

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXVII

JUNIO DE 2003

NÚMERO 103

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Antropología [Anthropology]		[Multilayer coatings metal-ceramic- diamond-like carbon (DLC): a method to obtain superhard materials.]	
- Supervivencia de mastodontes, megaterios y presencia del hombre en el valle del Magdalena (Colombia) entre 6000 y 5000 AP.		<i>Gustavo Zambrano, Henry Riascos & Pedro Prieto</i>	225
[Survival of mastodonts, ground sloths, and human presence in the valley of the Magdalena between 6000 and 5000 years ago.]		Historia de la Ciencia [History of Science]	
<i>Gonzalo Correal-Urrego & Thomas van der Hammen</i>	159	- Desarrollo de la Herpetología en Colombia. Aportes al conocimiento histórico de los estudios sobre anfibios.	
Astronomía [Astronomy]		[Historical review of the herpetological development in Colombia with emphasis on amphibians.]	
- El problema restringido de los tres cuerpos por series de LIE		<i>María Cristina Ardila-Robayo</i>	233
[The restricted three body problem by LIE series.]		- Breve historia de la cartografía geológica en el departamento de Antioquia, Colombia.	
<i>José Gregorio Portilla</i>	165	[Historical review of the geological mapping in the Department of Antioquia, Colombia].	
Botánica [Botany]		<i>P. Castro & Michel Hermelin</i>	245
- Novedades colombianas en el género <i>Pentacalia</i> (Senecioneae, Asteraceae).		Paleontología [Paleontology]	
[Colombian novelties in the genus <i>Pentacalia</i> (Asteraceae, Senecioneae).]		- Additional bats from the Middle Miocene La Venta Fauna of Colombia.	
<i>Santiago Díaz-Piedrahita & Sandra Obando</i>	173	[Nuevos murciélagos fósiles de la fauna de La Venta, Colombia, Mioceno Medio]	
Análisis de algunos componentes de resistencia en los híbridos de banano y plátano FHIA 01, FHIA 17 y FHIA 21 a las sigatocas negra (<i>Mycosphaerella fijiensis</i> morelet) y amarilla (<i>M. musicola</i> leach)		<i>Nicolas J. Czaplewski, Masanaru Takai, Tiffany M. Naeher, Nobuo Shigehara & Takeshi Setogushi</i>	263
[Analysis of some components of resistance in the hybrids of banana and plantain FHIA 01, FHIA 17 and FHIA 21 to black sigatoka (<i>Mycosphaerella fijiensis</i>) and yellow sigatoka (<i>M. musicola</i>)]		Zoología [Zoology]	
<i>Oscar Iván Molina-Tirado, Jairo Castaño-Zapata</i>	181	- A new species of freshwater crab of the genus <i>Potamocarcinus</i> H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Colombia	
Ciencias de la Tierra [Earth Sciences]		[Una especie nueva de cangrejo de agua dulce del género <i>Potamocarcinus</i> H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) de Colombia.]	
- La formación del istmo de Panamá. Su incidencia en Colombia		<i>Martha R. Campos</i>	283
[The formation of the Isthmus of Panama, its impacts on Colombia.]		- A new species of frog from Northeastern Colombia (Genus <i>Eleutherodactylus</i> : Leptodactylidae).	
<i>Jaime de Porta</i>	191	[Una especie nueva de rana del nororiente de Colombia, género <i>Eleutherodactylus</i> : Leptodactylidae.]	
- Cubiertas piroclásticas cenozoicas en la parte septentrional del valle medio del Magdalena y mesas de Santander.		<i>John D. Lynch</i>	287
[Cenozoic sediments in the northern part of the Magdalena river Valley.]		Notas [Notes]	
<i>Jaime Galvis-Vergara & Diego Mojica-Corchuelo</i>	217	- Crestas neurales, placodas y arcos branquiales: una revisión evolutiva y embriológica de datos básicos y recientes.	
Física [Physics]		[Neural crests, Placodes and branchial arches: evolutionary and embryological review of basic and more recent data]	
- Multicapas de metal-cerámico-carbono tipo diamante (DLC): un camino para la obtención de recubrimientos super duros.		<i>Juan-Fernando Duque-Osorio</i>	291
		Constitución de la Academia [Members of the Academy] ..	309

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

APARTADO 44763 - BOGOTÁ, 1 D.C., COLOMBIA
SEDE DE LA ACADEMIA: TRANS. 27 No. 39A - 63/67 – Tel.: (571)3680365,
Líneas de teléfono y FAX No. (571) 2443186, 2683290, 2682846
SEDE ALTERNA: CARRERA 3 A No. 17-34 - Piso 3o. TELÉFONO: 3414805
Correo electrónico: revista@accefyn.org.co

DIRECTOR DE PUBLICACIONES:
SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA

COORDINADOR EDITORIAL
POLIDORO PINTO ESCOBAR

COMITÉ EDITORIAL Período 2002 - 2004

VÍCTOR SAMUEL ALBIS GONZÁLEZ
DIÓGENES CAMPOS ROMERO
JAIR MOJICA CORZO
JOHN D. LYNCH
AUGUSTO RIVERA UMAÑA



EMBLEMA DE LA ACADEMIA MATRIZ ESPAÑOLA

Esta revista es reseñada en: Historia Mathematica, Math Sci (on line data base),
Current Mathematical Publications, Index Kewensis,
Mathematical Reviews, Zoological Record.
PERIÓDICA (Índice de Revistas Latinoamericanas en Ciencias)
Actualidad Iberoamericana (Índice Internacional de revistas en idioma castellano)

ARTÍCULO 37 DE LOS ESTATUTOS

Del Director de la Revista. Al Director de la Revista le corresponde la selección de los trabajos destinados a las diferentes publicaciones de la Academia. Estará asesorado por un comité editorial designado por la Corporación para un período de dos (2) años.

La responsabilidad de las ideas emitidas en la Revista corresponde a sus autores.

No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella.

República de Colombia
MINISTERIO DE EDUCACIÓN NACIONAL



Libertad y Orden

Esta publicación cuenta con el apoyo financiero del Ministerio de Educación Nacional

Armada digital, impresión y acabados:

EDITORA GUADALUPE LTDA. - Bogotá, D.C. - Colombia.

Cra. 42 No. 10A-57 Tels.: 269 07 88 - 562 72 50. E-mail: ediguada@yahoo.es

SUPERVIVENCIA DE MASTODONTES, MEGATERIOS Y PRESENCIA DEL HOMBRE EN EL VALLE DEL MAGDALENA (COLOMBIA) ENTRE 6000 Y 5000 AP.

por

Gonzalo Correal U. * & Thomas van der Hammen*

Resumen

Correal U. G. & T. van der Hammen: Supervivencia de mastodontes, megaterios y presencia del hombre en el Valle del Magdalena (Colombia) entre 6000 y 5000 AP. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27(103): 159-164, 2003. ISSN 0370-3908.

Un análisis de la estratigrafía y dataciones de carbono 14 de una excavación en el sitio El Totumo (Tocaima, Cundinamarca, Colombia) donde se encontraron huesos de Mastodontes y Megaterios en asociación con artefactos líticos de tipo Abriense, conduce a la conclusión de que el hombre y la megafauna convivieron aún entre 6000 y 5000 años antes del presente. Una estatua de la época temprana de la Cultura de San Agustín (quizás del siglo noveno antes de Cristo) muestra una cara o máscara elefantoide que puede significar que tenían conocimiento de la existencia de mastodontes todavía en esta época o un recuerdo ancestral (tradicción cultural) de épocas anteriores.

Palabras clave: Megafauna, mastodontes. El Totumo, Valle del Magdalena, megaterios.

Abstract

An analysis of the stratigraphy and radiocarbon dating of an excavation in the El Totumo site (Tocaima, Cundinamarca, Colombia), where bones of Mastodon and Megatherium were found associated with stone artifacts of the El Abra type, brings to the conclusion that man and megafauna still cohabited in the area between 6000 and 5000 years before present. A stone statue of the early San Agustín Culture (perhaps of the ninth century before Christ), shows a face or mask that seems to represent an elephant; this may mean that they had knowledge of the existence of Mastodons still in that time, or of an ancestral memory (cultural/ tradition) of an earlier period.

Key words: Mastodons, Ground sloths, human presence. El Totumo, Magdalena Valley, megatherium.

* Miembros de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Introducción

En el año de 1992 se realizó una excavación en el sitio de El Totumo, unos 3.5 kms al noroeste de Tocaima (Cundinamarca) donde se encontraron huesos de mastodonte y megaterio, junto con artefactos líticos.

En esta ocasión se estudiaron los sedimentos visibles en los perfiles y se recolectaron algunas muestras para dataciones por el método de carbono 14. Los resultados de estas dataciones confirmaron suposiciones que teníamos desde hace tiempo, sobre la posible sobrevivencia de la megafauna pleistocénica hasta en el Holoceno.

Para la descripción detallada de la excavación y los hallazgos de restos de fauna y de artefactos líticos nos referimos a la publicación correspondiente (Correal, 2001). Aquí se describen con más detalle la estratigrafía, y se dan las dataciones de tres muestras con su posición en el perfil y en la excavación, para luego discutir las consecuencias de estos datos en cuanto a la posible sobrevivencia mencionada y a su relación con otros datos arqueológicos.

