el Año Geofísico Internacional y el Programa Biológico Internacional a través de Comisiones de estudio. La conformación y el objeto de estudio de éstas se hace cada vez más transdisciplinario y enfocado ecosistémico.

camente. Existen 18 comités y comisiones de este tipo concentrados en el estudio de los Océanos, la Antártida, el Espacio, el Agua, la Ciencia en los países subdesarrollados, la Litosfera, o los Problemas Ambientales. En la actualidad ICSU se concentra en promover un nuevo programa transdisciplinario para reunir los esfuerzos de los grandes grupos de la comunidad científica: el Programa Internacional Geosfera-biosfera; un estudio del Cambio Global se ha programado para iniciar labores en 1990.

El estudio conjunto de la geosfera y la biosfera reconoce la necesidad de lograr la síntesis y parte de la posibilidad de efectuarla gracias a las recientes rupturas de las fronteras entre los antiguos Reinos de la Naturaleza. Falta, sí, una conciencia clara del potencial holístico del sistema físico—biótico—social: pero en el mismo seno de la Asamblea de Berna surgieron las voces de aquellos, psicólogos e historiadores de la ciencia, que advirtieron sobre la imprescindibilidad de la inclusión de la sociedad como elemento del sistema a estudiar.

Ojalá esta nueva abertura de nuestra provincia hacia el ámbito internacional sirva no sólo para la absorción pasiva de información que sin duda fluirá más oportunamente sino para la participación activa de los científicos colombianos, para lo cual el nuevo megaprograma Geosfera-Biosfera ofrece ventajas especiales. La Academia en principio ha manifestado su interés en colaborar activamente como órgano de coordinación y esta nota es un primer intento que espero sea aprovechado por la comunidad científica.

JULIO CARRIZOSA UMAÑA

Informe de la Presidencia sobre las actividades cumplidas durante el período 1984 - 1986

En cumplimiento de lo ordenado por los Estatutos de la Academia, Artículos 34 y 39, rindo informe sobre las labores cumplidas por el suscrito, en calidad de presidente de la corporación, en el período 1984-1986.

I – PRESUPUESTO

Preocupación de la Presidencia ha sido la de conseguir incrementar el presupuesto anual de la Academia. Es así como para la presente vigencia se cuenta con un auxilio del Ministerio de Educación Nacional del orden de \$6.000.000. Esto ha permitido no solamente complementar las instalaciones de la nueva sede de la Academia y, en particular, de la Biblioteca “Luis López de Mesa”, sino además iniciar los Programas de fortalecimiento institucional, tales como: compra de libros, suscripción a revistas e impulsar la publicación de la revista, como se describe más adelante.

II – PUBLICACION DE LA REVISTA DE LA ACADEMIA

La Revista de la Academia es su órgano de difusión y de intercomunicación con la comunidad científica. Preocupación de las directivas durante este período ha sido el de conseguir la regularización de su aparición. Hasta ahora se ha logrado publicar un número por año. En marzo del presente año apareció el No. 60. Por otra parte, se ha recopilado ya el material del No. 61, en el cual se publicaron los textos de las conferencias magistrales, ofrecidas durante el IV Congreso Latinoamericano de Botánica, celebrado en Medellín, a principios del mes de julio pasado. Este número se publicó con fondos del Congreso Latinoamericano de Botánica y la Fundación para la Educación Superior (FES).

Se han dado ya los primeros pasos para el restablecimiento y ampliación del canje de la revista con publicaciones científicas nacionales e internacionales, fuente principal de la ampliación y fortalecimiento de los fondos bibliográficos de la biblioteca. Se busca, asimismo, ampliar la distribu-

ción de la revista en el ámbito nacional y, en particular, obtener que llegue a las instituciones de educación superior y, en general, a los centros de investigación o de difusión de la cultura colombiana.

III – RELACIONES INTERNACIONALES

Se han incrementado los contactos con las Academias de Ciencias Latinoamericanas, con la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid y con la Academia de Ciencias del Tercer Mundo. Es así como se han dado algunos pasos para la celebración de la reunión de Academias Latinoamericanas en Bogotá. Con la Academia de Ciencias Española se colaboró en la actualización del Diccionario de Términos Científicos, publicado en marzo de 1984.

La Academia de Ciencias del Tercer Mundo ofrece un amplio Programa de actividades dirigidas a promover la Ciencia en los países del área con la colaboración de las Academias de Ciencias Nacionales. En lo que concierne a la Academia Colombiana de Ciencias, se han divulgado entre la Comunidad Científica Colombiana los programas de becas, subsidios y premios, ofrecidos por la Academia de Ciencias del Tercer Mundo, con el objeto de que sean aprovechados por nuestros científicos.

Como uno de los resultados concretos de la participación de la Academia en la reunión de Trieste, que tuvo lugar en julio del año pasado, se obtuvo la reafiliación de la Academia Colombiana de Ciencias a la Unión Internacional de Ciencias con el objeto de obtener acceso a los numerosos programas de fomento de las ciencias, tanto por miembros de nuestra corporación, como por la Comunidad Científica Colombiana, en general. En el próximo mes de septiembre tendrá lugar la Asamblea General de esta organización. El Dr. Julio Carrizosa Umaña viajará en representación de la Academia a Berna (Suiza) para participar en dicho certamen. Para tal efecto, la Unión Internacional de Ciencia ha enviado ya los pasajes y COLCIENCIAS ha aceptado asumir los demás costos del viaje.

IV – RELACIONES INTERINSTITUCIONALES

El Presidente ha asistido a todas las reuniones del Colegio Máximo de Academias, durante las cuales ha informado sobre los actuales programas que se adelantan en la Academia y sobre las necesidades financieras de nuestra corporación. Con la ayuda del Colegio Máximo de Academias y, en particular, del Patronato Colombiano de Artes y Ciencias, se ha logrado la ampliación de nuestro presupuesto. Asimismo el presidente ha asistido a todas las reuniones de la Junta Directiva del Instituto de Cultura Hispánica, desde donde ha apoyado la publicación de la obra FLORA DE LA REAL EXPEDICION BOTANICA DEL NUEVO REINO DE GRANADA que dirigiera Don José Celestino Mutis. Como es bien sabido, varios miembros de la Academia son autores de volúmenes de esta importante obra científica.

La Academia ha aceptado participar, permanentemente, en el Comité colombiano para el desarrollo del programa "El Hombre y la Biosfera", que bajo los auspicios de la UNESCO se desarrolla en la mayoría de los países del globo. Actualmente, se está adelantando la organización de un Seminario sobre los problemas ecológicos de la Sierra Nevada de Santa Marta, a raíz de la aplicación masiva de insecticidas, certamen que tendría lugar bajo la responsabilidad científica de la Academia Colombiana de Ciencias y de la Universidad Nacional de Colombia, si lo acepta el pleno de la Academia. Se contará además con la colaboración de científicos expertos en la materia, enviados por la UNESCO.

El presidente ha participado también en las reuniones del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, que preside el Sr. Presidente de la República, y que tiene por función la de fijar las políticas de desarrollo de la ciencia y la tecnología en nuestro país. Se han dado también los pasos necesarios para incrementar las relaciones entre la Academia Colombiana de Ciencias y la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, ACE ACE, con el ánimo de cooperar en el adelantamiento de tareas y desarrollo de propósitos comunes.

Por otra parte, la Academia ha resuelto con prontitud las consultas formuladas por el Instituto Colombiano para el Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables, INDERENA, sobre el establecimiento de Parques Naturales Nacionales. De esta manera se ha vinculado a una tarea que desde su fundación le ha sido muy propia, esto es, la de velar por la conservación del patrimonio natural de la Nación, en beneficio de las actuales y futuras generaciones de colombianos.

Por otra parte, el Presidente de la Academia aceptó participar en la Comisión científica, encargada de delinear el Programa de acción de la recientemente creada Fundación de carácter semioficial "Pro Sierra Nevada de Santa Marta".

V – PUBLICACION DE LIBROS CIENTIFICOS

En este año, se dará comienzo al Programa de publicación de libros científicos, por parte de la Academia. Sea la oportunidad de invitar a los Sres. Académicos a enviar sus manuscritos, a la mayor brevedad, con el objeto de incluirlos en el Programa.

VI – REUNIONES ACADEMICAS

De acuerdo con el calendario semestral aprobado por la Junta Directiva, la Academia ha celebrado reuniones ordinarias y reuniones solemnes. En las primeras se ha fomentado la presentación, por parte de los señores académicos, de sus trabajos, ideas y en general sus inquietudes científicas o sobre problemas concretos de la realidad nacional. En las reuniones solemnes han tomado posesión nuevos miembros de nuestra corporación, tanto Numerarios como Correspondientes. La Junta Directiva por su parte, se ha reunido por lo menos una vez al mes para tratar asuntos administrativos, financieros o académicos. El Sr. secretario de la Academia se referirá en breve a estas actividades, con mayor detalle.

Finalmente, deseo presentar los debidos agradecimientos a todos y cada uno de los señores miembros de la Junta Directiva por su colaboración y por el estímulo permanente que han tenido a bien ofrecerme. Asimismo quiero expresar mi reconocimiento a todos y cada uno de los Miembros Honorarios de Número y Correspondientes activos que, de diversas formas, han prestado su colaboración para el buen éxito de las tareas que nos hemos propuesto cumplir.

Especial mención y reconocimiento merecen, de mi parte, la Sta. Bertha Mesa a cuya consagración, responsabilidad y gran interés por la Institución, se deben en buena parte, el éxito en la organización de la Biblioteca y en general de la nueva sede de la institución. De la misma manera, deseo destacar la magnífica colaboración del Sr. Jesús Ignacio Romero, quien con pulcritud intachable maneja los aspectos contables de la administración de la Academia.

Expreso mis reconocimientos por su desempeño eficiente al frente del cargo de auxiliar administrativo al Sr. Santiago Rojas.

Deseo, finalmente, declarar que constituye para mí, prenda de honor haber recibido una vez más la confianza del pleno de la Academia en la tarea de presidir la Corporación y llevar su representación. Desde luego, si la he aceptado, ha sido ante todo, porque sé que continuaré contando con su apoyo y estímulo permanente, en el cumplimiento de los programas que nos hemos señalado.

LUIS EDUARDO MORA OSEJO
Presidente

THERMODYNAMICAL ANALYSIS OF A FLUID MODEL FOR THE ONE PARTICLE SCHRÖDINGER EQUATION IN THE CONTEXT OF STOCHASTIC ELECTRODYNAMICS ¹

Por *Alfonso Rueda* ²
and *A. Lecompte* ³

ABSTRACT

We present here a thermodynamical analysis of the properties of the recently proposed probabilistic fluid model of Cavalleri and the way it leads to Schrödinger's equation in the context of Stochastic Electrodynamics (SED). The assumptions required for the derivation are clearly stated and physically justified in the sense of thermodynamics. No rigorous proof, in the context of SED, of Schrödinger's equation is accomplished yet, since the statistical connection between the required assumptions and SED is not rigorously established. The analysis also touches on previous probabilistic fluid analogies not based on SED due to Santos, Nelson and others. The analysis finally shows the close underlying relationship between SED and ordinary quantum theory.

INTRODUCTION

Our principal aim is to carefully examine a recent proposal¹ for obtaining the Schrödinger equation in the context of classical physics. In this article this new attempt at obtaining Schrödinger's equation without the explicit or implicit introduction of a quantum assumption is examined. Using

ideas of previous authors, the Schrödinger equation is here derived by taking advantage of the fluid analogy and within an entirely classical perspective, but this derivation is still far from rigorous. This derivation is an outgrowth of those of Madelung², Bohm³, Nelson⁴, Santos⁵, de la Peña-Auerbach and Cetto⁶, and Cavalleri¹. The analysis of the title relies on some ideas recently expounded in particular by Cavalleri¹. A historical account of several previous attempts at deriving the Schrödinger's equation from classical physics is presented in the book by Jammer⁷ but Jammer only covers work prior to 1974 and he does not cover Stochastic Electrodynamics (SED). Our derivation is given using the viewpoint of SED (also called Random Electrodynamics or Classical Electrodynamics with a Classical Electromagnetic Zero-Point Radiation).

SED is a new classical theory where the concept of a real zero-point field (ZPF) is introduced as an assumption. The reasonableness of such an assumption can be seen from the following. Consider an experiment involving a charged particle in the ordinary sense of Classical Electrodynamics (CE). In CE it is usual to think of the experiment as one where the particle is interacting with some specific set of fields, but where the experiment itself can be isolated from interaction with the rest of the Universe. Rigorously, however, for an experiment in microphysics involving very small particles the motion and acceleration of charges in the rest of the Universe should affect the particle, perhaps dramatically. The incoherent motion of all

1 Work partially supported by Colciencias.

2 Present address: Departamento de Física, Colegio Universitario de Humacao, CUH Station, Humacao, PR 00661.

3 Present address: Department of Mathematics, Universidad de los Andes, Apartado Aéreo 43116, Bogotá, Colombia, S.A.

the other, charges in the Universe should exhibit itself in the form of a random e.m. field that is homogeneously and isotropically distributed. Furthermore, if according to special relativity, we think of all inertial reference frames as equivalent, then we should expect that such a random field is the same when looked at from different inertial frames of reference, i.e., the statistical properties of the ZPF random radiation are Lorentz invariant^{8,9}. Mathematically the introduction of the ZPF random radiation comes very naturally. In ordinary CE the homogeneous boundary solutions to Maxwell's equations are assumed to be zero. In this new theory where all systems are regarded as open, on the contrary, the homogeneous boundary solution cannot be zero but rather corresponds to the random incoming radiation that adds itself to the other given fields that influence the experimental particle. As the random e.m. radiation is homogeneous and isotropic and looks the same from every inertial frame of reference, it has been shown that it has an energy density spectrum that behaves as $\omega^3 d\omega^2$ ^{8,9}. We thus have for the ZPF energy density spectrum

$$\rho(\omega)d\omega = \frac{\hbar\omega^3}{2\pi^2 c^3} d\omega \quad (1)$$

Hence, the same distribution as the ZPF of quantum theory results but now Planck's constant, \hbar , does not enter as the result of some quantization procedure but simply as a convenient constant that fixes the scale of the radiation and hence of the random e.m. field (for a short and thorough review of this new theory see a review by Boyer¹⁰ and references therein).

Due to severe mathematical difficulties the pace of progress in SED has not been rapid. There are only a few solid results. Nevertheless, strong indications that solutions to several problems can be found within SED are rather abundant as is the case for the hydrogen atom problem where, though no satisfactory solution has been found¹¹, there are some indications that SED may eventually present a satisfactory solution¹². For a concise account of most relevant and pertinent SED results we refer the reader to one of our previous works¹³. The reasonableness of the statement that a satisfactory derivation of the one particle Schrödinger equation may soon be given classically and within the viewpoint of SED is shown in what follows.

Besides ideas from SED we make in the present work some assumptions about the dynamical behaviour of the probability density $\rho(\vec{r}, t)$ associated with the particle. These assumptions are consistent with the point of view of SED and are classical in their content. This possibly disproves claims that classical physics can never lead to an interpretation of Quantum Mechanics (QM). It may even be that further work will show that variants of SED may

lead to the Schrödinger's equation. Such a possibility inescapably follows from the present derivation.

Our approach is phenomenological in the sense that no attempt is made at presenting a finished statistical analysis of the dynamical behaviour of a classical particle submitted both to a given well defined potential and to the classical electromagnetic ZPF. We let everything remain at a thermodynamic level of description. The contents of the paper are as follows. In next Section (Section 2) we present and discuss the basic physical assumptions from which we can later proceed in Section 4 to the construction of the Lagrangian density whose variation as proposed by Santos⁵ and Cavalleri¹ leads via a Bernoulli equation to the Schrödinger equation. A discussion of these results emphasizing both the advantages and the limitation of the thermodynamic approach is presented in Section 5. Previously in Section 3 we show some important aspects of the diffusion of probability that we need for the proof in Section 4. There are also two Appendixes: Appendix A summarizes the SED arguments and calculations that lead to the frictionless or viscousless and hence irrotational flow of the probability fluid; Appendix B deals with some thermodynamic considerations on the probability flow that are required for completeness of presentation.

ASSUMPTIONS AND THEIR PHYSICAL JUSTIFICATION

We consider a single particle whose position we denote by \vec{r} . The particle is under the action of a potential $\sqrt{\vec{r}}$ that is well defined everywhere. The system is not closed. The action of all the other particles in the Universe is manifested by some random electromagnetic radiation independent of temperature called the background electromagnetic ZPF as previously explained¹³. The position of the particle is not known with precision but we can define a probability density associated with the position \vec{r} of the particle at any time t , $\rho(\vec{r}, t)$.

The question of the motion of a single particle can be replaced with profit by the artifice of introducing an ensemble of identically prepared mutually noninteracting independent particles. Such an ensemble may be looked at as a fictitious gas or fluid whose mass density is $m\rho(\vec{r}, t)$. Every particle of the fluid should follow one of the possible paths of the actual particle. This fluid analogy will prove highly useful but it is of course not free from dangers. If carried uncritically it leads to spurious results. The probabilistic or statistical fluid here expounded has been known for a long time^{2,4,5}. A flow of probability fluid of this sort was first introduced by Madelung² in 1922. This idea has been used more recently by Nelson⁴, Santos⁵ and Cava-

lleri¹. The derivations of Nelson and Santos were not based on SED. Nelson's work was an outgrowth of previous ideas of Fényes¹⁴. Both Nelson's and Fényes' approaches constitute what is known today as Stochastic Mechanics (SM). The concept of a probabilistic fluid was briefly introduced in the work of Nelson more as helpful, visual and intuitive aid than as an essential tool. Not much later Santos⁵ within the same framework of SM exploited very heavily the fluid analogy. But it was first Cavalleri¹ who introduced the probability fluid analogy within the context of SED in order to obtain the Schrödinger's equation. We follow and examine Cavalleri's inspiration in the present article by performing a thermodynamic analysis of his approach to the probability fluid, this analysis is performed in the context of SED. We explore the underlying assumptions required for obtaining the Schrödinger's equation and their connection with SED. In order to properly perform this job we clearly state and examine the required assumptions.

i) *Conservation of probability.* As the particle is neither created nor destroyed, it should be located somewhere in space and hence globally there is a conservation of probability that we can simply express by the normalization condition*.

$$\int \rho(\bar{r}, t) d^3 r = I. \quad (2)$$

Actually we can demand more. We can demand probability to be locally conserved. This is expressed by the equation of continuity

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \bar{\nabla} \cdot (\rho \bar{v}) = 0. \quad (3)$$

where $\bar{v} = \bar{v}(\bar{r}, t)$ is the velocity associated with the probability density at a given point \bar{r} and time t . Using the terminology of Nelson we call \bar{v} the *current velocity* of the particle. The definition of \bar{v} can quantitatively be given if we realize that the ensemble of particles defines a probability density distribution in phase space $G(\bar{r}, \bar{w}, t)$ such that

$$\rho(\bar{r}, t) = \int \sigma(\bar{r}, \bar{w}, t) d^3 w, \quad (4)$$

$$\bar{v}(\bar{r}, t) = \int \bar{w} \sigma(\bar{r}, \bar{w}, t) d^3 w. \quad (5)$$

We will not make any further reference to the distribution σ in phase space. From now on our will proceed in configuration space.

ii). *Energy balance, time reversibility and isentropic evolution.* A charged particle that is under the influence of an accelerating force radiates energy at a rate given by Larmor's formula.

$$P_{rad} = \frac{2e^2}{3c^3} (\ddot{r})^2. \quad (6)$$

A particle under the influence of the ZPF may radiate energy in such a manner that the power radiated out P_{rad} and the power absorbed in P_{abs} from the ZPF do not necessarily balance. In general we should not expect a balance to occur. For example, an ordinary monopolar particle* or an ordinary polarizable particle under the influence of the ZPF, but otherwise perfectly free and noninteracting, perform a random walk in velocity space to ever increasing translational kinetic energies^{9,13,15-17}. In such a case obviously the power radiated and the power absorbed do not balance and instead we have that

$$\langle P_{abs} \rangle > \langle P_{rad} \rangle. \quad (7)$$

This cannot always be the case, of course. In a particle that is bound by a potential, as for example by the atomic Coulomb potential, we must expect that in equilibrium

$$\langle P_{abs} \rangle = \langle P_{rad} \rangle. \quad (8)$$

This is also the case for particles that collide often among themselves or with the walls of a cavity as well as for particles whose center of charge \bar{x} and whose center of mass \bar{X} do not coincide but where both centers together are bound by some kind of attractive force, provided the ZPF induced motion of the center of charge \bar{x} around the center of mass \bar{X} proceeds relativistically in a manner reminiscent of the electron Zitterbewegung¹⁸.

For a particle placed at time $t=0$ in a potential $V(\bar{r})$ the balance of (8) does not occur instantaneously; only after a while will such a balance take place. The system relaxes after a very short but non zero time to the *quantum mechanical regime* as denoted in the terminology of de la Peña--Auerbach and Cetto¹⁹. The quantum mechanical regime is characterized by the energy balance of eq. (8).

In our derivation below, we must assume that the particle is in the quantum mechanical regime and hence that on the average there is no net loss or gain of energy. Now, from our knowledge of a single particle in a well defined potential, there is no degradation of the energy, i.e., the evolution is isentropic. This should manifest itself in the time reversibility of the single particle evolution of the probability density under the given potential. Thus, the quantum mechanical regime should display *time reversibility* in its corresponding evolution equations. Globally, this required isentropicity may at the outset be expressed by⁵

* Note: that this automatically implies low-energy processes: particle creation is not considered to be possible.

* Provided we dismiss Zitterbewegung¹⁸.

$$\frac{d}{dt} \int -\rho(\bar{r}, t) \log [\rho(\bar{r}, t)] d^3 r = 0 \quad (9)$$

or a similar expression involving $\rho(\bar{r}, \bar{w}, t)$ and integration over $d^3 w$ and $d^3 r$.

However, for our purposes this global conservation of entropy, as was the case with the conservation of probability of eq. (2), is not enough. We also require here local conservation of entropy in the probability density flow, namely²⁰

$$\frac{ds}{dt} = 0 \quad (10)$$

where s is the entropy per unit mass and the total derivative with respect to time may be explicitly written as²⁰

$$\frac{\partial s}{\partial t} + (\bar{v} \cdot \bar{\nabla}) s = 0. \quad (11)$$

This is the familiar equation describing adiabatic motion in a fluid. There is also an associated equation for the continuity of flow of entropy, that has the form²⁰

$$\frac{\partial(\rho s)}{\partial t} + \bar{\nabla}(\rho s \bar{v}) = 0. \quad (12)$$

Eqs. (11) and (12) are true in isentropic flow when there are no sources of entropy. Eqs. (10) to (12) are more demanding than (9) and imply it. The implication of course does not go in the reverse sense, but it is the concept of the local isentropy of (10) to (12) that is required in the derivation.

iii). *Irrotational Flow.* As first shown by Einstein and Hopf²¹, to first order in v/c , a polarizable particle that moves through homogeneous and isotropic random radiation experiences a frictional force of the form $-R \bar{v}$. However, if the radiation is the zero-point electromagnetic universal background radiation, because of its Lorentz invariant energy density spectrum, it remains homogeneous and isotropic in all inertial frames^{8,9}. Hence, no electromagnetic friction should be expected to occur in that specific case. It has been shown that to first order in v/c this is indeed the case⁹. The simple proof that $R = 0$, when $T = 0$ and there is only the ZPF left,¹⁶ carried out to all orders in v/c and for the case of polarizable particles is sketched in Appendix A. This extends thus to all orders in v/c the previously mentioned result (valid only to first order in v/c). For the convenience of the reader, in the case of monopolar particles, a recent proof that no friction is present to all orders in v/c is briefly mentioned in Appendix A. The reason for assuming a frictionless fluid here is this particular ZPF property rather than the fact that in an ensemble of noninteracting particles there is no inter-frictional effect among the parti-

cles because of their lack of mutual interactions²². The friction with random radiation is what causes the friction in our case. In the quantum mechanical regime, then, there is on the average a balance between the energy emitted and the energy absorbed from the ZPF, and if the random radiation is only the ZPF, there are no ZPF-induced frictional forces. This is so not only when there are no other forces than those due to the ZPF itself but also when the particle moves through a given potential (plus the ZPF).

The Einstein and Hopf loss of energy²¹, due to the frictional force for a freely moving particle through random radiation, should not be confused with the instantaneous radiation reaction force that appears in the ordinary Abraham-Lorentz equation:

$$m \ddot{\bar{r}} = \bar{F} + m \Gamma \ddot{\bar{r}}; \bar{F} = -m \bar{\nabla} V \quad (13)$$

which we write without the random radiation term. m is the mass of the particle and \bar{F} is the force caused by the potential $V(\bar{r})$ which for convenience we define here per unit mass. The time constant

$$\Gamma = \frac{2e^2}{3mc^3}$$

for the case of an electron has a very small value of approximately 10^{-23} s. In order to avoid runaway solutions it is customary to write²³

$$m \ddot{\bar{r}} = \Gamma^{-1} \int_t^\infty e^{-(t-t')/\Gamma} \bar{F}(\bar{r}(t')) dt' \quad (14)$$

and hence

$$\Gamma m \ddot{\bar{r}} = \frac{1}{\Gamma} \int_t^\infty e^{-(t-t')/\Gamma} \bar{F}(\bar{r}(t')) dt' - \bar{F}(\bar{r}(t)) = m \ddot{\bar{r}} - \bar{F} \quad (15)$$

from which we recover the Abraham-Lorentz eq. (13), but no runaway solutions appear in (14). It is usually useful to approximate the integro-differential equation (14) by a simple differential equation. We expand \bar{F} in powers of the small quantity Γ and, keeping the first two terms of the expansion, obtain

$$\bar{F}(\bar{r}(t')) = \bar{F}(\bar{r}(t)) + (t'-t) [\dot{\bar{r}}(t') \cdot \bar{\nabla} \bar{F}] + \dots \quad (t'-t) = 0 \quad (16)$$

Replacing (16) in (14) we get

$$m \ddot{\bar{r}} = \bar{F}(\bar{r}(t)) + (\dot{\bar{r}}(t) \cdot \bar{\nabla}) \bar{F}(\bar{r}(t)) \quad (17)$$

which in most cases is a good approximation to (16). In the presence of random radiation, besides the potential force in (14) we should include the force due to the random field. Thus the velocity dependent force of (17) should come *in addition* to the possible frictional force caused by random radiation. The velocity dependent force of (17) is just another way of writing the radiation reaction force when $\bar{F} \neq 0$. Such a force is always present and in general its nature is different from that of the Einstein-Hopf frictional force for motion through random radiation. The potential force \bar{F} does not cancel for the case of motion through the ZPF as is the case for the Einstein-Hopf frictional force. Moreover, in the case of a particle moving under the potential $V(\bar{r})$ and through the ZPF, on the average the energy balance of eq. (8) is strictly obeyed as it should be in the quantum mechanical regime. This shows that the effect of the radiation reaction force in eqs. (13) and (17) is on the average compensated by the power absorbed from the ZPF as explained by de la Peña and Cetto¹⁹. We thus have that no frictional forces may appear for a single particle when, being in the quantum mechanical regime, it moves under a well-defined potential and through the ZPF. Hence, the associated probability distribution $\rho(\bar{r}, t)$ should evolve in a characteristic frictionless manner. This implies that the associated probabilistic fluid analogy should display no friction, i.e., within the point of view of the analogy with a real fluid, the probabilistic fluid should be without viscosity.

Invoking the fluid analogy we can bring into account Thomson's theorem which for a fluid without viscosity essentially implies that its flow is irrotational²⁴. We therefore should expect that

$$\bar{\nabla} \times \bar{v} = 0 \quad (18)$$

iv). *Brownian motion and diffusion equation.* A particle which at a given point in time t_0 has a well defined position \bar{r}_0 , executes two kinds of motions. First, in the absence of the ZPF it follows its classical trajectory determined by the initial velocity $\bar{v}(t_0)$ at time $t = t_0$ and by the potential $V(\bar{r})$. The presence of the ZPF introduces the second kind of motion. Superimposed on the first there is a random fluctuating motion due to the ZPF. We may view this second kind of motion as constituted by a whole ensemble of particles that move along all kinds of possible trajectories (see beginning of this Section). We can thus conceive the motion under the ZPF as some sort of Brownian motion. It differs from ordinary diffusion under random radiation in that in the present case the radiation displays a spectrum that is not constant - with ω - i.e., it displays a spectrum that is not white. Mathematically then the pertinent stochastic process is non-Markovian. This is an important point to which we briefly come back again in Section 5. If we consider, however, the

randomizing influence of the ZPF as producing some sort of Brownian motion and omit for the moment the presence of the potential $V(\bar{r})$ we can assume that in the quantum mechanical regime the evolution of the ensemble may be represented by a stochastic process that approximately behaves as a Wiener-Einstein process. It is well known that for the Wiener-Einstein process the probability density obeys a diffusion equation²⁵

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = D \nabla^2 \rho. \quad (19)$$

This last equation is strictly valid when we place ourselves in an inertial frame that instantaneously moves with the particle, $\bar{v} = 0$, and there are no other strong forces besides the ZPF acting on the particle. If that is not the case and there are strong external forces applied to the particle besides that due to the ZPF, then (19) should be replaced by the appropriate Fokker-Planck equation.

Following Santos⁵ we construct in Section 4 an appropriate Lagrangian for the ensemble taking advantage of the probabilistic fluid concept¹.

v). *Local force density and dynamical interaction among adjacent probability elements.* This is one of the most distinctive assumptions of the fluid analogy. It refers to the local dynamics of each individual probability element. The assumption may be considered to consist of two parts. First we have that, as in all fluids, there are local bulk forces that are applied externally to the fluid by means of various kinds of fields. The total force \bar{F} applied to our particle is thus the superposition of the forces applied to all and each one of the different volume elements of the probability fluid. We write

$$\bar{F} = \int \frac{\bar{f}(\bar{r}, t)}{m} \rho(\bar{r}, t) d^3 r \quad (20)$$

where $\bar{f}(\bar{r}, t)/m$ is thus the local applied force density per unit mass of probability fluid. The second part of the assumption refers to the mutual interaction among neighboring or adjacent probability elements; i.e., as in ordinary fluids, we assume that adjacent volume elements of the probability fluid can mutually interact, and apply mutual pressures.

As a mass $m \rho(\bar{r}, t) dV$ is associated with a given probability element it is easy to see that the probability elements, in analogous fashion to ordinary fluids, should obey Newton's laws which for the fluid element at point r and time t yield

$$m \rho(\bar{r}, t) d^3 r \frac{d\bar{v}}{dt} = [\rho(\bar{r}, t) \bar{f}(\bar{r}, t) - \bar{\nabla} p(\bar{r}, t)] d^3 r \quad (21)$$

By $p(\vec{r}, t)$ we denote the pressure at (\vec{r}, t) . In our case this pressure may also be negative, i.e., the neighboring probability elements may mutually apply a tensile force instead of the more familiar compressive force. However, as pointed out at the end of assumption (iii) the probability fluid has no viscosity and hence our stress tensor is purely diagonal and no shear forces in the fluid may appear as depicted in (21), where shear forces are absent.

By realizing that

$$\frac{d\vec{v}}{dt} = \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} \quad (22)$$

and using the well-known vector identity

$$(\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} = \nabla (\frac{1}{2} v^2) - \vec{v} \times (\nabla \times \vec{v}),$$

Newton's second law of eq. (21) may be written

$$\frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \nabla (\frac{1}{2} v^2) + \frac{1}{m\rho} \nabla \rho - \vec{f} = 0 \quad (23)$$

where we already made use of the irrotationality condition of eq. (18). Further transformations of eq. (23) will be given in Section 4 and in Appendix B.

DIFUSION VELOCITY AND DIFFUSIVE KINETIC-ENERGY

The diffusion of particles in the ensemble or in the fictitious fluid is characterized by two processes: a) *mixing*, i. e., the mutual internal exchange of relative positions among the particles of the fluid, and b) *macroscopic displacement of the fluid in a sense opposite to the concentration gradient*. Using the terminology of Boltzmann, the kinetic energy of the mixing motion may be classified as part of the microscopic kinetic energy. There are also some other components of the microscopic kinetic energy as are the ZPF induced vibrations of the components of a composite (polarizable) particle or the ZPF induced Zitterbewegung which is a relativistic oscillation of the center of charge around the center of mass described in more detail elsewhere¹⁸. (See also Section 2 (ii).)

It is not hard to see that only the kinetic energy of b) above is relevant in the variations of the Lagrangian. The variations of the Lagrangian that are of interest here refer only to the macroscopic degrees of freedom of the probability fluid. The corresponding concentration or diffusion velocity of b) can be found as follows. Let us compare (19) with (3). We should have that

$$\nabla (\rho \vec{v} + D \nabla \rho) = 0, \quad (24)$$

and by integration we obtain then

$$\rho \vec{v} = \rho (\vec{w} - D \frac{\nabla \rho}{\rho}), \quad (25)$$

We define

$$\vec{u} = -D \frac{\nabla \rho}{\rho} \quad (26)$$

as the *diffusion* or *concentration velocity*. Our \vec{u} is actually the negative of the osmotic velocity introduced by Nelson⁴. The velocity \vec{w} is such that the current associated with it is divergenceless, i.e., it is the component of the current velocity \vec{v} that not related to net flux out of a fixed comoving element of volumen dV . We then have

$$\nabla \cdot (\rho \vec{w}) = 0 \quad (27)$$

and

$$\vec{v} = \vec{w} + \vec{u}. \quad (28)$$

The interesting thing here is that the kinetic energy density of b) above, i.e., that associated with \vec{v} , namely

$$K_D = \frac{1}{2} \rho m \left(-D \frac{\nabla \rho}{\rho} \right)^2 = \frac{1}{2} m D^2 \left(\frac{\nabla \rho}{\rho} \right)^2, \quad (29)$$

and not that associated with the mixing of a) above, is the one that is relevant for the Lagrangian. This point has been discussed by Santos⁵ and Cavalleri¹. We will come back to it in next section.

LAGRANGIAN DENSITY BERNOULLI EQUATION AND SCHRÖDINGER'S EQUATION

From equation (18) we can see that the velocity \vec{v} can be written in the form

$$\vec{v} = -\nabla \Phi \quad (30)$$

where $\Phi(\vec{r}, t)$ is the velocity potential. The fluid analogy proves to be particularly useful since all the basic equations and the formalism of irrotational isentropic fluids²⁴ can be applied to the probabilistic fluid of our problem. Indeed, we give in Appendix B the well known thermodynamic relationship for irrotational isentropic fluids as applied to the present case. The last paragraph of Appendix B leads to

$$\mathcal{L} = m\rho \left[\frac{\partial \Phi}{\partial t} - \frac{1}{2} (\nabla \Phi)^2 - V - \epsilon \right] \quad (31)$$

where V is the potential energy per unit mass defined in eq. (13) and ϵ is the internal energy per unit mass, $\epsilon = \epsilon(\rho, s)$. When (31) is varied with respect to Φ we obtain the Lagrange equation

$$\frac{\partial \mathcal{L}}{\partial \Phi} = \frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial (\partial \Phi / \partial t)} + \bar{\nabla} \cdot \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial (\bar{\nabla} \Phi)} \quad (32)$$

which immediately gives

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} - \bar{\nabla} \cdot (\rho \bar{\nabla} \Phi) = 0 \quad (33)$$

from which we can recognize the equation of continuity (3). The other Lagrange equation results when we consider the variation with respect to ρ . It is

$$\frac{\partial \mathcal{L}}{\partial \rho} = \frac{\partial}{\partial t} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial (\partial \rho / \partial t)} + \bar{\nabla} \cdot \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial (\bar{\nabla} \rho)} \quad (34)$$

Before explicitly performing this variation with respect to ρ we should specify better the nature of the internal energy ϵ of eq. (31). In (32) and (33) we could forget about this specification since the internal energy ϵ obviously did not depend on the velocity potential. In order to specify ϵ we recall that in numeral v) of section 2 we briefly discussed the problem of the internal energy. From that discussion it followed that

$$m\rho\epsilon = \frac{1}{2}m\rho \left(D \frac{\bar{\nabla} \rho}{\rho} \right)^2 + m\rho \epsilon_i \quad (35)$$

where ϵ_i depends on internal parameters of the particle as discussed in v). Thus ϵ_i is a constant that may be absorbed in the potential V as far as variations with respect to ρ are concerned. With this in mind we thus write^{1,2,4,5}

$$\epsilon = \frac{1}{2} \left(D \frac{\bar{\nabla} \rho}{\rho} \right)^2 \quad (36)$$

Introducing (36) in (31) and performing the operations of (34) we are left with

$$\frac{\partial \Phi}{\partial t} - \frac{1}{2} (\bar{\nabla} \Phi)^2 - V - D^2 \left[\frac{1}{2} \left(\frac{\bar{\nabla} \rho}{\rho} \right)^2 - \frac{\bar{\nabla}^2 \rho}{\rho} \right] \quad (37)$$

This is just the Bernoulli's equation for isentropic irrotational flow of (B10) and (B7). In order to see

this we only need to identify the pressure p with the expression

$$p = -m D^2 \nabla^2 \rho \quad (38)$$

and we may write (37) as

$$\epsilon + \frac{p}{\rho m} + V + \frac{1}{2} (\bar{\nabla} \Phi)^2 - \frac{\partial \Phi}{\partial t} = 0 \quad (39)$$

which is the usual expression for the Bernoulli equation for an irrotational isentropic fluid²⁴ of mass density ρm as can be seen from (B10) and (B7). The Bernoulli equation expresses conservation of energy. This interesting fact is consistent with the assumption (Section 2 assumption ii) that in the quantum mechanical regime there is conservation of energy on the average. Besides expressing conservation of energy, the isentropicity and the irrotationality of assumptions (ii) and (iv) are also taken care of in (37).

Equation (37) was first discovered by Bohm long ago³. He, however, did not associate it with any kind of fluid model. Bohm was the first to introduce the transformation³

$$\psi(\bar{r}, t) = \rho^{1/2} \exp \left(-\frac{2\Phi}{2D} \right) \quad (40)$$

which when replaced in eq. (37) yields the expression

$$i D \frac{\partial \psi}{\partial t} = -D^2 \nabla^2 \psi + \frac{V}{2} \psi \quad (41)$$

and its complex conjugate. As suggested by Cavalleri¹ the diffusion constant D may be evaluated by searching for a problem solved classically by means of SED and comparing the corresponding solution with that derived from quantum theory. Applying (41) in one dimension to the harmonic oscillator problem we obtain $\langle x^2 \rangle = D/w_0$, where w_0 is the characteristic frequency. SED gives $\langle x^2 \rangle = \frac{\hbar}{2mw_0} + \text{radiative corrections}$. We obtain then that with good approximation

$$D = \hbar/2m \quad (42)$$

which is the value for the diffusion constant of (19) that has to be adopted in SED in order to establish a correspondance with quantum theory. With this provision, (41) becomes the Schrödinger equation

$$i \hbar \frac{\partial \psi}{\partial t}(\bar{r}, t) = -\frac{\hbar^2}{2m} \nabla^2 \psi(\bar{r}, t) + V(\bar{r}) \psi(\bar{r}, t) \quad (43)$$

DISCUSSION

The one-particle Schrödinger equation is all one may attempt to derive with the fluid model. In the present manuscript no attempt is made at exploring the many-particles Schrödinger equation where mutually interacting particles are considered. This requires further conceptualization and the simple fluid analogy here considered cannot by itself provide the satisfactory means for a derivation. Additional assumptions are certainly needed for the more complex many-particles cases. Moreover, it is possible that even for the two-particle case we have to strongly modify several of the essential aspects related to the idea of the fluid analogy.

For stationary states we know that the relevant underlying stochastic process must be Markovian. For nonstationary states of course that is not necessarily the case²⁵. For nonstationary states we are at pains even to know if QM leads to a subjacent non-Markovian process²⁵. In general, QM does not even seem to undisputably be associated with a stochastic process²⁶. However, for stationary states and surely for the ground state, QM clearly shows that the underlying process must be a stochastic process of the Markovian type²⁵. In assumption (iv) of Section 2 we have implicitly assumed that the underlying process that leads to the Schrödinger equation is a Markov-diffusion process, that obeys eq. (19). Such a point deserves to be clearly stated. We thus realize that the Markovian character of the distribution has to be introduced in an *ad hoc* manner because the fundamental equations of SED, like the Braffort Marshall equation²⁷, are not clearly related to a Markov process. It is obvious instead that SED in general is associated with a non-Markovian process. This can be seen from the peculiar form of the SED propagator²⁸. The diffusion process introduced in Section 2, assumption (iv), is necessarily a Markov-diffusion process which rigorously can be derived from the basic equations of SED provided some sort of Markovian approximation is performed. Such an SED Markovian approximation or Markovian limit has been widely studied^{6, 11, 29, 30}. So our procedure is not at variance with that of the traditional view point of SED. Our analysis is thermodynamical and gives plausibility arguments based on general principles that exploit the well-known phenomenology of the microworld. We invoke principles like conservation of probability, time reversibility, etc.. However, we do not examine how the basic equations of SED lead to equations like our Bernoulli equation (39) which is based on those principles. Such a task is left for a more fundamental approach based on a statistical analysis.

Our analysis exploits a fluid analogy for the probability density evolution leading to the Schrödinger equation, which comes from nothing else than the result of applying the Bohm transformation to the Bernoulli equation. It is perfectly con-

ceivable though, that the Schrödinger equation may be derived using the same equations here presented but without invoking any kind of fluid analogy. However, the fluid analogy greatly facilitates the work because of two reasons. First, it provides the well known mathematical tools, which in this case are all the hydrodynamical equations of irrotational, isentropic flow. Second, it helps the intuition by presenting the very familiar scenario of the behavior of fluids.

It is also interesting to point out that, in carrying out the fluid analogy, the ZPF disappears from the formulation. It is nowhere manifested in the Bernoulli equation and hence it cannot appear in Schrödinger's equation. This is due to the energy balancing that on the average one assumes to hold: on the average no energy enters or leaves the system

$$\langle P \rangle = \langle P_{abs} - P_{rad} \rangle = 0 \quad (44)$$

once the system has already relaxed to the quantum mechanical regime. But instantaneously of course $P \neq 0$ in general. Hence, in the more refined statistical theory mentioned above an expression should appear that is more general than the energy balancing expression implicit in the Bernoulli equation. This has indeed been the case with the approach followed in the attempt of de la Peña-Auerbach and Cetto¹⁹, who, after deriving a non-Markovian Fokker-Planck-type equation in phase space, construct from it an infinite hierarchy of equations that for times long compared with an appropriately defined correlation time, approximately reduce just to two equations: the Bernoulli equation and the continuity equation. From these last two equations the Schrödinger equation follows by the usual Bohm transformation^{3, 7}. A concrete example of the energy balance of eqs. (44) and (8) has been given by Boyer¹² who could show how even the isotropicity of the ZPF energy distribution is not destroyed by a dipole that is held firmly fixed at the origin and interacts with the ZPF. On the average the ZPF energy remains homogeneously and isotropically distributed in such a manner that the average value of the ZPF Poynting vector vanishes everywhere and in all directions, $\langle \vec{S}_{ZPF} \rangle = 0$. Hence in this particular example, we know that (8) and (44) are exactly obeyed.

It is interesting to point out that this energy balancing of eqs. (44) and (8) may be related to the appearance of nodes in the solutions of the Schrödinger's equation. These nodes are unexpected classically as can be seen from eqs. (4) and (5). Cavalleri³¹ observes that the Schrödinger's equation represents an average behaviour consistent with the energy balancing $\langle P \rangle = 0$ implicit in the equation of Bernoulli as applied to the probability fluid. However, we know that instantaneously, in general $P \neq 0$ and no nodes should be expected to

appear for this more general case. The fluctuations of P were not taken into account in our derivation but indeed the variance of P should be different from zero, $\langle(P - \langle P \rangle)^2\rangle \neq 0$. The energy fluctuations allow for more general equations than Schrödinger's whose solutions should not yield an exactly null probability density separating two regions of positive probability, and hence the passing of the particle through the "node", which should be a region of low but not null probability density, is not impossible in SED. It is only less probable. It is characteristic of the fluid analogies for the flow of probability density that neighbouring probability elements interact among themselves in essentially identical manner as neighbouring elements of a fluid interact, i.e., two neighbouring elements can mutually apply pressure or tensile forces as occurs in ordinary fluids (no shear forces are allowed in the irrotational probability fluid). Moreover, each element reacts to the forces applied by its neighbouring elements in the same manner that a real element of fluid reacts. It is accelerated in an inverse relation to its mass as dictated by Newton's laws! Such a behavior is far from intuitively obvious for probability elements! A justification for this peculiar behavior perhaps is that by requiring this from each probability element the whole probability distribution and hence the particle is forced to obey Newton's laws as a whole. Due to the linearity of the differential equations of motion, superposition is obeyed for the whole system and all mutual forces among probability elements cancel leaving only the net externally applied force to accelerate the particle.

Last but not least we discuss some aspects of hypothesis (ii) where it is assumed that the system is in the quantum mechanical regime. In this case the particle submitted to the actions of the potential $V(\vec{r})$ and of the ZPF is in some state of equilibrium with the ZPF in such a way that the probability density evolves isentropically. This assumption is essential in order to guarantee the well known time reversibility property of the Schrödinger equation (42). We have boldly assumed that the entropy associated with the probability fluid remains constant, eqs. (9)-(12). The example of the fixed dipole that interacts with the ZPF explored by Boyer¹² makes us think that the entropy of the ZPF radiation remains constant also. Very little is known about the statistical thermodynamics of the ZPF in interaction with material systems. Boyer³² has proposed that the ZPF represents radiation at the maximum degree of thermal degradation in the Universe, i.e., radiation with the maximum possible entropy. The thermodynamical questions related to the problem of the possible equilibrium of the ZPF with a gas of electromagnetically interacting unconfined particles have been posed elsewhere³³.

A rigorous analysis of the evolution of the entropy of radiation for the radiant ZPF energy

seems highly nontrivial, not only because of the divergence of the energy density in (1) but also because the existing nonequilibrium entropy of radiation formalism, known since Planck's second theory³⁴, cannot be applied in the $T_{\nu k} \rightarrow 0$ limit as it refers exclusively to thermal radiation ($T_{\nu k} > 0$). $T_{\nu k}$ is the temperature of the pencil of radiation of frequency ν moving in the \vec{k} -direction³⁵.

Note added in manuscript.- This article was presented in the Latinamerican School of Physics, Escuela Latinoamericana de Física ELAF-82 and a summary of its contents may be found in the corresponding Proceedings³⁶. Further work along these lines³⁷ has shown that ordinary SED, i.e., SED as such without the recourse of any additional assumption, cannot lead to Schrödinger's equation because a free electromagnetically interacting particle is seen to increase its translational kinetic energy in ordinary SED^{9, 13, 15}. This refers then to assumption (ii) which in this light is seen to depart somewhat from ordinary SED. Cavalleri has more recently produced a new proof³⁸ of Schrödinger's equation from SED but implemented with a non-electromagnetic form of Zitterbewegung as the additional assumption.

ACKNOWLEDGMENTS

One of the authors (A.R.) acknowledges conversations, correspondence and the lending of his preprints¹ by Professor G. Cavalleri.

APPENDIX A – NO EINSTEIN-HOPF FRICTIONAL FORCE FOR PARTICLES MOVING THROUGH THE ZPF. SIMPLE PROOF FOR POLARIZABLE PARTICLES TO ALL ORDERS IN v/c

First we treat the case of polarizable particles and next we only very briefly comment on relevant aspects of the case of monopolar particles. The merit here is that our proof is good for relativistic speeds, i.e., to all orders in v/c . Consider a polarizable particle of mass m and velocity \vec{v}_t at time t submitted to the action of random radiation. If no walls confine the system of particle and radiation we write

$$m\vec{v}_t + \tau = m\vec{v}_t + \vec{I}\tau \quad (A.1)$$

where τ is a short time interval. The net impulse acquired during this time interval we denote by $\vec{I}\tau$. This impulse may be broken up into two separate parts

$$\vec{I}\tau = \vec{\Delta} + \vec{P} \quad (A.2)$$

where $\vec{\Delta}$ represents a fluctuating part and \vec{P} a velocity dependent drag, that we may call the systematic part. To first order in v/c it can be shown that for a dipole whose natural frequency is ω_0

$$\bar{P} \equiv \langle I\tau \rangle = -R\tau \bar{v}_t \quad (\text{A.3})$$

with

$$R = 3\pi^2 \Gamma_q c \left[\rho(\omega, T) - \frac{1}{3} \omega \frac{\partial \rho(\omega, T)}{\partial \omega} \right] \quad (\text{A.4})$$

where

$$\Gamma_q = \frac{2q^2}{3Mc^3} \quad (\text{A.5})$$

The proof of eqs. (A.3) and (A.4) which are well known relationships follow from the *general proof* we give below which is *valid to all orders in v/c*.

In (A.5) q represents the charge and M the mass of the entity that oscillates inside the dipolar particle. Observe that this mass M and this charge q do not necessarily coincide with the total particle charge e and with the particle proper mass, m , respectively, but that they may be quite different as previously pointed out¹⁵. The spectral energy density may refer for example to the thermal background (restricted Planck plus zero-point spectrum).

$$\rho(\omega, T) = \frac{\omega^2}{\pi^2 c^3} \left(\frac{\hbar \omega}{e\hbar\omega/kT - 1} + \frac{\hbar \omega}{2} \right) \quad (\text{A.6})$$

which for $T = 0$ becomes the zero-point universal background radiation of (1).

From (A.2) and for the zero-point radiation of (A.5) it can be seen that to first order in v/c , we obtain $R = 0$. But rigorously this holds only to first order in v/c . However, due to the Lorentz invariance of the ZPF energy density spectrum the radiation remains isotropic in all possible inertial frames instantaneously at rest with respect to the particle. The extension of this result to arbitrarily large speeds looks very natural. However, a rigorous proof is required. It is given next.

Using standard notation we write the random electric and magnetic fields in the form¹²

$$\begin{aligned} \bar{E}(\bar{r}, t) = \sum_{\lambda=1}^2 \int d^3 k \hat{e}(\bar{k}, \lambda) h(\omega_{\bar{k}}, T) \times \\ \times \text{Cos}(\omega_{\bar{k}} t - \bar{k} \cdot \bar{r} - \theta(\bar{k}, \lambda)) \end{aligned} \quad (\text{A.7})$$

where $\omega_{\bar{k}} = ck$ and $\{\hat{e}(\bar{k}, 1), \hat{e}(\bar{k}, 2), \hat{k}\}$, $\hat{k} = \bar{k}/k$ form an orthonormal basis. The magnetic field $\bar{B}(\bar{r}, t)$ is obtained simply by replacing in eq. (A.7) the unit vector $\hat{e}(\bar{k}, \lambda)$ by the unit vector $\hat{k} \times \hat{e}$

(\bar{k}, λ) . The random character of the fields is introduced in the classical manner⁷ of Planck and of Einstein and Hopf²¹ by means of the random phase angle $\theta(\bar{k}, \lambda)$, $\lambda = \hbar^2$. This angular function, with a uniform probability distribution takes an arbitrary value between 0 and 2π . The scale of the field is set by means of the amplitude $h(\omega_{\bar{k}}, T)$ in such a manner that the spectral energy density is related to $h(\omega, T)$ by

$$\rho(\omega, T) = \frac{\omega^2}{c^3} h^2(\omega, T) \quad (\text{A.8})$$

Here we are considering the amplitude h as measured in the inertial frame of the cavity that contains the thermal radiation. Otherwise the thermal radiation would lose its isotropy and we should have to speak of $h[\bar{k}]$ because the amplitude would then of course depend also on the direction of the incoming waves. Beware of the fact that in the anisotropic case no unique temperature T can be assigned to the radiation as different pencils of radiation have different temperatures. For the case of the ZPF, however, the radiation looks isotropic from all inertial frames and hence we may write

$$h^2(\omega) = \frac{\hbar \omega}{2\pi^2} \quad (\text{A.9})$$

Consider now a new reference frame S' moving with speed v along the positive x -direction with respect to the inertial frame S , which is the frame where the fields were originally defined by eqs. (A.1) to (A.3). Using the Lorentz transformation of the fields and the expressions

$$k_x = \gamma \left(k'_x + \frac{v\omega'}{c} \right); k_y = k'_y; k_z = k'_z \quad (\text{A.10})$$

$$\omega = \gamma(\omega' + vk'_x); \gamma = (1 - v^2/c^2)^{-1/2} \quad (\text{A.11})$$

$$d^3 k = d^3 k' \gamma \left(1 + \frac{vk'_x}{c} \right) \quad (\text{A.12})$$

we can then write

$$\begin{aligned} \bar{E}'(\bar{r}', t') = \sum_{\lambda=1}^2 \int d^3 k \left\{ \epsilon_x i_x + \gamma \left(\epsilon_y - \frac{v}{c} (\hat{k} \times \hat{e})_2 \right) i_y + \right. \\ \left. + \gamma \left(\epsilon_x + \frac{v}{c} (\hat{k} \times \hat{e})_y \right) i_z \right\} h(\omega_{\bar{k}}) \\ \text{Cos}(\omega_{\bar{k}} t - \bar{k} \cdot \bar{r} - \theta(\bar{k}, \lambda)) \end{aligned} \quad (\text{A.13})$$

where the Lorentz invariance of the phases has been used. For averaging over the random phases we introduce the orthogonality relations

$$\begin{aligned} \langle \text{Cos}(\theta(\bar{k}_1, \lambda_1)) \text{Cos}(\theta(\bar{k}_2, \lambda_2)) \rangle &= \\ \langle \text{Sin}(\theta(\bar{k}_1, \lambda_1)) \text{Sin}(\theta(\bar{k}_2, \lambda_2)) \rangle &= \\ \frac{1}{2} \delta\lambda_1 \lambda_2 \delta(\bar{k}_1 - \bar{k}_2) & \quad (\text{A.14}) \end{aligned}$$

$$\langle \text{Cos}(\theta(\bar{k}_1, \lambda_1)) \text{Sin}(\theta(\bar{k}_2, \lambda_2)) \rangle = 0 \quad (\text{A.15})$$

and performing the required operation we obtain

$$\langle E'^2 \rangle = \int h^2(\omega) \frac{d^3 k'}{\gamma(1 + \frac{\bar{v} \cdot \bar{k}'}{\omega'})} \quad (\text{A.16})$$

In the inertial frame S' of the particle, the cavity radiation does not look isotropic, We denote this fact by writing $h'[\bar{k}']$. In the S' frame the electric field is then

$$\begin{aligned} E'(\bar{r}', t') &= \sum_{\lambda=1}^2 \int d^3 k' h'[\bar{k}'] \hat{e}(\bar{k}', \lambda') \times \\ &\times \text{Cos}(\omega \bar{k}' t' - \bar{k}' \cdot \bar{r}' - \theta'(\bar{k}', \lambda')) \quad (\text{A.17}) \end{aligned}$$

which, after squaring and averaging with (A.14) and (A.15), gives

$$\langle E'^2 \rangle = \int h'^2[\bar{k}'] d^3 k'. \quad (\text{A.18})$$

Comparing with eq. (A.16) we obtain

$$h'[\bar{k}']^2 = \frac{\left\{ h(\omega') \gamma \left(1 + \frac{\bar{v} \cdot \bar{k}'}{\omega'} \right) \right\}^2}{\gamma \left(1 + \frac{\bar{v} \cdot \bar{k}'}{\omega'} \right)}. \quad (\text{A.19})$$

For the zero-point radiation due to the isotropy of the spectrum in all inertial frames the above expression simply becomes

$$h'^2[\bar{k}'] = h^2(\omega') = \frac{\hbar \omega'}{2\pi^2}. \quad (\text{A.20})$$

This easily confirms then that eq. (1) is the only spectrum that remains homogeneous and isotropic in all inertial frames. For thermal radiation though, (A.19) shows how the isotropy is lost when transforming away to a reference frame that moves with respect to the cavity walls. In the low velocity limit, $v \ll c$, (A.19) gives

$$\frac{h'^2[\bar{k}']}{\bar{v} \cdot \bar{k}'} \cong h^2(\omega') - \left[h^2(\omega') - \omega' \frac{\partial h^2(\omega')}{\partial \omega'} \right] \quad (\text{A.21})$$

This expression displays the anisotropy, due to the particle motion through the field.

Consider the polarizable particle of (A.1). Denote its instantaneous dipole moment by \bar{d} , its rest mass by m and its velocity, as measured at time t with respect to the frame of reference fixed in the cavity, by \bar{v}_t . In the frame of reference S' , where the particle at time t is instantaneously at rest we denote all quantities with a prime. The dipole moment obeys in this new frame an equation of the form^{9,15}

$$\ddot{\bar{d}}' - \Gamma_q \ddot{\bar{d}}' + \omega_0^2 \bar{d}' = \frac{3}{2} \Gamma_q c^3 E' \quad (\text{A.22})$$

where ω_0 is the natural frequency of resonance of the dipole and E' denotes the electric field in the particle's frame of reference S' . The Lorentz force on the particle is

$$m \ddot{\bar{r}}' = (\bar{d}' \cdot \bar{\nabla}') E' + \frac{\bar{d}'}{c} \times \bar{B}'. \quad (\text{A.23})$$

Next we solve for the dipole moment

$$\begin{aligned} \bar{P}'(t') &= \sum_{\lambda=1}^2 \int d^3 k' f(\bar{k}') \text{Cos}(\omega' t' - \alpha(\omega')) \\ &- \theta'(\bar{k}', \lambda') \hat{e}(\bar{k}', \lambda') \quad (\text{A.24}) \end{aligned}$$

where

$$f(\bar{k}') = \frac{3c^3}{2\omega'^3} \text{Sin} \alpha(\omega') h'[\bar{k}'] \quad (\text{A.25})$$

and

$$\text{tg}(\alpha(\omega')) = \frac{\Gamma_q \omega'^3}{\omega_0^2 - \omega'^2}. \quad (\text{A.26})$$

The dipole approximation may be used as discussed in a previous work¹⁶.

The particle velocity $\dot{\bar{r}}'$ at time τ is

$$m \dot{\bar{r}}'(\tau) = \frac{1}{c} \bar{d}' \times \bar{B}' \int_0^\tau + \int_0^\tau \bar{\nabla}'(\bar{d}' \cdot E') dt' \quad (\text{A.27})$$

where τ denotes now a sufficiently short time interval as measured in the inertial frame of reference S' . For simplicity we have changed the time origin. The first term on the right is known to be negligible in comparison with the second term. This second term is the impulse \bar{I}'_τ that the particle receives during the time τ . The average of this impulse is found next. From (A. 17) and (A.27) we obtain

$$I_\tau = \int_0^\tau \bar{\nabla}(\bar{d} \cdot \bar{E}) dt' = \sum_{\lambda'_1=1}^2 \sum_{\lambda'_2=1}^2 \int d^3 k'_1 \int d^3 k'_2 f_1 h_2 \hat{e}_1 \cdot \hat{e}_2 \frac{\tau}{2} k'_2 \times$$

$$\left\{ \frac{\text{Sin} \left(\frac{\omega'_1 + \omega'_2}{2} \tau \right)}{\left(\frac{\omega'_1 + \omega'_2}{2} \right)} \text{Sin} \left(\frac{\omega'_1 + \omega'_2}{2} \tau - \theta'_1 - \theta'_2 - \alpha'_1 \right) - \frac{\text{Sin} \left(\frac{\omega'_1 - \omega'_2}{2} \tau \right)}{\left(\frac{\omega'_1 - \omega'_2}{2} \right)} \text{Sin} \left(\frac{\omega'_1 - \omega'_2}{2} \tau - \theta'_1 - \theta'_2 - \alpha'_1 \right) \right\} \quad (\text{A. 28})$$

The subindices 1 and 2 denote the functions of $\{k'_1, \lambda'_1\}$ and $\{k'_2, \lambda'_2\}$ respectively. The average value of \bar{I}'_τ can be obtained from

$$\langle \text{Cos} \theta'(\bar{k}', \lambda') \rangle = \langle \text{Sin} \theta'(\bar{k}', \lambda') \rangle = 0 \quad (\text{A. 29})$$

and because of (A. 14) and (A. 15) we can write that

$$\langle I'_\tau \rangle = 0 \int d^3 k \left(\frac{3c^3}{2\omega'^3} \right) h'^2 [\bar{k}'] \text{Sin}^2(\alpha(\omega')) \bar{k}' \quad (\text{A. 30})$$

where the summation over the λ subindex has already been carried out.

For a particle moving at relativistic speeds through a cavity that contains thermal radiation the expression for $h'[\bar{k}']$ of (A. 19) has to be used in (A. 30). However, if the motion is such that $v \ll c$, it is enough to introduce the approximate expression of (A.21)

$$\langle I'_\tau \rangle \cong -2\pi\tau \int (h^2(\omega') - \omega' \frac{\partial h^2(\omega')}{\partial \omega}) \langle \text{Sin}^2(\alpha(\omega')) \rangle \frac{\bar{v}}{c} d\omega' \quad (\text{A. 31})$$

If we average over the terms of eq. (A. 1) when in thermal equilibrium we are left with

$$\bar{F} = \langle I'_\tau \rangle = -R \bar{v}_t \tau \quad (\text{A. 32})$$

since the averaging is over the field phase angle $\theta(\bar{k}, \lambda)$ which is not present in the velocity of the particle. This gives, to first order in v/c and dropping the primed notation, the expression of eq. (A. 4), where a simple integration over ω has been carried out in which the highly peaked form of the expression for $\text{Sin}^2(\alpha(\omega))$ is taken into account in a manner previously explained. For the zero temperature case i.e., the case when eq. (A. 6) reduces to the ZPF case of (1) we obtain then

$$R = 0 \quad (T=0, v/c \ll 1) \quad (\text{A. 33})$$

Eq. (A. 33) is not quite satisfactory. It was derived from expressions whose validity was restricted to the $v/c \ll 1$ case. We expect physically at least that the result holds up to $v/c \cong 1$. This we obtain as follows. Replacing in (A. 30) the expression of the energy per mode of (A. 20) that corresponds to the ZPF we obtain

$$\langle I'_\tau \rangle = \tau \int \bar{k} d^3 k \left(\frac{3c^3}{2\omega'^3} \right) \left(\frac{h\omega'}{2\pi^2} \right) \text{Sin}^2(\alpha(\omega')). \quad (\text{A. 34})$$

Integrating next over the angles we obtain $\langle \bar{\Delta}' \rangle = 0$; This duely implies that the friction factor R is zero for the ZPF even when $v/c \cong 1$:

$$R = 0 \quad (T=0, 0 \leq v/c \leq 1). \quad (\text{A. 35})$$

The case of monopolar particles was recently presented in the literature with a proof that (A. 35) also holds for monopolar particles¹³. If both monopolar and polarizable particles have been shown not to suffer frictional forces at all, even when $v \cong c$ and when in motion through the ZPF, it is not hard to guess that all electromagnetically interacting particles, and henceforth all particles, do not suffer frictional forces when moving through the electromagnetic ZPF³⁹.

APPENDIX B- REMARKS ON THE THERMO-DYNAMICS OF THE PROBABILITY FLOW

In this Appendix we further explore some thermodynamic relationships for the probability fluid analogy. This analogy permits us to pass, in the standard manner of the hydrodynamics of irrotational isentropic fluids^{20,24}, from eq. (23) to the Bernoulli equation (39) and from it to the Lagrangian density of (31). Consider a *fixed* and small amount of probability fluid with mass μ enclosed in a slightly variable or deformable small volume v , we thus have

$$\mu = m\rho(\bar{r}, t)v \quad (\text{B. 1})$$

Let $e = \epsilon\rho\gamma = \epsilon\mu$ be the internal energy associated with the fluid element. For variations in internal energy the first law of thermodynamics gives

$$de = T dS - pdv = T\mu ds - pdv \quad (\text{B. 2})$$

We are considering an isentropic flow. Eqs. (10), (B. 1) and (B. 2) then give

$$de = \mu de = \frac{\mu p}{m\rho^2} d\rho. \quad (\text{B. 3})$$

The internal energy per unit mass can thus be considered to be a function of (ρ, s) instead of (v, s) . We thus write

$$de = \left(\frac{\partial e}{\partial \rho}\right)_s d\rho + \left(\frac{\partial e}{\partial s}\right)_\rho ds = \frac{p}{m\rho^2} d\rho \quad (\text{B. 4})$$

As the process is isentropic it is useful to use the enthalpy h of the fixed mass μ of fluid

$$h = e + pv \quad (\text{B. 5})$$

and thus

$$dh = T\mu ds + v dp \quad (\text{B. 6})$$

where the enthalpy per unit mass $\eta = h/\mu$ can be introduced. Thus, using (B. 5) and (B. 6), we have for the gradients of η , ϵ and p the relationships

$$\bar{\nabla} \eta = \bar{\nabla} \left(\epsilon + \frac{p}{m\rho} \right) = \frac{1}{m\rho} \bar{\nabla} p. \quad (\text{B. 7})$$

We can now go back to eq. (23), and realizing that for a conservative force field the force per unit mass is

$$\bar{f} = -\bar{\nabla} V(\bar{r}, t), \quad (\text{B. 8})$$

where $V(\bar{r}, t)$ is the potential per unit mass of eq. (13), we may write, using eqs. (23), (30), (B.7) and (B. 8),

$$\Delta \left(-\frac{\partial \Phi}{\partial t} + \frac{1}{2}(\bar{\nabla} \Phi)^2 + \eta + V \right) = 0. \quad (\text{B. 9})$$

This expression may readily be integrated giving the equation of Bernoulli for irrotational isentropic fluids

$$-\frac{\partial \Phi}{\partial t} + \frac{1}{2}(\bar{\nabla} \Phi)^2 + \eta + V = 0 \quad (\text{B.10})$$

where the constant of integration has been absorbed in the potential. The equations of Bernoulli (B. 10) with that of continuity (3) can be obtained from the Lagrangian density of (31) as shown in Section 4. This is ultimately the justification for the Lagrangian.

BIBLIOGRAPHIC

1. G. CAVALLERI, preprints CISE (1981) (to be published).
2. E. MADELUNG, *Die Mathematischen Hilfsmittel des Physikers* (Springer, Leipzig 1922, 1925, 1935; Dover, New York, 1943) and *Zeitschrift für Physik* 40, 322 (1926).
3. D. BOHM, *PHYS. Rev.* 85, 166 and 180 (1952).
4. E. NELSON, *PHYS. Rev.* 150, 1079 (1966).
5. E. SANTOS, *Nuovo Cimento* 59B, 65 (1969).
6. L. DE LA PEÑA-AUERBACH and A. M. CETTO, *J. MATH. Phys.* 18, 1612 (1977).
7. M. JAMMER, *The Philosophy of Quantum Mechanics* Wiley, New York (1974).
8. T. W. MARSHALL, *Proc. Cambridge Philos. Soc.* 61, 537 (1965).
9. T.H. BOYER, *Phys. Rev.* 182, 1374 (1969).

10. T. H. BOYER, in *Foundations of Radiation Theory and Quantum Electrodynamics*, edited by A. O. Barut (Plenum, New York, 1980).
11. P. CLAVERIE and F. SOTO, *J. MATH Phys* (in press) and references therein.
12. T. H. BOYER, *Phys. Rev. D* 11, 790 (1975).
13. A. RUEDA, *Phys. Rev. A* 23, 2020 (1981).
14. I. FENYES, *Z. PHYSIK* 132, 81 (1952).
15. A. RUEDA, *Nuovo Cimento* 48A, 155 (1978).
16. A. RUEDA and A. LECOMPTE, *Nuovo Cimento* 52A, 264 (1979).
17. A. LECOMPTE and A. RUEDA, *Revista Colombiana de Física* (to be published).
18. A. RUEDA and G. CAVALLERI, *Nuovo Cimento C* 6, 239 (1983).
19. L. DE LA PEÑA-AUERBACH and A. M. CETTO, *J. Math. Phys.* 18, 1612 (1977); *Found. Phys.* 8, 191 (1978).
20. L. D. LANDAU and E. M. LIFSCHITZ *Fluid Mechanics* (Pergamon, London, 1959).
21. A. EINSTEIN and L. HOPF, *Ann. Phys. (Leipzig)* 33, 1105 and 1096 (1910).
22. S. M. MOORE, *Lettere Nuovo Cimento*, 32, 91 (1981).
23. SEE, E. G., L. DE LA PEÑA-AUERBACH and A. M. CETTO, *Derivation of Quantum Mechanics from Stochastic Electrodynamics*, preprint IFUNAM 76-18 (1976).
24. A. L. FETTER and J. D. WALECKA, *Theoretical Mechanics of Particles and Continua* (McGraw-Hill, New York, 1980).
25. S. M. MOORE, *FOUND. Phys.* 9, 237 (1979); *J. MATH. Phys.* 21, 2102 (1980).
26. H. GRABERT, P. HANNIGI and P. TALKNER, *Phys. Rev. A* 19, 2440 (1979).
27. This name has sometimes been used for denoting the Abraham-Lorentz equation with a random or Stochastic driving force which usually refers to the electric component of the ZPF.
28. G. CAVALLERI, *Phys. Rev. D* 23, 363 (1981).
29. P. CLAVERIE and S. DINER, *Int. J. Quantum Chemistry Vol. XII* 41 (1977).
30. P. CLAVERIE in *Proceedings Einstein Centennial Symposium on Fundamental Physics* (Universidad de los Andes, Bogotá, 1981).
31. G. CAVALLERI, personal communication.
32. T. H. BOYER, *Phys. Rev.* 186, 1304 (1969).
33. A. RUEDA and J. A. TAUBER, Uniandes preprint (to be published).
34. See, e.g., T. S. KUHN, *Black-Body Theory and the Quantum Discontinuity* (Clarendon Press, Oxford, 1978).
35. The thermodynamics of thermal radiation fields has been examined in A. RUEDA, *J. CHEM. Phys.* 58, 3230 (1973); *J. Opt. Soc. of Am.* 63, 573 (1973); *Phys. Rev. A* 8, 2099 (1973) and *Found. Phys.* 4, 215 (1974).
36. A. RUEDA - *Explicit enunciation of hypothesis in a fluid model for the one particle Schrödinger's equation in the context of Stochastic Electrodynamics in Stochastic Processes in Physics and Related Fields*, B. Gómez, S. M. Moore, A. M. Rodríguez-Vargas and A. Rueda, editors (World Scientific Publishers, Singapore, 1983).
37. A. RUEDA, Uniandes Preprint 56-11-83 (Nov. 1983) to be published; *Phys. Rev. A* 30, 2221 (1984).
38. G. CAVALLERI (1983), preprints to be published in *Lettere Nuovo Cimento* and in *Nuovo Cimento A*.
Publishing in a very modified form and introducing Zitterbewegung as an additional hypothesis to those of ordinary SED in *Let. Nuovo Cimento* issue of 16 July (1986).
39. A proof that this is true at all speeds for anharmonically bound polarizable particles is given in C. Díaz-Salamanca and A. Rueda, *Phys. Rev D* 29, 648 (1984).

CONSIDERACIONES SOBRE LA NATURALEZA MORFOLOGICA DE LAS FLORES DE ALGUNOS GENEROS DE LAS CYPERACEAE

Por Luis Eduardo Mora-Osejo¹

SUMMARY

The following zones are to be distinguished in the sinflorescences of *Oreobolus*: basal internode of the culm, branching zone of the culm, distal internode of the culm and the pseudospikelet or staquioide. The sinflorescence as well as the paracletes of *Oreobolus goeppingeri* appear as the most reduced among the species of *Oreobolus* referred to in this paper. On the other hand, the foliar nature of the tepals of *Oreobolus* can be demonstrated by comparing them with vegetative leaves. Tepals are strongly modified leaves, incorporated to the terminal flower of the spikelet, and as such, they have to be considered as true perigonal elements. The insertion of the perigonal bristles of the flowers of *Dulichium arundinaceum* at different levels of the floral axis can be explained by considering that they are homologous to vegetative leaves. The ontogeny of different cyperaceous flowers does not support Matfeld's sinantium theory. The hair-like structures that surround the flowers of *Eriophorum* species are unique structures that originate "de novo" from the semicircular meristematic protuberance, which result from enlargement and fusion of the individual perigonal primordia.

RESUMEN

En la sinflorescencia de *Oreobolus* se distinguen los siguientes sectores: internodio basal del culmo, zona de ramificación del culmo, internodio

distal y *pseudoespícula* o *estaquioide*. La sinflorescencia y las *pseudoespículas* de *O. goeppingeri* aparecen como las más reducidas entre todas las especies de *Oreobolus* analizadas en este trabajo. El análisis comparativo permite derivar de los nomófilos la configuración de los tépalos de *Oreobolus*, con lo cual se pone en evidencia la naturaleza foliar de estos. Por consiguiente, los tépalos son hojas fuertemente modificadas incorporadas a la flor terminal, y conforman un perigonio verdadero. La inserción, en las flores de *Dulichium arundinaceum*, de las setas perigonales a altura diferente, se explica si se tiene en cuenta que tales estructuras son de naturaleza foliar (filomas) y por consiguiente pueden insertarse a diferente altura, o sea, en nudos diferentes. Los resultados del estudio ontogenético comparado de las flores de las Cyperaceae no aportan evidencias a favor de la teoría de MATTFELD (1936), sobre la naturaleza sinántica de las flores de las Cyperaceae. Las emergencias filiformes que rodean las flores de *Eriophorum* son estructuras sui generis, que se originan "de novo" a partir de la protuberancia meristemática semicircular, resultante del agrandamiento y fusión de los primordios perigonales individuales.

INTRODUCCION

El género *Oreobolus* ha llamado la atención de los ciperólogos, particularmente por la presencia constante en sus flores de dos verticilos conformados por elementos escuamiformes generalmente interpretados como perigonio. Por esta característica y por la tríflora de las pseudoespículas algunos autores han considerado que las flores de *Oreobolus* representan la condición intermedia entre las

¹ Profesor Titular, Departamento de Biología e Instituto de Ciencias Naturales-MNH, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 7495, Bogotá, Colombia.

flores de las Juncaceae y de las Cyperaceae. Por la misma razón, suponen que *Oreobolus* es uno de los géneros más primitivos de las Cyperaceae, HUTCHINSON 1959, PFEIFFER 1920, TAKHTAJAN 1959.

SCHULTZE-MOTEL (1959) se aparta de esta interpretación, y acoge la hipótesis de MATTFELD (1936), según la cual las flores de las Cyperaceae no representan euancios, sino sinancios, en algunos casos extremadamente reducidos. En cuanto a la uniflora de las pseudoespículas de *Oreobolus* SCHULTZE-MOTEL (l.c.) opina que se trata de una condición derivada, es decir, producto final de un proceso reductivo. A esta misma conclusión llegó MORA (1960), con base en el estudio comparado de las inflorescencias parciales de último orden de *Rhynchospora*, *Schoenus* y *Oreobolus* y más tarde KUBITZKI (1966) confirmó este mismo punto de vista.

De tal modo que sobre este punto no existe controversia. No así, sobre la naturaleza morfológica

de las escamas que rodean las flores de *Oreobolus* y, en general, sobre la cuestión de si las flores de las Cyperaceae representan euancios o sinancios, en el sentido de MATTFELD (1936).

En este trabajo se examina nuevamente este problema, a la luz de los resultados obtenidos, de una parte, a través del análisis morfológico-comparado o tipológico del vástago y de las pseudoespículas de varias especies de *Oreobolus* y, por otra, de los estudios ontogenéticos de las flores de otros géneros de Cyperaceae: *Fuirena*, *Dulichium*, *Seirpus* y *Eriophorum*.

TIPOLOGIA DE LOS VASTAGOS DE OREOBOLUS

El tipo organizacional de las plantas de *Oreobolus* coincide con el de las Cyperaceae, en general. Se trata de un sistema simpodial en el cual las ramificaciones de diferente orden culminan en inflorescencias. Los elementos del simpodio muestran en

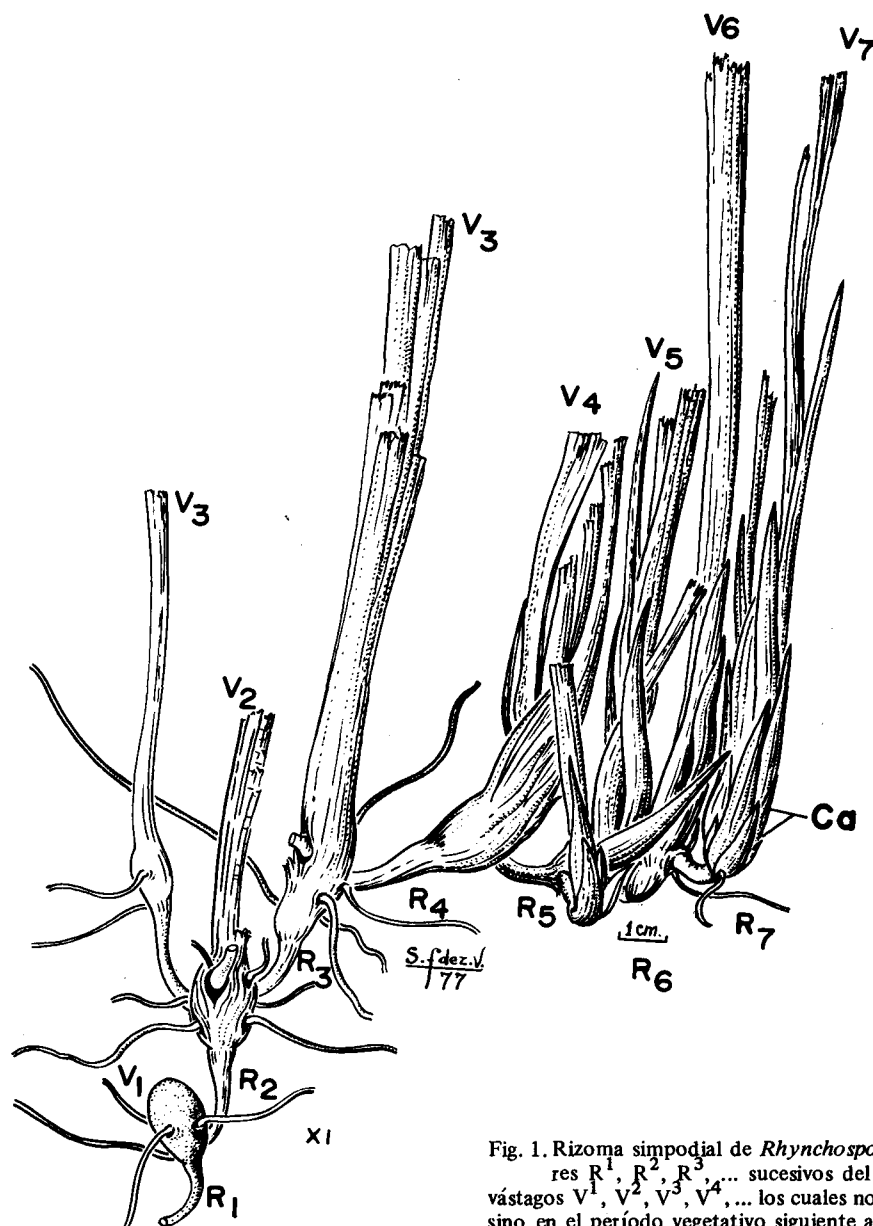


Fig. 1. Rizoma simpodial de *Rhynchospora macrochaeta*. Los sectores R^1, R^2, R^3, \dots sucesivos del simpodio, culminan en los vástagos $V^1, V^2, V^3, V^4, \dots$ los cuales no florecen simultáneamente, sino en el período vegetativo siguiente a la floración del respectivo vástago madre. Ca, catáfilos.

algunas especies desarrollo siléptico, por lo cual en una misma planta florecen simultáneamente vástagos de diferente edad y, por consiguiente, de distinto orden de aparición. Los vástagos que continúan el simpodio aparecen, en algunas especies, en las axilas de las hojas más superiores (MORA, 1960). En todas, las especies de *Oreobolus*, en la región vegetativa, solamente se encuentran nomófilos, cuyo número varía según la especie. Las bases o basifilos de estas hojas no son tubulares, sino abiertas. A diferencia de lo que sucede en la gran mayoría de las especies de las Cyperaceae, no se han observado catáfilos, ni rizomas de internodios alargados de desarrollo cataléptico, provistos de catafilos, como es frecuente en otras Rhynchosporoide (Fig. 1).

La renovación siléptica, la extensión de la zona de innovación a todos los nomófilos y la promoción acrotónica del crecimiento de los vástagos de renuevo determinan, en conjunto, el predominio de la región de innovación sobre la sinflorescencia, de acuerdo con la correlación: zona de innovación/sinflorescencia, principio organizacional determinante de los diferentes biotipos de las Cyperaceae (MORA, 1960). En contraste con el predominio de la zona de innovación, la sinflorescencia aparece fuertemente reducida (Fig. 2, D), sobre todo si se la compara con las sinflorescencias de especies de *Rhynchospora* que habitan en los mismos biotipos, propios de las especies de *Oreobolus*, los cuales presentan, generalmente, desarrollo cataléptico de los vástagos de renuevo, por ejemplo, *Rhynchospo-*

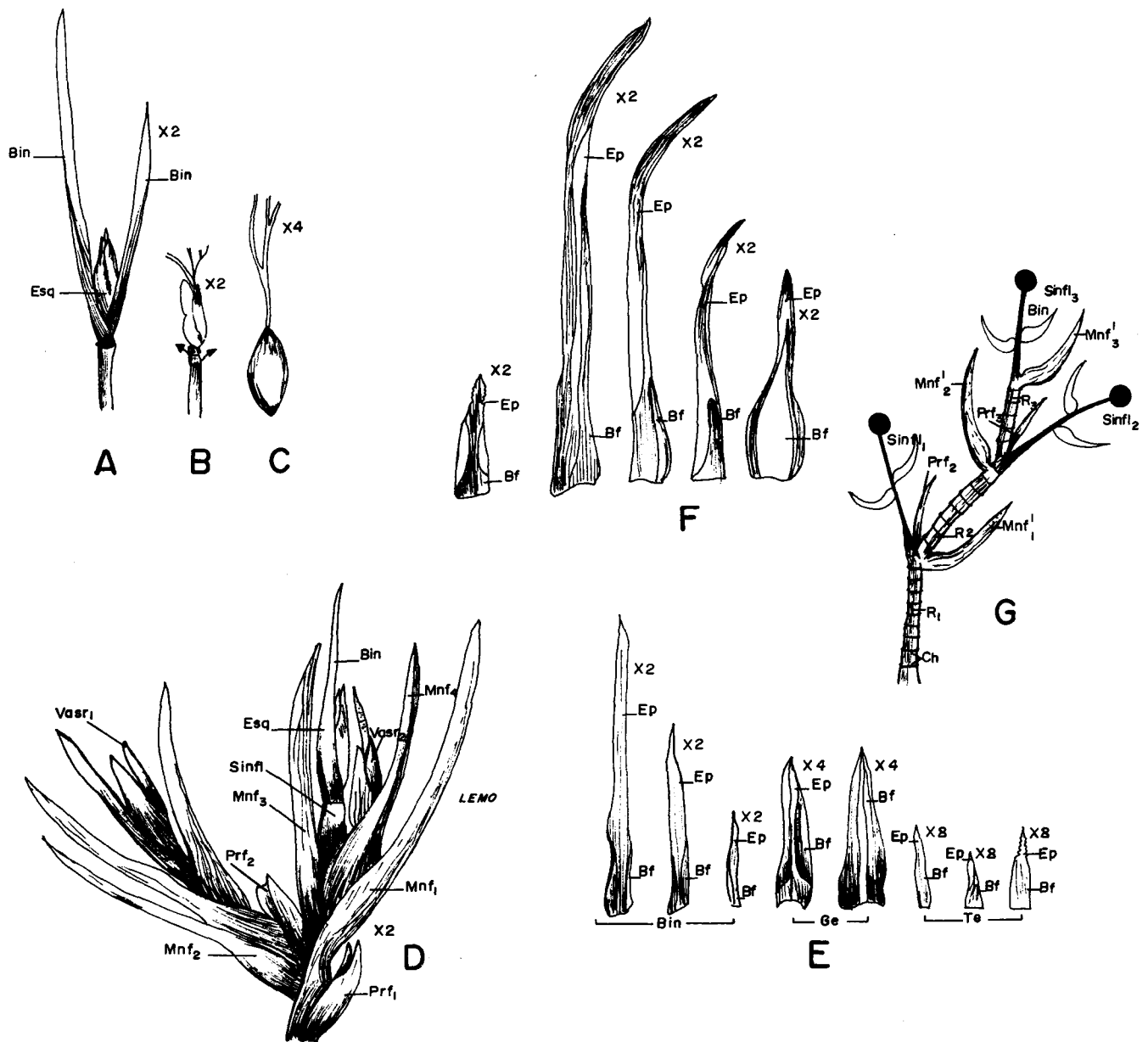


Fig. 2. *Oreobolus goeppingeri* A-E. A, espícula rodeada de las brácteas de la inflorescencia; B, espícula sin las brácteas de la inflorescencia, las flechas señalan los rudimentos de los paracládios; C, nuez; D, estructura del vástago; E, sucesión foliar; F, nomófilos de *O. pumilio*, *O. venezuelensis*, *O. goeppingeri*, y *O. obtusangulus* (vista lateral y adaxial). G, plan organizacional de las plantas de *O.*

obtusangulus. De cada sector simpodial aparece dibujado solamente el nomófilo distal. De los demás aparecen las cicatrices. Bf, basifilo; Bin, bráctea de la inflorescencia; Ch, cicatrices de hojas desprendidas; Ep, epifilo; Esq, estaquioides; Gl, glumas; Mnf, monófilo; Prf, prófilo; R1, R2 ... sectores del rizoma simpodial; Sinfl, sinflorescencia; Te, tépalos; Vasr, vástagos de renuevo.

ra macrochaeta. Desde luego, el plan organizacional descrito, adopta expresiones diferentes, según se trate de una u otra de las especies de *Oreobolus*, como se verá a continuación.

La figura 2, G muestra el plan organizacional de una planta de *O. obtusangulus*. En el nomofilo distal (Mnf_1^1) del primer sector del simpodio que culmina con la sinflorescencia $Sinfl.^1$ se asienta el vástago de innovación que culmina a la vez, en la $Sinfl.^2$. Este vástago forma el segundo sector del Simpodio y a él pertenecen el profilo Prf^2 y el nomofilo Mnf_2^1 . En la axila de éste se inserta el siguiente sector del simpodio, al cual pertenecen el Prf^3 , el Monofilo Mnf_3^1 y la Sinflorescencia $Sinfl^3$, también de posición terminal, como todas las del sistema. Las sinflorescencias constan del eje principal en el cual se insertan dos brácteas foliosas (Bin) a corta distancia de la base, diferenciable de los nomofilos del mismo sector simpodial, únicamente por el tamaño menor. Estas brácteas, por lo general, no sustentan ramificaciones de la Sinflorescencia, por lo cual ésta no presenta sino un solo estaquioides o pseudoespícula.

A diferencia de la especie anterior, en *O. venezuelensis* las brácteas sinflorescenciales llevan ramificaciones, es decir, paracladios, en el sentido de TROLL (1950, 1969), los cuales terminan en estaquoides, al igual que el eje principal; no sin antes ramificarse por repetidas veces a partir de las axilas de los perfiles de los vástagos de diferente orden. Estas ramificaciones, tal como las de la región vegetativa de la planta, representan sistemas simpodiales monocásicos, pero a diferencia de aquellos carecen de filomas foliosos. Este comportamiento recuerda el de las inflorescencias parciales de ciertas especies de *Scleria*, como lo fuera ya observado y anotado por MORA (1960, 1985).

En *O. goeppingeri*, Fig. 2, D, la región vegetativa concuerda, en lo fundamental, con la de *O. obtusangulus*. La diferencia más ostensible, aparte del mayor número de nomofilos presente en esta última especie, consiste en que la floración de los sectores sucesivos del simpodio no es simultánea. Por otra parte, en *O. goeppingeri* el internodio que separa las dos brácteas sinflorescenciales del estaquioides terminal, a diferencia de *O. obtusangulus* y *O. venezuelensis*, es muy corto, al punto que tales brácteas lo envuelven a manera de involucro (Figs. 2, A y D). El internodio basal es asimismo cortísimo por lo cual la sinflorescencia permanece escondida entre los nomofilos y después de la madurez se descompone con estos, al igual que la pared del fruto; con lo cual se libera la semilla. Las brácteas sinflorescenciales, (Bin) por lo general, llevan rudimentos de yemas axilares paracládicas que nunca se desarrollan. El estaquioides propiamente dicho está formado por dos glumas (Fig. 2, F), homologables, de acuerdo con el Principio de Continuidad (EKARDT, 1964), con las brácteas sinflorescenciales y, desde luego, con los nomofilos de la

región vegetativa. En estos últimos el epifilo y el basifilo alcanzan el desarrollo máximo (Fig. 2, F).

En resumen, la inflorescencia de *O. goeppingeri* representa la condición extrema de una progresión reductiva que afecta no solamente la sinflorescencia, sino también el estaquioides y su única flor terminal.

Tanto en *O. obtusangulus* como en *O. venezuelensis*, los nomofilos de tamaño más pequeño presentes en el culmo o brácteas de la inflorescencia, como se les llama en este trabajo, para mayor concisión, y al menos las tres glumas¹ inferiores constan del basifilo y del epifilo, mientras que en la gluma superior el epifilo desaparece. En *O. goeppingeri* las pseudoespículas o estaquoides constan de dos glumas solamente, aunque, como se dijo, debido al acortamiento máximo del internodio distal del escapo las dos brácteas inflorescenciales, se aproximan e incorporan a ella. En esta especie, tanto las brácteas inflorescenciales como las glumas son de tamaño mucho mayor que en las especies anteriormente nombradas. En las brácteas inflorescenciales y en la gluma inferior están presentes tanto el basifilo como el epifilo, mientras que en la gluma superior sólo está presente el basifilo. Sin embargo, en las tres especies estudiadas la transición de los nomofilos hasta la gluma superior se cumple paulatinamente. El paso siguiente consiste en la transición desde la gluma superior a los dos verticilos de tépalos en cuya configuración en las especies *O. obtusangulus* y *O. goeppingeri*, al igual que en la de la gluma superior, principalmente interviene el basifilo (Figs. 2, E y 3, F).

En síntesis, es posible derivar desde los nomofilos u hojas normales la configuración de los tépalos, con lo cual se comprueba también su naturaleza toliar. Por consiguiente, los tépalos son hojas incorporadas a la flor terminal y en tal medida, puede inferirse que conforman un verdadero perigonio, de acuerdo con la definición de TROLL (1927) y TAKHTAKJAN (1959).

DIVERSIDAD MORFOLOGICA DE LOS TEPALOS

En *O. obtusangulus* y *O. venezuelensis* los tépalos de una misma flor poseen la misma forma y más o menos el mismo tamaño; no sucede lo mismo en *O. goeppingeri*, donde se presentan marcadas diferencias de tamaño y de forma. Tal diversidad proviene particularmente del alargamiento de la parte distal (homologable al epifilo) acompañado de la reducción del crecimiento transversal al punto que la forma del epifilo coincide con la de las setas perigonales de *O. ambiguus* del norte de Borneo (Fig.

¹ En realidad son susceptibles de diferenciarse en hipsófilos foliosos y glumas, propiamente dichas, según mantengan o no la consistencia y apariencia foliosa.

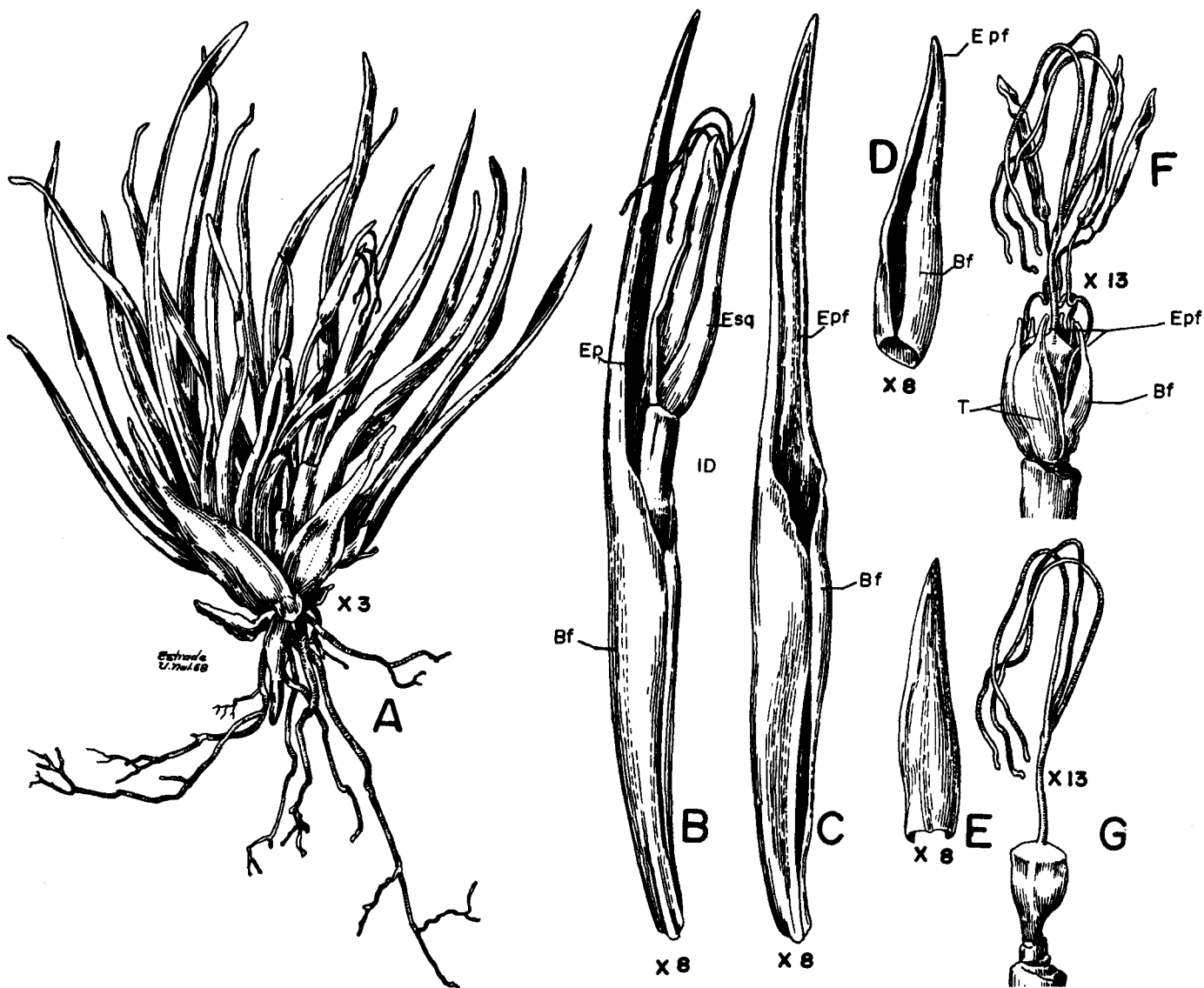


Fig. 3. *Oreobolus obtusangulus*: A, hábito de la planta; B, culmo con una de las brácteas de la inflorescencia y la espícula terminal; Bf, basifilo; C, bráctea de la inflorescencia, vista frontal; D, gluma

vista de frente; E, gluma vista adaxial; Ep, epifilo; Esq, estaquioide; F, flor terminal rodeada de dos verticilos de tépalos; G, nuez; ID, internodio distal; T, tépalos.

4,C). De todos modos, las formas que adoptan los tépalos de esta especie representan la transición entre las configuraciones escumiformes y setiformes que pueden ocurrir en las especies de *Oreobolus*, (Figs. 4, A, B y C).

El análisis anterior permite captar cómo pudo surgir la configuración de los tépalos setiformes en otros géneros de las Rhynchosporoideae y de las Cyperaceae, en general, la figura 4 muestra una serie de tépalos de los verticilos exteriores de una flor de la variedad típica de *Oreobolus goeppingeri*, procedente del Macizo de Chirripó Grande (costa Rica) dibujados a gran aumento. Los tépalos del verticilo exterior (Fig. 4, A, B) no solamente difieren en tamaño sino también en la forma y sobre todo, en el menor grado de diferenciación del epifilo con respecto a los del verticilo interior; en éste la región distal del epifilo se alarga a manera de una arista cuya forma, como se dijo coincide con la de las

setas perigonales de *O. ambiguus* del norte de Borneo, de la Sección *Setiferi*, establecida y caracterizada por KUKENTHAL (1940), así: "Perigonium e setis 6 albidis antrorsus scabris vix persistentibus constructum", o con las setas perigonales de otras Rhynchosporoideae, por ejemplo, especies de *Rhynchospora*; solamente que en la Sección *Eurynchospora* del subgénero *Diplostyleae* de este género, los pequeños tricomas marginales, en unas especies son antrorsos, como en *Oreobolus*, mientras que en otras especies son retrorsas, como ocurre también en otros géneros de las Cyperaceae, cuyas flores están provistas de perigonio, por ejemplo, *Fuirena*.

Entre las especies de *Fuirena* interesa, en particular, el estudio del perianto de *F. pubescens*, ya que mientras los tépalos del verticilo externo son setiformes, los del verticilo interno son petaliformes (Fig. 5), es decir, que su forma es el resultado de una nueva transformación, al igual de lo que

ocurre en los tépalos del verticilo interno de *Oreobolus goeppingeri*.

Si se comparan los tépalos internos de las flores de *Fuirena* con los del verticilo externo, salta a la vista que la diferencia entre unos y otros radica en que en los primeros ha tenido lugar el ensanchamiento de la zona central del hipofilo mientras el epifilo permanece corto y mantiene la forma de seta.

Si ahora se comparan las setas y pétalos de *Fuirena*, de una parte, con los tépalos de *O. goeppingeri*, se observa que también en este último caso, el epifilo se angosta, mientras el hipofilo permanece ensanchado. En varias otras especies de *Fuirena*, por ejemplo, *F. umbellata* todos los elementos del perigonio adoptan la forma de setas. Este comportamiento es la regla general en *Scirpus* y demás géneros de la Scirpeae.

Las transformaciones que dan lugar a los tépalos setiformes del *Oreobolus* y, en general, de otros géneros de Cyperaceae cuyas flores poseen perigonio, ocurren, como se ha visto, solamente en la región floral. Es también en esta región del vástago donde ocurren las transformaciones que dan lugar a la gran diversidad de formas y de tamaños de setas perigonales, las cuales inclusive pueden desaparecer totalmente.

De aceptarse la teoría de MATTFELD (1936) según la cual las flores hermafroditas de las Cyperaceae representan sinancios, habría que esperar que las transformaciones descritas del epifilo y basifilo al menos esporádicamente, deberían también presentarse en las glumas que forman el estaquioide.

Pero ello no sucede en realidad en ninguno de los grupos o taxa que comprenden las Cyperaceae. Las glumas que sustentan las flores de las Cyperaceae, generalmente, son de forma y tamaño uniforme y suelen tener el carácter de brácteas basifílicas, en cuanto que el basifilo aparece fuertemente desarrollado y el epifilo reducido, en contraste con lo que sucede con los tépalos y setas perigonales, las cuales, según se ha podido demostrar, están conformadas, al menos en parte, por el epifilo.

A la luz de las conclusiones anteriores, la inserción a alturas diferentes de las setas perigonales de las flores de *Dulichium arundinaceum*, (Fig. 6) principal argumento a favor de la teoría del sinancio de MATTFELD (l.c.), se explicaría, teniendo en cuenta que, como se demostró, dichas estructuras son de naturaleza foliar y como tales se insertan en nudos diferentes, como es la regla en las Cyperaceae. Solamente, al final de la progresión que concluye en la aparición del euancio, como nueva unidad organizacional, se produce el acortamiento extremo de los internodios, la modificación de la filotaxia y la ordenación de los filomas en verticilos. La nueva unidad organizacional, genera nuevas

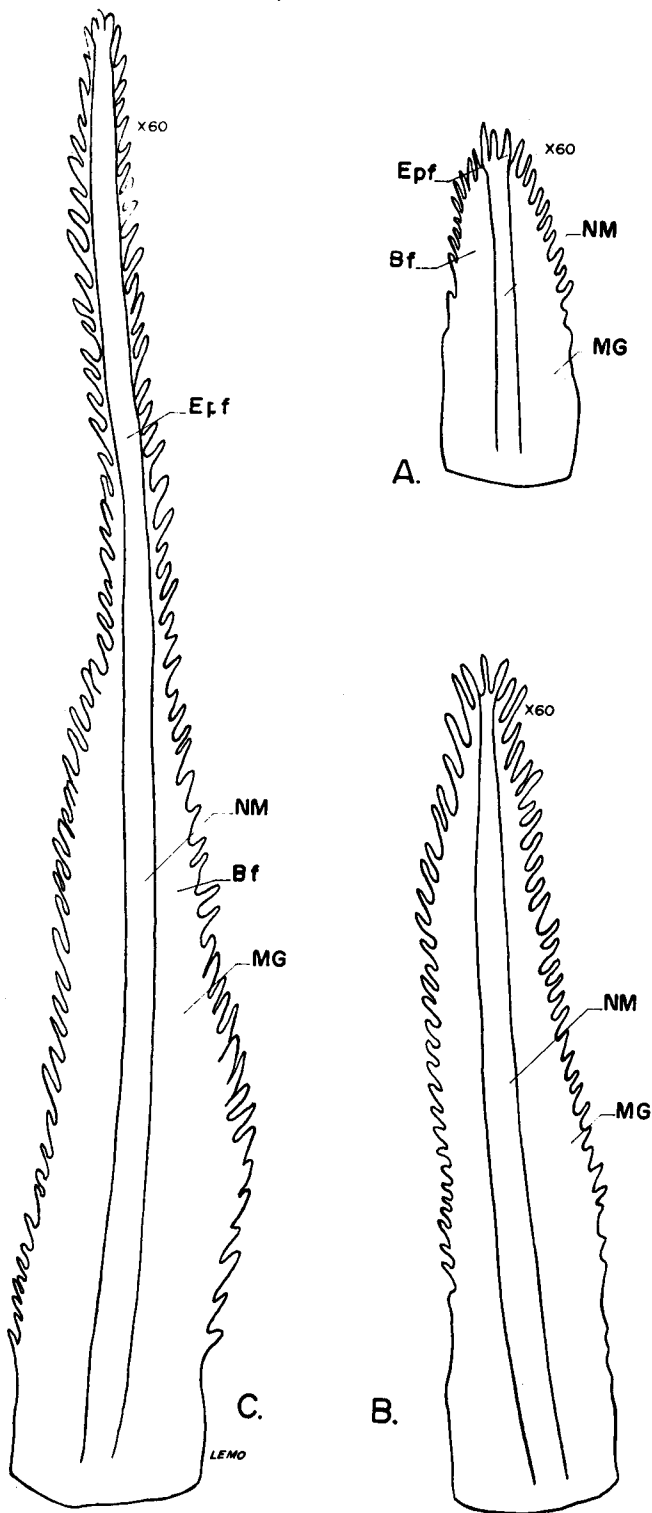


Fig. 4. *Oreobolus goeppingeri*. Tépalos de los verticilos exterior e interior del perigonio. A y B, tépalos del verticilo exterior; C, tépalo del verticilo interior. Mientras en los tépalos del verticilo exterior el epifilo aparece fuertemente reducido, en los del verticilo interior el epifilo se desarrolla y adopta la forma de seta. Bf, basifilo; Epf, epifilo; MG, márgenes de los tépalos; NM, nervio medio.

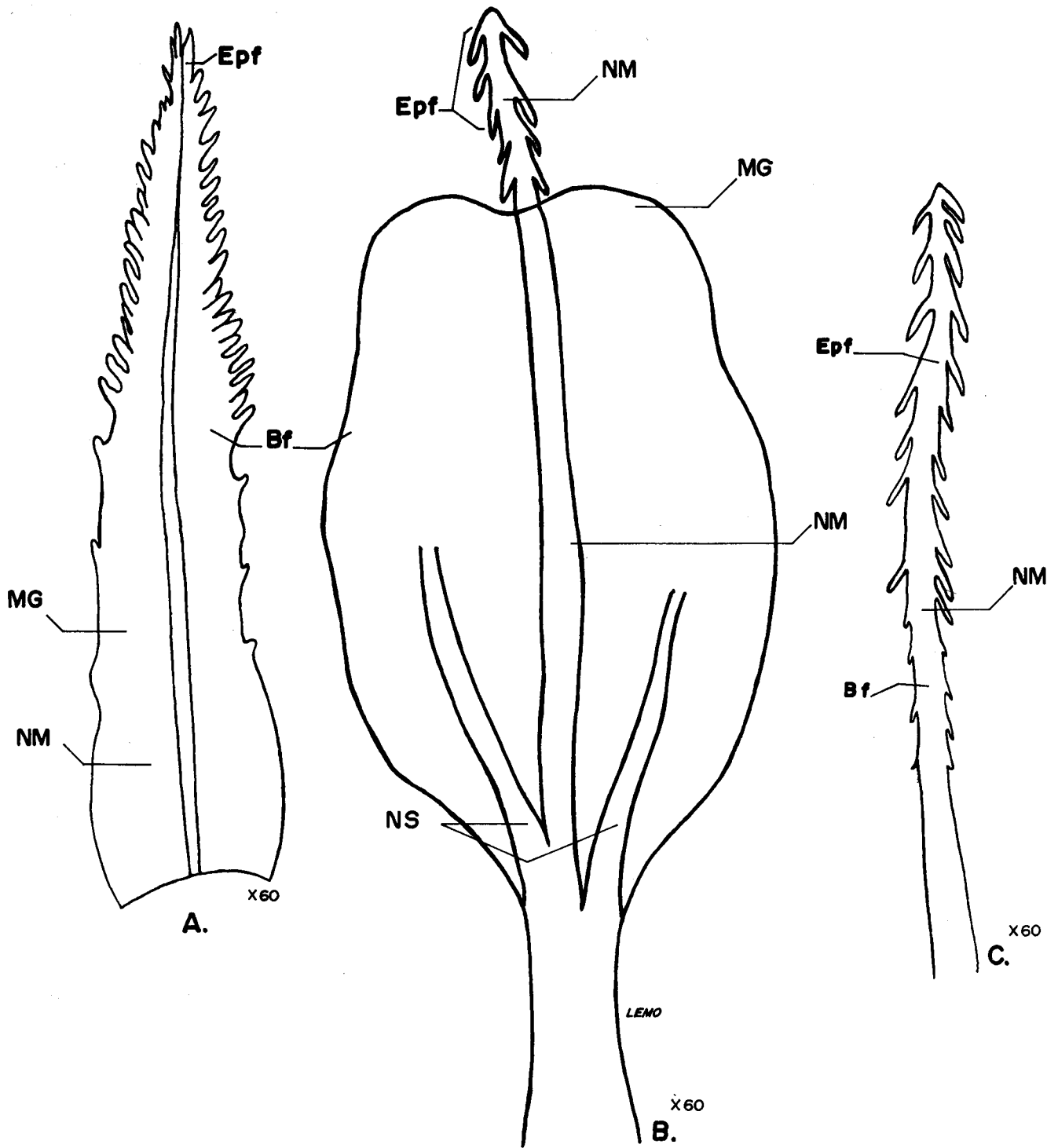


Fig. 5. *Fuirena pubescens* y *Oreobolus goeppingeri*. A, tépalo de *Oreobolus goeppingeri*, verticilo externo, tricomas marginales antrorsos; Bf, basifilo; Epf, epifilo; Mg, márgenes de los tépalos; NM,

nervio medio; NS, nervio secundario. B, tépalo del verticilo interno de *Fuirena pubescens*, epifilo setiforme con tricomas retrorsos. C, seta del verticilo externo del perigonio.

tendencias configurativas que se plasman en formas diferentes y producen la diversidad morfológica de los elementos florales y de la totalidad de la flor.

ONTOGENESIS DE LAS FLORES DE ALGUNOS GENEROS DE LAS CYPERACEAE

Los estudios ontogenéticos efectuados por el autor en las flores de *Dulichium arundinaceum*, *Scirpus lacustris* y *Eriophorum angustifolium* confirman también las interpretaciones anteriores. Así, los primordios florales de *Dulichium arundinaceum* muestran claramente que todos los elementos del perigonio surgen por debajo de los estambres y se ordenan en 2 verticilos diferentes. Esto mismo se observa aún en estadios avanzados del desarrollo (Fig. 6). El desarrollo de cada elemento se cumple en completa coincidencia con el desarrollo floral de *Scirpus lacustris*.

La figura 7 representa una serie de estadios de desarrollo de las flores de *S. lacustris*. Al principio, el primordio floral aparece en forma de una protuberancia esférica (Fig. 7, A), el cual pronto por ensanchamiento en dirección transversal adopta forma elíptica (Fig. 7, B). En los lados angostos de este cuerpo surgen dos protuberancias a partir de las cuales se originan los elementos del verticilo perigonal exterior, (Fig. 7, C). Su aparición sucede, por consiguiente, antes que se forme cualquier otra estructura floral; esto contradice lo afirmado por PAYER (1857) y SCHUMANN (1890) que creen haber observado retardamiento en su aparición. BARNARD (1957), con base en estudios histogenéticos en las flores de *Scirpus validus*, obtuvo resultados que confirman las observaciones del autor del presente trabajo. En la figura 7, D se representa otro estadio más avanzado del desarrollo del primordio. Aquí ya pueden verse los primordios de los estambres. En seguida, aumentan de volumen los dos primordios de los estambres, mientras que simultáneamente el punto vegetativo de la flor inicia la formación del ovario, (Fig. 7, D y E). En este momento, ocurre la formación de un tercer elemento anterior del perigonio y de un estambre anterior (Fig. 7, F y G). En el estadio siguiente, ya es visible la tercera ramificación del estigma.

Hasta este momento no podría argumentarse nada en contra de la teoría del sinancio; con mayor razón, si se tiene en cuenta que tanto las setas perigonales como los tres estambres presentan un fuerte desplazamiento hacia adelante (Fig. 7, H). Las dificultades para esta interpretación surgen cuando tienen lugar la aparición de los demás elementos del perigonio, pues estos aparecen en alternancia con los elementos del perigonio inicialmente formados, precisamente debajo de los tres estambres, con los cuales también alternan (Fig. 7, I), lo cual no tendría por qué ocurrir si los elementos del perigonio fuesen realmente brácteas de sustentación de los estambres, de acuerdo con la teoría del sinancio.

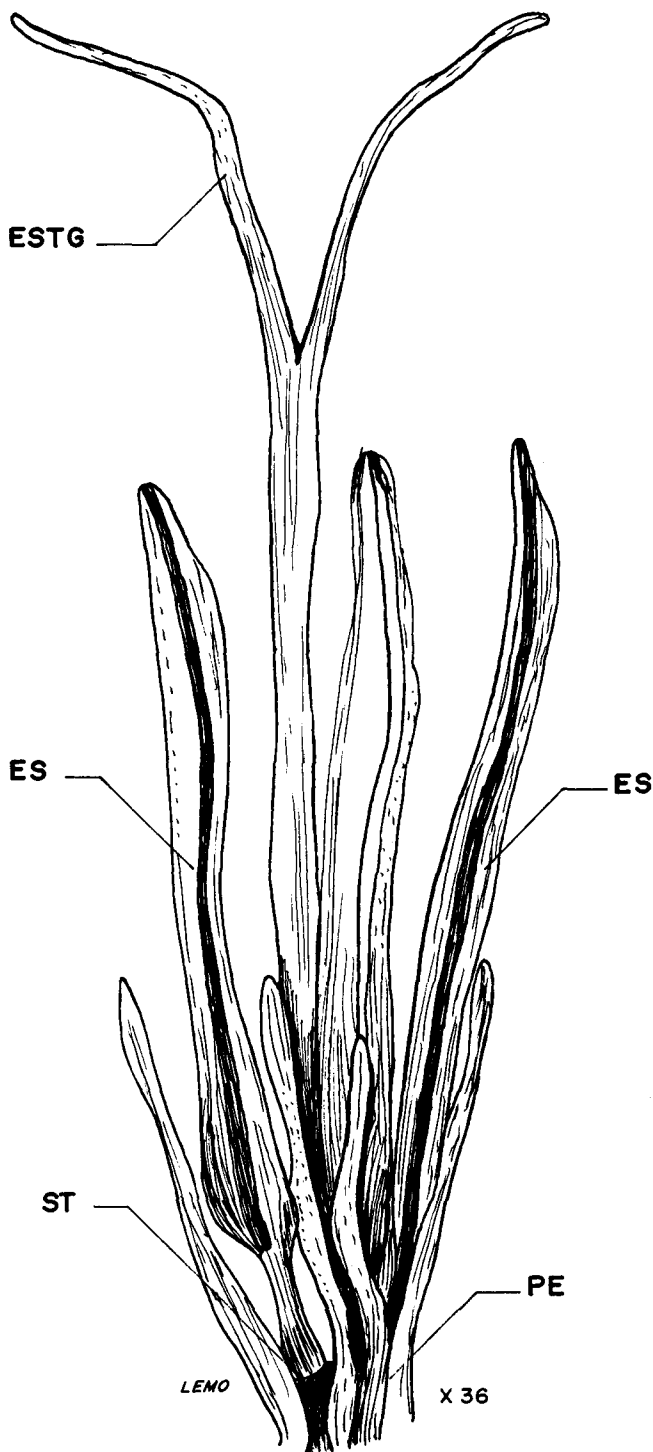


Fig. 6. *Dulichium arundinaceum*. Flor en preantesis. Obsérvese la posición de la inserción de los estambres, por encima de la de las setas perigonales. ES, estambre; ESTG, estigma; PE, perigonio; IST, inserción estambre.

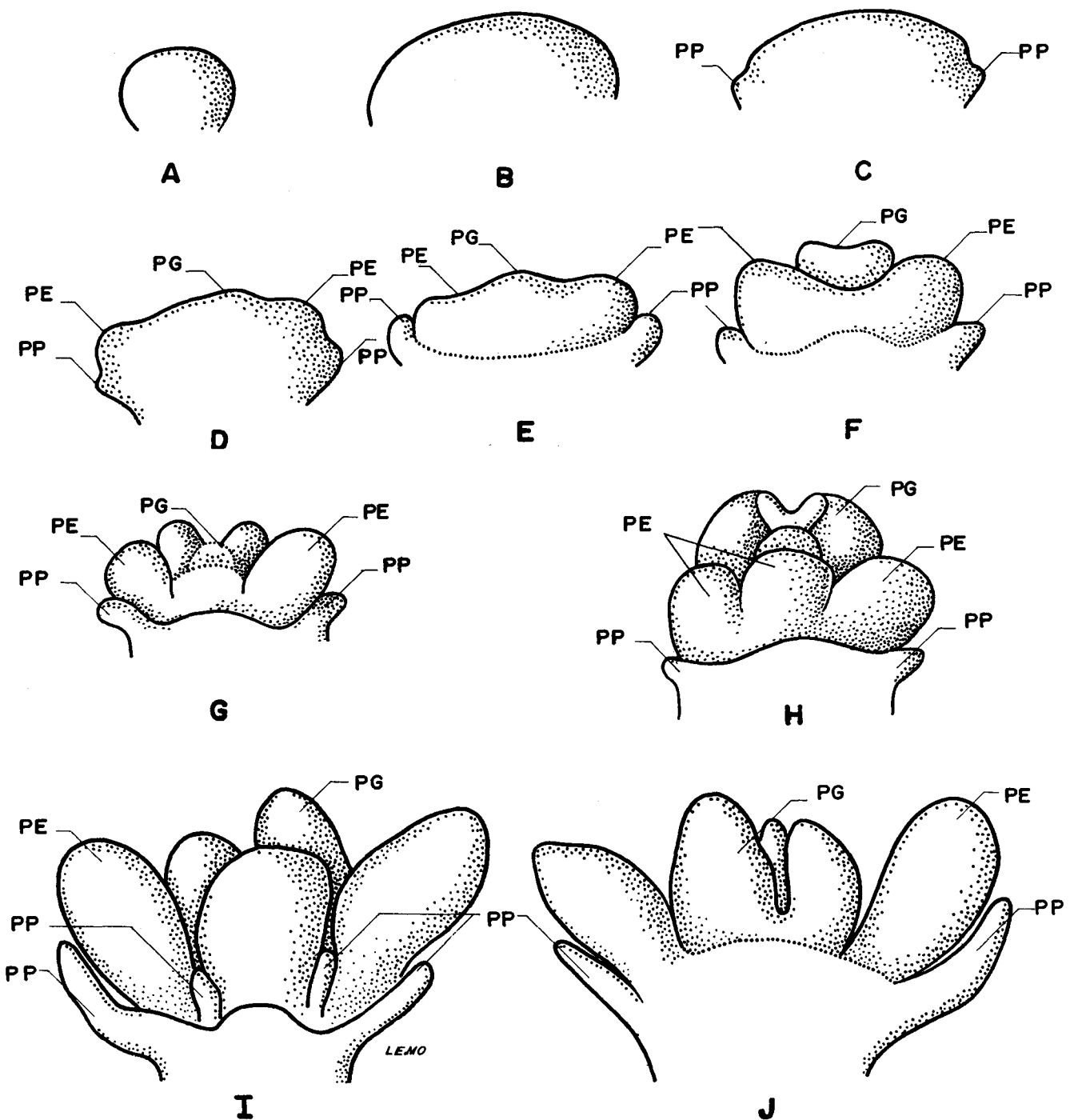


Fig. 7. *Scirpus lacustris*. Ontogénesis de la flor. Estadios A-C, engrandecimiento del primordio foliar y aparición en el estadio C de los primeros primordios perigonales. Estadio D, aparición de los primeros primordios estaminales y del gineceo. Estadio E, fusión de los primordios perigonales por una banda meristemática abaxial. Estadio F, aparición del tercer primordio perigonal abaxial; acentuación de la diferenciación de los primordios estaminales y del gineceo. Estadio G, intensificación del desarrollo de los primordios estaminales y del gineceo y retardamiento de la diferenciación de los

primordios perigonales. Estadio H, complementación del gineceo e intensificación del desarrollo de los primordios estaminales. Estadio I, complementación del desarrollo de los primordios estaminales y del gineceo, aceleración del crecimiento de los primordios perigonales abaxiales y aparición de los primordios del segundo verticilo perigonal, vista abaxial. Estadio J, lo mismo que I pero en vista adaxial. Observese la ausencia de primordios perigonales adaxiales en este estadio. PP, primordio perigonal; PE, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo.

PG



Fig. 8. Inflorescencia de *Eriophorum angustifolium*. Obsérvese los mechones formados por las emergencias filiformes perigonales.

La aparición de un 6° elemento del perigonio en el lado adaxial de la flor sucede, por regla general, con gran tardanza o deja de formarse en absoluto. En el estadio representado en la figura 7, J, aún no ha aparecido todavía tal elemento del perigonio.

Las 3 ramificaciones del estigma aparecen opuestas a los 3 estambres lo cual pone en evidencia la supresión del verticilo interior de estambres en las flores de *S. lacustris*. Las flores de algunas especies de *Eleocharis* proporcionan una evidencia favorable a esta hipótesis, puesto que en ellas están presentes 2 verticilos de estambres, de los cuales el interior muestra alternancia con las ramificaciones en las flores de *S. lacustris*. Las flores de algunas especies de *Eleocharis* proporcionan una evidencia

favorable a esta hipótesis, puesto que en ellas están presentes 2 verticilos de estambres, de los cuales el interior muestra alternancia con las ramificaciones del estigma, por consiguiente, en completa concordancia con las flores de las *Liliáceae*.

Las flores de *Eriophorum* (Fig. 8) proporcionan un ejemplo singular sobre las nuevas tendencias formativas que se originan al interior de la flor, entendida como una unidad organizacional. Tales nuevas tendencias formativas modifican uno u otro elemento o la totalidad de la flor y enriquecen sus posibilidades funcionales. Singular en la ontogénesis de las flores de *Eriophorum* es la formación de una protuberancia semicircular abaxial (Fig. 9, A, B y C) que precede la aparición del perigonio. Des-

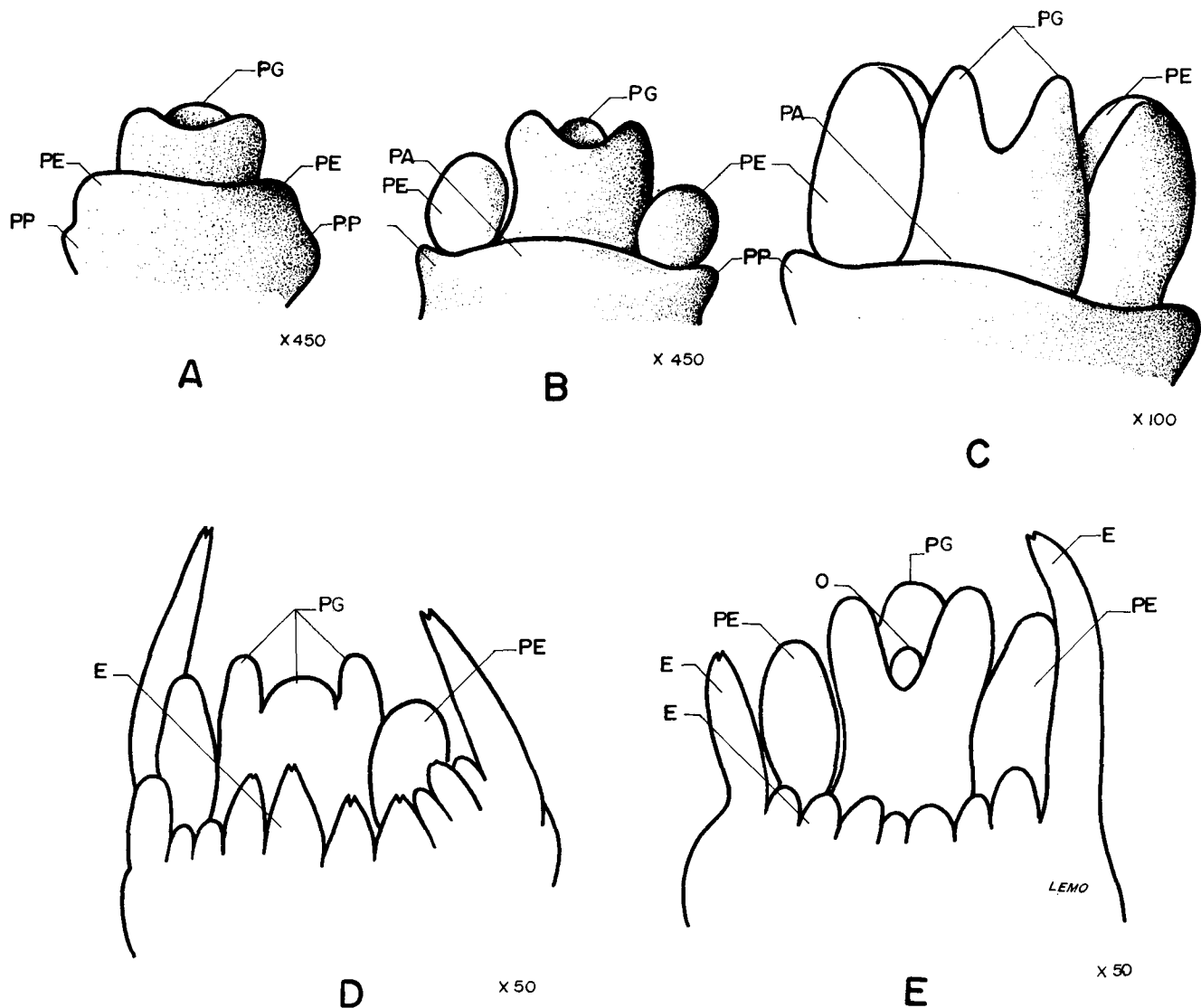


Fig. 9. *Eriophorum angustifolium*, Ontogénesis de la flor. A, la protuberancia meristemática que dará origen al perigonio y al verticilo de estambres comienza apenas a diferenciarse, mientras que el gineceo se encuentra ya en un estadio muy avanzado de desarrollo. B, individualización de los meristemas estaminales y continuación del desarrollo acelerado del primordio del gineceo y formación de un anillo meristemático que rodea todo el primordio floral. C, intensificación del desarrollo de los primordios estaminales y del

gineceo, mientras el meristema perigonal permanece en forma de un anillo que rodea el primordio floral. D, diferenciación de los pelos perigonales a partir del anillo perigonal, vista abaxial. E, el mismo estadio que el anterior en vista adaxial, PA, primordio anular; PE, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo; PP, primordio perigonal; E, emergencias de la protuberancia filiforme meristemática; O, primordio del esbozo seminal.

pués de haberse formado el androceo y el gineceo a partir de la protuberancia semicircular en secuencia centripetal, aparecen una serie de protuberancias cónicas cuyo número y posición no guardan ninguna relación con respecto a la de los estambres y carpelos. Pronto se observa que las protuberancias cónicas que surgen en el mismo sitio donde se encontrarían los elementos del perigonio, muestran crecimiento más rápido, aparecen más largas y anchas que las demás emergencias perigonales, (Fig. 9, D y E). Más tarde, desde luego, desaparecen tales diferencias. Ya en estado adulto las emergencias filiformes perigonales presentan márgenes enteros y son de consistencia delgada. Solamente en el ápice presentan 2 pelos puntiagudos (Fig. 9, D).

PAYER (1857), interpretó la protuberancia semicircular como un disco y por lo mismo denominó a las emergencias filiformes perigonales que de él surgen, configuraciones discales. EICHLER (1875), los consideró "configuraciones foliares especialmente modificadas" y los comparó con el pappus de las compuestas. BLASER (1944), sostuvo la teoría, según la cual surgen por desflecamiento de elementos perigonales sencillos.

En opinión del autor del presente trabajo, se trata de estructuras sui géneris, originadas a partir de la protuberancia meristemática semicircular, resultante del ensanchamiento de los meristemas perigonales, de donde resulta plausible la compara-

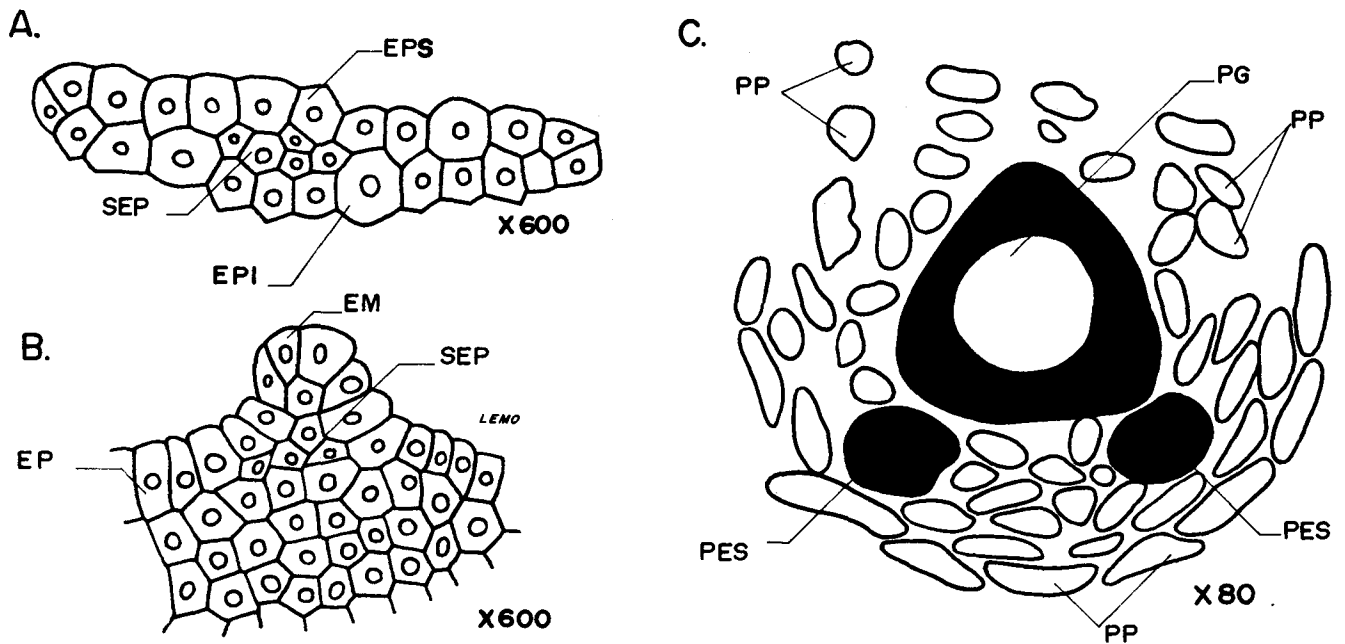


Fig. 10. *Eriophorum angustifolium*. A, corte transversal de una emergencia filiforme perigonal. B, corte longitudinal de una emergencia perigonal. C, corte transversal de un primordio floral.

EM, emergencia; EPS, capa epidermis superior; EPI, capa epidermal inferior; PES, primordio estaminal; PG, primordio del gineceo; PP, primordio de emergencias perigonales; SEP, capa subepidermal.

ción que hiciera EICHLER (l.c.) de estas estructuras con el papus de las Asteraceae.

La opinión de BLASER (l.c.) no resulta convincente, toda vez que su principal argumento consiste en la distribución de las emergencias filiformes perigonales en 5 grupos separados unos de otros que rodearían el primordio floral. Cada grupo correspondería a un elemento perigonal sencillo. La figura 10, C que muestra la sección transversal de una flor joven contradice lo afirmado por BLASER, ya que no aparece la distribución de los elementos perigonales en 5 grupos aislados. Estos surgen donde exista espacio suficiente; por lo mismo, en la cara adaxial de la flor se forma menor número de hilos que en la cara abaxial. En ello, coinciden con la distribución de los elementos perigonales tepaliformes o setiformes de las flores de otras *Scirpeae*.

Los estudios histogenéticos tampoco proporcionan puntos de apoyo para suponer que tuviera lugar desflecamiento de los primordios perigonales o individuales. Tales estudios, por el contrario, refuerzan el origen independiente de cada emergencia filiforme perigonal y, lo que es más relevante,

su carácter de filomas, en el sentido de EICHLER (l.c.).

La Fig. 10, B, muestra una sección longitudinal-medial de una emergencia filiforme perigonal joven de *Eriophorum*. Además de la epidermis participa en su conformación al menos también la capa subepidermal. En ello concuerda con los elementos perigonales setiformes de *Scirpus*, como pudo ser demostrado por BARNARD (1957), para el caso de *S. validus*. La figura 10, A representa la sección transversal de una emergencia filiforme perigonal, en la cual puede también observarse en la región central, además de las epidermis superior e inferior, una capa subepidermal.

AGRADECIMIENTOS

Las Figs. 1 y 3 fueron dibujadas, respectivamente, por los maestros SILVIO FERNANDEZ y MANUEL ESTRADA, a quienes el autor agradece su colaboración. Los demás dibujos y esquemas fueron realizados por el autor de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BARNARD, C. 1957. Floral Histogenesis in the Monocotyledons. *Australian Journal of Botany* 5(2): 115-128.
- BLASER, H.W. 1944. Studies in the Morphology of the Cyperaceae. II. The Prophyll. *American Journal of Botany* 31:53-64.
- EICHLER, A.W. 1875. Blüthendiagramme Vol. 1. Leipzig.
- ECKARD, Th. 1964. Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. *Phytomorphology* 14:79-92.
- HUTCHINSON, J. 1959. The families of flowering plants Vol. 1. 2nd. ed. Londres.
- KUBITZKI, K. 1966. Untersuchungen über den Blütenbau von *Oreobolus* R. Br. *Botanische Jahrbücher f. Systematik u. Pflanzengeographie* 85(1); 80-87, t. 4.
- KÜKENTHAL, G. 1940. Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. *Feddes Repert. Sp. nov.* 48: 60-72.
- MATTFELD, J. 1936. Zur Morphologie und Systematik der Cyperaceae. *Proc. Int. Bot. Congress. Amsterdam.* 330-332.
- MORA-OSEJO, L.E., 1960, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie der Cyperaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen.* 35:263-341.
1985. Ciperaceas y Juncaceas. En: Mutis, J.C., *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada.* Vol. 3(2). Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.
- PAYER, J.B. 1857. *Traité d'Organogenie comparée de la Fleur.* 698-700. Paris.
- PFEIFFER, H. 1920. Versuch einer natürlichen Gruppierung der Unterfamilie der Rhynchosporoideae. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 38:210-215.
- SCHULTZE-MOTEL, 1959. Dulichieae, eine neue Tribus der Cyperaceae-Scirpoideae. *Willdenowia* 2(2):170-175.
- SCHUMANN, F. 1980. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig.
- TAKHTAJAN, A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- TROLL, W. 1928. Organisation un Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.
1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Akad. Wiss. Lit., Abh. Math. naturw. Kl. Jg. 1950, Nr. 15:*377-415.
1969. Die Infloreszenzen Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers 2(1). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

GENETICA DE POBLACIONES EN EL TROPICO AMERICANO XXX*. LAS CATEGORIAS TAXONOMICAS Y CRITICAS A LA TEORIA NEODARWINISTA COMO TEORIA COMPLETA DE LA EVOLUCION

Por *H. F. Hoenigsberg*

Instituto de Genética, Universidad de los Andes,
Bogotá, D. E., Colombia.

En este artículo hemos querido discutir las divisiones que existen a nivel de especies como las consideran los taxónomos. Los que trabajan en la taxonomía de plantas o de animales llegan a distinguir separaciones por medio de las características más salientes, que ellos con su experiencia juzgan importantes para la separación taxonómica, entre individuos de una y de otra especie. Esta separación puramente subjetiva con atributos heurísticos del que la ejecuta tiene su fundamento en la experiencia indispensable para distinguir entre las muchas características aquellas que tienen valor diagnóstico.

Hay que recordar que de las 18-20 categorías de que hace uso un taxónomo no todas poseen un valor equivalente en su significado complessivo. Hay algunas cuyo criterio para agrupar géneros en órdenes es muy diferente al que se usa para otra agrupación y para otros individuos. Los atributos, sea en número o en calidad, pueden ser muy diferentes en la colocación del tigre en la familia Felidae que en la colocación de la abeja en la familia Apidae. Los criterios que se usaron para elaborar esa familia Felidae son válidos para ella, pero pueden no serlo, como en efecto no lo son, para colocar la abeja en la Apidae con otros Himenópteros.

Naturalmente, que la especie por ser la categoría taxonómica que distingue entre los tipos de animales y de plantas, es la más importante de las jerarquías en la clasificación de los animales y de las plantas.

LAS ESPECIES: Como dijimos antes, la distinción entre los diferentes "tipos" de animales y de plantas es lo que resulta del estudio del taxónomo de la forma que conoce. Esos tipos son precisamente las especies en la naturaleza, que el estudioso que las reconoce y que les distingue entre ellas las separaciones que a su vez justifican la nomenclatura específica con que las identifica. Hay especies morfológicamente tan diferentes que su separación se sugiere de por sí; sin embargo, hay otras para las cuales es preciso hacer un reconocimiento detallado para descubrir las características y solamente el aislamiento reproductivo sirve para separarlas. Este último es el caso de las especies sinmórficas (sibling species, en inglés). Se trata entonces de encontrar la discontinuidad entre las poblaciones que se sospechan como pertenecientes a especies o tipos diferentes. Dado que los procesos evolutivos que han dado origen a la separación del *continuum* en varios puntos es diferente en distintos casos, no es posible establecer una regla universal que sirva para justificar la separación entre una y otra especie. Sin embargo, hay biólogos, sobre todo importantes geneticistas que insisten en que las especies deben considerarse como formadas cuando se presenta la ausencia del flujo genético. No obs-

* Este trabajo es una modificación del XXV de esta serie que apareció en el volumen de memorias del Congreso Latinoamericano de Genética, Maracaibo, Venezuela, 1983.

tante, existen especies, que el taxónomo separa, que se inter cruzan y que producen híbridos con otras.

Dado que las razones que sirven al taxónomo "de la vieja escuela" son fundadas en los "grados de diferencias morfológicas que encuentran entre los individuos, es a menudo objeto de embarazo el encontrar como un morfo del polimorfismo de una especie lo que el taxónomo clasifica, por haberlo considerado una discontinuidad morfológica, como especie. Hay también casos de conspecificidad a pesar de que se encuentren diferencias marcadas en las estructuras, en las edades, en los sexos, en los lugares que ocupan, en la presencia de ciertos mutantes y en formas que ilustran la variación individual.

Por lo tanto, es muy arriesgado para un taxónomo considerar solamente la comparación morfológica porque puede, dándole importancia diagnóstica, cometer errores. El problema que debe resolver el taxónomo es cómo conciliar el concepto de especies con los "tipos" de la naturaleza. Los taxónomos atentos a la base morfológica de la especiación han encontrado que pueden existir en una misma población mendeliana grupos con diferencias estructurales, que manifiestan simples rasgos del polimorfismo o de otras indicaciones de la variación individual normal. Obviamente que estas "formas" diferentes no pueden ser consideradas como pertenecientes a especies diferentes. Por otra parte, también se han encontrado poblaciones simpátricas (que viven en una misma zona) con características idénticas, pero que no pueden ser clasificadas como pertenecientes a una misma especie por tener identidad morfológica puesto que no se cruzan entre sí. Por las razones antes expuestas ha sido muy difícil e inapropiado usar como único criterio para la clasificación el parecido morfológico sin tener en cuenta la afinidad genética que existe entre grupos de individuos. No deja de haber serios problemas en el uso del aislamiento sexual, i. e., la posibilidad de una total falta de inter cruzamientos entre las poblaciones, como base para la definición de especies. Por ejemplo, Huxley (1963) discute que la especiación es un fenómeno múltiple que puede generarse por varias fuentes. Por ejemplo, puede producirse por razones de colocación geográfica, dando lugar a las discontinuidades que impresionan los procesos de diferenciación taxonómica en aquellas partes del fenotipo de uso en la práctica de la clasificación. Con la diferenciación geográfica se produce la separación espacial que origina en muchos casos la diversificación biológica indispensable para la especiación total. Sin embargo, existen críticas al respecto (vea Hoenigsberg, 1987a en prensa). Las características llevadas por los individuos separados geográficamente, con el pasar de las generaciones pueden engendrar los cambios adaptativos a las situaciones del ecosistema local y modificar, para atender a esas necesidades locales, los promedios estadísticos que a su vez arrastran a las muchas características que constituyen la unidad biológica

que llamamos especie. Un ejemplo bastante bueno sobre esta especiación alopátrica producida entre tipos parecidos es lo que se da en lugares diferentes tanto en clima como en condiciones edáficas. Si los "tipos" se extienden por zonas diferentes pero llegando a tocarse y a cruzarse en los márgenes de sus distribuciones geográficas (en zonas parapátricas) entonces esas poblaciones no pueden considerarse como especies sino como subespecies, cuando no hay una separación genética. Lo que ha habido es un abismo espacial que, por ejemplo en *Drosophila* y otros insectos, no da lugar necesariamente a una unidad biológica total. Lo que mantiene las dos poblaciones de *Antirrhinum glutinosum* en la Sierra Nevada de España, separadas, la una alrededor de 800 m, la otra a 2.800 m (Baur, 1932) es un factor ecogeográfico y no la imposibilidad por parte de las subespecies de cruzar la barrera geográfica que las separa. Mientras vive en las alturas es resistente a las heladas y puede crecer en esas condiciones, la de las colinas bajas es susceptible. Las plántulas de *Antirrhinum* de las tierras más bajas crecen derechas pero en desventaja en las alturas en donde selección natural las rechaza. En cambio, un segmento de la población mendeliana es mantenido en las montañas frías porque crecen pegadas a los abismos y porque son resistentes a las heladas. Baur observó que mariposas y otros insectos harían posible el transporte del polen entre una y otra zona sin ninguna dificultad. Sin embargo, la situación ecológica impide que las plántulas crezcan a esas alturas prohibitivas.

TAXONOMIA Y EVOLUCION

La taxonomía moderna es fundamentalmente evolutiva. Esto quiere decir que no es una disciplina exclusivamente clasificatoria que se agota en ese afán; sino que pretende también incluir filogenia. Esta última tendencia no surge de datos observables directamente sino que se puede inferir de los datos no paleontológicos que no poseen una dimensión temporal. Una cosa son las definiciones de los objetos taxonómicos de clasificación. Los datos son en buena medida anatómicos que se expanden hacia otros campos, puesto que incluyen prácticamente todo lo que se pueda decir de una planta o de un animal. Esta práctica morfológica corresponde en buena medida a lo que se hace y se publica en los Museos y Herbarios de Latinoamérica y aun de todo el mundo.

Para formar taxa evolutiva es crucial la propinquidad de la descendencia y ésta se puede usar como evidencia con base en la semejanza entre ellos. La semejanza es de distintos tipos: hay semejanza por homología, como también por paralelismo, por convergencia, por mimetismo o por azar. Estos procesos deben definirse y sus resultados interpretarse. Por ejemplo, uno de los grandes problemas reside en decidir entre las semejanzas por homología y las de convergencia. La primera surge por

propinquidad en la descendencia mientras la segunda no. Los criterios que sirven para reconocer la convergencia deben estudiarse.

Cuando se comparan características y las secuencias de ellas que varían dentro de los grupos, se debe distinguir entre formas primitivas y especializadas en una misma secuencia así como también relacionar en una secuencia los caracteres a su ancestro común por propinquidad (= proximidad, vecindad, cercanía, parentesco, genealogía).

En esta tarea de revisión crítica no trataremos los estudios y análisis experimentales que sobre homologías moleculares de híbridos ADN-ADN en taxa diferentes han servido para separar evolución convergente por analogías de evolución convergente por homologías (vea la discusión de Gould, 1985). Nos asisten dos razones para no hacerlo ahora, (1) porque creemos que en la filogenia por el método de ADN-ADN de Charles Sibley y de John Ahlquist (1986 en prensa y aún no publicado) que comenzó hace unos 10 años debe salir, y (2) porque nos reservamos el derecho a comentar con más datos este importante aporte a la sistemática molecular.

En este momento quizá convenga anticipar que nosotros no es que abracemos esta metodología molecular porque tengamos la tentación de caer en ese mal hábito intelectualmente estéril del reduccionismo que asume que las buenas explicaciones no pueden surgir sino del romper las unidades en sus partes constitutivas y que por lo tanto la sistemática del ADN filogenético tiene méritos por su *status* de código genético. ¡No! De hecho, la morfología sigue siendo la primera guía (usualmente adecuada). Sin embargo, a menudo no genera suficiente independencia al tratar de separar las homologías de las analogías. Las partes de una planta y de un animal a menudo no mantienen suficiente independencia: el desarrollo ontogenético y el crecimiento se entrelazan con otros parámetros biológicos en una telaraña de correlaciones que pueden proporcionar efectos de cascada por todo el cuerpo del organismo. En cambio la cinta del ADN es, con su mensaje de miles de pares de bases, que significan otras tantas unidades taxonómicas comparables (en comparación con las 20 o 30 características de la morfología usual), lo suficientemente compleja como para que la identidad homológica pueda (en la separación térmica del híbrido ADN-ADN) ser fácilmente separada de la analógica. El método molecularmente comparativo hace uso precisamente de la afinidad de dos copias simples de ADN cuya separación por calor es tanto más rápida y fácil cuanto menos afinidad haya entre las cintas enfrentadas.

En lo que sigue comentaremos la técnica morfológica por ser aún la más utilizada.

EVIDENCIA MORFOLOGICA COMO TAL

Muchos procesos evolutivos se pueden observar en plena acción. También se puede ver en acción pequeños segmentos de filogenia. Estos segmentos filogenéticos no tienen mucho valor práctico para clasificar, aunque sí para ejemplarizar y para desarrollar los principios válidos. Aún, las series de cambios paleontológicos son filogenéticos por inferencia porque los procesos de reproducción y de parentesco no se pueden observar con ellos. Sin embargo, conceptos de agrupación genética, de equilibrios mutacional-selectivo, de carga genética, de tasa de cambios evolutivos, de extinción, de colonización, de unidad demográfica, de tamaño efectivo de las poblaciones, etc., que nos vienen a ayudar desde la genética de poblaciones evolutiva son de gran importancia para convertir los datos incompletos en inferencias sensatas sobre filogenia. Por lo tanto, es perfectamente cierto que la clasificación taxonómica utiliza conceptos y definiciones para los cuales los datos no son directamente observables. En realidad las otras ciencias inductivas también lo hacen; la física utiliza objetos que no se han observado directamente sin que por eso se pueda cuestionar la validez y utilidad de sus interpretaciones en términos de las partículas y procesos que han surgido sólo por inferencia. Aun entre los taxonomistas ha existido confusión en este sentido, particularmente entre aquellos influidos por la inmovilidad de las especies, preconizada en la taxonomía de Lineo y sostenida por las variadas escuelas religiosas que han generalmente preferido enseñar que todo lo que tiene el planeta surge de la creación divina. De hecho esta incomprensión fue la base para lo que Saint-Hilaire, refiriéndose a las burlas de las que fue objeto Lamarck, dijera "lo atacaron por todos los flancos por decir... que las especies de hoy vienen de otras antiguas" (vea, *Fragments Biographiques, Précédés d'études sur la vie, les averages et les doctrines de Buffon*, París, 1838 p. 81).

Aquí cabría distinguir dos cosas, la definición y la evidencia que la definición permite. La evidencia, los datos anatómicos, embriológicos, fisiológicos, etc., no son filogenéticos tomados individualmente pero con las definiciones de las categorías taxonómicas en términos evolutivos adquieren esa dimensión. Usualmente las semejanzas producen la evidencia que permite la inferencia pero no porque los individuos pertenezcan a un taxón porque sean semejantes, sino más bien por el contrario, los individuos son semejantes porque pertenecen a un taxón. Linneo dijo una vez que el género hace caracteres, o sea los fenómenos que sus propinquidades le confieren y no lo contrario. Estas aseveraciones constituyen el elemento central de la taxonomía evolutiva y cuando se sostiene lo contrario tenemos la taxonomía no evolutiva. La útil distinción anterior ha producido las diferencias entre quien reco-

noce que las categorías se definen en términos filogenéticos aunque las taxa se definan por sus relaciones somáticas que eventualmente resultan de la filogenia y que por lo tanto son tal vez la evidencia de la bondad clasificatoria (Simpson, 1962).

Una de las dificultades que han tenido los taxónomos tradicionalistas con los modernos ha sido que los primeros han trabajado con materiales de museo de herbarios, alejados del animal y su entorno. Los especímenes preservados en alcohol, aunque magníficas guías para el trabajo diario, no pueden reflejar por sí solos el holomorfo (el animal total) y el ambiente de proveniencia.

Sin embargo, a menudo y de todas maneras aun para el que va al campo, solamente una parte del individuo, animal o planta, se usa para la clasificación. En los fósiles la parte dura del fósil y a veces sólo fragmentos. Por estas razones prácticas de lo que hay, los datos para la clasificación han provenido esencialmente de una sola parte, la anatómica. En algunas ocasiones se han usado sólo las genitales de los insectos (en la entomología). Esta limitación en los datos puede ser justificable para grupos relacionados, como subespecies o especies de géneros. Para categorías superiores se requieren más datos.

Mucha información se nos escapa del informe fósil de especies ya extinguidas y por eso conviene poseer siempre un ordenamiento y una pauta intelectual que permita el salto con base en lo conocido de las especies modernas.

Para conocer el holomorfo en su dimensión temporal nos debemos surtir de la embriología del animal o de la planta; de esa inclusión surge la sistemática. Cuando Haeckel (1875) dijo que la ontogenia repite la filogenia, dio una interpretación evolutiva, que es la base del pensamiento sistemático, puesto que permitió hacer inferencias por propinquidad de ascendencia.

Los datos fisiológicos también están ausentes del museo a pesar de ser importantes en las decisiones inseguras. Sin embargo, son datos que pueden surgir por convergencias y no por propinquidad genética. Hay un sentir que subsiste, que la semejanza fisiológica se debe considerar analógica y por lo tanto inconveniente para la clasificación. Esto puede ser cuando se utilizan características fisiológicas complejas. Conviene recordar a quienes desprecian los datos fisiológicos que la función fisiológica y la estructura anatómica deben poseer correlatos cuyo origen puede y debe estar en la parentela que la propinquidad por ascendencia enmascara.

La fisiología que surge de la bioquímica comparada es muy promisoría para la taxonomía. Las reacciones antígeno - anticuerpo, que con la serología sistemática ha dado soluciones a problemas de filogenia, puede ser una buena herramienta, comple-

mentaria a la taxonomía. Los trabajos taxonómicos que se han complementado con análisis de electrofóresis comparada han dado resultados esclarecedores en las especies crípticas de *Drosophila* (Richardson, Ellison y Averhoff, 1982). Los trabajos con enzimas (Kaplan *et al.*, 1960) han servido también.

Los datos relacionantes son particularmente provechosos en la taxonomía moderna. Las relaciones son entre poblaciones, subespecies y especies y las que existen entre las especies y sus ambientes locales o con las distribuciones geográficas que habitualmente muestran (Patterson y Stone, 1952). Todas las características, sean morfológicas, fisiológicas, genéticas o ecológicas, que sirvan para señalar diferencias consistentes deben ser utilizadas por la taxonomía moderna en su afán sistemático de relacionar y de clasificar.

Las evidencias que provienen de la ecología también son útiles a la taxonomía. La presencia de una especie en un hábitculo excluye la presencia de otra, o la utilización de un micro-ambiente en el ámbito trófico por parte de una especie usualmente excluye otras. Estos son datos precisos que pueden servir al taxónomo, sea en especies polífagas o en especies monófagas. Los criterios etológicos pueden hacer precisar la diferencia entre una y otra especie de un mismo bloque, aunque pueda haber convergencia. Puede existir semejanza ecológica pero diferencia filogenética entre los grupos convergentes.

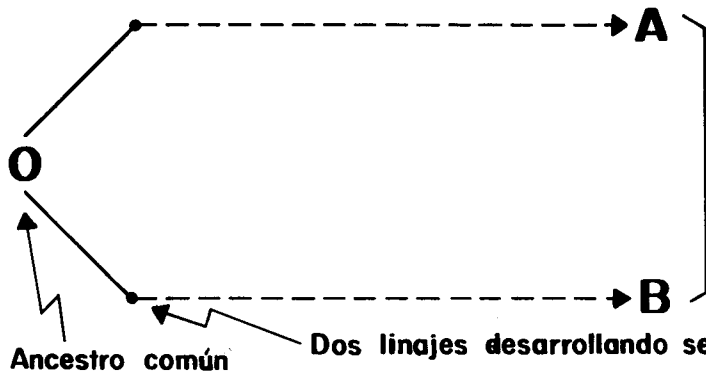
En los casos parásito-huésped hay mucha relación específica. A veces la evolución de un parásito está precisamente correlacionada con la evolución de su huésped, por lo menos a nivel de género, y esta relación puede servir como guía diagnóstica para su clasificación (Vanzolini y Guimaraes, 1955 y otros).

Finalmente, una de las evidencias de campo que han forjado la separación entre la taxonomía neoevolutiva ha sido el reconocimiento de que los individuos hacen parte de poblaciones y de que son entidades estadísticas y no tipos o prototipos de nada. Este cambio en criterio ha producido una verdadera revolución en el muestreo de las poblaciones que pretendan representar las especies y un definitivo alejamiento de la mentalidad aristotélica del tipo tan presente en la taxonomía Lineana.

SIMILITUD HOMOLOGICA

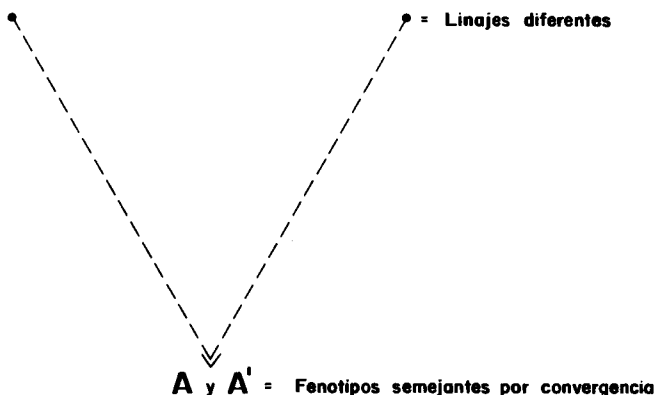
Dado que existen varios orígenes en la similitud y que sólo uno de ellos proviene de la propinquidad por ascendencia, conviene antes que nada adoptar claras definiciones para cada una de ellas.

1. La homología es la semejanza debida a parentela genética que surge por compartir ancestros.
2. La homoplasia es la semejanza que no viene por



herencia de ancestros comunes. En la homoplasia se incluyen todas las otras semejanzas, las que surgen por paralelismo, por convergencia, por analogía, por mimetismo o por puro caso.

3. El paralelismo es el desarrollo de caracteres semejantes separadamente en dos o más linajes de origen común, que son proyectados al futuro por las características de ese ancestro común.
4. La convergencia es el desarrollo de fenotipos semejantes separadamente en dos o más linajes sin ancestro común como resultado de una adaptación semejante a una situación ecológica semejante.



5. La analogía es la semejanza funcional que no se relaciona con un ancestro común.
6. La semejanza por mimetismo es una "astucia" adaptativa que no se relaciona con el tener un ancestro en común. La forma mimética asemeja a un modelo dentro de su comunidad.
7. La semejanza casual es la que surge en taxa separadamente y por causas independientes sin ninguna relación causal provocada en la misma semejanza.

CARACTERES PRIMITIVOS Y ESPECIALIZADOS

Ya se ha advertido que las decisiones en la interpretación evolutiva de los datos taxonómicos no pueden limitarse a las características en común que se encuentren entre los holomorfos, sino que también hay que evaluar la interpretación que las secuencias merecen. No hay problemas en la interpretación de las secuencias que muestren los fósiles

que tienen evidente propinquidad y comprobada o inferida parentela genética, puesto que la misma dimensión temporal aclara la interpretación de la serie dentro del taxón. La interpretación se dificulta cuando se tiene una serie o series de animales contemporáneos sin una dimensión temporal. Darwin (según Simpson, 1962) en 1859 escribió sobre la dificultad de no considerar los crustáceos en una sola clase (articulata entonces) a pesar de no tener características en común entre sí, pero por otra parte, formando una secuencia de similitudes en las que hay en un extremo de la serie un tipo reconocible como tal y en el otro extremo otro, también reconocible como perteneciente a la secuencia.

Desde los años cincuenta se ha venido considerando la existencia de conjuntos de atributos, propiedades que se presentan en un agregado de especies o taxón. A este conjunto se ha llamado agregado politípico porque:

1. Cada individuo tiene un conjunto indeterminado de propiedades que ocurren en el agregado como un todo.
2. Y cada propiedad está presente en un gran número de individuos.

Y en comparación con los otros individuos de otros taxa que no tiene propiedades del agregado. Aquí se trata de tener propiedades que pertenecen a una cadena de semejanzas en serie, a pesar de no poseer características "diagnósticas en común" que puedan pertenecer a arquetipos en abstracto. Sin embargo, este agregado politípico no excluye el poseer, además, características en común entre los miembros del taxón o que la definición del taxón pueda entrar en el marco señalado por las características en común. Simpson (l. c., 1962) presenta el siguiente ejemplo:

T_{js}	1	2	3	4	5	6	7
Propiedades	a	b	c	d	e	f	g
de cada individuo T_j	b	c	d	e	f	g	h
	c	d	e	f	g	h	i

En este agregado politípico hay una gran unión de conjunto porque cada individuo T_j posee una mayoría de propiedades que se encuentran en el individuo de la secuencia que le sigue, a pesar de que cada individuo posee una pequeña porción del conjunto total de propiedades (= abc... i) y cada

propiedad es poseída por un número limitado y minoritario de individuos.

En la discusión de Simpson (l. c., 1962) se asume que las características que tienen en común los miembros de una secuencia sean homólogos. Esto implica que cualquier par de la secuencia tenga un ancestro en común, o sea que comparta mucho genomio en común por lo cual sea válido considerarlo como un taxón filogenéticamente unido. Con esto se pretende que si las homologías internas en la secuencia se establecen correctamente se puede inevitablemente concluir la relación filogenética aunque (y a pesar de) no haya caracteres en común y aún cuando no se conozca el ancestro común que inevitablemente los une. Aunque no sea indispensable, de todas maneras conviene saber cuál es el ancestro porque es deseable en un determinado momento saber algo sobre los linajes a otros taxa que puedan haber salido del ancestro común pero asimismo haber evolucionado con otro conjunto de propiedades. Por ejemplo, supongamos poseer un agregado de propiedades. Por ejemplo, supongamos poseer un agregado politípico (no es imposible que exista) con todas las homologías internas indispensables para concluir la relación filogenética entre los individuos poseedores de las series que van desde la Raquitoma hasta la Esterospondila de los Labirintodontes del Carbonífero y que encontramos en un período posterior al Missisipiano una secuencia de vértebras intermedias con más pleurocentro que la Raquitoma considerada arquetípica pero menos que la Esterospondila? Lo lógico sería buscar el ancestro común de las tres series para justificar por inferencia a cuál nuevo agregado pertenecería la nueva secuencia y cuál su proveniencia sin tener que recurrir a una explicación por fuera de los anfibios. Si el ancestro común de los tres agregados tuviera más pleurocentro que la Raquitoma podríamos concluir que este tipo de vértebra tiene más posibilidades de ser la más primitiva en una estructura ósea más antigua que la Crossoptérgica. Entonces se justificaría buscar un ancestro más antiguo que el conocido Crossopterigio o en su defecto postular una masiva extinción que dejó sin explicación plausible ese origen.

LA SEPARACION ECOLOGICA Y ESPACIAL.

Con base en las argumentaciones que proponen la subespeciación alopátrica y la especiación de "tipos" parecidos separados por barreras geográficas, podríamos llegar a la conclusión de que hay por lo menos dos tipos de especiación. La una, resultante de la separación ecogeográfica que en algunas plantas puede dar lugar a diferenciaciones específicas definibles; la otra especiación sería la que proviene de la separación reproductiva entre grupos lo suficientemente diferenciados, que ya en este plano no pueden cruzarse. Sin embargo, habría un tercer tipo, el cual no se puede sujetar ni a un concepto basado completamente en la separación espacial como principio filosófico motivador principal del proceso de diversificación, ni al concepto que exige

la necesidad del aislamiento reproductivo como indispensable para la formación de dos especies de una. En ese tercer tipo están aquellos ejemplos de poblaciones simpátricas que casi nunca forman híbridos en la naturaleza debido a la dedicación y preferencias ecológicas que cada uno tiene en su distribución, pero que sin embargo en el laboratorio producen híbridos vigorosos y fértiles (Dobzhansky, 1941). No obstante, esos casos a menudo son considerados especies diferentes aunque obviamente no merecen ese status taxonómico. Entre los tres tipos conceptuales aparecen todos aquellos que la simple separación espacial ha diferenciado. Stebbins (1950) hace hincapié en la situación presente en el género *Platanus*. En USA hay dos especies *P. occidentalis* y *P. orientalis* cuyas diferencias morfológicas, sea en características vegetativas o en sexuales, son lo suficientemente pronunciadas como para considerarlas separadas. Sin embargo, y aquí la analogía con el ejemplo de Dobzhansky ya tratado, los híbridos entre ellos son perfectamente vigorosos y con una meiosis normal (Sax, 1935). El híbrido entre ellos también recibe categoría específica como *P. acerifolia*. Es obvio que *P. orientalis* y *P. occidentalis* no están separadas simplemente por la distancia sino que también están diferenciadas por preferencias ecológicas especiales en sus distribuciones naturales. Los climas de la zona oriental de USA son tan diferentes a los de la zona oriental del Mediterráneo, en donde esas dos especies de *Platanus* viven, que los individuos que viven en un área no crecen naturalmente en la otra. Según Huxley, los individuos que resultan de ese tipo de especiación son diferentes en las características afectadas por la diferenciación a los que resultan de una especiación geográfica o genética. Huxley dice, por ejemplo, que en la diferenciación ecológica el más importante factor promotor de diversificación es la especialización funcional (Huxley, 1963 p. 154), que puede provocar la discontinuidad biológica aun en la misma área geográfica. En cambio, continúa Huxley, la diferenciación genética es una respuesta a una alteración en la maquinaria responsable por la herencia. Alteraciones de ese tipo producen casi automáticamente prohibición de cruzamientos o hacen infértil o parcialmente infértil a los híbridos que se produzcan entre los grupos alterados (l. c., Huxley, 1963).

Sin embargo, si existen diferentes clases de especiación como propone Huxley, de todas maneras las otras formas de especiación (la ecológica, la geográfica) tendrían un carácter temporal mientras no se produjera eliminación del aislamiento ecológico o espacial. Una vez levantado este aislamiento, las categorías llamadas hoy especies regresarían a ser subespecies de una especie más grande, porque la discontinuidad no habría llegado hasta la separación reproductiva quedándose en el fenotipo superficial resultado de la adaptación local. Se podría argumentar que la eliminación del aislamiento ecogeográfico no es un fenómeno común y que muchas especies se sostienen diferenciadas así por mu-

cho tiempo hasta que se produzca el aislamiento que los constituya en unidades biológicas separadas. En este caso la especiación se habrá completado, no antes, sino cuando se haya producido el aislamiento sexual.

Las llamadas especies geográficas tienden a poseer adaptaciones a los componentes del ecosistema geográfico en donde se han ubicado. Sin embargo, cuando se trata de animales con mucha movilidad y amplio margen de adaptabilidad (e. g., *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, etc.), sujetos a hábitos migracionales extensos, o cuando se trata de plantas con polinización al aire que pueden viajar grandes distancias, los primeros tentativos de especiación geográfica no pueden cumplir sus objetivos de separación total. Por esto las especies que presenta Stebbins (1951) *Catalpa ovata* y *Catalpa bignonioides*, la una en China y la otra en U.S.A no pueden completar su separación, como lo demuestra Smith (1941) según el mismo Stebbins.

Los zorros de Europa y América una vez fueron considerados como especies diferentes, sin embargo, hoy se tiende a considerarlos como subespecies que se han adaptado a grandes zonas territoriales y cuya extensión, debido a sus hábitos migracionales, es grande. Así ha sucedido con muchos otros animales. En otros casos mejor estudiados, como dijimos antes, se han descubierto formas coloreadas que pertenecen a un polimorfismo que varía geográficamente. En la ardilla europea (*Sciurus vulgaris*) se conocen los colores negros y rojos con ubicación restringida en su área de distribución. En pájaros (Mayr, 1940 y otros, tiene muchos ejemplos) existen también muchos casos de dimorfismo localizable en áreas definidas. En algunas islas se encuentran pájaros de un color, en otras áreas distantes se observan otros colores del mismo polimorfismo en una especie o subespecie.

Entre los pájaros a principios de siglo se reconocían como especies definidas unas 20.000, hoy apenas llegan a 8.600 (Mayr, 1946). Desgraciadamente las otras especies de animales no poseen un Mayr para ordenarlas con un criterio taxonómico realista y moderno. Conste que nosotros hemos recientemente presentado en nuestra teoría démica (Hoenigsberg, 1987a) serias críticas a la teoría sintética, aunque no al oficio de taxónomo como Mayr.

LAS ESPECIES POLITIPICAS: El profundo estudio de Mayr (1946 y otros) nos lleva a considerar el concepto del politipismo en las especies. Cuando las poblaciones de las especies se diferencian marcadamente entre sí sin que por esto tengan una neta separación reproductiva, se llaman subespecies. Cuando una especie aparece homogénea en sus características en toda su extensión geográfica, recibe el nombre de especie monotípica. Cuando esta especie consta de varias subespecies o rasgos se llama politípica, e. g., *Homo sapiens*,

Mus musculus, *Equus caballos*, *Anas boschas*, *Pelicanus onocratulus*, etc., etc. Probablemente una vez se hayan estudiado bien todas las especies se encontrará que la mayoría son politípicas a lo largo de sus distribuciones geográficas.

Lo más característico de la significación filosófica de especies de Ray y de Linneo es que está completamente desprovisto de una perspectiva tanto temporal como espacial. Si como las especies para estos grandes naturalistas eran de proveniencia divina por creación directa, sin pasar por una historia evolutiva, entonces eran conceptuadas como unidades cerradas, totalmente separadas entre sí. Mayr (1949), en una de sus más lúcidas páginas, dice que esas especies estáticas poseen un gran atractivo porque son definibles inequívocamente. En cambio, el concepto moderno de especies multitípicas porque multidimensionales son difícilmente definibles con la precisión que las especies "ideales" permiten (Mayr, Linsley y Usinger, 1953).

Cuando se descubrió la importancia que la reproducción tiene en la perpetuación de las características, pareció natural pensar en la nueva sistemática como autora de las separaciones definitivas entre las unidades biológicas existentes. Al reconocer esa fuente de discontinuidad en el flujo genético entre los grupos diferenciados, aparecieron las poblaciones que se excluyen entre sí en una misma área geográfica y que por eso van a ocupar lugares geográficamente distanciados. Tales son las poblaciones alopátricas. Muchas especies de las que hemos considerado en este artículo están en distintos lugares del mundo, aun cuando tienen obvias relaciones entre sí, o por lo menos con más afinidades entre sí que con otras especies. Estas especies geográficamente separadas pero con relaciones definibles se pueden agrupar como especies alopátricas siempre y cuando se deje abierta la puerta conceptual para aceptar otras formas de especiación, como la démica (l. c., Hoenigsberg, 1987a). Si se estudian las áreas intermedias entre las especies alopátricas se pueden descubrir, como se ha hecho en pájaros (Mayr, 1946) y en *Drosophila paulistorum* (Dobzhansky, 1975) poblaciones intermedias que señalan la presencia de la integración de las especies alopátricas. Apenas se reconoció este hecho quedó obligatoriamente introducida la existencia del politipismo en las especies, puesto que esas "especies alopátricas" son en verdad una bola integrada con múltiples tipos o agregados locales. En nuestra opinión este concepto, hoy bastante difundido entre los taxónomos anglosajones y europeos, debe revisarse y ampliarse.

EL CONCEPTO TIPOLOGICO: El concepto tipológico lo heredamos, en su contenido filosófico, de las filosofías griegas, platónica y aristotélica; más tarde recibieron importantes aportes de la escolástica y lógica Tomística. Así como la verdad, la palabra, la creación y la belleza fueron consideradas como una, inmutable e imperecedera, de igual mane-

ra y, como consecuencia natural, cada grupo de individuos o taxón se consideró como formado por una estructura, con una forma invariada y presente en todos los miembros del grupo taxonómico. Ese era el tipo o arquetipo y todos los que pertenecían a ese taxón tenían que poseer características como ese tipo. Las variaciones que se presentaban en las especies eran consideradas "accidentes" sin ninguna importancia taxonómica. El tipo o morfotipo era lo esencial en cada categoría.

Si como todos los individuos de una especie se debían parecer al tipo casi como una gota de agua a otra, entonces en las clasificaciones del material escogido una vez obtenido un tipo todos los demás simplemente se usaban para verificar la "bondad" del parecido entre el espécimen original con el tipo. A menudo se usaba en Museos y Herbarios un solo individuo para el morfotipo y para la nomenclatura. Naturalmente que debido a que un solo individuo-tipo servía para representar la especie todos los demás van en verdad considerados superfluos y a veces un tanto molestos, sobre todo cuando se trataba de sexos diferentes o de estadios diferentes del desarrollo. Debido a la necesidad del tipo absoluto se adoptó el nombre de "holotipo". Dado que en los Herbarios y Museos, hasta hace relativamente poco tiempo, ejemplos del "tipo" se traían como curiosidades paratípicas para confirmar, más bien que para criticar, el modelo del holotipo se prestó a una especie de confusión que rápidamente se sanó con el uso de la palabra "arquetipo", o, en algunos ejemplares de paleontología el "prototipo" para significar que todos los otros paratipos eran accidentes secundarios sin importancia taxonómica (e. g., Zimmermann, 1953; Simpson, 1940, 1962).

Se puede, decir sin temor a equivocarse, que la práctica escolástica tuvo en el gran Carlos Darwin uno de sus seguidores, aunque ya en ese gran precursor se nota un alejamiento de los conceptos básicos del pensamiento tipológico, sin duda por su preocupación evolutiva y por su evidente deseo de mostrarnos el continuo cambiar, en el tiempo, de las especies. Aún hoy en día muchos de los que usan el método estadístico para demostrar afinidades y "ciertas relaciones", aunque presenten el resultado como antitipológico caen en la trampa de lo tipológico, dado que se someten a la medición de desviaciones de modelos esencialmente tipológicos. La más general de las suposiciones de estos modernos taxónomos es que el modelo es inmodificable para que sus conclusiones puedan tener valor deductivo. En algunos laboratorios de morfología de plantas y/o de animales hoy en día en U.S.A, en Europa y naturalmente en Sur América, todavía se encuentran tipólogos escondidos con el ropaje de estadísticos o de filogeneticistas usando banderas como "la cantidad de semejanzas es absoluta indicación de mayor afinidad o parentela filogenética". Esto último es obviamente ilustración de que el arquetipo todavía vive nostálgicamente en la "lógica" taxonómica de nuestros días.

Se podría argüir, como han hecho algunos de mis colegas, que el pensamiento tipológico tiene una "cierta" importancia y utilidad. Sin embargo yo no creo. Me parece que se trata de una cierta tentación hacia la provocante teoría metafísica de que la creación ha elaborado solamente arquetipos perfectos y que lo que la realidad evolutiva en continuo cambio nos presenta no son sino las sombras Platónicas de la "verdad". Por atractivos que esos conceptos aparezcan, deben rechazarse a la luz de la nueva sistemática. Conceptuar que puedan existir modelos estáticos no puede ser de ninguna utilidad para científicos modernos. Por el contrario, puede perjudicar la idea que la luz de la evolución nos enseña, i. e., que las variaciones que encontramos a cada paso no son "accidentes" sino realidades presentes en cada taxón; en efecto, son manifestaciones del mecanismo que crea nuevas especies continuamente. Es importante que los taxónomos estudien la genética, la evolución, la paleontología y la sistemática moderna, y que al hacerlo lean los dos libros más importantes en teoría taxonómica: el de Mayr, Linsley y Usinger (*Methods and Principles of Systematic Zoology*, 1953) y el de Simpson (*Principles of Animal Taxonomy*, 1962). Sin embargo, aun esas lecturas se deben hacer teniendo en cuenta que encierran un peligroso dogmatismo sintético que, si no se conserva una actitud crítica, puede llevar a una esterilización intelectual.

LAMARKISMO y DARWINISMO: Sería una nueva injusticia hacia el francés Lamarck (1744-1829) decir que lo que él nos dejó fue que los caracteres adquiridos se heredan y que con ese mecanismo se transmiten los cambios que dan origen a nuevas especies. Ese es uno de los conceptos que nosotros conocemos popularmente como Lamarkismo, pero no el único. También es Lamarkismo el que los taxa hayan aparecido por evolución y que, por lo tanto, todos tenemos una parentela lejana o vecina en la filogénesis que nos une a un pasado remoto. Lamarck escribió que entre taxa no hay discontinuidades, sino un perfecto y denso continuum, aun entre las líneas filogenéticas que hoy se nos aparecen como diferentes. Las especies de hoy sí son manifestaciones de separaciones netas y profundas, pero que podrán un día ser completamente colmadas cuando se conozcan todas las especies vivas y fósiles que existen o que existieron en el pasado y que unen entre sí a todas las especies.

Mientras Lamarck dejó poco a la taxonomía y no comprendió que las implicaciones más profundas de su filogénesis eran precisamente en la clasificación de plantas y de animales, Darwin sí dejó plenamente establecidas las pautas que los taxónomos modernos siguen en la clasificación animal, por lo menos. En el capítulo XIV del *Origen de las Especies* (edición, The Modern Library, New York) el genio de Darwin construye las bases de la taxonomía. Darwin advierte que los animales clasificados hasta su tiempo han recibido esa particular

ubicación porque las afinidades entre ellos se encargan de agruparlos en especies, géneros, órdenes etc., y dice "... si no me engaño sobre el sistema natural (la clasificación se llamaba así) se funda en el concepto de descendencia con modificaciones; que las características que los naturalistas consideran importantes para mostrar afinidades entre dos o más especies son aquellas que se han heredado de un padre común, dado que toda clasificación válida tiene significado genealógico; entonces la descendencia común es el lazo de unión oculto que los naturalistas (taxónomos) han buscado inconscientemente y no un plan de creación desconocido (como aseguraban los tipologistas de entonces) o la enunciación de esquemas generales, y el simple juntar y desagrupar objetos más o menos semejantes..." (traducción libre).

Me parece que lo más saliente de la nueva sistemática que descubrió Darwin es el lugar que la genealogía ocupa en los puestos que los clasificados deben tener. La escala de valores debe representar las semejanzas naturales, que a su vez son manifestaciones de los grados de parentela que relacionan entre sí a las especies. Por ejemplo, de padres → hijos → primos →... o de primos → hijos → padres, indicando el orden genealógico que las especies hoy en día conservan. Ahora, es posible que algunas con el pasar del tiempo geológico y con el aumentar las modificaciones a lo largo del espacio hayan desfigurado las características que otras, habiendo cambiado menos, muestran como indicadores de herencia en común. En estos casos, el lugar que había podido ocupar en el sistema natural se pierde en virtud no de su "creación especial", sino del hecho fortuito de haberse modificado en tal forma sin dejar traza de su parentela inicial.

Asimismo, puede suceder, como lo explica Darwin, que cada clase tenga en orden una tal serie de relaciones subordinadas que indiquen los grados de las relaciones para que pueda considerarse natural. Sin embargo, la cantidad de diferencias que cada subgrupo posee tiene que ser resultado de los diferentes grados de modificaciones que han tenido, y por lo tanto no tienen por qué ser iguales a pesar de que los subgrupos sean hereditariamente emparentados (ver Fontdevila, 1982 para *Drosophila repleta* de Suramérica). De este descubrimiento se desprende la práctica taxonómica de hoy en día, solamente fue ayudada hoy más que entonces por la genética de poblaciones, la embriología, la anatomía comparada, la fisiología y la paleontología que entonces no existían, o si existían eran muy incipientes, se han podido estudiar más a fondo y descubrir grados de parentela que antes eran desconocidos o simplemente ocultos. Conviene recordar lo que afirmamos unas páginas atrás sobre el aporte de la filogenia del ADN a la distinción homológica y analógica.