La estratigráfica y la datación

Los sedimentos en los que se realizó la excavación, se encuentran encima de una superficie de erosión de depósitos terciarios de arcilla con manchas rojas, relativamente duras (capa 5 en la figura 1). El espesor máximo de estos sedimentos es de 3 metros, pero hacia el sur la superficie desciende, por erosión posterior. El perfil de la pared norte muestra toda la secuencia (Figura 1). Consta de sedimentos gris, limosos, finos y localmente presencia de fragmentos en piedra; parecen ser de origen coluvial. En la parte superior se desarrolló un suelo negruzco, de unos 50cm(1 en la figura 1), y gris negruzco amarillento hasta 75 cm (2). Entre 75 cm y 250 cm el sedimento es fino, limoso y de color gris (3). Entre 75 cm y 160 cm no contiene fragmentos de piedra (3a), pero entre 160 y 250 cm si hay algunas (3b). Entre 250 cm y 300 cm se encuentra la capa inferior (4), con piedras, huesos y artefactos. Los huesos y muelas de mastodonte y megaterio se concentran en la parte superior de la capa, donde también se encontró un caracol de *Neocyclotus* y en la base, donde se encuentra la concentración circular (en una hondonada en la superficie antigua) con acumulación de huesos, muelas y artefactos. Aunque el sedimento en general tiene características coluviales, la concentración y asociación de huesos, muelas y artefactos en la hondonada, podría ser de formación "in situ"; de todos modos el desplazamiento no puede haber sido mucho.

En cuanto a la datación de la secuencia, se dispuso de

tres muestras analizadas en el centro de Investigaciones de Isótopos de Groningem (Holanda). Colagen de un hueso de Mastodonte, de la base de la capa basal (4 en la figura 1), fue fechado 6060 ± 60 AP (Col. 698; GrA-3008). De la parte superior de la misma capa 4 se fechó un caracol de *Neocyclotus cf. cingulatus* (especie terrestre) como 5100 ± 320 AP (Col. 696; GrN-19818). En la capa 2 (Figura 1), se encontró (75 cm debajo de la superficie) una lasca prismática en una concentración de fragmentos de carbón vegetal, la cual dio una fecha de 2990 ± 40 AP (Col. 699; GrN-19821).

Con estos datos se puede fechar la base en aproximadamente 6000 AP, la capa basal (4) entre 6000 y 5000 AP; el resto de sedimento (capas 3 hasta 2) parece haberse formado entre 5000 y 3000 AP, aproximadamente, y el suelo en las capas 2 y 1 durante los últimos 3000 años. Mientras que la capa 4 correspondería todavía a la zona VI del Holoceno, las capas 3 y 2 corresponderían a la zona VII, y la capa 1 con su suelo corresponderían a la zona VIII. En otras partes del país, la zona VII correspondería a un clima relativamente más seco (que las zonas VI y VIII), lo que podría explicar la sedimentación de bastante material coluvial relativamente fino.

La naturaleza y origen de la capa 4, con muchos huesos, piedras y artefactos, sobre una superficie erodada más antigua, parece más complejo. Parece haber acumulación de huesos y artefactos "in situ" o casi "in situ", y la acumulación de piedras en el sedimento podría provenir de la cobertura de la superficie de erosión. El clima más húmedo podría eventualmente explicar el traslado local de material más grueso en la superficie de erosión. Parece entonces, que debemos interpretar esta capa de máximo 50 cm de espesor y que se formó en unos 1000 años, como una acumulación "in situ" de material poco trasladado con huesos y artefactos depositados o dejados (casi) "in situ".

Lista de fechas 14 C, el totumo (Tocaima)

Col. 699- GrN-19821 2990 ± 40

Carbón en el suelo. Cuadrícula 5, 75 cm debajo de la superficie local. Profundidad en la sección completa 75 cm. En el límite inferior de la capa gris negruzca amarillenta y el superior de la capa gris fina limosa. Recolectó G. Correal, (18 Nov. 1992). La muestra se encontró asociada con una lasca prismática. Delta 13 C - 25.5.

Col. 698 GrA-3008 6060 ± 60

Hueso de mastodonte. Cuadr. 8, profundidad 125 cm. Debajo de la superficie local. Profundidad en sección completa 290 cm. Recolectó G. Correal, (Dic. 17,

Tocaima - "EL TOTUMO"
Pared Norte de la Excavación

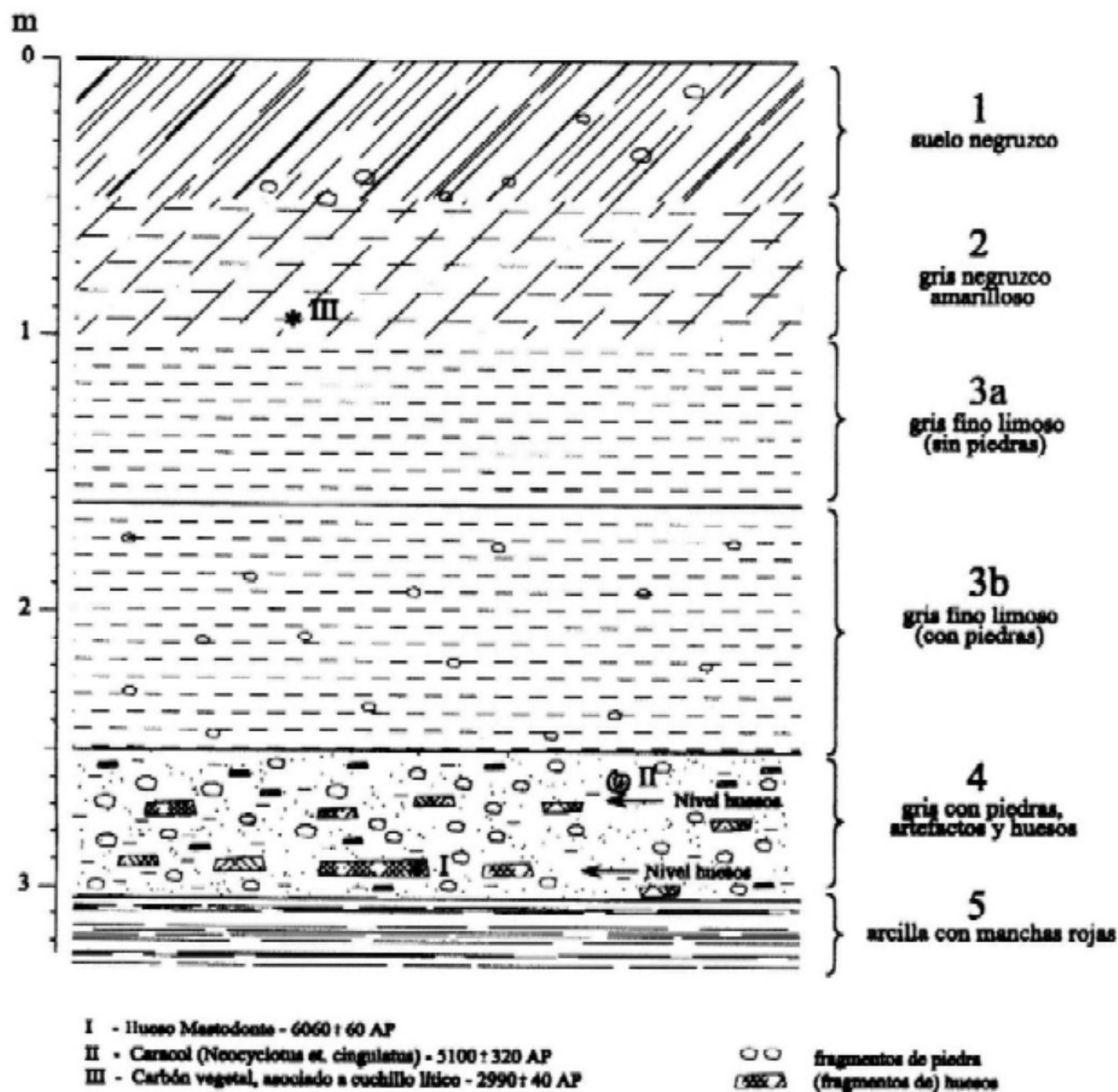


Figura 1. Perfil norte de la excavación El Totumo, Municipio Tocaima.

1992). Nivel con huesos en la base de la sección.

Col. 696 GrN - 19818 5100 ± 320

Concha de Neocyclotus cf. cingulatus (Gartrópodo). Cuadr. 8, profundidad 110 cm debajo de la superficie local. Profundidad en sección completa 260 cm. Recolectó T. van der Hammen, (16 Dic. 1992). En la parte alta de la capa basal, en el nivel con los huesos de megaterio y mastodonte. Delta 13C - 10.43

La sobrevivencia holocénica de la megafauna

Las edades asociadas con el hueso de mastodonte y con la capa donde se acumularon con huesos de mastodonte y megaterio, parecen probar la sobrevivencia en el valle del Magdalena de estos elementos de la megafauna pleistocénica hasta por lo menos la parte final de la zona VI del Holoceno, entre 6000 y 5000 AP (4000-3000 antes de Cristo; 5000-4000 AC calibrado).

Otro hecho que parece indicar la edad holocénica de un número de hallazgos de huesos de *Mastodon* y *Megatherium* provenientes de Fusagasugá, Garzón, Socotá y Soatá, es el contenido muy bajo de flúor (entre 0.1 y 0.05). Los fragmentos de huesos de megaterio y mastodonte encontrados en una tumba en Garzón (**Bürgl**, 1958) temen el mismo contenido de flúor (0.07%) que el cráneo humano (datos inéditos del segundo autor).

Finalmente, hay un dato interesante y distinto a los datos anteriores: la representación de lo que parece ser una máscara elefantoide en una estatua del Alto de Lavapatas, San Agustín. Lo representó y comentó por primera vez **Preuss** (1931), luego **Pérez de Barradas** (1943) y **Duque Gómez & Cubillos**, 1988. Los cuatro autores lo citan como "la figura masculina con una trompa como de elefante, montada en la cabeza de otra". **Duque Gómez & Cubillos** presentan una fotografía excelente en blanco y negro y en colores, con la leyenda: "Parte superior de la estatua más importante del Alto de Lavapatas. La figura principal lleva encima, acaballada otra con una máscara que algunos investigadores han interpretado como la representación de una cabeza de elefante". Reproducimos aquí la parte superior de esta fotografía en colores (Figura 2). Fuera de la trompa, están indicados claramente dos colmillos grandes. Para este conjunto de trompa y colmillos no se encuentra otra explicación sino que (sea una máscara que) representa un elefantoide. **Duque Gómez y Cubillos** (1988) dan a esta estatua una posible edad formativa inferior (siglo noveno A.C; hay fechas del lugar de 2630 AP y 2505 AP). En el mismo lugar del Alto de Lavapatas, el mismo



Figura 2. Estatua del Alto de Lavapatas, que representa una figura masculina, con otro encima con máscara elefantoide (ver trompa y colmillos). Tomado de **Duque Gómez & Cubillos**, 1988.



Figura 3. Sitio El Totumo. Izquierda húmero de megaterio. Centro Restos de megaterio, mastodonte y artefactos líticos.



Figura 4. Aspecto del depósito con restos de mastodonte megaterio, artefactos líticos.

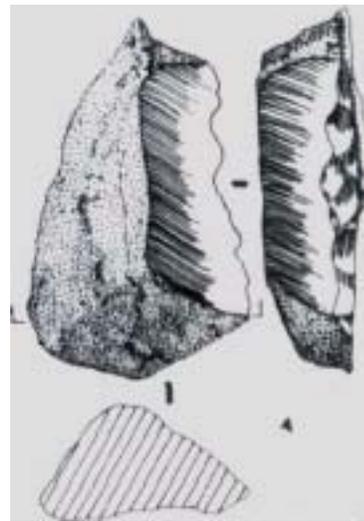
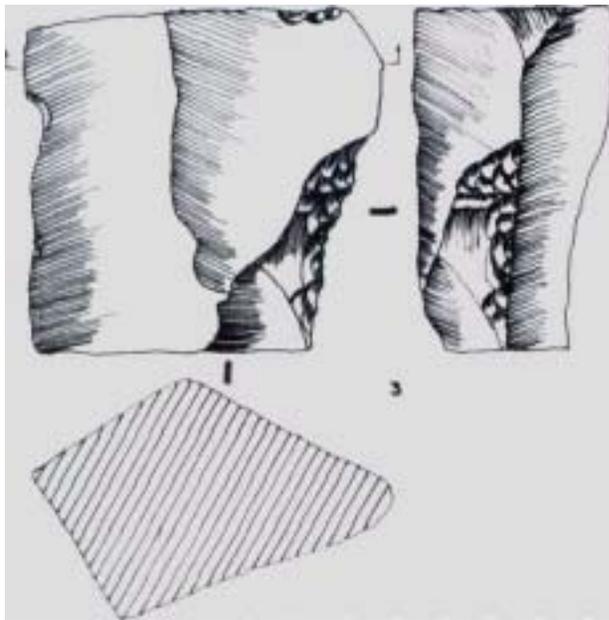
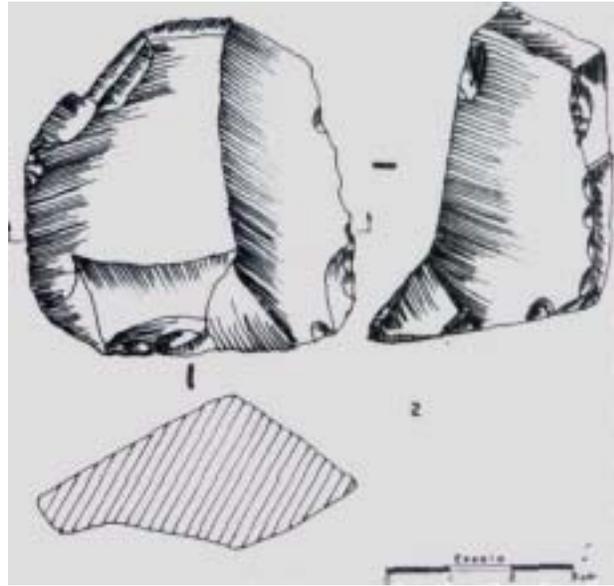
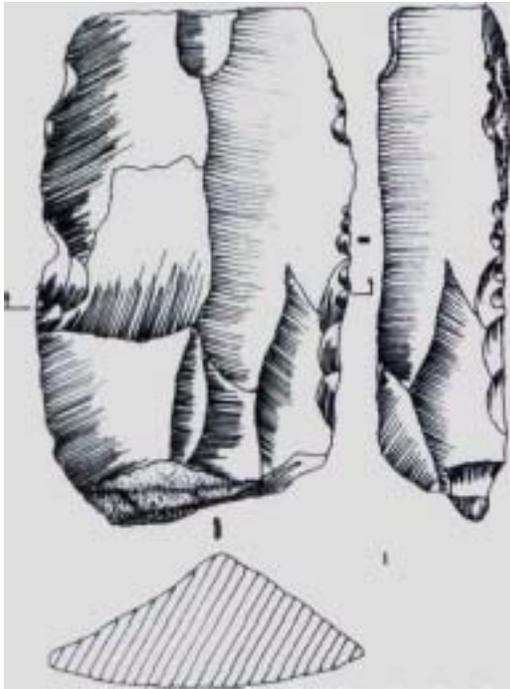


Figura 5. Raspadores. Sitio El Totumo 1

lugar del Alto de Lavapatas, encontraron vestigios de una ocupación anterior (fogón) con fecha 5250 ± 120 AP. Esta última fecha corresponde en edad a la de la capa 4 de El Totumo, que se describe aquí y que contenía abundantes huesos de mastodonte, megaterio y artefactos líticos.

Este conjunto de datos del Alto de Lavapatas, parece corroborar los datos de El Totumo, en cuanto a la sobrevivencia de elementos de la megafauna pleistocénica en el Holoceno. Quizás al comienzo de la propia cultura de San Agustín, cercana a 3000 AP (1000 AC), había todavía algunos mastodontes sobrevivientes, o existía todavía la tradición cultural heredada de los anteriores habitantes de la región.

Referencias

- Bürl, H.**, 1958. Artefactos paleolíticos de una terraza en Garzón, Huila (Colombia). *Revista Colombiana de Antropología*, vol. VI (1957) Bogotá.
- Correal Urrego, G.**, 2001. Exploración arqueológica paleontológica, Municipio de Tocaima (Cund.). Sitios del Totumo y Pan de Azúcar.
- Duque Gómez, L. & J.C. Cubillos**, 1988. Arqueología de San Agustín, Alto de Lavapatas. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Banco de la República, Bogotá. 193pp.
- Pérez de Barradas**, 1943. Arqueología Agustiniense. Biblioteca Cultural Colombiana, Impr. Nacional, Bogotá 169 pp + 186 láminas.
- Preuss, K.T.**, 1929. Monumentale vorgeschichtliche Kunst. Ausgrabungen im Quellgebiet des Magdalena, in Kolumbien und ihre Ausstrahlungen in Amerika. 2 Tomos. Goettingen (Traducción castellana, Bogotá, 1931).

EL PROBLEMA RESTRINGIDO DE LOS TRES CUERPOS POR SERIES DE LIE

por

José Gregorio Portilla¹

Resumen

Portilla J.G.: El problema restringido de los tres cuerpos por series de Lie. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 165-172, 2003. ISSN 0370-3908.

A partir de las ecuaciones diferenciales que describen el movimiento de una partícula de masa infinitesimal sometida al campo gravitacional newtoniano de dos masas comparables que giran mutuamente en órbitas circulares alrededor de su centro de masas común (problema restringido circular de los tres cuerpos), se logra por medio de un operador de Lie, establecer soluciones que permiten hallar expresiones algebraicas recurrentes las cuales se utilizan para determinar las componentes de los vectores posición y velocidad en términos de series de Lie. Se presenta una comparación entre la solución por integración numérica directa y la solución por series de Lie.