LA CLASIFICACION NATURAL: En el capítulo IV en el cual Darwin trata el modelo de actua-

ción de selección natural, el autor presenta un diagrama con el cual explica los grados de divergencia que se presentan una vez se consideran los descendientes de un ancestro común. Primeramente, explica luego en el capítulo XIV, que si consideramos las letras A a L como representantes de géneros que existieron simultáneamente en época silúrica y todas descendientes a su vez de un tronco aún más antiguo; entonces tres letras A, F e I dentro de todos aquellos géneros pueden haber dado origen a especies que habiendo transmitido, por medio de lo que el autor llama descendencia con modificaciones, hasta el día de hoy, como en efecto ocurre, 15 (por ejemplo) géneros de organismos modernos genealógicamente emparentados. Si como todos descienden de una especie hay genes en común que aún hoy acusan la parentela pero en medio de grandes diferencias que pueden y deben ser de grado distinto entre los diferentes géneros con ascendencia común en A, F ó I. Si nos colocamos en un punto de la línea superior del diagrama de Darwin que reproducimos en la figura 1, podemos apreciar, como hizo él, que mientras los taxa que descienden de A son tres familias, los que descienden de I son apenas dos y los que descienden de F uno. Mientras, no sería apropiado colocar a los descendientes de A como pertenecientes al mismo género de A, en cambio los que descienden de F, dado que son muy poco diferentes del F original, si podrían pertenecer al mismo orden de F. En este ejemplo, se pueden apreciar tres conceptos:

(1) que los descendientes a A a pesar de ser modificados con respecto a A pueden haber mantenido características en común que acusan el origen y el parecido que pueda encontrarse, (2) no todos los grupos taxonómicos que descienden de A llegaron hasta la línea que representa los taxa de hoy, (3) que mientras los descendientes de A produjeron por sus variaciones adaptativas 3 familias, los de F produjeron una y los de I dos familias, lo cual está a indicar que, a pesar del origen común, a su vez pueden ser muy diferentes entre sí en cuanto a futuro evolutivo.

Hay que notar que todos los descendientes muy modificados de A tienen que mudar muchas características en común debido al pariente lejano que tienen en común. Igual se puede y debe asumir para todos los grupos laterales en cada período sucesivo indicado por las líneas horizontales en el diagrama de Darwin. Si consideramos esas subdivisiones laterales notamos cómo en verdad el plano del papel no sea suficiente, lo dice Darwin en su libro, porque las subdivisiones deberían proseguir en todas las direcciones. De todas maneras las afinidades morfológicas que puedan existir entre los grupos deben expresarse en un orden que represente el rango de parentesco y las cantidades de modificaciones que durante el tiempo se hayan producido. Así deben elaborarse los géneros, las subfamilias, las familias, los subórdenes, los órdenes y clases. Hoy en día se sabe por la posición cladista moderna (l. c., Hoenigsberg; 1987a en prensa) que este tema no se agota en Darwin ni mucho menos.

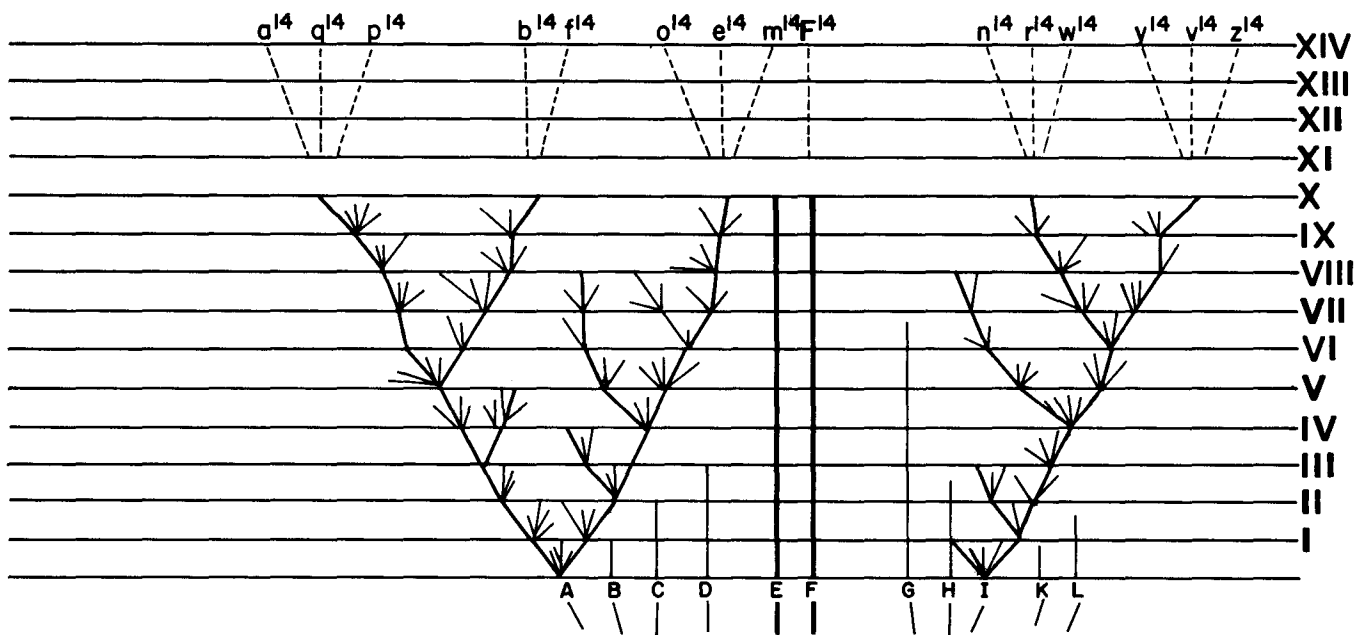


FIGURA 1. Vea explicación en el texto.

Si lo anterior nos dejara poco convencidos sobre la participación que tuvo Darwin en la moderna sistemática sobre la presencia de la filogénesis, creemos que sí lo es en la clasificación a nivel de especies. Por ejemplo, él dice que las variedades presumiblemente descienden de una sola especie, y que luego las subvariedades se agrupan en variedades, etc. Nos advierte, sin embargo, que la naturaleza misma del parentesco hace que una característica se nos presente como poco modificable en una especie mientras que en otra sea una de las más cambiables. Que mientras en una especie se puede usar esa constancia como instrumento clasificatorio, en otras no se puede por ser muy cambiante. Por lo general esto nos lleva a la consideración de la integralidad de un animal en su ecosistema y nos aparta del uso de características con propiedades taxonómicas mágicas como se usaban antes de Darwin. Si como las especies cambian a lo largo del tiempo y del espacio y precisamente en estos metros se adaptan a situaciones que requieren la presencia de modificaciones apropiadas, entonces las características y los valores adaptativos que ellas confieren cambian, según las especies en su contenido taxonómico, i. e., pueden poseer valor diagnóstico en unas, y no tenerlo en otras especies.

La parentela genealógica, i. e., genética, es para Darwin la razón de la clasificación. El nos da ejemplos en los cuales no es la semejanza la que decide al naturalista a colocar individuos en una misma especie, sino su genealogía genética, su parentesco.

Los naturalistas deben, antes de comenzar su tarea de ordenar semejanzas y de clasificar, recordar que ya Darwin había considerado como ridículo el que las formas de orquídeas, *Manachanthus*, *Myanthus* y *Catasetum* fuesen consideradas como géneros diferentes cuando luego se descubrieron como haciendo parte de una sola planta. Sería, como dice el mismo Darwin, dar dignidad de especies diferentes a los estadios de larvas, pupas y adultos de un mismo insecto. Los "casos" diferentes de una población no tienen derecho a ninguna posición taxonómica por ser diferentes, porque lo que nos debe preocupar es el que tengan o no parentela genética. Con esta manera de criticar a la taxonomía que daba prioridad a ciertos atributos (que servían para descubrir el arquetipo) y que no consideraba los "tipos" de características en animales que revelan descendencia común con otros animales del pasado o del presente, Darwin dio sepultura eterna a los sistemas de Linneo y de Cuvier.

Tampoco la cantidad de características usadas simultáneamente en las llaves de clasificación puede ser suficiente criterio para diferenciar lo que es "natural" de lo que no lo es en la clasificación. Porque no es la adición de semejanzas sino la relevancia que tales semejanzas pueden tener con el grado de parentela común entre los individuos que se comparan. Por lo tanto, pueden ser más significativos los atributos que se seleccionen y la interpretación que se les asigna lo que eventualmente puede dar al sistema de clasificación su naturalidad. Simpson

(1962) dice que “los animales con alas” no pueden equivalerse a los animales con “pelo” porque mientras en unos encontramos muchos que son pájaros en los otros sí están todos los mamíferos. El mayor número de atributos puede, eso sí, aumentar el acercamiento probabilístico al taxón real, porque son más los datos presentes para ayudar al taxonomista en su decisión.

LAS ANALOGIAS Y LAS HOMOLOGIAS: En el Capítulo XIV Darwin dedica una sección a la diferencia entre las analogías o semejanzas y las verdaderas afinidades entre las estructuras de los animales. En efecto, una de las más peligrosas conclusiones para un taxonomista es la de atribuir a “ciertas semejanzas” razones de parentesco, cuando en verdad pueden ser resultado de convergencias funcionales para responder a exigencias adaptativas. Tales situaciones pueden provenir por filogenia paralela, como muy a menudo sucede, y también pueden originarse por mimetismo, el cuál no tiene nada que ver con genealogías en común. El semejar a otro animal o planta siempre posee un significado de ventaja adaptativa para el que imita, cómo escapar predadores o el poder explotar órganos o un individuo usando un modelo propiciatorio.

Las semejanzas entre animales completamente diferentes pueden además ser casuales. Se pueden presentar en taxa muy diferentes por causas muy diversas y sin ninguna relación especial. Darwin nos señala el camino interpretativo de tales semejanzas fortuitas. El nos dice, por ejemplo, dando con casi una interpretación moderna, que tales semejanzas pueden provenir de adaptaciones a condiciones que exijan funciones semejantes, posibles solamente con iguales estructuras anatómicas. Las ballenas, que siendo mamíferos tienen analogías en las aletas con los verdaderos peces.

Sin embargo, el problema de las analogías con la sola morfología es muy complejo. Para descubrir analogías es preciso conocer, como taxonomista, como fisiólogo y como embriólogo, órganos y tejidos a veces necesitando la ayuda de la histología y de la filogenia molecular del ADN entre especies, que revele que las estructuras semejantes no son en verdad homólogas, i. e., que no tienen un origen idéntico debido a un ancestro común. A veces el conocimiento paleontológico es necesario, o por lo menos la opinión de un experto como el Profesor G. G. Simpson es indispensable, sobre todo para las estructuras de las partes duras del animal que han dejado huellas de su pasado en los fósiles y por lo tanto pueden ser comparativamente estudiadas con los animales de hoy. De los datos morfológicos comparativos salió la anatomía comparada y salió con el propósito de descubrir las esotéricas realidades sobre las funciones de muchos órganos. Los órganos que en distintos animales poseen las mismas funciones, si no son cuidadosamente estudiados comparativamente, pueden hacernos creer en una relación genealógica. Muchas veces los anatomistas

han descubierto analogías porque han sospechado, en las muchas otras características diferentes, modos de vida y comportamientos disímiles, la completa lejanía genética entre los animales que comparan. Las mismas funciones del volar, por ejemplo, pueden hacer resaltar las obvias diferencias entre insectos y pájaros. El poder descubrir la identidad antagonica de estructuras muy disímiles es un trabajo fundamental para difundir los principios evolutivos por medio de la anatomía comparada y de la tarea de la afinidad molecular. Las mismas funciones del nadar entre las aletas de la ballena y las de los peces las hacen análogas porque no tienen el mismo origen embriológico; mientras la aleta de la ballena comienza su desarrollo formativo como promontorio en forma de espátula como es para el arto anterior de un caballo, el ala de un pájaro o el brazo de un hombre, con los cuales sí es homóloga, en cambio las aletas de un pescado sí tienen un principio ontogenético distinto y propio. En realidad de una estructura tipo aleta se pasó a la elaboración de los miembros en los vertebrados terrestres y aéreos. Las homologías de húmero, radio, ulna, cárpalos, metacarpalos y falanges entre sapos, gatos, pájaros, hombre, murciélago y ballena son indicación de parentela en la formación de un mismo diseño para el caminar o nadar o volar a pesar de que en unos, por muchas especializaciones, se hayan oscurecido sus orígenes embriológicos comunes. En todos estos animales el diseño fue hecho para construir la pentadactilia, que solamente en los primeros se conservó completa. En el caballo y en el pájaro, el húmero, el radio y el ulna se desarrollaron magníficamente, mientras que, los huesos de la muñeca y de los dedos sufrieron grandes modificaciones. Estos son, todos, ejemplos de homología especial que conviene compararlos con la afinidad homológica de las cintas simples de ADN provenientes de especies bien identificadas (vea la discusión de Gould, 1985).

Además existe la homología serial; la cual nos indica la correspondencia anatómica entre las estructuras de la parte anterior y de la posterior de un mismo cuerpo. El húmero del brazo, por ejemplo, que corresponde al fémur de la pierna, el radio y el ulna del brazo, que corresponden a la tibia fíbula de la pierna, etc., una tercera homología muy importante, también en la anatomía comparada, es la que hay entre escamas, dientes de un tiburón. Esta homología se conoce con el nombre de general.

Las homologías especiales y seriales fueron hechas célebres por el gran T. H. Huxley en los miembros de las langostas y langostinos; las potentes tenazas de una langosta son homólogas en su totalidad a las tenazas de langostinos y de cangrejos (homología especial); mientras que hay además completa correspondencia serial entre las grandes tenazas y todos los otros apéndices usados por la langosta para caminar (homología serial). El diseño generalizado fue un animal como el fósil de un

trilobita, con muchos segmentos cada uno con su par de apéndices básicamente como las patas de una langosta de hoy.

También fue muy importante para la teoría sobre el origen de las especies y para la determinación de la promiscuidad de las especies en su sistema natural de clasificación la identificación de las estructuras vestigiales. Darwin fue el primero en reconocer que la presencia de estructuras que una vez existieron y que hoy ya no existen, son indicación de que en otros animales existieron funcionando probablemente en situaciones adaptativas muy diferentes a las presentes. Además, él mismo dice que si a estos datos sobre las reliquias anatómicas se añade el sinnúmero de complejas estructuras o simples tejidos que reaparecen en la ontogénesis de los animales, tenemos un cuerpo importante de evidencia que de por sí habla en favor de la parentela genética que une a todos los animales.

LAS ESPECIES: Es suficiente con hojear un libro cualquiera de zoología o de botánica para darse cuenta de la importancia trascendental que tiene el concepto de especies entre los naturalistas de ayer, de hoy y de siempre, quizás. ¿Por qué esta importancia a la última de las categorías taxonómicas? Yo creo que la importancia que el concepto de especies siempre ha tenido consiste en el simple hecho de ser el nombre con que se reconocen los tipos de plantas y de animales. Sin estos nombres no sería posible siquiera hablar universalmente sobre los animales y las plantas que se usan en la experimentación científica. Es preciso entenderse para poder comunicar a los demás nuestras experiencias. Las especies son como el verbo de una frase; con esos nombres se enciende el motor de la comunicación científica. Por esa importancia que tiene la especie se exige que su uso sea correcto y además que sea significativo de la posición jerárquica que tienen las poblaciones que se entrecruzan.

Antes habíamos presentado algunas críticas que siempre se han hecho a ciertas definiciones que se han dado al término especies. Algunos taxónomos han querido agrupar en ellas a los tipos morfológicamente distinguibles, otros, aquellos con una visión más amplia y con conocimientos de la genética y de paleontología, han rechazado ese hábito al que generalmente consideran como nocivo para la colocación de los animales o de las plantas dentro del más amplio concepto evolutivo.

No es que la clasificación basada en los aspectos caracterizadores externos no pueda ser a veces buena guía para relacionar filogenéticamente a algunos animales cuyas separaciones geográficas van acompañadas por discontinuidad genética y por diferencias morfológicas que se han acumulado a lo largo del tiempo, sino que desgraciadamente esto no siempre es así. Por el contrario, muy a menudo, e.g., en las especies sinmórficas (sibling en inglés), se produce discontinuidad que está indican-

do la presencia de una unidad genética autosuficiente y cerrada a otras y no se produce al nivel del fenotipo las modificaciones que señalan al taxónomo-morfológico la presencia de esa nueva unidad. También a menudo se presenta el caso en que las posiciones que ocupan las poblaciones o razas de una especie politípica como la nuestra, son de tal naturaleza adaptativa y/o representativa de la distribución geográfica que pueden hasta presentar en el fenotipo cambios morfológicos convenientes y adaptativos y, por lo tanto, necesitados por lo circunstancial del oportunismo de selección natural que presentan los susodichos cambios sin que entre las subespecies se haya creado barrera etológica o reproductiva. En páginas anteriores y en este mismo artículo hemos dicho cómo pueden considerarse morfos de una especie polimórfica, cuando estos son muy impresionantes, como especies diferentes cuando sólo se usa el estrecho criterio del parecido exterior sin profundizar sobre la afinidad genética que pueda existir entre las "especies" discutidas y discutibles. Por el sólo parecido no pueden comprenderse a las especies como unidades naturales en medio de la siempre cambiante corriente de la evolución. Las exigencias del continuo cambiar provocan diferencias tanto en el espacio como en el tiempo. El simple parecido de un individuo a otro deteriora el reconocimiento indispensable de la variabilidad siempre presente y siempre fluctuante en todos los ecosistemas.

Todo lo anterior no quiere decir que no pueda haber diferentes maneras de llegar a conformar una especie, como nos dice Huxley (1963). En algunos casos la separación entre los subgrupos puede ser geográfica, en otros puede ser fisiológica, subespecies geográficamente separadas naturalmente tenderán a acumular separadamente sin poder ensayar conjuntamente los genes nuevos o las nuevas composiciones genotípicas y por lo tanto se separan morfológicamente hasta cuando la barrera sea lo suficientemente profunda como para impedir que los cruces eventuales produzcan progenie viable o fértil. Las subespecies se constituirán en especies con el tiempo. Igual podría suceder cuando lo que separa a los subgrupos es un impedimento mecánico, ecológico o fisiológico. Sin embargo, en todos los casos hay un factor limitante. Se habla de especies nuevas cuando se ha producido la discontinuidad genética, cuando ya no se puede regresar a la subespecie, cuando el camino escogido lleva, conduce, a otro destino evolutivo.

Mientras los miembros de una especie comparten un mismo destino evolutivo, los miembros de especies diferentes no. Lo que hace posible este hecho es el intercambio de genes entre los miembros de una misma especie aunque por migración no siempre se puede asegurar mucha cohesión (l. c., Hoenigsberg, 1987). En el concepto genético y filogenético de especies es posible hacer hincapié en ese mismo objetivo evolutivo porque los miembros que se intercambian genes hacen parte de una mis-

ma historia evolutiva con un mismo pasado y con un futuro previsible, mientras dura la pertenencia a la especie. Los individuos de una misma comunidad mendeliana son los mismos miembros de una especie que posee un patrimonio común. La unidad defiende ese patrimonio. Esa defensa se manifiesta especialmente cuando las poblaciones impiden, por medio de variados sistemas, que se hagan sentir los estragos de ciertos tipos de selección que sacrifica extremos con el fin de concentrarse más cerca alrededor del promedio de una dada característica. Los estragos por selección son tenazmente evitados por la unidad poblacional que presiente, por decirlo así, el daño que puede hacerse a la cohesión del grupo local.

Hasta ahora hemos presentado los aportes del darwinismo; por una parte al cambio que sufren las especies, y por otra, al sistema mismo que organiza, clasifica dichos cambios. Sin embargo, el darwinismo, como toda teoría, está en pleno cambio. Nosotros mismos en lo que sigue proponemos algunos. Estas son críticas al cómo podría darse especiación por fuera del paradigma gradualista del darwinismo, pero no tocan al agente causal de cambio adaptativo más importante, selección natural.

LA METAFISICA DEL NEO-DARWINISMO

La teoría darwinista comienza con el postulado de que la evolución es el resultado de la "supervivencia del más apto", o sea de selección natural. Pero la frase anterior es equivalente a decir que la selección natural resulta del cambio producido por "el que sobrevive porque él es quien sobrevive". Lo cual es tautológico y con un argumento tautológico no se puede construir una teoría, aunque sí se puede iniciar una investigación. En lo que sigue trataré de dar una definición un tanto diferente, en la cual no espero evitar supuestos que, admitámoslo permiten la presencia metafísica en la más grande pregunta que se ha formulado la biología.

Antes de reformularnos la pregunta sobre la actuación de selección natural conviene recordar que la teoría de Darwin es posible solamente con genes que mendelizan, puesto que con ellos se producen las variaciones discretas y dan lugar a un sistema hereditario de cambios graduales y la producción de nuevas variaciones por mutación. El gran avance que la genética mendeliana ha conseguido en la comprensión de la evolución de las especies y de la taxonomía evolutiva es innegable. El darwinismo requiere de una genética en la cual la relación directa gen-fenotipo sea posible y su paradigma obliga a aceptar que las variantes alternativas puedan reflejarse en la topografía paisajística de Sewall Wright en la adaptabilidad al ambiente natural. Sin embargo, la selección actúa sobre los fenotipos y entre fenotipo y genotipo hay muchos pasos. Además, la genética ya no es mendeliana sino interactuante, epigenética, ontogenética, con

efectos múltiples condicionados por el ambiente en el que actúan los genotipos de una población y sus actuaciones epistáticas y pleiotrópicas pueden comprometer a todo el genoma a pesar de que no exista sino un estímulo simple del ambiente. La selección natural darwinista es un mecanismo que supone que siempre se presente una respuesta positiva o por lo menos direccional a la presión producida por el "idóneo". Nunca toma en consideración que hayan límites a la selección. La genética moderna descubrió tales límites y tiene una explicación mecanística que puede ser invocada para dar cuenta de los límites. Cuando se aplica selección artificial para incrementar la fecundidad en *Drosophila willistoni*, y probablemente en cualquier especie, puede hasta no haber respuesta positiva por varias razones. Además, es un hecho bien conocido que la selección no conduce en la práctica a un incremento continuo, por ejemplo en el número de huevos producidos por hembra. Los agricultores saben que pueden lograr progreso momentáneo en la productividad de semillas en programas especiales de selección artificial, pero luego ese progreso se frena, quedando estabilizados los sucesivos incrementos (Falconer y King, 1953; Falconer, 1960). Estos apuntes nos señalan que la teoría darwinista por selección podría funcionar dentro de una teoría wissmanista, es decir en una teoría según la cual los cambios ocurridos en el material hereditario son independientes de los cambios ocurridos en el "soma". Lo cual puede ser cierto, hasta un cierto punto, pero no quiere decir que el ambiente no pueda modificar las frecuencias de los genes y por lo tanto infligir cambios evolutivos sin tocar la naturaleza individual del genotipo mendeliano.

LIMITES DEL EFECTO SELECTIVO

A pesar de la selección continuada, pueden frenarse los logros por varios motivos:

1. Porque se haya agotado la variabilidad genética aditiva y no se presenten dispersiones (varianza) quedando sólo los individuos que producen el promedio anterior en vista de que los individuos sean genéticamente idénticos por lo que concierne el carácter seleccionado. A esta situación de homocigotismo en el locus se puede llegar por endocruza o porque la selección haya actuado efectiva y continuamente durante un considerable número de generaciones.
2. Porque la selección haya producido equilibrio genético debido a la escogencia de heterocigotos como los más aptos.
3. Porque un efecto desconocido de arrastre fisiológico conduzca al resultado selectivo contrario actuando en otra fase del desarrollo. La nutrición puede afectar los resultados de la selección.

4. Pueden haber efectos fisiológicos intrínsecos que limiten la selección y a los cuales no hayan logrado llegar las mutaciones al azar. Por ejemplo, el estado físico-químico del citoplasma puede variar en sentido adverso al progreso de la selección porque en ciertas condiciones las zonas de lectura queden oscurecidas o porque el sistema de reparación no pueda hacer su trabajo.
5. La estructura genética de una población que reduce sensiblemente su número puede conducir a depender de la deriva estadística por un cierto número de generaciones. Durante este tiempo los efectos de la selección se verían seriamente limitados o cancelados.
6. La distribución de los grupos de una población puede obligar a "sacrificar" el progreso selectivo de un locus en aras de otros logros más convenientemente oportunos para el fenotipo. Entre los limitantes quizá el más famoso ejemplo a los logros de la selección es el de Wynne-Edwards (1962).

En este ejemplo las aves presumiblemente han desarrollado un mecanismo conductual que les permite distinguir cuando hay altas densidades y en consecuencia abandonar sus apareamientos. En esta forma la bandada puede controlar su población y como resultado secundario mantener siempre suficiente alimento para todos. Lo que se observó fue que no todos los individuos se aparean y que a medida que aumenta el número de individuos la fracción de los que se aparean se reduce. Presumiblemente cada individuo puede percibir el tamaño de la población local y predisponer al apareamiento según un mecanismo fisiológico que le bloquearía o no sus centros motores de conducta sexual. La reacción típicamente neo-darwinista a este trabajo de Wynne-Edwards sería que los pájaros con poca predisposición copulatoria en la situación de alta densidad no transmitirían sus genes y por lo tanto esas características de percepción disminuirían mientras que los poco perceptivos y sensitivos hacia la conducta social de control poblacional dejarían más progenie y por lo tanto transmitirían esa característica antisocial. De esta manera al cabo de algunas generaciones se establecería una tendencia grande al apareamiento, no importa cuán densa sea la población. Con esta respuesta neodarwinista se hace hincapié en que la transmisión hereditaria es individual y nunca a través de la bandada o grupo. El grupo no desempeñaría ningún papel causativo de tales procesos. Dejando por fuera de la discusión el hecho de que haya o no en otras especies no-humanas la capacidad de concebir abstracciones tales como "el conjunto grupo" que les permita acceder a una evolución de altruismo por este camino, nos permitimos concentrarnos en que los postulados neodarwinistas, como los que rechazan la interpretación de Wynne-Edwards, involucran una serie de supuestos metafísicos que quizá convenga analizar (vea Maynard Smith, 1986).

Estos supuestos son:

1. Que los cambios en el fenotipo (en este caso comportamental) son resultado directo del código genético y que no se pueden dar cambios fénóticos que no puedan tener un disparador causal que no venga del genotipo.
2. Que los cambios en el genotipo están fortuitamente relacionados con las experiencias cambiantes del fenotipo. Lo que se supone con estas dos aseveraciones es que aquellos cambios fenotípicos que no son originados en el genoma tienen una relación completamente fortuita con la transmisión de las características hereditarias. Con lo anterior obviamente se asume que tales cambios no puedan ser jamás transmitidos.

Los supuestos metafísicos antes señalados solamente admiten relaciones fortuitas sujetas a una aleatoriedad absoluta (desorden total) entre genotipos y fenotipos. Supongamos que haya una cierta aleatoriedad relativa que permita que el genoma de la agrupación genética del grupo pueda relacionarse con el ambiente global aunque sigue lo fortuito en lo individual. Un individuo macho puede condicionar su emparejamiento según la cantidad de machos como él en el grupo porque la energía para cortejar provenga de un desencadenamiento de energía agónica que provenga por la lucha con los otros machos. Su propio genotipo puede ser igual o diferente al de los otros genotipos machos pero su posibilidad de cortejar y de dejar progenie emana de las relaciones de vecindad con los otros que le han permitido acumular menos energía disponible para la cópula. Este hecho no fortuito produce necesariamente una "dispersión" en la conducta copulatoria en tal forma que el número de tales machos pueda conducir a un mecanismo de retroalimentación negativa que conduzca al control poblacional.

LA PROBABILIDAD

La distribución anterior, con un rango de aleatoriedad relativa, permitiría emplear la teoría de probabilidad para describir la dispersión de los valores conductuales. Las probabilidades también asumen aleatoriedad total, desorden, anarquía movimiento casuístico, errático etc., en las variaciones y fluctuaciones del comportamiento de los individuos responsables por la dispersión. Decimos que las probabilidades están también sujetas a una suposición que no tiene por qué darse siempre. Lo cual nos permite concebir límites en el grado y tipos de arbitrariedades de ese comportamiento que pueden provocar cambios radicales en el significado neto. Por ejemplo, ahora podemos concebir que la actuación del grupo surja de unas características hereditarias que son propiedad del grupo sin que sean deducibles de las propiedades genéticas del individuo aislado. Entonces la selección puede

hacer responder al grupo a pesar de la limitación neo-darwinista que ya advertimos. Lo que conduce a esta última definición reside en el hecho de que la conducta momentáneamente exhibida por cada individuo depende de una manera fortuita del medio ambiente integral y éste último puede incluir al grupo. El controlarse en sus apareamientos puede producir economía de alimentos en el espacio ocupado. Dado que todos los individuos poseen la misma constitución genética para esa conducta, aquellos que se apareen no tienen por qué propagar a su descendencia ninguna tendencia en particular mayor que la que poseen los que se inhiben.

Se podrá ahora decir que lo que deseamos es simplemente criticar la teoría, pero, como se puede ver en la primera parte de este trabajo, estamos muy de acuerdo en decir que la teoría neo-darwinista ha permitido importantes avances y clasificaciones sobre la evolución pero que si queremos una mayor penetración en nuevas fronteras hasta ahora cerradas debemos abrir la maraña metafísica que sus supuestos encarnan.

APORTES PIONEROS

Los más importantes aportes al neodarwinismo tienen nombres propios: Haldane, Fisher, Chetverikov, Huxley, Wright, Mayr, Dobzhansky, Muller, Simpson y otros. Los que pusieron las bases para la construcción del importante y sólido edificio fueron Haldane, Fisher y Wright. Los que dieron las municiones experimentales fueron Mayr, Dobzhansky, Chetverikov, Timoffeef Resovsky y Simpson. Son los cuadros lógicos los que más recibirán, en el artículo presente, críticas porque creemos que a partir de estos teoremas y ecuaciones construidas para un sistema neodarwinista en el vacío, sin fricciones, sin hurtos, sin fluctuaciones, en fin, por fuera de los flujos y reflujos de la naturaleza es como se ha podido ensamblar una elegante matemática-genética-evolutiva. Algunas de las posiciones en defensa del neo-darwinismo se escudan en el postulado poperiano de la refutabilidad como máxima virtud, afirmando que se tendría una refutación a la teoría si se “demostrase que los supuestos establecidos por el neo-darwinismo no son ciertos para todos los organismos”. Pues bien, ha sido ya probada la existencia de varias clases de herencias no mendelianas en las que los loci no mendelizan, como los episomas en las bacterias, los genes saltarines de los elementos transponibles, que en procariotes surgen desde que en 1966 se descubren nuevos tipos de mutaciones polarizadas (vea Malamy, 1966; Jordan, Saedler y Starlinger, 1967; Adhya y Shapiro, 1969, etc.) y de inserciones (Jordan, Saedler y Starlinger, 1968; Shapiro, 1969; Malamy, 1970; etc.), genética de cloroplastos y de mitocondrias y otros tipos más de genéticas no cromosómicas tales como los de Sager. Se trata de entender que la genética transponible implica la aparición de un pedazo de longitud definida de

ADN en medio de una secuencia anteriormente desconocida que puede desempeñar una gran variedad de propiedades que relacionan el genoma tradicional con el ambiente:

- pueden soldar moléculas no relacionadas de ADN,
- pueden mediar en la formación de deleciones y de inversiones en la vecindad de IS,
- pueden cortarse y transferirse a otros lugares del genoma poblacional,
- pueden contener iniciadores transcripcionales y señales de freno (vean las revisiones de Cohen, 1976; Starlinger y Saedler, 1976; Kleckner, 1977 y 1981; Nevers y Saedler, 1977 y una monografía de Bukhari, Shapiro y Adhya, 1977a, Calos y Miller, 1980).

Algunas transferencias bacterianas o de herencia transponible podrían ser interpretadas como ejemplos de fenómenos lamarkianos. Las uniones no-homólogas en un mismo cromosoma pueden producir duplicidad de un locus que haría posible la evolución de un dímero proteico con dos cadenas polipeptídicas relacionadas. Sin embargo parecería como si el cuerpo principal de la teoría neo-darwinista no quedara ni afectado ni apreciablemente, debilitado, aunque sí tenga que abandonarse la afirmación de sus entusiastas defensores (como Ayala y Maynard-Smith) de que el neo-darwinismo es la única y suficiente explicación de todos los fenómenos evolutivos. Aquí de lo que se trata en realidad es de una crítica al mendelismo y al weismannismo y no al aporte que el neo-darwinismo hace al mendelismo. Quizá convenga aclarar que en uno de los aportes al neo-darwinismo con sus reflexiones lógicas, Haldane, escribió en la introducción para un libro “Las causas de la evolución”, publicado en 1932, “El darwinismo ha muerto. ¡Ni un sólo sermón!”, sin embargo, el mismo autor, más adelante, hace un cambio apologético cuando escribe que “... a pesar de las críticas hechas más arriba, las cuales son perfectamente válidas, la selección natural es una importante causa de evolución”.

PARADIGMA EVOLUTIVO NEO-DARWINISTA

El paradigma se puede considerar descrito en la siguiente frase de Haldane (pp. 180, 181 de Haldane, 1932): “bajo condiciones de apareamiento al azar, una población compuesta por los tres genotipos AA, Aa, aa en la proporción $u^2 : 2u : 1$ es estable en ausencia de selección; y cualquier grupo alcanza este equilibrio estable después de una sola generación de apareamientos al azar... Pero después de la selección, la población $u^2_n AA : 2u_n Aa : 1aa$ queda reducida a $u^2_n AA : 2u_n Aa : (1-k) aa$ ”. Las simplificaciones implícitas y bien conocidas fueron:

1. El sistema implica un equilibrio en el que la frecuencia de un gen recesivo selectivamente desfavorable es reducida a cero, o simplemente al valor en que la mantiene la mutación recurrente.

te. El paradigma supone, pero no hay datos factuales sino concesiones metafísicas, que las condiciones iniciales no corresponden a un estado de equilibrio.

El paradigma que no explica por qué sea razonable suponer esa condición, podría darse, por ejemplo, a que un cambio en las condiciones del medio ambiente haya alterado los valores selectivos, o a que por mutación se haya aparecido un gen nuevo. Sewall Wright sí corrige este vacío de no explicar las condiciones de no-equilibrio.

2. No se menciona si el fenotipo puede ser afectado por el medio ambiente también.
3. No aparece por ninguna parte si el efecto de un gen en la construcción de una proteína pueda ser afectado o influido por el resto del genotipo aunque Haldane es consciente de los efectos interactivos específicos de varios genes.
4. Tampoco se hace concesión alguna a los pasos intermedios que van desde el genotipo hasta el fenotipo ni a las interrupciones que pueden darse por vía del ambiente.
5. El paradigma neo-darwinista supone que los cambios no originados en el genotipo son aleatorios en relación con el fenotipo determinado. Cualquier fenotipo cambiante que sea enteramente fortuito por hipótesis no puede ser transmitido.
6. El paradigma finalmente extrapola la adaptabilidad a todos los fenómenos biológicos conocidos como importantes para el progreso evolutivo.

Argumentar, como hace el neo-darwinismo, que la selección favorezca a los individuos con un cierto fenotipo, implica la existencia de un fenotipo para esa característica y que la sola dispersión y diferencia de los genotipos aumentará los logros de la selección es pura metafísica, puesto que el fenómeno es resultado de toda una secuencia de estrategias genotípicas en determinados momentos ontogenéticos y no puede ser considerado como una "cosa" única con una sola realidad atemporal. Considerarlo una "cosa" implicaría estadísticamente someter un fenómeno con una varianza amplia que cobija todas sus expresiones, como si fuera resultado de un número más reducido de unidades que varíen, o sea, con una varianza mucho más estrecha.

El punto anterior ha sido repetidamente observado por Waddington (vea por ejemplo Waddington, 1957, 1970). Además podríamos añadir que la presencia de varianza aditiva no asegura continuada respuesta a un programa de selección (vea Clayton, Morris y Robertson, 1957). Estos autores dicen "...

de hecho hemos encontrado que la heredabilidad, sea que se determine como proporción de la respuesta al diferencial de selección o como análisis de medios-hermanos y de hermanos completos disminuyó hacia la 2da. y 3ra. generación en todos los experimentos de selección negativa para cerdas esternopleurales..." y en otra parte después de conceder que las respuestas a selección por 7 generaciones basadas en respuestas individuales, o de familias, están de acuerdo con lo predicho por la conocida ecuación de,

$$\Delta G = \bar{i} h^2_f \delta_f$$

en la página 140 del Journal of Genetics de 1957 aparecen los cálculos de respuestas a la selección familiar en *Drosophila melanogaster* según Clayton, Morris y Robertson (l.c., 1957) dicen que tienen ciertas reservas que son:

- a) que hay gran divergencia entre las réplicas para la selección aumentativa, aun cuando el grado de consanguinidad es bajo,
- b) que las respuestas selectivas que disminuyen la cuantía del fenotipo fueron menores a lo esperado como consecuencia de un declino en la variación genética en 2, 3 generaciones, etc.

Otra vez Waddington (p. 327 del libro Hacia una biología teórica ed. española, 1976) explicando el paradigma del Fisher dice que éste último en lugar de medir los valores de selección mediante coeficientes lineales tales como las k de Haldane, emplea parámetros maltusianos expresados en términos exponenciales para referirse al número de descendientes producidos por los organismos del genotipo en cuestión. Fisher, para considerar al resto del genotipo, considera que las diferencias en los parámetros maltusianos para dos alelos se debe presentar con las frecuencias de los alelos y con un parámetro que expresa la diferencia fenotípica producida por la sustitución de un alelo por otro en la población real, teniendo en cuenta los otros genes presentes. Lo que aconseja Fisher es que se incluya el porcentaje de cada una de las combinaciones de apareamiento posibles con los aportes alélicos de cada individuo apareante. El teorema fundamental de Fisher dice "La velocidad de incremento en idoneidad de cualquier organismo es igual en todo instante a su varianza genética en idoneidad en ese instante" (Fisher, 1930).

¿Cómo interpretar esto? Es que esta frase supone varias cosas:

1. Que los individuos que tienen una idoneidad tienen un promedio en aptitud reproductiva y una varianza en la población, pero al suponer eso se cancelan todas las fluctuaciones del fenotipo, aptitud reproductiva que no pueden distribuirse al azar entre los individuos del grupo

poblacional puesto que son aquellos fenotipos que no tienen un origen en el fenotipo, y por lo tanto no están sujetos al cálculo de probabilidades que permita la asignación de varianzas para ese genotipo.

2. La frase "Existe un incremento en idoneidad" supone que todas las fluctuaciones del fenotipo aptitud se sometan a las variaciones que la genética mendeliana le concede. Esta suposición no está ni siquiera avalada por los datos aportados por los fenotipos de origen no mendeliano y que por lo tanto no mendelizan.
3. Esta aseveración (neo-darwinista) de Fisher se podría interpretar como si las velocidades de incrementos en idoneidades tuvieran una dirección definida, o sea, como si la selección tuviese siempre un objeto concreto de respuesta positiva. Lo cual ya vimos no puede ser siempre cierto puesto que pueden surgir causas fisiológicas que impidan la respuesta positiva a pesar de la varianza genética que perdure.
4. ¿Es que Fisher al hablar de incremento en idoneidad quiso decir que la expresión concreta de ese término se manifiesta en aumento en número? Si es así se equivocó porque las poblaciones no aumentan siempre en número, ni siquiera en los trazos de tiempo en los que se les conceda actuar (vea el trabajo de selección de Clayton, Morris y Roberston, 1957).

Obviamente las dificultades señaladas en el paradigma de Fisher también se pueden aplicar al de Haldane. Ambos adolecen de una simplicidad que hoy no se acompaña a lo que conocemos de las respuestas a la selección. Sin embargo, apreciamos la necesidad simplicista que un modelo matemático requiere para aportar los elementos predictivos. Nosotros también hemos usado ese artificio matemático (vea Rodríguez y Hoenigsberg, 1987).

Cuando Sewall Wright se interesó por aquellas circunstancias en que los efectos de selección natural son mitigados o dominados por otros factores surgieron condiciones poblacionales tales como tamaños y estructuras de apareamientos que no se habían estudiado antes. La importantísima contribución de Sewall Wright se ocupó de los valores selectivos de todo el genotipo (combinaciones alélicas) que surgen como una superficie múltiple en donde la idoneidad constituye una de las dimensiones, las otras expresan la vasticidad de las combinaciones genéticas.

La múltiple superficie de Wright es como un manto de tierra con múltiples sinuosidades de promontorios, colinas, cúspides altas, valles altos y bajos por donde se pasea la aptitud reproductiva a lo largo del tiempo y según el genotipo, y además a subir las cúspides adaptativas. Wright se ocupó en

varias ocasiones de los mecanismos teóricos mediante los cuales una población debido a su historia pasada, se encuentra en lo alto de una colina y se encamina a viajar a través de un valle y alcanzar así la cima de otra prominencia más alta en su vecindad. El aparato matemático que maneja Sewall Wright le permite señalar los cambios en la distribución de las frecuencias de los genes en las poblaciones y naturalmente las condiciones que pueden llevar a ciertos alelos a quedar "fijados" (0 y 100%).

Sewall Wright hace entrada en las situaciones que dan cuenta de otros tipos de condiciones iniciales separadas de las condiciones de equilibrio tales como la heterogeneidad del medio ambiente tanto en el espacio como en el tiempo. Con estas situaciones especiales Wright suprime lo que llamamos, páginas atrás, una de las más criticadas simplificaciones del paradigma mendeliano del neodarwinismo, el dejar sin explicación las condiciones iniciales de no-equilibrio. Sin embargo,

1. Wright tampoco hace hincapié en los pasos que van desde el genotipo hasta el fenotipo ni a las situaciones ambientales que pueden por sí solas alterar el fenotipo y hacer variar los coeficientes selectivos.
2. Sewall Wright tampoco tiende una mano a las modificaciones del fenotipo que aunque no resulten directamente del genotipo pueden ser heredadas por arrastre.
3. La incidencia ontogenética en el precisar la morfo-estructura del fenotipo puede modificar el resultado que la selección pueda tener sobre él a pesar del remoto genotipo que lo originó. Esta es una consideración que tampoco se presenta en la teoría evolutiva por selección natural.

Ya vimos cómo uno de los grandes problemas de la teoría radica en no considerar la presencia de la adaptación que no tiene origen directo en los genes. Y que deja sin explicación los apartes del medio ambiente como modificadores de los coeficientes selectivos sin el concurso de los genes.

¿ES JUSTIFICABLE EL PANSELECCIONISMO?

La teoría neo-darwinista supone que la selección natural es una excelente constructora siempre, ya que no para en su esfuerzo progresista por modificar positivamente a todas las características (vea Huxley, 1942; Dobzhansky et al., 1977). Ahora bien, lo anterior es equivalente a sostener que en donde hay selección surge, como por encanto, la característica útil, o sea adaptativamente oportuna, sin más ni más. Ya vimos páginas atrás cómo puede haber efectos selectivos que no produzcan resultados positivos ni convenientes. Es posible que si la teoría hubiese sido un poco menos tremendis-

ta en sus expectativas y más ajustada al oportunismo que según Simpson (l.c., 1962) la caracteriza, hoy tendríamos más consenso. Uno de los ejemplos, de libro texto, son las plumas del pavo real: selección natural presumiblemente vistió a este pájaro con un bellísimo ropaje porque ese espectáculo tan vistoso ha tenido un gran éxito reproductivo. Sin embargo, el consecuente arrastre fue producir un animal que no puede escapar de sus depredadores. El efecto neto no ha sido adaptativamente conveniente. Selección natural no siempre construye lo adaptativamente conveniente para todo el individuo.

Hay especies de *Lepidóptera* (= polilla) que tienen prolongaciones en la parte anterior de la cabeza; algunas tienen manchas en esas prolongaciones milimétricas con formas de cocodrilo. Waddington (1968) no lo puede explicar como elemento útil para escapar la posible depredación por parte de cocodrilos. Sin embargo, dice que no por eso abandonaría la explicación selectiva. Yo sí la abandonaría para ese ejemplo, porque no se puede concebir efectividad heroica en cada órgano, tejido, célula y característica. ¿No se debería francamente señalar fracaso o ausencia de selección en un carácter que hasta el momento no parece tener ningún valor adaptativo?

A pesar de que ha habido rupturas recientes en sus filas los panseleccionistas están irremediablemente casados con el gradualismo de Darwin. Hoenigsberg (l.c., 1987a) presenta una serie de críticas al gradualismo que no voy a tratar de enumerar aquí. Sin embargo, intentaré en esta ocasión revisar el caso del "equilibrio puntual" documentado en la especiación de moluscos en el lago Turkana (vea Williamson, 1983).

MODELOS DE CAMBIOS EN MOLUSCOS DE AGUA DULCE EN TURKANA

Los análisis canónicos en *Bellamyia unicolor* (caracoles) de las 49 poblaciones (fósiles de 400 m de tierra) de Kubi Algi y de pre Kubi Algi en los sedimentos de la formación Koobi Fora y de la de Galana Boi de los linajes de la última parte del Cenozoico de Turkana se agrupan (Williamson, 1981, 1983). Los análisis se basaron en 16 parámetros que se derivaron de 16 mediciones originales para cada uno de los 761 especímenes encontrados. Las dos variables canónicas (una en la horizontal y la otra en la vertical) muestran que aproximadamente 60% de la varianza total se agrupa. La distribución estratigráfica demuestra, por una parte una gran uniformidad morfológica de los especímenes en el tiempo y por otra parte cambios morfológicos durante el período estudiado.

1. En el nivel Suregei las poblaciones del género *Bellamyia* pertenecientes a las formas 12b y 12c

son de una nueva forma, parece que fácilmente distinguible. Sin embargo, las formas morfológicamente intermedias entre la nueva forma y la *B. unicolor* (típica) se presentan en las formas 8 y 11 un tanto por debajo del nivel Suregei.

2. Otro cambio morfológico ocurre en las formas 27 y 29 de la zona inferior de la formación Koobi Fora. Esta nueva forma aparece junto a la típica *B. unicolor*.
3. Una tercera forma se puede documentar en la forma 88 del nivel Guomde totalmente sola. En términos de la distancia Mahalanobis D^2 la población Guomde es equidistante del nivel Suregei y de la más próxima *B. unicolor*.

Según Williamson las tres formas nuevas que se colocan por fuera del rango de la especie *unicolor* deben derivarse de ella puesto que las formas intermedias que aparecen en el nivel Suregei y la ausencia de un posible y plausible ancestro *Bellamyia* en bajo Cenozoico del Africa nord-este indican que los tres morfos divergentes en Suregei deben haberse derivado de *B. unicolor*. Además, indudablemente el análisis por componente principal de la morfología presentada por el linaje de *B. unicolor* en Suregei las formas fósiles 8, 11 y 12 muestran un rápido alejamiento del *B. unicolor*. También aparecen cambios significativos, (durante ese mismo período) en las varianzas fenotípicas a medida que se iban presentando las transformaciones morfológicas. Es interesante señalar este aspecto porque un aumento en la varianza durante un proceso de transformación indica inestabilidad ontogenética con saltos entre los llamados "surcos del desarrollo" que promueven fenotipos nuevos en las poblaciones de transición. Por ejemplo, el centroide de la muestra intermedia 8 que es 6,6 unidades generalizadas de distancia de la última población divergente de *Bellamyia*, muestra bastante sobreposición sea con la típica *B. unicolor* o con las morfos derivadas de *Bellamyia*. Pero ésta población 8 que es morfológicamente intermedia entre la (B) y la (12), además muestra un aumento en la varianza fenotípica (la que suma todas las varianzas de los parámetros medibles); o sea, una varianza fenotípica total de 45,5 significativamente por encima del nivel 2,5%, con una prueba F de una vía, que el de las poblaciones típicas de *B. unicolor*. En cambio, hubo otras poblaciones de la forma 11 con una varianza de 12,7, que es comparable a la de la típica *B. unicolor*, a pesar de ser también forma morfológicamente intermedia como la 12c. Lo que parece ser de gran interés por sus proyecciones evolutivas es que el nivel Suregei produce saltuariamente un linaje de *Bellamyia* de grandes y rápidas transformaciones morfológicas, inicialmente acompañadas con grandes aumentos en la varianza fenotípica además de un largo período sin cambio alguno en los depósitos.

IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

A primera vista el patrón de lo ocurrido a las especies fósiles de caracoles en Turkana es una increíble uniformidad morfológica de millones de conchas durante millones de años. Estos depósitos han permanecido más o menos indisturbados desde su formación y el orden de formación de cada depósito puede ser perfectamente identificado por medio de las relaciones que guardan con las características geológicas del depósito. Obviamente se trata de una serie evolutiva que revela o puede revelar una extraordinaria oportunidad para estudiar las pautas detalladas de los cambios evolutivos en un informe fósil completo. En 13 linajes completos se ha presentado extraordinaria estabilidad con saltuarias interrupciones de capas de fósiles con rápidos cambios en la forma de las conchas, como señalamos antes. Estas nuevas poblaciones luego persisten prácticamente sin cambio alguno hasta que se extinguen o en algunos casos vienen a ser reemplazadas por formas ancestrales. Los tipos intermedios entre los ancestros y las especies derivadas ocupan una pequeña porción de la historia evolutiva de cada género. Curiosamente los períodos de transición en los distintos géneros coinciden entre sí. Y un taxón partenogenético *Melanoides*, y por lo tanto asexual, ha tenido una evolución tan rápida como sus compañeros de reproducción sexual. Esto último pone en duda la generalizada teoría de la genética evolutiva de que la reproducción sexual aumenta la flexibilidad (= oportunidad) evolutiva (ver Maynard Smith, 1978).

Williamson (en Nature, 1981) sugiere que éstas pautas de evolución de caracoles se ajustan sustancialmente al modelo de cambio de Cuvier, del siglo pasado, que en este siglo ha sido rescatado por Goldschmidt (1940) y ampliamente criticado por el neo-darwinismo. Elredge y Gould (1972) lo vuelven a tratar como "el modelo de equilibrio puntual". En esta interpretación de Williamson la evolución no aparece como un proceso gradualista sino más bien discontinuo en el que a largos períodos de estabilidad genética se seguirían períodos de revoluciones genéticas que producirían rápidos cambios (vea Gould, 1985). Es una sucesión de evoluciones a saltos, totalmente diferente al cambio gradual por selección natural actuando en las pequeñas diferencias en idoneidad entre los individuos. El dictamen de Darwin "*natura non fecit saltum*" sería incorrecto; la ausencia de formas intermedias en los taxa (con algunas interrupciones) de los depósitos de Turkana parece ser un resultado real de la evolución de los caracoles, lo cual parecería justificar el dictamen de Williamson de que la especiación podría ser un fenómeno "cualitativamente" diferente del cambio gradual de la evolución "intraespecífica".

¿ESPECIACION ALOPATRIDA EN TURKANA?

La especiación a saltos según Elredge y Gould

(1972) sería resultado de los mecanismos de especiación alopátrida con el modelo de efecto fundador de Ernst Mayr (1954). Este modelo sugiere que los sólidos mecanismos homeostáticos y gran flujo genético de las grandes poblaciones en la parte central de la distribución de una especie obstaculizan los cambios evolutivos porque distribuyen los genes que podrían dar lugar a divergencia evolutiva (i.e., vea Hoenigsberg, 1987a). En cambio en las pequeñas poblaciones aisladas demográficamente *stressadas*, los mecanismos de homeostasis se desarticulan durante el fenómeno de las revoluciones genéticas y entonces presumiblemente el cambio evolutivo rápido podría darse más fácilmente. La entrada de nuevos linajes morfológicos en el informe fósil de Turkana representaría inmigraciones de poblaciones aisladas. Si las separaciones cladogénicas se dan solamente en las poblaciones aisladas como eventos fugaces no cabría documentación paleontológica de especiación con formas intermedias.

El aumento en la varianza fenotípica durante la especiación alopátrida tal como aparece en el nivel Suregei es lo que surge de la predicción hecha por Levins (1970) del modelo "fundador" de Mayr. La desarticulada estabilidad en respuesta a las revoluciones genéticas del modelo surgirían de la grieta que se abriría en el mecanismo de la canalización del desarrollo de los individuos. La grieta es, por decirlo de algún modo, una consecuencia de la rotura que sufre el mecanismo homeostático durante la revolución genética que acompañaría la especiación por "fundación".

Hay dos datos que enjuician la validez del papel que la deriva estadística genética pueda tener. El primero es que aún el taxón asexual *M. tuberculata* muestra tener un cambio evolutivo, en los niveles Suregei y Guomde, idéntico a las especies sexuadas de caracoles. (2) Los cambios rápidos en Suregei ocurren sobre una amplia zona y en unidades densamente pobladas. La deriva genética, el efecto fundador y la endocruza no parecen tener, con estos datos, la importancia que se les asigna, convencionalmente, como disparadores de la quiebra de la homeostasis y de la especiación en los islotes. Como ya vimos, además parecería como si la importancia que se le ha dado a la sexualidad como agente generador de flexibilidad evolutiva no sea sostenible y que convenga hasta abandonar esta posición en los niveles supraespecíficos.

¿EVOLUCION INFRAESPECIFICA Y SUPRAESPECIFICA?

Ya vimos, unas páginas atrás, que los descubrimientos en Turkana también ponen en tela de juicio la naturaleza del proceso de especiación. La pregunta sería: mientras puede que haya gradualismo intrapoblacionalmente quizá no se pueda sostener que exista a partir de especies porque el fenómeno de especiación implique un salto cualitativo

con otro orden organizativo que lo dirija. Lo anterior surgiría del hecho de que si los supuestos de gradualismo no se cumplen por falta de documentación paleontológica intermedia en Turkana, entonces se puede abrir un camino a la teoría de un cambio cualitativo en vez de la acumulación de pequeños cambios, como sostiene el darwinismo.

Existe una diferencia fundamental entre las escalas de tiempo que utilizamos los genetistas de poblaciones y las que utilizan los paleontólogos. En los datos de Turkana las formas intermedias, que comentamos unas páginas atrás, duraron entre 5.000 y 50.000 años que son períodos muy cortos si se tienen en cuenta los millones de años de estabilidad entre cambios. Los descendientes modernos de estos caracoles tienen un ciclo de vida de 6-12 meses que son para un promedio de 20.000 años unas 20.000 generaciones entre formas estables. Para lograr cambios gradualísticos como los que surgen por selección artificial en cerdas abdominales de *Drosophila melanogaster* con 50 generaciones es suficiente (Clayton, Morris y Robertson, 1957). En ratones bajo selección para pasar de 13 generaciones - 32 generaciones, unas 30 generaciones son suficientes (Falconer, 1960). Además, aislamiento reproductivo incipiente puede lograrse en

pocas generaciones de selección dirigida (Hoenigsberg et al., 1966). Son períodos de tiempo breves en comparación con los observados en los cambios puntuales de Williamson (l.c., 1983). Lo cual podría hacer pensar que estamos tratando con nuevos mecanismos evolutivos. O será que lo dirigido con selección artificial es tan inmensamente más fuerte que con la selección natural?

AGRADECIMIENTOS

El autor desea dejar constancia de su enorme gratitud a dos árbitros que con sugerencias mejoraron notablemente este escrito. Además, los señores H. Cárdenas, Hugo Cerda, Miguel Sanz de la Rosa, Alberto Moreno, A. Riveros, A. M. Calcagno, A. Montañó, Marina Ordóñez Varela, H. Belalcázar, B. Barreto, M.M. de Polanco, P. Grigoriu, H. Castañeda y el Dr. José Rodríguez, con sus comentarios y discusiones en seminarios del Instituto de Genética enriquecieron los análisis críticos contenidos en esta publicación.

Finalmente, deseo expresar gratitud al No. 200004-1-1985 de Colciencias, al No. EPIT-55-1985 de la fundación del Banco de la República de Colombia, y al N.S.F. de U.S.A., por el pago editorial de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- ALQUIST, J.J., 1986. Comunicación oral sobre: Molecular Phylogeny in Vertebrates.
- BAUR, E., 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*. etc. Z. ind. Abst. Vererb. 1. 63: 256.
- BUFFON, F., 1838. Fragments Biographiques, Précédés d'études sur la vie, les averages et les doctrines de Buffon, Paris.
- BUKHARI, A. I., SHAPIRO, I. A. and ADHYA, S. L., eds. (1977a). DNA Insertion Elements, Plasmids, and Episomes (New York: Cold Spring Harbor Laboratory).
- CALOS, M., and J. H. MILLER, 1980. Trasnposable Elements. Cell. Vol. 20, pp. 579-595.
- CLAYTON, G.A., MORRIS, J.A. and A. ROBERTSON, 1975. An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short term responses to selection. J. of Genetics. Vol. 55: 131-151.
- COHEN, S.N., 1976. Transposable genetic elements and plasmid evolution. Nature (London) 263, 731-738.
- DOBZHANSKY, Th., 1941. The Genetic structure of natural populations of *Drosophila* Proc. VIII Int. Genet. Congr. (Edinburgh, 1939): 104.
- DOBZHANSKY, Th., 1975a. Analysis of incipient reproductive isolation within a species of *Drosophila*. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A., 72, 3638-3641.
- DOBZHANSKY, Th., F. J. AYALA, G.L. STEBBINS, and J. W., VALENTINE, 1977. Evolution. W. H. Freeman, San Francisco.
- ELREDGE, N., and S.J., GOULD, 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. pp. 82-115. In: Schopf, T. J.M., ed. Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Co., San Francisco, California.
- FALCONER, D. S. and J. W. B. KING, 1953. A study of selection limits in the mouse. J. Genet. 51: 561-81.
- FALCONER, D. S., 1960. Introduction to Quantitative Genetics, Oliver and Boyd, Edinburg, London.
- FISHER, R., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford.
- FONTDEVILA, A., 1982. Recent Developments on the Evolutionary History of the *Drosophila mulleri* complex in South America. In Ecological Genetics and Evolution. Edited by J. S. F. Barker y W. T. Starmer. Academic Press, New York.
- GOULD, S. J., 1985. A Clock of Evolution. Natural History, Vol. 94, No. 4.
- GOLDSCHMIDT, R., 1940. The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale University Press.
- HALDANE, J. B. S., 1932. The Causes of Evolution, London: Harper & Brothers (reprinted by Cornell University Press).
- HAECKEL, E., 1875. Ziel und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte, Jena, Hermann Dufft.
- HOENIGSBERG, H. F., A. J. CHEJNE and E. HORTOBAJ-GERMAN, 1966a. Preliminary report on artificial selection towards sexual isolation in *Drosophila* Z. fur Tierpsychologie Band. Heft 2 pp. 129-135.
- HOENIGSBERG, H. F., 1987a. Genética de Poblaciones en el Trópico Americano XXIV. Críticas a la teoría sintética: aislamiento reproductivo, gradual o abrupto? Acad. Col. Ciencias, Vol. XVI No. 63
- HUXLEY, J., 1942. Evolution, the Modern Synthesis. London and New York. En Castellano "La Evolución, Síntesis Moderna". Ed. Losada, Buenos Aires, 1946 (n. del T.).
- HUXLEY, J., 1963. Evolution, the Modern Synthesis. 2nd ed. George Allen and Unwin Ltd. London.

- JORDAN, E., SAEDLER, H., and STARLINGER, P., 1968. O^o strong-polar mutations in the *gal* operon are insertions. *Mol. Gen. Genet.* 102, 353-363.
- KAPLAN, N. O., M. M. CIOTTI, M. HAMOLOSKY, and R. E. BIEBER, 1960. Molecular Heterogeneity and evolution of enzymes. *Science* 131: 392-397.
- KLECKNER, N., 1977. Translocatable elements in procaryotes. *Cell* 11, 11-23.
- KLECKNER, N., 1981. Transposable elements in procaryotes. *Annu. Rev. Genet.* 15: 341-404.
- LEVINS, D. A., 1970. Developmental instability and evolution in peripheral isolates. *The Amer. Naturalist*; Vol. 104, No. 938, pp. 343-353.
- MALAMY, M., 1966. Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 31, 189-201.
- MALAMY, M., 1970. In the Lactose Operon, J. Beckwith and D. Zipser, eds. (New York: Cold Spring Harbor Laboratory), pp. 359-373.
- MAYR, E., 1940. Speciation phenomena in birds. *Amer. Naturalist*, 74: 249-278.
- MAYR, E., 1946. The number of species of birds. *The Auk*, 63: 64-69.
- MAYR, E., 1949. Speciation and Systematics. In *Genetics, Paleontology and Evolution*: 281-298, Princeton University Press, Princeton.
- MAYR, E., E. G. LINSLEY and R. L. USINGER, 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill. New York.
- MAYR, E., 1954. Change in Genetics, Environment and Evolution In: *Evolution as a Process*. J. Huxley, A. C. Hardy and E.B. Ford, eds. pp. 157-180. Allen and Unwin, London.
- MAYNARD-SMITH, J., 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press.
- MAYNARD-SMITH, J., 1986. *The Problems in Biology*. Oxford University Press.
- NEVERS, P., and SAEDLER, H., 1977. Transposable genetic elements as agents of gene instability and chromosomal rearrangements. *Nature* Vol. 268 pp. 109-115.
- PATTERSON, J. T. and W. S. STONE, 1952. *Evolution in the genus Drosophila* New York, Macmillan.
- RICHARDSON, R. H., ELLISON, J. R. and AVERHOFF, W. W., 1982. Autocidal Control of Screwworms in North America. *Science* 215, 361.
- RODRIGUEZ, J. and HOENIGSBERG, H. F., 1986. Population Genetics in the American Tropics XXVII. Extinction and recolonization of demes Vs. Genetic variability in *Drosophila pseudoobscura*. *Acad. Col. Cienc*, Vol. XVI, No. 62.
- SAX, G., 1935. Chromosome structure in the meiotic chromosomes of *Rhododiscolor*. *J. Arnold Arbor.* 16, 216.
- SHAPIRO, J. A., 1969. Mutations caused by the insertion of genetic material into the galactose operon of *Escherichia coli*. *J. Mol. Biol.* 40, 93-105.
- SIMPSON, G. G., 1940. Types in Modern Taxonomy. *Amer. Jour. Sci.*, 238: 413-431.
- SIMPSON, G. G., 1962. *Principles of Animal Taxonomy*. 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- SMITH, S. G., 1941. Cytology and parthenogenesis of *Diprion polytimum* Hartig. *Proc. VII Int. Congr. (Edinburgh, 1939)*: 267.
- STARLINGER, P. and SAEDLER, H., 1976. IS-elements in microorganisms. *Curr. Top. Microbiol. Immunol.* 75: 111-152.
- STEBBINS, G. L., 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- VANZOLINI, P. E. and L. R. GUIMARAES, 1985. Lice and the history of South American Land mammals. *Rev. Brasil. Ent.*, 3: 13-46.
- WADDINGTON, C. H., 1957. *The Strategy of the Genes*. Allen & Unwin, 1960, Londres, 1957.
- WADDINGTON, C. H., 1968. *Towards a Theoretical Biology*. 1: Prolegomena. 2: Sketches. 3: Drafts. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- WADDINGTON, C. H., 1976. *Hacia una Biología Teórica*. Alianza Editorial, S. A., Madrid, España.
- WILLIAMSON, P. G., 1981. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*: 293, 437-443.
- WILLIAMSON, P. G., 1983. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin, *Evolution Now*, ed. J. Maynard-Smith. Redwood Burn Ltd., Trowbridge, Wiltshire, England.
- WYNNE-EDWARDS, V. C., 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour* (Oliver and Boyd, 1962).
- ZIMMERMANN, W., 1953. *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*. München, Freiburg & München: Karl Alber.

TIPOS DE PTERIDOFITOS EN EL HERBARIO NACIONAL COLOMBIANO

Por *María Teresa Murillo*¹

La revisión taxonómica de cualquier grupo de plantas supone el estudio de los ejemplares tipo; para lo cual se requiere, en primer lugar, saber en qué Herbarios o Instituciones se encuentran depositadas; es por ello que varios botánicos se han dado a la tarea de publicar listas sobre el particular; entre ellos, algunos botánicos del Herbario Nacional Colombiano, quienes ya han publicado los tipos de familias de Fanerógamas, conservados en el COL.

En cuanto a Pteridófitos se refiere, podríamos decir que uno de los primeros, si no el primero en reconocer la necesidad de clarificar y establecer los tipos y el lugar en donde se encuentran estas plantas, fue el doctor Conrad V. Morton, ilustre botánico norteamericano fallecido en 1972, y uno de los Pteridólogos más eminentes, quien desde 1954 se dio a la tarea de estudiar los tipos de helechos incluidos en diferentes herbarios europeos; no cabe duda que esta fue una tarea ardua pero encomiable, y que, afortunadamente, fue publicada en *Contributions from the Gray Herbarium, U.S.*

Por las razones anteriormente expuestas, me he propuesto dar a conocer los tipos de Pteridófitos que se conservan en el COL. Se trata de 4 holótipos y 49 isótipos; cifras que resultan pequeñas si se tiene en cuenta el número de especies descritas para Colombia. Esto obedece, en primer lugar, a que antes de 1931 no existía el Herbario Nacional Colombiano y todos los ejemplares botánicos eran enviados a los Herbarios de otros países. Luego de la fundación del Herbario y por falta de una reglamentación al respecto, las colecciones fueron llevadas o remitidas a otros Herbarios, sin pensar si-

quiera en el menoscabo que se infligía al desarrollo de la taxonomía en el COL y en el país. A propósito, vale la pena recalcar lo mucho que se ha hecho para tratar de evitar en el futuro la pérdida de nuestro material botánico, especialmente holótipos e isótipos.

Algunos de los isótipos que se conservan en COL, son tan sólo fragmentos de los ejemplares originales, obsequiados al COL como material de referencia de las especies respectivas.

Desafortunadamente, no se conocen los datos exactos de las Instituciones o Herbarios donde se encuentran depositados los holótipos e isótipos de las especies registradas en Colombia, por tal razón nos abstenemos de incluir en este artículo la escasa información disponible, a la espera de que las Instituciones o los Herbarios respectivos los publiquen oportunamente.

LYCOPODIACEAE

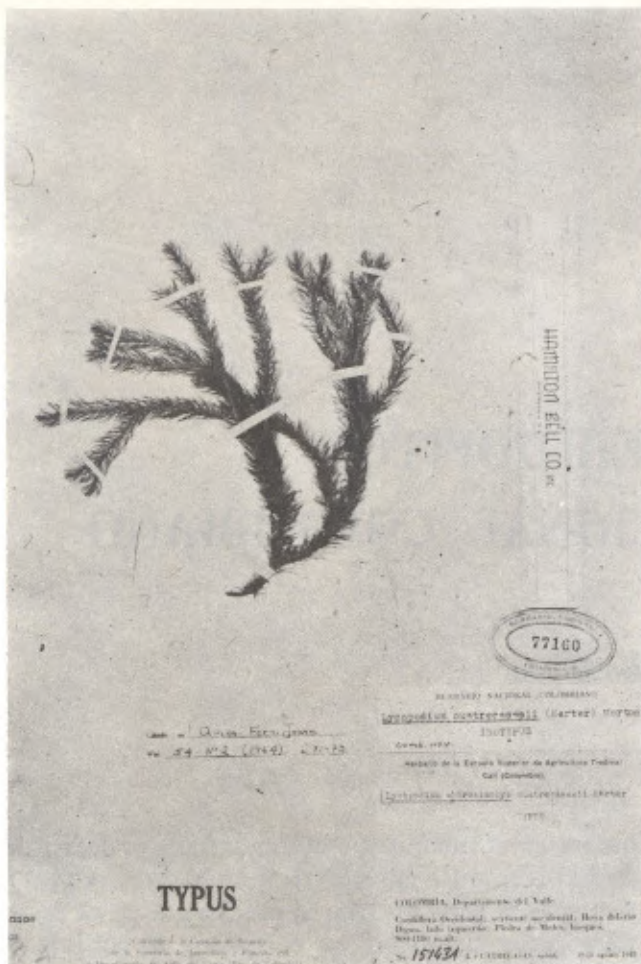
Lycopodium cuatrecasii (Herter) Morton, Amer. Fern Journ. 4 (2): 72. 1964.

Basionimo: *Urostachys cuatrecasii* Herter, Rev. Sudamer. Bot. 10: 123. 1953.

Isótipo: J. Cuatrecasas 15143A (COL 77160).

Loc.: Colombia: Dept. del Valle, Cordillera Occidental, Hoya del río Digua, lado izquierdo, Piedra de Moler, 900-1180 m alt, 19-28 Ago 1944.

¹ Miembro de Número de la Academia, Profesora Especial de Ciencias U. Nacional. Bogotá.



Lycopodium cuatrecasii (Herter) Morton

SELAGINELLACEAE

Selaginella calceolata Jermy & Rankin, Bull. Br. Mus. Nat. Hist. 9 (4): 314. 1981.

Holótipo: Elbert L. Little, Jr. & Ruby Rice Little 8241 (COL 42368).

Loc.: Colombia: Dept. del Meta, Pto. López, 240 m alt, Jul 27 1944.

Selaginella cruciformis Alston ex Crabbe & Jermy, in Fern Gaz. 11: 257. 1976.

Isótipo: A.H.G. Alston 6240 (COL 237616).

Loc.: Venezuela: State of Carabobo, R. Aguada, 1500 m alt.

Selaginella euclimax Alston ex Crabbe & Jermy in Fern Gaz. 11: 259. 1976.

Isótipo: Oscar Haught 5220 (COL 90716).

Loc.: Colombia: Dept. del Cauca, West flank of Cordillera Occidental, west of El Tambo, 2300 m alt, Nov 12 1946.

ISOETACEAE

Isoetes bischlerae H.P. Fuchs, Proceeds. Koninkl. Nederld. Akad. Wetensch. C 85 (1): 113-120. 1981.

Isótipo: H. Bischler 1680 (COL 75344).

Loc.: Colombia: Dept. de Boyacá, Páramo de las Cintas, sobre la carretera Sogamoso a Pajarito, 3500 m alt, Feb 2 1959.

Isoetes boyacensis H.P. Fuchs, Proceeds. Koninkl. Nederld. Akad. Wetensch. C 85 (1): 105-113. 1981.

Isótipo: H. Bischler 2950 (COL 80822).

Loc.: Colombia: Dept. de Boyacá, Nevado del Cocuy, Municipio de Güicán, Corralitos, Salto de San Pablino, bajo el salto, 4000 m alt, Jun 11 1959.

Isoetes cleefii H.P. Fuchs, Proceeds. Koninkl. Nederld. Akad. Wetensch. C 84 (2): 177-180. 1981.

Holótipo: Antoine M. Cleef 8308 (COL 238743).

Isótipo: (COL 206932)

Loc.: Colombia: Dept. de Cundinamarca, Páramo de Sumapaz, páramo cerca de Lagunitas al S. de San Juan, Laguna Gobernador, 3815 m alt, Ene 26 1973.

Isoetes dichotoma Mora & Hagemann, Mutisia, (43): 5-8, f. 4. 1977. = *Isoetes novogranadensis* H. P. Fuchs.

Holótipo: W. Hagemann & N. Leist 1773 (COL 160903).

Isótipos: (COL 233900, 233901).

Loc.: Colombia: Dept. de Nariño, Volcán Galeras, cerca a la torre de retransmisión de la televisión, 3900 m alt. Dic 24 1972.

Isoetes killipii C.V. Morton, Amer. Fern. Journ. 35 (2): 49. 1945.

Isótipos: E.P. Killip & F.C. Lehmann 38536 (COL 24970 y 78821).

Loc.: Colombia: Dept. del Cauca, Valle del Río Cocuy, western slopes of

Páramo de Puracé, Cordillera Central, 3200-3400 m alt, May 26 1944.

Isoetes novogranadensis H.P. Fuchs, *Caldasia*, 8 (38): 314/tt. 1, 2. 1960.

Isótipo: J. Cuatrecasas 11770 (COL 23312)

Loc.: Colombia: Comisaría del Putumayo, Alta Cuenca del Río Putumayo, filo de la Cordillera, entre El Encano y Sibundoy, páramo de San Antonio del Bordoncillo, 3250 m alt, Ene 4 1941.

HYMENOPHYLLACEAE

Hymenophyllum mortonianum Lellinger, *Proc. Biol. Soc. Washington* 98: 385, f. 15. 1985.

Isótipo: D.B. Lellinger & E. R. de la Sota 425 (COL 132934).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, Mojarras de Tadó, 8.5 km E of Istmina, Hillside and base of the sheer. 150-250 m alt, Feb 20 1971.

Trichomanes haughtii Mcrton, *Amer. Fern Journ.* 34: 19, f. 1. 1944.

Isótipo: Oscar Haught 2095 (COL 17931).

Loc.: Colombia: Dept. de Santander, Vicinity of Barrancabermeja, Magdalena Valley, between Sogamoso and Carare Rivers, 100-500 m alt, Dic 7 1936.

Trichomanes vaupesensis Lellinger, *Memoirs of the New York Bot. Gard.* 38: 39-40. 1984.

Isótipo: R.E. Schultes & Isidoro Cabrera 14466a (COL 55382).

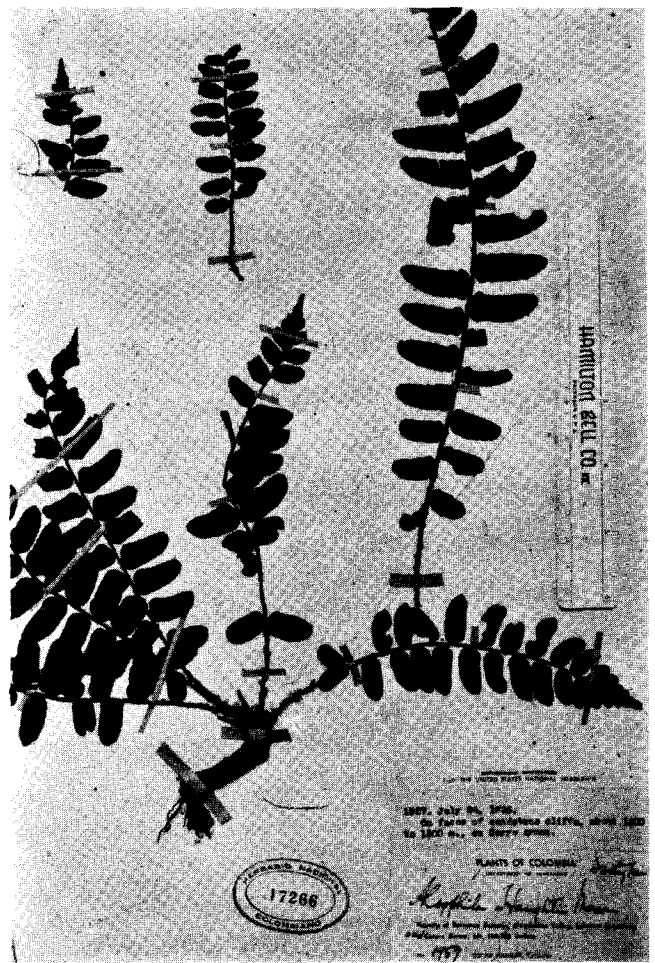
Loc.: Colombia: Vaupés, Cerro Yapobodá, Río Kuduyarí, on rocks, ca 450 m alt, Oct 28 1951.

CYATHEACEAE

Cyathea haughtii (Maxon) Tryon, *Contrib. Gray Herb. of Harv. Univ.* 206: 48. 1976.

Basiónimo: *Alsophila haughtii* Maxon, *Journ. Wash. Akad. Sci.* 34: 46. 1944.

Isótipo: Oscar Haught 1957 (COL 17266).



Cyathea haughtii Maxon

Loc.: Colombia: Dept. de Santander, Vicinity of Barrancabermeja, Magdalena Valley, between Sogamoso and Carare Rivers, 100-500 m alt, Jul 26 1936.

Alsophila lasiosora Kuhn, *Linnaea* 36: 157. 1869.
= *Trichipteris nigra* (Mart.) Tryon, *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* 200:46. 1970.

Isótipo: Spruce 4349 (COL 91869).

Loc.: Peruviae orientale, Sin fecha.

Alsophila rupestris (Maxon) Gastony & Tryon, *Amer. Journ. Bot.* 63: 743. 1976.

Isótipo: J. Cuatrecasas 13396 (COL 35669).

Loc.: Colombia: Dept. Norte de Santander, Región del Sarare, Hoya del Río Margua entre Junín y Córdoba, 920-1240 m alt, Nov 22 1941.

Cnemidaria chocoensis Stolze, *Fieldiana Bot.* 37: 59-61. 1974.



Alsophila rupestris (Maxon) Gastony & Tryon



Cyathea alstonii Tryon

Isótipo: D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 763 (COL 132873).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, principal ridge and slopes 2 km E of San José del Palmar, 1550-1650 m alt, Mar 22 1971.

Cyathea alstonii Tryon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. 206: 52. fig. 79-80. 1976.

Isótipo: W.R. Philipson, J.M. Idrobo & R. Jaramillo 2157 (COL 47316).

Loc.: Colombia: Dept. del Meta, Sierra de La Macarena, Central Mountains, Pico Renjifo, 1700 m alt, Ene 22 1950.

Cyathea muricatula Sodiro, Sert. Fl. Ecuad. 2: 10. 1908. = *Cyathea pallescens* (Sod.) Domin, Pterid. 263. 1929.

Isótipo: A. Sodiro s.n. (COL 91263).

Loc.: Ecuador: In silv. suband. vulc. Corazón, Dic 1907.

Cyathea nitens Sod., Sert. Fl. Ecuad. 2: 3. 1908. = *Cyathea pallescens* (Sod.) Domin, Pterid. 263. 1929.

Isótipo: A. Sodiro s.n. (COL 91265),

Loc.: Ecuador: Corazón, Dic. 1907.

Cyathea steyermarkii Tryon, Rhodora 74: 449. 1972.

Isótipo: Julian S. Steyermark 105194 (COL 200685).

Loc.: Venezuela: Territorio Federal Amazonas, Cumbre del Cerro Autana, 1230-1270 m alt, Sep 21-22 1971.

Cyathea straminea Karst., Linnaea 28: 457. 1856.

Isótipo: Alejandro Linding 289 (COL 91871).

Loc.: Colombia: Dept. del Tolima, Ceresit cum C. quindiuensi in declivitate montes glacialis vulcaniei.

Trichipteris tryonorum (Riba) Tryon, Contrib. Gray Herb. 200: 46. 1970.

Basiónimo: *Alsophila tryonorum* Riba, Rhodora 69: 66. 1967.

Isótipo: J. Cuatrecasas 8036 (COL 21150 y 21157).

Loc.: Colombia: Dept. de Cundinamarca, Cordillera Oriental, vertiente occidental, cuesta de Fusagasugá, 2540 m alt, Feb 18 1940.

POLYPODIACEAE

Patania triangularis Presl, Epim. Bot. 261. 1852.
= *Dennstaedtia arborescens* (Willd.) Ekman ex Maxon, Proc. Biol. Soc. Wash. 43: 88. 1930.

Isótipo: Linden 1042, (COL 91864).

Loc.: Colombia.

Dennstaedtia sprucei Moore, Ind. Fil. 308, 1861.

Isótipo: Spruce 5350 (COL 91870).

Loc.: Ecuador.

Lindsaea coarctata Kramer, Acta Botánica Neerlandica 6: 97-200. 1957.

Isótipo: Richard Evans Schultes & Isidoro Cabrera 15308 (COL 65474).

Loc.: Colombia: Vaupés, Río Pacoa, tributary of Río Apaporis, 900 feet alt, Feb 7-12 1952.

Lindsaea tetraptera Kramer, Acta Botánica Neerlandica 6: 97-200. 1957.

Isótipo: Richard Evans Schultes & Isidoro Cabrera 16503 (COL 60776).

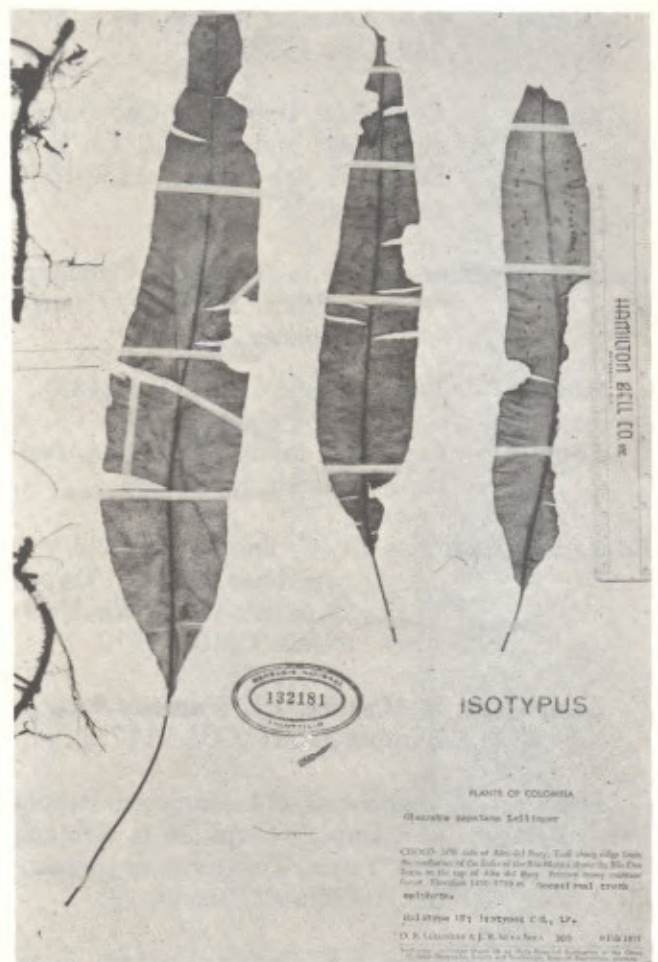
Loc.: Colombia: Amazonas, Río Miritiparaná, Cerro de la Gente Chiquita, headwaters of Quebrada Guacayá, May 18-19 1952.

Oleandra zapatana Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington 89: 719, f. 3. 1977.

Isótipo: D. B. Lellinger & E.R. de la Sota 300 (COL 132181).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, NW side of Alto del Buey, Trail along ridge from the confluence of the forks of the Rio Mutatá above the Rio Dos Bocas to the top Alto del Buey, 1450-1750 m alt, Feb 9 1971.

Pteris longipetiolulata Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington 89: 727, f. 7. 1977.



Oleandra zapatana Lellinger



Pteris longipetiolulata Lellinger

Isótipo: D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 739 (COL 132831).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, Principal ridge and slopes 2 km E of San José del Palmar, 1550-1650 m alt, Mar 26 1971.

Pteris transparens Mett., in Triana & Planchon, Prodr. Fl. Nov. Granat. Filices 221. 1867.

Isótipo: José J. Triana 622 (COL 01185).

Loc.: Colombia: Andes de Bogotá, Junca, 1400 m alt, Nov 1856.

Eriosorus paucifolius (A. C. Smith) Vareschi var. *neblinae* A.F. Tryon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. C. 103. 1970.

Isótipo var.: B. Maguire, J.J. Wurdack & G. S. Bunting 37381 (COL 91172).

Loc.: Venezuela: On scarpment slopes of Camp 3, Cerro de la Neblina, Río Yatua, Territorio de Amazonas, 1600 m alt, Ene 24 1954.

Jamesonia auriculata A.F. Tryon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. CXCI. 143-146, f. 1, Map. 1. 1962.

Isótipo: A. H. G. Alston 7050 (COL 105376).

Loc.: Venezuela: State of Mérida, Páramo de La Negra, above La Cañada, 2800 m alt, Feb 14 1939.

Jamesonia cuatrecasii A. F. Tryon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. CXCI. 150-152, fig. 4, Map. 4. 1962.

Isótipo: J. Cuatrecasas & R. Romero-Castañeda 24613 (COL 85067).

Loc.: Colombia: Dept. del Magdalena, Sierra Nevada de Sta. Marta, valley descending south western from Picos Reina y Ojeda, around Laguna Naboba, Laguna Mamito and Laguna Mamo, 4200-4300 m alt. Oct 3-4-5 1959.

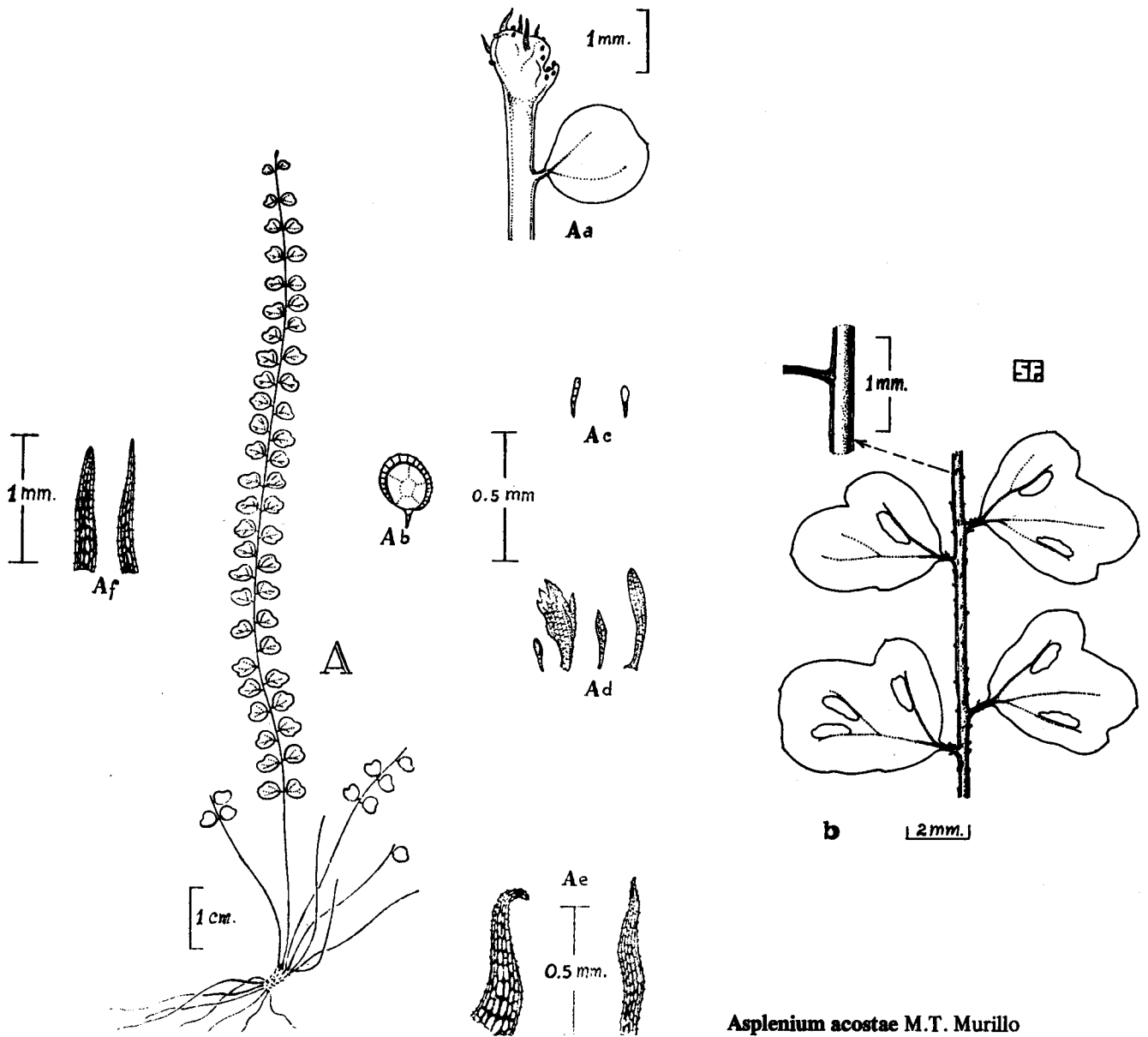
Blechnum delicatum Maxon & Morton, Bull. Torr. Bot. Cl. 66: 41. 1939.
= *Blechnum confluens* Schlecht. & Cham., Linnaea 5:613. 1830 ex char.