Palabras clave: Mecánica celeste, Series de Lie, Problema restringido de los tres cuerpos.

Abstract

Starting from the differential equations that describe the motion of a body of infinitesimal mass under the newtonian gravitational field produced by two bodies of comparable mass which orbit in circular orbits about their common centre of mass (circular, restricted, three body problem), we obtained, by a Lie-operator, solutions that permit, by recurrent algebraic expressions, to find the components of the position and velocity vectors by means of Lie series. We present a comparison between the numerical direct integrations and the solution by Lie-series.

Key words: Celestial Mechanics, Lie-series, Restricted three body problem.

¹ Observatorio Astronómico Nacional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Apartado Aéreo 2584. E-mail: gportill@ciencias.unal.edu.co

Introducción

Las series de Lie (SL) constituyen un mecanismo elegante y poderoso para resolver sistemas de ecuaciones diferenciales. Con el impulso dado a la investigación y exploración del espacio a comienzos de los años sesenta surgió un marcado interés por aplicar las SL a algunos problemas clásicos de la mecánica celeste. El trabajo de Gröebner (1960) dio origen a una serie de investigaciones tendientes a estudiar las propiedades de las SL (tales como su convergencia) y sus aplicaciones a diversos tópicos de interés. Stumpff (1968) aplicó las SL para algunos casos concretos; en particular, logró obtener, para el problema de los dos cuerpos y mediante la introducción de una variable independiente, una solución elegante que permite la convergencia completa de las series a través de funciones conocidas. Posteriormente, Hanslmeier & Dvorak (1984) estudiaron la potencialidad de las SL como una modalidad de integración numérica para aquellos casos en los que no es posible reducir las expresiones en series a funciones sencillas conocidas. Poco después, Hanslmeier (1984) aplicó las SL al problema regularizado de los tres cuerpos restringido obteniendo expresiones de recurrencia para la solución. Delva (1984) utilizó las SL en el problema elíptico restringido de los tres cuerpos, obteniendo expresiones recurrentes, las cuales fueron utilizadas para elaborar un programa en Fortran dado a conocer al poco tiempo (Delva, 1985). Intentos de resolver problemas clásicos de la mecánica, recurriendo para ello a las modernas técnicas computacionales, continúan apareciendo de tanto en tanto en la literatura. Ejemplo de ello es el intento de solución del problema de los n cuerpos por SL utilizando novedosas técnicas computacionales (Parv, 1993).

Otros investigadores aplicaron las SL en la teoría de perturbaciones. En particular Hori (1966) y luego Deprit (1969) lograron, mediante las SL, evitar la mezcla de variables nuevas y antiguas en las funciones generatrices, algo que era común en la clásica aplicación del método de Von Zeipel.

En la presente comunicación damos a conocer las fórmulas de recurrencia que permiten determinar, por medio de las SL, las componentes del vector posición y velocidad con referencia a las coordenadas rotantes del problema circular restringido de los tres cuerpos. Se presenta también una comparación de resultados utilizando un integrador numérico clásico y un programa elaborado con las fórmulas aquí obtenidas.

El operador de Lie y las series de Lie

El operador de Lie es un operador diferencial lineal que se define de la siguiente forma:

$$D = \sum_{i=1}^n \theta_{i(x)} \frac{\partial}{\partial x_i} = \theta_{1(x)} \frac{\partial}{\partial x_1} + \theta_{2(x)} \frac{\partial}{\partial x_2} + \dots + \theta_{n(x)} \frac{\partial}{\partial x_n}. \quad (1)$$

El punto $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ está contenido en el x -espacio n -dimensional. Las funciones $\theta_{i(x)}$ son holomorfas (analíticas) dentro de un cierto dominio G , lo que implica que pueden expandirse en una serie de potencias convergente.

El operador D puede aplicarse a una función $f(x)$ (considerada holomorfa en la misma región que $\theta_{i(x)}$):

$$Df = \theta_{1(x)} \frac{\partial f}{\partial x_1} + \theta_{2(x)} \frac{\partial f}{\partial x_2} + \dots + \theta_{n(x)} \frac{\partial f}{\partial x_n},$$

pudiéndose aplicar el operador D cuantas veces se desee de tal forma que

$$D^2 f = D(Df); \quad D^n = D(D^{n-1} f). \quad (2)$$

Una serie de Lie $L_{(x,t)}$ se define como:

$$L_{(x,t)} = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{t^n}{n!} D^n f(x), \quad (3)$$

donde $f(x)$ es holomorfa en la misma región que $\theta_{i(x)}$.

Puesto que:

$$\sum_{n=0}^{\infty} \frac{t^n}{n!} D^n f(x) = f(x) + tDf(x) + \frac{t^2}{2!} D^2 f(x) + \dots,$$

y que la expansión en series de Taylor de la función exponencial es:

$$e^{tD} = 1 + tD + \frac{t^2}{2!} D^2 + \dots = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{t^n}{n!} D^n,$$

entonces:

$$L_{(x,t)} = e^{tD} f(x). \quad (4)$$

Las SL tienen una propiedad, conocida como el *teorema de la conmutación*, que permite resolver sistemas de ecuaciones diferenciales. El teorema de la conmutación sostiene que para una función holomorfa $F(x)$ en la vecindad de (x_1, x_2, \dots, x_n) donde la expansión en serie correspondiente converge al punto (X_1, X_2, \dots, X_n) , entonces

$$F(X) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{t^n}{n!} D^n F(x),$$

o, lo que es lo mismo:

$$F(e^{tD}x) = e^{tD}F(x). \quad (5)$$

Supongamos que se tiene el siguiente sistema de n ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dx_i}{dt} = \theta_{i(x)}, \quad (6)$$

con $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$. Ahora bien, el operador D definido por (1) es equivalente al operador derivada temporal d/dt . En efecto, puesto que:

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{dx_i}{dt} \right) = \frac{\partial \theta_{i(x)}}{\partial x_i} \frac{dx_i}{dt},$$

o, de forma equivalente,

$$\frac{d}{dt} \theta_{i(x)} = \theta_{i(x)} \frac{\partial \theta_{i(x)}}{\partial x_i},$$

se deduce inmediatamente que:

$$\frac{d}{dt} = \theta_{i(x)} \frac{\partial}{\partial x_i}, \quad (7)$$

para un número n de funciones holomorfas $\theta_{i(x)}$.

Postulemos que la solución del sistema (6) es del tipo:

$$x_i = e^{tD} \xi_i, \quad (8)$$

donde ξ_i son las condiciones iniciales x_i para $t = 0$. Con el fin de probar esto, diferenciemos la ecuación (8) con respecto a t :

$$\frac{dx_i}{dt} = \frac{d}{dt} (e^{tD} \xi_i),$$

pero, de (7) y (1) es claro que:

$$\frac{dx_i}{dt} = D(e^{tD} \xi_i) = e^{tD} D \xi_i.$$

Al tener en cuenta la definición de (1) llegamos a $D \xi_i = \theta_{i(\xi_i)}$ pero del teorema de la conmutación, ecuación (5), se desprende,

$$\frac{dx_i}{dt} = \theta_{i(e^{tD} \xi_i)},$$

o también,

$$\frac{dx_i}{dt} = \theta_{i(x)},$$

demostrando que (8) es solución del sistema (6).

El problema restringido de los tres cuerpos

El problema general de los tres cuerpos consiste en encontrar para todo tiempo los vectores de posición y velocidad de tres partículas materiales sometidas a sus mutuas atracciones gravitacionales. Aunque es posible ubicar el origen de coordenadas en una de ellas, digamos la de

masa m_1 , de tal forma que se hace necesario sólo encontrar los vectores para las otras dos partículas (de masa m_2 y m_3), a las ecuaciones diferenciales resultantes no es posible encontrarles todas las constantes de movimiento, i.e., el problema no es integrable analíticamente, ver por ejemplo Portilla, (2001).

Un caso particular del problema de los tres cuerpos consiste en el siguiente: dos de las tres partículas (de masa m_1 y m_2 respectivamente) están girando en órbita circular alrededor de su respectivo centro de masas. La tercera partícula (de masa m_3) es considerada de masa infinitesimal frente a las otras dos. Con ello aseguramos que la partícula de masa despreciable no afecta en absoluto el movimiento de las otras dos, pero, obviamente, el campo gravitacional de éstas gobierna el movimiento de m_3 . El problema restringido circular de los tres cuerpos consiste en encontrar el movimiento de la partícula de masa m_3 sometida al campo gravitacional de dos partículas que giran en órbitas circulares alrededor de su centro de masa.