Pteris transparens Mett.



Jamesonia cuatrecasii A.F. Tryon



Asplenium acostae M.T. Murillo

Isótipo: M. Cárdenas 3006 (COL 102426).

Loc.: Bolivia: Roboré, 416 m alt.

Woodwardia martinezii Maxon, Amer. Fern Journ. 39: 88. 1949.

Isótipo: M. Martínez 27 (COL 171201 y 135543).

Loc.: México: Near Zacualtipan, Hidalgo, 1800 m alt, Abr 15 1940.

Asplenium acostae M. T. Murillo, Caldasia XIII (63): 425-428. 1982.

Holótipo: C. E. Acosta-Arteaga 1037 (COL 204356).

Loc.: Colombia: Dept. del Huila, Mun. San Adolfo, Parque Nacional de La Cueva de Los Guácharos, 1850 m alt, Feb 6-7 1976.

Asplenium macarenianum Morton & Lellinger, Mém. New York Bot. Gard. 15 (1-49): 43-44. 1966.

Isótipo: Jesús M. Idrobo & Richard E. Schultes 910 (COL 69308).

Loc.: Colombia: Dept. del Meta, Cordillera La Macarena (extremo nordeste), macizo Renjifo, faldas orientales 600-1300 m alt, Ene 5 1951.

Alsophila macarenensis (Alston) Tryon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. 191. 91. 1962.

Basiónimo: *Dryopteris macarenensis* Alston, Mutisia 7: 5. 1952. = *Sphaeropteris aterrima* (Hook.) Tryon, Contrib. Gray Herb. 200: 20. 1970.

Isótipo: W. R. Philipson 2281 (COL 40130).

Loc.: Colombia: Dept. del Meta, Sierra de la Macarena, Northern scarpment, 800 m alt, Ene 30 1950.

Thelypteris mollis (Mett.) Tryon, Rhodora 69: 7. 1967.

Basiónimo: *Phegopteris mollis* Mett., in Tr. & Pl., Ann. Sci. Nat. V (2): 242. (repr. 324) 1864. = *Thelypteris arborescens* (Humb. & Bonpl.) Morton, Contr. U. S. Nat. Herb. 38 (2): 50. 1967.

Isótipo: José J. Triana 610/1 (COL 00756).

Loc.: Colombia: Dept. del Meta, Llano de San Martín, Paraíso 300 m alt, Ene 1856.

Polybotrya lourteigiana Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington 89: 723, f. 5. 1977.

Isótipos: D. B. Lellinger & E. R. de la Sota 251 (COL 133219, 133403, 133407, 134594, 134595).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó NW side Alto del Buey, Trail along ridge from the confluence of the forks of the Río Mutatá above the Río Dos Bocas to the top of Alto del Buey 1450-1750 m alt, Feb 9 1971.

Stigmatopteris killipiana Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington 89: 730, f. 8. 1977.

Isótipo: D. B. Lellinger & E.R. de la Sota 194 (COL 133490).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, Río Mutatá ca 3 km above its junction with the Río El Valle, NW of Alto del Buey, ca 850 m alt, Feb 7 1971.

Thelypteris chocoensis Smith & Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington en prensa.

Isótipo: D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 543 (COL 152886).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó, 0.5-2.5 km N of Inderena Camp on the Río Truandó near Caserío La Teresita, 50-100 m alt, Mar 3 1971.

Thelypteris membranacea (Mett.) Tryon, Rhodora 69: 7. 1967.



Stigmatopteris killipiana Lellinger

Basiónimo: *Phegopteris membranacea* Mett., Fil. Lechl. 2: 22. 1859.

Isótipo: Lechler 1785 (COL 91865).

Loc.: Perú, Asangaro.

Thelypteris ophiorhizoma Smith & Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington, en prensa.

Isótipo: D.B. Lellinger & E.R. de la Sota 857 (COL 134629).

Loc.: Colombia: Dept. del Chocó -El Valle, at and on both sides of the principal ridge of the Serranía de Los Paraguas, along the trail from El Cairo to Río Blanco, ca 8 Km of El Cairo, 2200-2250 m alt, Mar 28 1971.

Thlypteris opposita var. *longissima*

Basiónimo: *Dryopteris opposita* var. *longissima* Christensen, Danske Vidensk. Selsk. ser. 7 (4): 289. 1907.

Isótipo: var.: H.H. Smith 1008 (COL 00721).

- Loc.: Colombia: Dept. del Magdalena, Sta. Marta, 2000 ft. alt. Aug 1898-1901.
- Thelypteris strigillosa** Smith & Lellinger, Proc. Biol. Soc. Washington, en prensa.
- Isótipo: D. B. Lellinger & E.R. de la Sota 858 (COL 133966).
- Loc.: Colombia: Dept. del Chocó -El Valle, at and on both sides of the principal ridge of the Serranía de Los Paraguas, along the trail from El Cairo to Río Blanco, ca 8 km of El Cairo, 2200-2250 m alt, Mar 28 1971.
- Grammitis antioquiensis** Atehortúa, Brittonia (en prensa).
- Isótipo: R. Callejas & H. Balslev 1037 (COL 273831).
- Loc.: Colombia: Dept. de Antioquia, Mun. de Medellín, Alto de Sta. Elena, 25 km E of Medellín, 2800 m alt, Jun 21 1980.
- Grammitis killipii** (Copel.) Lellinger, Amer. Fern Journ. 74 (2): 58. 1984.
- Basiónimo: *Xiphopteris killipii* Copel., Amer. Fern Journ. 42: 105, t. 10. 1952.
- Isótipo: E.P. Killip & H. García-Barriga 33887 (COL 18017).
- Loc.: Colombia: Dept. del Valle, San Antonio, W. of Cali, near summit of Cordillera Occidental, alt, 1900-2350 m, Feb 26 Mar 2 1939.
- Grammitis paramicola** L.E. Bishop, Amer. Fern Journ. 67: 105. 1977.
- Isótipo: Elbert L. Little, Jr. 8663 (COL 62787).
- Loc.: Colombia: Dept. del Huila, near Huila-Caquetá divide, 25 km SE of Gigante, 11000 feet alt, Sep 17 1944.
- Polypodium absidatum** A.M. Evans, Ann. Missouri Bot. Gard. 3: 55. 238-239. 1969.
- Isótipo: P. J. Grubb & D.A. Guymer P. 103 (COL 87176).
- Loc.: Colombia: Dept. de Boyacá, forest on steep south side of the Valle de Corralitos, at lower edge of this near river, ca. 4000 m alt, Jun 9 1957.
- Grammitis apiculata** (Kze. ex K1. Seymour, Phytologia 31. 176. 1975.
- Basiónimo: *Polypodium apiculatum* Kunze ex Klotzsch, Linnaea 20: 378. 1847.
- Isótipo: Moritz 247 (COL 91862).
- Loc.: Venezuela.
- Polypodium bombycinum** Maxon, Contrib. U. S. Nat. Herb. 17: 592. 1916.
- Isótipo: Lehmann 7666 (COL 91863).
- Loc.: Colombia.
- Polypodium militare** Maxon, Contrib. Gray Herb. Harv. Univ. 165: 71, tab. 6. 1947.
- Isótipo: Hno. Daniel 3431 (COL 26795).
- Loc.: Colombia: Dept. Antioquia, Páramo de Sonsón, 2700-2850 m alt, Ene 29 1945.

BIBLIOGRAFIA

- FORERO, E., ZULMA PIÑEROS & CESAR BARBOSA, 1977, Tipos de Brunelliaceae, Cunoniaceae y Rosaceae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 44: 1-8.
- FORERO, E., ROSALBA RUIZ, 1983. Tipos de Leguminosae-Mimosoideae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 57: 1-6.
- FORERO, E., OLGA S. de BENAVIDES & ELIZABETH ORTEGA, 1983, Tipos de Leguminosae-Faboideae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 58: 1-4.
- FORERO, E., HENRY Y. BERNAL M. & LUZ MILA QUIÑONES, 1983, Tipos de Leguminosae-Caesalpinioideae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 59: 1-4.
- MORTON, C.V. 1967, Studies of Ferns Types I, Contributions from The U.S. Nat. Herb. 38 (2): 29-83.
- MORTON, C.V. 1973, Studies of Fern Types II, Contrib. from the U.S. Nat. Herb. 38 (6): 215-281.
- MORTON, C.V. 1974, William Roxburgh's Fern Types 38 (7): 283-396.
- PINTO, P. 1960, Tipos de la colección Triana en el Herbario Nacional Colombiano, Bol. Soc. Argentina de Botánica 8 (2): 90-111.
- PINTO, P. 1976, Tipos de Gramineae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 40: 5-8.
- TORRES, J.H. 1985, Tipos de Sapindaceae en el Herbario Nacional Colombiano, Mutisia 64: 1-6.

LA ICTIOFAUNA DULCEACUICOLA DE COLOMBIA: UNA VISION HISTORICA Y SU ESTADO ACTUAL

Por *Plutarco Cala* *

ABSTRACT

This work is based on a survey of the literature on Colombian freshwater fishes and on the observations of the author. The history of the Colombian ichthyology is consonant with the conclusions and three historical periods described by Böhlke, Weitzman and Menezes (1978) for the South American freshwater ichthyofauna, namely:

The first period occurred from 1750 to about 1866, during which some larger market fishes were described by European zoologists, e. g. Linnaeus, Cuvier & Valenciennes. The second period took place from 1866 to about 1930 and was a period of rapid description of small and large species by ichthyologists both in Europe and USA, chiefly by Steindachner at the end of the nineteenth century and Eigenmann at the beginning of the present century. The third period, from 1930 to present, has been in part a period of further description in USA, Europe and Colombia. It has also been a period in which the complexity of the problems facing ecology and systematics of the fishes in Colombia has begun to be more fully understood – some ichthyologists have begun to do revisions of related fishes using modern systematic concepts, phylogenetics, biogeography, ecology – while others have increased studies on fisheries, reproduction and pisciculture.

In comparison with students of other vertebrate groups, ichthyologists have not as yet contributed substantive results to the integrate studies of biogeography, species diversification, and evolution of higher taxa within Colombia. Also, there are few works in ecology, etology, morphology, genetics, reproduction, and migration of the freshwater fishes of Colombia. The reasons are diverse, among others the large number of species, difficult access to their habitats, and lack of ichthyologists. The majority of inland fishes in Colombia are distributed mostly in the three major basins (Magdalena, Orinoco, and Amazonas). The Magda-

lena basin ichthyofauna is the best well known in Colombia, due to the work of Steindachner. The Colombian Orinocoan fishes are becoming sampled and studied by the author who has increased the number of known fish species from about 100 to over 300, but the ultimate figure could rise to about 500 species (Cala 1977, (1987a).

Although no real estimate can be made, perhaps as much as 50 percent (or in some groups as much as 80 percent) of the Colombian freshwater fishes have to be described, revised, or redescribed. Many genera are unstable. This makes difficult other studies on geography and phylogenetic diversity of the fishes. In accordance with Weitzman & Weitzman (1982), our knowledge of the distribution of known fish species is often extremely poor because large areas of the Amazon and even Orinoco basins have never been adequately sampled and perhaps 80 to 90 percent of the necessary distributional data are lacking.

GENERALIDADES

Esta investigación es basada en una documentación bibliográfica y en observaciones y resultados de las investigaciones ictiológicas del autor. En comparación con otros grupos de vertebrados, poco se conoce sobre la sistemática, evolución, biogeografía, diversificación, ecología, etología, morfología y genética de los peces. Las razones pueden ser múltiples. La principal tal vez sea el elevado número de especies existentes (un poco más de 20.000, de las cuales 8.275 habitan en aguas dulces, correspondiéndole a las aguas continentales de Suramérica cerca de 3.000 y unas 2.000 especies para las aguas dulces de Colombia), que equivalen aproximadamente al número total de todos los otros vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos). El ambiente en que los peces viven hace que su captura, observación y determinación de los parámetros biológicos sea más difícil si se compara con los otros vertebrados.

* Departamento de Biología, A.A. 23 227, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Una revisión general de la literatura demuestra que los ictiólogos aún no han contribuido con resultados fundamentales en los estudios biogeográficos, diversificación y sistemática de las especies y evolución de las taxas superiores de los peces de agua dulce de Suramérica (Weitzman & Weitzman 1982). Estos autores concluyen lo siguiente, con base en la revisión bibliográfica sobre biogeografía y diversificación filogenética de los peces dulceacuícolas en Suramérica: 1. La mayoría de los autores han estado interesados en aspectos de evolución de los peces *Otophysi* y conexiones intercontinentales. 2. Ellos no tienen el suficiente conocimiento como para probar especulaciones acerca del origen continental de los peces *Otophysi* (la mayoría de nuestros peces de agua dulce). 3. La mayoría de los autores en el pasado pensaron que la gran ictiofauna de agua dulce de Suramérica evolucionó dentro de la región Amazónica y se extendió desde ahí a otras partes del continente. 4. Weitzman & Weitzman piensan que la diversificación filogenética de los peces dulceacuícolas suramericanos fue probablemente influenciada mayormente por muchos y variados fenómenos climatológicos y geomorfológicos, estos eventos actuaron aislando poblaciones en la región Amazónica durante el Cretáceo superior y comienzos y mediados del Terciario, o sea el área de los bordes adyacentes de los escudos de las Guayanas y Brasileño. Sin embargo, las otras partes de estos escudos también contribuyeron sustancialmente a esta evolución a través de eventos aislantes geomorfológicos y climatológicos controlados. 5. La ausencia de datos distribucionales adecuados e hipótesis comprobadas y/o comprobables sobre relaciones filogenéticas de tipo cladístico, son los principales obstáculos al progreso de los estudios integrados sobre tópicos biogeográficos y de diversificación filogenética de peces dulceacuícolas suramericanos a niveles de especie, género y familia. Informaciones ecológicas, geomorfológicas y climatológicas que pudieran servir de ayuda a interpretar tales estudios, se encuentran en un estado primitivo.

Entre los peces de agua dulce, los menos conocidos son los del sureste asiático y los de Suramérica. Desde el punto de vista de la catalogación, el estado actual de la ictiofauna de agua dulce de Suramérica equivale a la de Estados Unidos hace 100 años (Böhlke *et al.* 1978). Estos autores están de acuerdo en que la ictiofauna suramericana de agua dulce es mucho más rica y compleja que la de Norteamérica, con cerca de 60 familias y más de 2.500 especies (cerca de 620 para USA y Canadá). El tamaño de los sistemas fluviales (sólo el Amazonas descarga cerca de 20% de toda el agua dulce que va a todos los océanos del mundo), y las dificultades de acceso a muchos tributarios del Amazonas y del Orinoco, por ejemplo, y los altos costos de las expediciones para la colección de los peces en estas áreas, junto con el reducido número de ictiólogos especializados, son factores que dificultan

el conocimiento de los peces de agua dulce neotropicales.

Suramérica estuvo aislada de otras áreas continentales aproximadamente 70 millones de años. La gran diversidad de ambientes y nichos ecológicos ha permitido una irradiación evolutiva probablemente igual o apenas sobrepasada por los peces marinos de la región Indo-Pacífica (Böhlke *et al.* 1978). *Ostariophysi* es el grupo predominante de peces de agua dulce en el continente americano, representado en USA y Canadá por tres familias y cerca de 50 géneros. En Suramérica este grupo está integrado por cerca de 30 familias y unos 500 géneros.

Actualmente los catálogos y estudios faunísticos de peces de agua dulce en Suramérica son tan incompletos que los estudios ecológicos y sobre biología en general y pesquera se dificultan. En muchos casos, los nombres científicos de los mismos peces comerciales, tanto a nivel alimentario como ornamental, son desconocidos o dudosos, especialmente de los provenientes de la Amazonia y Orinoquia. Así, hasta cuando el autor en la década de los 70 empezó el estudio ictiológico en la Orinoquia colombiana, se inició el estudio faunístico de una región cuyos peces estaban siendo explotados en forma indiscriminada e incontrolada, ya que la mayor extracción se hacía con propósitos ornamentales especialmente para cubrir mercados estadounidenses y europeos, incluyendo juveniles de especies cuyos especímenes adultos en la región se capturaban con fines alimentarios (Cala 1977). Según datos compilados por Thomerson (1973), de los 111 millones de peces vivos importados a USA como peces para acuario en 1972, 30% provenían de Suramérica, donde se les había coleccionado en su medio natural, correspondiéndole a Colombia 549.976 especímenes, que representaron 841 especies diferentes. Hay que hacer énfasis al hecho de que en Colombia los centros de colección eran los Llanos (Orinoquia) y alrededores de Leticia (Amazonia) y que la mortalidad de los peces durante el almacenamiento y transporte llegaba a traspasar en muchos casos más del 50%. Este Comercio de peces ornamentales en Colombia ha disminuido probablemente en un 50%, y la presión hoy sobre las colecciones de peces en su medio natural se ejerce con fines alimenticios en forma incontrolada y peligrosa. Tanto el tamaño y el número de individuos de las poblaciones ícticas ha disminuido, debido a la sobrepesca.

Así, se pudo constatar que en Colombia, la gran mayoría de estos peces procedentes de los Llanos Orientales no se les sabía su nombre científico, lo cual traía graves problemas a las autoridades pertinentes en cualquier intento de controlar cualquier especie en vía de sobrepesca u otro peligro; resultando listas de tales peces con nombres científicos erróneos, con interrogantes y en la ma-

yoría omitidos. Similares conclusiones obtuvo Low-McConnell (1975:74), sobre una muestra de 20 especies de peces de los más conocidos comercialmente en Manaos, ocho eran de nombre dudoso.

A medida que se va profundizando en los conocimientos de la ictiofauna del oriente colombiano, nos damos cuenta que los conocimientos sistemáticos actuales son muy incipientes, con especies nuevas por describir, grupos genéricos por revisar, especies por redescubrir, sinónimos por aclarar, en fin, probablemente más del 50% aún están por aclarar su status sistemático. Aunque no se puede hacer un estimativo real, tal vez sólo se conoce un 60 a 70% de la ictiofauna suramericana (Böhlke *et al.* 1978), y que probablemente falte el 80 al 90% de los datos básicos distribucionales (Weitzman & Weitzman 1982).

Así, hasta que Cala (1973, 1977, 1987a) inició la publicación de los resultados sobre las especies existentes en la Orinoquia colombiana, esta región oriental, junto con el sureste colombiano (Amazonia), Venezuela y parte del este costero del Brasil, eran las áreas más desconocidas en cuanto a su ictiofauna. Cala (1977) incrementó el número de especies de peces conocidas para los Llanos de alrededor de 100 a 200, pues hasta entonces el anexo de la publicación de Eigenmann (1922), con 60 especies para la parte alta del Río Meta, era el catálogo o trabajo faunístico de los peces de la Orinoquia colombiana. A partir de 1960 aparecieron publicaciones más bien relacionadas con descripción de nuevas especies (*e. g.* Dahl 1960, 1961, Géry 1963, Kullander 1979). La ictiofauna de la cuenca del Río Orinoco aumenta rápidamente a medida que las investigaciones ícticas progresan. Cala (1987a) reporta cerca de 330 especies de peces y cerca de 240 géneros, clasificados en 41 familias, pero el número final puede subir a 500 especies sólo para la Orinoquia colombiana. Mago-Leccia (1970) reportó 318 especies para toda la Orinoquia. Actualmente en Venezuela se adelantan estudios interesantes sobre peces (*e. g.* Donald C. Taphorn de la U.N.E.L.L.E.Z. de Guanare, Antonio Allison-Machado del Inst. Zool. Trop. de la Univ. Central de Venez., y el Prof. Francisco Mago-Leccia del mismo Instituto).

El crecimiento económico y la alteración del medio ambiente, causando algunas veces la extinción de especies, por la tala de los bosques prístinos con fines madereros o agropecuarios, represamiento de ríos y la introducción de especies de una cuenca a otra, son algunos de los problemas más serios en la alteración de los ecosistemas naturales. Los pesticidas y otros productos químicos utilizados en la agricultura, junto con la contaminación industrial también producen alteraciones irreversibles en la ictiofauna, por extinción o desequilibrio ecológico (Cala 1974). Al respecto, Cohen (1970) escribió:

"In view of the high percentage of fishes (number of species) found in fresh water man's increasing

modification of this environment throughout the world, it is vital that research be drastically increased on the basic systematics of freshwater fishes while this is still possible".

Fowler (1942) reportó 387 especies de peces de agua dulce para Colombia. Teniendo en cuenta los estudios posteriores, especialmente los de Dahl (1960 a, b, 1961, 1971), Géry (*e. g.* 1963, 1977), Nijssen & Isbrücker (1980, 1981), el número de especies de peces de agua dulce conocidas para Colombia, pasa de las 1.500, incluyendo los trabajos de Cala (1977, 1987a).

Naturalmente, existen muchos otros motivos para acelerar el ritmo de las investigaciones de nuestros peces de agua dulce, por ejemplo: 1) El económico. La pesca en agua dulce es relativamente pequeña y en su mayoría de sustento y artesanal, sin embargo todo el pescado consumido localmente en Colombia es fuente de renta para miles de personas. 2) Salud. Los peces de agua dulce constituyen una fuente de las mejores proteínas para las gentes que viven en el interior del país, estableciendo criaderos menores de peces en áreas donde la cría de ganado resulta difícil, máxime cuando la ganadería resulta día a día más costosa. 3) El científico. La ictiofauna dulceacuícola colombiana es muy compleja desde el punto de vista evolutivo, uno de los grandes productos del mundo biológico. Dejar a un lado la oportunidad de estudiar una pequeña parte de este complejo sistema de los peces de agua dulce, sería una pérdida lastimable para el acervo de conocimientos de la humanidad. 4) El estético. La fauna de peces de agua dulce de Colombia, como en general la de Suramérica, cuenta con algunos de los peces más bellos del mundo, que constituyen fuente de educación y belleza para millones de personas o acuaristas, no solamente en nuestros países sino principalmente en Europa y Norteamérica. Cuanto mejor conocamos estos peces, más capacitados estaremos para manejar y preservar esta justa herencia para las generaciones futuras.

FASE HISTORICA Y DESCRIPTIVA DEL ESTUDIO DE LOS PECES DE AGUA DULCE DE COLOMBIA

La historia del descubrimiento y descripción de los peces de agua dulce de Colombia sigue, en términos generales, los tres períodos históricos descritos por Böhlke, Weitzmann & Menezes (1978) para los peces continentales suramericanos, así: De 1750 a 1866, descubrimiento y descripción de los primeros peces mayores y más comunes. De 1866 a 1930, se descubrieron y describieron gran número de especies ícticas de todos los tamaños, capturadas durante diversas expediciones con el propósito de coleccionar peces para los museos de Europa y Estados Unidos. De 1930 a nuestros días, se hicieron nuevas descripciones, pero lo más importante ha

sido la tentativa de evaluar lo hecho en los períodos anteriores a la luz de los nuevos conocimientos sobre la "sistemática biológica" o biosistemática surgida en los últimos 40 - 50 años.

Los primeros peces de agua dulce de Suramérica se describieron para el Brasil en 1648, cuando los médicos Wilhelm Piso & George Marcgrave publicaron un tratado de medicina y de historia natural del Brasil. Marcgravia (1648) contribuyó con una sección de ocho partes separadas y paginadas "*Historia rerum naturalium Brasiliae*". Una cuarta parte incluyó cerca de 100 especies de peces, de los cuales casi la mitad de agua dulce. Sus descripciones fueron muy bien hechas, comparadas con las de la época en todo el mundo. Casi nada nuevo ocurrió en el siguiente siglo sobre los peces suramericanos de agua dulce. Sólo 10 especies fueron descritas en la décima edición del "*Systema Naturae*" del naturalista sueco Linnaeus (1758), obra que pretendió incluir todos los organismos conocidos hasta entonces

Primer período (de 1750 a aproximadamente 1866). Se caracterizó principalmente por la publicación, casi en su totalidad en Europa de los descubrimientos y descripciones de los peces de agua dulce de tamaños más bien grandes utilizados en la alimentación, obtenidos muchas veces en los mercados. En la mayoría de los casos estas descripciones fueron extremadamente simples y poco ilustradas, en relación con las descripciones necesarias actuales. A medida que aumentó drásticamente el número de especies conocidas, estas primeras descripciones se tornaron inadecuadas para el reconocimiento de los peces colombianos y suramericanos, especialmente de especies muy semejantes entre sí. Muchas veces se llegó al caso de ser difícil determinar a qué especie el autor se refería sin recurrir al ejemplar tipo que él había examinado, y que en muchos casos no existe. Las descripciones iniciales fueron hechas sin tener en cuenta el proceso evolutivo, la especiación y la variación geográfica de las especies, como se conoce hoy día. En general, en la mayoría de los casos los peces eran descritos sin datos precisos sobre localidad de captura, dificultando aún más el trabajo de identificación de la especie. Esos peces, en su gran mayoría nunca fueron descritos de acuerdo con los métodos actuales de descripción y comparación (Böhlke *et al.* 1978).

El estudio de los peces de agua dulce de Suramérica empezó a progresar a finales del siglo XVIII. Bloch (1785 - 1795) describió e ilustró en colores 21 especies de Characiformes y Siluriformes suramericanos. Varias de estas especies se encuentran en aguas dulces en Colombia.

En 1817 los alemanes Spix y Martius emprendieron un viaje por el río Amazonas por cerca de tres años, regresando a Europa en 1820. Spix dibujó una serie de planchas en color de los peces

coleccionados, pero murió antes de completar el texto. Agassiz (1829-1831) continuó el texto y lo publicó junto con las planchas de Spix. El trabajo incluyó 52 especies de peces de agua dulce de Suramérica. Varias de estas especies habitan en aguas colombianas.

Además de Johann Baptist von Spix y Carl Friedrich von Martius, parte del séquito de la archiduquesa Leopoldina Josefa de Austria que vino al Brasil para casarse con el Príncipe Heredero Don Pedro de Alcántara, también venían otros naturalistas como Johann Natterer de Viena, quien permaneció 18 años y coleccionó gran variedad de peces en los ríos Amazonas, Negro y Paraguay (Böhlke *et al.* 1978). Sus colecciones de peces fueron enviadas al Museo de Viena y sirvieron de base para una serie de descripciones por Heckel y Kner. Heckel (1840) describió cerca de una tercera parte de las especies de cíclidos actualmente conocidas en Suramérica. Kner (1853-1859) publicó una serie de trabajos sobre Characiformes y Siluriformes, también con base en las colecciones de Natterer. Muchas de estas especies descritas por Heckel y Kner hacen parte de la ictiofauna de agua dulce de Colombia, especialmente de las cuencas del Amazonas y Orinoco.

También, de 1830 a 1850, otros naturalistas y coleccionistas viajaron por Suramérica. Robert Herman Schomburgk exploró la Guayana y los ríos Negro, Branco y Orinoco, entre 1835 y 1839. De 1840 a 1844 repitió su viaje en compañía de su hermano Richard Schomburgk. El primer viaje de R. H. Schomburgk fue publicado en 1841a, y los peces coleccionados fueron publicados por Schomburgk (1841b & 1843) e incluyó 83 especies, casi la mitad del Río Negro. Aparentemente, algunos de sus dibujos fueron terminados con base en diferentes ejemplares, no necesariamente de la misma especie (*vide* Eigenmann 1912), lo cual trae grandes dificultades a los ictiólogos. Los viajes de R. Schomburgk se publicaron en 1848, y sus colecciones sirvieron de base para los trabajos de Müller & Troschel (1845 - 1849).

Francis Castelnau también recorrió parte de la cuenca amazónica entre 1843 y 1847, e hizo un relato de los peces que coleccionó (1855). Muchas de sus especies han sido sinónimos. Darwin también coleccionó algunos peces de agua dulce de Argentina, descritos luego por Jenyns (1842).

Los anteriores trabajos, aunque se refieren esencialmente a peces coleccionados en la Amazonia brasilera y la Guayana, también hacen parte de la historia de la ictiofauna de agua dulce de Colombia, puesto que muchas de esas especies vienen siendo encontradas principalmente en la Amazonia y Orinoquia en Colombia. Estos trabajos hay que tenerlos en cuenta en los estudios sistemáticos de la ictiofauna colombiana.

A comienzos del siglo XIX, George Cuvier solicitó colecciones de peces de exploradores de todo el mundo. Las colecciones provenientes de Suramérica, inclusive las hechas por Alexandre Rodrigues Ferreira entre 1783 y 1792 en la Amazonia brasilera — algunas de las cuales fueron publicadas recientemente (Ferreira 1971, 1972)— sirvieron de base para diversos trabajos que incluyeron descripciones de nuevos peces de agua dulce. Las colecciones de A.R. Ferreira, y muchos dibujos, fueron enviados a Portugal, pero durante la invasión de Lisboa durante las guerras napoleónicas parte de ellas fueron confiscadas y llevadas para el *Jardin des Plantes* en París (Böhlke *et al.* 1978).

A partir de 1832, Achille Valenciennes continuó el trabajo iniciado por Cuvier, titulado "*Histoire Naturelle des Poissons*" (1828 — 1849). La obra nunca fue completada, aunque se publicaron 26 volúmenes. Junto con las nuevas especies publicadas en esta obra, el número de especies conocidas de agua dulce de Suramérica se elevó a 331, sin incluir los cíclidos (Böhlke *et al.* 1978). El trabajo se basó principalmente en las grandes colecciones que existen actualmente en el "*Museum National D'Histoire Naturelle de Paris*" — anteriormente conocido como "*Jardin des Plantes*".

Segundo Período (1865/66 — 1930). Se inició cuando Agassiz, entonces en la Universidad de Harvard, encabezó la expedición Thayer a la parte media y baja de la cuenca amazónica (*Vide* Agassiz & Agassiz (1868), concerniente a la parte histórica de la expedición). Esta fue la primera expedición con el objeto principal de coleccionar y determinó nuevos rumbos para el estudio de los peces suramericanos de agua dulce. A la vez, surgió un nuevo centro de estudios de estos peces en Norteamérica, pues hasta entonces estos estudios ictiológicos tenían como centro primordial a Europa. Agassiz fue el primer naturalista en reconocer, de una manera general, la inmensa variedad de especies de peces pequeños existentes en la cuenca del Amazonas. Los exploradores que lo antecedieron, con la excepción de Natterer, limitaron sus colecciones a especies de peces de tamaño grande, utilizadas en la alimentación. Myers (1943) describió la influencia de Agassiz en el desarrollo de la ictiofauna suramericana. Agassiz también dio un nuevo rumbo al estudio de los peces suramericanos de agua dulce, al convencer a Franz Steindachner, del Museo de Viena, a trasladarse a Harvard en 1871 durante dos años y medio, para estudiar los peces de la colección Thayer.

Steindachner hizo parte luego de la expedición Hassler al sur del Brasil, obteniendo material para el Museo de Viena, haciendo contactos locales con personas que más tarde le enviaron material (Böhlke *et al.* 1978). A su regreso a Viena, Steindachner llevó duplicados de la mayor parte de la colección Thayer. De esta fecha hasta 1917 Steindachner publicó una serie de trabajos, describiendo nuevas

especies de peces suramericanos. Steindachner, más que cualquier otro ictiólogo de la época, parece reconocer la importancia de descripciones lo más completas posibles. Tal vez el estudio de las grandes colecciones de Agassiz — Thayer y su propia experiencia durante las colecciones en Suramérica, le hicieron comprender la complejidad de la fauna íctica neotropical y la necesidad de descripciones precisas y completas. Los trabajos de Steindachner tratan de casi todas las principales regiones de Suramérica, especialmente del sudeste del Brasil (Steindachner 1874, 1875, 1876) y del Río Magdalena en Colombia (Steindachner 1879, 1880), regiones más intensamente estudiadas por él.

Günther (1859 a 1870), del Museo Británico, publicó un catálogo que pretendía incluir todos los peces conocidos en su época, con descripciones suméricas de los peces de agua dulce de Suramérica. Günther describe como especies nuevas todos los peces del Museo Británico que fue incapaz de identificar a través de las descripciones previas.

Entre 1887 y 1911, Albert Boulenger, también del Museo Británico, publicó algunos trabajos faunísticos sobre peces suramericanos de agua dulce que incluyeron varias especies nuevas (*e. g.* Boulenger 1887, 1911).

En 1888, Carl Eigenmann, Universidad de Indiana, inició su ambiciosa y productiva carrera, que duró cerca de 40 años, estudiando y colectando peces suramericanos de agua dulce. Payne (1928) incluyó una lista de los trabajos de Eigenmann hasta 1927, de quien se le considera el padre de la ictiología americana, y entre todos los estudios de los peces suramericanos el más notable. Su primera gran contribución, la revisión de los bagres suramericanos, fue publicada con la coautoría de su esposa Rosa Smith Eigenmann, en 1890. Incluyeron 467 especies, principalmente sobre las colecciones de Thayer. En 1891 publican su primer catálogo de los peces de agua dulce de Suramérica, el cual incluyó 1.135 especies.

En 1908 Eigenmann hace su primer viaje a Suramérica y coleccionó peces en Guayana. Su gran colección fue publicada en su voluminosa obra de los peces de agua dulce de Guayana (1912). En 1910 publicó otro catálogo de los peces de agua dulce suramericanos, incluyendo 1917 especies o 782 más que las de su catálogo de 1911. Estas listas incluían los peces de agua dulce de Centroamérica. Eigenmann y varios de sus colaboradores hicieron importantes colecciones en Chile, Perú, Ecuador y Colombia. Con base en estas colecciones se publicaron obras voluminosas sobre estos peces (*e.g.* Eigenmann 1922, 1917 — 1929). Eigenmann también publicó revisiones de algunos Siluroidei (Trichomycteridae y Doradidae), de ciertos Characiformes (Serrasalminae) y una extensa monografía en cinco partes sobre carácidos americanos (1917—1929). La última parte de esta monografía fue publicada

postmortem con la coautoría de George S. Myers. La última contribución de Eigenmann (1942) consta de un voluminoso relato faunístico sobre los peces de agua dulce del este suramericano, teniendo a William Ray Allen como coautor, basado en las colecciones de Allen en 1920 en el Perú. Eigenmann (e.g. 1912, 1914, 1920 a, b, c, d,) publicó otros trabajos más específicos sobre la ictiofauna colombiana.

Ellis (1913) publicó una monografía sobre los Gymnotoidei neotropicales de agua dulce, peces con órganos productores de electricidad y de gran interés en estudios electrofisiológicos, cuya sistemática está muy lejos de ser satisfactoria, dificultando estudios modernos en electrofisiología, ecología y comportamiento.

A principios de este siglo Reagan, (e.g. 1904, 1905, 1912, 1913, 1922), del British Museum, escribió una serie de trabajos cortos e importantes revisiones de cíclidos y loricáridos neotropicales. Desde principios del siglo XX hasta aproximadamente 1955, Henry W. Fowler, de la Academy of Natural Sciences of Philadelphia, publicó muchos trabajos sobre la ictiología de agua dulce de Suramérica. Su obra mayor "Os peixes de água doce do Brasil", fue publicada en cuatro partes (1949 - 1954). Fowler (1945) publicó un catálogo de los peces del Perú. Los trabajos de Fowler siguieron el mismo estilo de los estudios anteriores a 1930 y lejos de los patrones establecidos por Steindachner y Eigenmann. Muchas de sus publicaciones cortas tuvieron que ver directamente con los peces de agua dulce de Colombia (e.g. Fowler 1939, 1941, 1942, 1943, 1944, 1950).

Tercer Período (Desde 1930). En Colombia, al igual que en el resto de Suramérica, se caracteriza por su diversidad de tendencias. Algunos ictiólogos han intentado hacer revisiones de grupos de peces afines usando conceptos nuevos de sistemática y biogeografía, o han intentado incrementar los conocimientos de la biología de los peces suramericanos. Otros han continuado describiendo especies siguiendo la tradición de Eigenmann. Durante las dos -tres últimas décadas también se han incrementado estudios sobre ecología, piscicultura y biología pesquera. Pero especialmente hay una tendencia al estudio de ictiofaunas locales, como resultado y comprensión de la gran diversidad de especies ícticas de agua dulce en nuestro medio.

Desde 1920 hasta el presente, George S. Myers, de Stanford University y alumno de Eigenmann, ha publicado numerosos trabajos sobre peces de agua dulce de Suramérica. Algunas de sus publicaciones son directamente sobre peces colombianos (e.g. Myers 1930, 1932; Myers & Weitzman 1960, 1966). Varios discípulos de Myers han realizado estudios ictiológicos en aguas dulces suramericanas,

entre ellos William A. Gosline, James F. Böhlke, Stanley H. Weitzman y Tyson. R. Roberts, continúan publicando trabajos faunísticos, revisiones y estudios filogenéticos, especialmente sobre Characiformes y Siluriformes de agua dulce de Suramérica. Sobre la ictiofauna colombiana han publicado Böhlke (1980), Böhlke *et al.* (1978), Weitzman (1977), Weitzman & Nijssen (1970), Weitzman & Fink (1971) Weitzman & Kanazawa (1976, 1978). Actualmente Weitzman & Fink (1983), Weitzman & Weitzman (1982), Fink & Fink (1981), Roberts (1973), Vari (1982, 1983, 1984), están publicando una serie de trabajos sobre interrelaciones filogenéticas y sistemáticas de los *Ostariophys* de agua dulce de Suramérica. Roberts (1972) hizo una comparación de la ecología de los peces de la cuenca del Amazonas y la del Río Congo.

De 1941 a 1971 George Dahl publicó una serie de trabajos sobre los peces de Colombia (e.g. Dahl 1941, 1943, 1958, 1959, 1960a, b, 1961, 1965) Dahl & Medem (1964), Dahl, Medem & Ramos-Henao (1963). Su mayor obra (Dahl 1971) consistió en un trabajo que incluye los peces del norte de Colombia, tanto de agua dulce como marinos de la costa del Caribe.

Miles (1942, 1943 a, b, 1947), estudió los peces de la cuenca del Río Magdalena. Nijssen & Isbrücker (1983), Nijssen *et al.* (1976) revisan y describen algunos Siluriformes de Colombia, Plutarco Cala. Cala está estudiando los peces de agua dulce de Colombia, especialmente los de la Orinoquia, y a partir de 1973 viene publicando trabajos al respecto (e.g. Cala 1973, 1974, 1977, 1981, 1986 a, b, 1987 a, b) Cala & Sarmiento (1982), Blanco & Cala (1974). Kullander (1979) publicó nuevos cíclidos para los Llanos de Colombia, y en 1983 publica una extensa obra sobre la revisión del género *Cichlasoma* en Suramérica. Actualmente está haciendo la revisión y descripción sistemática de todos los cíclidos suramericanos de agua dulce que, según él, llegan a unas 250 especies (com. pers. Ag. 1985).

Desde 1959, Jaques Géry ha publicado numerosos trabajos sobre la ictiofauna de agua dulce suramericana, especialmente sobre peces Characiformes. Ha hecho numerosas descripciones de nuevas especies de peces, incluyendo varias para Colombia (Géry 1963, 1966, 1969, 1972). Su obra máxima sobre Characiformes del mundo fue resumida por Géry en 1977. Géry (1969) publicó sobre la biogeografía de los peces de agua dulce de Suramérica, y en 1984 sobre los peces de la amazonia.

Finalmente hay un número creciente de ictiólogos que han publicado trabajos extensos sobre peces de agua dulce suramericanos que en una u otra forma atañen a la ictiofauna de Colombia, por ejemplo (Gosline 1940, 1947, 1975); Boeseman (1968, 1971), Nijssen & Isbrücker (1970), Mees (1974), Isbrücker (1979, 1980, 1981), Goulding (1980, 1981), Howes (1982, 1983a, b).

EVALUACION DEL ESTADO ACTUAL DE LA ICTIOLOGIA DE AGUA DULCE DE COLOMBIA

La afirmación hecha por Cala (1974) en el sentido de "que los peces dulceacuícolas de Colombia son muy imperfectamente conocidos, en cuanto a su taxonomía, distribución geográfica, biología y posibilidades de su mejor aprovechamiento", no ha cambiado mucho durante la última década. Así, excepto algunos trabajos sobre piscicultura adelantados por el INDERENA, la CVC en el Valle, el Dr. Ramos --Henao en la Estación Piscícola de la Universidad de Caldas en Manizales, por la estación piscícola de la Universidad de Córdoba y algunas tesis de grado en la Universidad Nacional de Colombia de Bogotá y la Universidad Jorge Tadeo Lozano, solamente existen los trabajos publicados por Cala (1973, 1974, 1977, 1981, 1982, 1986 a, b, 1987 a, b). Además, las descripciones de algunos nuevos peces antes mencionadas para Colombia (Böhlke 1980, Kullander 1979, Weitzman 1977, Weitzman & Kanazawa (1976), Conroy (1975) analiza el mercado de peces ornamentales.

Weitzman & Fink (1983), refiriéndose al estado actual de la sistemática de una de las familias dominantes de peces de agua dulce de Suramérica y de Colombia, concluyen que la clasificación corriente de la familia Characidae es inestable e insatisfactoria desde el punto de vista tipológico y filogenético. Estos autores afirman que la clasificación de los carácidos americanos y la de todos los otros Characiformes nuestros (junto con los Siluriformes comprenden alrededor del 90% de los peces dulceacuícolas colombianos), será sujeta a muchas reinterpretaciones y rearrreglos a través de futuros análisis filogenéticos. Weitzman & Fink (*op. cit.*) utilizan las tres especies conocidas de neón tetras como ejemplo de análisis filogenético dentro de los carácidos americanos -- por lo menos dos de estas especies se encuentran en Colombia. Estas tres especies fueron previamente clasificadas en dos subfamilias, así: *Hyphessobrycon simulans*, el neón verde, en la subfamilia Tetragonopterinae; *Cheirodon axelrodi*, el cardinal tetra, y *Paracheirodon innesi*, el neón tetra, en Cherodontinae. Estos ictiólogos encontraron varias sinapomorfias para unir todas estas tres especies en el género *Paracheirodon*, no obstante que las interrelaciones de las tres especies aún no están resueltas.

La distribución actual de los peces de un área geográfica determinada podrá ser mejor explicada sólo cuando nuestros conocimientos sistemáticos y taxonómicos de esa ictiofauna alcancen un alto nivel de sofisticación (Weitzman & Weitzman 1982). Nuestros conocimientos sobre la distribución de las especies conocidas son a menudo extremadamente pobres y extensas áreas de la Amazonia y Orinoquia colombiana nunca han sido adecuadamente coleccionadas. Como ejemplo entre tantos, hasta hace poco un pequeño pez carácido, *Elachocharax pulcher* (Myers 1927), era sólo conocido por dos espe-

címenes de una localidad, Caicara a lo largo del Río Orinoco en Venezuela. Weitzman & Kanazawa (1978) han demostrado que este pez actualmente es ampliamente distribuido en la cuenca del Amazonas y en los Llanos Orientales de Colombia.

Michael Goulding (Museo Goeldi, Belém, Brasil) coleccionó durante cerca de diez años, especialmente en la alta y media Amazonia brasileña, y depositó en el Museo de Zoología, Universidad de Sao Paulo, Brasil, alrededor de 400.000 ejemplares de peces, de los cuales hay cerca de 400 especies nuevas por describir (Menezes 1985 com. pers.). Hasta hace unos diez años sólo se conocían unas 100 especies de peces para la Orinoquia colombiana. Cala (1977) aumenta este número a más de 200, pero a medida que se aumentan las colecciones en la región y los estudios taxonómicos y sistemáticos progresan, el número de especies aumenta rápidamente, y así el número actual de especies ícticas para los Llanos Orientales de Colombia remonta las 300, pero el número final de especies fácilmente se aproximará a las 500 (Cala 1987a). Kullander (Museo de Historia Natural de Estocolmo) cree que la clasificación de los ciclidos de la Orinoquia colombiana, sólo está hecha en un 20% (com. pers. 1985). Esto demuestra una vez más que los hábitats de muchas, tal vez de la mayor parte, de pequeños peces neotropicales de agua dulce no han sido apropiadamente coleccionados y hasta que esto no se haga nuestros datos distribucionales de estos peces permanecerán inadecuados.

Según Weitzman & Weitzman (1982), la ausencia de datos distribucionales adecuados e hipótesis comprobadas y/o comprobables sobre relaciones filogenéticas de tipo cladístico, son los principales obstáculos al progreso de los estudios integrados sobre biogeografía y diversidad filogenética de los peces dulceacuícolas de Suramérica a niveles de especie, géneros y aun de familias. Las investigaciones ecológicas, geomorfológicas y climatológicas que pudieran servir de ayuda a interpretar tales estudios, todavía se encuentran en estado incipiente.

Con una fauna de peces tan diversa en número y especies como la colombiana, con grandes problemas taxonómicos, sistemáticos y distribucionales, es difícil estudiar adecuadamente la ecología, la ictiogeografía y la biología pesquera de cualquier región, especialmente cuando hasta el 50% de las especies de una región dada no pueden ser identificadas con certeza, aún cuando excepcionalmente casi toda la literatura sobre peces de agua dulce de Suramérica esté a la disposición del investigador (Böhlk *et al.* 1978).

En los estudios modernos de clasificación y sistemática, de un grupo cualquiera, se requieren buenos conocimientos de las relaciones filogenéticas, los cuales dependen de la existencia de levantamientos relativamente completos y del conocimiento de la morfología y otros aspectos de las

especies que lo componen. Los conocimientos sobre las relaciones filogenéticas y zoogeográficas y patrones actuales de distribución de los peces de agua dulce de Colombia pueden considerarse en su infancia. Muchos de nuestros peces se han reunido en grupos porque poseen ciertos caracteres en común, pero el valor de la información filogenética expresada por esos caracteres nunca fue probada.

Günther (1880) fue entre los ictiólogos el primero en discutir la distribución de los peces, por lo menos con un enfoque evolutivo. El señaló que hay mayores semejanzas entre los peces de agua dulce de Africa y Suramérica que entre los de Norteamérica y Suramérica. Roberts (1973) también hace un estudio ecológico comparativo de los peces de la cuenca del Amazonas y la del Congo. Hasta los recientes estudios de Weitzman & Weitzman (1982) sobre la biogeografía y diversificación evolutiva en los peces neotropicales de agua dulce, Eigenmann (1906, 1909, 1912, 1917) fue el único autor que discutió ampliamente el origen, distribución y diversificación de los peces de agua dulce de Suramérica.

REGIONES FAUNISTICAS DE LOS PECES DE AGUA DULCE DE COLOMBIA

Para efectos de discusión, la ictiofauna de agua dulce de Colombia puede ser dividida en nueve regiones faunísticas, más o menos siguiendo las vertientes hidrográficas de Colombia. Algunas de estas regiones han sido mejor estudiadas que otras, mientras que algunas presentan problemas peculiares y necesitan una atención inmediata. Estas regiones son (Fig. 1):

Altiplano Andino. La ictiofauna está confinada en su mayor parte a riachuelos torrenciales y pocos lagos de tamaños considerables. Esta fauna no es bien conocida y aparentemente es muy pequeña. Poco se conoce sobre su distribución a través de los Andes, excepto por el trabajo de Eigenmann (1920d) y algunos otros trabajos esporádicos (e.g. Miles 1943a) sobre los peces del Altiplano de Bogotá, no obstante que la distribución de los peces encontrados en las elevaciones menores en Colombia y en Venezuela es probablemente la mejor conocida en Suramérica. Parenti (1984) publicó un excelente trabajo sobre la sistemática y distribución de los peces de mayor altitud (3.800 m), del género *Orestias*, del Altiplano Andino, cuenca del Lago Titicaca.

Vertiente del Pacífico. Está formada por una serie de ríos independientes de trayectorias más o menos cortas, que desembocan en el Océano Pacífico, v.gr. ríos Mira, Patía, Dagua, San Juan, al oeste de la Cordillera Occidental de los Andes. Los peces de esta región han sido poco estudiados desde los trabajos de Eigenmann (1920a, 1921) y Regan (1913). Los peces de los ríos de esta región son de gran prioridad para inventariar, conocer su

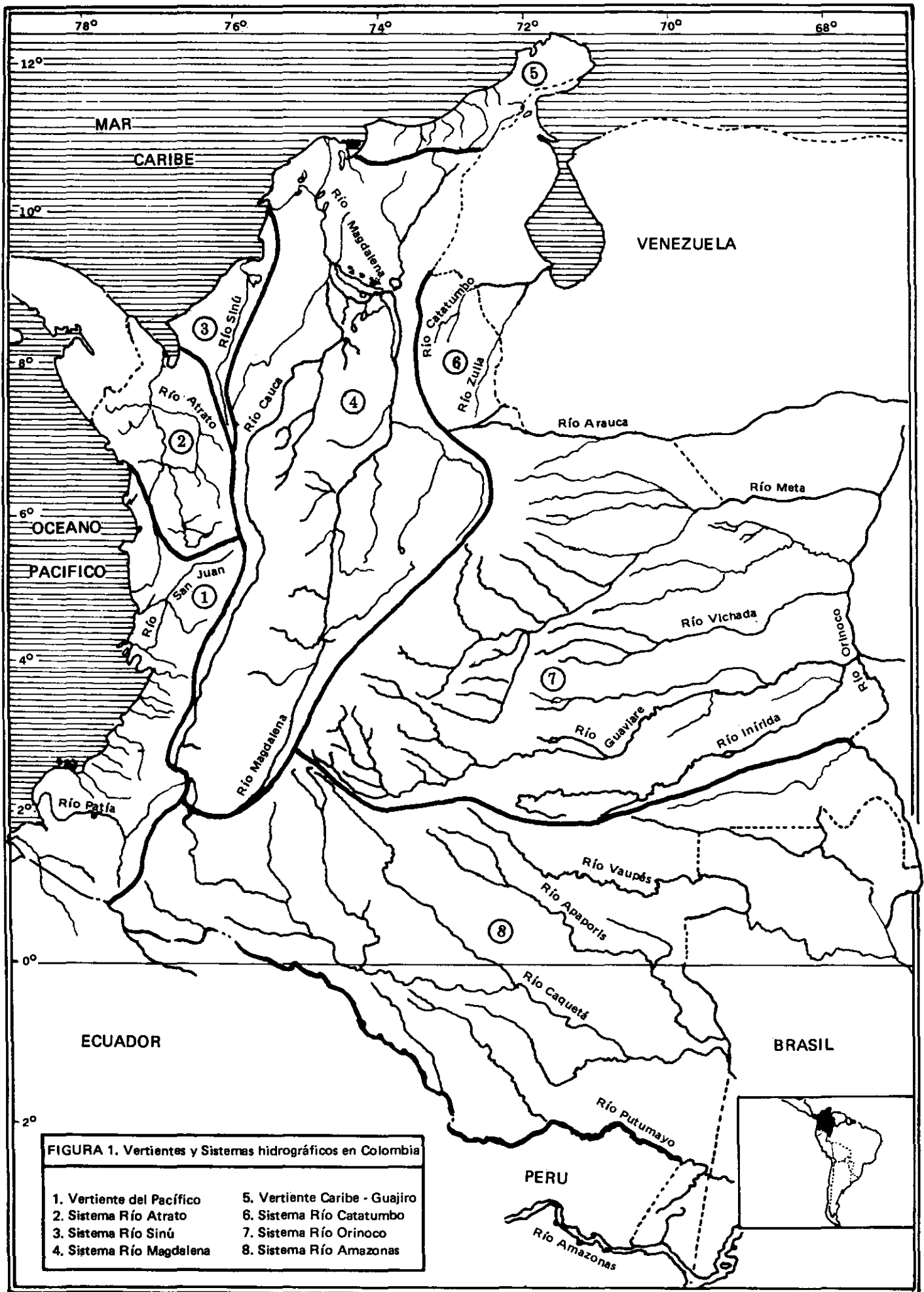
distribución y estudiar su biología en general debido a la gran presión colonizadora y a los pocos estudios existentes.

Sistema del Río Atrato. Dahl (1960a) publicó un trabajo sobre algunas colecciones hechas por él en esta cuenca y describió algunas especies de peces nuevas para la ciencia. También es una región que requiere estudios ictiológicos inmediatos para poder evaluar el verdadero potencial de los peces del sistema.

Sistema del Río Sinú. Junto con la cuenca del Río Magdalena, es uno de los sistemas cuya ictiofauna se conoce mejor en Colombia, no obstante que la biología de los peces está en la etapa del conocimiento que tenían hace unos 100 años la de los ríos norteamericanos. Es un sistema de alta productividad pesquera, especialmente la parte baja y ciénagas aledañas. Dahl (1965) la parte inundable de su desembocadura, por ejemplo se convierte en el hábitat de grandes poblaciones de *Leptocephalus* y larvas, o primeros estadios del Sábalo, *Tarpon atlanticus*. Dahl & Medem (1964) publicaron una obra sobre la fauna acuática de este río. En la actualidad se planean grandes represas (Urrá) que seguramente van a influir en la ecología de la cuenca y en particular en las comunidades de peces y principalmente en las poblaciones migratorias, como el Bocachico, *Prochilodus magdalenae*.

Cuenca del Río Magdalena. La ictiofauna de esta cuenca parece ser la mejor conocida de Suramérica. Los peces del Río Magdalena fueron intensamente estudiados sistemáticamente por Steindachner (1879, 1880), Eigenmann (1920a, b, c, 1922) y Dahl (1971). Miles (1947) también publicó sobre los peces de este sistema y su afluente el Río Cauca. El INDERENA ha llevado a cabo varios trabajos sobre pesquerías y subriendas (e.g. INDERENA 1973). La ecología y biología de los peces de este sistema deben estudiarse, pues aunque el número, diversidad y distribución de las especies es relativamente conocido, los demás estudios son muy incipientes. La cuenca del Río Magdalena está sometida en forma creciente a una gran presión de deforestación, erosión y contaminación de todo tipo, es una verdadera cloaca del centro y norte de Colombia, empezando por la descarga de aguas negras y desperdicios industriales de los cinco y tantos millones de habitantes de la capital y poblaciones cercanas y ribereñas al río Bogotá.

Vertiente noreste del Caribe. Comprende un número de ríos y corrientes menores independientes que van a desembocar al mar Caribe, entre Ciénaga Grande de Santa Marta y el límite con Venezuela en la Guajira, siendo el de mayor caudal y extensión el sistema del Río Ranchería. Muchos son riachuelos torrenciales en sus cabeceras ya que nacen en las estribaciones y Sierra Nevada de Santa Marta. No obstante existir algunas colecciones de peces de algunos ríos de la región, e. g. Cala 1972,



depositadas en el ICH-MHN de la Univ. Nal en Bogotá, no conozco publicación de su ictiofauna la cual puede incluir novedades, pues sus corrientes están distribuidas en zonas de rápidos y llanuras semi o desérticas y con muchas especies secundarias y visitantes marinas.

Sistema de Catatumbo. Comprende la parte alta de los sistemas de los ríos Catatumbo y Zulia, cuenca del Lago de Maracaibo. Este sistema de aguas colombianas ha sido muy poco estudiado y contamos sólo con esporádicas colecciones de unas contadas especies de peces. Es un área que por pertenecer a la región ictiogeográfica de la parte alta de la cuenca del Lago de Maracaibo su ictiofauna es en general tanto semejante a la del Magdalena como a la del Orinoco. Los peces de la parte baja de la cuenca de Maracaibo muestran una gran afinidad o son idénticos con los de la Cuenca del Magdalena (Böhlke *et al.* 1978). Sus peces deben ser inventariados para poder predecir su verdadero significado ictiogeográfico y potencial pesquero y adelantar otros estudios ictiológicos.

Orinoquia colombiana. La fauna de peces de esta extensa cuenca en territorio colombiano (unos 300.000 km²) no había sido estudiada desde que Eigenmann (1922) presentó un apéndice, incluyendo 60 especies, sobre los peces coleccionados por Manuel González en 1912 en la vía Bogotá—Villavicencio—Barrigón y las hechas por el Hermano Apolinar, en la parte alta del Río Meta. Myers (1930) describió cuatro nuevas especies para el alto Meta. Posteriormente se describieron y reportaron algunos nuevos peces para la región (Dahl 1960b, 1961), Myers & Weitzman (1960), Géry (1964, 1966), Cala (1973, 1977, 1986 a, 1987 b) reanudó estos estudios ictiológicos en una forma más ambiciosa sobre toda la Orinoquia colombiana, así actualmente existe una buena colección de más de 5.000 ejemplares de peces de la región en la Unidad de Ictiología del ICN—MHN de la Universidad Nacional en Bogotá, la cual sigue siendo estudiada por el autor y algunos especialistas de USA y Europa. Cala (1977, 1987 b) ha aumentado el número de peces conocidos para la región de cerca de 100 a más de 300 especies, y concluye que probablemente el número final puede acercarse a las 500 especies de peces para esta parte de la Orinoquia. Recientemente, Collette (1974), Weitzman (1977), Weitzman & Kanazawa (1976), Kullander (1979), Böhlke (1980) han descrito nuevas especies de peces para la región colombiana. Blanco & Cala (1974) publican el primer estudio de la biología de un pez y fauna acompañante íctica de un caño del sistema del Río Metica.

También se están adelantando trabajos o tesis de grado, especialmente por estudiantes de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, sobre ictiofaunas locales y biología en general de algunas especies. Se puede decir, en líneas generales, que es una inmensa área con una ictiofauna rica en número

y diversidad de especies, y existe una buena colección que permite un inventario representativo de los peces de la Orinoquia colombiana. La sistemática y determinación de los peces de esta cuenca es difícil, pues probablemente, en ciertos grupos, más del 50% de las especies deben describirse, revisarse y estudiarse con base en relaciones filogenéticas de tipo cladístico y de datos distribucionales, para poder ser entendida y comparada con otras regiones ictiofaunísticas contiguas y poder adelantar otros estudios ictiológicos.

Amazonia colombiana. Es tal vez la región menos conocida con respecto a su ictiofauna, no obstante que es uno de los sistemas de aguas dulces mayores de Colombia, que junto con la Amazonia brasileña, ecuatoriana, peruana, y boliviana, constituyen la mayor cuenca o sistema de agua dulce del mundo, con la mayor diversidad y número de especies que sistema alguno pueda tener. Muchas colecciones se han hecho en la parte inferior y media de la cuenca, pero las partes altas o cabeceras de los ríos cercanos a los Andes, especialmente en la parte colombiana, falta mucho por coleccionar e inventariar.

El catálogo de los peces de agua dulce del Brasil publicado por Fowler (1948, 1950, 1951, 1954) puede ser útil, aunque tiene muchos errores e incluye peces extraterritoriales. Los peces de la parte superior oeste de la Amazonia, han sido objeto de algunas publicaciones, v. gr. Cope (1870, 1872), Eigenmann & Allen (1942) y Fowler (1945) tratan la fauna de peces del Perú. Pearson (1924) publicó un trabajo sobre una colección bien hecha de peces del Río Beni. Böhlke (1958) y Géry (1972b) publicaron sobre Characiformes del Ecuador, incluyendo muchos peces de la Amazonia ecuatoriana.

A partir de 1967 se han realizado grandes expediciones y colecciones en la Amazonia brasileña y algunas colecciones han sido depositadas en el Museo de Zoología de la Universidad de Sao Paulo. Recientemente el Dr. Michael Goulding, del Museo Goeldi en Belém, ha incrementado esta colección con más de 400.000 ejemplares (com. pers. agosto 1985) coleccionados durante sus expediciones en la parte media y alta de la Amazonia brasileña. Menezes (com. pers. Ag. 1985) calcula que de estos peces el 10% o unos 400 peces representan nuevas especies de peces por describir. Así, esta colección de peces de Sao Paulo se aproxima a un millón de especímenes amazónicos brasileños, la cual representa la colección de peces amazónicos mayor del mundo y como tal se convierte en un recurso de gran valor para cualquier estudio ictiofaunístico de la Amazonia y un reto para ictiólogo alguno interesado en la sistemática de los peces amazónicos, que seguramente sobrepasen las 2.000 especies.

Poco se ha publicado sobre los peces de esta región colombiana, excepto de breves descripciones

y notas (e. g. Myers & Weitzman 1966, Valderrama-Barco 1982). Cualquier estimativo resulta especulativo, pero no será sorprendente que el número total de especies para esta área de Colombia esté cercana a las 1.000, de los 2.500 a 3.000 peces diferentes estimados para toda la cuenca amazónica por Böhlke *et al.* (1978). Weitzman & Weitzman (1982) escriben sobre la diversificación y radiación de la ictiofauna dulceacuícola suramericana dentro y a partir de la región amazónica, y a diferencia de la mayoría de los autores anteriores, piensan que la diversificación filogenética de estos peces fue probablemente influenciada mayormente por muchos y variados fenómenos climatológicos y geomorfológicos durante el Cretáceo superior y comienzos y mediados del Terciario, en el área que bordea los escudos Guayanés y Brasileño, sin embargo otras partes de estos escudos contribuyeron sustancialmente a esta evolución. Otras generalizaciones sobre los peces de la Amazonia han sido hechas por Myers (1947), Roberts (1972) y Géry (1984).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La ictiofauna dulceacuícola de Colombia parece ser la más diversa, en número y especies, en el Neotrópico, exceptuando la del Brasil (Cala 1974). Aunque no se tiene un inventario fehaciente para el país, se puede estimar que el número final de especies de peces de agua dulce para Colombia puede sobrepasar las 2.000, de las 5.000 que podrían ser posibles para Suramérica. Si aceptamos el consenso general de los ictiólogos conocedores de la problemática de la ictiología en Colombia y Suramérica (e.g. Cala 1974, Böhlke *et al.* 1978), acerca de que gran número de estos peces están por identificar y describir, para luego poder efectuar mejores estudios distribucionales, ecológicos, pesqueros y biología general de las especies, entonces entenderemos la inmensa tarea que hay que realizar para poder entender y aprovechar en forma adecuada esta ictiofauna. La ausencia de datos distribucionales adecuados e hipótesis comprobadas y/o comprobables sobre relaciones filogenéticas de tipo cladístico, son también obstáculos fundamentales para el progreso de los estudios integrados sobre la biogeografía y diversidad filogenética de los peces de agua dulce de Colombia y de Suramérica tanto a niveles de especies como de géneros y aún de familias. Investigaciones ecológicas, geomorfológicas y climatológicas que pudieran servir de ayuda para interpretar tales estudios, todavía son muy deficientes.

La ictiofauna de la cuenca del Río Magdalena es la mejor conocida en Colombia y, junto con la Guayana, en Suramérica, no obstante que aún falta mucho por estudiar de sus peces. La ictiofauna menos coleccionada e inventariada en Colombia es la de las regiones de la Amazonia, parte de la Orinoquia al sur del río Vichada, el Catatumbo y el sur de la vertiente del Pacífico.

El estudio de las colecciones de peces de agua dulce de Colombia presenta problemas comunes al estudio de las ictiofaunas de otros países suramericanos, tales como:

La bibliografía es difícil de obtener y muy dispendiosa para adquirirla. Los ejemplares de referencia o comparación se hallan dispersos en diferentes museos americanos y europeos.

No hay colecciones de muchas áreas geográficas, y cuando existen no son representativas y con ejemplares importantes, tales como tipos, en muchos casos destruidos, perdidos o se dañaron con el tiempo por incompetencia o falta de cuidado de sus responsables. Tal es el caso patético de la mayoría de los tipos de peces descritos por Dahl en Colombia, y en general de las colecciones anteriores a 1968. v. gr. la del ICN-MHN de la Univ. Nal. de Colombia en Bogotá cuando el autor se encargó de esta colección abandonada desde que George Dahl la dejó por retiro de la Universidad en 1961. Dahl fue nombrado en 1961 Jefe del Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas de la CVM (hoy INDERENA) y organizó el actual Centro de Investigaciones Pesqueras del INDERENA en Cartagena, donde dejó una colección muy buena de peces del norte de Colombia a su retiro en 1967, la cual incluía muchos de los tipos de sus descripciones de las especies nuevas de peces publicadas por él para Colombia y la ciencia. Desafortunadamente durante los años siguientes a su retiro la gran mayoría de los ejemplares de esta interesante colección, incluso los tipos, fueron destruidos por incapacidad e irresponsabilidad. Cala (1981) logró trasladar los últimos tipos a Bogotá (ICN-MHN, Univ. Nal.) de donde originalmente habían sido sacados. Actualmente hay nuevas colecciones de peces que pueden ser representativas de determinadas áreas, v. gr. la de la Orinoquia colombiana, hecha en su mayoría por el autor, y depositada en el ICN-MHN, UN en Bogotá, en proceso de identificación.

Estas dificultades, serias tanto para el ictiólogo norteamericano como para el europeo, son mucho más perjudiciales y desestimulantes para el ictiólogo colombiano y suramericano que estudia su propia ictiofauna. Infelizmente, la imposibilidad de identificar ejemplares que llegan a las manos del ictiólogo o biólogo pesquero es muchas veces interpretada como incompetencia, cuando de hecho puede no ser este el caso.

La falta de bibliografía y de colecciones de referencia o comparación constituyen los problemas mayores que el ictiólogo tiene que afrontar. Gran parte de la bibliografía sobre peces de Suramérica fue publicada en tiempos de difícil obtención o los trabajos faunísticos clásicos dejaron de imprimirse hace mucho tiempo. Muchos hacen parte del grupo de libros raros y son extremadamente costosos.

Parte de lo que actualmente está siendo publicado no llega a las bibliotecas colombianas. En estas circunstancias, el trabajo científico se ve perjudicado y muchas veces una simple identificación se hace imposible.

Existen inmensas dificultades de obtención y mantenimiento de grandes colecciones de peces en Colombia, no sólo debido a la riqueza y variedad de la ictiofauna y el costo en sí que ellas conllevan sino a la falta de personal bien entrenado y calificado. Un programa cooperativo incluyendo ictiólogos suramericanos, norteamericanos y europeos, posiblemente constituiría una condición ideal para resolver gran parte del problema (Böhlke *et al.* 1978).

Es evidente que aún falta mucho para que se tenga un conocimiento adecuado de los peces de agua dulce de Colombia. Para corregir tal situación es necesario tener en cuenta los siguientes puntos, muy semejantes a los expuestos por Böhlke *et al.* (1978) para la ictiofauna suramericana:

- 1) Organizar y aumentar los conocimientos de los peces de agua dulce de Colombia, de tal manera que su importancia como fuente de alimento pueda ser mejor evaluada a través de un estudio más coherente de su taxonomía, filogenia, geografía y ecología.
- 2) Utilizar la información obtenida para tratar de conservar del mejor modo posible y de acuerdo con las actividades y necesidades humanas, el valor científico y estético de esta compleja fauna.
- 3) Teniendo presente los cambios inevitables del paisaje, que fatalmente ocurren con las ocupaciones humanas, se deberían efectuar trabajos que den información sobre las especies nativas de peces, para que en el futuro se tenga una idea de su importancia antes que el medio ambiente sea alterado por el hombre. Estos estudios no sólo serían de valor histórico, sino que servirían de base para medidas de manejo y conservación. Incluso, las colecciones de museo son importantes, pues en caso de alteración fatal del ambiente ellas constituyen la única fuente para la reconstrucción histórica de la fauna.
- 4) Una medida importante en el estudio de la ictiofauna de Colombia, debería ser la de inventariar las regiones que están en peligro inmediato de alteración del medio ambiente por deforestación, proyectos agrícolas, represas hidroeléctricas e industrialización, incluyendo las áreas donde se tienen planes para introducir especies exóticas, incluyendo los traslados de una cuenca vecina a la otra, en relación con proyectos de piscicultura. Esto requiere estudios integrados de equipos interdisciplinarios e interinstitucionales con objetivos comunes, con

amplitud de criterios y un lenguaje que permita una intercomunicación efectiva (Cala 1974). Así mismo, aumentar el número de técnicos y profesionales calificados en las respectivas áreas de interés, v. gr. para la investigación y manejo de las colecciones de peces.

- 5) También, preliminarmente y como programación futura, deberían inventariarse las colecciones de peces colombianos existentes en el país y en el exterior, y así saber dónde hay colecciones importantes, sus condiciones, tamaño y contenido. Estos inventarios o catálogos deberían incluir información sobre ejemplares-tipo y áreas geográficas representadas. Existen colecciones importantes de peces colombianos y suramericanos, moderadas y grandes, en: París (Mus. Nat. D'hist-Nat.), Museo de Viena, Amsterdam (Zool. Mus. Univ. Amsterdam), Leiden (Mus. Nat. Hist.), Londres (British Mus. Nat. Hist.), San Francisco (Cal. Acad. Nat. Sci.), Washington (Smithsonian Inst.), Cambridge (Massachusetts, Harvard Univ.), Chicago (Mus. Nat. Hist.), Filadelfia (Acad. Nat. Sci. phila.), Sao Paulo (Mus. Zool. Univ. Sao Paulo) Bogotá (ICN-MHN, Univ. Nac. & INDERENA). Hay otras colecciones que contienen menores cantidades de peces de agua dulce colombianos y suramericanos, e. g. Mus. Hist. Nat. de Estocolmo, Zenckenberg Mus. de Frankfurt, Zool. Mus. Univ. de Lund en Suecia, etc.

En este sentido, la colección de miles de tipos de peces, inclusive la mayoría de los tipos de Eigenmann, de la colección de Cal. Acad. Sci. está siendo catalogada y computarizada (T. Iwamoto, Chairman Dpt. Ichthyol., carta 8 marzo 1985) de manera tal que, en un futuro muy cercano, será muy fácil cualquier consulta referente a los tipos y autores de dicha colección. También, es inminentemente necesario establecer colecciones permanentes de peces en territorio colombiano e iniciar un programa de intercambio permanente de material con otras colecciones latinoamericanas.

Si lo expuesto anteriormente nos hace pensar que estamos iniciando el conocimiento de la ictiofauna colombiana de agua dulce, qué decir de otros estudios ictiológicos tales como: sistemática de tipo cladístico, distribución geográfica, ecología, fisiología y comportamiento, biología pesquera, épocas y rutas de migración, áreas de desove y épocas de reproducción. Todos temas sumamente importantes para el manejo y protección de las especies, máxime cuando se planean alteraciones del medio ambiente por la construcción de represas, industrias y deforestaciones.

A manera de epílogo, se puede concluir con la frase de Myers (1949), aún hoy oportuna: "*The need for fish study is great and the time is very short*".

BIBLIOGRAFIA

- AGASSIZ, L. & E. C. AGASSIZ. 1868. *A journey in Brazil*. Tichnor and Fields, Boston. XIX + 540pp.
- BLANCO, M. C. & P. CALA 1974. Contribución al conocimiento de la sardina, *Astyanax bimaculatus* (L.) (Characidae: pisces), del caño Pachiaquiarito, Meta, Colombia. *Ecología Tropical* 1 (2): 1-43.
- BLOCH, M. E. 1785 - 1795. *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. Berlin, 9 vols., texto & 324 pls.
- BOESEMAN, M. 1968. The genus *Hypostomus* Lacépède, 1803, and its Surinam representatives (Siluriformes, Loricariidae). *Zool. Verhandl.* 99: 1-89.
- . 1971. The "Comb-toothed" Loricariinae of Surinam, with reflections on the phylogenetic tendencies within the family Loricariidae (Siluriformes, Siluroidei). *Zool. Verhandl.* 116: 1-56.
- BÖHLKE, J. E. 1958. Studies on fishes of the family Characidae. No. 14. A report on several extensive recent collections from Ecuador. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 110: 1-121.
- . 1980. *Gelanoglanis stroudi*: A new catfish from the Río Meta system in Colombia (Siluriformes, Doradidae, Auchenipterinae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 132: 150-155.
- BÖHLKE, J. E., S. H. WEITZMAN & N. A. MENEZES. 1978. Estado actual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica* 8(4): 657-677.
- BOULENGER, G.A. 1887. On new siluroid fishes from the Andes of Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 5*, 19: 348-350.
- . 1911. Description of three new characinid fishes from Southwestern Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8 (7): 212-213.
- CALA, P. 1971. La contaminación de las aguas por el uso de productos químicos en la agricultura. In Actas de la UNESCO para América Latina. *Seminario regional de estudios integrados sobre ecología de zonas templadas* (Buenos Aires, 15 de junio al 8 de julio, 1970). Montevideo. pp 209-295.
- _____. 1973. Estudios ictiológicos colombianos. I. Presencia de *Osteoglossum* en los Llanos (Orinoquia). *Lozania (Acta Zool. Col.)* 18: 1-8.
- _____. 1974. La ictiofauna dulceacuícola colombiana como parte de un estudio integrado en la explotación y uso racionales de los recursos naturales. *Inst. Panamer. Geogr. Hist. Publ.* 358: 209-218. Comisión de Geografía, Santiago.
- _____. 1977. Los peces de la Orinoquia colombiana: Lista preliminar anotada. *Lozania (Acta Zool. Col.)* 24: 1-21.
- _____. 1981. Catálogo de los ejemplares tipo en la colección de peces del Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de Colombia. *Lozania (Acta Zool. Col.)* 34: 1-5.
- _____. 1986a. The fish fauna and the aquatic milieu of the Llanos of Colombia (Orinoco basin), with special regard to the respiratory patterns of fishes inhabiting extreme hypoxic waters. *Proc. V Congress European Ichthyol., Stockholm* 1985.
- _____. 1986b. Cambios histomorfológicos en los testes del capitán, *Eremophilus mutisii* (Trichomycteridae, Siluriformes), durante el ciclo reproductivo anual en el sistema del Río Bogotá. *Caldasia*, Vol. 14
- _____. 1987a. Nuevos registros de peces para la Orinoquia colombiana. *Revista UNELLEZ Cienc. Tecnol., Ser. Prod. Agric.*
- _____. 1987b. Aerial respiration in the catfish, *Eremophilus mutisii* (Trichomycteridae, Siluriformes), in the Río Bogotá basin, Colombia. *J. Fisheries. in press*
- CALA, P & N. G. SARMIENTO. 1982. Cambios histomorfológicos en el ovario del pez capitán, *Eremophilus mutisii* Humboldt 1805 (Pisces: Trichomycteridae), durante el ciclo reproductivo anual, en la Laguna del Muña, sistema Río Bogotá, Colombia. *Acta Biol. Col.* 1 (1): 9-30.
- CASTELNAU, F. De. 1855. Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud. ... pendant les années 1843 a 1847. 14 vols. in 13, part 7, Zoologie. *Animaux nouveau ou rares... de l'Amérique du Sud, 3 vols. Tome 2, Poissons*. P. Bertrand, Paris. xii+112 pp, 50 pls.
- COHEN, D. M. 1970. How many recent fishes are there? *Proc. California Acad. Sci., 4th. Ser.*, 38(17): 341-346.
- COLLETTE, B. B. 1974. *Potamorhaphis petersi*, a new species of freshwater needlefish (Belontiidae) from upper Orinoco and Río Negro. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 87 (5): 31-40.
- CONROY, D. A. 1975. An evaluation of the present state of the world trade in ornamental fish. *FAO Fish. Circ.* 355: 1-120.
- COPE, E. D. 1870. Contribution to the ichthyology of the Marañon. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 11: 559-570.
- _____. 1872. On the fishes of the Ambyiacu River. *Proc. Acad. Nat. Hist. Phila.* 23: 250-294, pls. 3-17.
- CUVIER, G. & A. VALENCIENNES. 1828 - 1849. *Histoire naturelle des poissons*. F. G. Levalet, Paris. 22 vols. texto & 4 vols. pls.
- DAHL, G. 1941. Bocachicofiskens lekvandring. *Fauna och Flora* 36: 69-79.
- _____. 1943. New or rare fishes of the family Characinidae from the Magdalena. *Kungl. Fysiografiska Sällskapet Lund - Förhandlingar* 12 (18): 1-6.
- _____. 1958. Two new annual cyprinodont fishes from Northern Colombia. *Stanford Ichthyol. Bull.* 7 (3): 42-46.
- _____. 1959. Una especie nueva del género *Creagrutus* Günther del norte de Colombia. *Caldasia* 8 (38): 353-358.
- _____. 1960a. New fresh-water fishes from Western Colombia. *Caldasia* 8 (39): 451-484.
- _____. 1960b. Nematognathous fishes collected during the Macarena Expedition, 1959. Part. I. *Novedades Colombianas*. 1 (5): 302-317.
- _____. 1961. Nematognathous fishes collected during the Macarena Expedition, 1959. Part II. *Novedades Colombianas* 1 (6): 484-514.
- _____. 1965. La metamorfosis desde *Lectocephalus* hasta estado postlarval en el Sábalo, *Tarpon atlanticus* (Cu. et Val.). *Corporación Autónoma Regional Valles Magdalena Sinú (CVM) - Depto. Invest. Ictiol. Faun.* pp 20.
- _____. 1971. Los peces del norte de Colombia. *INDERENA*, Bogotá. pp. xvii+391, figs.
- DAHL, G. & F. MEDEM. 1964. Informe sobre la fauna acuática del Río Sinú. *Corporación Autónoma Regional Valles Magdalena Sinú (CVM) - Depto. Invest. Ictiol. Fau.* pp 160.
- DAHL, G., F. MEDEM & A. RAMOS-HENAO. 1963. El "Bocachico", contribución al estudio de su biología y de su ambiente. *Corporación Autónoma Regional Valles Magdalena Sinú (CVM) - Depto. Invest. Ictiol. Faun.* pp. 144.
- EIGENMANN, C. H. 1906. The fresh-water fishes of South and Middle America. *The Popular Science Monthly* 68 (34): 515-530.
- _____. 1909. Part 3. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-archhelenis theory. In *Reports*

- of the Princeton Univ. Expeditions to Patagonia, 1896-1899. 3: 227-374. Princeton, N.J. Princeton Univ.
- _____. 1910. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia, 1896 - 1899 (Zool.), 3(4): 375-511.
- _____. 1912a. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Mem. Carnegie Mus.* 5: xvii+578, 103 pls.
- _____. 1912b. Some results from an ichthyological reconnaissance of Colombia. South America. *Indiana Univ. Stud.* 10 (8):
- _____. 1914. One new species of fishes from the Río Meta basin of Eastern Colombia and on albino or blind fishes from near Bogotá. *Indiana Univ. stud.* (23): 229-230.
- _____. 1920a. South America west of the Maracaibo, Orinoco, Amazone, and Titicaca basins, and the horizontal distribution of its fresh-water fishes. *Indiana Univ. Stud.* 7 (45): 1-24.
- _____. 1920b. The fishes of the river draining the western slope of the Cordillera Occidental of Colombia, Ríos Atrato, San Juan, Dagua and Patía. *Indiana Univ. Stud.* 7 (46); 1-19.
- _____. 1920c. The Magdalena basin and the horizontal and vertical distribution of its fishes. *Indiana Univ. Stud.* 7 (47b): 21-34.
- _____. 1920d. The fish fauna of the cordillera of Bogotá. *J. Wash. Acad. Sci.* 10: 460-468.
- _____. 1921. The origen and distribution of the genera of the fishes of South America west of the Maracaibo, Orinoco, Amazonas, and Titicaca basins. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 60: 1-6.
- _____. 1917 - 1929. The American Characidae. *Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard College*, 43 (1-5). Parte 5 con la coautoría de G. S. Myers.
- _____. 1922. The fishes of Northwestern South America. Part I. The fresh-water fishes of Northwestern South America, including Colombia, Panamá, and the Pacific slopes of Ecuador and Perú, together with an appendix upon the fishes of the Río Meta in Colombia. *Mem. Carnegie Mus.* 9 (1): 1-346, 38 pls.
- EIGENMANN, C. H. & W. R. ALLEN. 1942. Fishes of Western South America. *Univ. Kentucky, Lexington.* xv+494 pp.
- EIGENMANN, C. H. & R. S. EIGENMANN. 1890. A revision of the South American Nematognathi or cat-fishes. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* 1:508 pp.
- _____. 1891. A catalogue of the fresh-water fishes of South America. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 14 (842): 1-81.
- ELLIS, M. M. 1913. The gymnotid eels of tropical America. *Mem. Carnegie Mus.* 4 (2): 109-157, pls. 31-35.
- GÉRY, J. 1963. Preliminary descriptions of seven new species and two new genera of characoid fishes from the upper río Meta in Colombia. (Contribution No. 34). *Trop. Fish. Hobby* 12 (5): 25-32, 41-48.
- _____. 1966. *Axelrodia riesei*, a new characoid fish from upper Río Meta in Colombia. (With remarks concerning the genus *Axelrodia* and description of similar, sympatric, *Hyphessobrycon*-species). *Ichthyologica* 33: 111-120.
- _____. 1969. The freshwater fishes of South America. In E. J. Fittkau et al. (eds.). *Biogeography and Ecology in South America. Monogr. Biol.* 2: 828-848. *The Hague.*
- _____. 1972a. Remarques sur quelques poissons characoides de la Colombie et de l'Equateur, avec la description d'une nouvelle espece de *Pseudochalceus*. *Rev. Suisse Zool.* 79 (2): 931-945.
- _____. 1972b. Contribution á l'étude des poissons characoides de l'Equateur. *Acta Humboldtiana, Ser. Geol., Paleont. et Biol.* 2: 1-110.
- _____. 1971. *Characoids of the world.* T.F.H. Publ. Neptune, N.J. 672 pp.
- _____. 1984. The fishes of the Amazonia. In H. Sioli (ed.). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin.* Dr. W. Junk Publ., The Netherlands. pp. 353-370.
- GOSLINE, W. A. 1940. A revision of the Neotropical catfishes of the family Callichthyidae. *Stanford Ichthyol. Bull.* 2 (1): 1-28.
- _____. 1947. Contributions to the classification of the loricatorid catfishes. *Arq. Mus. Nac. Rio Janeiro* 41: 79-134.
- _____. 1975. A reexamination of the similarities between the freshwater fishes of Africa and South America. *Mem. Mus. Nat. Hist. N. S., Ser. A Zool.* 88: 146-155.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest: Explorations in Amazonian natural history.* Univ. Calif. Press., Berkeley & London. 280 pp.
- _____. 1981. *Man and fisheries on an Amazon frontier.* W. Junk Publ., The Hague. pp xiii+137.
- GÜNTHER, A. C. L. G. 1880. *An introduction to the study of fishes.* Adam and Chas Black, Edinburgh.
- _____. 1859 - 1870. *Catalogue of the fishes in the British Museum* (various titles individuales). 8 vols., London.
- FERREIRA, A. R. 1971. *Viagem filosófica pelas capitánias do Grao Pará, Rio Negro, Mato Grosso e Cuiabá.* Iconografia, II, Zoología. Ed. Conselho Federal de Cultura, Rio de Janeiro. pp viii+168.
- _____. 1972. *Viagem filosófica pelas capitánias do Grao Pará, Rio de Negro, Mato Grosso e Cuiabá.* Memórias, Zoología, Botânica. Ed. Conselho Federal de Cultura. Rio de Janeiro. pp. 264.
- FINK, S.V. & W.L. FINK. 1981. Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.* 72: 297-353.
- FOWLER, H. W. 1939. Fishes from the Pacific slope of Colombia, Ecuador and Perú. *Notulae Naturae* 33: 1-7.
- _____. 1941. Notes on Colombian fresh-water fishes with descriptions of four new species. *Notulae Naturae* 73: 1-10.
- _____. 1942. Lista de los peces de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fis. Nat.* 5 (17): 128-138.
- _____. 1943. A collection of fresh-water fishes from Colombia, obtained chiefly by brother Niceforo María. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 95: 223-266.
- _____. 1944. Fresh-water fishes from Northwestern Colombia. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 96: 227-248.
- _____. 1945. *Los peces del Perú. Catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas.* pp. 298. 92 fgs. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado", Univ. Mayor de San Marcos, Lima.
- _____. 1948. Os peixes de água doce do Brasil (primera entrega). *Arq. Zool. Sao Paulo* 6: 1-204.
- _____. 1950a. Os peixes de água doce do Brasil (segunda entrega). *Arq. Zool. Sao Paulo* 6: 205-404.
- _____. 1950b. Colombian zoological survey. Part VI - Fishes obtained at Totumo, Colombia, with descriptions of two new species. *Notulae Naturae* 222: 1-8.
- _____. 1951. Os peixes de água doce do Brasil (tercera entrega). *Arq. Zool. Sao Paulo* 6: 405-628.
- _____. 1954. Os peixes de água doce do Brasil (cuarta entrega). *Arq. Zool. Sao Paulo* 9: ix+1-400.
- HECKEL, J. 1840. Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben von Jacob Heckel. *An. Wiener Mus. Naturgesch.* 2: 327-470.

- HOWES, G. S. 1982. Review of the genus *Brycon* (teleostei: Characidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 43 (1): 1-47.
- . 1983a. Problems in catfish anatomy and phylogeny as exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluroidei). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 45 (1): 1-39.
- . 1983b. The cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 45 (6): 309-345.
- INDERENA. 1973. Operación subienda 1973. *Operación subienda 1973. Investigación pesquera*, INDERENA, Bogotá. pp. 113.
- ISBRÜCKER, I. J. H. 1979. Descriptions préliminaires de nouveaux taxa de la famille des Loricariidae, poisson-chats cuirasse's neotropicaux, avec un catalogue critique de la sous-famille nominale (Pisces, Siluriformes). *Rev. Fr. Aquariol. Herpétol.* 5: 86-116.
- . 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Versl. Techn. Geg., Inst. Taxon. Zool. (Zool. Mus.) Univ. Amsterdam* 22: 1-181.
- . 1981. Revision of *Loricaria* Linnaeus, 1758 (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Beaufortia* 31 (3): 51-96.
- JENYNS, L. 1842. *The zoology of the voyage of the H. M. S. Beagle...* Part IV, Fish. Smith, Elder and Co., London. pp. xvi + 172, 29 pls.
- KNER, R. 1853. Die Panzerwelse des K. K. Hof-naturalien-Cabinetes zu Wien. 1. Abtheilung. Loricariinae. *Denks. K. Acad. Wiss., Wien* 6: 65-98, 8 pls.
- . 1854. Die Hypostomiden. Zweite Hauptgruppe der Familie der Panzerfische. (Loricata vel Goniodontes). *Denks. K. Acad. Wiss., Wien* 7: 251-286, 5 pls.
- . 1855. Ichthyologische Beiträge. I. Über die Gattungen *Aspredo* und *Chaca* C. V. aus der Familie der Welse (Siluroidei). *Sitz. K. Acad. Wiss. Wien* 17: 92-162.
- . 1858. Ichthyologische Beiträge. II. Abtheilung. *Sitz. K. Akad. Wiss. Wien* 26: 373-448, 9 pls.
- . 1859a. Zur Familie der Characinen. III. Folge der Ichthyologischen Beiträge. *Denks. K. Acad. Wiss. Wien* 17: 137-182, 9 pls.
- . 1859b. Zur Familie der Characinen. *Denks. K. Acad. Wiss. Wien* 18: 9-62, 8 pls.
- KULLANDER, S. O. 1979. Species of *Apistogramma* (Teleostei, Cichlidae) from the Orinoco drainage basin, South America, with description of four new species. *Zool. Scr.* 8: 69-79.
- . 1983. A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae). *Swedish Mus. Nat. Hist., Stockholm*. pp. 296.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I: 239-338. Editio decima, reformata. Holmiae. pp. 823.
- LOWE-McCONNELL, R. H. 1975. *Fish communities in tropical fresh waters*. Longman, London & New York. pp. xvii + 337.
- MAGO LECCIA, F. 1970. *Lista de los peces de Venezuela, incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país*. Minist. Agric. Cria, Caracas. pp. 283.
- MARCGRAVIUS, G. 1648. *Rerum naturalium historiae. Liber quartus, qui agit de piscibus Brasiliae*. In I. de Laet (ed.). *Historia naturalis Brasiliae, auspicio et beneficio illustris. I. Maurithi Com. Nassau...* Lugduni Batavorum & Amstelodami. pp. 142-181.
- MEES, G. F. 1974. The Auchenipteridae and Pimelodidae of Surinam (Pisces, Nematognathi). *Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist.* 132: 1-256.
- MILES, C. 1942. Descripción sistemática del pez graso del Lago de Tota (Boyacá). *Caldasia* 1 (5): 55-58.
- . 1943a. On three recently described species and a new genus of pygidiid fishes from Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fis. Nat.* 5 (19): 367-369.
- . 1943b. *Peces de agua dulce del Valle del Cauca*. Publ. Secretaría Agric. Depto. Valle del Cauca, Cali. pp. 97.
- . 1947. *Los peces del Río Magdalena*. Ministerio Econ. Nac., Bogotá. pp. 214.
- MULLER, J & F. H. TROSCHEL. 1845-1849. *Horae ichthyologicae. Beschreibung und Abbildung neuer Fische*. Berlin. Partes 1-2 (1945): 40 pp., 11 pls. Parte 3 (1949): 28 pp., 5 pls.
- MYERS, G. S. 1930. Fishes from the upper Río Meta basin, Colombia. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 43: 65-72.
- . 1932. Notes on Colombian fresh-water fishes, with description of a new *Astroblepus*. *Copeia* (1932): 137-138.
- . 1943. Amoenitates biologicae. The influence of Louis Agassiz on the ichthyology of Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 3 (1): 127-133.
- . 1947. The Amazon and its fishes. Part 4. The fish in its environment. *Aquar. J.* 18 (7): 8-19, 34.
- . 1949. Initial steps in the conservation of fresh-water fisheries in tropical South America with remarks on fishery resources in general. *Proc. Inter-Amer. Conf. Cons. Ren. Nat., Denver, Colorado*, 1948: 501-506.
- MYERS, G.S. & S.H. WEITZMAN. 1960. Two new fishes collected by general Thomas D. White in eastern Colombia. *Stanford Ichthyol. Bull.* 7 (4): 98-109.
- . 1966. Two remarkable new trichomycterid catfishes from the Amazon basin in Brazil and Colombia. *J. Zool., Lond.*, 149: 277-287.
- NIJSEN, H. & I.J.H. ISBRÜCKER. 1970. The South American catfish genus *Brochis* Cope 1872 (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Beaufortia* 18 (236): 151-168.
- . 1983. Review of the genus *Corydoras* from Colombia, with description of two new species (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Beaufortia* 33 (5): 53-71.
- NIJSEN, H., I.J.H. ISBRUCKER & J. GERY. 1976. On the species of *Gymnorhamphichthys* Ellis 1919, translucent sand-dwelling gymnotid fishes from South America (Pisces, Cypriniformes, Gymnotoidei). *Stud. Neotrop. Fauna* 11: 37-63.
- PARENTI, L.R. 1984. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 178 (2): 107-214.
- PAYNE, F. 1928. CARL H. EIGENMANN. *Proc. Indiana Acad. Sci.* 37: 35-46.
- PEARSON, N.E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford Expedition. *Indiana Univ. Stud.* 11 (64): 1-83.
- REGAN, C. T. 1904. A monograph of the fishes of the family Loricariidae. *Trans. Zool. Soc. Lond.* XVII: 191-350.
- . 1905. A revision of the American cichlid genus *Cichlasoma* and of the allied genera. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7 (16): 60-77, 225-243, 316-340, 433-445.
- . 1912. Description of new cichlid fishes from South America in the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8 (9): 505-507.
- . 1913. Fishes of the San Juan River, Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 8 (12): 462-473.
- . 1922. The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. *Bijdr. Dierk. Amsterdam*, 22: 203-207.

- ROBERTS, T.R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, 143 (2): 117-147.
- _____. 1973. Interrelationships of Ostariophysans. In P.H. Greenwood *et al.* (eds.). *Interrelationships of fishes*. Acad. Press, New York. pp. 373-395.
- SCHOMBURGK, R. 1848. Reisen in British-Guiana in der Jahren 1840-1844. Im Ausfrag St. Magestät des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. Nebst einer Fauna und Flora Guiana's nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabisin und andern. *J. J. Weber, Leipzig* 3: 618-644.
- SCHOMBURGK, R. H. 1841a. *Schomburgk's Reisen in Guiana und am Orinoco während der Jahren 1835-1839*. 2 vols., Leipzig.
- _____. 1841b. *The natural history of the fishes of Guiana, part I*. W. Jardine's Naturalist's Library. Ichthyology 3: 263 pp., 34 pls.
- _____. 1843. *The natural history of the fishes of Guiana, part II*, W. Jardine's Naturalist's Library. Ichthyology 5: 214 pp., 32 pls.
- SPIX, J.B. & L. AGASSIZ. 1829-1831. *Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam...* C. Wolf, Monachii.
- STEINDACHNER, F. 1974. Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien. *Sitz. K. Akad. Wiss, Wien*, 70 (1): 499-538.
- _____. 1875. Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien. *Sitz. K. Akad. Wiss., Wien*, 71 (1): 211-245.
- _____. 1876. Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien (III). *Sitz. K. Akad. Wiss., Wien*, 74 (1): 599-694.
- _____. 1879. Zur Fisch-fauna des Magdalenen-Stromes. *Denks. K. Akad. Wiss., Wien*, 39 (1): 19-78.
- _____. 1880. Zur Fisch-fauna des Cauca und der Flüsse bei Guayaquil. *Denks. K. Akad. Wiss., Wien*, 42: 55-104.
- THOMERSON, J.E. 1973. Impact of commercial collecting on wild-caught ornamental aquarium fishes of South American, Project Proposal U.S. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. Washington. Mimiogr.
- VALDERRAMA-BARCO, M. 1982. Algunos aspectos pesqueros del subsistema Amazonas, perteneciente a la cuenca amazónica colombiana. Informe inédito, INDERENA. pp. 72.
- VARI, R.P. 1982. Systematics of the Neotropical characoid genus *Curimatopsis* (Pisces: Characoidei). *Smithsonian Contributions to Zoology* 373: 1-28.
- _____. 1983. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 378: 1-60.
- _____. 1984. Systematics of the Neotropical characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 400: 1-36.
- WEITZMAN, S.H. 1977. A new species of characoid fish, *Hyphessobrycon diancistrus*, from the Río Vichada, Orinoco river drainage, Colombia, South America (Teleostei: Characidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 90 (2): 348-357.
- WEITZMAN, S.H. & W. L. FINK. 1971. A new species of characid fish of the genus *Nematobrycon* from the Río Calima of Colombia (Pisces, Characoidei, Characidae). *Beaufortia* 19 (248): 57-77.
- _____. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of the new world characiforms. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, 150 (6): 339-395.
- WEITZMAN, S.H. & R.H. KANAZAWA. 1976. *Ammocryptocharax elegans*, a new genus and species of riffle-inhabiting characoid fish (Teleostei: Characidae) from South America. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 89 (26): 326-346.
- _____. 1978. The South American fish genus *Elachocharax* Myers with a description of a new species (Teleostei: Characidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 91 (1): 158-183.
- WEITZMAN, S.H. & H. NIJSSEN. 1970. Four new species and one new subspecies of the catfish genus *Corydoras* from Brazil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Beaufortia* 18 (233): 119-132.
- WEITZMAN, S.H. & M. WEITZMAN 1982. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. In G.T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia Univ. Press, New York. pp. 403-422.

ETHNOPHARMACOLOGY OF THE NORTHWEST AMAZON: UNEXPECTED CHEMICAL DISCOVERIES

Por Richard Evans Schultes*

With a rich flora and many diverse Indian tribes, the northwest Amazon—especially that part situated in Colombia—has given us nearly 2000 species of plants employed as medicines, poisons or narcotics. Many or most of these species have never been chemically studied. That they have any biological activity is an indication that they have at least one active principle. Many of these active chemical constituents are undoubtedly new to science. That the Amazonian flora—especially that of the western Amazon, the richest area of the hylea species—is an unexplored emporium of chemical compounds, some of which may have practical physiological effects that could interest modern pharmacopoeas, has been indicated even by preliminary analyses of a few of the plants employed by the Indians. Several of these plants are herewith discussed.

The plants are considered in order of their location in the Engler-Prantl system of classification. The voucher specimens, when cited, are deposited in the Economic Herbarium and/or the Gray Herbarium of Harvard University or the Herbario Nacional de Colombia in Bogotá.

ANNONACEAE

Anaxagorea sp.

The Kofán Indians of Ecuador and Colombia employ the root of a species of *Anaxagorea* as a major ingredient in one of their curares; they call this treelet *ko-yo-vee-fa-nti* (3,4).

Cyanogenesis has been reported from a Philippine species of *Anaxagorea* (1).

Unonopsis veneficiorum (Mart.) R. E. Fries in Acta Hort. Berg. 12 (1939) 238.

This species is widely used in the Colombian Amazonas as the basis of a curare. The first report of this use was published by the German botanical explorer von Martius who stated in the 1830's that the Indians of the Rio Japura or Caqueta valued it for this purpose (5). The second report, more than 130 years later, placed its use amongst the Kofán Indians on the Colombo-Ecuadorian border (4). The Barasana Indians of the Río Apaporis of Colombia likewise esteem it as an arrow poison plant. (4).

The nomadic Makú Indians of the Río Piraparaná in the Vaupes of Colombia employ the plant as an antifertility agent, calling it *we-wit-kat-ku'* ("no children medicine") (4).

It is suspected that *Unonopsis veneficiorum* contains bisbenzylisoquinoline alkaloids (1).

MYRISTICACEAE

Virola calophylla Warburg in Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 68 (1897) 231.

Virola calophylloidea Markgraf in Repert. Sp. Nov. 19 (1923) 24.

Virola elongata (spr. ex Bth.) Warburg in Berl. Deutsch. Bot. Ges. 13 (1895) 89.

Virola theiodora (Spr. ex Bth.) Warburg in Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 68 (1897) 187.

* Jeffrey Professor of Biology and Director, Harvard Botanical Museum (Emeritus), Cambridge, Mass.

Many Indians living in the northwest Amazon of Brazil, Colombia and Peru value these species—especially *Virola theiodora*—as the sources of hallucinogenic preparations. Those tribes in the Colombian Comisaría del Vaupés and adjacent parts of Brazil—Barasanas, Makunas, Puinaves, Kabuyaris, Kuripakos, and others—utilize a snuff prepared from a reddish resin-like exudate of the inner bark (11-13); the Witotos and Boras of the Colombian Comisaría del Amazonas and adjacent parts of Peru make small pellets of the exudate which are ingested for intoxication (12, 16, 17).

The snuff is employed by medicine-men and, amongst the Waika Indians of Brazil, in several ceremonies or occasionally during the year when they feel that its use is needed. In these ceremonies, all adult males may partake of the snuff (15). Usually enormous doses of the snuff are blown into the nostrils. The intoxication is rapid in its inception but is of short duration if additional doses are not administered (15, 24).

Analysis of the snuff prepared by the Waika Indians indicated that the powder had an 11% content of tryptamines, 8% of which were in the form of 5-methoxy-N, N-dimethyl-tryptamine. The intoxication induced by the snuff is the result of this high tryptamine content (15). A problem arose with the pellets that the Witotos and Boras ingest: tryptamines are not active when taken orally, unless they are in the presence of a monoamineoxidase inhibitor (10). Further chemical studies of the exudate from *Virola* bark indicated that small amounts of two new beta-carboline alkaloids are present (6)—and the beta-carbolines are monoamineoxidase inhibitors (7,9).

The very primitive nomadic Makú Indians who live on the Rio Piraparaná in Colombia do not prepare the *Virola* exudate in either a snuff or pellets: they ingest the exudate directly from the bark with no preparation (23). There is the suggestion that Venezuelan Indians smoke a species of *Virola* as an intoxicant (13).

Several other species of *Virola* and other myristicaceous genera have been shown to possess tryptamines, but they are apparently not employed in making hallucinogenic preparations (14).

There are other uses of the bark exudate of certain species of *Virola*. The Waikas paint their darts with the resin-like liquid and dry it in the heat of a fire to make poisonous darts.

There is no idea as to what constituent in *Virola* can act as a curare, but it is one of the Waikas' favourite arrow-poisons (15).

Another important use of the liquid from *Virola* is as a fungicide. Skin infections of fungal origin are very common in the wet tropics of the

Amazon. The Waikas paint the infected area each morning with the reddish liquid from fresh bark for ten or fifteen days. The rashes or infection disappear—whether due to a cure or to suppression is not yet known. It has been suggested that perhaps the effect is due to the content of neolignans (8).

LEGUMINOSAE

Anadenanthera peregrina (L.) Spegazzini in Physis 9 (1923) 313.

Piptadenia peregrina (L.) Benthham in Hooker, Journ. Bot. 4 (1842) 340.

In the northwestern Amazon of Brazil and the Orinoco basin of Colombia and Venezuela, an hallucinogenic snuff is prepared from the seeds of *Anadenanthera peregrina*, locally known as *yopo* (19,24). The plant formerly was called *Piptadenia peregrina*, a binomial commonly encountered in the literature (20). The snuff was formerly employed in the West Indies where it was called *cojoba* (21).

The main active principles in *yopo* snuff are tryptamines and β -carbolines: 5-hydroxydimethyl tryptamine, N, N-dimethyltryptamine, N, N-dimethyltryptamine-N-oxide and 5-hydroxydimethyltryptamine-N-oxide and very small concentrations of 2-methyl-6-methoxy-1,2,3,4-tetrahydro- β -carboline and 1,2-dimethyl-6-methoxy-1,2,3,4 tetrahydro- β -carboline, in addition to smaller amounts of two other β -carbolines (18, 23).

In 1977, it was possible, through the kindness of the authorities of the Royal Botanic Gardens at Kew, to procure for analysis seeds of this legume collected in the upper Orinoco in 1854 by Richard Spruce. Of the several alkaloids found in freshly collected material, only one remained in the 120-year old Spruce specimens: bufotenine or 5-hydroxy-N, N-dimethyltryptamine (22).

ERYTHROXYLACEAE

*Erythroxylon*** *Coca* Lamarck, Encycl. 2 (1786) 393.

Erythroxylon Coca Lamarck var. *Ipadu* Plowman in Bot. Mus. Leaflet, Harvard Univ. 27 (1979) 49.

** It has been shown that, according to the International Code of Botanical Nomenclature, the correct generic name is now *Erythroxylum* (Plowman: in Taxon 25 (1976) 141-144). I prefer, however, to use the etymologically more correct and more widely known orthography—*Erythroxylon*.

Erythroxylon novogranatense Hieronymus in Engler, Bot. Jahrb. 20, Beibl. 29 (1895) 35.

Erythroxylon novogranatense Hieronymus var. *truxillense* (Rusby) Plowman in Bot. Mus. Leaflet, Harvard Univ. 27 (1979) 56.

The custom of chewing coca leaves or powdered coca together with an alkaline admixture goes back millennia in the Andes and probably somewhat less in the western Amazon. Millions of Indians engage daily in this habit (27, 30). It has been much maligned in the media and in governmental and international agencies that strive to equate it with the obviously dangerous use of cocaine—a pure chemical substance derived from the leaves of the several species of *Erythroxylon*. The social and economic backwardness of the Andean Indian has too frequently been blamed on the coca-chewing habit, but numerous unbiased investigations attribute the condition of the Andean Indian coca-users to the socio-economic exploitation under which he lives: it deprives him of time, for one result, for cultivating his own garden, hence food is scarce. It is not the coca that leads to malnutrition and nutritional scarcity; coca-chewing natives who are not obliged to work long hours have adequate diets (25).

In this connection, it has been shown that coca actually provides highland Indians with dietary needs that are often lacking in their normal food intake. This study (25) indicated that coca leaves collected in Bolivia, when compared to an average of 50 other Latin American plant foods, are higher in calories, protein, carbohydrates, fibre, ash, calcium, phosphorus, iron, vitamins A and riboflavin and other constituents. Coca leaves were lower than the average in oils, moisture, niacin, and ascorbic acid. This study was comparable with an average of earlier coca analyses from Bolivia and Peru. These studies suggest strongly that the often repeated statements that coca lacks nutritional value must be re-evaluated (25, 26, 27).

Coca leaves contain a number of alkaloids—cocaine and some 12 others—which might make coca leaves undesirable as a source of nutrients (25).

In the highlands, where these analyses were made, the leaves are not swallowed but are spat out, once the chewer feels that the quid has been exhausted (25). In the Amazon, however, the leaves are pulverized and taken into the mouth in the form of a powder which is allowed slowly to pass down the esophagus into the stomach; this means that the Amazonian Indian, unlike the highland people, is getting the full complement of the nutritional constituents in the coca leaves (28, 29, 31).

MALPIGHIACEAE

Diplopterys Cabrerana (Cuatr.) Gates in Brittonia 31 (1979) 109.

Banisteriopsis Rusbyana (Ndz.) Morton in Journ. Wash. Acad. Sci. 21 (1931) 487.

This liana, formerly known as *Banisteriopsis Rusbyana* (34), is a very commonly utilized additive to the brew made as an intoxicant from the bark of the malpighiaceae *Banisteriopsis Caapi* (35). The leaves are added to the brew to increase and lengthen the narcotic effects of the basic drink. This species of *Diplopterys* is used in the westernmost Amazon, where it is known as *chagropanga* or simply as *yajé*; the latter name is applied also to *B. Caapi* and to the drink prepared from it (34, 35).

The discovery in this malpighiaceae species of N, N-dimethyl-tryptamine is the first indication of the presence of tryptamines in the family Malpighiaceae (32, 33).

Banisteriopsis Caapi (Spr. ex Griseb.) Morton in Journ. Wash. Acad. Sci. 21 (1931) 485.

The British plant explorer of the Amazon and Andes in 1851 botanically identified the source of *caapi*, an hallucinogen widely used in the western Amazon. In the upper Río Negro region of Brazil he was able to collect flowering material of a malpighiaceae vine which he recognized as a new species and which he described as *Banisteria Caapi* (38); the correct name is now *Banisteriopsis Caapi*.

Spruce was far ahead of his time: he gathered stem material for chemical examination and sent it downstream to the Brazilian town of Manaus. The box in which the material was packed to be sent to the Royal Botanic Gardens in Kew, England, was lost on the long journey when the man who was transporting it was seized by the police en route for debt. The box was later discovered and taken to Manaus and shipped to Kew. The box and much of its contents had, however, suffered from the dampness and rain during the many months of neglect. Spruce wrote: "I obtained a good many pieces of stem, dried them carefully and packed them in a large box... The man who took that box and four others... was seized for debt... and his boat and all its contents confiscated. My boxes were thrown aside in a hut with only the damp earth for floor and remained there many months, when my friend Senhor Henrique Antonik of Manaus... succeeding in redeeming them and getting them sent to the port of Pará. When Mr. Bentham came to open them in England, he found the contents somewhat injured by damp and mould... The bundle of *caapi* would presumably have quite lost its virtue from the same cause, and I do not know that it was ever analyzed chemically; but some portion of it should be in the Kew Museum at this day" (38).

In 1968, the authorities at Kew kindly located this material and sent five pieces of stem for analysis. It is remarkable that an analysis made 115

years later could indicate the chemical content of specimens that had fared so poorly in transit. Gas chromatography-mass spectrometry showed that there was a 0.4% yield of alkaloids. When newly collected material was analyzed and compared with it, a yield of 0.5% was found. While *Banisteriopsis Caapi* bark normally contains harmine, harmaline and tetrahydroharmine, the original Spruce specimens had only harmine. There is no way of telling whether the Spruce material originally had only harmine; more probably, the harmaline and tetrahydroharmine had, over the more than a century that had elapsed, been transformed into the more stable aromatic β -carboline harmine (37).

SAPINDACEAE

Paullinia Yoco R. E. Schultes et Killip in Bot. Mus. Leaflet, Harvard Univ. 10 (1942) 302.

A wild liana of the westernmost Amazon, it is, amongst the Indians of Colombia and Ecuador, the most important non-alimentary plant in the economy. It is known to the tribes of the region—regardless of their linguistic differences— as *yoco* (45).

The natives of the Colombian Putumayo—Kofans, Inganos, Sionas, etc.— recognize different “strains” of the liana and have distinguishing names for them. It has been impossible, however, taxonomically to distinguish these “strains” as different species or even as different botanical varieties. They may, in some cases, represent various chemovars, but we cannot explain how an Indian can ocularly distinguish, sometimes at a considerable distance, these variants if they are only chemically distinct (45).

Every Indian house keeps a large supply of *yoco* stems, and few Indians ever make a long trip through the forest or by canoe without carrying two or three pieces. Because of the great demand for *yoco*, wild plants of *Paullinia Yoco* are becoming scarce and hard to find near Indian settlements. The natives, when a supply of *yoco* lianas becomes scarce near their home-sites, merely move on to a new location (45).

In preparing the drink from *yoco*, the epidermis, cortex and phloem are rasped. The scraps of material are squeezed to express the sap into cold water. *Yoco* is never prepared with hot water. The resulting drink is either a cloudy milk-white or a light chocolate-brown in colour. These two kinds—recognized as *yoco blanco* and *yoco colorado*, are used without discrimination (45).

It is the general custom of the Indians of the Putumayo to eat nothing until noontime. Instead, *yoco* is taken each morning between five and six o'clock. It is sufficient to allay hunger sensations for at least three or four hours and to supply

muscular stimulation. In addition to its use as a stimulant, *yoco* is employed in larger doses as an anti-malarial febrifuge and as a medicine in the treatment of a bilious disease which is frequent in the region (45).

High concentrations of caffeine have been found in the bark of *yoco* but the chemists who first analyzed the material did not deposit voucher specimens in herbaria (39, 40). The exact identification of *Paullinia Yoco* as the source of *yoco* was not made until 1942 on material collected in Puerto Asís in the Comisaría del Putumayo, Colombia (Schultes 4028; July 6, 1942); the type specimens are deposited in the Gray Herbarium and duplicated types are available in the Economic Herbarium of Oakes Ames (both at Harvard University) and in the Herbario Nacional de Colombia in Bogotá (45).

In 1926, Rouhier and Perrot reported that *yoco* had caffeine, but they could not identify the botanical material beyond stating that it was “*yocco*, nouvelle drogue simple a caffeine”. According to these two investigators, *yoco* bark contains 6.1% ash, 12.3% water and 2.73% caffeine (41, 42, 43).

Caffeine is found in sufficient concentration for human consumption in only a few plants: coffee (*Coffea* spp. of the Rubiaceae); tea (*Camellia sinensis* of the Theaceae); kola nuts (*Cola nitida* of the Sterculiaceae); cacao (*Theobroma Cacao*); maté (*Ilex paraguariensis* of the Aquifoliaceae); yaupon (*Ilex vomitoria*); guayusa (*Ilex Guayusa*) and guaraná (*Paullinia Cupana* of the Sapindaceae). In all of these species, the highest caffeine concentration is found in the leaves, fruits or seeds. Consequently, these are the economically important parts of the plant, *Paullinia Yoco* is apparently the only plant of which the bark is utilized for its high caffeine content.

BOMBACACEAE

Matisia cordata Humboldt et Bonpland, Pl. Aequin. 1 (1808) 9. t. 2.

This widely esteemed tree, source of an edible fruit in South America, is known as sapote. A Dragendorff spot-test for alkaloids indicates that the leaves are positive (47).

The Bombacaceae have not been known as an alkaloid-rich family. In fact, we believe that this is the first indication that an alkaloid occurs in the Bombacaceae. The spot-test was made on fresh material in the Colombian town of Leticia on the Amazon River.

There has long been disagreement amongst taxonomists concerning the separation—if indeed there is separation—between *Matisia* and *Quarari-*

bea. It may well be that any division between these two generic concepts rests only on chemical differences.

Quararibea funebris (LaLlave) Vischer in Bull. Soc. Bot. Geneve, ser. 2, 11 (1919) 205, t.p. 205.

In this connection, it is significant to point out a recent study of the Mexican *Quararibea funebris*, known locally in Oaxaca as *flor del cacao*, known locally in Oaxaca as *flor del cacao*, since the very aromatic-pungent dried flowers are sold in the local herb market to flavour chocolate drinks (49, 50). A recent phytochemical study of this bombacaceous plant disclosed two related aminolactones: 3-amino-4, 5-dimethyl 2 (5H) —furanone and its saturated analogue in the flowers— the first time that these compounds had been found in the Plant Kingdom (48). Recent reports of anticonvulsant activity and potential clinical usefulness of a group of alkyl substituted butyrolactones structurally related to them make this discovery rather significant and suggest strongly that the Bombacaceae be looked into from a phytochemical viewpoint. Furthermore a novel amino acid (2S, 3S, 4R-4-hydroxyisoleucine) has been isolated from *Quararibea funebris*; it is a diastereomer new to nature. A number of non nitrogenous compounds were likewise isolated from *Q. funebris* (46).

THYMELAEACEAE

Schoenobiblos peruvianus Standley in Field Mus. Publ. Bot. 11 (1936) 169.

One of the most useful plants employed as the source of an arrow poison amongst the Kofán Indians of Colombia and Ecuador is *Schoenobiblos peruvianus*. It is not known to be employed for this purpose by other Indians of the northwest Amazon (53).

The roots and fruits are employed in preparing the arrow poison. The fruits are also used by the Kofáns as a fish poison (52, 54, 56).

The Tikuna Indians of the Río Loretoyacu in the Colombian Amazon powder the dried leaves and prepare a poultice to help the healing process in cases of persistent and infected cuts and wounds (55).

Nothing is known of the chemistry of *Schoenobiblos*. A number of thymelaeaceous species are poisonous to man. The family is rich in coumarine derivatives (51).

SOLANACEAE

Iochroma fuchsioides (HBK). Miers in Hooker, Lond. Journ. Bot. 7 (1848) 346.

For a number of years, vague reports have suggested that several species of the solanaceous shrub *Iochroma fuchsioides* may occasionally be taken for hallucinatory purposes by Andean Indians. It is now known that the Kamsá and Ingano Indians of the Valley of Sibundoy in southern Colombia employ the plant in magico-religious curative rituals. In this 6700-foot valley, the shrub is known as *borrachero* ("intoxicant"), but it has also several other vernacular names: *árbol de campanilla*, *guatillo*, *nacadero*, *paguando*; in the Kamsá language, it is known as *totubjansush* (58).

The medicine-men assiduously cultivate *Iochroma fuchsioides* in their herb gardens, but it occurs also as a kind of abundant weed along local roadsides.

The shrub —often the root— is the source of a highly valued medicine for treating colic, stomach ache, difficulties with digestion or bowel dysfunction; it is reputedly a potent purgative. The root is rasped and eaten raw with salt when internal injury is suspected following a blow. A tea is said to aid in cases of difficulty in childbirth. When it is used as an hallucinogen by shamans, a handful of fresh bark rasped from the stem and an equal amount of fresh leaves are boiled in water to make a tea which is drunk with no admixtures. From one to three cupfuls of a strong decoction over a three-hour period is said to be a usual dose for hallucinogenic use (58).

This brew was employed much more frequently in "the old days", according to medicine-men. They now prefer to carry out divination, prophecy or curing with one of the many strains of *Brugmansia* cultivated in the area. But *Iochroma* is still occasionally used for "extremely difficult cases of divination". When malaise from this drink is experienced, the medicine-men often take a sudorific tea prepared from the chloranthaceous *Hedyosmum translucidum* Cuatr., a shrub common in the high moors near Sibundoy (58).

The chemistry of *Iochroma fuchsioides* has not been known. Present preliminary studies, however, indicate that it is alkaloidal and that it has withanolides with a steroid skeleton (58). Compounds of this type are known from the allied genera *Acnistus* and *Withania* (57).

Brunfelsia Chiricaspí Plowman in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 23 (1973) 255, t. 17.

Brunfelsia grandiflora D. Don in N. Edin. Phil. Journ. (1829) 86.

Brunfelsia grandiflora D. Don subsp. *Schultesii* Plowman in Bot.

Mus. Leafl., Harvard Univ. 23 (1973) 259, t. 18.

The genus *Brunfelsia* has long given native peoples in South America medicinal and toxic plants. A least five species are known to be used as medicines. These properties have been discovered independently over a wide area. In the northwest Amazon of Colombia, Ecuador and Peru, two species and one subspecies are valued as medicines and narcotics (59).

Numerous tribes in the Colombian and Ecuadorean Amazon know this species. There are many vernacular names for it, the commonest perhaps is *chiricaspi* ("cold medicine"), in reference to the sensation of cold or chills produced by ingestion of teas or other preparations of the root or bark. This species, however, has other uses: as a narcotic or hallucinogen adn, in high doses, as a poison (60).

Brunfelsia grandiflora, frequently cultivated, is known to be a cattle poison. As an hallucinogen, it has strong narcotic properties; it is sometimes taken alone, but more frequently it is used as an additive to the hallucinogenic drink prepared from *Banisteriopsis Caapi*. Medicinally, it is valued in treating rheumatism and arthritis, back pains and to reduce high fevers. The leaves are reported to be used in treating bronchitis (60).

The "strongest" species of the northwest Amazon is *Brunfelsia Chiricaspi*, a species not cultivated but found wild in the forests. Amongst the Kofán Indians of Colombia and Ecuador, few Indians now use this species because it is considered dangerous. The effects, as described by a field botanist, included "swollen lips and heavy tongue, crazy in the head, cold sweat, stomachache, nausea and weak vomiting, urtication, inability to walk or move and vertigo; in addition: "...the world was spinning around me like a great blue wheel. I felt I was going to die" (60).

It is often added to the hallucinogenic brew known locally as *ayahuasca* and prepared from *Banisteriopsis Caapi*. A field observer of this use of *Brunfelsia Chiricaspi* suggests that the tingling sensations produced by ingestion of this plant may potentiate its use with an hallucinogen, since it might produce striking tactile hallucinations which, in small doses as an additive, could create greater physical awareness during the *ayahuasca* ceremony (60).

Brunfelsia grandiflora subsp. *Schultesii*, a wide-ranging and polymorphic plant, grows as an understory shrub in primary and secondary forests over a wide area in western South America. It is likewise cultivated for medicinal use and as an additive to

ayahuasca. A variety of common names attest to its wide range and to the esteem in which it is held in primitive societies (60).

Little is yet known of the chemical constituents of these three *Brunfelsias*. That they contain potent compounds there can be no doubt from experimentation by field botanists, but as yet no alkaloids or other secondary organic compounds capable of all of the many effects have been isolated. A recent study has discovered from *B. grandiflora* var. *Schultesii* a novel convulsant called brunfelsamidine (pyrrole-3-carboxamide), but it is not certain that this compound can be physiologically active (58).

RUBIACEAE

Psychotria viridis Ruiz et Pavón, Fl. Peruv. 2 (1799) 61, t. 210, fig. b.

Occasionally, the leaves of *Psychotria viridis*, a shrub or small tree that is widespread in tropical America, are added to the hallucinogenic drink basically prepared from the malpighiaceus *Banisteriopsis Caapi* and variously known as *ayahuasca*, *caapi*, *natema*, *pinde* or *yajé*. This drink is used in ceremonies and witchcraft in the western part of the Amazon (34, 62, 64, 65).

A large number of plant additives are frequently used with the basic malpighiaceus drink, some of them highly psychoactive (61, 62, 65), although the basic preparation made of *Banisteriopsis* is itself very hallucinogenic. One of the commonly used additives in the Amazon of Colombia and Ecuador is the leaf of this rubiaceus shrub which greatly enhances the strength and duration of the narcotic effects of the drink (62). Other species of *Psychotria*, especially *P. cartharginensis*, may also be used (66).

The chemical composition of the *Psychotria* leaves explain why this plant is utilized as an additive and not as a sole base of the drink. They contain N, N-dimethyltryptamine (23), which is inactive when ingested without a monoamine oxidase inhibitor (9). When the leaves are mixed with the *Banisteriopsis* drink containing β -carboline alkaloids which are monoamine oxidase inhibitors, the tryptamine can be effective in an orally administered form (9).

The discovery of N, N-dimethyltryptamine in *Psychotria* is the first indication of the presence of tryptamines in the Rubiaceae or Coffee Family (63, 67).

BIBLIOGRAFIA

- 1 HEGNAUER, R. *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Birkhäuser Verlag, Basle. 3 (1964) 118.
- 2 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XVI. Miscellaneous notes on biodynamic plants of South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 25 (1977) 109-130.
- 3 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XXIII. Ethnopharmacological notes from northern South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 26 (1978) 225-236.
- 4 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XXVI. Ethnopharmacological notes on the flora of northwestern South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 28 (1980) 1-45.
- 5 SPIX, J. B. and K. F. D. von MARTIUS. *Reise in Brasilien*. (Comm. Friedrich Fleischer) Munich 3 (1831) (1831) 1237 -(Transl. Ed.) Travels in Brazil. Longman, Hurst, Rees, Orme, Brown and Green, London (1824).
- 6 AGURELL, S., B. HOLMSTEDT, J. E. LINDGREN and R. E. SCHULTES. "Identification of two new β -carboline alkaloids in South American hallucinogenic plants" in Bio. Pharmacol. 17 (1968) 2487-2488.
- 7 AGURELL, S., B. HOLMSTEDT, J. E. LINDGREN and R. E. SCHULTES. "Alkaloids in certain species of *Virola* and other South American plants of ethnopharmacologic interest" in Acta Chem. Scand. 23 (1969) 903-916.
- 8 GOTTLIEB, O. R. "Chemical studies on medicinal Myristicaceae from Amazonia" in Journ. Ethnopharmacol. 1 (1979) 309-323.
- 9 HOLMSTEDT, B., J. E. LINDGREN, T. PLOWMAN, L. RIVIER, R. E. SCHULTES and O. TOVAR. "Indole alkaloids in Amazonian Myristicaceae: Field and Laboratory Research" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 28 (1980) 216-234.
- 10 MCKENNA, D. J., G. H. N. TOWERS and F. S. ABBOTT "Monoamine oxidase inhibitors in South American hallucinogenic plants. Part. 2. Constituents of orally active myristicaceous hallucinogens" in Journ. Ethnopharmacol. 12 (1984) 179-211.
- 11 SCHULTES, R. E. "A new narcotic snuff from the northwest Amazon" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 16 (1954) 241-260.
- 12 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes V. *Virola* as an orally administered hallucinogen" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 22 (1969) 229-240.
- 13 SCHULTES, R. E. "Evolution of the identification of the myristicaceous hallucinogens of South America" in Journ. Ethnopharmacol. 1 (1979) 211-239.
- 14 SCHULTES, R. E. and M. R. Farnsworth. "Ethnomedical, botanical and phytochemical aspects of natural hallucinogens" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 28 (1980) 123-214.
- 15 SCHULTES, R. E. and B. HOLMSTEDT. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes II. The vegetal ingredients of the myristicaceous snuffs of the northwest Amazon" in Rhodora 70 (1968) 113-160.
- 16 SCHULTES, R. E. and T. SWAIN. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XIII. Further notes on *Virola* as an orally administered hallucinogen" in Journ. Psychedelic Drugs 8 (1976) 317-324.
- 17 SCHULTES, R. E., T. SWAIN and T. C. PLOWMAN. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XVII. *Virola* as an oral hallucinogen among the Boras of Peru" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 25 (1977) 259-272.
- 18 AGURELL, S., B. HOLMSTEDT and J. E. LINDGREN "Alkaloids in certain species of *Virola* and other South American plants of ethnopharmacologic interest" in Acta Chem. Scand. 23 (1969) 903-916.
- 19 ALTSCHUL, S. VON R. *The genus Anadenanthera in Amerindian Cultures*, Botanical Museum of Harvard University, Cambridge, Mass. (1972).
- 20 ALTSCHUL, S. VON R. "A taxonomic study of the genus *Anadenanthera*" in Contrib. Gray Herb. 193 (1964) 3-65.
- 21 SAFFORD, W. E. "Identity of cohoba, the narcotic snuff of ancient Haiti" in Journ. Wash. Acad. Sci. 6 (1916) 548-562.
- 22 SCHULTES, R. E., B. HOLMSTEDT, J. E. LINDGREN and L. RIVIER. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XVIII. Phytochemical examination of Spruce's ethnobotanical collection of *Anadenanthera peregrina*". Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 25 (1977) 273-287.
- 23 SCHULTES, R. E. and A. HOFMANN. "The Botany and Chemistry of Hallucinogens. Charles C. Thomas, Springfield, III. Ed. 2 (1980) 175-181.
- 24 SPRUCE, R. "On some remarkable narcotics of the Amazon Valley and Orinoco" in Ocean Highways: Geogr. Rev. (London). New ser., no. 55, 1 (Aug. 1873) 184-193.
- 25 DUKE, J. A., D. AULIK and T. PLOWMAN. "Nutritional value of coca" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 24 (1975) 113-119.
- 26 DEL GRANADO, J. T. *Plantas Bolivianas*. Arno Hermanas (1931).
- 27 MACHADO, E. "El género *Erythroxylon* en el Perú" in Raymondiana 5 (1972) 5-101.
- 28 PLOWMAN, T. "The identity of Amazonian and Trujillo coca" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 27 (1979) 45-68.
- 29 PLOWMAN, T. "Amazonian coca" in Journ. Ethnopharm. 3 (1981) 195-225.
- 30 PLOWMAN, T. "The ethnobotany of coca (*Erythroxylum* spp.) Erythroxylaceae" in G. T. Prance and J. A. Kallunki, *Ethnobotany in the Neotropics. Advances in Economic Botany* 1 (1984) 62-111.
- 31 SCHULTES, R. E. "Coca in the northwest Amazon" in Journ. Ethnopharm. 3 (1981) 173-194.
- 32 ARGURELL, S., J. -E. HOLMSTEDT, J. -E. LINDGREN "Alkaloid content of *Banisteriopsis Rusbyana* (Ndz.) Morton" in Am. Pharm. 150 (1968) 1-4.
- 33 DER MARDEROSIAN, H. H., H. V. PINKLEY and M. F. DOBBINS. "Native use and occurrence of N, N-dimethyltryptamine in the leaves of *Banisteriopsis Rusbyana*" in Journ. Pharm. 140 (1968) 137-147.
- 34 SCHULTES, R. E. "The identity of the malpighiaceae narcotics of South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 18 (1957) 1-56.
- 35 SCHULTES, R. E. and A. HOFMANN. *Plants of the Gods—Origins of Hallucinogenic Use*. McGraw Hill Book Co., New York (1979) 66-67, 120-122.
- 36 SCHULTES, R. E. "The identity of the malpighiaceae narcotics of South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 18 (1957) 1-56.

- 37 SCHULTES, R.E., B. HOLMSTEDT and J. -E. LINDGREN. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes III. Phytochemical examination of Spruce's original collection of *Banisteriopsis Caapi*" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 22 (1969) 121-132.
- 38 SPRUCE, R. [Ed. A. R. Wallace] *Notes of a Botanist on the Amazon and Andes*. Macmillan and Co., Ltd., London 2 (1908) 414-430.
- 39 MICHELS and DENIS in Journ. Pharm. Belg. 8 (1927) 795.
- 40 MICHELS and DENIS in Chem. Zentralbl. 1 (1927) 138.
- 41 ROUHIER, A. and E. PERROT in Bull. Sci. Pharm. 33 (1926) 537-539.
- 42 ROUHIER, A. and E. PERROT in Trav. Nat. Med. 17, pt. 6 (1926).
- 43 ROUHIER, A. and E. PERROT in Comptes Rend. 182 (1926) 1494.
- 44 ROUHIER, A. and E. PERROT in Chem. Zentralbl. 1 (1927) 138.
- 45 SCHULTES, R. E. "Plantae Colombianae II. *Yoco*, a stimulant of southern Colombia" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 10 (1942) 301-324.
- 46 KLUNK, W. E. in Science 217 (1982) 10-40-1042.
- 47 RAFFAUF, R. F. Personal communication (1968).
- 48 RAFFAUF, R. F. and J. M. ZENNIE "The phytochemistry of *Quararibea funebris*" in Bot. Mus. Leaflets, Harvard Univ. 29 (1983) 151-158.
- 49 ROSENGARTEN, F. "An unusual spice from Oaxaca: the flowers of *Quararibea funebris*" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 25 (1977) 183-202.
- 50 SCHULTES, R. E. "The genus *Quararibea* in Mexico and the use of its flowers as a spice for chocolate" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 17 (1957) 247-264.
- 51 HEGNAUER, R. *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Birkhäuser Verlag, Basel 6 (1973) 508-517.
- 52 PINKLEY, H. V. *Etnoecology of the Kofán Indians*. Unpub. Ph.D. thesis, Harvard Univ. Cambridge, Mass. (1973).
- 53 SCHULTES, R. E. "Plantae Austro-Americanae. De plantis principaliter Colombiae observationes" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 13 (1949) 261-292.
- 54 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes IV.", in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 22 (1969) 133-164.
- 55 SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XXIII. Notes on biodynamic plants of aboriginal use in the northwest Amazonia" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 26 (1978) 177-197.
56. SCHULTES, R. E. "De plantis toxicariis e Mundo Novo tropicale commentationes XXVI. Ethnopharmacological notes on the flora of northern South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 28 (1980) 1-45.
- 57 RAFFAUF, R. F. Personal communication (1986).
- 58 LLOYD, A. H., H. M. FALES, M. E. GOLDMAN, D. M. JERINA, T. PLOWMAN & R. E. SCHULTES. "Brunfelsamidine, a novel convulsant from the medicinal plant *Brunfelsia grandiflora*" in Tetrahedron Letters 26 (1985) 2673-2634.
- 59 PLOWMAN, T. "Four new Brunfelsias from northern South America" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 23 (1973) 245-272.
- 60 PLOWMAN, T. "*Brunfelsia* In ethnomedicine" in Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 25 (1977) 289-320.
- 61 DER MARDEROSIAN, A. H., K. M. KENSINGER, J. -M. Chao and F. J. Goldstein, "The use of hallucinatory principles of the psychoactive beverage of the Cashinaua" in Drug Dependence, no. 5 (1970) 7-14.
- 62 FRIEDBERG, D. "Des *Banisteriopsis* utilisés comme drogue en America du Sud" in Journ. Agr. Trop. Bot. Appl. 12 (1965) 403-407, 550-594, 729-780.
- 63 PINKLEY, H. V. "Plant admixtures to *ayahuasca*, the South America hallucinogenic drink" in Lloydia 32 (1969) 305-314.
- 64 PRANCE, G. T. "Notes on the use of plant hallucinogens in Amazonian Brazil" in Econ. Bot. 24 (1970) 62-68.
- 65 PRANCE, G. T. and A. E. Prance. "Hallucinations in Amazonia" in Gard. Journ. 20 (1970) 102-105.
- 66 RIVIER, L. and J. -E. LINDGREN. "*Ayahuasca*, the South American hallucinogenic drink—an ethnobotanical and chemical investigation" in Econ. Bot. 26 (1972) 101-129.
- 67 SCHULTES, R. E. "The botanical and chemical distribution of hallucinogens" in Ann. Rev. Pl. Physiol. 21 (1970) 571-698.

POPULATIONS GENETICS IN THE AMERICAN TROPICS XXVII. EXTINCTION AND RECOLONIZATION OF DEMES Vs. GENETIC VARIABILITY IN *DROSOPHILA PSEUDOOBSCURA* FROM COLOMBIA

Por J. Rodríguez and H. F. Hoenigsberg

Instituto de Genética, Universidad de los Andes,
Bogotá, D.E., Colombia.

ABSTRACT

Drosophila pseudoobscura from the cundiboyacense Altiplano presents a populational structure consisting in small demes subjected to extinction, recolonization and migration. Whether or not population dynamics can be explained under a neutral frame is a matter of discussion in this paper. A mathematical model predicting the expected effective number of alleles under the neutral hypothesis is reviewed. The model does not present any variance calculations, and requires stochastic independence between the intrademe gene identity and the inverse of the effective population size.

INTRODUCTION

How to conserve genetic variability in various populational structures is one of the challenging problems of population genetics today. The Neutral Theory proposed by Kimura (Crow and Kimura, 1970) in its first version attempted to explain genetic variability by considering the effects of mutation and genetic drift, assuming that new mutations are always different from preexisting ones (Kimura and Crow's infinite allele model, 1964). The state variable considered to measure genetic variability is the effective number of alleles. This expected effective number of alleles for a large panmictic population is greater than for the same population subdivided in small demes, because drift is greater in small populations. Consequently, in addition to mutation and drift it became cogent to incorporate into the Neutral Theory effects of demification, extinction, recolo-

nization, migration and bottlenecks (see, Ohta and Kimura, 1973; Maruyama and Kimura, 1980).

Bottleneck's effect on genetic variability are well characterized for a panmictic population: actually when a population goes through a small bottleneck genetic variability declines rapidly, but as it becomes large, variability increases again thanks to new mutations (Wright, 1931; Mayr, 1954; Nei, Maruyama and Chakraborty, 1975). In this paper the authors have considered the role played by a demified populational structure subjected to extinction, recolonization and migration. Such a populational structure is similar to the populational structure of *Drosophila pseudoobscura* from the altiplano cundiboyacense; however our demes are small and therefore the expected effective number of alleles would have to have large variances which we have not calculated here.

AVERAGE HETEROZYGOSITY AND THE ISLAND MODEL

Following Maruyama and Kimura (1980) let us consider a large panmictic sexual diploid species with non-overlapping generations so that p_t be the probability that two randomly chosen homologous alleles of a locus at time t are identical by descent. Assuming the infinite allele model, let v be the mutation rate per diploid individual per generation and let N_t be the effective population size at time t . Migration is not considered until the second part. The probability of no mutation for one allele during the Δt is $(1 - v \Delta t)$ and for any pair of homologous alleles is,

$$(1-v \Delta t)^2 = 1-2v \Delta t + v^2 (\Delta t)^2 \approx 1-2v \Delta t,$$

because $v^2 (\Delta t)^2 \ll \Delta t$ as $\Delta t \rightarrow 0$.

Therefore, the probability of simultaneously sampling two alleles identical by descent is:

$$P_{t+\Delta t} = (1-2v \Delta t) \left\{ \left(1 - \frac{\Delta t}{2N_t} \right) P_t + \frac{\Delta t}{2N_t} \right\} \dots \dots (1)$$

observe that we directly apply the Kimura and Crow's infinite allele model, because it is stated in (1) that mutation prohibits allelic identity.

From equation (1), taking $\Delta t \rightarrow 0$ - continuous time model, we get:

$$\frac{dp_t}{dt} = - \left(2v + \frac{1}{2N_t} \right) P_t + \frac{1}{2N_t} \dots \dots (2)$$

which is equation (6) in Maruyama and Kimura (1980). Equation (2) leads to equilibrium, which can be understood in two ways: one of which describes a closed system, without external "noise", and is defined by $\frac{dP}{dt} = 0$; the other one, in which external conditions randomly disturbs the equilibrium is described by

$$E \left(\frac{dP_t}{dt} \right) = 0,$$

where E is the operator "Expectation", i.e., external "noise" leads the system to deviations around the mean value \bar{P} ; the expected value of this small perturbation is zero.

Departing from Maruyama and Kimura (i.e., 1980) who do not explicitly work with a closed isolated system, we develop a steady state in which both sides of the equation contribute to the equilibrium,

$$\frac{dP_t}{dt} = 0 = - \left(2v + \frac{1}{2N} \right) P + \frac{1}{2N},$$

where P is the steady-state value of

P_t , then

$$P = \frac{1}{1 + 4vN} \dots \dots \dots (3)$$

With $v = 0$ equation (3) gives $P = 1$; moreover, equation (2) turns to

$$\frac{dP_t}{dt} = - \frac{P_t}{2N_t} + \frac{1}{2N_t}, \text{ since } P_t \leq 1, \text{ this gives}$$

$$\frac{dP_t}{dt} \geq 0, \text{ with } v = 0, \dots \dots \dots (4)$$

Inequality (4) and equation (3) tell us that if there is no mutation, P_t always increases to get its final

value 1; with no mutation, any panmictic population tends to be identical and of course all their members will descend from a single parent. If there is mutation and the system is in steady-state, it will be defined by equation (3).

Equation (2) alone doesn't guarantee the steady-state: the absence of forces and pressures from the outside are indispensable. However, it is likely that in any case the population will show an average probability \bar{P} , and fluctuations around this arithmetic mean. Consequently, if we take the expectation $E \left(\frac{dP_t}{dt} \right)$ over a great number of generations in (2) we will have:

$$E \left(\frac{dP_t}{dt} \right) = 0 = E \left\{ - \left(2v + \frac{1}{2N_t} \right) P_t + \frac{1}{2N_t} \right\}$$

$\frac{1}{2N_t}$ and P_t are dependent, but computer simulations show that by assuming independence the error is not misleading:

$$E \left\{ - \left(2v + \frac{1}{2N_t} \right) P_t + \frac{1}{2N_t} \right\} = -E \left(2v + \frac{1}{2N_t} \right) \times$$

$$E (P_t) + E \left(\frac{1}{2N_t} \right) = - \left(2v + \frac{1}{2\bar{N}} \right) \bar{P} + \frac{1}{2\bar{N}} = 0$$

Where \bar{P} is the arithmetic mean of P_t and \bar{N} is the harmonic mean of N_t

Hence:

$$\bar{P} = \frac{1}{1 + 4v\bar{N}} \dots \dots \dots (5)$$

which has the same form as (3).

For the island model the population must have n subpopulations which we refer to as demes. The state variables of this new system are:

- P_t : genic identity coefficient within a deme at time t;
- Q_t : genic identity coefficient between different demes at time t;
- \bar{H}_0 : equilibrium genic identity coefficient within the whole population;
- v : mutation rate per gene per generation;
- λ : extinction rate of each deme, with immediate recolonization from one of the other demes;
- N_t : effective population size of each deme at time t.

$P_{t+\Delta t}$ as a function of P_t and Q_t is just the same as in the panmictic case that we already solved. Because demes' indistinguishability, extinction and recolonization will not lead to any change in equation (1), because it is supposed that recolonization copies the parameters and present values of state variables of the colonizing deme.

The relationship between Q_t , P_t and $Q_{t+\Delta t}$ is expressed by

$$Q_{t+\Delta t} = (1-v\Delta t)^2 \left[\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right)Q_t + \frac{2\lambda\Delta t}{n-1} P_t + \sigma(\Delta t) \right] \dots \dots \dots (6)$$

In this equation each term has an appropriate interpretation: as before $(1-v\Delta t)^2$ is the probability of no mutation in any one of two genes under the infinite allele model.

The term $\frac{2\lambda\Delta t}{n-1} = \lambda \times \frac{1}{n-1}$ (stands for the probability of recolonization by one of the other $(n-1)$ demes) $\times 2$ (by symmetry) $\times \Delta t$ (the lineal effect of time). It follows that $\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right)$ means no

extinction and no recolonization while $\sigma(\Delta t)$ stands for a neglectable term representing the effect of probability of extinction of two demes during Δt on $Q_{t+\Delta t}$. If the system is allowed to get an equilibrium it must be described by constant values of P_t and Q_t , \bar{P} and \bar{Q} respectively. As before we will have $(1-v\Delta t)^2 = 1-2v\Delta t$, from which equation (6) emerges to describe the genic identity coefficient between demes at time $t+\Delta t$. Now, taking expectations; by ignoring the higher order terms of Δt , we have,

$$\bar{Q} \left(\frac{2\lambda}{n-1} + 2v \right) = \frac{2\lambda\bar{P}}{n-1} \text{ or}$$

$$\frac{\bar{Q}}{\bar{P}} = \frac{1}{1 + \frac{v(n-1)}{\lambda}} \dots \dots \dots (7)$$

which is equation (3) in Maruyama and Kimura (1980). Note that \bar{Q} , \bar{P} have 3 interpretations:

- (1) \bar{Q} and \bar{P} are steady-state equilibrium values; replacing in (6) $Q_{t+\Delta t}$ and Q_t by \bar{Q} and $P_{t+\Delta t}$ by \bar{P} . This possibility may appear inconsistent with the meaning of λ in the present model, i.e., extinction rate, however probabilistic equations govern not the development of a single population, but the development of large samples of populations, i.e., the steady-state equilibrium values \bar{Q} and \bar{P} are really mean equilibrium values over a large number of populations.

- (2) \bar{Q} and \bar{P} are arithmetic means over a large number of generations; taking expectations on equation (6) assuming that $E(Q_{t+\Delta t}) = E(Q_t)$, and time invariance of v and λ . This agrees with Maruyama-Kimura (1980).

- (3) \bar{Q} is the steady-state value of Q_t and \bar{P} is the arithmetic means of P over a large number of generations; i.e., when λ is very small the whole system may reach a steady-state equilibrium in spite of fluctuations in P_t . This is so, because when $\lambda \simeq 0$, then $\frac{2\lambda\Delta t}{n-1} \simeq 0$

and $\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right) \simeq 1$ in (6).

Substituting the value of \bar{P} according to (3) or (5) in (7), we have:

$$\bar{Q} = \frac{1}{1 + \frac{(n-1)v}{\lambda}} \cdot \bar{P} = \frac{1}{(1+4\bar{N}v) \left[1 + (n-1)\frac{v}{\lambda}\right]} \dots (8)$$

To calculate \bar{H}_O , the probability of getting two identical homologous alleles in random sampling from the whole population, we must note: (1) that they may be extracted from the same deme with probability $\frac{1}{n}$; and (2) from different demes with probability $\left(1 - \frac{1}{n}\right)$. In the first case genic identity is \bar{P} and in the second it is \bar{Q} . So:

$$\bar{H}_O = \left(1 - \frac{1}{n}\right)\bar{Q} + \frac{1}{n}\bar{P} \dots \dots \dots (9)$$

and picking up (8), and (3) or (5) we have:

$$\bar{H}_O = \left(1 - \frac{1}{n}\right) \frac{1}{(1+4\bar{N}v) (1+(n-1)v/\lambda)} + \frac{1}{n} \frac{1}{1+4\bar{N}v}$$

$$= \frac{1+(n-1/n)v/\lambda}{(1+4\bar{N}v) (1+(n-1)v/\lambda)}$$

\bar{H}_O is a measure of genic identity, therefore $1/\bar{H}_O$ is a measure of genic diversity. Crow and Kimura (1970) call it the effective number of alleles, and noted it by n_e .

So if we have n demes, each one with \bar{N} individuals

$$n_e = \frac{1}{\bar{H}_O} = \frac{(1+4\bar{N}v) (1+(n-1)v/\lambda)}{1+(n-1/n)v/\lambda} \dots \dots \dots (10)$$

If n is large and $v/\lambda \ll 1$ then we have

$$n_e \simeq (1+4\bar{N}v) (1+nv/\lambda) \dots \dots \dots (11)$$

we can find the corresponding N_e (N_{e2} in Table 1) by equating n_e to $1+4N_e v$:

$$1+4N_e v = (1+4\bar{N}v) (1+nv/\lambda) =$$

$$1+4\bar{N}v+nv/\lambda + 4n\bar{N}v^2/\lambda$$

$$N_e = \bar{N}+n/4\lambda+n\bar{N}v/\lambda$$

This N_e is the effective population size of a panmictic population which has the same variability (=the same n_e) as our demified population. If all the $n\bar{N}$ individuals are grouped in a panmictic population, we must apply equation (3) or (5) to get:

$$n_e = 1/P = 1+4n\bar{N}v \dots \dots \dots (12)$$

Where \bar{N} is the steady state value of N_t , else the harmonic mean of $N_e(t)$. To compare the situation in a panmictic population with a population grouped into isolated demes which are subject to extinction and replacement we tabulate (11) and (12) for some values, with n large and $v/\lambda \ll 1$ (see Table 1).

From our own work with *Drosophila pseudoobscura* from the altiplano cundiboyacense in Colombia (Dobzhansky and Hoenigsberg, 1974 unpublished work; Hoenigsberg, 1986, in press) we have selected as the most representative values of mutation, migration, extinction rates and mean harmonic size (\bar{N}) (Table 1).

From Table 1 we can infer that in general, if \bar{N} is relatively large and $v/\lambda \ll 1$ the effective number of alleles (n_e) for a panmictic population is about the same as for a population with about the same effective population size but grouped into isolated demes which are subject to extinction and recolo-

nization from the other demes. Effective size appears everywhere in population genetics formulae, this implies that parameters will be different depending on connectiveness of the population. Ignoring demification of a population leads to sampling artefacts.

EFFECTS OF MIGRATION

In the preceding analysis, we assumed that migration is allowed only for colonizational purposes. It is obviously desirable to extend that model to the presence of migration in spite of no extinction. In this case, every deme receives a fraction $m\Delta t$ of individuals from the entire population during a short time interval Δt . Using the same notations as before:

$$P_{t+\Delta t} = (1-v\Delta t)^2 \left\{ (1-2m\Delta t) \left[P_t + \left(\frac{1-P_t}{2N_t} \right) \Delta t \right] + 2m\Delta t Q_t \right\} + o(\Delta t);$$

$$P_{t+\Delta t} = (1-2v\Delta t-2m\Delta t)P_t + \left(\frac{1-P_t}{2N_t} \right) \Delta t + 2m\Delta t Q_t + o(\Delta t) \dots \dots \dots (13)$$

Rearranging (13) and taking limit of $\Delta t \rightarrow 0$, leads to

$$\frac{dP_t}{dt} = -2(v+m)P_t + \frac{(1-P_t)}{2N_t} + 2mQ_t \quad (14)$$

which correspond to equation (22) in Maryunama and Kimura's work (1.c., 1980).

TABLE 1

Case	V	m	λ	\bar{N}	$N_{e1}(n_{e2})$	$N_{e2}(n_{e2})$	$N_{e3}(n_{e3})$
1	10^{-7}	0.001	0.1	35	69 (1.00)	65 (1.00)	420 (1.00)
2	10^{-4}	0.01	0.01	35	395 (1.15)	337 (1.13)	420 (1.16)
3	10^{-7}	0.001	0.01	225	795 (1.00)	525 (1.00)	2700 (1.00)
4	10^{-7}	0.001	0.05	225	339 (1.00)	290 (1.00)	2700 (1.00)
5	10^{-4}	0.1	0.01	1000	13030 (6.21)	1420 (1.56)	12000 (5.80)
6	10^{-4}	0.01	0.1	1000	2230 (1.89)	1042 (1.41)	12000 (5.80)
7	10^{-4}	0.01	0.01	35	395 (1.16)	39 (1.01)	420 (1.17)
8	10^{-4}	0.001	0.01	225	795 (1.21)	552 (1.22)	2700 (2.08)
9	10^{-7}	0.01	0.01	1000	7300 (1.00)	1300 (1.00)	12000 (1.00)
10	10^{-7}	0.001	0.001	1000	8500 (1.00)	4001 (1.00)	12000 (1.00)

Effective size (N_e) under three different populational situations. N_{e1} stands for effective size in separated but communicated populations, N_{e2} stands for effective size in totally isolated populations, N_{e3} stands for effective size in a panmictic population. Total extinction and immediate recolonization according to the island model is assumed (see the text). Mutation, migration and extinction rates (v , m and λ respectively), number of demes ($=n$), and har-

monic means of population sizes (N , in Sewall Wright, 1931) were used following *Drosophila pseudoobscura*'s parameters from the cundiboyacense altiplano of Colombia. In parenthesis the mean number of alleles in demes with migration ($=n_{e1}$) without migrations (n_{e2}) and in a population without demes (n_{e3}). The mean number of alleles are calculated from $n_{e1}=1+4N_{e1}v$.

Now for the study of the dynamics of Q_t we first consider the situation of no mutation:

(1) No extinction, no migration:

$$\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right) (1-2m\Delta t)Q_t$$

(2) Extinction, no migration $\frac{2\lambda\Delta t}{n-1} (1-2m\Delta t)P_t$

considering that colonizing demes export their P_t

(3) No extinction, migration: $\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right) (2m\Delta t H_t)$

(4) Extinction and migration:

$$\sigma(\Delta t) = (2m\Delta t) \frac{2\lambda\Delta t}{n-1} H_t$$

Taking into account of mutation as before, we have,

$$Q_{t+\Delta t} = (1-v\Delta t)^2 \left[\left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right) (1-2m\Delta t) Q_t + (1-2m\Delta t) \left(\frac{2\lambda\Delta t}{n-1} P_t\right) + \left(1 - \frac{2\lambda\Delta t}{n-1}\right) 2m\Delta t H_t + \sigma(\Delta t) \right]$$

and the continuous time version becomes;

$$\frac{dQ_t}{dt} = -2 \left(v + \frac{\lambda}{n-1} + m \right) Q_t + \left(\frac{2\lambda}{n-1} P_t \right) + 2m H_t$$

Recalling that $H_t = \frac{P_t}{n} + \left(1 - \frac{1}{n}\right) Q_t = \frac{P_t}{n} + \left(\frac{n-1}{n}\right) Q_t$ we have

$$\frac{dQ_t}{dt} = -2(v + \lambda + m) Q_t + 2(\lambda + \hat{n}) \left[\frac{1}{n} P_t + \frac{n-1}{n} Q_t \right] \dots \dots \dots (15)$$

which is equation (23) in Maruyama and Kimura (1980) work.

From equation (14) and (15) we have the equilibrium equations of P and Q as:

$$\left[-2(v+m) - \frac{1}{2\hat{N}} \right] \bar{P} + 2m\bar{Q} = -\frac{1}{2\hat{N}} \dots \dots (16) \text{ and}$$

$$\left[-2(v + \lambda + m) + \frac{2(\lambda+m)(n-1)}{\hat{n}} \right] \bar{Q} +$$

$$2 \frac{(\lambda+m)}{\hat{n}} \bar{P} = 0 \dots \dots \dots (17)$$

The equilibrium value of \bar{P} is:

$$\bar{P} = \frac{1}{1 + 4v\hat{N} + \frac{4m\hat{N}nv}{nv + \lambda + m}} \dots \dots \dots (18)$$

and

$$\frac{\bar{Q}}{\bar{P}} = \frac{1}{1 + vn/(\lambda+m)} \dots \dots \dots (19)$$

The effective size N_e , for this entire population can be defined such

that $1 + 4N_e v = \frac{n}{\bar{P} + (n-1)\bar{Q}}$ and then it becomes,

$$N_e = 1/4v \left[\frac{n/\bar{P}}{1 + (n-1)\bar{Q}/\bar{P}} - 1 \right]$$

Substituting \bar{P} from equation (18) and \bar{Q}/\bar{P} in (19) leads to

$$N_e = 1/4 \frac{n + 4\hat{N}nv + 4\hat{N}\lambda + 4\hat{N}m + 4n\hat{N}m - 1}{v + \lambda + m}$$

or,

$$N_e = 1/4 \frac{n + 4\hat{N}nv + 4\hat{N}(\lambda+m) + 4n\hat{N}m}{v + \lambda + m} \dots \dots (20)$$

for $n \gg 1$. Furthermore if $v \ll \lambda$, (20) becomes,

$$N_e = \hat{N} + \frac{n}{4(\lambda + m + v)} + \frac{n\hat{N}(v+m)}{(\lambda + m + v)} \dots \dots (21)$$

On the other hand, if $m \gg \lambda, v$

$$N_e = (n+1)N + \frac{n}{4m} > nN$$

this last inequality shows that by keeping $m \gg \lambda, v$ and letting $m \rightarrow 0$, the effective size of a population can be increased as much as desired.

DISCUSSION

Maruyama and Kimura (1980) analyzed how genetic variability and effective population size can be affected by frequent extinctions and recoloniza-

tions of demes. Since we have accumulated data about the frequent colonizing attempts of local subpopulations of *Drosophila pseudoobscura* from seventeen different localities in the altiplano cundiboyacense of Colombia, we have found ourselves with an appropriate mathematical model (Wright's island model) with which effective population sizes can be calculated. The state variables of the formulated populational system include genic identity coefficient within each deme at time t ($=P_t$); genic identity coefficient between demes at time t ($=Q_t$); equilibrium genic identity coefficient within the whole population ($=H_0$); mutation ($=v$) and extinction ($=\lambda$); rates per diploid generation in each deme, as long as immediate recolonization from one of the demes take place; and finally, effective population size ($=N_e$) of any of the demes at time t .

Drosophila pseudoobscura from the cundiboyacense altiplano presents a populational structure amenable to Maruyama and Kimura's recolonization model. When Dobzhansky and Hoenigsberg initiated the study of colonizing attempts of *Drosophila pseudoobscura* in 1970 it was evident that the attempts were frequent and that rates of local extinctions varied according to the place. In some places (Aguas Calientes, Tenjo, Santillana and Potosi) colonizing attempts of new areas within the experimental reticulate (16 kms²) were totally absent. In those places the initial colonizers (see Hoenigsberg, 1986 in press) simply disappeared from view after their first attempt in 1971. In other localities (Recreo, Torobarroso, Cajicá, Chía, Sochagota, Tota, Lanceros, etc. in l.c. Hoenigsberg, 1986 in press) several attempts at colonizations in various areas and within the same area of the local reticulate were made. These frequent attempts of recolonization were similar to the theoretical pattern suggested by Maruyama and Kimura (l.c., 1980). Our studies revealed overall migration rate ($=m$) of 0.01 and extinction rates around 0.05. Nevertheless, since a few isolated experimental trials gave $m = 0.0009$ in Sochagota and Lanceros and $m = 0.003$ in Tota, Table 1 presents a realistic range for migration and extinction rates that include reasonable approximations of what was found in nature.

From Table 1 it is clear that if \bar{N} (harmonic mean) is relatively large (~ 1000) and if $v/\lambda \ll 1$, the effective number of alleles (n_e) in a panmictic population is about the same as in a divided but communicated (by migration) population with about the same effective population size whose

isolated demes are subject to extinction and recolonization from other demes (case 5 Table 1). Populations with relatively small harmonic means (35 or 225 frequent in Torobarroso, Aguas Calientes, Sochagota, etc.) have little genic variability throughout (cases 1, 2, 3, 4) although they may have substantial differences in mean effective sizes. Panmictic populations with small harmonic sizes always have larger effective sizes than subdivided populations with/without migrations. Our experiences with *Drosophila pseudoobscura* from Colombia force us to consider much smaller but realistic subpopulations (see Hoenigsberg, 1986 in press) with frequent bottlenecks. It must not surprise that with appropriate adjustment of parameters (v, m, λ, \bar{N}) the effective size of a population could be enlarged as desired! When extinction and mutation rates are too low compared with migration rate, and this last one is also low, genetic drift drives each deme to homozygosity, but in different demes the kind of homozygosity will be different with a relevant probability, because migration is low. So immigrants will enreach genetic variability at all demes without attempting against the predominant allele.

When mutation rate is small relative to extinction and migration rates, the effective population size ($=N_e$) becomes independent of the mutation rate. Therefore, this extinction/recolonization neutral model can be applied to get a rough idea about how effective population size behaves when lethal mutations are considered. Moreover, as long as N is small, n_e ($=$ the effective number of alleles) is 1 if neutral mutation rate ($=v = 10^{-7}$) is present.

For a panmictic population the finite allele model gives an effective allele size smaller than the one given by the infinite allele model of Kimura and Crow (1964). Therefore, we expect that the island extinction/recolonization model furnished with the finite allele model must give an effective allele size smaller than the one give by the Maruyama and Kimura model here considered, i.e., furnished with the infinite allele model. From Table 1, for small populations both allele models are expected to be equivalent.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Professors M. Kimura and M. Nei for comments and corrections. M. Kimura extended his courtesy by sending us this important contributions to Mathematical population genetics theory. This work was profitted by Grant No. 1204-05-41-84 of COLCIENCIAS.

BIBLIOGRAPHY

- CROW, J. F., and M. KIMURA, 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York, reprint by Burgess, Minneapolis.
- HOENIGSBERG, H. F., 1986. Population Genetics in the American Tropics XXVI. Colonizing attempts of *Drosophila pseudoobscura* in Colombia. 1st. Iberoamerican Symposium of Evolutionary Genetics (in Press).
- DOBZHANSKY, Th., and H. F. HOENIGSBERG, 1974. Unpublished work.
- KIMURA, M., and J. F. CROW, 1964. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49: 725-738.
- MARUYAMA, T., and M. KIMURA, 1980. Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of subpopulation are frequent. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* 77: 6710-6714.
- MAYR, E., 1954. Change of genetic environment and evolution p. 157-180. In Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford (eds.), *Evolution as a Process*. Allen and Unwin, London.
- NEI, M., T. MARUYAMA and R. CHAKRABORTY, 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10
- OHTA, T. and M. KIMURA. 1973. A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genet. Res. Cam.* 22, 201-204.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

UN MODELO MATEMATICO PARA UNA POBLACION GANADERA EN COLOMBIA

Por Gabriel Poveda Ramos¹

A raíz de un estudio que ha hecho el autor sobre la ganadería en Antioquia durante el siglo XIX, se vio llevado a plantearse una serie de cuestiones sobre las características vitales de una población ganadera, y sobre las condiciones en que ésta puede crecer en el número de sus individuos, a largo plazo, o bien estancarse, o aún extinguirse. Se trata de un problema análogo al que se conoce bastante desde hace mucho tiempo, en demografía para poblaciones humanas, y en el cual han trabajado demógrafos y matemáticos como Quetelet, Verhulst, Hottelling, Gini, Lotka y otros. Pero las diferencias existentes entre el régimen de reproducción de los seres humanos y su movilidad geográfica, con estos mismos aspectos en el caso de animales de rebaño y domesticados, no permiten acudir a los clásicos modelos de la demografía, que son continuos en el tiempo y que permiten, por lo tanto, acudir al instrumental analítico de las ecuaciones diferenciales ordinarias.

La *zoometría* es una ciencia que está por crearse y desarrollarse. Sería la ciencia análoga a la demografía, y se ocuparía de estudiar los efectivos numéricos de poblaciones animales, su comportamiento en el tiempo, la composición por edades y por sexos, los métodos estadísticos para estimarlos, las incidencias de parámetros vitales como natalidad y mortalidad en dichos efectivos, etc. Sería una rama de la zoología y/o de la biometría, que haría uso amplio de métodos de la estadística y del análisis matemático, con posibles aplicaciones muy amplias y muy útiles en ecología. El autor se atreve a presentar este pequeño artículo más que todo para estimular la curiosidad de biólogos, matemáticos y estadísticos colombianos, para que se

intensifique este tipo de investigaciones en nuestro país, donde serían tan importantes y útiles.

El problema central que se va a tratar en esta nota es el siguiente: Dado un hato ganadero, en un territorio determinado, y conocidas sus tasas de natalidad y de mortalidad, ¿cómo varía el número de sus individuos a lo largo de los años?

Un momento de reflexión permite darse cuenta de que las variaciones históricas de ese hato ganadero dependen de tres factores básicos:

- a. El número de vacas en edad reproductiva (llamadas vacas de vientre, o vientres simplemente), su fertilidad efectiva, y sus modificaciones.
- b. La mortalidad de los animales en sus distintas edades, que en este caso puede caracterizarse en tres modalidades: la tasa de abortos, la mortalidad de los terneros y la mortalidad de las vacas.
- c. La incorporación al hato de partidas de animales oriundos de otras poblaciones, o el retiro de animales hacia afuera de aquél. Estos dos fenómenos son los que en demografía se llaman inmigración y emigración, o migraciones para hablar de ambos. En nuestro caso proponemos llamarlos *zoomigraciones* y tener muy en cuenta que éstos son fenómenos determinados por imposición del hombre sobre el rebaño.

Comenzaremos considerando el caso de un hato sin *zoomigraciones*, es decir "cerrado" en sentido *zoométrico*.

En primer lugar es necesario recordar ciertos hechos propios de la vida de los bovinos, que afec-

¹ Ingeniero Químico y Electricista. Apdo. Aéreo 53028. Medellín.

tan directamente el comportamiento de sus efectivos a largo plazo, y sobre los cuales fijaremos algunas hipótesis necesarias para elaborar posteriormente el modelo:

- a. Una ternera (hembra) que nace viva está expuesta al riesgo de morir accidentalmente o de muerte natural antes de llegar a la edad fértil, con mayor probabilidad que después de que ha alcanzado dicha edad, pero sin ser muy vieja. A aquel riesgo lo llamaremos mortalidad temprana.
- b. De los terneros que nacen vivos, unos se sacrifican para beneficiar su carne y otros se dejan levantar para comenzar a engordarlos cuando tienen un año y medio o dos años. Sólo una fracción muy pequeña sobreviven y se les conserva la vida como sementales.
- c. Los terneros y las terneras lactan hasta una edad más o menos fija, cercana a un año y medio.
- d. Las terneras que sobreviven, pasan a ser hembras fértiles al cumplir una edad más o menos determinada. Para este trabajo tomaremos, para esa transición, la edad de 2 años para todas las hembras, que es muy cercana a la realidad de épocas anteriores en la ganadería colombiana y también de la actual.
- e. No todas las vacas y novillas fértiles son fecundadas naturalmente, por los toros, en un año. Este hecho es modificable hoy por el hombre, por la inseminación artificial, pero aún así lo consideraremos válido en nuestro caso. Admitimos pues, que el porcentaje de vientres fecundables que conciben durante un año (probabilidad de fecundación) es constante de año a año y a cualquier edad de la hembra, siempre que sea durante sus edades fértiles, por supuesto. No parece que haya en Colombia estudios estadísticos adecuados, para ratificarla, pero se cree que esta hipótesis es aceptable, en primera aproximación.
- f. La tasa de natalidad por vientre-año depende directamente de la tasa de fecundación, e inversamente (*) de la tasa de aborto.
- g. El período de gestación de la vaca es de 9 meses, es decir, menor que un año.
- h. Durante sus años fértiles, la mortalidad de la vaca depende generalmente sólo de factores biológicos o accidentales, y ella no es sacrificada por el hombre, pero al llegar a cierta edad, cuando su fertilidad ya no compensa sus costos de mantenimiento, es sacrificada. Esa edad suele ser alrededor de los 9 años, pero para no te-

ner que hacer un modelo estocástico supondremos que es fija, y la designaremos ω (omega, como suele indicarse la edad biológica máxima posible para una persona en demografía). Supondremos que la mortalidad de las hembras en su vida fértil es una misma en todas las edades, lo que suele ser bastante aceptable en la realidad.

- i. El número de terneros machos que nacen vivos es sensiblemente igual al de hembras nacidas vivas. Es decir, que la probabilidad *a priori* de que un ternero recién nacido sea macho, vale 50%; y la de que sea hembra vale también 50%.
- j. Para analizar el comportamiento numérico del hato en el tiempo, nos referiremos al número de animales en cada grupo de edad y en cada sexo, contados al final de cada año-calendario. En este caso, consideraremos solamente dos grupos de edades, antes de la edad fértil (terneros y terneras), y después de la edad fértil (vacas de vientre, novillos y toros). Para otros estudios puede llegar a ser necesario discriminar aún más esta clasificación por edades, pero para nuestro propósito aquí, es suficiente.
- k. Los riesgos de mortalidad para todas las terneras son unos mismos, así como los riesgos para todas las vacas son unos mismos.

Una vez establecidos los hechos anteriores, y las hipótesis acordadas, adoptemos la siguiente nomenclatura para formular el modelo. Sean:

- n: El número ordinal de cierto año-calendario, contado a partir de un momento $n = 0$, fijado por convención, en la historia del rebaño. El año histórico que escojamos como origen para la variable n ($n = 0$) es, pues, elegible a voluntad.
- V_n : El número de vacas de vientre existentes en el hato al final del n -ésimo año-calendario. Ese número V_n es un número natural.
- f: El porcentaje de vacas de vientre que son fertilizadas naturalmente en el transcurso de 1 año, o sea, la probabilidad de que una vaca de vientre (no preñada) expuesta a ese "riesgo" durante un año, sea fecundada por un toro, expresada como fracción de la unidad: $0 < f \leq 1$. Lo llamaremos "tasa de fertilidad del hato".
- v: La probabilidad de que una vaca en edad fértil muera (de muerte natural) durante 1 año, o sea el porcentaje de vacas de esa condición, expuestas a ese "riesgo" durante 1 año. Es claro que $0 < v < 1$. Se llama también tasa de mortalidad anual.
- s: La probabilidad de que una vaca en edad fértil sobreviva durante un año. Evidentemente: $s = 1 - v$, y, $0 < s < 1$. En Colombia, en épocas anteriores, el valor de s para vacas adultas podía estar alrededor de 90% o sea 0.90.

* Sería más apropiado decir "en forma creciente con la tasa de fecundación y en forma decreciente con la tasa de aborto", pero estas expresiones parecen un poco pedantes.

- a: La probabilidad de que una vaca fecundada aborte la cría, o sea, la tasa de aborto.
- b: La probabilidad de que una ternera recién nacida sobreviva hasta la edad en que comienza a ser fértil, edad que aquí consideramos ser de 2 años. Es evidente que b es igual a uno menos la probabilidad de muerte temprana. La llamaremos tasa de supervivencia de terneras. En épocas anteriores, para ganado criollo el valor de b podía quizás ser algún valor entre 0.70 y 0.80.

Durante el transcurso de 1 año, si no hay zoomigraciones, ni sacrificio de hembras de cualquier edad, el número de vientres se reduce únicamente por mortalidad natural (tasa : v); pero aumenta en el número de hembras jóvenes que alcanzan en ese año su edad fértil. Estas hembras jóvenes, según nuestras hipótesis, y según nuestra nomenclatura, están identificadas por las siguientes condiciones (necesarias y suficientes):

- a. Fueron concebidas en las vacas de vientre que vivían durante el año (n-2)-ésimo, es decir dos años atrás. El número de aquellas vacas era V_{n-2} y la probabilidad de ser fecundadas era (y es) f.
- b. Nacieron normalmente, vivas, es decir, que no fueron abortadas. La probabilidad de este evento es 1-a.
- c. Nacieron como hembras, cuya probabilidad es 50% o sea 1/2.
- d. Han sobrevivido durante sus dos primeros años de vida, de lo cual la probabilidad es b.

En consecuencia, y siguiendo reglas elementales de probabilidad, se sigue que el incremento neto es el número de vientres durante el año que sigue al n-ésimo, es

$$\bar{\nabla}V_n = -V_n v + V_{n-2} f (1-a) (1/2) b$$

siendo $\bar{\nabla}V_n = V_{n+1} - V_n$ y $v = 1 - s$, se sigue que

$$V_n + 1 = s V_n + f (1-a) (b/2) V_{n-2}$$

o también

$$(01) V_n + 3 - s V_n + 2 - k V_n = 0$$

en donde hemos puesto, para abreviar

$$k = f(1-a) (b/2) > 0$$

A este parámetro, k, se le suele llamar "tasa de reposición natural" del hato. Es muy importante

advertir que al deducir esta ecuación, *no estamos tomando en cuenta la matanza de vacas viejas*, que es una práctica general en ganadería, *ni la matanza de hembras jóvenes*, lo que también es frecuente en Colombia. Lo hacemos así para simplificar el modelo, pero más abajo se tratará de corregir esta limitación, la cual, sin duda, dejaría al modelo sin utilidad pragmática.

La ecuación (01) es una ecuación en diferencias finitas, determinista, ordinaria, lineal, homogénea, de tercer orden. Es la que rige el comportamiento del número de vientres en el hato, insistimos, si se cumplen:

- a. Todas las hipótesis que hemos hecho sobre los valores numéricos de los parámetros vitales y su comportamiento.
- b. Que no hay zoomigraciones.
- c. Que no se sacrifican hembras, de ninguna edad, aunque sean muy viejas, a las cuales se les deja morir naturalmente. Más abajo estudiaremos cómo cambia el modelo para considerar la posibilidad de sacrificar vacas.

El método para resolver ecuaciones en diferencias finitas como la de arriba está expuesto en los textos sobre la materia, y en nuestro problema es como sigue. Admitamos soluciones de la forma

$$Am^n$$

en donde A es una constante (que resultará arbitraria, en principio); m es una constante pero aún desconocida; y n es la variable discreta que corre de año en año como número natural, o también, si se quiere, como número entero.

Sustituyendo en la ecuación (01) se obtiene la ecuación algebraica

$$(02) P(m) \equiv m^3 - s m^2 - k = 0$$

que se llama ecuación característica, y de la cual resultarán los valores posibles de m, que son tres (en principio) por tratarse de una ecuación de tercer grado. Los coeficientes s y k son positivos, por su misma definición.

El número de raíces reales positivas de la ecuación característica (02) se obtiene aplicando la regla de signos de Descartes. Según dicha regla ese número es igual al número de cambios de signo en el polinomio

$$P(m) \equiv m^3 - s m^2 - k$$

ordenado en potencias decrecientes de la incógnita m. Evidentemente, ese número es uno. Según la misma regla, el número de raíces negativas es igual al número de cambios de signo en el polinomio

$$P(-m) \equiv -m^3 - sm^2 - k$$

ordenado en la misma forma, el cual número en este caso es cero. Es decir, que la ecuación (02) tiene una sola raíz real, la cual es positiva y, por fuerza, tiene dos raíces complejas (conjugadas entre sí).

Lo anterior se puede visualizar gráficamente en forma clara y sencilla. Consideremos la curva

$$y = m^3 - sm^2 - k \equiv P(m)$$

en un plano cartesiano OMY donde el eje de abscisas es OM y el eje de ordenadas es OY (ver figura anexa). Como bien se sabe, esa curva es una parábola de tercer grado, que tiende hacia $(+\infty, +\infty)$ en el primer cuadrante y hacia $(-\infty, -\infty)$ en el tercer cuadrante y que corta el eje OY en el punto de abscisa $m = 0$ y de ordenada $y = P(0) = -k$.

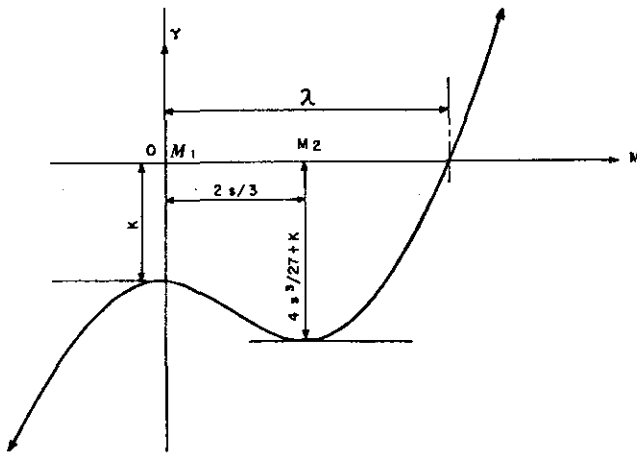


FIGURA 1

El máximo y el mínimo (locales) de la curva, quedan determinados por la condición necesaria

$$dy / dm = 0$$

$$P'(m) \equiv 3m^2 - 2sm = 0$$

de modo que se encuentran localizados en los puntos de abscisas

$$M_1 = 0, M_2 = 2s/3$$

La segunda derivada de la función $y = P(m)$ es

$$d^2 y / dm^2 = P''(m) = 6m - 2s$$

y sus signos en los dos puntos críticos hallados son

$$P''(M_1) = -2s < 0$$

$$P''(M_2) = 6(2s/3) - 2s = 2s > 0$$

Se deduce pues que el máximo de $y = P(m)$ está en $m = 0$ y vale $P(0) = -k$; y que el mínimo está en $m = 2s/3$ y vale

$$P(2s/3) = (2s/3)^3 - s(2s/3)^2 - k = -(4(s^3/27) + k)$$

La raíz única real, positiva de la ecuación $P(m) = 0$ está en el punto de abscisa $m = \lambda$, como es evidente. También es evidente que la curva no corta el eje OM en ningún otro punto, es decir, que no hay más raíces reales, como ya lo habíamos deducido algebraicamente.

La ecuación cúbica (02) se puede resolver por métodos numéricos o por el método algebraico llamado de Cardano y Tartaglia. Según este método, si se hace el cambio de variable

$$m = z + s/3$$

y se sustituye en la ecuación original, se obtiene la ecuación cúbica en z

$$(03) z^3 - (s/3)z - (k + 2(s^3/27)) = 0$$

pero que ya no tiene término de segundo grado. Poniendo ahora

$$z = u + v$$

y sustituyendo en la anterior, se obtiene

$$u^3 + v^3 - (k + 2s^3/27) + 3uv(u + v)$$

$$- (s^2/3)(u + v) = 0$$

Esta última ecuación se satisface si elegimos a u, v , de manera que cumplan las dos condiciones

$$u^3 + v^3 = k + 2s^3/27$$

$$3uv = s^2/3$$

Despejando v de la segunda, se tiene $v = s^2/9u$; y reemplazándola en la primera encontramos, después de algunas operaciones sencillas

$$u^6 - (k + 2s^3/27)u^3 + s^6/9^3 = 0$$

que es una ecuación de segundo grado respecto a u^3 . Así que

$$\frac{(k + 2s^3/27) + \sqrt{(k + 2s^3/27)^2 - 4s^6/9^3}}{2} *$$

* Se observa que basta tomar una de las dos raíces de la ecuación cuadrática en u^3 , y que elegimos la de signo positivo para el radical en el numerador por simple comodidad.

Entonces

$$u_1 = \left[k/2 + s^3/27 + \sqrt{(k/2 + s^3/27)^2 - s^6/9^3} \right]^{1/3}$$

$$(04) u_1 = \left[k/2 + s^3/27 + \sqrt{k^2/4 + k s^3/27} \right]^{1/3}$$

donde la potencia $^{1/3}$ (raíz cúbica) se toma dentro de los números reales, y es por lo tanto un número real positivo. El valor correspondiente de v es

$$v_1 = s^2/9u_1$$

Nótese que, en general $u_1 > s/3$ y que $v_1 < s/3$, puesto que k es positivo ($k > 0$).

Los otros dos pares de valores de u, v , son:

$$u_2 = w u_1, v_2 = s^2/(9w u_1) = w^2 s^2/9u_1$$

$$u_3 = w^2 u_1, v_3 = s^2/(9w^2 u_1) = w s^2/9u_1$$

en donde w es la primera raíz cúbica compleja de la unidad. Recordando que

$$w = e^{2\pi i/3} = \cos 120^\circ + i \sin 120^\circ = (-1 + \sqrt{3}i)/2$$

y por lo tanto

$$w^2 = e^{4\pi i/3} = \cos 240^\circ +$$

$$i \sin 240^\circ = (-1 - \sqrt{3}i)/2$$

se deduce fácilmente que las tres raíces de la ecuación resolvente (03) son:

$$z_1 = u_1 + v_1$$

$$z_2 = u_2 + v_2 = \frac{-(u_1 + v_1) + \sqrt{3}i(u_1 - v_1)}{2}$$

$$z_3 = u_3 + v_3 = \frac{-(u_1 + v_1) - \sqrt{3}i(u_1 - v_1)}{2}$$

Como pusimos $m = z + s/3$, se obtiene que las tres raíces para la ecuación característica (02) son:

$$m_1 = u_1 + v_1 + s/3 = u_1 + s^2/9u_1 + s/3 = \lambda$$

(que es positiva obviamente)

$$m_1 = \frac{-(u_1 + v_1) + \sqrt{3}i(u_1 - v_1) + s}{2} + \frac{s}{3}$$

$$= \frac{-u_1 + s^2/9u_1}{2} + \frac{s + i}{3} + \frac{\sqrt{3}9u_1^2 - s^2}{2 \cdot 9u_1}$$

$$m_3 = \frac{-(u_1 + v_1) - \sqrt{3}i(u_1 - v_1) + s}{2} + \frac{s}{3}$$

$$= \frac{-u_1 + s^2/9u_1}{2} + \frac{s - i\sqrt{3}9u_1^2 - s^2}{2 \cdot 9u_1}$$

sin olvidar que u_1 es el número real positivo definido por la expresión (04). Desde este punto en adelante, y por razones de comodidad tipográfica, suprimiremos el sub-índice "uno" al escribir " u_1 " y escribiremos simplemente " u ".