De acuerdo con la mecánica clásica newtoniana, la fuerza que se ejerce sobre m_3 está dada por:

$$m_3 \vec{a}_I = - \frac{G m_1 m_3 \vec{\rho}_1}{\rho_1^3} - \frac{G m_2 m_3 \vec{\rho}_2}{\rho_2^3} \quad (9)$$

donde \vec{a}_I es la aceleración de m_3 con respecto a un sistema de coordenadas inercial fijo en el espacio, $\vec{\rho}_1$, $\vec{\rho}_2$ los vectores posición de m_3 con respecto a m_1 y m_2 respectivamente, ρ_1 y ρ_2 las normas de los vectores anteriores y G la constante de gravitación de Cavendish. Ahora bien, m_1 y m_2 están girando en órbita circular alrededor del centro de masas. El plano de movimiento de estos dos objetos (descritos por el problema de los dos cuerpos) será el plano conformado por los ejes ortogonales cartesianos x y y , lo que implica que el eje z es ortogonal al plano de movimiento. Pero aquí es donde el asunto se torna interesante: definimos el eje x de tal forma que siempre pase por m_1 y m_2 . Esto significa que los ejes x y y están rotando con una velocidad uniforme (recuérdese que el movimiento es circular) que es igual al movimiento medio N de m_2 con respecto a m_1 (o viceversa) el cual es $N = \frac{2\pi}{T}$, donde T es el período de rotación. Pero estar trabajando con un sistema de coordenadas móviles tiene un precio: el sistema deja de ser inercial y aparecen fuerzas ficticias. El asunto se resuelve considerando la relación entre la aceleración inercial \vec{a}_I (donde son válidas las leyes de Newton) y la aceleración con referencia a los ejes móviles \vec{a}_M . La relación entre ellas, para una rotación uniforme de los ejes con una velocidad angular $\vec{\omega}$ (Spiegel, 1967), es:

$$\vec{a}_I = \vec{a}_M + 2(\vec{\omega} \times \vec{v}) + \vec{\omega} \times (\vec{\omega} \times \vec{r}), \quad (10)$$

donde el segundo y tercer término del lado derecho son llamados respectivamente la aceleración de Coriolis y la aceleración centripeta y $\vec{\omega} = N \hat{k}$. Reemplazando (10) en (9) obtenemos:

$$\vec{a}_M + 2(\vec{\omega} \times \vec{v}) + \vec{\omega} \times (\vec{\omega} \times \vec{r}) = \frac{Gm_1 \vec{\rho}_1}{\rho_1^3} - \frac{Gm_2 \vec{\rho}_2}{\rho_2^3}, \quad (11)$$

donde \vec{v} y \vec{r} son los vectores velocidad y posición de m_3 con respecto al sistema de coordenadas móviles. Llamando x_1 la distancia existente entre el origen de coordenadas (el centro de masas) y la posición de m_1 , x_2 la distancia entre el origen y m_2 , es claro que la distancia a entre los cuerpos principales está dada por (ver figura 1) $a = x_2 - x_1$. Los vectores aceleración, velocidad y posición de m_3 con respecto al centro de masas en las coordenadas de los ejes móviles están dados por (prescindiendo del subíndice M para la aceleración:

$$\vec{a} = \ddot{\vec{r}} = \ddot{x}\hat{i} + \ddot{y}\hat{j} + \ddot{z}\hat{k},$$

$$\vec{v} = \dot{\vec{r}} = \dot{x}\hat{i} + \dot{y}\hat{j} + \dot{z}\hat{k},$$

$$\vec{r} = x\hat{i} + y\hat{j} + z\hat{k},$$

donde un punto sobre la cantidad expresa la derivación con respecto al tiempo; dos puntos indica doble derivación.

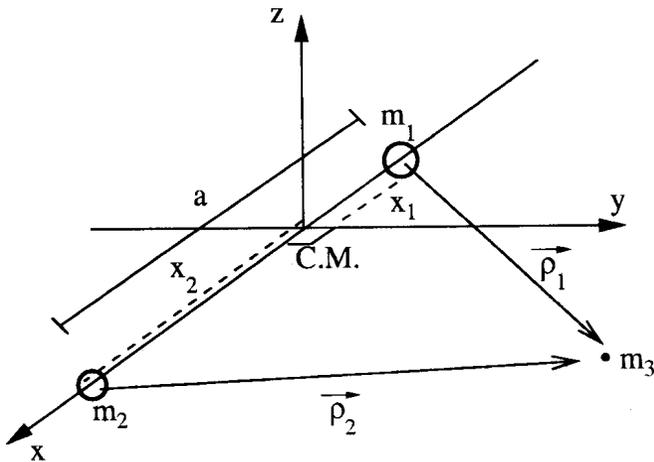


Figura 1: Posición en el espacio de las masas m_1 , m_2 y m_3 , ésta última de masa infinitesimal.

Las componentes de los vectores existentes entre m_3 y m_1 y m_2 son:

$$\vec{\rho}_1 = (x - x_1)\hat{i} + y\hat{j} + z\hat{k},$$

$$\vec{\rho}_2 = (x - x_2)\hat{i} + y\hat{j} + z\hat{k}.$$

Puesto que

$$\vec{\omega} \times \vec{v} = -N\dot{y}\hat{i} + N\dot{x}\hat{j},$$

$$\vec{\omega} \times (\vec{\omega} \times \vec{r}) = -N^2(x\hat{i} + y\hat{j}),$$

es fácil ver que la ecuación (10) en términos de sus componentes es:

$$\ddot{x} = 2N\dot{y} + N^2x - \frac{Gm_1(x - x_1)}{\rho_1^3} - \frac{Gm_2(x - x_2)}{\rho_2^3},$$

$$\ddot{y} = -2N\dot{x} + N^2y - \frac{Gm_1y}{\rho_1^3} - \frac{Gm_2y}{\rho_2^3},$$

$$\ddot{z} = -\frac{Gm_1z}{\rho_1^3} - \frac{Gm_2z}{\rho_2^3}.$$

Introduciendo la función U definida por:

$$U = \frac{N^2}{2}(x^2 + y^2) + \frac{Gm_1}{\rho_1} + \frac{Gm_2}{\rho_2}, \quad (12)$$

es fácil verificar que las anteriores ecuaciones adoptan la forma:

$$\ddot{x} = 2N\dot{y} + \frac{\partial U}{\partial x},$$

$$\ddot{y} = -2N\dot{x} + \frac{\partial U}{\partial y}, \quad (13)$$

$$\ddot{z} = \frac{\partial U}{\partial z}.$$

A pesar de que estas ecuaciones admiten una constante de movimiento que da lugar al concepto de las superficies de Hill (ver McKuskey, 1963 para los detalles) dicho sistema no tiene una solución analítica cerrada. Sin embargo, este sistema de ecuaciones es nuestro punto de partida para ver si en principio podemos obtener una solución por series de Lie.

La solución

Llamando:

$$x' = \frac{dx}{dt}, \quad y' = \frac{dy}{dt}, \quad z' = \frac{dz}{dt}, \quad (14)$$

el sistema de ecuaciones (13) puede escribirse como:

$$\frac{dx'}{dt} = 2Ny' + \frac{\partial U}{\partial x}, \quad \frac{dy'}{dt} = -2Nx' + \frac{\partial U}{\partial y},$$

$$\frac{dz'}{dt} = \frac{\partial U}{\partial z}. \quad (15)$$

Las ecuaciones (14) y (15) constituyen las seis ecuaciones diferenciales a integrar y son la versión particular del sistema genérico representado por (6). La solución está dada por la ecuación (8) en donde el operador de Lie (1) es:

$$D = \left(\frac{dx}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial x} + \left(\frac{dy}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial y} + \left(\frac{dz}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial z} + \left(\frac{dx'}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial x'} + \left(\frac{dy'}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial y'} + \left(\frac{dz'}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial z'} + \left(\frac{dt}{dt}\right) \frac{\partial}{\partial t}. \quad (16)$$

Llamaremos $x_0, y_0, z_0, x'_0, y'_0, z'_0$, (componentes cartesianas del vector posición y velocidad) a las condiciones iniciales de las variables para el tiempo inicial $t = 0$.

La solución para x es entonces:

$$x = [e^{tD}](x)_{x=x_0},$$

lo que explícitamente significa:

$$x = [1 + tD + \frac{t^2}{2!}D^2 + \frac{t^3}{3!}D^3 + \dots + \frac{t^n}{n!}D^n + \dots](x)_{x=x_0}.$$

Comenzamos calculando $D(x)$. Es claro, de la definición del operador D , que:

$$D(x) = \left(\frac{dx}{dt}\right) = \dot{x}$$

por lo que $D(x)_{x=x_0} = \dot{x}_0$.

El valor de $D^2(x)$ equivale a (ver ecuación (2)) $D^2(x) = D(D(x))$. Entonces:

$$\begin{aligned} D^2(x) &= D(\dot{x}) = D\left(\frac{dx}{dt}\right) = D(x') = \left(\frac{dx'}{dt}\right), \\ &= 2N\dot{y}' + \frac{\partial U}{\partial x}, \\ &= 2N\dot{y} + N^2x - \frac{G(1-m)(x-x_1)}{\rho_1^3} - \frac{Gm(x-x_2)}{\rho_2^3}. \end{aligned}$$

Con el fin de facilitar la notación escribimos:

$$\begin{aligned} \sigma_1 &= G(1-m)(x-x_1), & \sigma_2 &= Gm(x-x_2), \\ \tau_1 &= -1/\rho_1^3, & \tau_2 &= -1/\rho_2^3, \end{aligned} \quad (17)$$

de tal forma que:

$$D^2(x) = 2N\dot{y} + N^2x + \sigma_1\tau_1 + \sigma_2\tau_2.$$

Así mismo podemos calcular $D^3(x)$:

$$\begin{aligned} D^3(x) &= D(D^2(x)) = D(2N\dot{y} + N^2x + \sigma_1\tau_1 + \sigma_2\tau_2), \\ &= 2ND(\dot{y}) + N^2D(x) + D(\sigma_1\tau_1) + D(\sigma_2\tau_2), \end{aligned}$$

como también $D^4(x)$:

$$D^4(x) = 2ND^2(\dot{y}) + N^2D^2(x) + D^2(\sigma_1\tau_1) + D^2(\sigma_2\tau_2).$$

Generalizando, cualquier $D^n(x)$ tiene por expresión:

$$D^n(x) = 2ND^{n-2}(\dot{y}) + N^2D^{n-2}(x) + D^{n-2}(\sigma_1\tau_1) + D^{n-2}(\sigma_2\tau_2). \quad (18)$$

Siguiendo un procedimiento completamente análogo a lo anterior es fácil verificar que para las soluciones de

$$y = [e^{tD}](y)_{y=y_0}, \quad z = [e^{tD}](z)_{z=z_0},$$

los $D^n(y)$ y $D^n(z)$ tienen por expresiones generalizadas las siguientes:

$$D^n(y) = -2ND^{n-2}(\dot{x}) + N^2D^{n-2}(y) + D^{n-2}(\theta_1\tau_1) + D^{n-2}(\theta_2\tau_2), \quad (19)$$

$$D^n(z) = D^{n-2}(\phi_1\tau_1) + D^{n-2}(\phi_2\tau_2).$$

en donde:

$$\begin{aligned} \theta_1 &= G(1-m)y, & \theta_2 &= Gmy, \\ \phi_1 &= G(1-m)z, & \phi_2 &= Gmz. \end{aligned}$$

Las soluciones para las componentes cartesianas de la velocidad están dadas por:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= [e^{tD}](\dot{x})_{\dot{x}=\dot{x}_0}, & \dot{y} &= [e^{tD}](\dot{y})_{\dot{y}=\dot{y}_0}, \\ \dot{z} &= [e^{tD}](\dot{z})_{\dot{z}=\dot{z}_0}, \end{aligned}$$

Un cálculo elemental permite verificar que:

$$\begin{aligned} D^n(\dot{x}) &= D^{n+1}x, & D^n(\dot{y}) &= D^{n+1}y \\ D^n(\dot{z}) &= D^{n+1}z. \end{aligned}$$

Esto último permite escribir (18) y (19) como:

$$D^n(x) = 2ND^{n-1}(y) + N^2D^{n-2}(x) + D^{n-2}(\sigma_1\tau_1) + D^{n-2}(\sigma_2\tau_2), \quad (20)$$

$$D^n(y) = -2ND^{n-1}(x) + N^2D^{n-2}(y) + D^{n-2}(\theta_1\tau_1) + D^{n-2}(\theta_2\tau_2). \quad (21)$$

El problema ahora consiste en encontrar expresiones recurrentes para $D^n(\sigma_i\tau_i)$, $D^n(\theta_i\tau_i)$ y $D^n(\phi_i\tau_i)$ ($i = 1$ ó 2). Sea Φ_i aquel término genérico que representa a σ_i , θ_i o ϕ_i . Entonces podemos escribir:

$$D^n(\Phi_i\tau_i) \text{ con } i = 1 \text{ ó } 2.$$

Entonces:

$$D(\Phi_i\tau_i) = \Phi_i D(\tau_i) + \tau_i D(\Phi_i),$$

de la cual se desprende que:

$$D^2(\Phi_i\tau_i) = \Phi_i D^2(\tau_i) + 2D(\tau_i)D(\Phi_i) + \tau_i D^2(\Phi_i),$$

Sucesivas aplicaciones del operador permiten ver que se puede escribir:

$$\begin{aligned} D^n(\Phi_i\tau_i) &= \binom{n}{0} D^n(\tau_i) D^0(\Phi_i) + \binom{n}{1} D^{n-1}(\tau_i) D^1(\Phi_i) + \\ &+ \binom{n}{2} D^{n-2}(\tau_i) D^2(\Phi_i) + \dots + \binom{n}{n} D^0(\tau_i) D^n(\Phi_i). \end{aligned}$$

o, lo que es mejor:

$$D^n(\Phi_i\tau_i) = \sum_{j=0}^n \binom{n}{j} D^{n-j}(\tau_i) D^j(\Phi_i),$$

en donde se está utilizando $D^0(\Phi_i) = \Phi_i$ y $D^0(\tau_i) = \tau_i$ y:

$$\binom{i}{j} = \frac{i!}{j!(i-j)!}.$$

A continuación se determinarán los $D^n(\Phi_i)$. Pongamos como caso particular $\Phi_i = \sigma_i$, para $i = 1, 2$. Por lo tanto:

$$D(\sigma_i) = D(\alpha_i(x - x_i)) = \alpha_i D(x) = \alpha_i x',$$

donde $\alpha_1 = G(1 - m)$ y $\alpha_2 = Gm$.

Una nueva aplicación del operador permite obtener:

$$D^2(\sigma_i) = D(\alpha_i x') = \alpha_i(2Ny' + N^2x + \tau_1\sigma_1 + \tau_2\sigma_2)$$

Generalizando obtenemos:

$$D^n(\sigma_i) = \alpha_i[2ND^{n-2}(y) + N^2D^{n-2}(x) + D^{n-2}(\tau_1\sigma_1) + D^{n-2}(\tau_2\sigma_2)].$$

De igual forma obtendremos:

$$D^n(\theta_i) = \alpha_i[-2ND^{n-2}(\dot{x}) + N^2D^{n-2}(y) + D^{n-2}(\tau_1\theta_1) + D^{n-2}(\tau_2\theta_2)],$$

y también

$$D^n(\phi_i) = \alpha_i[D^{n-2}(\tau_1\phi_1) + D^{n-2}(\tau_2\phi_2)].$$

Los $D^n(\tau_i)$ se calculan como sigue. Comenzamos por determinar $D(\tau_i)$:

$$D(\tau_i) = D(-1/\rho_i^3) = D(-\rho_i^{-3}) = 3\rho_i^{-4}D(\rho_i),$$

pero, puesto que:

$$D(\rho_i) = \frac{dx}{dt} \frac{\partial \rho_i}{\partial x} + \frac{dy}{dt} \frac{\partial \rho_i}{\partial y} + \frac{dz}{dt} \frac{\partial \rho_i}{\partial z},$$

y como:

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial x} = \frac{x - x_i}{\rho_i}, \quad \frac{\partial \rho_i}{\partial y} = \frac{y}{\rho_i}, \quad \frac{\partial \rho_i}{\partial z} = \frac{z}{\rho_i},$$

entonces:

$$D(\tau_i) = \frac{3}{\rho_i^5} \left[\frac{dx}{dt}(x - x_i) + \frac{dy}{dt}y + \frac{dz}{dt}z \right].$$

Es fácil verificar que:

$$D(\rho_i^2) = 2 \left[\frac{dx}{dt}(x - x_i) + \frac{dy}{dt}y + \frac{dz}{dt}z \right],$$

y como $\tau_i = D^0(\tau_i) = -1/\rho_i^3$, tenemos:

$$D(\tau_i) = -\frac{3}{2\rho_i^2} D^0(\tau_i) D(\rho_i^2).$$

Una nueva aplicación del operador D da, después de un poco de álgebra:

$$D^2(\tau_i) = -\frac{3D^0(\tau_i)D^2(\rho_i^2)}{2\rho_i^2} - \frac{5D(\tau_i)D(\rho_i^2)}{2\rho_i^2}.$$

Sucesivas aplicaciones del operador permiten obtener la expresión general:

$$D^n(\tau_i) = -\frac{1}{2\rho_i^2} \sum_{k=1}^n [p_{nk} D^{k-1}(\tau_i) D^{n-k+1}(\rho_i^2)] \quad (22)$$

A cada valor de n corresponde una serie de números enteros positivos representados por p_{nk} . Estos números cumplen las siguientes reglas:

$$p_{n1} = 3, \quad p_{nn} = p_{n1} + 2(n-1),$$

que corresponden al primero y al último de la secuencia para $n \geq 2$. Los números intermedios (que no corresponden al primero o al último) para cada secuencia de n están dados por (para $n \geq 3$):

$$p_{n(n-j)} = p_{(n-1)[n-(j+1)]} + p_{(n-1)(n-j)},$$

donde j va desde $j = 1$ hasta $j = n - 2$.

La secuencia de los p_{nk} va, entonces, de la siguiente manera:

$n = 1$	3						
$n = 2$	3	5					
$n = 3$	3	8	7				
$n = 4$	3	11	15	9			
$n = 5$	3	14	26	24	11		
$n = 6$	3	17	40	50	35	13	
$n = 7$	3	20	57	90	85	48	15
$n = 8$	3	23	77	147	175	133	17

y así sucesivamente.