Obsérvese que, como ya se había previsto usando la regla de Descartes de los signos, una de las raíces (m_1) es real positiva. Su valor numérico es el que ya atrás habíamos indicado con la letra griega λ , en el gráfico dibujado más arriba. Así mismo se observa que las otras dos raíces obtenidas son números complejos, mutuamente conjugados.

Las dos raíces complejas pueden escribirse en la forma

$$m_2 = -\alpha + i\beta, \quad m_3 = -\alpha - i\beta$$

En estas expresiones hemos abreviado la notación, poniendo la parte real como

$$(05) -\alpha = -\frac{u + v}{2} + \frac{s}{3} = -\frac{u + s^2/9u}{2} + \frac{s}{3}$$

y la parte imaginaria como

$$\beta = \frac{\sqrt{3}}{2}(u - v) = \frac{\sqrt{3}}{2}(u - s^2/9u)$$

Con estas convenciones de nomenclatura, las tres raíces que hemos encontrado para la ecuación característica (02), son:

$$\lambda, \quad -\alpha + i\beta, \quad -\alpha - i\beta$$

Comparando a α con λ , encontramos fácilmente que $\lambda = 2\alpha + s$.

La teoría de las ecuaciones en diferentes finitas prescribe que, entonces, la solución general de la ecuación (01), se escribe

$$(06) V_n = A_1 \lambda^n + A_2 (-\alpha + i\beta)^n + A_3 (-\alpha - \beta)^n$$

en donde los coeficientes A_1, A_2, A_3 son factores arbitrarios.

Estudiemos ahora los signos de α y de β . Según las definiciones que ya les dimos, los parámetros f, a, b son números reales positivos. Para un hato ganadero en condiciones biológicamente óptimas, con las mejores prácticas zootécnicas, se podría, pues, tener

$$\max f = 1, \quad \min a = 0, \quad \max b = 1$$

y se tendría, por lo tanto, que

$$\max k = \max f \max (1-a) \max b/2 = 1/2$$

Por otra parte, dadas las características biológicas del ganado vacuno, hemos establecido como edad máxima de supervivencia la de 9 años; para éstas vacas:

$$\omega = 9 \text{ años}$$

Además, hemos puesto que la tasa de supervivencia, $1-s$, es constante en todas las edades de la vida fértil de cada vaca, lo cual no discrepa mucho de la experiencia práctica. Un criterio estadístico aceptable para calcular s podría ser el de considerar que la edad máxima de las vacas (ω), es aquella en que una cohorte muy numerosa de hembras que llegaron simultáneamente a su edad fértil, se ha ido extinguiendo por mortalidad, hasta que a la edad máxima biológica, ω , sólo resta el 1% de esas hembras cuando eran jóvenes de 2 años de edad. Llamando N_2 el número (supuestamente elevado) de una cohorte de novillas coetáneas con 2 años de edad, el número N_9 que subsisten de ellas al llegar a los 9 años de edad ($\omega = 9$ años) es, como se puede ver con facilidad,

$$N_9 = N_2 \times s \times s \times s \times s \times s \times s \times s \times s \times s = N_2 s^7$$

y puesto que, nuestro criterio estadístico puede expresarse como

$$N_9 = 0.01 N_2$$

se deduce que

$$s^7 = 0.01$$

de donde $s = 51.8\%$, y la tasa de mortalidad vale $v = 1 - s = 48.2\%$. Para mayor comodidad, pondremos $\max s = 0.6$ (*). Usaremos así, en lo que sigue

* Es claro que en la realidad, ningún hato ganadero tiene una tasa de mortalidad anual tan alta como 0.4, a todas las edades y sobre plazos largos de tiempo. En este modelo resulta así por la forma como ha sido visualizado el régimen de supervivencia, para no complicar exageradamente el modelo.

salvo advertencia de lo contrario estos valores para los parámetros s, v .

En relación con el valor de u (antes designado como u_1), lo anterior significa lo siguiente

$$\max \sqrt{(k^2/4) + (ks^3/27)} = \sqrt{(1/16) + \sqrt{(1/2)(0.6/3)^3}} = 0.258$$

de donde

$$\max u = (1/4 + 0.6^3/27 + 0.258)^{1/3} = 0.802$$

Observando la ecuación (05) que nos define a alfa (α), podemos escribir:

$$(07) \alpha = \frac{u + s^2/9u}{2} - \frac{s}{3} = \alpha(u)$$

Si examinamos los posibles valores que podrían serle atribuidos a u , y que, por lo que ya explicamos podrían ser números reales mayores que $s/3$ y menores que uno, y construimos la gráfica de la función $\alpha(u)$, resulta la gráfica de la figura 2.

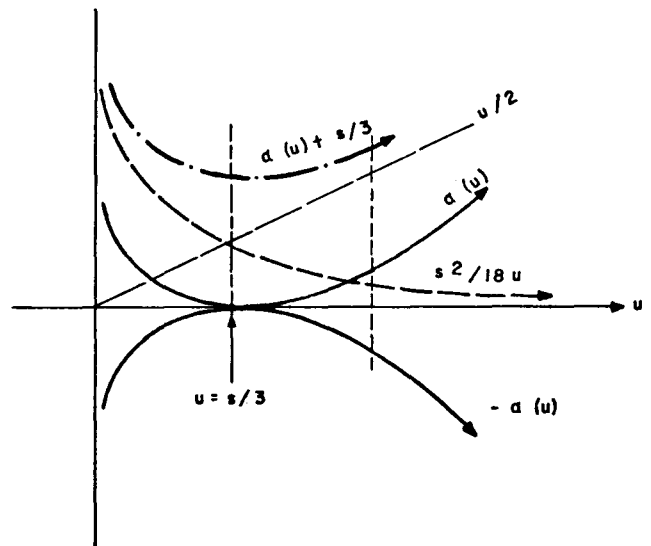


FIGURA 2

El punto donde α alcanza su mínimo es tal que

$$d\alpha/du = 0$$

o sea

$$1 - s^2/9u^2 = 0$$

es decir en $u^* = s/3$. En ese punto se obtiene:

$$\alpha^* = \min \alpha(u) = \alpha(u^*) = 0$$

y por lo tanto

$$\max(-\alpha) = 0$$

cualquier otro valor de alfa es positivo; o, en otras palabras, que menos alfa es forzosamente negativo o nulo (a lo sumo). Observemos que α es igual a cero en el punto $u^* = s/3$, y sólo allí. Pero, según la ecuación (04), el valor u coincide con $s/3$ si y solamente si $k=0$, es decir si las fuerzas del aborto, de la mortalidad de los terneros y de la esterilidad del hato hacen que el producto $f(1-a) b/2 = k$ sea nulo.

En cuanto a la parte imaginaria de las raíces complejas, beta (β), es forzosamente positiva, en nuestro caso. En efecto:

$$\beta = (\sqrt{3/2})(u - s^2/9u)$$

porque $u > s/3$ (como vimos más arriba), o sea

$$u^2 > s^2/9 \iff u > s^2/9u \iff \beta > 0$$

Las anteriores consideraciones se pueden resumir aseverando que las dos raíces complejas de la ecuación característica (02) de este problema se encuentran en los cuadrantes segundo (II) y tercero (III) del diagrama de Argand-Gauss para números complejos:

$$m_2 = R e^{i\phi} = -\alpha + i\beta$$

$$m_3 = R e^{-i\phi} = \overline{m_2} \text{ (conjugado de } m_2)$$

en donde

$$-\alpha = R \cos \phi, \quad \beta = R \sin \phi$$

$$R = \sqrt{\alpha^2 + \beta^2}, \quad \phi = \text{tg}^{-1}(\beta/(-\alpha))$$

y ϕ está comprendido entre 90° y 180° (*).

Volviendo a la solución general (06), notamos que parte de ella se puede expresar como

$$A_1 (-\alpha + i\beta)^n + A_2 (-\alpha - i\beta)^n = A_2 R^n e^{i\phi n} + A_3 R^n e^{-i\phi n}$$

$$= R^n (A_2 + A_3) \cos \phi n + iR^n (A_2 - A_3) \sin \phi n$$

según la conocida identidad de Euler

$$e^{ix} = \cos x + i \sin x.$$

La expresión anterior puede también escribirse en la forma abreviada

$$K \cos(\phi n - \epsilon)$$

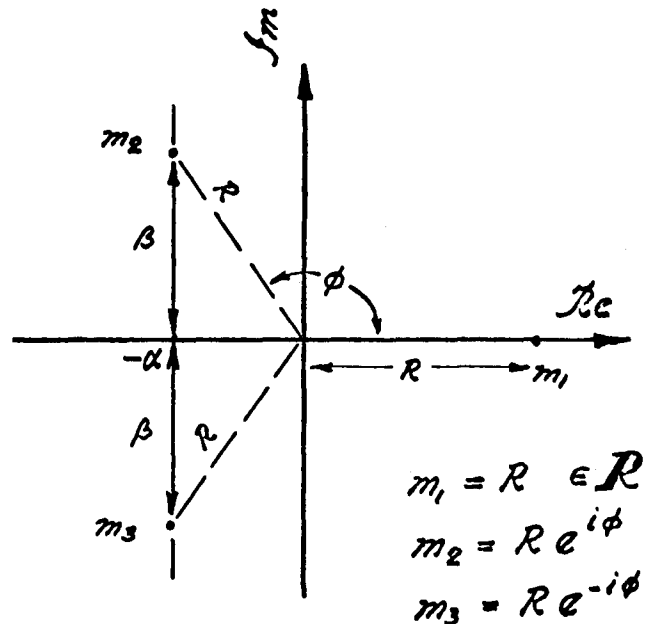


Diagrama de Argand de las raíces de la ecuación cúbica siendo una real (m_1).

FIGURA 3

en donde

$$K = R^n \sqrt{(A_2 + A_3)^2 + (A_2 - A_3)^2} \\ = R^n \sqrt{2(A_2^2 + A_3^2)} > 0 \text{ (positivo)}$$

$$\epsilon = \text{tg}^{-1} \left(\frac{A_2 - A_3}{A_2 + A_3} \right), \quad A_3 = \overline{A_2}.$$

Entonces, la solución general se escribe como

$$(08) V_n = A \lambda^n + K \cos(\phi n - \epsilon)$$

siendo A , K , ϵ , tres constantes arbitrarias positivas e independientes entre sí.

La representación gráfica de una función como la (08) es la que se muestra en el dibujo de la figura 4, según que la raíz real lambda (λ) sea mayor o menor que uno.

La ecuación (08) y las curvas de la figura 4 expresan que la población ganadera V_n evoluciona con la variable n , a lo largo de los años, presentando fluctuaciones cíclicas de amplitud constante, alrededor de una curva de tendencia que crece en progresión geométrica en el tiempo, si lambda es mayor que uno ($\lambda > 1$) o que decrece tendiendo a extinguirse asintóticamente si lambda es menor que uno ($\lambda < 1$).

El caso de lambda igual a 1 ($\lambda = 1$) llevaría a una solución en la que la población ganadera osci-

* Para explicarse estas últimas relaciones, basta observar el dibujo cercano al párrafo.

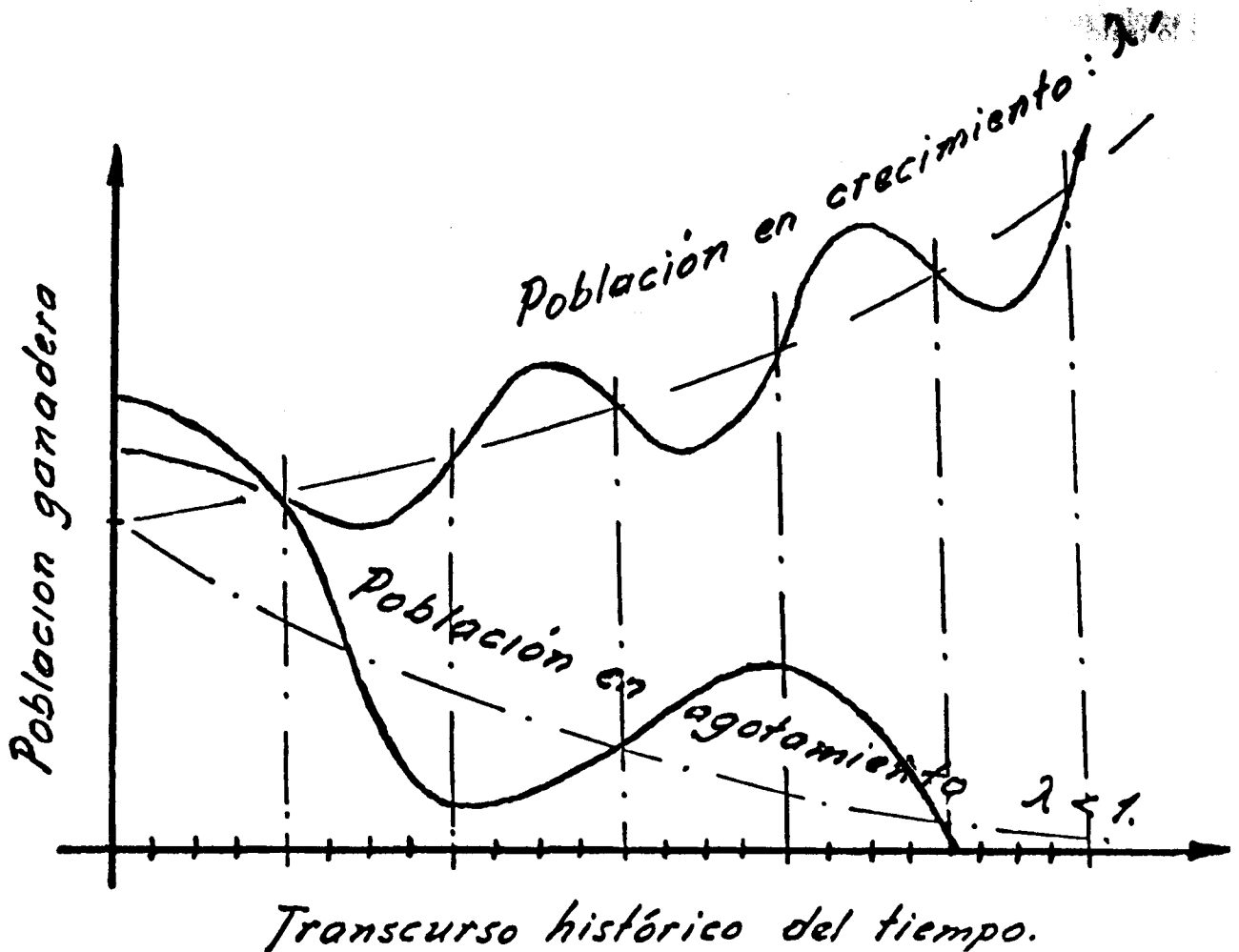


FIGURA 4

laría periódicamente alrededor de un promedio A , constante a través de los años. Se trataría de una población en oscilación estacionaria, que a largo plazo permanecería estancada.

Por lo que se ha dicho, la expansión (o disminución) del número de vientres, a largo plazo depende fundamentalmente de que el factor λ sea mayor que 1 (o menor que 1, respectivamente). Por esa razón se le puede llamar *factor de crecimiento secular*.

Puede también notarse que la serie temporal, año por año, que es generada por una función como la (08), puede ser "filtrada" para eliminar la componente cíclica de forma

$$K \cos(\phi n - \epsilon), \text{ siendo } \phi = 2\pi/T, T = \text{período (en años)}$$

tomando sobre esa serie una medida móvil simple sobre T años, como es fácil comprobar mediante consideraciones estadísticas y algebraicas muy sencillas.

Veamos qué condiciones biológicas se requieren para que una λ sea mayor que uno. Ya sabemos que

$$\lambda = u + s^2/9u + s/3, \text{ o sea que } u + s^2/9u > 1 - s/3$$

consultando la fórmula encontrada en el párrafo No. 9, más arriba. Encontramos así dos resultados muy importantes para este problema:

- Que el hato subsistirá persistentemente y crecerá a largo plazo, si y sólo si los parámetros biológicos s, f, a, b , son tales que

$$u + s^2/9u > 1 - s/3, \text{ o sea que } \alpha > (1-s)/2$$

teniendo en cuenta la fórmula (07) y siendo que

$$u = \sqrt[3]{k/2 + s^3/27 + \sqrt{k^2/4 + ks^3/27}}, \text{ con}$$

$$k = f(1-a)b/2$$

- Que a lo largo de su historia, la población del hato presenta ciclos con períodos de T años, siendo

$$T = \frac{27}{\phi} \text{ con } \phi = \text{tg}^{-1}(-\beta/\alpha)$$

Esta última fórmula se deduce muy sencillamente de la fórmula (08). Recuérdese que

$$\frac{\phi}{2\pi} = \frac{1}{T} = \frac{1}{2\pi} \text{tg}^{-1} \frac{-\beta}{\alpha} = \frac{1}{2\pi}$$

$$\frac{\text{tg}^{-1} \sqrt{3} (u - s^2/9u)}{2(-(u + s^2/9u)/2 + s/3)}$$

Dichos ciclos se han observado claramente en las estadísticas ganaderas en Colombia y en otros países.

Un ejemplo numérico hipotético pero verosímil de las fórmulas encontradas, sería el de examinar el comportamiento histórico, a largo plazo, de un hato ganadero que presentara los siguientes parámetros biológicos:

Tasa de fertilidad del hato : $f = 0.6 = 60\%$

Tasa de aborto:

$a = 0.1 = 10\%$ y $1-a = 0.9 = 90\%$

Tasa de supervivencia de terneras:

$b = 0.9 = 90\%$

Tasa de supervivencia anual de vacas: $s = 0.6$ (se le da este valor muy alto, para que el resultado numérico a que lleguemos se parezca al de un hato colombiano donde hay sacrificio de hembras en todas las edades, y porque este fenómeno no ha sido tenido en cuenta explícitamente en el modelo, hasta ahora),

de donde se calcula:

$k = f(1-a)b/2 = 0.6 \times 0.9 \times 0.9/2 = 0.243$

La ecuación característica (02) en este caso es

$$m^3 - 0.6 m^2 - 0.243 = 0$$

Pongamos

$$m = z + 0.2$$

y tenemos

$$z^3 - 0.12 z - 0.259 = 0$$

y escribiendo $z = u + v$, se llega a las dos ecuaciones

$$u^3 + v^3 = 0.259$$

$$3uv = 0.12$$

Resolviendo este par de ecuaciones como ya se indicó, encontramos

$$u = 0.63722842, v = 0.062771839$$

y la raíz real de la ecuación es

$$m_1 = u + v + h = 0.900000 = \lambda$$

En estas condiciones, si los parámetros biológicos permanecen invariables, la población ganadera disminuye a largo plazo, hasta que su número llegue a ser tan bajo, que en una fase descendente del ciclo ganadero desaparezca totalmente.

En este caso, el período del ciclo ganadero sería de 2.8770 años = 2 años y 10.5 meses.

La función de crecimiento del número de vientres es

$$V_n = A 0.9^n + k \cos (2.183884873...n - \epsilon)$$

radianes

siendo $n = 0, 1, 2, 3, 4...$, y A, K, ϵ constantes indeterminadas, por lo menos hasta aquí.

Propongamos ahora el caso de un hato de vacas con los siguientes parámetros biológicos

$f = 0.8, a = 0.1, 1-a = 0.9, b = 0.9, s = 0.95$

por lo cual $k = f(1-a)b/2 = 0.324$

La ecuación característica es

$$m^3 - 0.95 m^2 - 0.324 = 0$$

y poniendo

$$m = z + h, \text{ siendo } h = 0.95/3 = 0.3166667$$

se convierte en

$$z^3 - 0.285791667 z - 0.387509259 = 0$$

Continuando el proceso como ya se explicó, se obtiene

$$u = 0.72794321, v = 0.137754946, \\ \text{y } \lambda = 1.182364856$$

El período del ciclo ganadero sería de 2 años y 9 meses.

En este caso el hato de vacas puede aumentar porque $\lambda = 1.1823... > 1$, y ejecuta también oscilaciones alrededor de la tendencia secular de crecimiento. La función de crecimiento es

$$V_n = A (1.182364856...)^n$$

$$+ K \cos (2.273483273...n - \epsilon)$$

en donde $n = 0, 1, 2, 3, ...$ años, y A, K, ϵ son constantes indeterminadas. En este ejemplo, como en el

anterior, las tres constantes indeterminadas pueden ser especificadas, si y solamente si se prescriben expresamente los tres valores iniciales V_0, V_1, V_2 .

Es obvio que, como ya se dijo hasta ahora estamos suponiendo que no hay sacrificio de vacas de vientre y la única mortalidad considerada es la natural, con tasa anual $1 - s$, uniforme para todas las edades.

Un hato ganadero está formado no solamente por las vacas de vientre. Hay también terneras, terneros, novillas no fértiles, novillos, toros, etc.

Por ejemplo, el número de terneras menores de un año de edad puede calcularse teniendo en cuenta lo siguiente:

- que fueron concebidas en las vacas de vientre que había dos años antes (uno de edad de la ternera, más 9 meses de gestación, más 2 meses de frigidez lactante de las vacas), vacas cuyo número era V_{n-2} , y cuya probabilidad de ser fecundadas es f para cada una;
- es necesario que la vaca en que es concebida la ternera, dé nacimiento a la cría viva a su debido tiempo, es decir, que se requiere que la vaca no aborte, lo cual tiene una probabilidad $(1-a)$;
- de las crías nacidas, la mitad (50%) es de hembras y la mitad es de machos;
- las terneras deben sobrevivir durante esos primeros meses de vida. Si b es la probabilidad de sobrevivir hasta los dos años, la de sobrevivir hasta el primer año es aproximadamente \sqrt{b} , y para el conjunto de terneras entre cero y un año, su promedio puede estimarse en \sqrt{b} .

En consecuencia, puede estimarse el número de terneras hembras menores de un año, al fin del año-calendario n -ésimo en

$$T_n = V_{n-2} f (1-a) 0.5 \sqrt{b}$$

El número de terneros machos en esa edad es igual también a lo anterior.

Por consideraciones probabilísticas análogas a las anteriores, podemos calcular el número de novillas hembras mayores de 1 año y menores de 2 años de edad, al final del año-calendario n -ésimo en

$$N_n = V_{n-3} f (1-a) 0.5 b$$

y éste también es el número de novillos machos de esa edad, suponiendo que no haya sacrificio de terneros.

El número de novillos entre dos y tres años de edad será

$$G_n = s N_{n-1} = s f (1-a) (b/2) V_{n-4}$$

y éstas son, precisamente los que, previamente cebados, se sacrifican para carne, cada año.

Además ha sido práctica general que al llegar a los 9 años de edad, las vacas se engordan un año o seis meses y se sacrifican. El número de tales vacas (si se las dejara vivir) en el año-calendario n -ésimo será el mismo que el de novillas de 2 años de edad, 8 años-calendario antes, y que hayan sobrevivido esos 8 años, es decir

$$\bar{V}S_n = N_{n-8} s^8 = V_{n-11} f (1-a) 0.5 b s^8$$

El número de vacas que entra en el año-calendario n -ésimo a la edad de los 10 años es entonces

$$\bar{V}S_n = f (1-a) s^8 (b/2) \bar{V} V_{n-11}$$

y el número de novillos que ese mismo año entran al grupo de dos o tres años será

$$\bar{V}G_n = s f (1-a) (b/2) \bar{V} V_{n-4}$$

Considerando que la matanza para carne está constituida cada año por estas dos formas de sacrificios (excluyendo, por ejemplo, el sacrificio de terneros), entonces la extracción en el año n -ésimo será

$$E_n = \bar{V}S_n + \bar{V}G_n = s f (1-a) (b/2) (\bar{V} V_{n-4} + s^8 \bar{V} V_{n-11})$$

y la tasa de extracción será E_n/H_n donde H_n es el tamaño de la población en el n -ésimo año.

Es interesante examinar cómo varía el factor λ , que es el factor de crecimiento secular, según que los parámetros vitales, s, k , sean más o menos altos. Ello es fácil de lograr, partiendo de la consideración de que λ satisface la ecuación característica (02);

$$P(\lambda) = \lambda^3 - s \lambda^2 - k = 0$$

La derivada de λ respecto a s se puede calcular fácilmente

$$\frac{d\lambda}{ds} = - \frac{\partial P/\partial s}{\partial P/\partial \lambda} = \frac{\lambda}{3 - 2s}$$

Ahora bien, observando la figura 1 se aprecia, evidentemente, que

$$\lambda > 2s/3 \text{ o sea: } 3\lambda - 2s > 0$$

por lo tanto

$$d\lambda / ds > 0$$

Esto significa que, si consideramos tasas de supervivencia (s) mayores de un hato a otro, el factor de crecimiento secular (λ) será mayor.

Por otra parte:

$$\frac{d\lambda}{dk} = -\frac{\partial P/\partial k}{\partial P/\partial \lambda} = -\frac{-1}{3\lambda^2 - 2s\lambda} = \frac{1}{\lambda(3\lambda - 2s)}$$

porque λ y $3\lambda - 2s$ son todos factores positivos. Es decir, que a mayores valores de k corresponden también mayores valores del factor de crecimiento secular, λ .

Los dos resultados anteriores concuerdan con lo que puede deducirse en forma si se quiere intuitiva, por meras consideraciones cualitativas y empíricas.

Al final del año n -ésimo, el rebaño puede considerarse, en esencia constituido por:

- a. Las vacas de vientre, en número V_n
- b. Los terneros de ambos sexos de menos de 1 año, en número $2T_n$
- c. Los novillos y las novillas entre 1 y 2 años, de levante, en número $2N_n$
- d. Los toros, más o menos uno por cada 10 vacas de vientre, o sea en número $0.1 V_n$

En total, el número de individuos sería, pues, en general (*si no hubiera sacrificio de hembras*):

$$\begin{aligned} H_n &= 1.1 V_n + 2(T_n + N_n) \\ &= 1.1 V_n + f(1-a) b (V_{n-2} + b V_{n-3}). \end{aligned}$$

BIBLIOGRAFIA

CRAGG, J.B. and PIRIE, N. W. *The Numbers of Man and Animals*. London. Oliver and Boyd. 1955. p. 152.

ENGEL, ALEJANDRO B. *Elementos de Biomatemática*. Washington. Organización de Estados Americanos. 1978. p. 76.

JORDAN, CHARLES. *Calculus of Finite Differences*. New York. Chelsea Publishing Company. 1965. p. 654.

LOTKA, ALFRED J. *Elements of Mathematical Biology*. New York. Dover Publications, Inc. 1965. p. 465.

SMITH, J. MAYNARD. *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge. University Press. 1968. p. 152.

DE LIRA MADEIRA, JOAO. "Modelos de Analises do Crescimento Demográfico". *Revista Brasileira de Estatística*. No. 128. Outubro/diezembro, 1971.

RABINOVICH, JORGE. *Ecología de Poblaciones Animales*. Washington. Organización de Estados Americanos. 1978. p. 101.

ESTRUCTURA Y DINAMICA DEL FITOPLANCTON DE LA LAGUNA DE FUQUENE (Cundinamarca, Colombia)*

Por *John Ch. Donato R.*
Santiago R. Duque E.
Luis Eduardo Mora-Osejo

INTRODUCCION

El vertiginoso crecimiento de la población humana ha llevado al aumento considerable de las necesidades de agua para el uso doméstico, industrial, agropecuario, entre otros. Sin embargo, paradójicamente, cada día aumenta el deterioro de la calidad de las aguas epicontinentales, lo cual constituye una de las grandes preocupaciones mundiales. Colombia no es una excepción a tal situación.

Al problema de la polución creciente, se suma el de la fertilización paulatina de los cuerpos de agua que consiste en el incremento de materia orgánica y de nutrientes, en dichos cuerpos de agua. Tales incrementos, por otra parte, favorecen el establecimiento de comunidades vegetales (macrófitos, micrófitos, fitoplancton) al interior de los sis-

temas lénticos, que a la vez deterioran aún más la calidad del agua.

La acción humana sobre los ecosistemas epicontinentales que rodean los sistemas lénticos crea nuevos factores de perturbación que se añaden a los ya mencionados, y agudizan aún más el desequilibrio del ecosistema. De allí la necesidad de tener en cuenta los fenómenos que se operen en la cuenca en el análisis de los factores más preponderantes que en un momento dado estén incidiendo en los procesos de alteración del sistema léntico respectivo.

Entre las acciones humanas que modifican más profundamente los ecosistemas acuáticos, se cuenta la de utilizar los cursos y cuerpos de agua como el medio más fácil para desembarazarse de toda clase de residuos; desde luego, es urgente evaluar los efectos que se producen, como consecuencia de esta inveterada costumbre, con el fin de derivar alternativas, aplicables a la eliminación de las aguas residuales.

Si se quiere compaginar el desarrollo económico con el bienestar humano, resulta indispensable prever las consecuencias, a corto y largo plazo, y planificar la puesta en práctica de soluciones, para lo cual resulta necesario estudiar y conocer las alteraciones que produce la "eutrofización cultural".

La Laguna de Fúquene tiene, hoy en día, múltiples aprovechamientos; entre otros, la utilización de sus aguas para el uso doméstico (acueducto de

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su reconocimiento al Fondo Especial de Investigaciones Científicas (CINDEC) de la Universidad Nacional por financiar la parte logística del presente trabajo; al Laboratorio de Aguas de la Corporación Autónoma Regional (CAR) y al Instituto de Ensayos e Investigación de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional por los análisis físico-químicos de las muestras. Del mismo modo expresan especial gratitud al Dr. PETER F.M. COESEL del Laboratorio Hugo de Vries de la Universidad de Amsterdam por la colaboración prestada en la identificación y corroboración de algunas especies de algas, principalmente de la Familia Desmidiaceae.

* Tesis de grado - Universidad Nacional de Colombia. Laboratorio de Morfología Vegetal - Investigación Depto. de Biología - Universidad Nacional AA. No. 23227 - Bogotá, Colombia.

Chiquinquirá y Capellanía), riego, trampa de sedimentos y amortiguador de inundaciones. También sus aguas albergan una población de carpas (*Cyprinus carpio*) utilizada para la pesca.

Los usos mencionados han producido en la Laguna gran deterioro en la calidad del agua. Tal deterioro procede, entre otros factores, del excesivo aporte de sustancias alóctonas procedentes de cultivos agrícolas y de desechos originados en asentamientos humanos. Lo anterior, conduce a la colmatación del vaso de la Laguna, fenómeno que la convertirá en área fangosa, sin recuperación posible, dentro de los próximos 55 años, de acuerdo con los estudios realizados por la Corporación Autónoma Regional de la Sabana de Bogotá y de los Valles de Ubaté y Chiquinquirá CAR (1974).

En el intento de definir la magnitud y los efectos de la colmatación, corresponde papel preponderante al estudio de las diferentes comunidades biológicas presentes en la Laguna de Fúquene (bacterias, zooplancton, macrófitos y fitoplancton), sus características abióticas reinantes y en particular, la estructura y dinámica del fitoplancton. Como es bien sabido, el fitoplancton suele reflejar fielmente las modificaciones del medio. De allí que en el presente estudio se utiliza su conocimiento para detectar las etapas que conducirán a la parcial o total colmatación del sistema "Laguna de Fúquene".

DESCRIPCION DEL AREA

La Laguna de Fúquene es un sistema léntico ubicado al Norte del Departamento de Cundinamarca, sobre la vertiente Occidental de la Cordillera Oriental a 100 km al Noreste de Bogotá; su situación geográfica es: 5° 28' 12" Lat N y 73° 44' 14" Long W con una elevación de 2.543 m.s.n.m. (Fig. 1). (DE MIER, 1936).

Constituye el cuerpo de agua más septentrional del Valle de Ubaté que se encuentra precedido por las Lagunas de Cucunubá y Palacios; en conjunto pueden ser consideradas como restos de un desaparecido lago de altiplanicie. De acuerdo con los estudios realizados por CAR (1968, 1979a) y CAR (1965), su área aproximada es de 30 Km² (2.400-3.000 Ha), con una longitud en su eje mayor de 9.100 m y 6.200 m de ancho. El volumen de sus aguas oscila entre 45 - 90 millones de m³. La profundidad media es de 1 m y la máxima es de 7 m. (CAR, 1974).

La Laguna de Fúquene es de origen tectónico y al igual que la planicie circundante forma parte de un valle precuaternario que por movimiento de la corteza terrestre se represó hacia el Norte y luego se rellenó por sedimentos cuaternarios de fertilidad notable (HUBACH, 1953) (CAR, 1979a).

La Laguna de Fúquene y los pantanos adyacentes se formaron posiblemente a partir de un glaciar que existió en los cerros de Chiquinquirá. Las masas enormes de detritos arrancadas por el hielo de las formaciones sobre las cuales corría, se acumularon contra las rocas duras del cauce del río Suárez en las vecindades del sitio denominado La Copetona, localizándose en el punto en donde el río atraviesa los cerros que rodean el valle de Saboya.

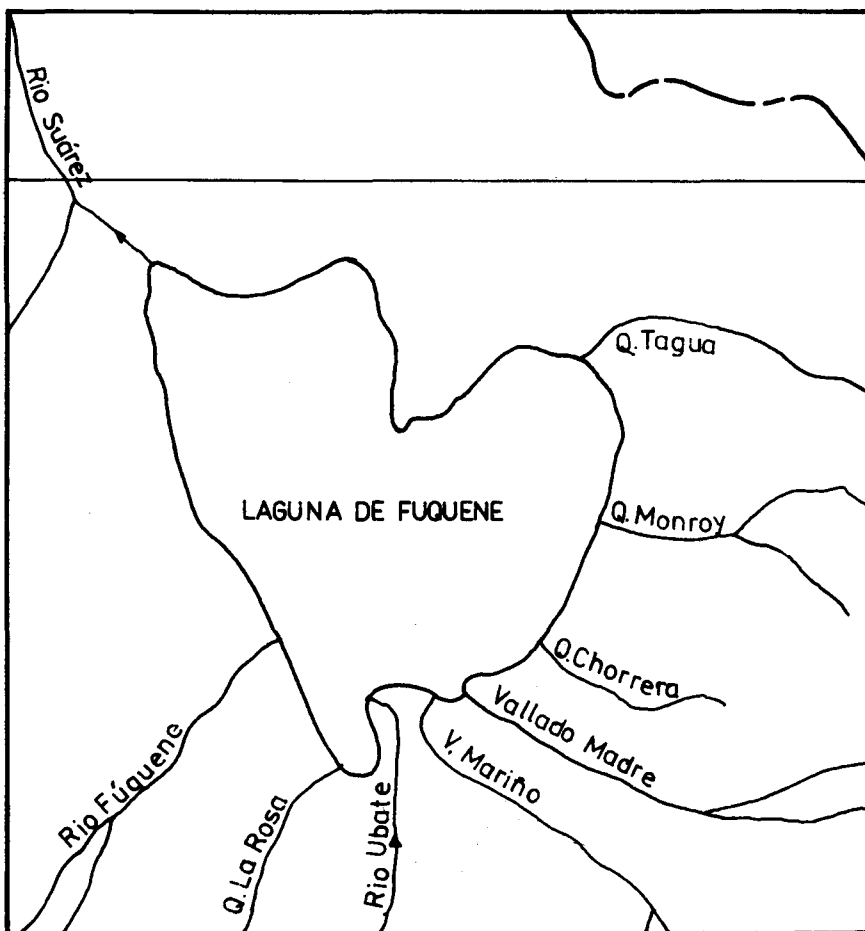
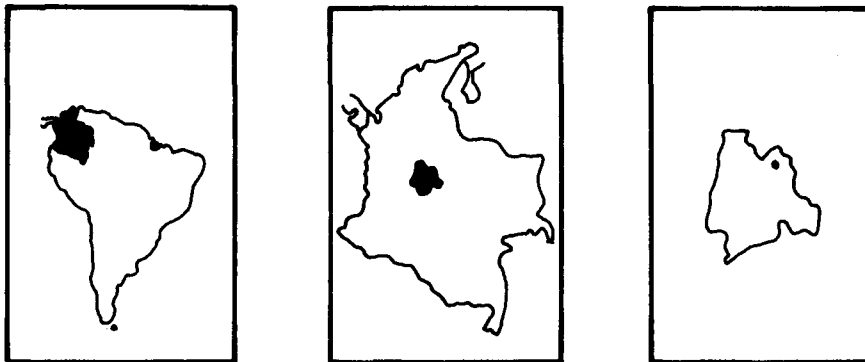
Las masas de material detrítico formaron una represa natural que detuvo la corriente de agua; poco a poco se formó la Laguna y llenó las ensenadas originadas por el levantamiento de la cordillera. En el sector ocupado por la represa descrita, el valle es angosto, lo cual permitió la acumulación rápida de los sedimentos requeridos para obstruir el paso de las aguas de deshielos y cuya única salida posible era el cauce del río Suárez. De modo que, resumiendo, el origen de la Laguna se explica por la acción conjunta de la glaciación y la presencia de una fosa tectónica (IGAC, 1965).

En el Valle de Ubaté afloran rocas sedimentarias del Cretáceo y del Terciario además de sedimentos inconsolidados del Cuaternario (fig. 2b). DE SPEELMAN (1982), observa que en la región del Valle de Ubaté existen dos ambientes de deposición estratigráfica, marina y continental. El Cretáceo se caracteriza por presentar un ambiente marino con variaciones en los niveles de influencia que van desde poco profundo pasando por sublitoral hasta plataforma continental que se caracteriza además por presentar una composición de areniscas y arcillolitas principalmente.

A finales del Cretáceo e inicios del Terciario (Formación Guaduas) se presenta una transición de ambientes de deposición del medio marino al continental fluvial. Posteriormente desde el Paleoceno al Holoceno el ambiente de deposición es continental produciendo variaciones en la composición litológica de las diferentes formaciones.

Las diferentes unidades estratigráficas presentan acuíferos y acuitardos que influyen en la hidroquímica de las aguas superficiales del Valle de Ubaté. De acuerdo con DE SPEELMAN (1982), las aguas subterráneas son de tipo bicarbonatada, clorurada, sulfatada, magnésica con calcio, magnesio o sodio como catión principal. Su conductividad oscila entre 54 y 8.000 mho/cm a 28°C, valores de dureza total entre 22 y 3.000 ppm, y presentan altos valores de Fe (0.02 a 155 ppm).

VAN DER HAMMEN y VAN GEEL (1982), analizan la secuencia vegetacional y climática de la Cordillera Oriental desde el Pleniglacial medio hasta el Holoceno, y registran las variaciones en el nivel de la Laguna, ocasionadas por el aumento en la precipitación, las variaciones en la temperatura y las deposiciones volcánicas periódicas. El estudio de



Escala 1:1.000.000

FIGURA 1. Ubicación geográfica de la Laguna de Fúquene.

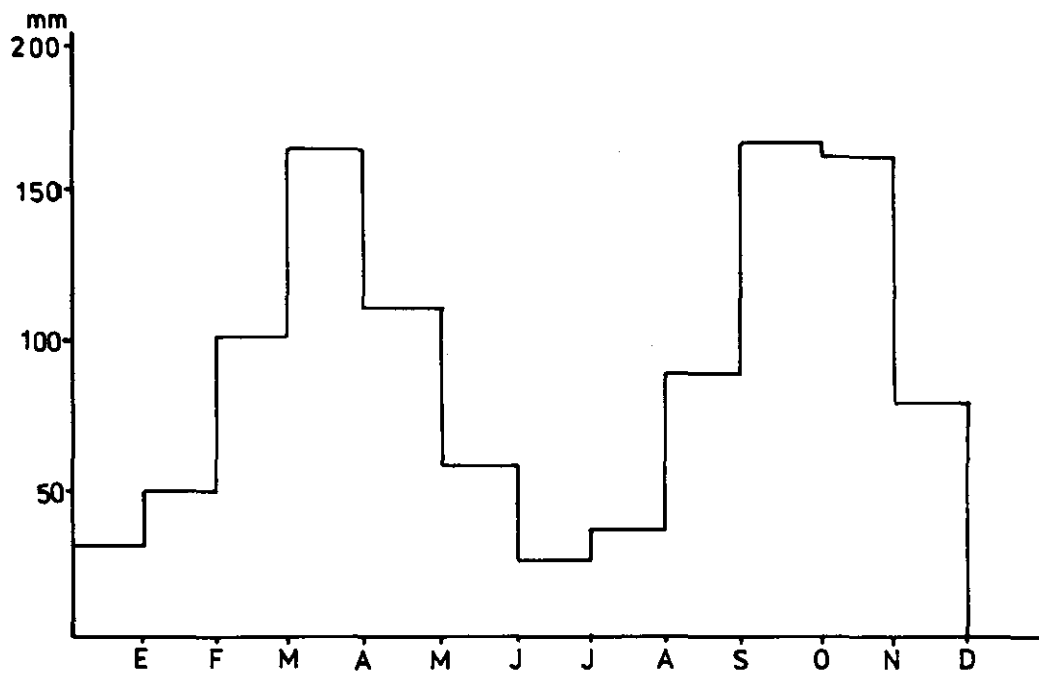


FIG. 2 a

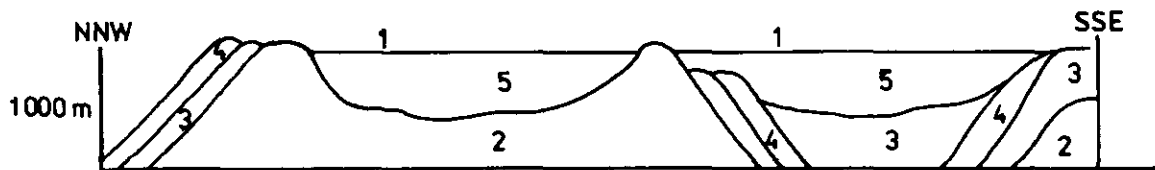


FIG. 2 b

- | | |
|---|------------------------------------------|
| 1 | Laguna de Fúquene |
| 2 | Formación San Gil |
| 3 | Formación arenisca de Chiquinquirá |
| 4 | Formación arenisca de Chiquinquirá medio |
| 5 | Depósito cuaternario lacustre. |

FIGURA 2 a. Precipitación media mensual (1966 – 1978) de la estación isla del Santuario, Laguna de Fúquene (datos según Serrano y Jousma 1980).

FIGURA 2 b. Corte geológico del sector de la Laguna de Fúquene. Según De Spielman. 1982.

las unidades estratigráficas por los autores mencionados, permitió evaluar la historia de ciertas poblaciones de algas predominantes. Así, se presentaron temporalmente considerables aumentos de las poblaciones de *Pediastrum sp* indicativos de la eutrofización de las aguas y el predominio en el Tardiglacial de *Coelastrum reticulatum*, debido a aumentos en la temperatura.

La Laguna de Fúquene es el elemento principal del sistema hidrográfico del Valle de Ubaté - Chiquinquirá. Los ríos Lenguazaque, Suta y Ubaté, desembocan en el costado Sur de la Laguna, después de reunir las aguas de numerosas quebradas y arroyos; en tanto que los vallados Madre y Mariño y las quebradas Tagua, Monroy y La Chorrera desaguan por el sector Oriental. El río Fúquene y la quebrada de La Rosa vierten sus aguas por el costado Occidental. El río Saravita o Suárez nace en la Laguna y constituye el único desagüe natural (Fig. 1).

El sistema hidrográfico del Valle de Ubaté se caracteriza particularmente por la elevación general de fondos (lechos fluvial y lacustre), lo cual determina la necesidad de utilizar compuertas para asegurar la regulación de las corrientes y caudales, antes de su desembocadura en la Laguna de Fúquene (CAR, 1979a). Las compuertas permanecen abiertas en sequía y cerradas en tiempo de lluvias (CAR, 1979a).

De acuerdo con los estudios realizados por CAR (1979a) y CAR (1974) el tiempo de retención hidráulica de la Laguna es de 6 a 9 meses.

El paso del cinturón de convergencia intertropical determina el régimen bimodal de lluvias, distribuidas en dos períodos húmedos (marzo a junio y septiembre a noviembre) y dos períodos secos (julio-agosto y diciembre a febrero) característico del clima de la Laguna. (Fig. 2a.).

La temperatura promedio del Valle es de 12-13°C y la precipitación promedio de 1.053 mm. Sin embargo, en el sector Sur, la precipitación es de 700 mm y en el sector Norte de hasta 1.300 mm (Fig. 3). Además, la condición de valle transversal causa variaciones locales en el clima.

Los suelos de las áreas circundantes de la Laguna corresponden a dos series. La zona Oriental donde predominan los relieves planos, se presenta la SERIE LAGUNA, conformada por suelos ácidos con buen drenaje y alta salinidad. En el Noreste se encuentra la SERIE TIERRA PANTANOSA, conformada por antiguos lechos de la Laguna, ahora en proceso de desecación que aún permanecen húmedos durante todo el año. (IGAC, 1965).

METODOLOGIA

La ubicación de las seis estaciones de muestreo se hizo con base en observaciones preliminares que abarcaron todo el cuerpo de aguas libres de la Laguna, teniendo en cuenta los siguientes parámetros distintivos: O₂, CO₂, pH, conductividad, transparencia y composición cualitativa del fitoplancton de acuerdo con las recomendaciones dadas por CASTAGNINO, (1982) y SALAS, (1983). (Fig. 3).

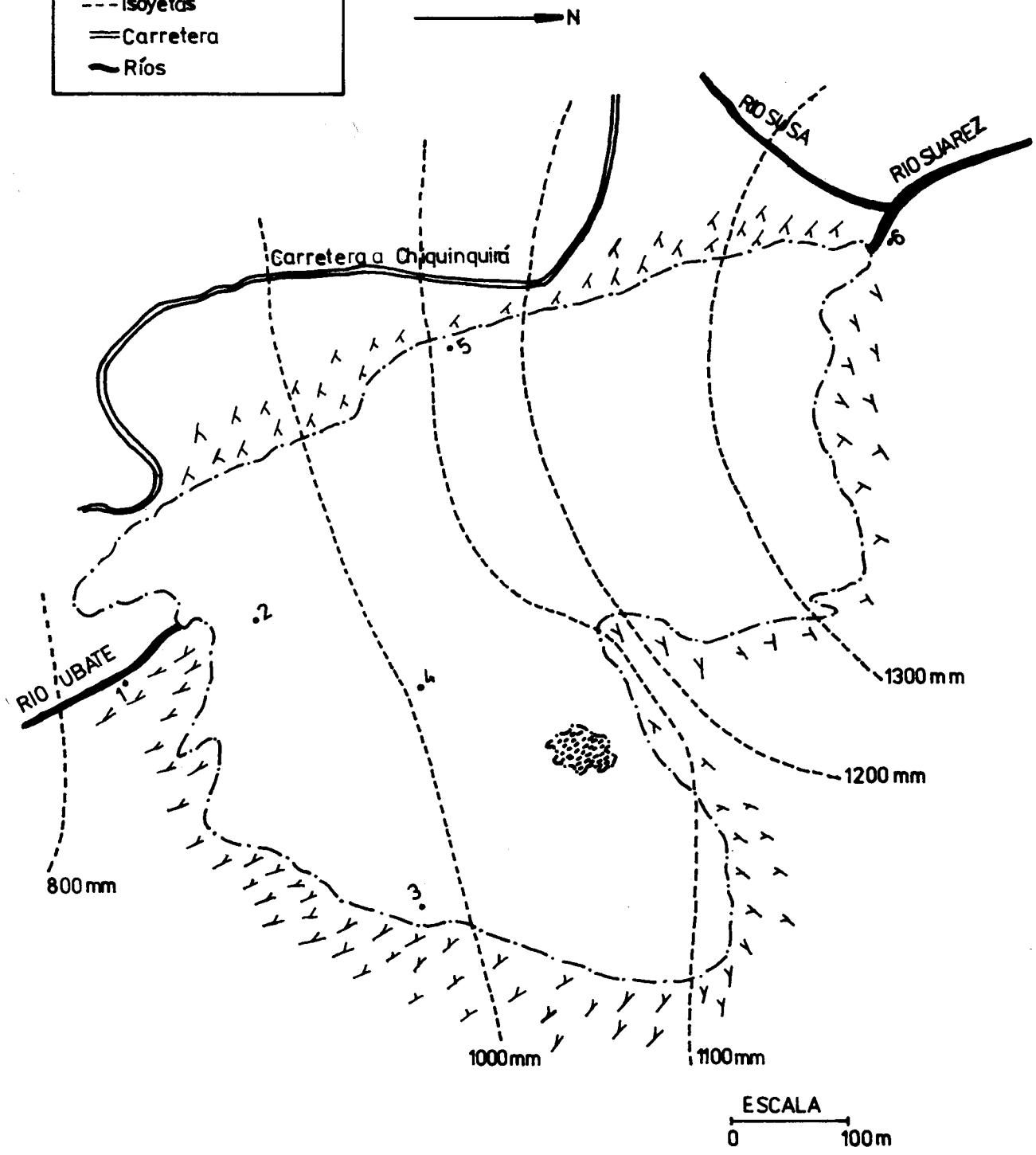
En cada estación se tomaron muestras para análisis biológico, tanto en la superficie como a 40 cm de profundidad, utilizando una botella Kemmerer de un litro de capacidad. Simultáneamente, se tomaron en el campo datos de temperatura superficial (°C), pH con un equipo Corning Meter pH 125, O₂ en ppm por el método Winkler (GREESON, 1979). Así mismo, dos muestras para efectuar análisis físico-químicos, en el laboratorio. Para la determinación de nitrógeno amoniacal se preservó una de las dos muestras a 4°C a la cual se le añadió H₂SO₄ concentrado, con el fin de obtener un pH inferior a 2 y asegurar de este modo la ausencia de fosfatos (APHA, 1963; CASTAGNINO, 1982). La otra muestra también refrigerada se utilizó para determinar la acidez, alcalinidad total, cloruros, conductividad, CO₂, dureza total debida al CaCO₃, fósforo total, Nitrógeno-Nitrito, Silicio, Sulfatos y D.B.O. Los análisis de las muestras se efectuaron dentro de las 24 horas siguientes a su recolección empleando los métodos estandarizados por APHA (1963). En las mismas estaciones se tomaron muestras de Erlenmeyer esterilizados para conteo total y fecal en placa y tubo de sedimentación, (GREESON, 1979). Con el objeto de complementar los análisis bacteriológico y de D.B.O., se colectaron muestras en el río Ubaté, 10 km antes de su desembocadura en la Laguna.

Las muestras de fitoplancton se fijaron en una solución de formol al 4% con lugol (0.5 ml de solución por 100 ml de muestra) y ácido acético al 70% (LUND *et al.*, 1958). Las muestras de zooplankton se fijaron en una solución de formol al 3%. Los macrófitos se recogieron y montaron de acuerdo con las recomendaciones dadas por FORERO (1977).

Las diatomeas se limpiaron con el método de oxidación con KMnO₄ y H₂O₂ (FERNANDEZ, 1982), antes del estudio microscópico para la identificación. Las especies filamentosas se cultivaron en medio Bristol y Chu para facilitar la identificación (FOGG, 1965).

El análisis cuantitativo de las muestras de fitoplancton se efectuó con el método del microscopio invertido, observando de 5 a 20 ml de muestra sobre toda la cámara de sedimentación a fin de no

- CONVENCIONES**
- Contorno de la laguna
 - ▨ Isla Santuario y zona pantanosa.
 - Estación de muestreo
 - Isoyetas
 - == Carretera
 - ~ Ríos



ESCALA
0 100m

FIGURA 3. Mapa de la Laguna de Fúquene: Se indican los sitios de muestreo E₁..., y las isoyetas. Tomado de Nassar (1979).

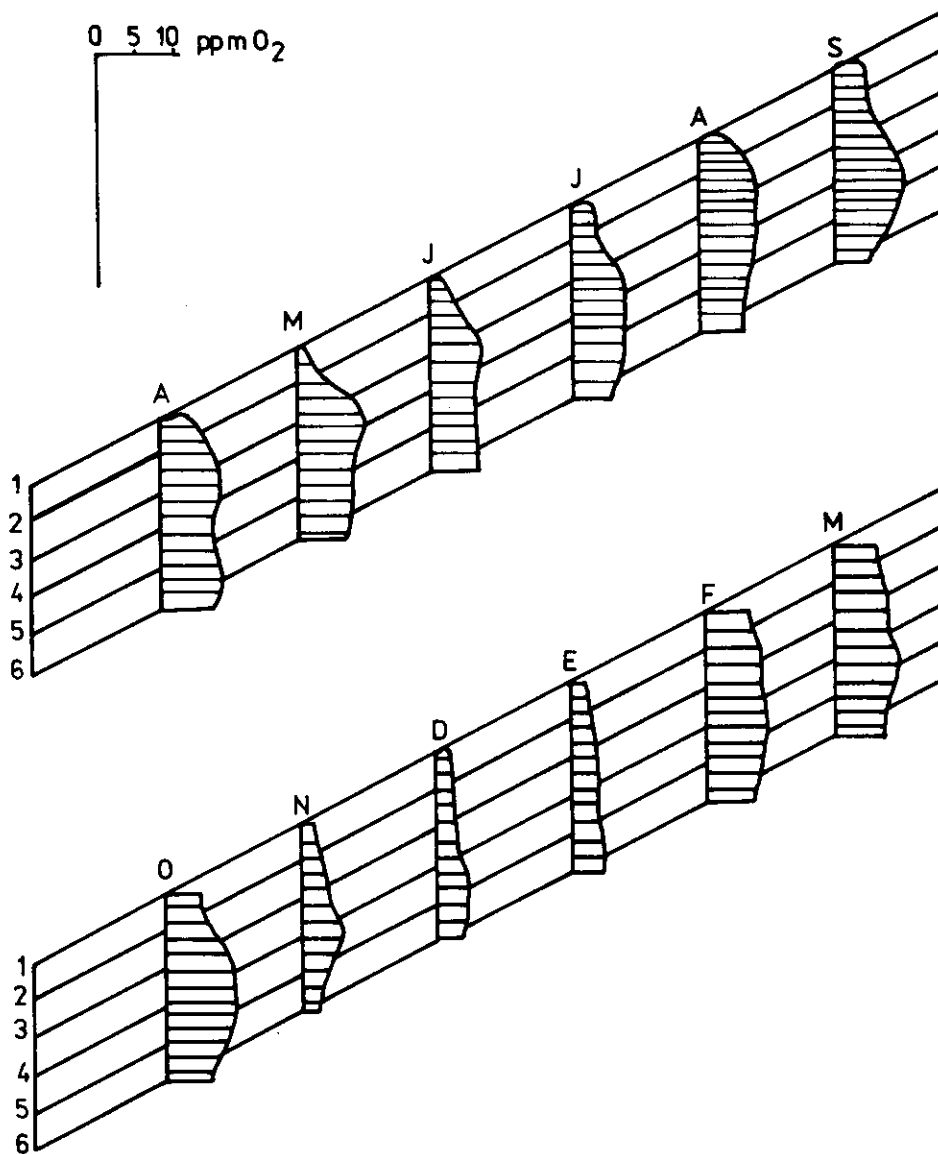


FIGURA 4. Variación de la concentración de oxígeno disuelto (ppm) durante los doce meses de muestreo (eje diagonal) en las seis estaciones (eje vertical) de la Laguna de Fúquene.

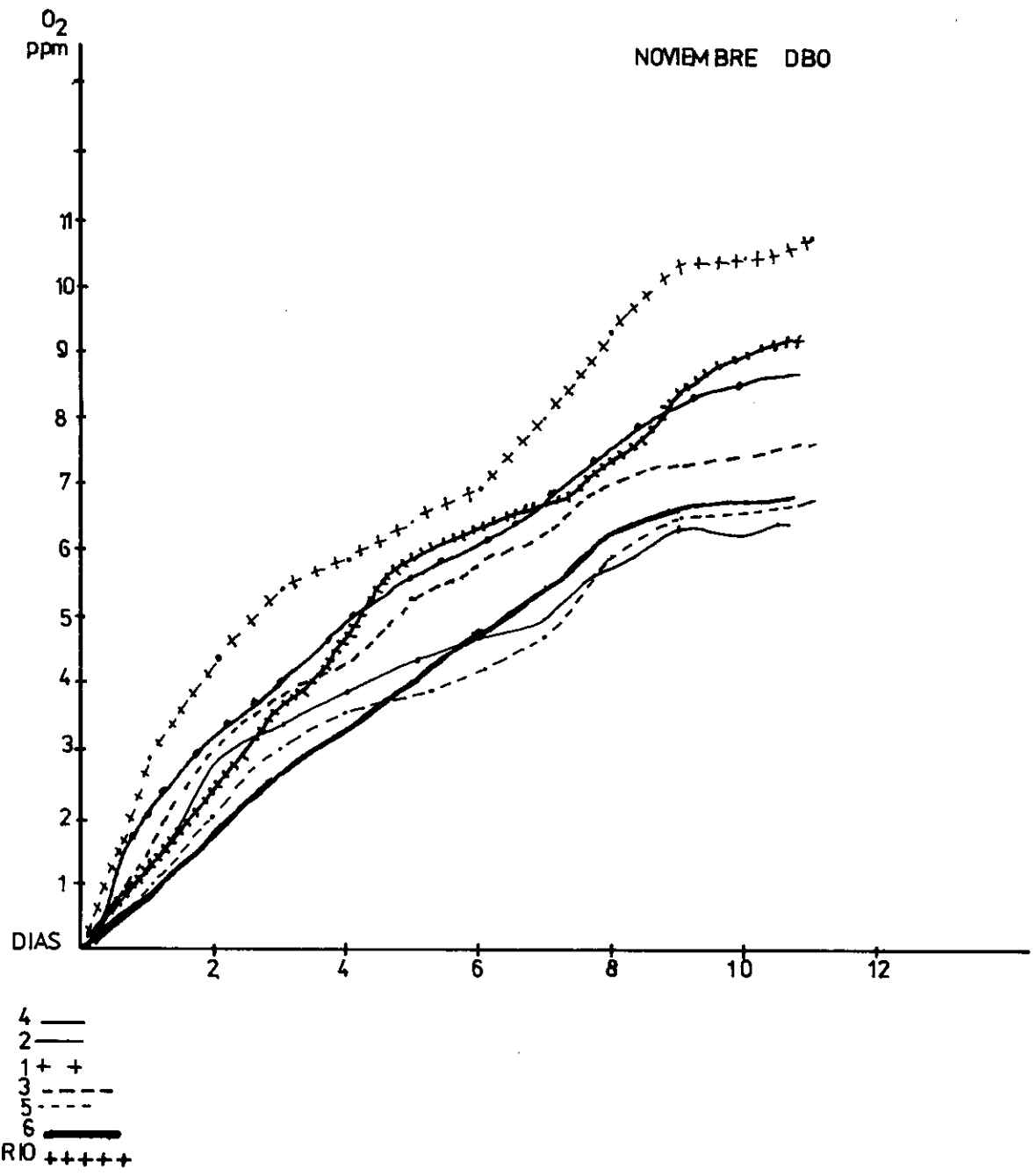


FIGURA 5. Valores en la demanda bioquímica de oxígeno (DBO) por consumo de oxígeno (ppm) para las seis estaciones de muestreo y el río Ubaté en el mes de noviembre (1984) correspondiente a la época lluviosa.

sobrepasar el 10% de error en el límite de confiabilidad de 0,95 (LUND ET AL, 1958). Las algas filamentosas y/o coloniales se tomaron como un solo individuo, anotando el promedio de células por organismo en estas especies.

Para el análisis e interpretación de los datos se utilizaron técnicas de información para la diversidad (MARGALEF, 1957), y métodos de ordenación (CLIFFORD y STEPHENSON, 1975), mediante la elaboración de los respectivos algoritmos y posterior corrida en el Centro y Procesamiento de Información de la Universidad Nacional.

RESULTADOS Y DISCUSION

Características Físico-Químicas

Las condiciones específicas de la cuenca del Valle de Ubaté se reflejan en las aguas de la Laguna de Fúquene principalmente a través del aporte de materia orgánica (utilización de fertilizantes en los cultivos agrícolas y presencia de aguas negras provenientes de los asentamientos humanos) y materia inorgánica (excesiva erosión, ocasionada por la disminución de la cobertura vegetal). Las variaciones en las concentraciones de Oxígeno disuelto (Fig. 4) muestran las diferentes formas de uso humano y el estado actual de los ecosistemas que inciden en la composición de las comunidades biológicas presentes en la Laguna. La figura muestra cómo las fluctuaciones en la entrada de sustancias alóctonas provenientes de la cuenca producen las variaciones en las concentraciones de Oxígeno disuelto en la Laguna. Así entre los meses de noviembre y enero se encuentran los menores valores puesto que el período más lluvioso comprende los meses de noviembre-diciembre y su efecto se extiende hasta enero. Pero la concentración de O_2 no es uniforme en todo el cuerpo de la Laguna, sino que varía espacialmente. Así la estación 4 (zona limnética), posee los valores más cercanos a la saturación (7.42 mg/lit, calculada según la fórmula de GOLTERMAN Y CLYMO, 1971). En contraste, las estaciones 1 y 2 presentan las concentraciones menores de Oxígeno disuelto, debido al consumo de Oxígeno en los procesos de oxidación de la materia orgánica. Los valores de la D.B.O. obtenidos durante el mes de noviembre (Fig. 5, mes lluvioso) y en el mes de febrero (Fig. 6, mes seco) corroboran esta explicación.

Según MARGALEF (1983), las variables que muestran alta correlación positiva con la conductividad se consideran de proporcionalidad constante, ya que sus cambios son en cierto grado independientes de la actividad biológica y dependen, más que todo, de las características hidrogeológicas de la cuenca. El conjunto de estas variables caracteriza la composición mineralógica de la cuenca y, a la vez, refleja la composición química de las aguas subterráneas del Valle de Ubaté.

En la figura 7b, se muestran las variaciones de la dureza total expresada en forma de carbonato de calcio. Tales variaciones son apropiadas para apreciar la variación de la conductividad. Así mismo las variaciones del silicio, de los cloruros, y de los sulfatos, hacen ver tal variación, aunque en menor grado.

En la figura 8, se aprecia la alta correlación encontrada entre la concentración del CO_2 y la acidez total, que, como se sabe, mide la cantidad de equivalentes de iones de H^+ necesarios para neutralizar los iones OH^- , y determina en forma indirecta la capacidad tampón que poseen las aguas de la Laguna de Fúquene, principalmente ocasionada por la alta concentración del ión bicarbonato en las aguas subterráneas de la Laguna. De esta forma se aprecia también el efecto que produce este ión en la variación del pH.

El fósforo y el nitrógeno intervienen intensamente en los procesos biológicos de la Laguna, por lo cual no presentan correlación positiva con respecto a la conductividad (Fig. 8); por la misma razón según MARGALEF (1983), se deben considerar como parámetros de proporcionalidad variable.

En la Laguna de Fúquene, de acuerdo con los resultados consignados en la figura 7a, durante los meses de mayo, enero y marzo disminuye la relación N/P; mientras que durante los meses de julio, septiembre, octubre, noviembre y febrero ocurre lo contrario. Los demás meses del año mantienen aproximadamente la relación teórica esperada. Las variaciones de la relación N/P dependen del aumento de la concentración de amonio, procedente de la descomposición de la materia orgánica de la Laguna y del aumento del fósforo ocasionado por los procesos del lavado de los suelos y de las zonas agrícolas de la cuenca. De modo que sólo indirectamente las variaciones de la relación N/P dependen, de las épocas de lluvia y de sequía.

El sulfato posee valores altos en la Laguna, por estar presente en las aguas subterráneas.

Las aguas de la Laguna de Fúquene presentan valores altos de amonio, sulfato, fosfato, hierro, manganeso, mientras que los valores de oxígeno disuelto están por debajo de los establecidos en las normas internacionales para uso humano, como se observa en la tabla 1. Por lo tanto, las aguas de los ríos Ubaté, Suárez y de la Laguna de Fúquene pertenecen a la clase II (CAR, 1979b).

Resumiendo, la Laguna de Fúquene es un sistema sometido a tensión o eutrofización. Los efectos de la eutrofización se minimizan merced a los mecanismos de homeóstasis que posibilitan el surgimiento de circuitos alternos al flujo principal de la materia, que regulan las variables mayormente implicadas en el fenómeno de la eutrofización, como

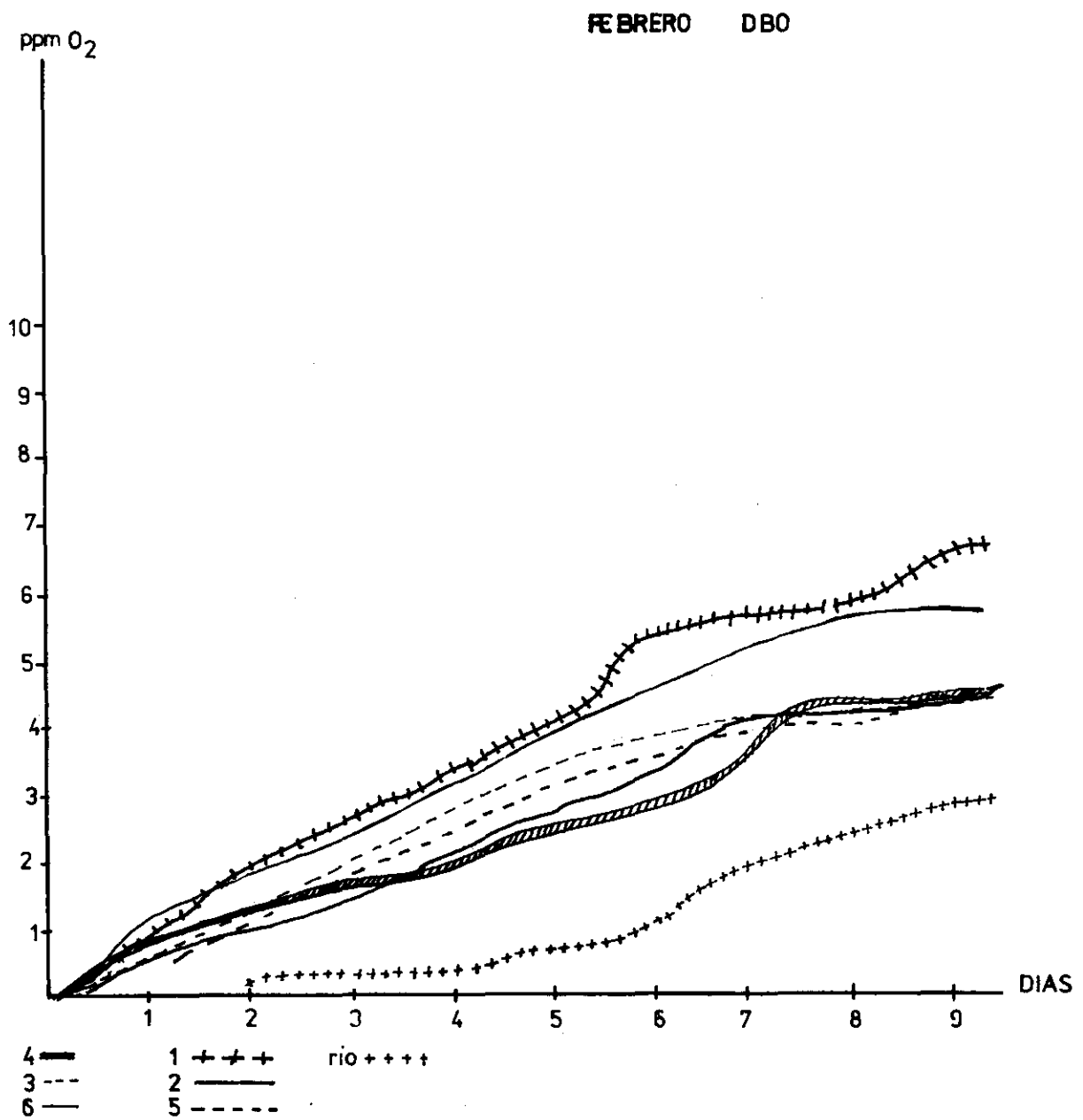


FIGURA 6. Valores en la demanda bioquímica de oxígeno (BDO) por consumo de oxígeno (ppm) para las seis estaciones de muestreo y el río Ubaté en el mes de febrero de 1985 correspondiente a la época seca.

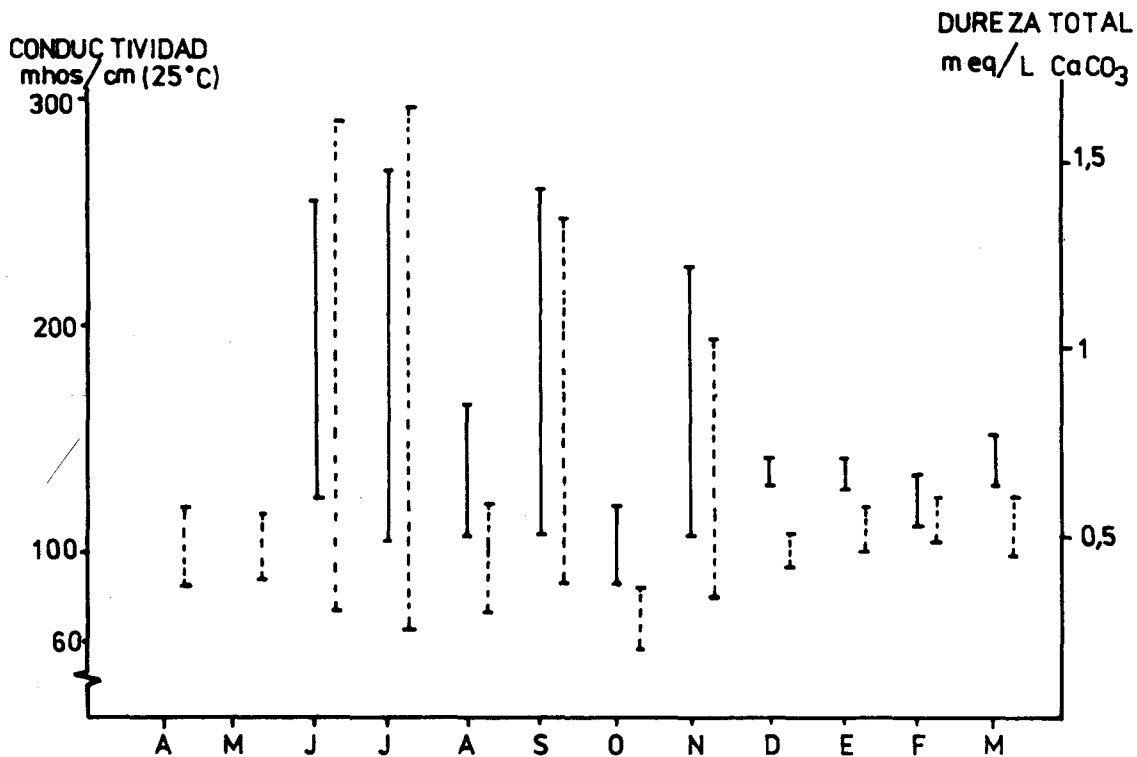
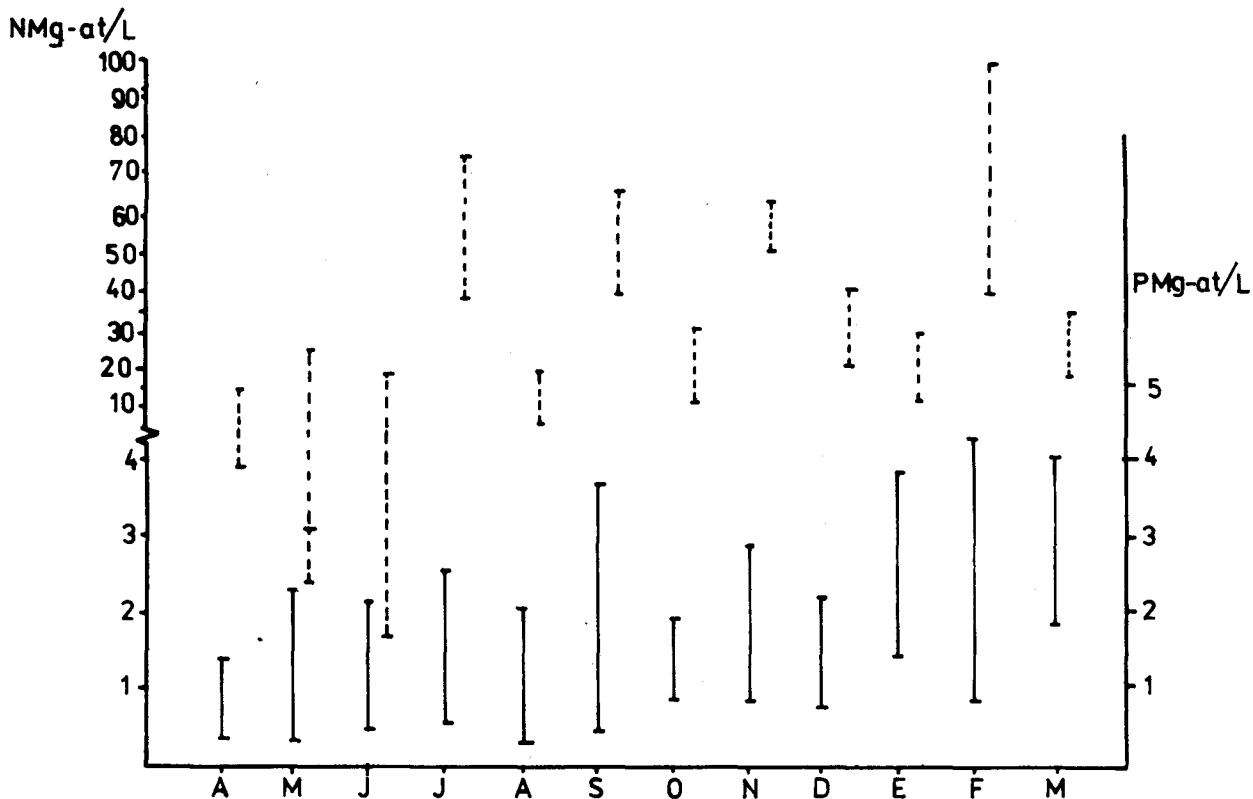


FIGURA 7

a- Rangos de variación para nitrógeno (-----) y fósforo (——) en Mg - at/L

b- Rangos de variación para la conductividad (-----) y la dureza total (——)

Para los doce meses de muestreo en la laguna de Fúquene.

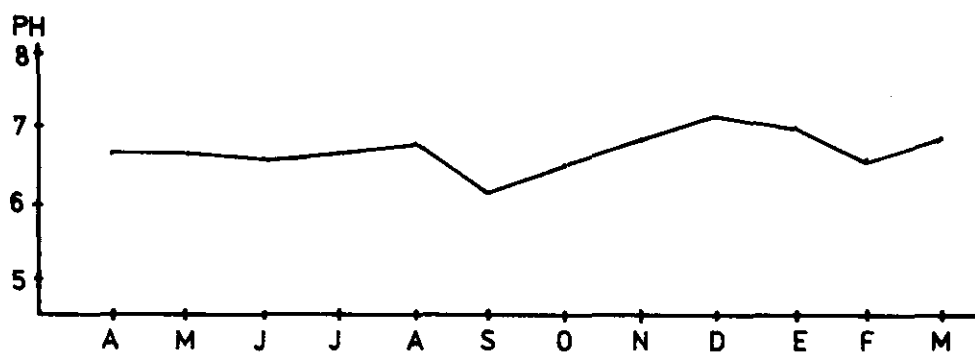
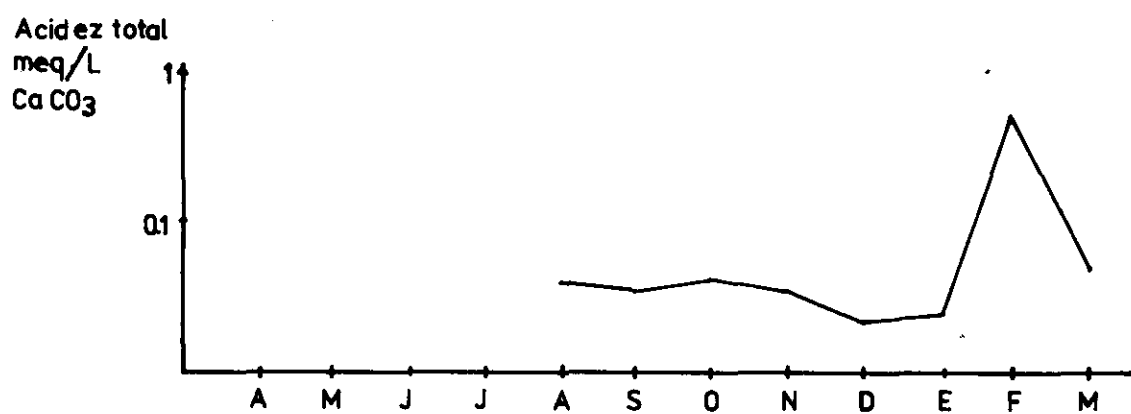


FIGURA 8. Variación en las concentraciones de CO₂ (ppm), acidez total (m-eq/L CaCO₃) y pH del promedio de la laguna de Fúquene.

TABLA 1. Rango de las Variables en la Laguna de Fúquene (en ppm), Comparados con las Normas Permisibles para uso Humano (en ppm).

Variable	Laguna	Norma permisible
O ₂	1-9	más de 5
pH	5-8	5-8
NO ₃	0.0-1.87	menos de 10
NO ₂	0.0-0.16	menos de 10
NH ₄	0.013-1.50	menos de 0.2
PO ₄	0.001-0.39	menos de 0.05
Dureza Total (CaCO ₃)	18-71	menos de 8 (Aguas blandas)
Acidez Total (CaCO ₃)	0.0-55.9	menos de 100
SO ₄	0.8-71.15	menos de 50
Alcalinidad Total (CaCO ₃)	7.2-43.39	menos de 50
CL	5.4-28.8	menos de 250
SiO ₂	0.0-52	menos de 100
Conductividad (Mmhos/ cmaa 25°c)	60-297.5	menos de 250
*Fe	7-8	menos de 0.3
*Mn	0.2-0.5	menos de 0.3
*Mg	40	menos de 0.5

* Tomado de CAR, 1974.

lo ha demostrado SCHINDLER (1977). Tales circuitos para el nitrógeno son los siguientes:

Aguas libres ⇌ Sedimento ⇌ Atmósfera

Y para el fósforo: Agua libres ⇌ Sedimento

Como es bien sabido, el papel regulador de estos circuitos alternos ha sido objeto de comentarios por parte de MARGALEF (1983).

En el esquema se resumen los fenómenos de regulación creados por el sistema Laguna de Fúquene para los ciclos de N y P, y las reacciones de las respectivas comunidades biológicas de la Laguna.

Las condiciones hidroquímicas de la Laguna de Fúquene favorecen la insolubilización y precipitación del fósforo en el sedimento, debido principalmente a las altas concentraciones de Ca y Fe presentes en el medio. Sin embargo, el fósforo atrapado en el sedimento puede retornar al medio como el resultado de fenómenos físico-químicos o biológicos. Lo primero ocurre cuando las aguas intersticiales, en contacto con el sedimento, son reductoras y por lo tanto tienden a liberar el fósforo. Tal tendencia es mayor en el caso del fosfato férrico que en el del fosfato cálcico (PATRICK y KALID, 1974).

Por otra parte, la ubicación geográfica de la Laguna con respecto al Valle de Ubaté, sobre el eje N-S, favorece la marcada influencia del viento, en cuanto que éste impide la segregación de capas (estratificación) por diferencia de densidad, debido a la temperatura reinante promedio (15°C), permitiendo de esta forma que la mezcla de las aguas llegue hasta el sedimento y se recicle nuevamente el fósforo atrapado.

También los procesos biológicos, en la Laguna de Fúquene, cumplen papel preponderante en el retorno del fósforo al medio. La vegetación de la zona litoral ejerce gran influencia en la dinámica del ecosistema de la Laguna, en cuanto constituye un sistema de transporte activo de nutrientes, entre el sedimento y el agua, que contrarresta la tendencia natural hacia la condición oligotrófica. Según MARGALEF (1983), los macrófitos desempeñan papel preponderante en la renovación del fósforo, aunque la lentitud de su descomposición determina que la velocidad de retorno del P a las aguas libres, sea lenta; más lenta inclusive que por la vía dentrítica. MITCHELL (1974) acepta parcialmente esta tesis, pero se aparta de ella en cuanto que, en términos cuantitativos, de todos modos los macrófitos aportan el 60% del C y demás nutrientes, entre otros el P, a las aguas libres. O sea que su aporte es mayor incluso que el de la vegetación terrestre.

La liberación de P por los macrófitos, representa una fuente adicional neta de este elemento para la zona litoral; y así, los organismos que viven allí, es decir, los que conforman las comunidades tico o tetoplanctónicas, perifíticas y bénticas son favorecidas por la diversificación de los nichos presentes (MITCHELL op. cit.; CARIGNAN y KALFF, 1982). Esto refuerza aún más la tesis, planteada en este trabajo, según la cual la comunidad de macrófitos y el fitoplancton del litoral cumplen papel significativo en la biología y funcionamiento de la Laguna de Fúquene.

La población de carpas (*Cyprinus carpio*) presente en la Laguna de Fúquene incrementa los procesos de circulación del fósforo del sedimento, ya sea removiéndolo, aumentando el oxígeno o produciendo cambios en los gradientes de pH y potencial redox, principalmente (MURPHY, 1962).

En el caso del Nitrógeno, el ciclo alterno: Laguna ⇌ atmósfera hace más difícil el manejo de este nutriente, por ejemplo, cuando se trata de regular procesos de eutrofización (SCHINDLER, 1977). Como es bien sabido, este fenómeno descrito como desnitrificación y/o fijación de nitrógeno ocurre principalmente cuando predominan en el medio los procesos de reducción que inducen alta degradación y bajos niveles de oxígeno disuelto. En la Laguna de Fúquene las condiciones predominantes y la gran cantidad de materia orgánica y arcillas presentes en los sedimentos disminuyen la dispo-

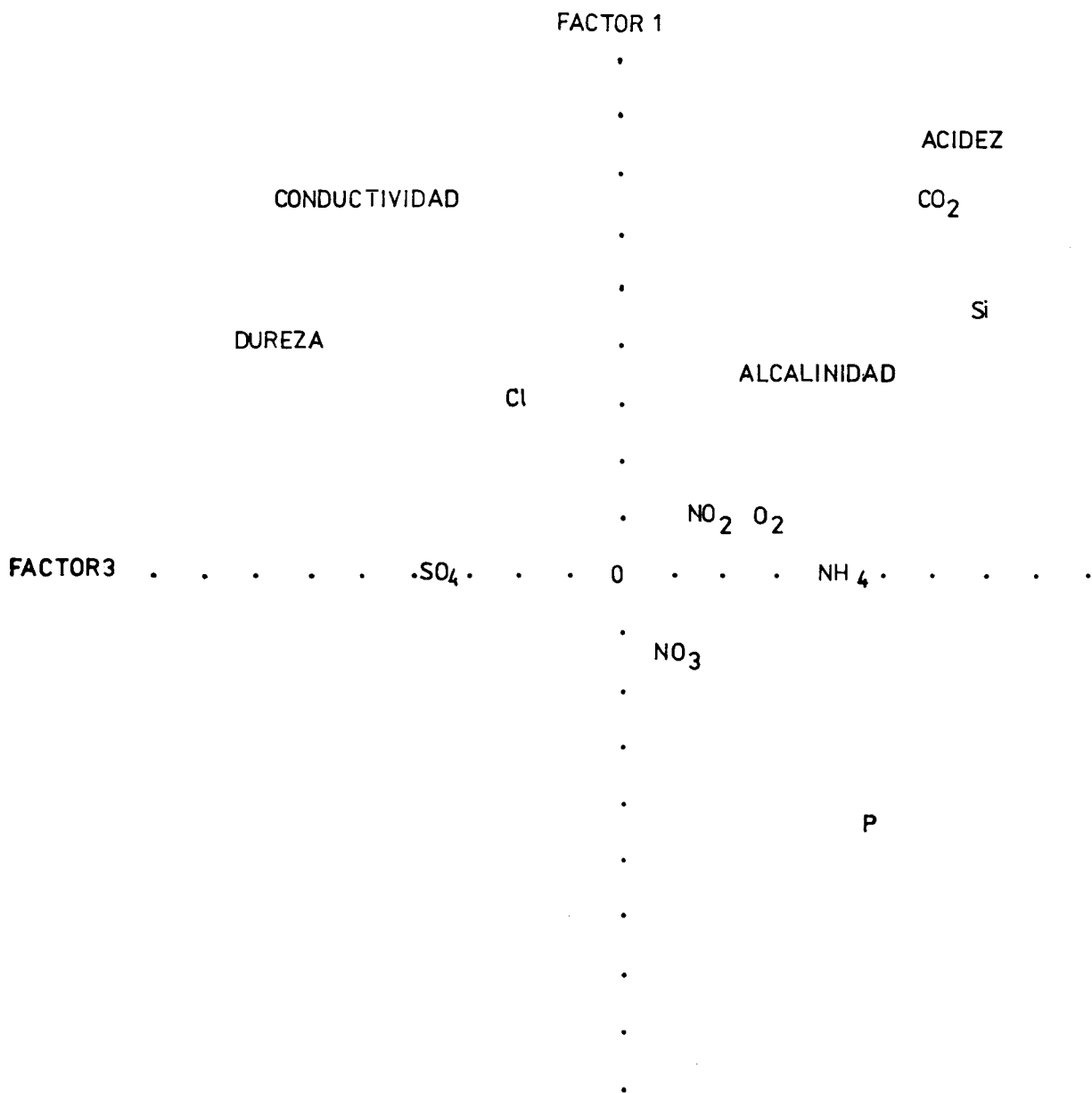


FIGURA 9. Componente principal (primer y tercer factor 0.39 y 0.22 de explicación) : con base a las correlaciones de la tabla 3 de los parámetros fisico-químicos en la Laguna de Fúquene.

bilidad de nitrógeno para las comunidades vegetales, especialmente en las estaciones 1 y 2, donde la concentración de oxígeno disuelto decrece fuertemente y el proceso de desnitrificación aumenta. Las algas cianófitas y las bacterias, capaces de fijar el nitrógeno atmosférico, que abundan en la Laguna de Fúquene, disponen, bajo tales condiciones, del medio más favorable para su desarrollo. Sin embargo, para la fijación del nitrógeno atmosférico, se requiere que ocurran entre otras, la formación de cámaras anaeróbicas en los heterocistes y en las células vegetativas. Pero aún bajo condiciones óptimas la fijación del N, no llegaría a ser un fenómeno evidente y generalizado en la Laguna, ya que de acuerdo con FOGG (1971), solamente representaría el 1% del nitrógeno total disponible en el medio.

Más aún, es probable que las bacterias jueguen un papel más decisivo que las Cianoficeas en la fijación del N. Por todo lo anterior, en este trabajo se plantea la hipótesis, según la cual, la gran abundancia de Cianoficeas en la Laguna de Fúquene debe estar más relacionada con los procesos de nutrición heterotrófica que con la fijación del nitrógeno atmosférico. De ser así, las Cianoficeas presentes en la Laguna satisfacerían las necesidades de nitrógeno, aprovechando otras fuentes alternas. FOGG *et al* (1973) y SHILO (1980) encontraron que las algas azul-verdosas, aprovechan como fuente alterna de nitrógeno, el amonio albuminoide. En desarrollo del presente trabajo también se confirmó el aprovechamiento de esta misma fuente por la comunidad de neuston presente en la Laguna.