Necesitamos, finalmente, los valores de $D^n(\rho_i^2)$. Puesto que $\rho_i^2 = (x - x_i)^2 + y^2 + z^2$, se tendrá que:

$$D(\rho_i^2) = 2[xD(x) + yD(y) + zD(z) - x_i D(x)].$$

que puede escribirse como:

$$D(\rho_i^2) = 2[D^0(x)D(x) + D^0(y)D(y) + D^0(z)D(z) - x_i D(x)].$$

Una nueva aplicación del operador D permite obtener:

$$D^2(\rho_i^2) = 2[D(x)D(x) + D^0(x)D^2(x) + D(y)D(y) + D^0(y)D^2(y) + D(z)D(z) + D^0(z)D^2(z) - x_i D^2(x)]$$

Generalizando, se puede encontrar que:

$$D^n(\rho_i^2) = 2 \left\{ \sum_{k=0}^{n-1} \binom{n-1}{k} \left[D^{n-k}(x)D^k(x) + D^{n-k}(y)D^k(y) + D^{n-k}(z)D^k(z) - x_i D^n(x) \right] \right\}$$

Notamos entonces que los $D^n(\rho_i^2)$ dependen de expresiones del tipo D^{n-k} que se han calculado previamente, por lo que la secuencia de cálculo se cierra y se puede entonces hallar expresiones de orden superior para $D^n(\xi)$.

Ensayos

Se elaboró un programa en Fortran consistente en una rutina computacional con base en las expresiones presentadas aquí. El programa parte de unas condiciones iniciales dadas en componentes cartesianas de posición y velocidad y determina estas componentes para un tiempo distinto t . Los resultados se han comparado con un integrador numérico diseñado para resolver ecuaciones diferenciales utilizadas en mecánica celeste (Everhart, 1985).

Se escogió como sistema de estudio a dos objetos con masas de 1 y 1/3 de masas solares separados por una distancia constante de 3.5237737 U.A. (1 U.A. = 1.4959787×10^{11} m). Las condiciones iniciales de la partícula de masa infinitesimal son:

$$\begin{aligned}x &= 0.7 \text{ U.A.} \\y &= -3.051677542 \text{ U.A.} \\z &= 0.2 \text{ U.A.} \\\dot{x} &= 0.0005 \text{ U.A./d} \\\dot{y} &= -0.0084512241 \text{ U.A./d} \\\dot{z} &= 0.00145241254 \text{ U.A./d}\end{aligned}$$

donde las unidades de velocidad son U.A. por día.

La figura 2 muestra la evolución temporal de la diferencia en valor absoluto entre el radio vector de la partícula infinitesimal calculado de dos formas: con series de Lie y la integración numérica.

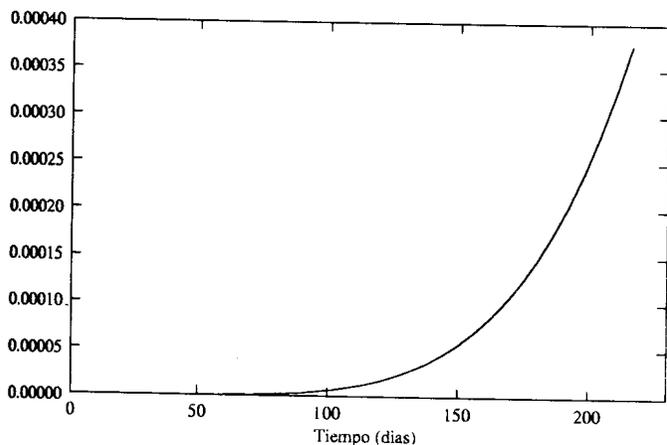


Figura 2: Diferencia en valor absoluto del radio vector calculado entre la solución por series de Lie y la integración numérica.

Es evidente el comportamiento exponencial de la diferencia, que de entrada indica que las series son divergentes para valores del tiempo $t \rightarrow \infty$. Esto revela que

la solución sólo es aplicable para valores de t próximos al instante inicial. En este caso en particular, la solución por series de Lie presenta apenas una diferencia inferior a 1×10^{-5} u.a. en los primeros 100 días posteriores al instante inicial, lo que puede considerarse hasta cierto punto razonable. Para valores pequeños de t , los términos $t^n/n!$ son muy pequeños comparados con los $D^n(\xi)_0$. Por esta razón, se requieren pocos valores n (los términos de la serie) para que las mismas converjan. A medida que t crece, es necesario incluir términos adicionales de las series (mayores valores de n) para lograr la convergencia. Sin embargo, independientemente de que se alcance la convergencia de los valores, se observa una rápida "degradación" de los resultados, en el sentido de que éstos se van apartando de los valores hallados con la integración numérica. Para nuestro sistema de estudio, al cabo de 250 días la diferencia de r alcanza los 1×10^{-2} u.a. Para 260 días, las series ya divergen.

Por otro lado, se ubicó la partícula en uno de los puntos de Lagrange. Se escogió el L4:

$$\begin{aligned}x &= 0.880943425 \text{ U.A.} \\y &= 3.051677542 \text{ U.A.} \\z &= 0 \text{ U.A.} \\\dot{x} &= 0 \text{ U.A./d} \\\dot{y} &= 0 \text{ U.A./d} \\\dot{z} &= 0 \text{ U.A./d}\end{aligned}$$

En tal caso se obtiene que $D^1(x) = D^1(y) = D^1(z) = 0$. La integración por series de Lie permite ver que en efecto la partícula permanece ubicada en el punto en cuestión, incluso para valores de tiempo elevados. La serie converge para valores muy pequeños de n . Esto no debe sorprender, pues los términos recurrentes son de la forma $D^n(\xi)$ que a su vez dependen de $D^1(\xi)$. Pero se observa que ya para 8000 días las series divergen.

Se realizaron pruebas con otro sistema. Se escogió uno conformado por dos objetos masivos con masas de 1 y 1/3 de masas de la Tierra separadas por una distancia constante de 20 radios terrestres (1 R.T. = 6378.14 km). Las condiciones iniciales de la partícula de masa infinitesimal son:

$$\begin{aligned}x &= 10.00750758 \text{ R.T.} \\y &= 0.2702625605 \text{ R.T.} \\z &= 0.1831450212 \text{ R.T.} \\\dot{x} &= 2.08594431 \text{ R.T./d} \\\dot{y} &= 20.3428317 \text{ R.T./d} \\\dot{z} &= 1.76124037 \text{ R.T./d}\end{aligned}$$

donde las unidades de velocidad son R.T. por día.

Los resultados son análogos a los anteriores. Para valores pequeños de t (≈ 0.0001 día) los resultados son excelentes, pero, a medida que crece el tiempo, los resultados se van

degradando y llega un momento en el que las series divergen. En este caso ello ocurre en $t = 0.22$ días.

Conclusión

Las series de Lie, aplicadas al sistema de ecuaciones diferenciales aquí descrito, permiten, mediante una secuencia de operaciones algebraicas, llegar a expresiones relativamente sencillas de obtener por un procedimiento mecánico, aun para órdenes elevados. Es evidente que sólo mediante un programa de computación se puede hacer debido uso de estas expresiones recurrentes. Sin embargo, su utilidad está restringida a valores pequeños del tiempo. Qué tanto de tiempo, depende de las condiciones iniciales. Sin embargo, las series divergen tarde o temprano para valores de t cada vez más crecientes. La rápida degradación de los resultados en función de tiempos cada vez más crecientes puede explicar que Delva (1985) haya adoptado como variable independiente no al tiempo sino a la anomalía verdadera de uno de los cuerpos masivos con relación al otro.

A pesar de esto, la solución presentada aquí puede aplicarse sin pérdida razonable de exactitud en aquellos sistemas en los que la partícula sin masa está muy cerca de los puntos de Lagrange. El programa permitiría observar la estabilidad e inestabilidad de la posición en dichos sitios dentro de intervalos de tiempo limitados.

Agradecimientos

El autor desea expresar sus sinceros agradecimientos al profesor Eduardo Brieva por la atenta lectura del manuscrito que le permitió realizar significativas y útiles recomendaciones.

El presente trabajo se inscribe dentro del proyecto de investigación No. 803580 de la División de Investigación, Universidad Nacional de Colombia.