Características Biológicas

FITOPLANCTON

Como resultado del presente estudio se registraron 57 especies de algas, de las cuales 26, son nuevos registros para Colombia, según se desprende de la tabla 2 (WETS, 1914; TAYLOR, 1935; MOLINA, 1983). Entre los nuevos registros, se incluye también *Staurastrum volans* var. *fuquenense*, presente en la Laguna (COESEL, DONATO y DUQUE, en prensa).

Las especies de algas de la Laguna de Fúquene conforman una comunidad fitoplanctónica producto de la convivencia de organismos de diferente origen, superpuestos en el mismo espacio (cuerpo limnético). En la tabla 3 aparecen 27 especies pertenecientes al euplancton, 10 al neuston 4 al tico-plancton (tetoplancton para MARGALEF, 1983) y 16 al perifiton-bentos.

La diferenciación espacial de las comunidades del fitoplancton de la Laguna, condiciona la particular distribución de las estaciones y subestaciones de muestreo, cuya ubicación se indica en la figura 10. Así, la presencia de macrófitos favorece la diversifi-

TABLA 2. Taxonomía de la Comunidad de Fitoplancton encontrada en la Laguna de Fúquene. (Fritsch, 1977); Fernández 1982; Lewin y Gibbs, 1981).

* Primer reporte para Colombia.

** Primer reporte para Sur América.

C = Clase O = Orden F = Familia

- C. Cyanophyceae
 - O. Chroococcales
 - F. Chroococcaceae
 - * *Aphanocapsa delicatissima* West & West
 - Chroococcus turgidus* (Kütz) Næg
 - Gloeocapsa* sp
 - Microcystis aeruginosa* Kütz
 - O. Nostocales
 - F. Oscillatoriaceae
 - Oscillatoria* sp
 - Porphyrosiphon* sp
 - F. Nostocaceae
 - * *Anabaina (Anabaena) circinalis* Rabenhorst
 - Anabaina* sp1
 - Anabaina* sp2.
- C. Chlorophyceae
 - O. Volvocales
 - F. Volvocaceae
 - Eudorina elegans* Ehr.
 - F. Palmellaceae
 - Sphaerocystis* sp.
 - O. Chlorococcales
 - F. Characiaceae
 - Characium* sp
 - F. Oocystaceae
 - Oocystis* sp
 - F. Dictyosphaeriaceae
 - Dictyosphaerium pulchellum* Wood
 - F. Hydrodictyaceae
 - Pediastrum boryanum* (Turp) Menegh
 - Pediastrum duplex* Meyen
 - F. Scenedesmaceae
 - Scenedesmus quadricauda* (Turp) Breb
 - * *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh) Chodat
 - Scenedesmus denticulatus* Lag.
 - Scenedesmus arcuatus* Lemm.
 - * *Scenedesmus ecornis*
 - * *Scenedesmus abundans* (Kirch) Chodat
 - F. Botryococcaceae
 - Botryococcus braunii* Kütz
 - O. Oedogoniales
 - F. Oedogoniaceae
 - Oedogonium* sp
 - O. Conjugales
 - F. Zygnemaceae (Zygnemataceae)
 - Zygnema* sp
 - Spirogyra* sp
 - F. Mougeotiaceae
 - Mougeotia* sp
 - F. Desmidiaceae
 - * *Closterium limneticum* Lemm.
 - * *Closterium acutum* Bréb

- * *Staurodesmus lobatus* var. *ellipticus* forma *minor*
(Sinonimo: *Cosmarium contactum* var. *papollatum*)
- * *Staurodesmus dejectus* (bréb) Teil
- * *Cosmarium punctulatum* Břeb
- * *Staurastrum chaetoceras* (Schröd) Smith
- ** *Staurastrum volans* W & G. S. West

C. Xanthophyceae

- O. Heterochloridales
- F. Heterochloridaceae
- Pleurochloris* sp

C. Bacillariophyceae

- O. Centrales
- F. Coscinodiscaceae
- * *Cyclotella bodanica* Eulenk
- * *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs
- Melosira italica* Kütz
- O. Pennales
- F. Fragilariaceae
- * *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun
- Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz
- F. Naviculaceae
- * *Navicula capitata* Ehr.
- Navicula rhynchoncephala* Kütz
- Navicula* sp
- F. Cymbellaceae
- * *Cymbella ventricosa* Kütz
- F. Gomphonemaceae
- Gomphonema parvulum* (Kütz) Grun
- F. Epithemiaceae
- * *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz

C. Euglenophyceae

- F. Euglenaceae
- * *Euglena acus* Ehr.
- * *Euglena oxyuris* Schmarida
- * *Euglena elastica* Prescott
- * *Euglena gracilis* Klebs
- Euglena* sp
- * *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein
- * *Trachelomonas armata* (Ehr.) Stein
- * *Trachelomonas acanthophora* Stokes
- Leponcinclis* sp
- * *Phacus triqueter* (Ehr.) Duj.
- * *Phacus longicauda* (Ehr.) Duj.

cación de hábitats en la zona litoral. Para poder observar esta diversificación, se estableció el conjunto formado por las estaciones y subestaciones: 1, 2, 3, 5 y 6 que se ubican cerca de la zona litoral. La estación 4 difiere notablemente por pertenecer a la zona limnética. El máximo influjo de materia orgánica alóctona por el río Ubaté caracteriza el grupo

1 de la figura. Los procesos dinámicos de utilización y degradación de la materia orgánica, se observaron en las estaciones de los grupos 2 y 3.

Tal como muestra la misma figura, las subestaciones situadas a 40 cm de profundidad presentan mayor abundancia de organismos, debido a la turbulencia que desplaza a las comunidades a zonas más profundas. La sedimentación pasiva favorece la concentración de organismos en capas sub-superficiales, como ya fuera observado en otros sitios por otros autores (MURPHY, 1962; TITMAN y KILHAM, 1976). Además, parece que la reproducción es favorecida por condiciones de baja intensidad lumínica de acuerdo con MARGALEF (1978a); ya que entonces los procesos de fotooxidación (inhibición fotosintética por saturación de los centros de reacción de las moléculas de clorofila) son menores de acuerdo con MURPHY (op. cit.) y SHILO (1980).

En la Laguna de Fúquene, se distinguen tres grandes grupos de organismos del fitoplancton con respecto al manejo del fósforo.

El primer grupo está conformado por *Scenedesmus* spp, *Microcystis aeruginosa*, *Pediastrum* spp, *Cosmarium* spp y Diatomeas penales, organismos que toman rápidamente el P en cantidad excesiva, cuando está disponible y lo convierten en polifosfatos. Este comportamiento les permite multiplicarse con relativa rapidez; sin embargo, excretan al medio reducidas cantidades de P, por lo cual su contribución a la renovación de este elemento es baja. Por esto mismo no son buenos indicadores del P presente en el medio, como ha sido ya mencionado por OWENS y ESAJAS (1976) en su revisión sobre el significado fisiológico de los principales factores que influyen sobre la biología de las algas.

El segundo grupo está conformado por las Diatomeas centrales cuplanctónicas, tales como *Cyclotella bodanica* y las especies de *Melosira* presentes en la Laguna. Estas algas se multiplican rápidamente cuando hay aumento en la concentración de P disponible, y presentan altas tasas de renovación de fosfatos por ser permeables a estos compuestos. Por esta razón, son buenas indicadores de las concentraciones reales del P disponible en la Laguna de Fúquene. Ya LUND (1959) registró el mismo comportamiento de poblaciones de la especie *Melosira italica* en la utilización y dinámica del P interno, en el Lago Windermere (Gran Bretaña).

La velocidad de renovación del P en las células de las especies de *Anabaina* es intermedia, en cuanto toman fosfato rápidamente y en cantidad excesiva, pero en la misma medida, la tasa de excreción es alta.

La captación del P del medio depende del complejo enzimático que hidroliza los fosfatos or-

TABLA 3. Tipos de Comunidades de los Organismos del Fitoplancton de la Laguna de Fúquene definidos de acuerdo con los criterios establecidos por Margalef (1983).

Comunidad	Organismos	Referencias
Euplanctónica	<i>Anabaina circinalis</i>	Margalef (1983); Lund (1959)
	<i>Anabaina sp1</i>	Margalef (1983); Lund (1959)
	<i>Anabaina sp2</i>	Margalef (1983); Lund (1959)
	<i>Microcystis aeruginosa</i>	Fogg <i>et al</i> (1973); Margalef (1983)
	<i>Chroococcus turgidus</i>	Fogg <i>et al</i> (1973)
	<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	Fogg <i>et al</i> (1973); Fritsch (1977)
	<i>Gloeocapsa sp</i>	Fogg <i>et al</i> (1973)
	<i>Eudorina elegans</i>	Goldstein (1964)
	<i>Sphaerocystis sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Scenedesmus acuminatus</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Scenedesmus denticulatus</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Scenedesmus arcuatus</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Scenedesmus ecornis</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Scenedesmus abundans</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Oocystis sp</i>	Fritsch (1977); Margalef (1983)
	<i>Staurastrum volans</i>	Coesel (com. personal)
	<i>Stauroidesmus dejectus</i>	Coesel (com. personal)
	<i>Stauroidesmus lobatus</i> var.	Coesel (com. personal)
<i>ellipticus</i> forma <i>minor</i>	Coesel (com. personal)	
<i>Closterium acutum</i>	Coesel (1979, com. personal)	
<i>Closterium limneticum</i>	Coesel (1979, com. personal)	
<i>Staurastrum chaetoceras</i>	Coesel (1979, com. personal)	
<i>Melosira italica</i>	Lund (1959); Margalef <i>et al</i> (1976)	
<i>Melosira granulata</i>	Lund (1959); Margalef <i>et al</i> (1976)	
<i>Cyclotella bodanica</i>	Lund (1959); Fritsch (1977)	
<i>Botryococcus braunii</i>	Margalef (1983)	
Neustónica	<i>Euglena acus</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Euglena elastica</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Euglena gracilis</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Euglena sp</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Leponcinclis sp</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Trachelomonas hispida</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Trachelomonas armata</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Trachelomonas acanthophora</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Phacus triqueter</i>	Margalef (1978 a 1983)
	<i>Phacus longicauda</i>	Margalef (1978 a 1983)
Tricoplanctónica	<i>Pediastrum duplex</i>	Margalef (1983) Donato y Duque (en prensa)
	<i>Pediastrum boryanum</i>	Margalef (1983)
	<i>Cosmarium punctulatum</i>	Coesel (1979, com. personal)
	<i>Pleurochloris sp</i>	Fritsch (1977)
Perifítica y Béntica	<i>Porphyrosiphon sp</i>	Fogg <i>et al</i> (1973)
	<i>Oscillatoria sp</i>	Fogg <i>et al</i> (1973)
	<i>Characium sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Spirogyra sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Mougeotia sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Zygnema sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Oedogonium sp</i>	Fritsch (1977)
	<i>Cymbella ventricosa</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981); Fritsch (1977)
	<i>Navicula capitata</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Epithemia zebra</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Gomphonema parvulum</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Navicula rhynchoncephala</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Tabellaria flocculosa</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Fragilaria construens</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
	<i>Navicula sp1</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)
<i>Navicula sp2</i>	Kuhn <i>et al</i> (1981)	

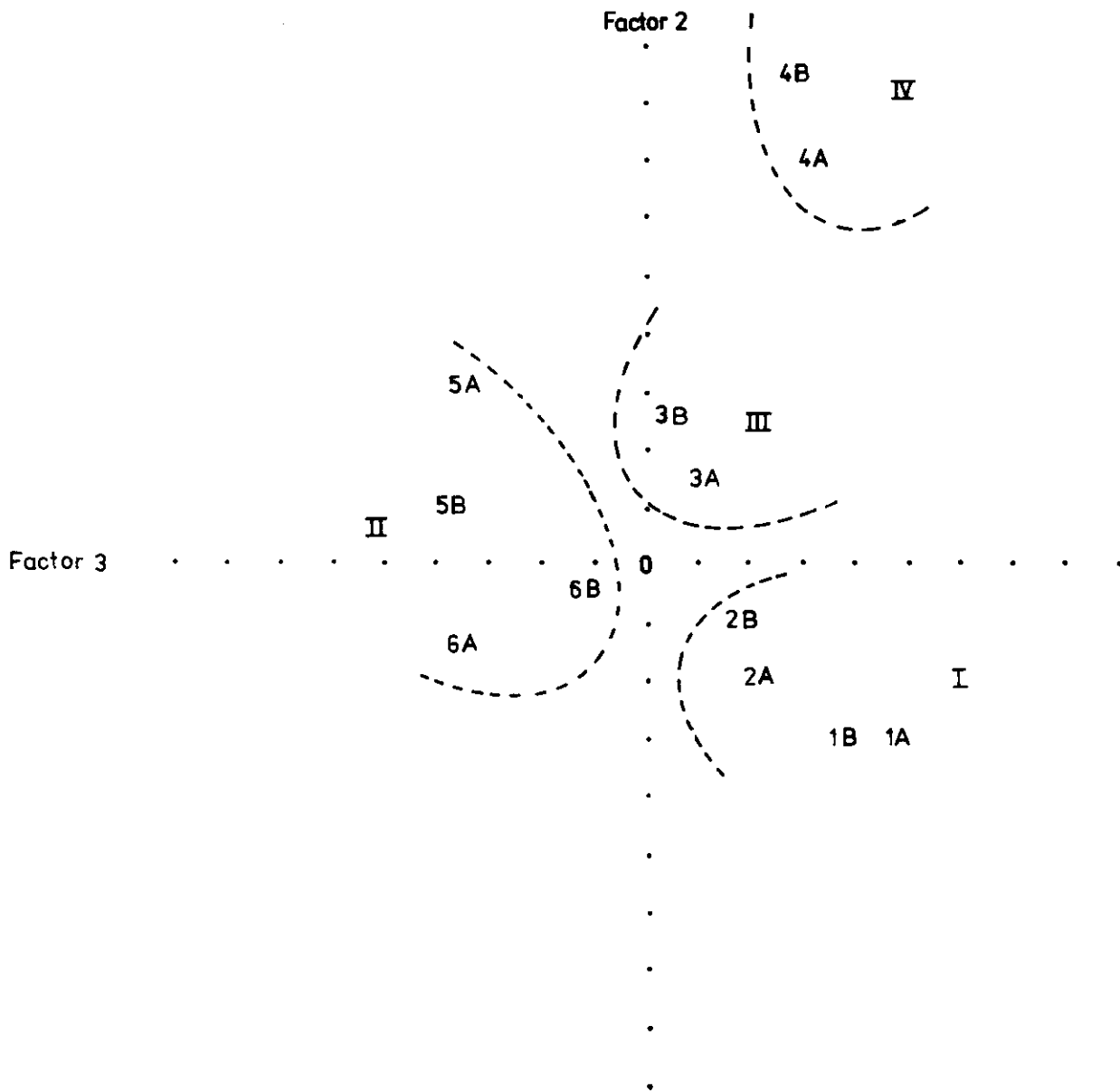


FIGURA 10. Componente principal (segundo y tercer factor 0.13 y 0.087 de explicación) de las correlaciones en las diferentes estaciones y subestaciones de la Laguna de Fúquene.

gánicos e inorgánicos y los convierte en la forma asimilable, es decir, en ortofosfatos (OWENS y ESAIAS, 1976; ELGAVISH *et al*, 1982). El complejo enzimático denominado fosfatasa alcalina, es sintetizado por las células cuando el medio carece del P disponible. De acuerdo con el grupo de algas, su activación es diferente. La mayor activación se presenta en las algas verdes, posteriormente en las algas verde-azuladas y por último en las diatomeas.

Los valores de fósforo total (disuelto y particulado) obtenidos en los diferentes muestreos en la Laguna de Fúquene fueron altos. Sin embargo, la disponibilidad real de fosfato para el fitoplancton depende de la magnitud de la fracción insoluble, de acuerdo con los mecanismos analizados anteriormente, y de la cantidad de fósforo disponible en forma de ortofosfatos.

A diferencia del fósforo, el nitrógeno se encuentra en varias formas, NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , N_2 , urea, aminoácidos libres y péptidos pequeños. El estado más reducido es el preferido por los organismos, según OWENS y ESAIAS (1976).

Es bien sabido que para la captación del nitrógeno del medio existen sitios específicos en la membrana celular relacionados con el complejo enzimático ATPasa del cloruro. La captación es independiente de la concentración externa; depende de si los sitios específicos de penetración están o no saturados; lo cual, a la vez, está relacionado con el grado de agitación del agua que circunda la célula (OWENS y ESAIAS, op. cit.). Por lo tanto el nitrógeno externo no es necesariamente reflejo de las condiciones nutricionales de las algas con respecto a este elemento.

TABLA 4: Organismos encontrados en la Laguna de Fúquene, asociados a aguas eutróficas con alta o baja turbulencia.

Organismos	Referencia
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Margalef, et al 1976
<i>Anabaina circinalis</i>	Lund, 1959
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	Margalef, et al 1976
<i>Pediastrum boryanum</i>	Margalef, et al 1976
<i>Pediastrum duplex</i>	Bellinger, 1979
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Bellinger, 1979
<i>Botryococcus braunii</i>	Díaz, et al 1984 Márquez, 1985
<i>Closterium limneticum</i>	Coesel, 1975, 1983b
<i>Closterium acutum</i>	Coesel, 1975, 1983b
<i>Staurastrum chaetoceras</i>	Coesel, 1975, 1983b
<i>Melosira granulata</i>	Margalef, 1983
<i>Melosira italica</i>	Lund, 1959
<i>Tabellaria flocculosa</i>	Kuhn, et al 1981
<i>Gomphonema parvulum</i>	Kuhn, et al 1981

Las condiciones de la Laguna de Fúquene, descritas anteriormente, determinan que, en general, la relación N/P sea alta. Esto se refleja también en la composición de la comunidad euplanctónica, donde el grupo principal, está constituido por las algas verde-azules.

En la tabla 4, se resumen los organismos encontrados en la Laguna de Fúquene, los cuales reflejan las características eutróficas y de turbulencia presentes en la Laguna.

ZOOPLANCTON

Características Biológicas

La comunidad zooplanctónica de la Laguna de Fúquene coincide con la de las aguas eutróficas, compuesta principalmente por rotíferos y en menor número cladóceros y copépodos. El grupo principal de rotíferos parece utilizar, como alimento principal, material detrítico más que plancton. Junto con las bacterias y los hongos, los rotíferos utilizan y descomponen la materia orgánica disuelta autóctona y alóctona. MARGALEF *et al* (1976), se refieren a estos organismos como la biomasa más considerable de los ecosistemas acuáticos tensionados, donde sus poblaciones presentan altas tasas de reproducción.

Si bien, en este trabajo, no se estudió cuantitativamente el zooplancton, aparentemente la afluencia de nutrientes no produce en la Laguna de Fúquene un aumento del zooplancton, a diferencia de lo que se observa en el fitoplancton. Esto se explica, si se tiene en cuenta que en el ecosistema estudiado los fenómenos de mezcla, turbulencia y sedimentación, minimizan los efectos máximos del pastoreo. Además, según HASLER y JONES (1948) los macrófitos litorales inhiben el zooplancton, especialmente los rotíferos.

BACTERIAS

Características Biológicas

En la tabla 5, se registran los valores obtenidos en las seis estaciones de muestreo, y en el río Ubaté, estación 7. En la Laguna abundan las bacterias del tipo Coli (240 col/100 ml), las que presentan alta correlación positiva con la materia orgánica disuelta (BELLINGER, 1979) y su distribución espacial varía en la Laguna, siendo mayor en la zona litoral (estaciones 1 y 6) y menor en las estaciones 5 y 3 y en la zona limnética, estación 4. En estos últimos sitios ocurren procesos de alta mineralización de la materia orgánica que dependen, principalmente, de la disponibilidad de oxígeno disuelto.

TABLA 5: Análisis Bacteriológico de las Estaciones de la Laguna de Fúquene y el Río Ubaté. (Estación 7).

	Conteo en Placa (colonias/mL A 35°C, 48H)	Coliformes Totales (N.M.P./100 mL)	Coliformes Fecales (N.M.P./100 mL)
1.	19 × 10 ³	1.000	150
2.	35 × 10 ³	> 1.100	43
3.	16 × 10 ³	460	0
4.	13 × 10 ³	240	0
5.	26 × 10 ⁴	> 1.100	43
6.	34 × 10 ³	> 1.100	240
7.	14 × 10 ³	> 1.100	> 1.100

El alto valor encontrado en la estación 7, (véase tabla 5), se explica por la mayor concentración de bacterias, dependiente del menor volumen de aguas del río en un punto dado, con respecto a la de la Laguna tomada en conjunto. Por la misma razón, cuando la carga orgánica penetra a la Laguna, se diluye, produciendo así, menores valores de coliformes fecales.

La comunidad de bacterias juega un papel decisivo en la dinámica del fósforo por cuanto estos microorganismos compiten efectivamente por el fósforo con los macrófitos y con el fitoplancton, como ha sido demostrado por MARGALEF (1983) y por RHEE (1972), respectivamente.

MACROFITOS

Características Biológicas

La comunidad de macrófitos de la zona litoral en la Laguna de Fúquene comprende 20 especies, distribuidas en 15 familias y 2 divisiones (tabla 6). De acuerdo con la forma de vida de la planta y, en particular, teniendo en cuenta su posición en relación con los límites y fronteras del cuerpo de agua (superficie y sedimento) las 20 especies registradas se distribuyen en cuatro formas de vida principales, de acuerdo con la tabla 7.

La especie *Altenstenia cf. fimbriata*, es un helófito de raíces pequeñas, que no se ajusta a ninguno de los tipos definidos en la tabla 7, por cuanto, las raíces no hacen contacto directo con el sedimento, ya que se apoyan en las plantas vecinas.

Una visión general del proceso sucesional de las comunidades de macrófitos litorales presentes en la Laguna de Fúquene se aprecia en la figura 11. Cada etapa sucesional ocupa una franja concéntrica, que se expande en sentido centripetal hasta cubrir, finalmente, todo el cuerpo de agua. De tal modo que la sucesión se proyecta, en este caso, también en el espacio.

TABLA 6. Taxonomía de los Organismos de la Comunidad de Macrófitos Litorales encontrados en la Laguna de Fúquene.

Pteridophyta	
F. Azollaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.
Spermatophyta	
Dicotiledoneae	
F. Convolvulaceae	<i>Cuscuta americana</i> L.
F. Compositae	<i>Bidens laevis</i> Britt, Sterns & Pogg. <i>Cotula coronopifolia</i> L.
F. Haloragaceae	<i>Myriophyllum acuaticum</i> (Vellozo) Verdcourt
F. Lentibulariaceae	<i>Utricularia gibba</i> L.
F. Oenotheraceae	<i>Ludwigia peploides</i> (H.B.K.) reportada como <i>Ludwigia cf. peruviana</i> (Cleef y Hooghiemstra 1984)
F. Polygonaceae	<i>Polygonum hidropiperoides</i> Pursh. <i>Polygonum acuminatum</i> H.B.K.
F. Ranunculaceae	<i>Ranunculus sp</i>
Monocotiledoneae	
F. Cyperaceae	<i>Cyperus rufus</i> H.B.K. <i>Scirpus californicus</i> Britton
F. Hydrocharitaceae	<i>Hydromistria laevigata</i> (Willd) A.T. Hunziler
F. Lemnaceae	<i>Lemna minor</i> Lam.
F. Orchidiaceae	<i>Altenstenia cf. fimbriata</i> H.B.K.
F. Poaceae (Gramineae)	<i>Holcus lanatus</i> Lam.
F. Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mort) Solms.
F. Potamogetonaceae	<i>Potamogeton bertereanus</i> Phil. <i>Potamogeton illinoënsis</i> Morong.

Las poblaciones de limnófitos (*Potamogeton illinoënsis* y *Potamogeton bertereanus*) configuran la primera etapa de la sucesión, se hallan más cerca a la zona limnética y aprovechan el carbono presente en el agua en forma de CO₂. La siguiente etapa sucesional, situada más hacia afuera de la laguna, está constituida por los pleustófitos (tabla 7), que asimilan el CO₂ atmosférico. La última etapa de la sucesión corresponde a los rizófitos, que como los pleustófitos, utilizan el CO₂ proveniente de la atmósfera y disponen de una fuente inagotable de

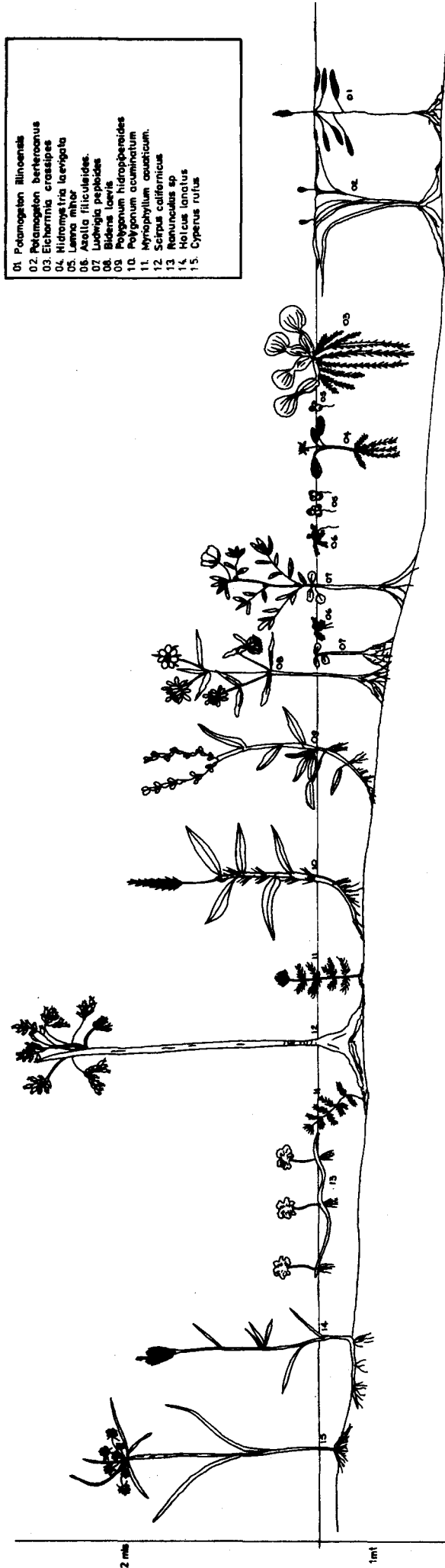


FIGURA II
 Esquema general de las etapas de sucesión de la comunidad de Macrofitos litóral de la laguna de FUQUENE

2 mts

1 mt

TABLA 7. Clasificación de los Organismos de la Comunidad de Macrófitos de la Laguna de Fúquene con base en su forma de vida de acuerdo con los criterios establecidos por Margalef (1983).

Pleustófitos (Acropleustófitos)

Azolla filiculoides
Hydromistria laevigata
Lemna minor
Eichhornia crassipes

Rizophytos

Limnophytos
Potamogeton berteroanus
Potamogeton illinoënsis
Anfiphytos
Ludwigia peploides (Plántula)
Helophytos
Ranunculus sp
Bidens laevis
Cotula coronopifolia
Myriophyllum aquaticum
Utricularia gibba
Ludwigia peploides
Polygonum hydropiperoides
Polygonum acuminatum
Rumex obtusifolius
Cyperus rufus
Scirpus californicus
Holcus lanatus

Helphyto no Rizophyto

Altenstenia cf. fimbriata

Acompañante (Enredadera)

Cuscuta americana sobre
Scirpus californicus, *Myriophyllum aquaticum*
y *Ludwigia peploides*

fósforo (fosfatos orgánicos e inorgánicos) en el sedimento, con una menor tasa de renovación con respecto a las comunidades anteriormente citadas.

Este proceso sucesional (Fig. 11) no es uniforme a lo largo del perímetro de la Laguna, ya que las condiciones particulares que prevalecen en cada sitio, determinan que las etapas sucesionales ocupen espacios diferentes. Además, puntualmente algunas etapas pueden desaparecer, creando así alta heterogeneidad de la comunidad de macrófitos litorales presentes en la Laguna de Fúquene.

De acuerdo con MARGALEF (1983), la disponibilidad de carbono en forma de CO₂ es el factor determinante y crucial que opera sobre la sucesión de las comunidades de macrófitos litorales en los ecosistemas lacustres. La transición de los limnófitos a los pleustófitos es particularmente relevante, por cuanto ocurre solamente si la disponibilidad de nutrientes es adecuada y si existe la posibilidad que los macrófitos litorales anclen sus raíces en el sus-

trato, como fuera ya observado correctamente por PENFOUND y EARLE (1948). Sin embargo, según la hipótesis de WOLEK (1974) citado por MARGALEF (1983), ... "la profundidad a la que pueden extenderse las raíces es el factor decisivo en los procesos sucesionales de los macrófitos litorales en ecosistemas dulceacuícolas y en ecosistemas marinos...". En la Laguna de Fúquene existe evidencia que los pleustófitos, eventualmente, retroceden para ceder espacio a los rizófitos, principalmente del grupo de los helófitos, favorecidos por los nutrientes presentes en el sedimento. Esto mismo fue observado en otros sitios por BRISTOW y WHITCOME (1971).

En resumen, se puede discernir las estrategias ecológicas sucesionales de los macrófitos litorales en la Laguna de Fúquene sobre el eje r-K de acuerdo con el modelo propuesto por MARGALEF (1983).

DIVERSIDAD

Características Biológicas

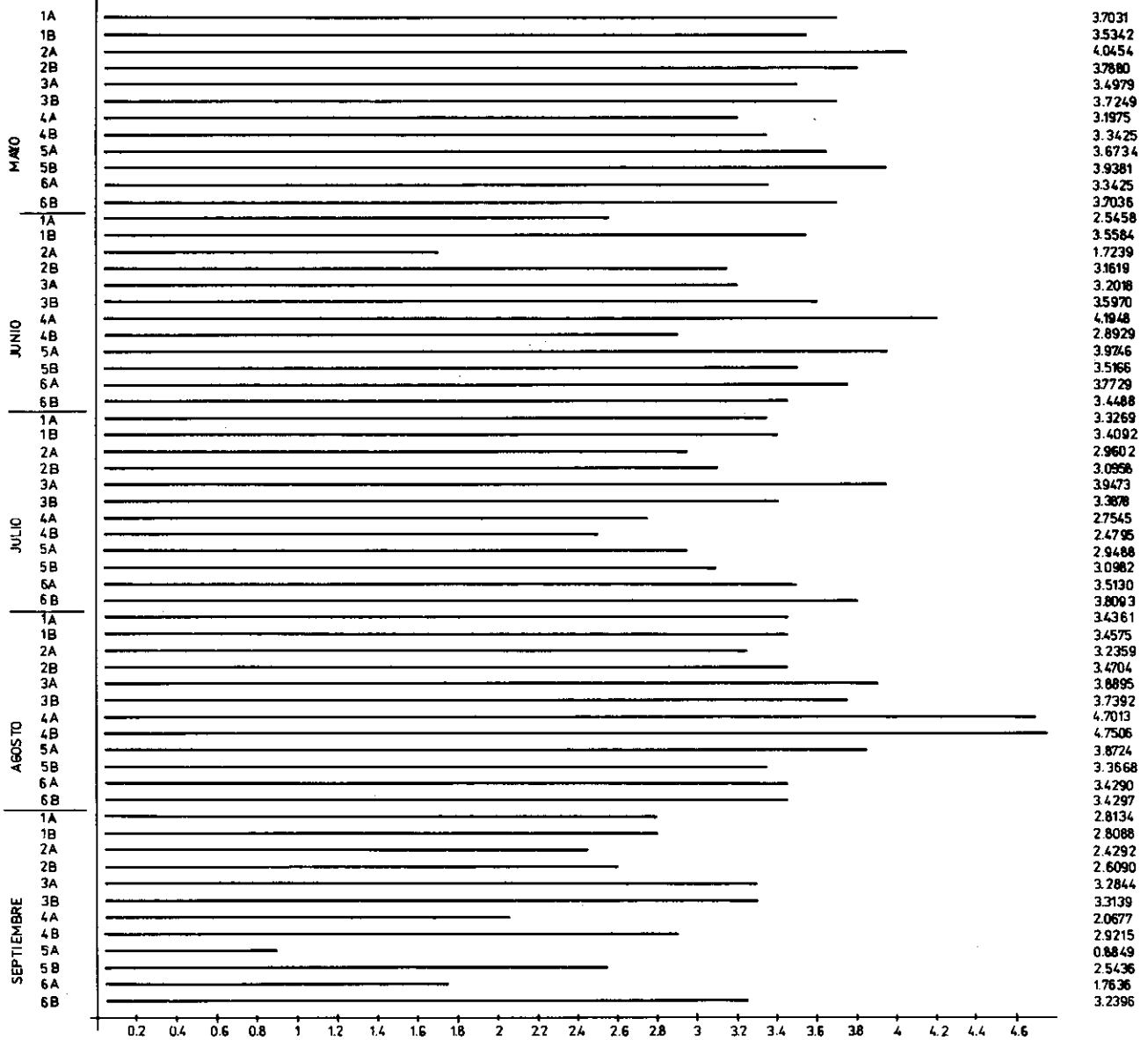
En el presente trabajo la diversidad se determinó mediante el análisis de la taxocenosis (fitoplankton), y la aplicación del índice inspirado en la Teoría de la Información de SHANNON-WEAVER, citado por MARGALEF (1957):

$$H = - \sum \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$$

donde H, es la diversidad, N_i el número total de individuos de la especie i, y N el número total de individuos encontrados en la muestra. Los valores de H se expresan en "bits" de información, utilizando el log en base 2, ya que de acuerdo con MARGALEF (op. cit) se sabe que las comunidades naturales se ajustan más a una curva geométrica o log normal.

Diversidad por estaciones de muestreo

Los resultados obtenidos en la determinación de la diversidad, en cada estación, a lo largo de 11 meses de muestreo, se resumen en las figuras 12 y 13. Las estaciones 1 y 2 se encuentran ubicadas más cerca de la desembocadura del río Ubaté, por esta razón presentan mayor grado de polución y poseen los mayores valores de D.B.O. (Figs 5 y 6). Por esto último, presentan también, en general, los menores valores de diversidad, fenómeno normal en las aguas polutas, de acuerdo con BRANCO (1984). En contraste, las estaciones 3 y 4 tienen las mejores condiciones y por ello los valores de diversidad son los mayores.



Histograma de diversidad utilizando el índice de Shannon-Weaver en bits de información durante MAYO (1984) a MARZO (1985), en las seis estaciones y subestaciones de la laguna de FUQUENE.

FIGURA. 12

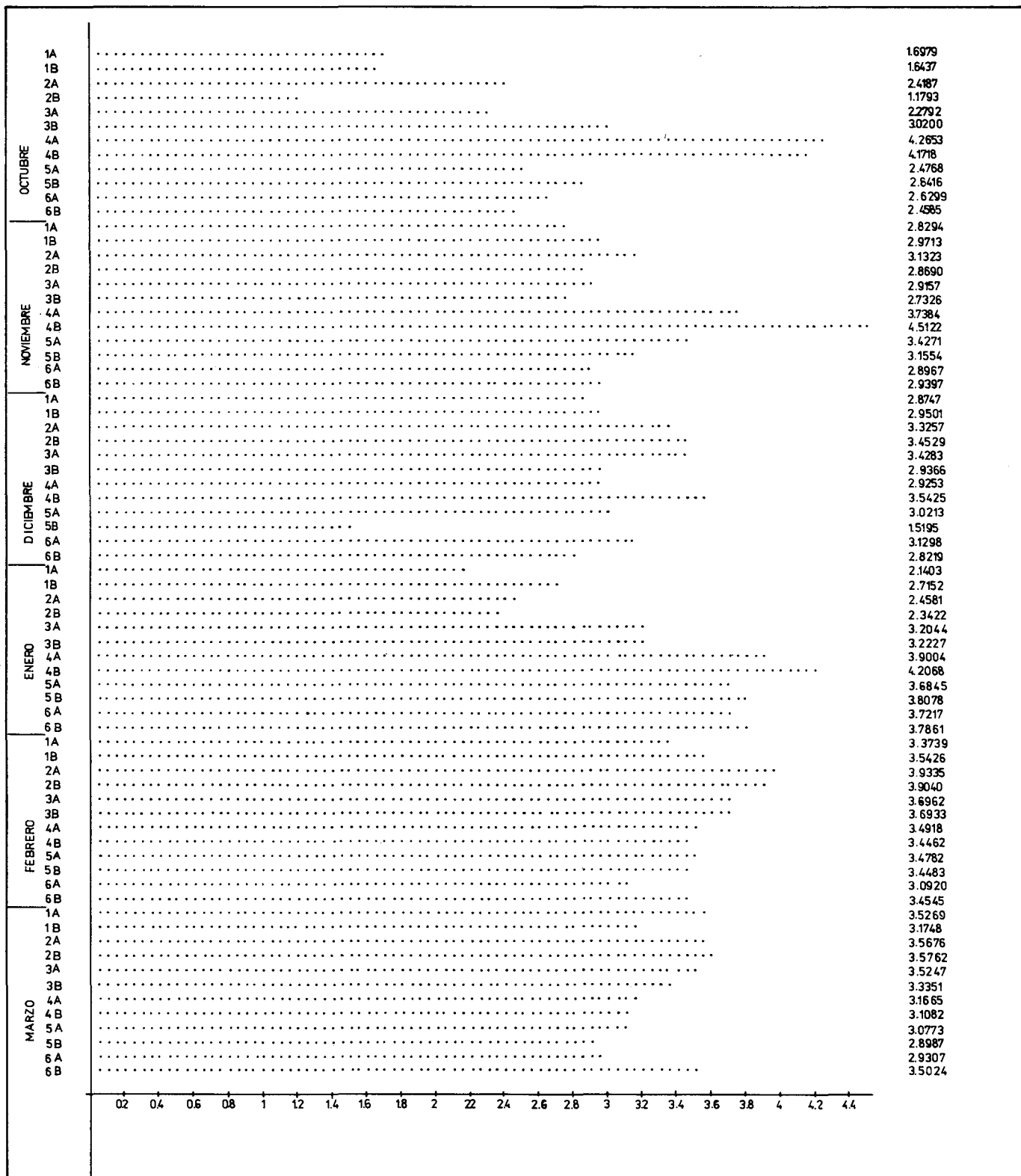


FIGURA.13.-Histograma de diversidad utilizando el índice de Shannon-Weaver en bits de información durante MAYO(1984) a MARZO(1985), en las seis estaciones y subestaciones de la laguna de FUQUENE.

Los valores de diversidad encontrados en la Laguna de Fúquene (Figs. 12 y 13) poseen un espectro de variación de 1 a 5 *bits*, cuyos extremos corresponden teóricamente a, ecosistemas en tensión (estructura simple, rápidas tasas de renovación) y a ecosistemas maduros (estructura compleja, lentas tasas de renovación, entre otras), respectivamente. La ocurrencia de estas variaciones extremas en los valores de diversidad, indica que la Laguna está sometida a cambios frecuentes en el espacio y en el tiempo (variaciones en la proporción numérica de los organismos encontrados). Tales cambios originan alta complejidad, propia de ecosistemas de diferente estructura y organización (zona litoral, zona limnética, cuenca) que interactúan en un mismo espacio (aguas libres de la laguna).

En algunas estaciones de muestreo, no se comprobó la existencia de una relación inversa entre la polución y la diversidad, como habría de esperarse, según la hipótesis de BRANCO (1984), no obstante las elevadas tasas de polución. Sin embargo, estos resultados podrían explicarse si se tienen en cuenta los efectos de la elevada turbulencia propia de las aguas de la Laguna de Fúquene. Como es bien sabido, la turbulencia mezcla las poblaciones (euplankton, ticoplankton, perifiton, bentos) de espacios considerables, las uniformiza, impide su segregación local y, en consecuencia, produce el aumento de la diversidad. Quizás el modelo expuesto por MARGALEF (1980) resulte más apropiado para captar el comportamiento global de la diversidad términos de un espectro rectangular. Si se analiza tal espectro se puede comprobar que la turbulencia produce el aumento de la diversidad hacia el extremo inferior del espectro y, sobre volúmenes pequeños, en los cuales el efecto HUTCHINSON (paradoja del plancton) es más aparente que en aguas estratificadas y poco turbulentas.

De acuerdo con MARGALEF (1974) otro factor que contribuye a incrementar la diversidad, es la alta congeneridad de las especies del fitoplancton. En la Laguna de Fúquene también opera este factor, como se desprende de la tabla 3. Es decir, que conviven diferentes especies de *Cosmarium*, de *Scenedesmus*, de *Euglena*, de *Phacus* y de *Navicula*. Estos organismos congéneres tienen necesidades similares, por lo cual tienden a presentarse en ambientes similares (WETZEL, 1981), donde no existen procesos de exclusión competitiva ya que para que ésta ocurra deben coexistir más de 300.000 células/ml (MARGALEF, 1980); hecho que no ocurre en la Laguna de Fúquene donde se obtienen hasta 100.000 células/ml.

De tal manera que las especies que conforman el fitoplancton en la Laguna de Fúquene han consolidado, con el correr del tiempo, un "statu-quo" caracterizado por baja presión de competencia y alta diversidad. Pero, como bien lo afirma ODUM (1980a), la diversidad no siempre es un índice de organización o estabilidad, por lo tanto, cualquier

correlación positiva que se determine entre la diversidad y la alta organización de un ecosistema, es una relación secundaria y no primaria. En consecuencia, se recomienda precaución si se pretende usarla como índice de polución o perturbación.

Si se calcula la diversidad con la fórmula de SHANNON-WEAVER y se reemplaza N por el número de células por unidad de volumen, y no por el número de individuos, como se hizo en este trabajo, los valores calculados de diversidad, disminuyen drásticamente. Consideramos que desde el punto de vista biológico general, es erróneo evaluar el valor de la diversidad, con base en el número de células por unidad de volumen, puesto que en el caso de colonias y/o filamentos, son precisamente estas agrupaciones de células las que representan las unidades funcionales en el ecosistema, y por la misma razón, reflejan mejor el papel que puede jugar una especie dada en la dinámica del mismo.

En apoyo de lo anterior, se menciona a continuación el caso que se presentó, en desarrollo de este trabajo, en la estación 1 (río Ubaté). En este sitio el predominio de las Euglenoficeas refleja claramente las condiciones ecológicas presentes. Con las Euglenoficeas coexisten colonias de *Microcystis aeruginosa*. Cada colonia comprende, en promedio (tabla 8), 250 células, de modo que si se determina

TABLA 8. Promedio de Células por Colonia o Filamento para las Especies de Algas encontradas en la Laguna de Fúquene.

<i>Microcystis aeruginosa</i>	250 cel/colonia
<i>Aphanocapsa delicatissima</i>	140 cel/colonia
<i>Chroococcus turgidus</i>	3 cel/colonia
<i>Gloeocapsa sp</i>	5 cel/colonia
<i>Oscillatoria sp</i>	14 cel/filamento
<i>Porphyrosiphon sp</i>	26 cel/filamento
<i>Anabaina circinalis</i>	15 cel/filamento
<i>Anabaina sp1</i>	19 cel/filamento
<i>Anabaina sp2</i>	13 cel/filamento
<i>Eudorina elegans</i>	32 cel/colonia
<i>Sphaerocystis sp</i>	14 cel/colonia
<i>Oocystis sp</i>	6 cel/colonia
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	19 cel/colonia
<i>Pediastrum boryanum</i>	14 cel/colonia
<i>Pediastrum duplex</i>	16 cel/colonia
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	4 cel/colonia
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	8 cel/colonia
<i>Scenedesmus denticulatus</i>	4 cel/colonia
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	4 cel/colonia
<i>Scenedesmus ecornis</i>	4 cel/colonia
<i>Scenedesmus abundans</i>	2 cel/colonia
<i>Botryococcus braunii</i>	15 cel/colonia
<i>Oedogonium sp</i>	16 cel/filamento
<i>Mougeotia sp</i>	9 cel/filamento
<i>Melosira granulata</i>	7 cel/filamento
<i>Melosira italica</i>	15 cel/filamento

la diversidad teniendo en cuenta el número de células, se tendría que *M. aeruginosa* produce mayor información con respecto a la estructura de la comunidad que el grupo de las Euglenoficeas. Pero sucede que *M. aeruginosa* no explica realmente, los factores y condiciones presentes en la desembocadura del río Ubaté (estación 1). *M. aeruginosa* prolifera en condiciones de alta eutrofización producida por el aumento de nutrientes inorgánicos (P y N) mientras que las especies de Euglenoficeas se ven favorecidas con altos valores de materia orgánica, por utilizar una fuente alterna de alimento; aspecto característico de los planos inundables (ciénagas) del sistema del río Magdalena (COESEL *et al*, en prensa).

Amplitud del Nicho

Dentro de una comunidad, el espacio físico donde tienen lugar las interacciones de los factores ecológicos presentes, es susceptible de dividirse en diferentes segmentos de tipo estocástico (nichos), distribuibles entre las especies que conforman la comunidad; de tal modo, que la abundancia de una especie es proporcional a la magnitud del espacio que puede ocupar, o sea, a la amplitud de su respectivo nicho.

Las especies más significativas en la amplitud del nicho, de acuerdo con la figura 14, son: *Anabaina* sp₁, *Mougeotia* sp, *Melosira itálica*, *Trachelomonas hispida*, *Pleurochloris* sp y *Botryococcus braunii*. Las especies que aportan escasa información sobre la estructura de la comunidad, dada su poca abundancia, son: *Porphyrosiphon* sp, *Scenedesmus acuminatus*, *S. arcuatus*, *Sphaerocystis* sp, *Cymbella ventricosa*, *Navicula capitata*, *N. rhynchoncephala*, *Tabellaria flocculosa* y *Euglena* sp. De tal manera que la presencia de estas especies en las aguas libres de la laguna se explica simplemente por el azar. En cambio, estas mismas especies pueden suministrar mayor información utilizable para el conocimiento de la estructura y funcionamiento de la comunidad litoral, ya que la mayoría de ellas pertenece a esta comunidad (tabla 3).

FITOPLANCTON

Modelo Funcional

El fitoplancton de un cuerpo de agua, es un sistema pobremente controlado desde adentro, por carecer de un sistema de transporte bien estructurado, como sí ocurre en la comunidad de macrófitos litorales de la Laguna de Fúquene o en un bosque. Así, el fitoplancton de la Laguna de Fúquene está enteramente controlado por el ambiente físico, el cual a la vez depende de los factores externos a la propia Laguna, en forma de energía exosomática. Entre tales factores se cuentan la turbulencia (acción

mecánica del viento que mezcla la masa total de agua) y la afluencia alóctona de nutrientes que favorecen a ciertos compartimientos del sistema Laguna de Fúquene.

Las propiedades morfológicas, mecánicas, fisiológicas que no cambian fácilmente en los organismos, son, en última instancia, las relevantes para el entendimiento de la estructura funcional de la comunidad de fitoplancton, como lo comprueban MUNK y RILEY (1952); LUND (1959); MARGALEF *et al* (1976).

Una comunidad de plancton sobrevive si se mantiene un equilibrio temporal entre el sostenimiento de una reserva (*stock*) de población a flote y la pérdida por sedimentación. La mejor forma de visualizar este equilibrio temporal es dividiendo los factores que interactúan en una serie de compartimientos interrelacionados, a la manera de esquemas cibernéticos.

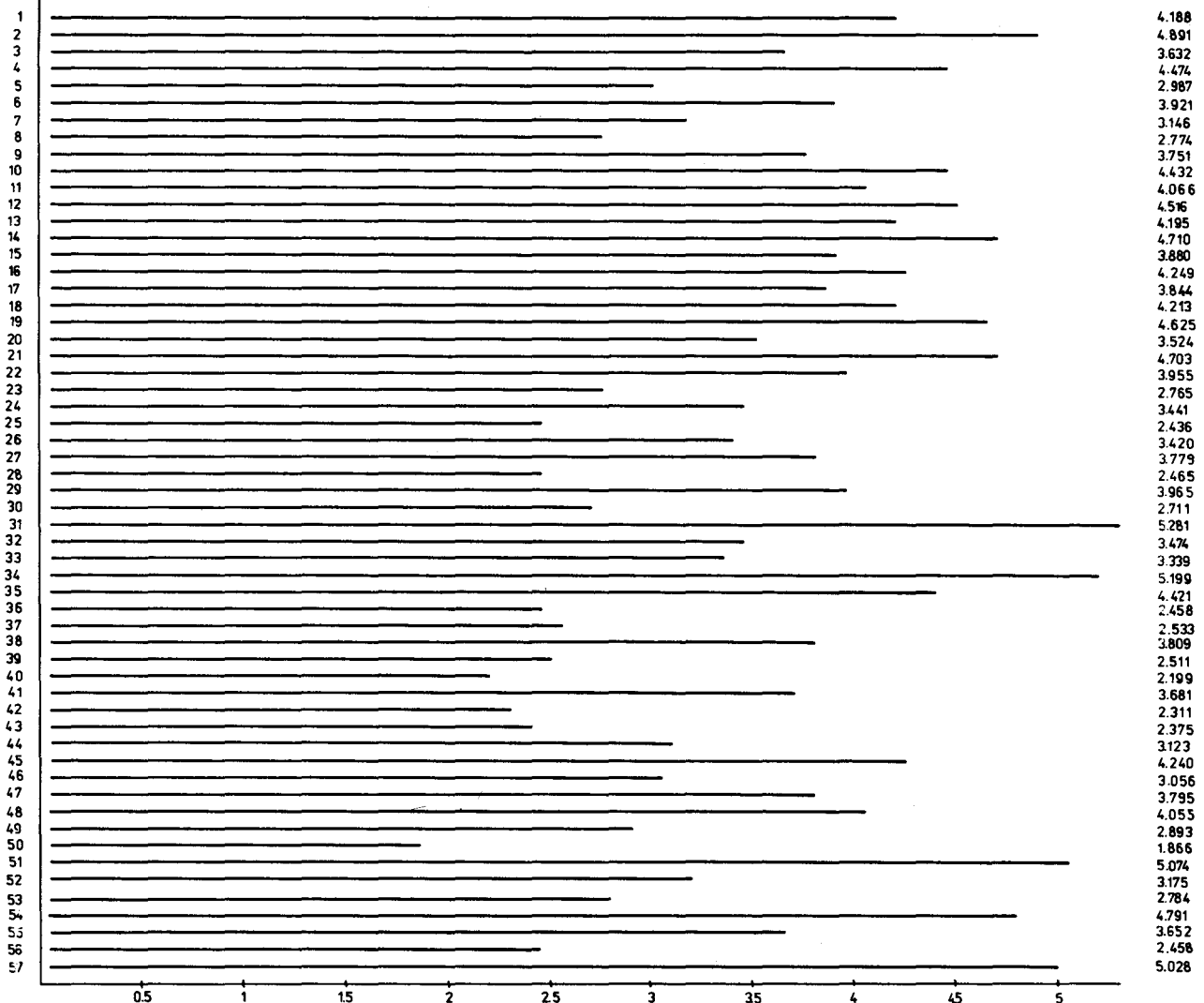
$$\text{Cambio de la población} \frac{W}{T} = \text{Tasa de incremento} - \text{Tasa de pastoreo}$$

– Hundimiento ± Mezcla o turbulencia

Tasa de incremento: La composición fisicoquímica de las aguas de la Laguna de Fúquene, determina la concentración de los diferentes nutrientes y fuentes alternas de energía (materia orgánica), los cuales a la vez actúan selectivamente y definen cuál estructura de la comunidad de fitoplancton es la óptima dadas las características predominantes del medio.

La modificación del ciclo del fósforo disponible en la Laguna, favorece diversos grupos de algas que metabolizan en forma distinta este nutriente. Las Cianoficeas y Cloroficeas tienen, por ejemplo, la capacidad de almacenarlo como polifosfatos; las Bacillarioficeas lo asimilan rápidamente de los flujos pulsantes; las Cloroficeas superan a las Cianoficeas y Bacillarioficeas en el poder de convertir los diversos compuestos de fósforo a la forma asimilable. La materia orgánica, otra fuente alterna de nutrientes, favorece la presencia y abundancia de las Cianoficeas y Euglenoficeas. Este último grupo abunda principalmente en las estaciones 1 y 2 de muestreo.

Los valores de abundancia, entre 1.500 a 10.000 individuos/ml (20.000 a 100.000 cel), están muy por debajo de los requeridos para suscitar competencia inter e intraespecífica. Se requiere, para que esta ocurra, más de 300.000/ml. Como se explicó anteriormente los valores de diversidad encontrados en la Laguna de Fúquene (hasta 5 bits de información), la alta congeneridad de algunas especies del fitoplancton y la convivencia de organismos de diferente origen que se suponen en el mismo espacio (cuerpo limnético), determinan que el fenómeno



1 ANABAINA CIRCINALIS	28 EUDORINA ELEGANS	55 PHACUS TRIQUETER
2 ANABAINA SP ₁	29 SPHAEROCYSTIS SP	56 PHACUS LONGICAUDA
3 ANABAINA SP ₂	30 SPIROGYRA SP	57 BOTRYOCOCCUS BRAUNII
4 MICROCYSTIS AERUGINOSA	31 MOUGEOTIA SP	
5 CHROOCOCCUS TURGIDUS	32 ZYGNEMA SP	
6 APHANOCAPSA DELICATISSIMA	33 OEDOGONIUM SP	
7 GLOEOCAPSA SP	34 MELOSIRA ITALICA	
8 PORPHYROSIPHON SP	35 MELOSIRA GRANULATA	
9 OSCILLATORIA SP	36 CYMBELLA VENTRICOSA	
10 STAURODESMUS LOBATUS	37 NAVICULA CAPITATA	
11 COSMARIUM PUNCTULATUM	38 EPITHEMIA ZEBRA	
12 CLOSTERIUM LIMNETICUM	39 GOMPHONEMA PARVULUM	
13 CLOSTERIUM ACUTUM	40 NAVICULA RHYNCHONCEPHALA	
14 STAURASTRUM CHAETOCERAS	41 CYCLOTELLA BODANICA	
15 STAURASTRUM VOLANS	42 TABELLARIA FLOCCULOSA	
16 STAURODESMUS DEJECTUS	43 NAVICULA SP	
17 CHARACIUM SP	44 FRAGILARIA CONSTRUENS	
18 OOCYSTIS SP	45 EUGLENA ACUS	
19 PEDIASTRUM DUPLEX	46 EUGLENA ELASTICA	
20 PEDIASTRUM BORYANUM	47 EUGLENA OXYURIS	
21 DICTYOSPHAERIUM PULCHELLUM	48 EUGLENA GRACILIS	
22 SCENEDESMUS QUADRICAUDA	49 EUGLENA SP	
23 SCENEDESMUS ACUMINATUS	50 LEPONCINCLIS SP	
24 SCENEDESMUS DENTICULATUS	51 TRACHELOMONAS HISPIDA	
25 SCENEDESMUS ARCUATUS	52 TRACHELOMONAS ARMATA	
26 SCENEDESMUS ECORNIS	53 TRACHELOMONAS ACANTHOPHORA	
27 SCENEDESMUS ABUNDANS	54 PLEUROCHLORIS SP	

FIGURA 4-Histograma de la amplitud del nicho para las 57 especies de organismos del fitoplancton encontrados en la laguna de FUQUENE.

de la paradoja del fitoplancton sea muy evidente (HUTCHINSON, 1981).

La morfología, condiciona también indirectamente el incremento de la población, en cuanto que las condiciones de la Laguna favorecen la presencia de organismos no móviles de tamaño pequeño (microplancton y nanoplancton) es decir, de alta razón superficie/volumen y reproducción. El tamaño predominante de los organismos del fitoplancton en la Laguna de Fúquene, favorece los altos valores de productividad primaria bruta; sin embargo, bajo las condiciones de la Laguna, la tasa respiratoria es alta, por lo tanto, es baja la productividad primaria neta y su contribución a la producción de biomasa disponible para otros compartimientos.

La presencia de organismos pertenecientes al neuston (tabla 3) pone en evidencia un biotopo de diferentes características al del euplancton que está caracterizado por baja turbulencia y alta disponibilidad de materia orgánica (estación 1 y en menor grado estación 2 de muestreo).

Tasa de Pastoreo: La comunidad de zooplancton en la Laguna de Fúquene, como ya se mencionó, se compone principalmente de rotíferos filtradores (sestófagos) de material particulado de tamaño pequeño, como materia orgánica, bacterias y, en menor grado, nanoplancton. Por consiguiente, este compartimiento no ejerce efecto negativo sobre la comunidad de fitoplancton.

Hundimiento: El fitoplancton de las aguas dulces posee una densidad superior a la de su medio, por lo cual, la sedimentación es normal e inevitable y es susceptible de incrementarse en la Laguna de Fúquene, por el tamaño de los organismos (micro y nanoplancton). Para incrementar la flotabilidad de las algas en la Laguna de Fúquene, estas adoptan, entre otras, las siguientes estrategias:

- Vacuolos gasíferos en *Cyanophyceae*.
- Forma espiral en *Anabaina circinalis*.
- Gran cantidad de mucílago (*Cyanophyceae* y *Chlorophyceae*).
- Acumulación de grasas en *Botryococcus braunii*.
- Altas tasas de reproducción (*Bacillarophyceae*, principalmente el grupo *Melosira*)

Mezcla o Turbulencia: Este fenómeno afecta a todo el cuerpo de agua, por lo cual puede ejercer efecto positivo o negativo en la productividad de la comunidad de fitoplancton. Lo primero ocurre cuando el movimiento de las comunidades es hacia arriba; lo segundo, cuando la turbulencia dispersa las comunidades, alejándolas de la capa fótica.

Modelo General

Cada sistema es un conjunto de elementos, compartimientos o unidades organizacionales, inter-

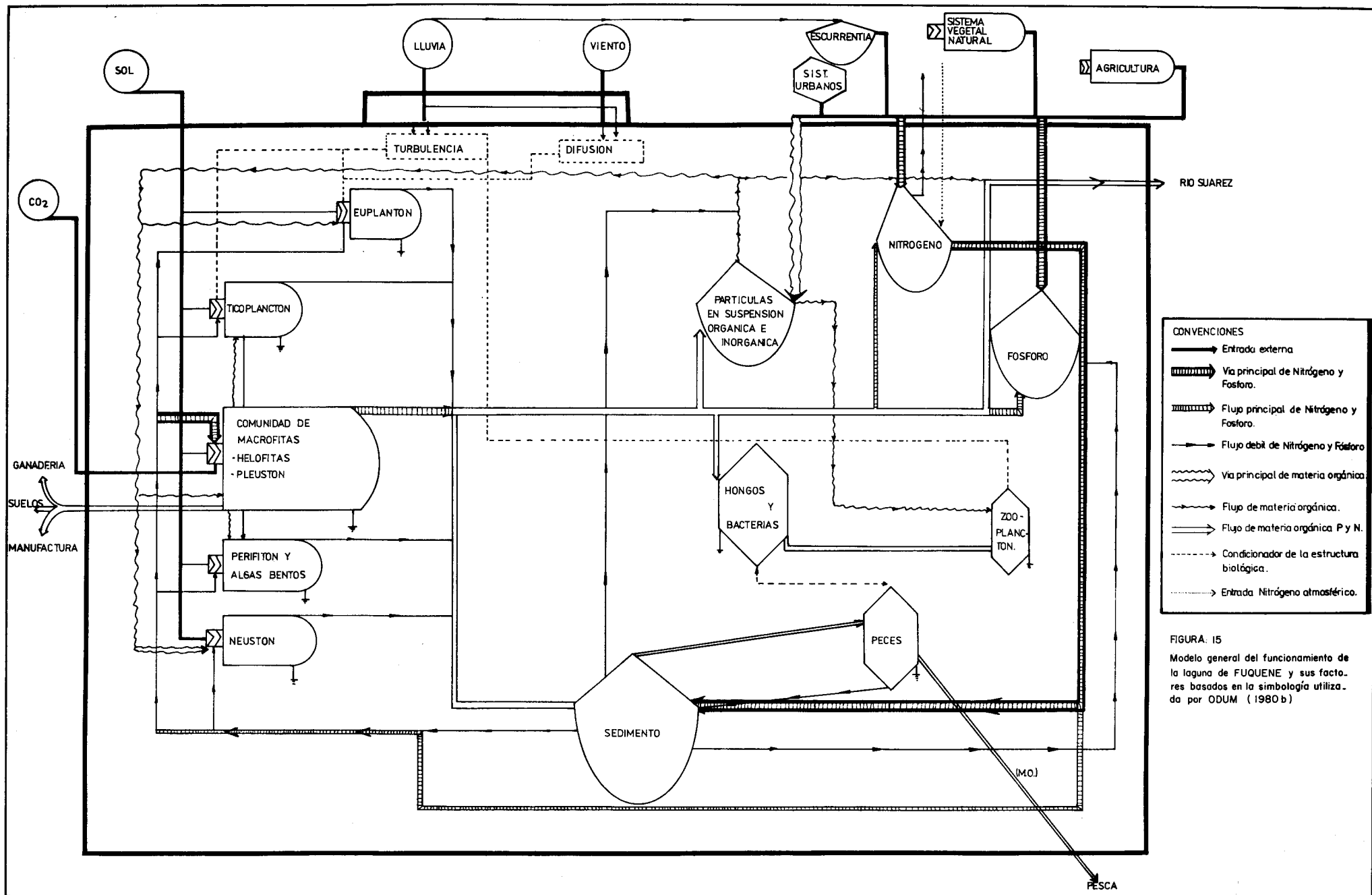
actuantes, esto es, influenciábles entre sí, por los estados que puedan tener en un momento dado distintos elementos. Tales interrelaciones de variables pueden ser conceptualizadas y traducidas a un lenguaje lógico, expresable en un modelo que, a la vez, es sometible a análisis, mediante disección de sus partes constituyentes de acuerdo con MARGALEF (1980); STRASKRABA (1979, 1980); ODUM (1980b); HINSON y BASTA (1982).

En el caso que nos ocupa, el funcionamiento del modelo de la Laguna de Fúquene es aleatorio, ya que está regulado por variables netamente externas. Este modelo reúne los cuatro (4) órdenes jerárquicos cibernéticos, de acuerdo con STRASKRABA (1980), a saber: el nivel bioquímico, el fisiológico, el orgánico y el poblacional. La figura 15 visualiza el modelo general del funcionamiento de la Laguna de Fúquene y su interrelación con factores externos, de acuerdo con la simbología recomendada por ODUM (1980b), haciendo énfasis en los ciclos de las variables implicadas, cuando el sistema "Laguna de Fúquene" se encuentra en tensión, especialmente causada por el fósforo y la materia orgánica. El tamaño de los compartimientos refleja la preponderancia de los mismos en el funcionamiento del sistema.

Del modelo se desprende que el sistema "Laguna de Fúquene" posee una estructura adaptable a los cambios frecuentes producidos por el impacto de las variables biogeofísicas del Valle de Ubaté. Tales variables y las que se derivan de su influencia en los sistemas hidrológicos y ecológicos, actúan como una unidad en el proceso de eutrofización de la Laguna.

Las condiciones de tensión actuales sobre la Laguna de Fúquene producen ciclos alternos que minimizan los efectos por la retención, en el sedimento, de los compuestos que producen dicha tensión (fósforo y materia orgánica principalmente). Los organismos más capaces de utilizar eficazmente esta reserva son los macrófitos litorales. Por lo mismo, constituyen en la Laguna de Fúquene el compartimiento más favorecido. Tal condición se manifiesta en la alta productividad neta, en la diversificación de hábitats para organismos microfíticos no euplanctónicos con un flujo acelerado del ciclo de nutrientes esenciales. De esta manera, los macrófitos contribuyen a aumentar la tensión y a conformar en última instancia una estructura altamente compleja que exporta sus excedentes a las aguas libres de la Laguna, principalmente en forma de detritos, con lo cual, a la vez, se constituyen en la vía principal de utilización creando además, compartimientos que se benefician (bacterias, hongos, zooplancton) (RIGLER, 1980).

En síntesis, los procesos analizados favorecen la ocupación de nuevas áreas por las comunidades de macrófitos sobre las aguas libres, acelerando los procesos de sedimentación y terrización. El aumen-



- CONVENCIONES
- Entrada externa
 - ▬ Via principal de Nitrógeno y Fósforo.
 - ▬ Fluj principal de Nitrógeno y Fósforo.
 - Fluj debilit de Nitrógeno y Fósforo
 - ▬ Via principal de materia orgánica
 - Fluj de materia orgánica.
 - ▬ Fluj de materia orgánica P y N.
 - Condicionador de la estructura biológica.
 - Entrada Nitrógeno atmosférico.

FIGURA: 15
 Modelo general del funcionamiento de la laguna de FUQUENE y sus factores basados en la simbología utilizada por ODUM (1980 b)

to de la velocidad de los ciclos (nitrógeno, fósforo, materia orgánica) por procesos físicos (acción mecánica) y biológicos (macrófitos y peces) crea tensión en la Laguna y minimiza los efectos de ajuste, magnificando, todo ello, el proceso de terrización. Sumado a lo anterior, el fenómeno de turbulencia favorece selectivamente las formas, tamaños y comportamiento de la comunidad fitoplanctónica, principalmente del euplancton de la Laguna de Fúquene. Sin embargo, como se vio, el fitoplancton juega un papel secundario en los procesos dinámicos del sistema, ya que en éste prima la vía detrítica sobre la del pastoreo.

CONCLUSIONES

El comportamiento de la Laguna de Fúquene puede extrapolarse a los otros cuerpos lénticos (Laguna de Cucunubá y Palacios) también situados en el Valle de Ubaté, pero no a otros sistemas acuáticos de la zona alto-andina colombiana.

La Laguna está circundada por un sistema mayor, el del Valle de Ubaté, de donde provienen las influencias externas responsables de su funcionamiento. Actualmente, se encuentra en proceso de colmatación y eutrofización crecientes, por el influjo de sustancias alóctonas (nitrógeno, fósforo, materia orgánica), provenientes de la cuenca. Bajo el estado de tensión, en la Laguna han surgido ciclos alternos al ciclo principal de nutrientes, que tienden a minimizar la tensión.

Las características hidroquímicas de la Laguna favorecen la insolubilización y retiro del fósforo del medio y su precipitación en el sedimento, en razón de las altas concentraciones de hierro y calcio; de este modo el sedimento es el sumidero y principal ciclo alterno de homeóstasis.

El nitrógeno es atrapado por la gran cantidad de arcilla y materia orgánica presentes, las cuales lo llevan hacia el sedimento. No es evidente la existencia de una vía de nitrógeno hacia la atmósfera (Desnitrificación), en la Laguna; pero aun si existiera no sería la responsable de las altas abundancias de algas verde-azules y bacterias; tales abundancias elevadas se explican con mayor facilidad por los altos valores de materia orgánica presente que por la capacidad que poseen los mencionados organismos para fijar nitrógeno atmosférico.

La alta turbulencia de las aguas de la Laguna, sumada a las características eutróficas ya anotadas, favorece la presencia de organismos fitoplanctónicos de pequeño tamaño (micro y nanoplancton), de alta tasa reproductiva y respiratoria, productores de escasa biomasa hacia los demás compartimientos del sistema, por lo cual el papel de tales organismos en la dinámica del sistema es secundario.

La comunidad del neuston está presente en un biotopo de características diferentes, dada su baja

turbulencia y alta disponibilidad de materia orgánica.

El cinturón de macrófitos, en la zona litoral, favorece la diversificación de hábitats ocupados por comunidades de algas asociadas a los primeros (ticoplancton, perifiton y bentos). El fenómeno de eutrofización implica acumulación de elementos nutricios en el sedimento, lo cual favorece preferentemente a la comunidad de macrófitos del litoral; la cual puede disponer de esta reserva que le permite expandirse sobre las aguas libres de la Laguna y de este modo acrecentar el fenómeno de terrización.

La presión diferente que ejerce la cuenca sobre las diferentes zonas de la Laguna, produce sitios de diferente respuesta, creando así, condiciones limnológicas diferentes, tales como:

- La zona Sur de la Laguna presenta las condiciones más críticas por estar allí situada la desembocadura del río Ubaté.
- La zona Oeste presenta condiciones intermedias.
- Mientras, que la zona Este posee las mejores condiciones por coincidir con las de los sistemas lóticos que allí desembocan.

Hasta cierto punto, se puso en evidencia, que la Laguna posee cierto grado de autodepuración; sin embargo, los fenómenos de reciclaje favorecidos por la acción mecánica del viento, por la presencia de macrófitos y por la acción bioturbadora de la carpa (*Cyprinus carpio*), disminuye el ajuste de la Laguna, por lo tanto, las características del afluente (río Suárez) no son favorables para su utilización.

Tomando en cuenta todos los fenómenos anteriormente citados, la Laguna de Fúquene puede considerarse como un sistema muy particular, de características especiales, por cuanto la zona litoral es la que aporta la mayor producción neta al sistema, por presentar gran cantidad de materia orgánica disuelta, que en última instancia, favorece la vía detrítica, disminuyendo el papel del fitoplancton en el funcionamiento del sistema. Por otra parte, en este sistema, se crean estructuras móviles de diferente organización que se superponen, favoreciendo la diversificación de los hábitats y nichos.

La rápida acomodación de las algas a las diferentes intensidades de luz, debido a su capacidad diaria de síntesis y descomposición de pigmentos, así como las diferencias en los valores de saturación y la estructura y función de los cloroplastos (MARGALEF, 1983), produce que la luz como factor limitante, dada la alta turbidez presente en las aguas de la Laguna de Fúquene, no se considere un parámetro importante que condicione el funcionamiento del fitoplancton en la Laguna, puesto que la turbulencia, nutrientes y la competencia por estos últimos que favorece a otros compartimientos del sistema, son los responsables de la regulación y condicionamiento de las poblaciones de algas presentes en la Laguna de Fúquene.

BIBLIOGRAFIA

- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA), 1963. Métodos standard para el examen de Aguas y Aguas de desechos. México.
- BELLINGER, E. G., 1979 in James A. and L. Evison (Ed). The response of Algal populations to changes in Lake Water Quality, in Biological Indicators of Water Quality. John Wiley & Sons. 9-19.
- BRANCO, S. M., 1984. Limnología sanitaria, estudio de la polución de Aguas Continentales. OEA Washington, 155 pp.
- BRISTOW, J. M. and M. Whitcombe, 1971. The role of Roots in the Nutrition of Aquatic Vascular Plants. Amer. J. Bot. 58 (1): 8-13.
- CORPORACION AUTONOMA REGIONAL (CAR), 1965. Análisis del estado actual de la Laguna de Fúquene y su posible ciclo de inundaciones. 10 pp.
- 1968. Hoya del río Suárez. Proyecto Ubaté-Lenguazaque. Estudio realizado por Factibility Development and Resource Corporation N. Y., U.S.A.
- 1974. Levantamiento Batimétrico de la Laguna de Fúquene. U. Distrital Francisco José de Caldas. 96 pp.
- 1979a. Estudio de la Laguna de Fúquene. Bogotá. 25 pp.
- 1979b. Normas para controlar calidad de las aguas de uso público y residuales en el Area de Jurisdicción de la CAR. Acuerdo 09 de 1979. 19 pp.
- CARIGNAN, R. and J. KALFF, 1982. Phosphorus release by submerged macrophytes: Significance to epiphyton and phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 27 (3): 419-427.
- CASTAGNINO, W. A., 1982. Investigación de Modelos simplificados de Eutroficación en lagos Tropicales. Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS); Organización Panamericana de la Salud (OPS). Sao Paulo, Brasil. 27 pp.
- CLEFF, A. M. and H. HOOGHIEMSTRA, 1984 in Van der Hammen. T. (ED). Present Vegetation of the Area of the High plain of Bogotá. In El Cuaternario in Colombia. 10: 42-66.
- CLIFFORD, H. T. and W. STEPHENSON, 1975. An Introduction to Numerical Classification, Academic Press N. Y., 229 pp.
- COESEL, P.F.M., 1975. The relevance of Desmids in the Biological Typology and Evaluation of Fresh Waters. Hydrobiological Bulletin (Amsterdam) 9 (3): 93-101.
- 1979. Desmids of the broads Area of N. W. - Overijssel (The Netherlands) I-II. Acta Botánica Neerl. 28 (6): 385-423; 28 (4/5): 257-279.
- 1983b. The significance of Desmids as indicators of the Trophic Status of Freshwaters. Schweiz. Z. Hydrol. 45 (2): 388-393.
- COESEL, P.F.M., J.CH., DONATO, S. DUQUE, 1986 *Staurastrum volans* VAR *fuquenense* Nov. Var., An Interesting Desmid Taxon in the Phytoplankton of Laguna Fuquene (Colombia). En prensa: Revista Caldasia.
- DE MIER, R. C., 1936. Geología de la región de la Laguna de Fúquene y pantanos adyacentes. Informe (38). Ingeominas.
- DE SPEELMAN, H. V., 1982. Hidrogeología de los Valles de Ubaté y Chiquinquirá. Boletín Geológico 25 (1): 1-59.
- DIAZ, W., S. DUQUE, J. MOJICA, J. MOLINA, J. ROMERO, 1984. La Trucha en el Embalse del Neusa. Estudio Convenio CAR. Bogotá.
- DONATO, J. y S. DUQUE, (en prensa). Estudios ficológicos Colombianos I: Efecto de la Pluviosidad en la Dinámica Poblacional. Boletín Divulgativo. Depto. Biología. U. Nacional, Bogotá.
- ELGAVISH, A., M. HALMAN and T. BERMEN, 1982. A comparative study of phosphorus utilization and storage in batch cultures of *Peridinium cinctum*, *Pediastrum duplex* and *Cosmarium sp.* from Lake Kinneret (Israel). Phycologia. 21 (1): 47-54.
- FERNANDEZ, A., 1982. Guía para el estudio de las Algas. Departamento de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Trujillo. Perú.
- FOGG, G. E., 1965. Algal Cultures and Phytoplankton Ecology. University of London. The Athlone Press. 125 pp.
- , 1971. Nitrogen Fixation in Lakes. Plant and Soil. Special Volume. 394-401.
- , W. D. P. Stewart, P. Fay and A. E. Walsby, 1973. The Blue-Green Algae. Academic Press - London. 459 pp.
- FORERO, E. (Ed), 1977. Instrucciones para coleccionar plantas. Notas Divulgativas I. C. N. Universidad Nacional, Bogotá, 29 pp.
- FRITSCH, F. E., 1977. The structure and reproduction of the Algae. 1-2. Cambridge University Press (Reprinted).
- GOLDSTEIN, M., 1964. Speciation and Mating Behavior in *Eudorina*. J. Protozool. 11 (3): 317-344.
- GOLTERMAN, H. L. and R. S. CLYMO, (Ed), 1971. Methods for Chemical Analysis of fresh waters. IBP Handbook (8) Oxford p 166.
- GREESON, P. E., (Ed) 1979. Methods for collection and analysis of aquatic biological and microbiological samples. Techniques of water-resources investigations of the U. S. Geological Survey. Chapter A4 Book 5. Laboratory Analysis. pp 91-111.
- HAMMEN, VAN DER, T y B. GEEL VAN, 1982. Historia geológica y secuencia vegetacional y climática de la Cordillera Oriental. Revista de Geografía de la Universidad Nacional. 3: 225-235.
- HASLER, A. D. and E. JONES, 1948. Demonstration of the Antagonistic action of Large Aquatic plants on Algae and Rotifers. Ecology 30 (3): 359-364.
- HINSON M. O. and D. J. BASTA, 1982 in Bosta and Bower (Ed). Analyzing surface receiving water bodies. In Analyzing Natural Systems. Resources for the Natural Washington, D. C. 245-388.
- HUBACH, E., 1953. Geología de la Isla El Santuario Laguna de Fúquene. Cund. Informe 901. Ingeominas 5 pp.
- HUTCHINSON, G. E., 1981. Introducción a la Ecología de las Poblaciones. Ed. Blume. Barcelona. 489 pp.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI (IGAC), 1965. Suelos de Ubaté y Chiquinquirá. Estudio detallado de la zona (Valle y General) 1 (1) Bogotá.
- KUHN, D. L., J. L. PLAFKIN, J. CAIRNS Jr. and R. L. LOWE, 1981. Qualitative characterization of Aquatic Enviroments using Diatom Life-form strategies. Trans. Am. Microsc. Soc. 100 (2): 165-182.
- LEWIN, R. A. and S. P. GIBBS, 1982 in Rosowski and Parker (Ed). Algae of uncertain taxonomic position: Introduction and Bibliography. In Selected Paper in Phycology II. Lawrence, Kansas, U. S. A. 659-662.
- LUND, J. W. G., C. KIPLING and E. D. LE CREN, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. Hidrología 2: 143-170.
- LUND, J. W. G., 1959. Bouyancy in relation to the Ecology of the freshwater phytoplankton. British Phycological Bulletin. 1 (7): 1-17.

- MARGALEF, R. 1957. La Teoría de la Información en Ecología. Mem. R. Acad. Ciencias. Artes Barcelona. 32 (13): 373-449.
- , 1974. Asociación o exclusión en la distribución de especies del mismo género en algas unicelulares. Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona. 42 (8): 2530272.
- , 1978a. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanológica Acta. 1 (4): 493-509.
- , 1980. Ecología. Ediciones Omega. Barcelona, 951 pp.
- , 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 1.010 pp.
- MARGALEF, R., D. P. LANAS, J. ARMENGOL, A. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. TOJA y M. ESTRADA, 1976. Limnología de los embalses españoles. Dirección General de Obras Hidráulicas Ministerio de Obras Públicas. Madrid. 452 pp.
- MARQUEZ, G., 1985. Sucesión Ecológica e Impacto Ambiental en el Embalse de Hidroprado, Tolima, Colombia. Boletín Dpto. de Biología Univ. Nacional. 2 (6): 69-85.
- MITCHEL, D. S., (Ed) 1974. Aquatic vegetation and its use and control. UNESCO 135 pp.
- MOLINA, J., 1983. Estudios del Fitoplancton de aguas tropicales frías y continentales. Embalse del Sisga. Trabajo de Tesis. U. Javeriana. Bogotá.
- MUNK, W. H. and G. A. RILEY, 1952. Absorption of Nutrients by Aquatic Plants. J. Mar. Res. 11: 215-240.
- MURPHY, G. C., 1962. Effect of mixing depth and turbidity on the productivity of fresh water impoundments. Trans. Am. Fish. Soc. 61: 69-75.
- NASSAR, M. C., 1979. Notas e Hidrología. Río Ubaté-Suárez. CAR. 24 pp.
- ODUM, E. P., 1980a. En Van Dobben y Lowe-McConnell (Ed). La Diversidad como función del Flujo de Energía. En conceptos unificadores en Ecología. Editorial Blume. Barcelona. 14-18.
- ODUM, T. H., 1980b. Ambiente, energía y sociedad. Editorial Blume. Barcelona.
- OWENS, O. H. and W. E. ESAIAS, 1976. Physiological Responses of phytoplankton to major environmental factors. Ann. Rev. Plant. Physiol. 27: 461-483.
- PATRICK, W. H. and R. A. KHALID, 1974, Phosphate release and sorption by soils and sediments: Effect of Aerobic and Anaerobic conditions. Science. 186: 53-55.
- PENFOUND, W. T. and T. T. EARLE, 1948. The Biology of the water hyacinth. Ecological Monographs, 18 (4): 449-472.
- RHEE, G. Y., 1972. Competition between an Alga and an aquatic bacterium for phosphate. Limnol. Oceanogr. 17: 505-514.
- RIGLER, F. H., 1980. En Van Dobben y Lowe-McConnell (Ed). El concepto de flujo de energía y el flujo de nutrientes entre niveles tróficos. En conceptos unificadores en Ecología. Editorial Blume. Barcelona. 19-35.
- SALAS, J. H., 1983. Desarrollo de metodologías simplificadas para la evaluación de eutrofización en lagos cálidos (antes, Lagos Tropicales). Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS) y Organización Panamericana de la Salud (OPS). 14 pp.
- SCHINDLER, D. W., 1977. Evolution of Phosphorus limitation in lakes. Science. 195: 260-262.
- SERRANO, S. y G. JOUSMA, 1980. Hidrología de los Valles de Ubaté y Chiquinquirá. Informe 1927, Ingeominas. Bogotá.
- SHILO, M., 1980. En Van Dobben y Lowe-McConnell (Ed). Factores implicados en la dinámica de las proliferaciones de Algas en la naturaleza. En Conceptos Unificadores en Ecología. Editorial Blume. Barcelona. 160-167.
- STRASKABA, M., 1979. Natural Control Mechanisms in Models of Aquatic Ecosystems. Ecological Modelling. 6: 305-321.
- , 1980. Cybernetic Categories of Ecosystem Dynamics. ISEM Journal. 2 (1-2): 81-96.
- TAYLOR, W. R., 1935. Alpine Algae from the Sta. Marta mountains Colombia. Amer. Journal Bot. 22 (9): 763-778.
- TITMAN, D. and P. KILHAM, 1976. Sinking in freshwater phytoplankton: Some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. Limnol. Oceanogr. 21 (3) 409-417.
- WETS B. S., 1914. En Fuhmann et Mayor (Ed). A contribution to our knowledge of fresh water algae of Colombia. In voyage d'exploration scientifique en Colombia. 1013-1051. New Chatel.
- WETZEL, R. G., 1981. Limnología. Omega Ediciones, Barcelona. 679 pp.

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LA PALMA DE CERA DEL QUINDIO Y SOBRE LA FLOR DE MAYO COMO SIMBOLOS NACIONALES ¹

Por *Santiago Díaz-Piedrahíta*²

Aunque casi existe un acuerdo nacional de opinión, y aunque la tradición señala dos especies de plantas como "flor nacional" y "árbol nacional", periódicamente surgen a través de la prensa hablada o escrita iniciativas para señalar otras especies como símbolos de la Patria. A pesar de esto no existe una disposición legal que determine los símbolos nacionales. Recientemente ha surgido el tema y hemos considerado oportuno dar a conocer algunas consideraciones de tipo histórico y morfológico con el fin de aportar luces en esta polémica, aclarando que somos totalmente partidarios de respetar la tradición.

LA PALMA DE CERA *Ceroxylon quindiuense* (Karst.) Wendl. COMO PLANTA NACIONAL.

Siempre será tema de discusión la definición de si las palmeras son en sentido morfológico estricto "árboles" o no. La Palma de Cera del Quindío ha sido considerada a lo largo de treinta y cinco (35) años como el "Arbol Nacional de la República de Colombia". Antes de explicar cómo fue adoptado este emblema debemos aclarar algunos puntos acerca de si se pueden llamar o no árboles las palmeras.

En las palmeras como en todos los espermatófitos (plantas con semillas) el cormo se diferencia claramente en raíz y en vástago. A diferencia de otras plantas, en las palmeras no se presenta un aumento considerable del cormo como consecuencia de la ramificación dado que el eje principal del vástago sólo excepcionalmente da lugar a ejes laterales.

El eje del vástago o tallo típicamente se presenta como un cuerpo cilíndrico provisto de hojas y de apéndices laterales y tiene por funciones la de sostener las hojas, órganos encargados de la fotosíntesis y de la transpiración, y la de transportar sustancias entre las hojas y las raíces pudiendo en algunos casos almacenar alimentos de reserva. La

1. La Presidencia de la República solicitó a la Academia un concepto sobre la Palma de Cera del Quindío. El 21 de noviembre de 1984 fue presentado en sesión ordinaria el contenido del presente informe, el cual fue acogido por la Corporación y transmitido a la Presidencia. Como consecuencia del mismo se produjo la Ley 61 de 1985 (septiembre 16) mediante la cual se adopta la Palma de Cera, como "Arbol Nacional" y Símbolo Patrio de Colombia.

El texto completo de esta Ley se transcribe al final del informe.

2. Profesor Titular de la Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Apartado 7495 Bogotá, D. E. Académico Correspondiente.

ramificación del vástago puede producirse por bifurcación del eje madre en dos ejes hijos o en forma lateral por desarrollo de ramas hijas que surgen del eje madre, el cual a su vez prosigue su desarrollo. Las yemas laterales que dan origen a las ramas son axilares y el sistema de ramificación adquirirá un hábito propio determinado por el grado de ramificación y número de los ejes laterales que se desarrollen, por la disposición de las ramas laterales en el eje madre y por la intensidad de crecimiento y orientación de las ramas laterales.

Existen sistemas monopódicos en los cuales el eje principal se desarrolla en mayor grado que los ejes laterales subordinados a él y sistemas simpódicos en los que las ramas laterales se desarrollan más que el eje principal e incluso el eje madre puede interrumpir su crecimiento.

En las palmeras no se presenta en forma típica ninguna de las dos situaciones anotadas adquiriendo la planta una forma ecológica particular caracterizada por la presencia de un tronco recto, no ramificado, coronado elegantemente en su extremo superior por un penacho de hojas. Sólo en algunas palmeras como las del género *Hyphaene* propias del África el tronco se ramifica.

Aclarado este primer punto podemos definir las palmeras como vegetales propios de las regiones tropicales o subtropicales, por lo común arborescentes, con tronco esbelto no ramificado que mantiene casi el mismo grosor desde la base hasta el ápice y coronado por una roseta de hojas largamente pecioladas, pinnadas o flabeladas.

Los tallos de las palmeras, al igual que los de la mayoría de las monocotiledóneas, alcanzan su diámetro definitivo en sus primeros años de crecimiento; este proceso se debe exclusivamente a engrosamiento primario causado por la actividad del meristemo circular situado entre la túnica y el corpus, el cual se ensancha merced a divisiones periclinales ocurridas inmediatamente debajo de la zona de los primordios foliares.

En las palmas el ápice caulinar forma una especie de cráter por encima de cuyos bordes pasan las hojas que se desarrollan en la parte externa del ápice; en esta forma el tallo adquiere su diámetro definitivo, el cual se mantendrá invariable desde cuando se desencadena el crecimiento longitudinal tomando así la forma columnar alta y esbelta propia de este grupo de plantas.

Por su forma etológica las palmeras pueden incluirse dentro de los fanerófitos dado que mantienen sus yemas perdurantes alejadas del suelo al comportarse como hierbas gigantes.

El término "árbol" se aplica a vegetales leñosos de por lo menos 5 m de altura con tallo o tronco simple que se ramifica y forma una copa de consi-

derable crecimiento en espesor. Fanerófito según *Raunkiaer* se aplica al conjunto de formas vegetales en las que las yemas de remplazo se elevan a más de 25 cm sobre el suelo.

En la literatura es frecuente encontrar, cuando se indaga sobre la familia *Arecaceae*, que ella está integrada por árboles, arbustos o bejucos de tronco simple y hojas dispuestas en un gran rosetón apical. Considerando lo anterior podemos concluir que el término árbol es muy vago y que lo que lo define es el hecho de ramificarse y adquirir una copa de mayor espesor que el tronco. La palmera normalmente no se ramifica pero la roseta apical de hojas hace las veces de copa de mayor espesor. Botánicamente tanto el árbol como la palmera son fanerófitos y no estamos cometiendo un error al considerar una palmera como un árbol, máxime cuando existen palmeras como la que nos ocupa que pueden alcanzar hasta 60 m de altura. Lo importante y lo que determina que las palmeras sean verdaderos árboles es el que son vegetales con un tronco bien definido, con crecimiento indefinido, condición que se cumple satisfactoriamente en ellas; en cuanto al hecho de no ramificarse, hay una explicación muy lógica dada por los morfólogos; el notable desarrollo e incremento en tamaño alcanzado por las hojas de las palmeras inhibe el desarrollo de las yemas ubicadas en la axila de cada hoja.

Hechas las anteriores aclaraciones debemos destacar que muchos botánicos y especialistas en palmas las han llamado con propiedad árboles sin dejar a un lado el hecho de que el término "*palma*" tal como lo define el Diccionario de la Lengua Española significa no sólo "Árbol de las Palmas o Palmeras, sino gloria, triunfo, victoria y aplauso" y que llevarse las palmas es ganar o sobresalir en algo. Igualmente a las palmeras se las ha denominado *Príncipes*, siendo este término equivalente a aventajado, primero excelente o superior y habiéndose utilizado como título de honor para cualquiera de los grandes de un reino. No vamos a entrar a analizar el papel de las palmeras en la historia, en la mitología, en la religión, el arte y la cultura popular. Ya el Dr. ARMANDO DUGAND, eminente botánico colombiano y especialista en palmas se ocupó de este tema en un documentado artículo titulado "Las palmeras y el hombre"; bástenos decir que las palmeras han estado íntimamente vinculadas desde tiempos inmemoriales a la vida del hombre y a sus sentimientos por los beneficios que de ellas se obtienen.

En carta enviada al notable naturalista inglés BERTOLD SEEMAN en 1855 HUMBOLDT al referirse a la palma de cera señala:

"Hallé este árbol en la Cordillera de los Andes en el Paso del Quindío entre Ibagué y Cartago no más bajo en el declive de los 7.930, ni más alto que los 9.700 pies ingleses (Usted puede decir en su 'Historia Popular de las Palmas' entre 7.900 y 9.700 pies ingleses) en

compañía de árboles de *Podocarpus* y *Quercus grana-tensis*".

Datos muy interesantes sobre la Palma de Cera proporciona AIME BONPLAND en el tomo primero de Plantas Equinoctiales (1808) cuando después de descubrir el género *Ceroxylon* Bonpl. ex A.P. De Candolle ya propuesto en 1804 (Bull. Sci. Soc. Philom. Paris) y de describir la especie *C. andicola* H. & B. que resultó ser sinónimo de *C. alpinum* Bonpl. ex A.P.D.C. transcribe una "Memoria sobre la palmera que produce cera y que sirvió para establecer un nuevo género". Infortunadamente los datos señalados corresponden a una mezcla de características de dos especies (*C. alpinum* y *C. quindiuense*) a las que trata como una sola. *C. alpinum* corresponde a las poblaciones ubicadas en zonas más bajas en las vertientes oriental y occidental del río Magdalena (ca. 1.400-1.900 m.s.n.m.) en tanto que *C. quindiuense* corresponde a poblaciones de palmeras que crecen en la franja de los 1.700-2.400 m en las dos vertientes de la cordillera Central y en el flanco oriental de la cordillera Occidental. Lo interesante es que el género *Ceroxylon* que no alcanza a llegar al hemisferio sur, corresponde a uno de los pocos grupos de palma de altura —mal llamadas palmas alpinas— que se oponen a las bien frecuentes palmas del litoral o de zonas bajas, y que por su porte y características ecológicas puede ser considerado el género de palmeras más espectacular y a la vez más propio de la flora colombiana.



FIGURA 1. Recolección de la cera de *Ceroxylon quindiuense*. Tomado de L' Amérique Equinoxiale de Edouard André.

Otros datos de interés sobre la palma de cera, esta vez de WILLIAM PURDIE transcribe SEEMAN en su "Historia Popular de las Palmas". Dice así:

"El altivo, noble tronco de ese árbol está cubierto con una capa de cera resinosa la cual le da una apariencia blanquecina de mármol, proporcionando un animado rasgo distintivo al escenario tan peculiar del Páramo del Quindío, donde la palma abunda en grado extraordinario sin causar ningún daño al noble bosque subordinado bajo su grata sombra. Para obtener la cera el árbol se derriba y fui informado por mis guías que cada árbol proporciona una arroba o 25 libras. Un hombre puede cortar y raspar dos árboles en un día obteniendo al menos cincuenta libras. La cera es usada mezclada con sebo para hacer velas (sola quema demasiado rápido); ella es usada como vela de cera para ofrecerla a los santos y a la Virgen; el sebo está prohibido por las leyes o rúbrica de la Iglesia Romana; pero el cura de Toche, un pequeño caserío al pie del Quindío, me dijo que no podía permitir su uso en grandes ceremonias en la Iglesia porque las leyes de su religión lo prohíben; así aceptado, es imposible para ellos aprovechar este extraordinario producto natural fácil de obtener; consecuentemente una gran importación de cera de abejas se ha introducido para uso sólo de la Iglesia.

"Después de raspada es simplemente derretida y vertida dentro de calabazos para ser usada por los aldeanos en la vecindad de la cordillera del Tolima. Se vende en la ciudad de Ibagué a los pies del Quindío a tres peniques o a medio real la libra; tiene considerable demanda pero es abundante y fácil de obtener".

En realidad las noticias más antiguas sobre *Ceroxylon* las proporciona MUTIS en su diario de observaciones. En la nota referente al viernes 23 de septiembre de 1785 y que sin duda se refiere a *C. alpinum* dice:

"Habiendo sabido que en las inmediaciones del valle de Guaduas había comenzado a propagarse el nuevo ramo de sacar cera de palma a imitación de como lo ejecutan en Timaná, solicité esta palma, nuevamente conocida allí. En efecto, jamás se habían aplicado aquellos vecinos a este ramo, que nuevamente han descubierto por medio de algunos que verían ejecutar esta operación en Timaná.

"Hoy me traen la respuesta de mi encargo con grande racimo de frutas bien hechas y un racimo de flores envainado con la relación siguiente: 'Se solicitó peón baquiano con pleno conocimiento de la palma que da la resina de donde por medio del beneficio sale la cera, con muy corta diferencia tan blanca como la de Castilla. No hay por la presente cera alguna de venta; y por eso no la envió; pero cuidaré de hacerlo. El hombre más instruido dedicado a esta operación no está aquí; pero luego que venga me impondré del beneficio para remitir la explicación individual. La palma que da la cera es la que aquí se conocía con el nombre de Chuapa, tan alta y más que la de coco más elevada. Por toda la superficie de su tronco se raspa y se recoge el polvo que remito y es el que se beneficia para sacar la cera. El macollo que también va, es la flor, que se abre, y de allí sale el racimo; que también remito. La palma tiene más abundancia de hojas que

la del coco, y del mismo cogollo que nace derecho con el que remito, sale el racimo. Añadió el mozo portador, por razón verbal, que la palma cortada y abandonada en el monte se pudre fácilmente, pero que dentro del agua se vuelve macana (expresión para denotar la solidez y dureza que tiene la palma de este nombre). Que la parte exterior es tan dura, compacta y lisa como esponjosa y corchada la interior: de modo que rajándola a lo largo y limpiándole toda substancia corchada queda la parte compacta muy propia para tabazón de las casas (al estilo del país), como la tabazón de las guadas. Finalmente que de poco tiempo a esta parte se ha comenzado a aprovechar la cera”.

A esta descripción tan completa de la utilidad debemos añadir algunas observaciones. Los racimos fueron dibujados por los pintores y se conservan en la iconografía de la expedición en policromía y en réplica monocroma para el grabado. Otras observaciones sobre utilidad hace BONPLAND en la memoria atrás citada; de ellas transcribimos la parte referente a usos del tronco y de la hoja, no sin antes señalar que el análisis químico de la cera hecho en París dio 2/3 de resina por 1/3 de cera. Dice BONPLAND:



FIGURA 2. Palmeras de cera del Quindío tal como las vio E. André durante su viaje a la América equinoccial. (1878)

“Esta no es la única ventaja que puede derivarse de este árbol: sus largos troncos rajados son preferidos a los de otras palmas y se utilizan principalmente para hacer canoas, acueductos, etc.; su madera es muy durable y merece también la preferencia en la construcción de casas; sus hojas no son menos útiles que las de *Cocos butyracea* de la cual los indios del Orinoco hacen todos sus techos; finalmente, los filamentos que cuelgan de su base pueden ser utilizados al igual que los de *Arenga saccharifera* de las Molucas y de aquellos suministrados por las palma Chiqui-Chiqui de las españolas (*Mauritia flexuosa* L.), la cual crece abundantemente en el alto Orinoco, el río Negro, el Amazonas y en cercanías del Pará. Es interesante observar que los anillos formados por la caída de las hojas no exudan esta materia inflamable; son verdaderas cicatrices en las cuales la organización es destruida y donde el carbono separado del hidrógeno por el oxígeno de la atmósfera se va depositando”.

En el No. 35 del Papel Periódico Ilustrado de los Estados Unidos de Colombia (Año II pág. 180) se presenta la siguiente explicación relativa al grabado de CRANE similar al de TAYLOR, ambos basados en un diseño de EDUARD ANDRE.

“El grabado de la última página representa el modo como en el Quindío se cosecha la cera de la palma llamada Ceroxylon, de que se sirven para alumbrarse en las poblaciones vecinas a aquellos lugares. Según el viajero francés, autor del dibujo que grabamos, M. ANDRE, estas palmas se hallan en las vertientes de los nevados del Tolima y Herbeo, en una zona dentro de los dos a tres mil metros de altura y se encuentran en abundancia en el camino del Quindío, entre el Toche y la Ceja alta. Cada árbol produce, según él, una arroba de cera blanca o amarilla que se vende en Ibagué a seis pesos poco más o menos.

Un hombre puede en el mes cosechar de cinco a seis arrobas.

El señor BOUSSINGAULT hizo un detenido estudio de esta cera, en el laboratorio de minas en Bogotá, en el año de 1825. Tal como la obtienen los naturales del Quindío es una pasta porosa desmoronadiza, de un blanco amarillo; se ablanda con el calor de la mano.

El alcohol le quita una materia resinosa que es soluble en este líquido frío y deja la cera perfectamente blanca.

La composición elemental de esta cera purificada según los análisis del señor BOUSSINGAULT es en 100 partes de 80.48 de carbón; 13.29 hidrógeno y 6.23 de oxígeno.

Este producto puede tener muchas aplicaciones industriales.

Para extraer la cera de la palma que los señores HUMBOLDT y BONPLAND designaron con el nombre de *ceroxy andícola* raspan el tronco de la palmera, ponen en agua hirviendo esta raspadura y la cera se separa de las impurezas en la superficie del líquido; después se deja enfriar y se seca.

El cultivo de esta palma y su explotación conveniente podía ser fuente de varias industrias en el Tolima, y sus productos objeto de exportación a los mercados

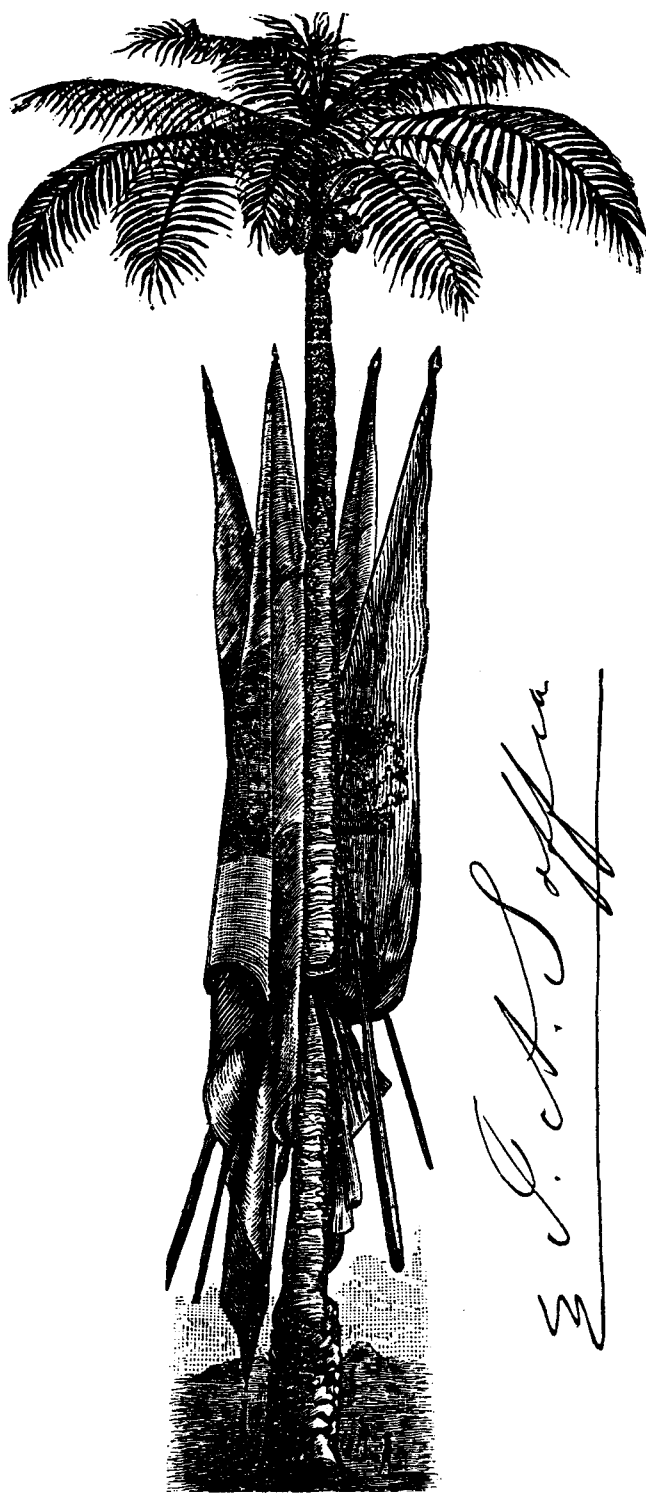


FIGURA 3. Dibujo elaborado por Alberto Urdaneta para ilustrar la poesía "El Salto de Tequendama" de J. A. Soffia.

extranjeros; pero en países incipientes como el nuestro toda empresa necesita protección e impulso del gobierno".

La adopción de la palma de cera como emblema se debió a una propuesta sobre el particular hecha por el profesor ARMANDO DUGAND, entonces director del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, al comité organizador o comité preparatorio del Tercer Congreso Suramericano de Botánica. Este comité estaba presidido por el Dr. ENRIQUE PEREZ ARBELAEZ, fundador del Herbario Nacio-

nal Colombiano y del Instituto de Ciencias Naturales. El comité organizador del Tercer Congreso Suramericano de Botánica fue integrado por el Ministerio de Educación según Resolución No. 2088 de 1949 que lleva la firma del ministro MANUEL MOSQUERA GARCES y hacen parte de él los botánicos ENRIQUE PEREZ ARBELAEZ, ARMANDO DUGAND, LORENZO URIBE, EMILIO ROBLEDI, JESUS IDROBO, ALVARO FERNANDEZ, DANIEL MESA, HERNANDO GARCIA, ROBERTO JARAMILLO y RAFAEL ROMERO. Como miembros honorarios del mismo figuran el hermano DANIEL GONZALEZ, el Dr. CIRO MOLINA, el Dr. JOSE CUATRECASAS ARUMI, el Dr. ELLSWORTH PAINE KILLIP y el Dr. RICHARD EVANS SCHULTES. No obstante, la decisión de proponer la palmera como planta o árbol nacional fue tomada por el comité preparatorio del Congreso en su primera reunión celebrada el 27 de julio de 1949 en la dirección del Instituto de Ciencias Naturales y en ella participaron los botánicos adscritos al mismo y aquellos que pertenecían a la planta del Ministerio de Agricultura.

Al respecto escribió DUGAND la siguiente nota como suplemento al artículo "Las palmeras y el hombre":

"LA 'PALMERA DE LA CERA' DE LOS ANDES, ARBOL NACIONAL DE COLOMBIA"

En sesión memorable que efectuaron los botánicos colombianos el 27 de julio de 1949 en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, propuse que se adoptara como árbol representativo o simbólico de Colombia la "palmera de la cera" o "palma blanca" o "palma real" de los Andes Centrales (*Ceroxylon quindiuense*). Aduje para ello las razones siguientes: el género *Ceroxylon* es famoso en el mundo entero desde que el Barón de HUMBOLDT y su compañero de viaje AIME BONPLAND lo dieron a conocer en 1807 ("Plantas Equinoctiales Vol. 1 pl.1"); esta palmera es muy notable por la cera que produce en la parte superficial del tronco, y también por su extraordinario hábitat, puesto que viviendo en el piso templado-frío de los Andes entre los 1.700 y 3.400 metros sobre el nivel del mar (con mayor abundancia entre 2.000 y 3.000 m), se sale ampliamente de los límites geográfico-altitudinales comunes a la familia de las palmas. La especie *quindiuense*, descrita por otro ilustre viajero y botánico amigo de nuestro propio botánico JOSE JERONIMO TRIANA, el profesor HERMAN KARSTEN (bajo el nombre *Klopstockia quindiuense* en la "Florae Columbiae terrarumque adjectantium specimina selecta" (1858) vol. 1 tab. 1 fig. 4), es probablemente la más hermosa del género y es además la palmera más elevada del mundo (algunos ejemplares alcanzan a 50 metros de altura y se dice que llega a 60 metros). Es también elemento muy destacado y característico del paisaje andino colombiano en la vertiente oriental de la Cordillera Central, de donde se extiende hasta el valle de Sibundoy, en el Alto Putumayo; finalmente es exclusivamente colombiana y tan apegada al medio ecológico andino que hasta ahora han fallado todos los intentos de aclimatarla satisfactoriamente en Europa y los Estados Unidos.



III CONGRESO BOTANICO SURAMERICANO

BOGOTA, 1953 - COMITE ORGANIZADOR

DIRECCION: CARRERA 10. NO. 16-65

APARTADO AEREO 5312

FIGURA 4. Logotipo distintivo del Tercer Congreso Botánico Suramericano que no llegó a realizarse en Bogotá.

Mi proposición fue aprobada por unanimidad.

Asistieron a la reunión el presbítero doctor ENRIQUE PEREZ ARBELAEZ, quien la presidió; el reverendo padre LORENZO URIBE URIBE, S.J., el doctor ENRIQUE NUÑEZ OLARTE, quien a la sazón era Decano de la Facultad de Farmacia de la Universidad Nacional; el profesor RAFAEL ROMERO CASTAÑEDA; el ingeniero agrónomo Dr. DANIEL MESA BERNAL; los doctores JESUS M. IDROBO y ALVARO FERNANDEZ PEREZ; los señores ROBERTO JARAMILLO MEJIA y HERNANDO GARCIA BARRIGA, y el autor de estas líneas que entonces era director del mencionado instituto.

En sesión posterior del 9 de agosto del mismo año, adhirióse expresivamente a esta designación de nuestro "árbol nacional" el lamentado doctor EMILIO ROBLEDÓ (q.e.p.d.). Como advertí en el capítulo relativo al aspecto filatélico de las palmeras, falta la consagración definitiva por medio de una ley de la República. Ojala que algún parlamentario, o un grupo de ellos, amantes de la naturaleza, o de las palmeras con especialidad y sobre todo con sentido espiritual, capten la iniciativa que aquí lanzo y vean de llevarla a buen término 'legal' cuanto antes".

Como DUGAND con razón consideraba la palma de cera como un verdadero patrimonio estético de la nación y como una de las notabilidades florísticas más típicas de la flora colombiana, la propuso también como símbolo del Tercer Congreso Suramericano de Botánica. Aunque por iniciativa gubernamental, este certamen que debía celebrarse a comienzos de 1953 no se llevó a cabo en Colombia, desde entonces se ha considerado al *Ceroxylon quindiuense* como el "árbol nacional"; así figura en varios escritos, actas y documentos. En el comunicado No. 1 del Congreso antes citado se señala: "La insignia del Tercer Congreso Botánico Suramericano, siguiendo la práctica de los precedentes, lleva, con la leyenda adecuada la figura de la planta nacional del país sede. Colombia ha escogido como sus emblemas vegetales, la *Cattleya* de Triana y la Palma de Cera del Quindío. Una de éstas (la palma) figurará en el escudo del Tercer Congreso en su medio ambiente de montañas y nevados". En efecto, en la papelería del Congreso figuró la palma como emblema y así se difundió al mundo.

En 1979 el gobierno nacional a través de Cultura, organismo adscrito al Ministerio de Educación, publicó un álbum elaborado por el Dr. JOAQUIN PIÑEROS CORPAS, director del Patronato

Colombiano de Artes y Ciencias y miembro de la Academia Colombiana de Historia. Este álbum se titula: "Los símbolos nacionales" y en él figuran junto con la Palma de Cera y como otros símbolos nacionales, la orquídea *Cattleya labiatae var. trianae* (= *C. trianae*) como "flor nacional", la esmeralda como piedra representativa del país; se explica además el origen de la palabra Colombia; se describe la historia de la bandera de Colombia y se transcribe el Himno Nacional.

En resumen, no existe un decreto formal que declare a la Palma de Cera *Ceroxylon quindiuense* como "árbol" o "planta nacional", pero a lo largo de 35 años se ha impuesto como símbolo; existen motivos válidos para su escogencia como *planta nacional* y vale la pena ratificar esta decisión de los botánicos colombianos mediante una disposición que oficialice esta determinación.

LA CATTLEYA DE TRIANA O FLOR DE MAYO, (*Cattleya Trianae*) COMO FLOR NACIONAL

El 16 de noviembre de 1936, hace 48 años, la Academia Colombiana de Historia designó a la *Cattleya trianae* como "flor nacional" por excelencia, aceptando el dictamen dado por el botánico, naturalista, literato y político EMILIO ROBLEDÓ, a quien había sido encomendada la labor de estudiar una comunicación del gobierno argentino a través de la Academia de Historia de dicho país, en el sentido de señalar la "flor representativa de Colombia" para ser cultivada en el Jardín de Plantas de la ciudad de La Plata.

Datos sobre la tradición y uso de este símbolo encontramos los siguientes: un artículo firmado por GEORGINA FLETCHER en el Boletín de Historia y Antigüedades de la Academia Colombiana de Historia 25:65-67 (1938) bajo el título de "Flor de la Patria". Dice la Sta. FLETCHER.

"Luego en la República, los legisladores de 1834, cuando por Ley 3a. del 9 de mayo decretaron las figuras, colores y metales del Escudo Nacional de Colombia, como apéndice adoptaron como flor nacional la parásita morada llamada 'Lirio de Mayo' en su color púrpura o violeta".

Cabe anotar que el texto de dicha Ley 3a. que aparece en el tomo II (1834) del Archivo del Congreso y en los folios 184-185 de 1834 del Archivo

Nacional no aparece la referencia a dicha flor citada en el artículo. En 1954 el historiador ENRIQUE ORTEGA RICAURTE en un escrito sobre la Heráldica Nacional publicado por el Banco de la República analiza el caso.

En resumen, sobre la flor nacional hay lo siguiente:

1. Una declaración de la Academia Colombiana de Historia del 16 de noviembre de 1936 en la que se manifiesta partidaria de que se adopte la *Cattleya* como flor nacional, lo cual es comunicado al Ministerio de Educación Nacional.

Ref. Boletín de Historia y Antigüedades 25: 701 (1937).

2. Hay unos versos del maestro GUILLERMO VALENCIA al respecto que dicen:

*Por tu altivez invicta, por tu belleza extraña
por el sereno ritmo de tu vivir augusto
que lo servil no inquieta, ni lo vulgar empaña,
te consagro mi patria por su blasón venusto.*

3. Hay una publicación del Ministerio de Educación a través del Instituto Colombiano de Cultura en que señala a la *Cattleya labiatae* var. *trianae* como la flor nacional.

4. Hay un artículo del Dr. ENRIQUE PEREZ ARBELAEZ en la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Ref. 3 (9-10): 89-90 (1939 titulado "La Flor Nacional", en el que manifiesta su opinión en el sentido de reemplazar la *Cattleya trianae* por la *Cattleya aurea* en razón de ser esta última más vistosa. No obstante, en el Acta No. 2 de la Junta del Comité preparatorio del Tercer Congreso Suramericano de Botánica (agosto 9 de 1949) manifiesta, después de oír las razones expuestas por el Dr. EMILIO ROBLEDÓ, que acepta esta especie por rendirse con ella un homenaje a la memoria del gran botánico colombiano, JOSE JERONIMO TRIANA y por ser previa la decisión de la Academia Colombiana de Historia.

Al acatar las razones expuestas por ROBLEDÓ, el comité, según consta en el Acta, confirmó a la *Cattleya trianae* como flor nacional. Sin embargo no hay una ley de la República que así lo establezca.

5. En la filatelia se ha ratificado el hecho de considerar a la especie *Cattleya labiateae* var. *trianae* como Flor Nacional de Colombia y existen varias estampillas donde se presenta dicha flor como tal. Emisiones de 1946, 1949, 1950 y 1965.

LEY 61 DE 1985
(septiembre 16)

**por la cual se adopta la Palma de Cera (*Ceroxylum*
quindiense) como árbol nacional**

El Congreso de Colombia,

DECRETA:

Artículo 1o. Declárese como árbol nacional y símbolo patrio de Colombia a la especie de palma científicamente llamado *Ceroxylum quindiense* y comúnmente denominada Palma de Cera.

Artículo 2o. Facúltase al gobierno nacional para que con estricta sujeción a los planes y programas de desarrollo, realice las operaciones presupuestales correspondientes, contrate los empréstitos y celebre los contratos necesarios con el fin de adquirir terrenos, que no sean baldíos de la nación, en la Cordillera Central, para constituir uno o varios parques nacionales o santuarios de flora a fin de proteger el símbolo patrio y mantenerlo en su hábitat natural.

Artículo 3o. Prohíbese la tala de la Palma de Cera bajo sanción penal aplicable en forma de multa, convertible en arresto, en beneficio del municipio donde se haya cometido la infracción de conformidad con el Decreto-Ley 2811 de 1974.

Artículo 4o. Esta ley rige a partir de la fecha de su sanción.

Dada en Bogotá, D.E., a los ... días del mes de... de mil novecientos ochenta y cinco (1985).

El Presidente del Honorable Senado de la República,
Alvaro Villegas Moreno.

El Presidente de la Honorable Cámara de Representantes,
Miguel Pinedo Vidal.

El Secretario General del Honorable Senado de la República,

Crispín Villazón de Armas.

El Secretario General de la Honorable Cámara de Representantes,

Julio Enrique Olaya Rincón.

República de Colombia - Gobierno Nacional.

Publíquese y ejecútase,
Bogotá, D.E., 16 de septiembre de 1985.

BELISARIO BETANCUR.

El Ministro de Agricultura,

Roberto Mejía Caicedo.

BIBLIOGRAFIA

- BOMHARD, M. Las palmeras de Cera. Boletín Soc. Geográfica de Colombia 6 (4): 250-273.
- DUGAND, A. 1972. Las palmeras y el hombre. Cespedesia 1 (1): 31-97.
- FLETCHER, G. 1938, la flor de la patria. Bol. Historia y Ant. Acad. Colomb. Hist. 25 (280): 65-67.
- FONT QUER, P. 1965. Diccionario de Botánica. (5a. Ed.) Ed. Labor Barcelona.
- HUMBOLDT, A. & A. BONPLAND 1808. Plantes Aequinoctiales 1: 1-6, París.
- MUTIS, J.C. Diario de observaciones.
- ORTEGA, E. 1954. Heráldica Nacional. Banco de la República. Bogotá.
- PEREZ, E. 1939. La flor nacional. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 3 (9-10): 89-90.
- PIÑEROS, J. Los símbolos nacionales. Instituto Colombiano de Cultura. Edit. Andes, Bogotá.
- SEEMAN, B. 1986. Popular History of the palms and their allies. Lovell Reeve. London.
- STRASBURGER, E. *et al.* Tratado de Botánica. 6a Ed. 1974 Ed. Marín. Barcelona.
- URDANETA, A. 1883. Nuestros grabados. Papel Periódico Ilustrado Año II, (36): 180.

LA INGENIERIA NACIONAL Y LA ASTRONOMIA

A propósito del Centenario del nacimiento de Jorge Alvarez Lleras

Por *Jorge Arias de Greiff**

La Astronomía, como ciencia y práctica de apoyo de la cartografía y de la navegación, entró a la América, en los siglos de los grandes descubrimientos, que lo fueron de la expansión territorial, mercantil y catequizadora de los imperios europeos. El interés del Estado español estuvo presente al ratificar la astronomía como una de las actividades de la Expedición Botánica y la cartografía entre las metas de dicha empresa, que habría de hacer los inventarios de los recursos naturales para la expansión del comercio. Estas tareas, en principio encomendadas a individuos y expediciones de la Real Armada, pasaron también a los criollos autodidactas, apoyados ellos en los didácticos y claros libros de la ilustración que las élites mercantilistas, en auge luego de la declaración del comercio libre en 1778, introducían; se entusiasmaron ellos hacia el conocimiento de sus países, paisajes y patrias chicas, cuando la corona fomentó en América el establecimiento de Sociedades Patrióticas y de Amigos del país, que hay que entender establecidas para ese conocimiento y esa motivación.

Los trabajos geográficos de los últimos años del virreinato se prolongaron luego en la Expedición Corográfica. Pero los logros cartográficos de la empresa de Codazzi, sin gran exactitud, sin la necesidad de tenerla, sin la posibilidad de lograrla, ya hacia el último cuarto del siglo XIX, mostraron a la ingeniería profesional la necesidad de cartas geográficas de más rigurosa ejecución, y aquí entramos al asunto: Habiéndose roto por completo la relación

con la tradición militar española por la cruenta independencia de Colombia, y no habiendo a la postre prosperado el establecimiento de un "Colegio Militar" -- recordemos que la revolución de 1867, lo suprimió al crear la Universidad Nacional, e integrar a ella el Observatorio Astronómico, y que otro intento de revivir el Colegio Militar en 1885 tampoco prosperó-- la formación de cartas geográficas pasaría a manos de la Ingeniería Civil.

No bien acababa de establecerse la Sociedad Colombiana de Ingeniería en 1887 cuando un nuevo plan de estudios de la Escuela de Ingeniería mereció la atención del primer Presidente de la Sociedad, Abelardo Ramos, quien objetó una asignatura denominada "Elementos de Astronomía y Geodesia". Alegó en nota editorial encendidamente que ... "lo que nos parece error capital es la reducción de los estudios de Astronomía y Geodesia a elementos". Luego de indicar cómo en el orden de lo preciso sólo la Constitución política puede precederle en una nación a la formación de cartas de su territorio, advirtió que el ingeniero debe ser capaz de tomar la posición geográfica de cualquier lugar con exactitud y ciencia, que debe saber astronomía práctica, y que es necesario que una generación de jóvenes instruidos resuelva lo que en tiempo de Codazzi sólo él podía ejecutar. Mientras tanto la sociedad en sus Anales ya venía publicando efemérides astronómicas, para atender también las demandas de la ley colombiana en lo relativo a adjudicación de baldíos. La verdadera respuesta de la Escuela de Ingeniería al reto de don Abelardo no tardó en aparecer: En el número 57 de los Anales de Ingeniería, de abril del año 1892, se inició una serie de artículos por Julio Garavito Armero, titu-

* Profesor de la Universidad Nacional de Colombia.

lada "Determinación Astronómica de Coordenadas Geográficas". En ellos se exponían los métodos más convenientes para el trabajo en estas bajas latitudes vecinas al ecuador terrestre, pero lo más interesante es la modificación que introdujo en uno de esos métodos, el llamado de Talcontt, para obtener la latitud, que exige que el instrumento tenga en el ocular un hilo horizontal desplazable y un tornillo micrométrico para medir tal desplazamiento, al reemplazar esa medida por la toma de la diferencia de tiempo entre los dos instantes de paso de cada estrella, por el hilo horizontal, antes y después de la culminación y mediante la fórmula de D'Alembert de reducción al meridiano, pudo obviar el uso micrómetro, y, si el teodolito tiene, como es usual, varios hilos horizontales en su retículo, obtener datos adicionales para mejorar el resultado al promediarlos. Logró así sacar el máximo rendimiento del instrumental de uso del ingeniero, adaptando los métodos de observación y los cálculos a los elementos disponibles.

Los resultados de esta acción no se hicieron esperar mucho: pronto aparecieron publicados en los "Anales" las más lúcidas tesis de grado, como la de Pedro María Silva. Sin embargo, el hecho más significativo fue institucionalización de todo ese empeño al establecerse la "Oficina de Longitudes", por el Decreto 930 de 1902 que creó un centro científico para el perfeccionamiento de la carta general de la República, mediante la determinación de las coordenadas geográficas de las principales poblaciones, refiriéndolas todas al meridiano del Observatorio Astronómico, como red base para pormenorizar la carta. A la oficina se incorporaron los ingenieros del cuerpo de cartógrafos del Ministerio de Guerra; la dirección científica estaba encomendada al Observatorio Astronómico Nacional. La resolución 118 del 11 de junio de 1902 reglamentó el decreto inicial y en ella se lee que las longitudes de puntos principales se fijarán por telégrafo y en relación con Bogotá. El intercambio de señales horarias, emitidas por el Observatorio, y transmitidas a los lugares donde estaban las comisiones de ingenieros por medio de los hilos de la red de telégrafos, condujo a que el meridiano del Observatorio en Bogotá fuera el origen de las longitudes, y así apareció en los mapas de la Oficina de Longitudes. Indicaba también la mencionada resolución que las latitudes se tomarían por diferencias de distancias cenitales de estrellas que culminen a diferentes lados del cenit, es decir el método que Garavito modificó, y anotó además la resolución la exactitud exigida de los trabajos, como no conducente a error mayor que 0,3 de segundo de tiempo en longitud y 0,5 de segundo de arco en latitud, y que el salón bajo del Observatorio sería destinado para local de la Oficina de Longitudes. Un nuevo decreto de 1903 creó secciones de Astronomía y Geodesia, Topografía y Nivelación, y una oficina de Historia Natural con secciones de Biología y Mineralogía: el espíritu de la Expedición Botánica y el de la Comisión Coro-

gráfica, rondando por aquí. La oficina publicaría además el Boletín del Observatorio Nacional. Aparte del trabajo de los ingenieros de planta de la oficina, se invitó a los profesionales a que, aprovechando sus excursiones, coadyuven a los fines de la misma, con observaciones hechas en coordinación con el Observatorio. Naturalmente que el esquema exigía que la latitud del Observatorio estuviera bien determinada; esta tarea ya la había realizado Garavito previamente en 1897, empleando un teodolito Troughton y Sims, con hilos micrométricos que le incorporó Rafael Nieto París. Los resultados de la latitud, publicados en año dieron el dato $4^{\circ}35'55,19$ al norte del ecuador, y los de la longitud, pero como se había tomado el Observatorio como origen, se le asignó el valor cero en los mapas.

A la Oficina de Longitudes se le encomendó la demarcación de los límites de la nación. Eran nutridas las comisiones de ingenieros civiles, pues la Facultad de Ingeniería proveía de bien preparadas promociones; mencionemos la que terminó en 1905, y que había iniciado estudios de ingeniería en el Observatorio, durante el cierre de actividades académicas por la guerra de los mil días, y de la que salieron Tomás Aparicio, Belisario Ruiz Wilches y Jorge Alvarez Lleras. Por esa Oficina se demarcaron astronómicamente los hitos de la larga frontera con el Brasil, los de aquella con el Perú y los de la deslindadora del territorio panameño. Marcando el diferente desarrollo histórico colombiano con el de otros países, a las listas de ingenieros militares, Coroneles, Capitanes, etc., de las comisiones que el Brasil o el Perú, por ejemplo, designaban para realizar la tarea demarcadora. De la nómina de profesionales que integraron las comisiones mencionaré aquí tres que fueron muy excelsos miembros de esta Academia de Ciencias: Darío Rozo, Julio Garzón Nieto y Daniel Ortega Ricaurte. También otros pasaron sus noches a la orilla de los grandes ríos de la selva en espera de que a los retículos de los teodolitos se aproximara Casiopea o el Centauro, o de que detrás de ellos apareciera la Corona Boreal o la Austral, o brillaron a su paso por el meridiano el Pez Dorado o el Delfín; la lista es larga, sólo mencionaré unos pocos: Belisario Arjona, Francisco Andrade, Luis Ignacio Soriano, Ernesto Morales Bárcenas.

En 1914 Jorge Alvarez Lleras fue designado como Ingeniero ayudante del Observatorio Astronómico. Colaboró entonces con Julio Garavito durante tres años y tuvo aquí la oportunidad de conocer los trabajos y las ideas del ilustre Director, acompañarlo en la observación del eclipse total de Sol del 3 de febrero de 1916, tanto en la comisión a Puerto Berrío, como en la preparación y análisis de los resultados, lo que quedó consignado en el informe que ambos redactaron. En los últimos meses de esta asociación hubo de atender solo las tareas del Observatorio por la mala salud de Garavito, interesándose entonces en establecer el Servicio

Meteorológico Nacional, logrando para ello el apoyo de la ley 74 de 1916. Organizado en 1981, le cupo a Alvarez Lleras impulsarlo durante el año en que estuvieron estas tareas a su cargo.

Viajó luego a Europa para establecer contactos y relaciones que permitieran al servicio incorporarse a los programas internacionales de meteorología, sólo para encontrar al regreso el abandono del Observatorio después del fallecimiento de Garavito.

Le cupo a Alvarez Lleras salvar esa situación cuando en 1930 fue designado director del Observatorio y, en asocio con la Facultad de Ingeniería, revivir sus actividades, empeño que se protocolizó con la presencia del presidente Olaya Herrera en el recinto del Observatorio, en memorable ocasión.

De estos años data la creación del Instituto Geográfico, Militar y Catastral. La fotogrametría apoyada en la Geodesia entró de lleno a asumir la tarea de la confección de la carta, superando ahora a los trabajos de la Oficina de Longitudes, como esta lo había hecho antes con los de la Comisión Corográfica. Ahora las redes geodésicas necesitaban sólo el apoyo de la astronomía en un punto de partida o "datum astronómico", que sería el observatorio, y en la verificación del otro extremo de las cadenas de triángulos, de la exactitud del trabajo con otra confrontación astronómica, los llamados "puntos de Laplace".

Es así que la actividad de los ingenieros astrónomo-geodestas pasó al recientemente creado Instituto, y al Observatorio le cupo la obligación de establecer con mayor exactitud sus coordenadas astronómicas, mediante una nueva operación que realizó Alvarez Lleras, usando el antejo de Pasos de la Casa Gustv Heyde, colocado en la pilastra de la terraza, origen por lo tanto de las coordenadas rectangulares de nuestros mapas, por la que pasan hoy los ejes $E = 1'000.000$, $N = 1'000.000$. Cumplida esa tarea, se dedicó Alvarez Lleras a pensar en un instrumento, de instalación fija en Observatorios, que pudiera atender con gran exactitud la labor de determinar sistemática y permanentemente las coordenadas del Observatorio para detectar las variaciones, en la latitud y en la longitud, debidas a los ya por esos días aceptados desplazamientos del polo, y a las ya sospechadas variaciones en la rata de rotación terrestre. La respuesta de Alvarez Lleras fue la concepción y diseño de un instrumento doble y llamado Bitelescopio de Reflexión, cuyos diseños aceptaron y perfeccionaron algunas casas europeas fabricantes de instrumental astronómico. La segunda guerra mundial interrumpió cualquier posible desarrollo inmediato de este proyecto y a la terminación de ella dos instrumentos aparecieron en el concierto internacional astronómico para esas labores: El Astrolabio impersonal Danjón y el tubo Zenital fotográfico. Pero para esos tiempos los días de Alvarez Lleras estaban ya contados.

FEDERICO MEDEM, VANGUARDISTA DE LA ECOLOGIA COLOMBIANA

Por Hno. Daniel J. González. *

Hacia mediados del año de 1973 y mientras hacía una correría por el Departamento del Meta, en compañía de varios coleccionistas de ejemplares para nuestro Museo, nos dirigimos a la Estación de Investigaciones Roberto Franco de Villavicencio; al llegar llamó fuertemente nuestra atención el encuentro que hacíamos del personaje central; allí se encontraba procurando extraer de un frasco suficientemente grande, medio colmado de aserrín ligeramente húmedo, una "Tatacoa" que pugnaba por esquivar los dedos que trataban de sacarla de su encierro.

Muchos otros detalles observamos en el transcurso de esta visita: Pequeños lagartos en observación, Cráneos de babillas y de Cocodrilos, Colecciones escogidas de varios reptiles... y, por encima de todo esto, toda una serie de papeles y cuadernos con numerosos apuntes cuidadosamente tomados acerca de fechas de colección, sitios señalados con todo el rigor científico, período de sequía, o de lluvia, temperatura media de la región en donde se hizo la captura... Todo esto era una clara demostración que no se trataba de un simple coleccionista de ejemplares como para un fichero, sino que sus métodos de colección y sus apuntes y observaciones iban mucho más allá. Que la ECOLOGIA, esa ciencia que hasta hace poco apenas se nombraba, era una de sus principales preocupaciones...

El personaje que teníamos delante se apresuró a saludarnos; de estatura un poco más que regular, ya de edad madura, piel curtida por muchos días de sol sobrellevado en pleno trópico, barba respetable entrecana, alumbrada frecuentemente por un cigarillo impertinente.

Respondía al nombre de *FEDERICO MEDEM*; se trataba de la misma persona cuya figura se recuerda en la parte alta de la Universidad de LOS ANDES en un gran aviso de color "verde Ecológico" en donde se lee: "UNIDAD DE INVESTIGACION FEDERICO MEDEM: "UNIFEM", colocada en una de las numerosas curvas de la ya conocida "Avenida de los CERROS".

Pues bien, Federico Medem, sin ser colombiano amaba a Colombia con un auténtico afecto, con aquel que le hacía penetrar en los secretos de la naturaleza y que en este momento le hacía investigar a fondo sobre el comportamiento de la Tatacoa, de los Caimanes y Cocodrilos y de los demás reptiles que tenía en observación en su espacioso sitio de trabajo.

Y es más, como bien lo dice Howard Rochester en su semblanza biográfica hecha con entusiasmo y admiración por este científico, "su casa y sus laboratorios de Villavicencio fueron centro de estudio y tertulia para un gran número de alumnos y colegas, científicos y amigos de diversas nacionalidades, atendidos con una sincera hospitalidad, en la cual colaboraba su gentil esposa, Flor Angela Cortés de Medem, y, en las vacaciones estudiantiles, su lindísima hija Diana". (Federico Medem Científico y humanista: HOWARD ROCHESTER).

Pues bien, Federico Medem vio la primera luz en una de aquellas pequeñas naciones Bálticas que tan celosas han sido de su libertad, pero por Fuerza de su pequeñez han debido doblegarse ante la invasión rusa. Su nacimiento ocurrió en la ciudad de Riga (Letonia) en el mes de Agosto en 1912 y sus lazos familiares lo relacionaban con los Condes de Medem de los tiempos de la Rusia Zarista, títulos

* Universidad de La Salle, Bogotá. Apartado Aéreo 7428.

éstos que, como afirman sus admiradores y biógrafos, nunca tuvieron para él importancia alguna; jamás quiso se hiciera alguna mención acerca de este punto.

Por causa de la invasión de su amada patria, desde los cinco años tuvo que abandonar los horizontes Bálticos para ir a radicarse a Berlín. Desde estos años de su infancia así como su primera juventud, transcurren dentro de la disciplina de los Colegios alemanes donde, aun en medio de dificultades creadas por la guerra del 14 al 18, logra con todo superarse y acendrar su inmenso amor por la Naturaleza. De lleno se entrega al estudio de la Zoología hasta obtener su título de Dr. en Ciencias Naturales en la Universidad de Berlín. Como punto básico de toda esta construcción intelectual, colocó la Paleontología con su indispensable base GEOLOGICA.

Después de recorrer la Paleontología de la Era Terciaria con su explosión de Mamíferos, retrocedió hacia la Era Secundaria para iniciar en forma la evolución de los Grandes Reptiles y su secuencia maravillosa hasta nuestros días. Esto, por consiguiente, le llevó a profundizar esta rama de la Zoología y a añorar las Zonas del Trópico en donde la Herpetología estuviera bien representada.

El idioma alemán le sirvió para excavar otra mina diferente a la de las Ciencias Naturales, la de las HUMANIDADES. Tanto el conocimiento de la literatura como sus éxitos en el campo de las Ciencias Naturales, hicieron conocer al joven Medem hasta el punto de ser postulado para puesto de Asistente del Director del famoso INSTITUTO MAX PLANCK en Hechingen, Alemania. De aquí pasó a ser instructor en el Instituto de Zoología de la Universidad de Berna, en Suiza.

Sus aficiones dirigidas hacia la conservación de las especies fueron siempre constantes; en medio de sus trabajos investigativos realizados en Europa, añoraba la fauna y los paisajes del Trópico aún sin haber experimentado la fuerza arrebatadora de su ambiente cálido. La oportunidad de conocer estos nuevos horizontes se le presentó bien pronto, cuando otro joven amante de su Patria, el Dr. Mario Laserna, descubrió sus cualidades y sus aficiones, y le propuso entonces el conectarse con la Universidad de los Andes. Pronto, Medem entrevió todo un mundo exótico en aquella propuesta y se aprestó a dejar a Berna para viajar hacia la Sabana de Bogotá, la cual no era todavía el Trópico pero sí su antesala.

Federico Medem llegó a Colombia cuando contaba 38 años de edad. Los diez años que siguieron fueron de una actividad sin descanso, ya como profesor en la Universidad de los Andes, o como propulsor del Instituto Roberto Franco de Villavieja o ya como miembro impulsor de la Corporación del Valle del Magdalena.

Su nombre fue conocido de tal forma por el mundo científico que el "*Fondo Mundial para la vida silvestre*" (World Wildlife Fund) y la Sociedad Zoológica de New York, patrocinaron varios de sus estudios y de sus Expediciones y la conocida Fundación Guggenheim le otorgó en dos ocasiones la beca del mismo nombre a fin de que profundizara más acerca de la Anatomía y Etología de los órdenes *Crocodylia* y *Testudinata*.

Una gran parte de las actividades científicas del profesor Medem tuvieron como centro la ECOLOGIA y de modo especial esta Ecología centrada en los Reptiles. Después de hacer acopio de datos bibliográficos sobre este tema, inició el estudio a fondo de los Cocodrilos de Colombia, al mismo tiempo que iba preparando otro estudio en profundidad sobre los Cocodrilos de Sur América. En la "INTRODUCCION" de esta obra, sin digresiones inútiles, plantea en forma rápida su plan de trabajo al mismo tiempo que va jalonando con datos y fechas su recorrido histórico. Afirma, por ejemplo, lo siguiente: "La presente obra consiste en un resumen de los estudios realizados durante unos 30 años en Colombia. Empezando en el año de 1950, en la Macarena, como zoólogo del Instituto Roberto Franco, bajo la dirección del Dr. Julián de Zulueta, encontramos un hábitat ideal para las observaciones de varias especies de los *Crocodylia*, y como nuestro deseo fue siempre el de abandonar Europa y estudiar la herpetofauna en un país tropical, tuvimos por primera vez la oportunidad de hacerlo en un ambiente natural no alterado por actividades humanas".

"En el año de 1966, las Directivas de la Universidad Nacional de Colombia nos brindaron la oportunidad de encargarnos de la Dirección del antiguo Instituto 'Roberto Franco' que habíamos abandonado en el año de 1951. Actualmente denominado Estación de Biología Tropical 'Roberto Franco', se ha convertido de nuevo en un centro de estudios reconocido internacionalmente".

"La urgente necesidad de una efectiva protección de éstos y de otros elementos faunísticos saltó a la vista como factor imperioso ya que no existía ley alguna al respecto. Así se abandonó el concepto exclusivo de la ciencia pura, y los estudios se adelantaron gradualmente con miras cada vez más hacia la conservación de la Naturaleza y la protección de los recursos naturales autóctonos, con la orientación del prof. Carlos Lehmann Valencia, célebre ornitólogo y el primer conservacionista que merece el nombre de tal en Colombia".

"... La tarea principal de esta obra —continúa el Profesor Medem— consiste en informar sobre los problemas ecológicos y la destrucción desafortunada de los *Crocodylia* por la caza comercial de sus productos, lo que causa un grave, y en muchos casos irreparable, impacto negativo al ecosistema. No es pretensión presentar una solución final a los 'enig-

mas' concernientes a la historia de Vida, sino, reconociendo que todavía falta mucho, se espera que esta contribución será útil como base para futuros estudios".

"Finalmente se desea hacer énfasis en que la fauna y flora constituyen elementos típicos del país que forman parte del ambiente nacional y por esto deberían tener un valor tradicional y estético. Considerarlos sólo como productos comerciales denota una mentalidad marcadamente mediocre y rapaz".

Después de estos párrafos que sirven de introducción a su obra central, vienen las abreviaturas de las Instituciones Científicas con las cuales estuvo en constante comunicación.

Tanto éstas como las dos páginas en donde expresa sus agradecimientos, muestran bien a las claras su humilde reconocimiento a la obra ajena y su apoyo hacia aquellas Instituciones y Hombres de Ciencia que colaboraron en su tenaz investigación.

Indudablemente los estudios llevados a mayor profundidad sobre el grupo CROCODYLIA fueron hechos por Federico Medem. Después de recopilar todos los datos posibles de autores que se ocuparon de estos temas describe la parte geográfica, hábitat de todo este grupo. Hace resaltar la gran importancia que tiene la Cordillera Oriental, de la cual dice que "divide al país en dos grandes áreas, pues separa los Llanos Orientales y las selvas amazónicas del resto del territorio."

Y de los Llanos Orientales dice que "cubren un área de 252.530 km² y son en su mayoría, de origen aluvial de la época del Pleistoceno. Se extienden desde el río Arauca, en el Oriente, hasta el río Guayabero - Guaviare, en el Occidente." y... más adelante afirma: "En los Llanos Orientales y en la Amazonia existen numerosas mesetas, sierras y serranías que, representan los vestigios del Escudo de Guayana, formación de Roraima, que consisten en areniscas y cuarzo del Cretáceo, mezcladas con rocas ígneas de origen pre-Cámbrico-Jurásico" ... "En el Pacífico, el GEOSINCLINAL de Bolívar se extendía desde Guayaquil (Ecuador) hasta el golfo de Urabá, con un ramal marginal que tomaba la dirección de Cartagena. Este Sinclinal conectó al Pacífico con el Mar Caribe desde la época del Eoceno al Mioceno y luego se formaron hundimientos a intervalos irregulares hasta el Plioceno; los valles de los ríos San Juan y Atrato constituyen los últimos remanentes".

Estas indicaciones, así como los datos que nos da acerca de las Glaciaciones de los Andes y la Sierra de Sta. Marta, glaciaciones ocurridas entre los años 11000 a.C. a 1100 d.C. así como la formación del semidesierto de la Guajira con 800 mm en el pluviómetro cuando en Quibdó alcanza un máximo

de 10.734 mm, constituyen una base muy importante sobre la cual construye su serie de deducciones para explicar tanto las migraciones faunísticas como la repartición y multiplicación de las diversas especies a lo largo y ancho del territorio colombiano.

Pero, sobre todo esto, insiste una y otra vez en las condiciones ecológicas positivas o negativas que se van formando por causa de la presencia del hombre. En uno de sus apartes, por ejemplo, afirma: "Hoy en día la distribución depende, además, de la destrucción del hábitat por talas y quemas de bosques que conducen progresivamente a la desertización; del uso de plaguicidas especialmente en plantaciones de arroz y algodón; de la contaminación de los ríos y demás aguas; de la polución del aire, y otras alteraciones del ambiente natural, v.gr. los colonos migratorios 'cosecheros'".

Con el fin de apreciar el fondo investigativo sobre el cual trabajó el prof. Medem, basta referirnos al grupo de los *Caimanes* y *Cocodrilos*, grupo difícil de estudiar debido a su hábitat, a sus costumbres, a la peligrosidad de su colección a lo difícil de su preparación para la conservación en los Laboratorios; pues bien, en su trabajo: "*Los Crocodylia de Sur América*" afirma: "Para la elaboración de estas referencias se han tomado en consideración las diferencias entre adultos y juveniles, y entre los especímenes vivos y preservados, y los cráneos de unos 733 ejemplares en su mayoría coleccionados y preservados personalmente. Sin embargo, las características para las diferentes especies, subespecies y poblaciones locales del género *Caimán* son incompletas".

En este minucioso estudio, Medem fue el primero en señalar los diversos sistemas de observación de estos difíciles grupos y en determinar las diferencias entre los *Alligatoridae* (o Babillas) y los *Crocodylidae* (o Caimanes) solamente con observar el grado de osificación de los "botones" o escamas córneas delgadas de origen epidérmico y de tamaño algo mayor, las cuales cubren las placas óseas y que son de grosor mayor en el centro. Se hallan más osificadas en el primer grupo (Babillas) que en el segundo (Caimanes).

Medem señaló además el modo de contar las diversas hileras de escamas tanto *dorsales* como *ventrales*, *cervicales* y *postoccipitales*. Y de su número y demás características depende la clasificación de la respectiva especie. Otro tanto puede decirse de los huesos craneales; de su posición y configuración y de sus dientes tan característicos en relación con la opuesta dentadura. Así en la familia *Crocodylidae*, el diente mandibular No. 4, encaja en la escotadura situada lateralmente a nivel de la sutura premaxilo-maxilar", y el diente maxilar número 5 es el más desarrollado.

En cambio, el diente mandibular número 4 en

la familia *Alligatoridae*, perfora la sutura premaxilo-maxilar y este diente número 4 es el más desarrollado y no el número 5 como en el otro grupo.

La especie extraordinariamente robusta y rara denominada: *Melanosuchus niger* presenta este detalle, el 4to. diente de la mandíbula inferior, penetra la sutura premaxilo-maxilar y cuando el hocico está cerrado es casi invisible. Y las escamas dorsales y ventrales se hallan fuertemente osificadas. Se trata del "Caimán negro". Ya casi en vías de extinción en varias localidades en donde antes se les veía con alguna frecuencia.

El cuidado minucioso, la observación cuidadosa, las conexiones relacionadas con la especie en estudio, así como las incidencias de otras especies sobre el ejemplar estudiado... todo esto caracterizó en forma detallada el trabajo constante y asiduo del Dr. Federico Medem. Un ejemplo de ello nos puede dar idea de todas estas cualidades.

Entre las observaciones realizadas sobre los cocodrilos y los caimanes forman un capítulo especial, y al parecer de poca importancia, la incidencia de las moscas y de los tábanos sobre estos animales de piel acorazada. Pues bien, hay toda una serie de párrafos y de capítulos en donde se anotan de modo minucioso los ataques de los tábanos y de otros dípteros sobre los caimanes. Hasta fotografías del momento en que el ejemplar era atacado por uno de estos tábanos, hasta tal punto que logró notar los sitios débiles de aquellas corazas que parecían desafiar las picaduras de estos insectos aparentemente sin importancia desde este punto de vista. Los dípteros saben encontrar la ranura o la juntura de dos placas acorazadas para enterrar sus dardos de modo efectivo hasta succionar la sangre de estos animales al parecer desafiando de todo este ejército de ectoparásitos tan molestos para el ganado y aun para el hombre. El profesor Medem supo encontrar largos ratos para observar detenidamente todos estos detalles y para obtener aun fotografías fehacientes de la acción de todos ellos.

Los dos volúmenes: "LOS CROCODYLIA DE SUR AMERICA" Volumen I --LOS CROCODYLIA DE COLOMBIA" y "LOS CROCODYLIA DE SUR AMERICA" Volumen II, constituyen la portada final de su magna obra. Trabajos éstos realizados bajo los auspicios de la UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA y económicamente adelantados con el apoyo del Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" "COLCIENCIAS". 1981 y 1983 respectivamente.

Pero un punto realmente impresionante que Federico Medem inserta hacia el final de su magnífica y paciente investigación, y que sobrecoge por lo trágico de sus resultados, ante los cuales científicos de la talla de Reichel-Dolmatoff, Gerardo Ruschi, Augusto (1954), etc., se muestran realmente impresionados, es la destrucción indiscriminada que individuos aislados y compañías organi-

zadas van haciendo de todas estas especies tan propias de nuestra fauna tropical, hasta el punto de que ya varias de estas formas han desaparecido totalmente de sitios en donde antes eran más o menos comunes.

Siete leyes, resoluciones y regulaciones (página 218, Segundo tomo) promulgadas entre los años 1966 y 1973, entre las cuales se veía la famosa resolución, o decreto que prohibía la cacería *definitivamente* (enero de 1967) y el del 18 de Febrero de 1967 la explotación de la vida silvestre en su "TOTALIDAD". Para la región del Brasil... Todo esto, ante las argucias de los exportadores resultó letra muerta y en Colombia ni para qué hablar.

Multitud de pieles colombianas salen con las del Brasil y otras por la Costa Atlántica. Nos dice, por ejemplo, que: "Otro periódico de MANAUS 'A Noticia' (25-1-79) publicó una nota sobre el contrabando de 400.000 pieles de *Caimán sclerops* desde Manaus a Leticia y de allí a Alemania Federal en el año de 1978"... y continúa el Dr. Medem: "Según los informes recibidos extraoficialmente, el propietario de un aserrío en Manaus envió estas 400 mil pieles a Leticia en Octubre o Noviembre de 1978, donde los representantes de la industria de curtiembre de Alemania Federal las esperaban en el Hotel ANACONDA. Luego salieron vía Aruba... y muy posiblemente a la ciudad de Offenbach, alrededor de Frankfurt am Main, que constituye el Centro de la industria de cueros finos."

"Sin embargo, se desconoce el destino final. En 1980, recibimos la copia de una carta dirigida por el Sr. Secretario General del CITES en Morgues (Suiza) Mr. Peter Sand, al director del INDERENA en Bogotá (Colombia), solicitando la clarificación de 71 licencias de exportación de pieles *firmadas por funcionarios de esta Institución*, dando la autorización para exportar 300.000 pieles en 1978 y 1979... Se sospechaba que dicha cantidad constituye la mayor parte de los 400.000 cueros mencionados".

Y continúa el Profesor Medem con su alarmante serie de cifras: Dice lo siguiente: página 221 Segundo Tomo: "De otra parte, el Dr. Schultz-Kraft (in litt -19- XII-77) Botánico del Himat en Cali (Colombia) observó abundantes ejemplares de *Caimán yacaré* entre Cuibá, Poconé y la Fazenda "Sao Joao" de Mayo a Junio de 1977 y reportó que varios miles de pieles de *C. yacaré* del Mato Grosso fueron encontradas en un barco con destino a Asunción en el río Paraguay y decomisadas por el ABDF."...

Todas estas citas, y muchas otras, nos hacen ver que aun los ejemplares que se anuncian del Brasil han sido cazados en Colombia y que con añadidos a las enormes cantidades que también han sido cazados en ese país.

No terminaremos esta relación dramática de la feroz persecución a que han sido sometidas estas interesantes especies, ya casi en extinción, sin relatar el método que nos señala Medem para cazar estas formas curiosas de nuestra fauna.

Nos dice lo siguiente: (página 222) "*Métodos de caza*" "consiste principalmente en colocar un guaral con abundantes anzuelos que atraviese las aguas corrientes o mansas en sitios donde no haya 'camalote' (vegetación acuática). Cada anzuelo está cebado con carne o tripas en cuyo interior hay un pedazo de guadua (bambú) afilado a ambos lados y doblado hacia el centro mediante un hilo, tan pronto como el 'yacaré' devora la presa, estas guaduas recobran su posición recta y, en consecuencia, perforan la garganta o el estómago, dejando al animal completamente paralizado en el agua. Con frecuencia estos guarales contienen hasta 200 anzuelos y en tiempos pasados virtualmente todos eran devorados por los 'yacaré'. Como los cazadores sólo utilizaron las pieles de ejemplares de 150 cm para arriba, tanto por pereza, como debido a los bajos precios de estos cueros, grandes cantidades de individuos juveniles y subalternos murieron y se PUDRIERON en las aguas. Esta costumbre tan bárbara constituye el despilfarro más insensato de un recurso natural". (Hasta aquí la cita de esta dramática descripción del Dr. Medem).

Como puede verse, en todo momento de sus actividades científicas tuvo como meta —además del reconocimiento de las diversas especies de una determinada fauna— la conservación de las diversas formas de cada ecosistema. Esta dedicación, que fue como su denominador común, en medio de su incesante actividad científica y humanística, le valió el reconocimiento y la admiración de quienes de cerca o de lejos recibieron los ecos de este incesante batallar. Con la modestia propia del científico, conservó como un trofeo de singular valor la "GRAN MEDALLA AL MERITO" que le otorgó la Universidad Nacional de Colombia cuando se hallaba en plena actividad en el Instituto Roberto Franco de Villavicencio, en donde se encontraba desde 1966.

La Universidad de los Andes lo contó entre el número de sus investigadores después de la invitación que le hizo el Dr. Mario Laserna al encontrarlo como agregado al Instituto de Zoología de la Universidad de Berna. Y desde esta Universidad de los Andes atendió a la invitación que se le hizo por cuenta de la Corporación del Valle del Magdalena, por lo cual estuvo algún tiempo en Cartagena. Después de esta última serie de investigaciones fue cuando se anexó a los trabajos de Villavicencio. La conocida "*Fundación Guggenheim*" lo distinguió en dos ocasiones con becas para estudiar los órdenes *Crocodylia* y *Testudinata* en los Estados Unidos.

Para sus estudios finales sobre Herpetología Colombiana mantuvo una asidua correspondencia con los científicos especialistas de la Universidad Nacional, entre ellos con el Dr. Pedro Ruiz quien aclaró varias de las clasificaciones que andaban dispersas en Revistas y obras del país y del exterior. Con el científico Hno. Nicéforo María, Director y co-fundador del Museo de la Salle, dilucidó así mismo varias clasificaciones de las numerosas especies de Testudíneos, por medio de intercambio de especies y de ejemplares que ambos poseían y

del llamado "*Caimán negro*". Mantuvo también correspondencia con los ilustrados Antropólogos Gerardo Reichel-Dolmatoff y la Sra. Alicia Dussán De Reichel-Dolmatoff, quienes hallaron datos muy valiosos en las excavaciones del Sinú (1956) y quienes los comunicaron a Federico Medem, así como la presencia anunciada por primera vez de varias especies de tortugas *Phrynops rufipes* (Spix) como de algunos Crocodílidos en la región del Chocó.

Sus informes, publicaciones de mayor o menor densidad, sus estudios de fondo y sus anotaciones andan publicados en número de unas setenta en Revistas, Separatas, Folletos, además de sus dos últimos trabajos "*Los Crocodylia de Sur América* (Volumen I) *Los Crocodylia de Colombia*" y *Los Crocodylia de Sur América* (Volumen II) (Venezuela-Trinidad-Tobago-Guayana - Suriname - Guayana Francesa - Ecuador - Perú - Bolivia - Brasil - Paraguay - Argentina - Uruguay)". Trabajos estos que demandaron una profunda dedicación y que fueron patrocinados por el Ministerio de Educación Nacional — Por la Universidad Nacional de Colombia y Fondo de Investigaciones Científicas y Proyectos especiales "Francisco José de Caldas" "COLCIENCIAS".

Estos dos últimos volúmenes fueron como el Epitafio que él mismo colocó sobre sus actividades y sobre su fecunda existencia, la que ya en los últimos años se veía afectada por una pertinaz asfixia que le impedía subir de Villavicencio a Bogotá. A pesar de estos obstáculos, su itinerario continuó sin desmayos. El día 1 de abril de 1983 ponía punto final a la obra: "*Los Crocodylia de Sur América Vol. II*".

Traído a Bogotá, a pesar de los cuidados intensivos a que se le sometió, su respiración era cada día más difícil y las defensas orgánicas decaían por momentos hasta que el día 1 de mayo de 1984 se apagó su existencia ante el dolor y el sentimiento de sus familiares y de numerosos amigos quienes habían sabido apreciar sus numerosos logros en el campo de la Ciencia investigativa. *La Academia Colombiana de Ciencias* estuvo pendiente de sus últimos momentos y con sus familiares y representantes del Gobierno Nacional acompañó sus despojos mortales hacia su última morada. Con los rápidos enfoques biográficos publicados en la prensa y con los comentarios hechos a través de las Emisoras, muchos colombianos se informaron acerca de la personalidad y del valor científico de Federico Medem. Esto, como ocurre en casos semejantes, de una manera fugaz y en donde unos datos, por importantes que sean, desaparecen bajo los impulsos de las siguientes informaciones y noticias del diario trajín de los periodistas. A pesar de esto su nombre sigue inscrito en moldes imborrables dentro de entidades tan serias como la SOCIEDAD COLOMBIANA DE ECOLOGIA; DEL INDERENA, cuyos atributos tanto invocó en protección de la Fauna; y, sobre todo, de la ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES DE COLOMBIA y de los distinguidos miembros del MUSEO DE CIENCIAS NATURALES DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA.

Académico Luis Patiño Camargo

*Palabras de su sucesor en la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,
Doctor Guillermo Castillo Torres.*

El Doctor Santiago Ramón y Cajal, el famoso médico e investigador español, pronunció un discurso, con motivo de su ingreso a la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, base de un libro de amplia aceptación en sus numerosas ediciones (1). En él encontramos los siguientes conceptos: "... el sabio sincero y de vocación permanece profundamente humano. En el amor a sus semejantes excede a los mejores. Irradiando en el tiempo y en el espacio, esta pasión comprende a propios y extraños y se dirige, lo mismo a la humanidad actual que a la futura...". Tales juicios se pueden aplicar muy exactamente al Doctor Luis Patiño Camargo. En efecto, además de haber sido el pionero de la investigación médica colombiana en el ramo de los terribles flagelos tropicales que tantas víctimas han causado en Colombia y en el mundo entero, también tuvo papel destacado en otros aspectos del servicio a sus compatriotas.

Su vocación investigativa se puso de manifiesto desde muy temprano: su Tesis de Grado en la Facultad Nacional de Medicina, publicada en 1922, tuvo un interés fuera de lo común en este tipo de trabajos. En ella demostró la existencia del Tifo Exantemático en Bogotá, lo que venía discutiéndose de tiempos atrás, pues muchos confundían esta enfermedad con la Fiebre Tifoidea. El trabajo del entonces estudiante Patiño puso punto final a esta polémica y tuvo a la larga consecuencias benéficas para la salud de los bogotanos, afectados desde hacía mucho tiempo por mortíferas epidemias de este "tifo negro" cuyo mecanismo de propagación es muy diferente del de la Fiebre Tifoidea.

Entre 1928 y 1932 empezó su contacto de muchos años con las enfermedades propiamente

tropicales, cuando en su carácter de Jefe de Sanidad de Cúcuta erradicó la Fiebre Amarilla de esos valles. Sus métodos, visiblemente eficaces para combatir el mosquito transmisor (*aedes aegypti*), fueron usados posteriormente en Barranquilla, Cartagena y Santa Marta.

Por aquellos años colaboró con Miembros de la Fundación Rockefeller en estudios sobre la Fiebre Amarilla tanto urbana como selvática. Estalla luego la guerra con el Perú (1932) y el Doctor Patiño es designado como Médico Jefe de Sanidad en el sur del país y allí permanece 14 meses sirviendo patriótica y eficazmente a Colombia en medio de la selva amazónica.

En 1935 hizo el Doctor Patiño el segundo aporte importante a la investigación médica después de su Tesis de Grado: identificó la Fiebre Petequial de Tobia como una enfermedad sólo conocida en otros dos lugares del mundo, transmitida entre nosotros por una garrapata, a diferencia de lo que ocurre en la zona templada. Este trabajo tuvo resonancia en todo el Hemisferio Occidental.

La tercera contribución notable del Doctor Patiño a la Ciencia se produjo en 1939: identificó la Fiebre Verrucosa del Guáitara, después llamada Bartonellosis, con la Enfermedad de Carrión, conocida en el Perú, pero que antes no se había observado en Colombia.

También fue muy distinguida su actividad docente: siguió por riguroso ascenso la carrera del profesorado en la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional, hasta ocupar por concurso en 1939 la cátedra de Clínica Tropical.

Por si lo anterior fuera poco, ocupó varios cargos directivos en el ramo de la Higiene, hoy

¹ S. Ramón y Cajal. *Reglas y Consejos sobre Investigación Científica*. Librería Beltrán. Madrid (1940).

diríamos Salud Pública, y recibió numerosas condecoraciones.

Como fruto de su labor científica, publicó numerosos artículos en revistas nacionales y extranjeras. Fue Miembro de Número de la Academia Nacional de Medicina y Miembro Correspondiente de numerosas Academias de Medicina del mundo entero. Igualmente fue nombrado Miembro Correspondiente de la Academia Colombiana de la Lengua y colaboró asiduamente en la Comisión de Vocabulario Técnico. Otras muchas sociedades científicas lo acogieron en su seno.

La Academia Colombiana de Ciencia Exactas, Físicas y Naturales, lo eligió como Miembro de Número en 1937. Nuestra Revista se honró con importantes colaboraciones suyas: sobre Artrópodos Hematófagos en 1939, Elogio del Profesor Luis Cuervo Márquez en 1941 y Encuesta sobre Brucelosis en Colombia (en colaboración con el Académico Andrés Soriano Lleras) en 1951. Ocupó, pues, de manera brillantísima el sillón No. 17 de esta Academia durante 41 años (falleció en 1978). Podéis juzgar, pues, la responsabilidad que la Academia ha echado sobre mis hombros al nombrarme titular del mencionado puesto No. 17.

Informe de actividades correspondiente al año académico 1985 - 1986

En cumplimiento de lo establecido en los artículos 34 y 39 de los Estatutos, me es grato presentar a consideración de la Corporación, el informe correspondiente a las principales tareas científicas y culturales desarrolladas por la Academia durante el año académico precedente.

SESIONES

A partir del 20 de agosto de 1985, la Academia ha realizado un total de 26 sesiones discriminadas así: 12 reuniones de Junta Directiva, 8 sesiones ordinarias y 6 reuniones públicas y solemnes. Con excepción de las reuniones de la Junta Directiva que se celebran el primer viernes de cada mes, la Academia ha sesionado como es tradicional, los días miércoles.

Las sesiones ordinarias se han realizado en la sede de la Corporación y se han caracterizado por una notable concurrencia, siendo el promedio de académicas asistentes de 16. En estas sesiones se ha mantenido la iniciativa de presentar charlas académicas breves en las que se presentan avances de investigaciones o temas de interés científico. En el período a que hace referencia el presente informe fueron presentadas las siguientes:

ASPECTOS SISTEMATICOS EN EL TRABAJO TAXONOMICO DE LA REAL EXPEDICION BOTANICA DEL NUEVO REINO DE GRANADA, a cargo del académico correspondiente Santiago Díaz Piedrahíta.

ASPECTOS DE LA CETRERIA EN COLOMBIA, a cargo del académico correspondiente Alvaro Torres Barreto.

APLICACION DE LA PALINOLOGIA EN LAS INVESTIGACIONES GEOLOGICAS, a cargo del académico correspondiente Hernando Dueñas.

REALISMO vs. IDEALISMO O SEA LA EPISTEMOLOGIA DEL SABER NATURAL, a cargo del académico correspondiente Hugo Hoenigsberg.

Parte de las sesiones ordinarias se dedicó al estudio del "Proyecto de reforma de Estatutos preparado por la Junta Directiva y que fue aprobado en primer debate en el año académico que hoy concluye. Durante el período 1986-1988, este proyecto se someterá a un segundo debate. Busca la reforma de los Estatutos dar un mayor dinamismo a la Corporación mediante la adopción de normas acordes con la época y con las circunstancias actuales.

Buena parte de las reuniones de la Junta Directiva fue dedicada al estudio y discusión del proyecto de reforma el cual fue preparado por la Comisión integrada por los académicos de número Eduardo Caro Cayzedo y Luis Enrique Gaviria Salazar.

POSESION DE NUEVOS ACADEMICOS

Durante el período a que hace referencia este informe tomaron posesión como miembros correspondientes los siguientes académicos:

El Médico Veterinario Alvaro Torres Barreto, quien disertó sobre "La cetrería como medio de investigación etológica".

El geólogo Jairo Mojica Corzo, quien presentó el trabajo "Determinación de esfuerzos pretéritos y recientes de la Cordillera Oriental colombiana a partir de estructuras microtectónicas".

El Químico Moisés Wasserman Lerner, quien disertó sobre la "Invasión del eritrocito humano por el parásito *Plasmodium falciparum*".

Las sesiones públicas y solemnes correspondientes a estas posesiones se realizaron en el Auditorio de la Academia Colombiana de la Lengua, contando siempre con una nutrida y selecta concurrencia.

En sesión solemne realizada el 28 de junio en el Planetario de la ciudad de Medellín, tomaron posesión como miembros correspondientes los académicos Alicia Lourteig, Enrique Forero González y

Gastón Guzmán Huerta. En nombre de los poseionados habló el Dr. Guzmán quien presentó la conferencia "El desarrollo de la investigación micológica en América Latina, pasado, presente y futuro".

Cabe destacar cómo la Academia, en un esfuerzo por hacer presencia en todo el país y vinculándose a la realización del IV Congreso Botánico Latinoamericano llevado a cabo en Medellín, organizó la celebración de esta sesión que contó con la participación de doce académicos y de numerosos asistentes.

Como individuo de número tomó posesión el académico Manuel Del Llano Buenaventura a quien fue asignado el sillón No. 4 que ocupara anteriormente el Dr. Hernando Franco Sánchez. El tema de la conferencia presentada por el Dr. Del Llano fue el de "Historia abreviada de los sistemas de clasificación de los suelos del mundo". Este acto tuvo lugar en el Auditorio de la Academia Colombiana de la Lengua.

CONCEPTOS

Como cuerpo consultivo del Gobierno Nacional, la Academia presentó varios conceptos, destacándose el que sobre el manuscrito "Metafísica del pre y post universo" se realizó para la Presidencia de la República y los que se presentaron al Inderena sobre los límites del Parque Nacional Natural Islas del Rosario, y sobre la creación del Parque Nacional Natural de Cahuinarí en la Comisaría del Amazonas.

La Academia también ha sido activa en otros campos sirviendo como medio de difusión de la convocatoria de premios internacionales, becas y subsidios para los cuales la Corporación ha presentado diversos candidaturas.

PUBLICACIONES

Durante este período apareció el No. 60 de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, la que ya se ha distribuido en la ciudad, estando pendiente la difusión nacional e internacional. Para ello se ha adelantado la actualización de la lista de intercambio.

Como libros elaborados por miembros de la Corporación se destacan cuatro tomos de la "Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada", obra que se inició en 1952 con los auspicios de la Academia. Se trata de los tomos III (1) Helechos, Cicadáceas, Podocapáceas, Potamogetonáceas, Alismatáceas, Hidrocaritáceas y Juncagináceas, preparado por María Teresa Murillo y Santiago Díaz Piedrahíta; III (2) Ciperáceas y Juncáceas, elaborado por Luis Eduardo Mora, y XLV (1 y 2), Cucurbitales y Campanulales (primera parte) redactados por Santiago Díaz Piedrahíta.

OTRAS ACTIVIDADES

Tarea prioritaria de la Junta Directiva en este período ha sido la de reorganizar la Biblioteca Luis López de Mesa que había sido dotada de nuevas estanterías. Se ha reiniciado el proceso de clasificación y encuadernación de libros y revistas con el fin de poder dar al servicio del público en un futuro cercano las ricas colecciones de Biblioteca y Hemeroteca. La labor de empaste permitió encuadernar 143 volúmenes de publicaciones seriadas. Han ingresado libros y revistas tanto por canje como por compra y donación.

FALLECIMIENTOS

Este período tan positivo para la Corporación en muchos aspectos, fue negativo al verse afectada la nómina académica con el fallecimiento de cinco distinguidos miembros de la entidad.

El 27 de octubre de 1985 murió en Bogotá el académico de número Francisco Lleras Lleras, Vicepresidente de la Corporación y quien se destacó a lo largo de su vida académica como un miembro integral.

El 4 de abril del presente año falleció en Bogotá el Dr. Antonio María Barriga Villalba quien hizo parte de los miembros fundadores, habiendo alcanzado la categoría de miembro Honorario.

El 8 del mismo mes murió en Bogotá el Académico de número Gustavo Perry Zubieta, quien se desempeñó como Secretario de la Corporación en varias ocasiones y como Director de la Revista.

El Dr. José María Garavito Baraya, también Académico de número falleció en Bogotá el 23 de abril.

En la última semana de julio murió en la ciudad de Medellín, donde residía, el Académico correspondiente Gerardo Botero Arango. Esperamos que el período que hoy se inicia no se vea afectado por ningún trauma y que por el contrario traiga progreso a la Corporación.

LABORES ADMINISTRATIVAS

Durante este período se continuaron los esfuerzos para consolidar económica y administrativamente a la Academia. Gracias a las eficientes gestiones de la Presidencia y de la Tesorería, como se aprecia claramente en los respectivos informes, se ha logrado un aumento en los aportes que proporciona el Gobierno Nacional, con lo cual se ha podido mejorar la dotación de la sede y emprender nuevos programas que indudablemente contribuyen a revitalizar a nuestra Institución.

Recientemente la Academia se reafilió a la Unión Internacional de la Ciencia y ha reactivado sus relaciones con otras entidades similares.

En sesión pública y solemne celebrada el 28 de mayo, se conmemoró el cincuentenario de la expedición del Decreto 1218 de 1936, mediante el cual se reglamentaron las leyes 39 de 1913 y 34 de 1933 y se modificaron y complementaron los Decretos 424 de 1934 y 486 de 1935. Por este Decreto suscrito por el Dr. Alfonso López Pumarejo como Presidente y Darío Echandía como Ministro de Educación, el Gobierno Nacional declaró oficialmente constiuida la Academia Colombiana de Cien-

cias Exactas, Físicas y Naturales como cuerpo consultivo del Gobierno, especialmente para lo relativo a la organización y fomento de los estudios científicos y para la enseñanza de las ciencias.

Al quedar vacante el cargo de Vicepresidente por el fallecimiento del Dr. Francisco Lleras Lleras, la Corporación eligió en su reemplazo al Dr. Hernando Groot Liévano.

Al presentar este informe deseo expresar mi reconocimiento a la Sta. Bertha Mesa y al Sr. Santiago Rojas por su eficiente colaboración.

SANTIAGO DIAZ-PIEDRAHITA
Secretario

Acuerdo No. 2/86

La ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES,

CONSIDERANDO:

Que el día 4 de abril del presente año, falleció en esta ciudad el Dr. ANTONIO MARIA BARRIGA VILLALBA, miembro Numerario de esta Academia,

Que el Dr. Barriga se distinguió como uno de los científicos más connotados en Colombia en las áreas de medicina, química, filosofía y numismática, y como catedrático universitario,

Que recibió la Cruz de Boyacá en el grado de oficial,

Que fundó la Biblioteca de la Ciencia del Colegio Universidad del Rosario, que realizó estudios sobre las esmeraldas colombianas, el corazón, la numismática, y la evolución monetaria,

Que representó a la Academia en varios eventos científicos,

Que fue miembro de la Real Academia de Ciencias de España, de la Sociedad Colombiana de Cardiología, de la Sociedad Colombiana de Física, de la Sociedad Médico-Quirúrgica, de la Sociedad Colombiana de Medicina, de la Sociedad Colombiana de Ciencias Naturales, de la Real Academia Hispanoamericana, de la Academia de San Rumualdo, de la Academia de Ciencias, Letras y Artes de España.

Que fue miembro fundador, miembro de Número y miembro Honorario de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

ACUERDA:

ARTICULO 1o. Lamentar el fallecimiento del Dr. Antonio María Barriga Villalba, miembro Honorario de la Academia,

ARTICULO 2o. Destinar un espacio de la Revista de la Academia para publicar su biografía y algunos de sus más importantes trabajos,

ARTICULO 3o. Celebrar una reunión extraordinaria en la cual se honrará su memoria, conjuntamente con la de otros ilustres académicos fallecidos recientemente.

Copia del presente Acuerdo se enviará a los familiares del Dr. Antonio María Barriga Villalba, y se publicará en la Revista de la Academia.

Bogotá, D. E., 16 de junio de 1986.

LUIS EDUARDO MORA OSEJO
Presidente

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA
Secretario

Acuerdo No. 3/86

LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES,

CONSIDERANDO:

Que el 23 de abril del presente año, falleció en esta ciudad el Dr. JOSE MARIA GARAVITO BARRERA, miembro Numerario de esta Academia,

Que el Dr. Garavito se distinguió como uno de los científicos más connotados en Colombia en el área de la bacteriología y como catedrático universitario,

Que fue profesor Honorario del Batallón No. 1 Policía Militar, Brigada de Institutos Militares.

Que fue miembro fundador de la Sociedad Colombiana de Microbiología, de la Academia Colombiana de Ciencias Médico-Forenses, de la Sociedad Colombiana de Criminalística, de la Sociedad Colombiana de Toxicología, de la Sociedad Colombiana para el Avance de la Ciencia, de la Asociación Colombiana de Técnicos en Balística Forense, de la Asociación Americana de Toxicología, Buenos Aires,

Que fue miembro Honorario de la Sociedad Colombiana de Dactiloscopistas, del Colegio Nacional de Abogados Especializados, de la Asociación de Laboratoristas Especializados, de la Asociación Colombiana de Grafólogos Forenses.

Que fue miembro de Número de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, de la Sociedad Colombiana de Psicopatología, Neumología y Medicina Legal; de la Sociedad Geográfica de Colombia, de The American of Forensic Sciences, U.S.A.

Que fue miembro Correspondiente del Centro de Estudios Médicos de Cali, de la Association for the Advancement Sciences, U.S.A., de la Asociación Latinoamericana de Microbiología, México; de la Sociedad Venezolana de Psiquiatría, de la Real

Que fue miembro Consultor de la Sociedad de Medicina del Trabajo, miembro Asociado de la World Federation of Neurology, Antwerp, Belgium, miembro Titular de la Academia Internationale de Medicine Legal et de Medicine Sociale, Liege, Belgique,

Que recibió las distinciones de: Cruz de Boyacá en la categoría de Caballero, Medalla Policía Nacional en clase Extraordinaria, Medalla de Servicios Distinguidos Escuela de Policía General Santander, Medalla de Servicios Instituto de Medicina Legal, Medalla de Honor Sociedad de Psicopatología, Neurología y Medicina Legal de Colombia; Botón de Oro Asociación Colombiana de Laboratoristas Especializados, Tarjeta de Plata Laboratorios Forenses Instituto de Medicina Legal, Tarjeta de Plata Batallón No. 1 Policía Militar, Premio Periodístico Revista de la Policía Nacional, Pergamino "Mención Honorífica" Tesis Laureada Universidad Nacional, Pergamino "Instituto de Medicina Legal e Investigaciones Forenses", Pergamino "Servicios Distinguidos Ministerio de Justicia", Pergamino "Profesor Emérito Universidad Nacional de Colombia", placa "Museo de Ciencias Forenses José María Garavito Baraya" -Instituto de Ciencias Penales, Facultad de Derecho, Universidad Nacional de Colombia; Diploma Mención de Agradecimiento Voluntariado Cruz Roja Nacional,

ACUERDA:

ARTICULO 1o. Lamentar el fallecimiento del Dr. José María Garavito Baraya, miembro de Número de la Academia,

ARTICULO 2o. Destinar un espacio de la Revista de la Academia para publicar su biografía y algunos de sus más importantes trabajos,

ARTICULO 3o. Celebrar una reunión extraordinaria en la cual se honrará su memoria, conjuntamente con la de otros ilustres Académicos fallecidos recientemente,

Copia del presente Acuerdo se enviará a los familiares del Dr. José María Garavito Baraya, y se publicará en la Revista de la Academia.

Bogotá, D. E., 18 de junio de 1986.

LUIS EDUARDO MORA OSEJO
Presidente

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA
Secretario

LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES,

CONSIDERANDO:

Que el día 8 de abril del presente año, falleció en esta ciudad el Dr. GUSTAVO PERRY ZUBIETA, miembro numerario de esta Academia,

Que el Dr. Perry se distinguió como uno de los científicos más connotados en Colombia en el área de la Ingeniería Civil y las Matemáticas, y como catedrático universitario,

Que fue decano de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional,

Que fue Profesor Honorario y Profesor Emérito del Departamento de Matemáticas de la Universidad Nacional de Colombia,

Que fue profesor fundador de la Escuela Colombiana de Ingeniería,

Que fue Director de la revista "Ingeniería y Arquitectura",

Que la Escuela Colombiana de Ingeniería le confirió la Medalla al Mérito Académico "Antonio María Gómez",

Que el Gobierno Nacional exaltó sus méritos otorgándole la condecoración de la Orden al Mérito "Julio Garavito" en el grado de Gran Oficial,

Que la Sociedad Colombiana de Ingenieros le concedió la medalla "Francisco José de Caldas", que debía serle entregada en sesión solemne próxima,

Que fue miembro de Número de la Sociedad Geográfica de Colombia,

Que fue miembro de Número de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, a la que representó en Congresos y Seminarios científicos.

Que fue Secretario de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

ACUERDA:

ARTICULO 1o. Lamentar el fallecimiento del Dr. Gustavo Perry Zubieta, miembro de Número de la Academia.

ARTICULO 2o. Destinar un espacio de la Revista de la Academia para publicar su biografía y algunos de sus más importantes trabajos,

ARTICULO 3o. Celebrar una reunión extraordinaria en la cual se honrará su memoria, conjuntamente con la de otros ilustres Académicos fallecidos recientemente,

Copia del presente acuerdo se enviará a los familiares del Dr. Gustavo Perry Zubieta, y se publicará en la Revista de la Academia.

Bogotá, D.E., 19 de junio de 1986.

LUIS EDUARDO MORA OSEJO
Presidente

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA
Secretario

Acuerdo No. 5/86

**LA ACADEMIA COLOMBIANA DE
CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES**

CONSIDERANDO:

Que el día 26 de octubre del año pasado falleció en esta ciudad el Dr. DANIEL DIAZ DELGADO, miembro Correspondiente de esta Academia,

Que el Dr. Díaz Delgado se distinguió como uno de los científicos más connotados en Colombia, en el área de la Química, la Ingeniería de Alimentos y la Investigación Industrial,

Que fue jefe del Departamento de Levadura y Fermentación en la Industria de Licores del Valle,

Que fue jefe del Departamento de Combustibles y Lubricantes en los Ferrocarriles Nacionales de Colombia,

Que fue jefe de Proyectos, Jefe de la Sección de Química Aplicada y Desarrollo de Nuevos Productos, y Sub-Director de Investigación en el Instituto de Investigaciones Tecnológicas,

Que prestó su valiosa colaboración, como Asesor, en Carulla y Cía., en el campo de la Industria de Alimentos,

Que escribió numerosos artículos sobre el procedimiento y la industria de alimentos,

Que fue ganador del Premio de Ciencias Fundación Alejandro Angel Escobar en el año de 1964.

Que obtuvo el Premio "Mérito Profesional 1979", otorgado por la Asociación de Empleados del Instituto de Investigaciones Tecnológicas.

Que representó a Colombia y al Instituto de Investigaciones Tecnológicas en Conferencias, Seminarios y Congresos Nacionales e Internacionales en el área de la Industria de Alimentos y la Nutrición.

Que con sus investigaciones logró la obtención de nuevos productos alimenticios, contribuyendo a solucionar el problema de desnutrición, no sólo en Colombia sino en otros países suramericanos,

ACUERDA:

ARTICULO 1o. Lamentar el fallecimiento del Dr. Daniel Díaz Delgado, miembro Correspondiente de la Academia.

ARTICULO 2o. Destinar un espacio de la Revista de la Academia para publicar su biografía y algunos de sus más importantes trabajos.

ARTICULO 3o. Celebrar una reunión extraordinaria en la cual se honrará su memoria, conjuntamente con la de otros ilustres Académicos fallecidos recientemente.

Copia del presente Acuerdo se enviará a los familiares del Dr. Daniel Díaz Delgado, y se publicará en la Revista de la Academia.

Bogotá, D.E. 19 de noviembre de 1986.

HERNANDO GROOT LIEVANO
Presidente

SANTIAGO DIAZ PIEDRAHITA
Secretario