Bibliografía

- Delva, M. 1984. Integration of the Elliptic Restricted Three-Body Problem with Lie-Series. *Cel. Mech.* **34**: 145-154.
- Delva, M. 1985. A Lie Integrator Program and Test for the Elliptic Restricted Three Body Problem. *Astron. Astrophys. Suppl. Ser.* **60**: 277-284.
- Deprit, A. 1968. Canonical Transformations Depending of a Small Parameter. *Cel. Mech.* **1**: 12-30.
- Everhart, E. 1985. An Efficient Integrator that Uses Gauss-Radau Spacings. *Dynamics of Comets: Their Origin and Evolution*, Carusi & Valsecchi (edi.): 185-202.
- Gröbner, W. 1960. *Die Lie-Reihen und ihre Anwendung*, Springer-Verlag, Berlin.
- Hansmeier, A., Dvorak, R. 1984. Numerical Integration with Lie-series. *Astron. Astrophys.* **132**: 203-207.
- Hori, G. 1966. Theory of General Perturbations with Unspecified Canonical Variables. *Publications of the Astronomical Society, Japan.* **18**: 287-296.
- Parv, B. 1993. Lie Series and Computer Algebra Treatment of the n-Body Problem. *Romanian Astronomical Journal*, **3**, No. 2.
- McCuskey, S. W. 1963. *Introduction to Celestial Mechanics*, Addison-Wesley, Reading (Massachusetts).
- Portilla J.G. 2001. *Elementos de astronomía de posición*, Unibiblos, Bogotá.
- Spiegel, M. 1967. *Schaum's Outline of Theory and Problems of Theoretical Mechanics*, Schaum Pub. Co., New York
- Stumpff, K. 1968. On the Application of Lie-Series to the Problems of Celestial Mechanics. NASA TN D 4460.

NOVEDADES COLOMBIANAS EN EL GÉNERO *PENTACALIA* (SENECIONEAE, ASTERACEAE)

por

Santiago Díaz – Piedrahita¹ & Sandra Obando²

Resumen

Díaz – Piedrahita, S. & S. Obando: Novedades colombianas en el género *Pentacalia* (Senecioneae, Asteraceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27** (103): 173-180. 2003. ISSN 0370 – 3908.

Se describen e ilustran tres especies y una variedad nuevas del género *Pentacalia* para Colombia. El subgénero *Pentacalia* incluye frútices con tallos aéreos, a veces en parte subterráneos, tallos y ramas frecuentemente escandentes y a veces erguidos, a este pertenecen *Pentacalia sisavitensis* y la variedad de *P. trianae*. El subgénero *Microchaete* incluye árboles, frútices o frutículos generalmente erectos, a veces postrados, y a él pertenecen *P. robertii* y *P. yanetharum*. Adicionalmente se discuten sus diferencias con las especies más afines.

Palabras clave: *Pentacalia*, Senecioneae, Asteraceae, Colombia, Taxonomía.

Abstract

Three new species of *Pentacalia* (Asteraceae, Senecioneae) and a new variety of *P. trianae* are described and illustrated. *P. sisavitensis* has its nearest affinity with *P. ucumarina* S. Díaz & G. Méndez and belongs to the subgenus *Pentacalia*. *P. robertii* and *P. yanetharum* belongs to the subgenus *Microchaete*. Commentaries are given relative to their affinities and differences.

Key words: *Pentacalia*, Senecioneae, Asteraceae, Colombia, Taxonomy.

Con posterioridad a la publicación de la monografía del género *Pentacalia* para Colombia (Díaz & Cuatrecasas 1999) han aparecido nuevas especies pertenecientes a tal taxón, tomado en sentido amplio, tal como se expuso en la citada monografía.

Díaz & Pedraza (2002) propusieron una nueva especie perteneciente al subgénero *Pentacalia* con lo cual el número de especies colombianas se fijó en cincuenta y una. Nuevos especímenes que han ingresado al Herbario Nacional Colombiano (COL) han puesto de presente tres

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Apartado 44763 Bogotá, D.C. Colombia. acadhistco@tutopia.com

² Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Apartado 7495 Bogotá, D.C. Colombia. sandraobando@eudoramail.com

nuevas especies y una variedad. Una de ellas (*P. sisavitensis* S. Díaz & S. Obando) y la variedad (*P. trianae* (Klatt) Cuatrec. var. *villosa* S. Díaz & S. Obando) pertenecen al subgénero *Pentacalia*, las otras dos (*P. robertii* S. Díaz & S. Obando y *P. yanetharum* S. Díaz & S. Obando), por sus características, son ubicables en el subgénero *Microchaete*; estas novedades se describen y discuten a continuación.

***Pentacalia sisavitensis* S. Díaz & S. Obando, sp. nov.**

Fig. 1

Pentacaliae ucumariana S. Díaz & G. Méndez similis sed ligulis staminodioribus distincta.

Typus: COLOMBIA, Norte de Santander, Cucutilla, Vereda El Carrizal, sector Sisavita, 2300 – 2500 m alt., 21- Marzo – 2002. *H. Mendoza, A. Prieto, A. Robles & F. Pulido* 14611. Holotypus COL, Isotypus FMB.

Plantas escandentes, ramas de ca 1.5 m, semiapoyantes. Tallos canaliculados, marrón en seco, con restos de indumento villosos. Hojas discoloras, carnosas, coriáceas en seco, pecioladas, pecíolos de 1.2 – 1.5 cm, canaliculados, con indumento villosos aplicado, caduco, abaxialmente cilíndricos, ligeramente ensanchados en la base. Lámina foliar elíptica, 5.5 – 6 cm long x 3 – 3.5 cm lat, glabra, ápice obtuso, tenuemente cuspidado, base angostada, ligeramente asimétrica, nervio medio con escasos restos de indumento caduco, canaliculado por la haz, prominente por el envés, nervios secundarios cinco a seis por lado, alternos, impresos por la haz, prominulos por el envés, divergiendo en ángulo de 50 – 55 grados, desvanecidos hacia la margen, retículo inconspicuo, margen entera, levemente sinuada.

Inflorescencias dispuestas en panículas corimbiformes pluricéfalas. Pedúnculos y pedicelos cubiertos de indumento villosos blanquecino, caedizo. Pedúnculos hasta de 6 – 8 cm long, decrecientes hacia el ápice, subtendidos por pequeñas bractéolas rígidas, angosto ovadas hasta 6 mm de long, fimbriadas. Pedicelos hasta 2 cm long, decrecientes hacia el ápice. Capítulos radiados de 8 mm de alto x 6 mm de lat; cálculo formado por 5 – 7 bractéolas angosto triangulares, 1.5 – 2 cm long x 0.4 – 0.5 cm lat, villosas en el dorso. Involucro formado por trece filarias, a veces doce por fusión de dos interiores, angosto ovadas a angosto obovadas, subiguales, las cinco exteriores hasta de 3.8 mm long x 1 mm lat, dorsalmente villosas, con márgenes tenuemente escariosas y el ápice penicilado, las interiores 7 – 8, de 3.8 – 4 mm long x 1.5 mm lat, similares a las exteriores pero con las márgenes mucho más anchas. Flores femeninas liguladas, 9 por capítulo, 5 – 7 mm long, porción tubular

de 2 mm largo, ligeramente ensanchado en la base, lígulas de 3 – 4 mm long x 1.3 – 1.5 mm lat, amarillas, ovadas, cinco nervadas y con 3 dientes apicales callosos, dorsalmente papilosos, estaminodios 5, de 0.7 mm long, delgados, puntiagudos, porción libre del filamento de 0.4 mm long. Ramas estigmáticas de 1.1 – 1.5 mm long, truncadas en el ápice con escasos pelos colectores penicilados. Aquenio glabro de 1 mm long, cinco costillas, papo piloso, setas estrigosas de 3.8 – 4.2 mm long, unidas en la base. Flósculos hermafroditas, 18 – 19 por capítulo, corola rojiza, funeliforme, pentalobulada, de 4.5 mm long, porción tubular de 2 mm long, ligeramente ensanchada en la base, lóbulos angosto triangulares, 2 mm long x 0.4 mm lat, ensanchados y papilosos en el dorso de la porción apical, anteras de 3 mm de long, emergentes, apéndice apical 0.3 mm long, tecas de 1.8 – 2 mm long, caudas hasta de 0.4 mm long, porción libre de filamentos ca 1 mm long. Ramas estigmáticas de 1.2 mm long, truncadas y tenuemente papiloso peniciladas en el ápice. Aquenio glabro y con cinco costillas de 1 mm de long, papo piloso, setas soldadas en la base de 4 – 4.5 mm long.

Etimología: el epíteto específico alude a la región geográfica de donde proviene la especie, Sisavita, en el departamento de Norte de Santander.

Comentarios

Esta especie conocida hasta ahora únicamente por la colección típica, muestra su mayor afinidad por *Pentacalia ucumarina* S. Díaz & G. Méndez, de la cual se separa por presentar menor número de nervios foliares, capítulos ligeramente menores y particularmente flores femeninas con estaminodios bastante notables. Los flósculos hermafroditas, de acuerdo con los datos anotados por los recolectores, son de color vino tinto.

***Pentacalia trianae* (Klatt) Cuatrec. var. *villosa* S. Díaz & S. Obando, var. nov.**

Fig. 2

Frutex ramis ultimis plus minusve flexuosis medullosis, folia alterna petiolata supra laete viridia, glabra, subnítida, subtus dense adpresse villosa.

Typus: COLOMBIA, Santander, Municipio El Encino, Vereda Rionegro, microcuenca de las Quebradas Chontales y Aguas Claras. 2900 m alt., 12 - Diciembre – 1999. *R. Galindo – T, et al.* 213. Holotypus COL.

Etimología: el epíteto hace referencia al tipo de indumento que cubre de manera densa el envés de la lámina foliar.

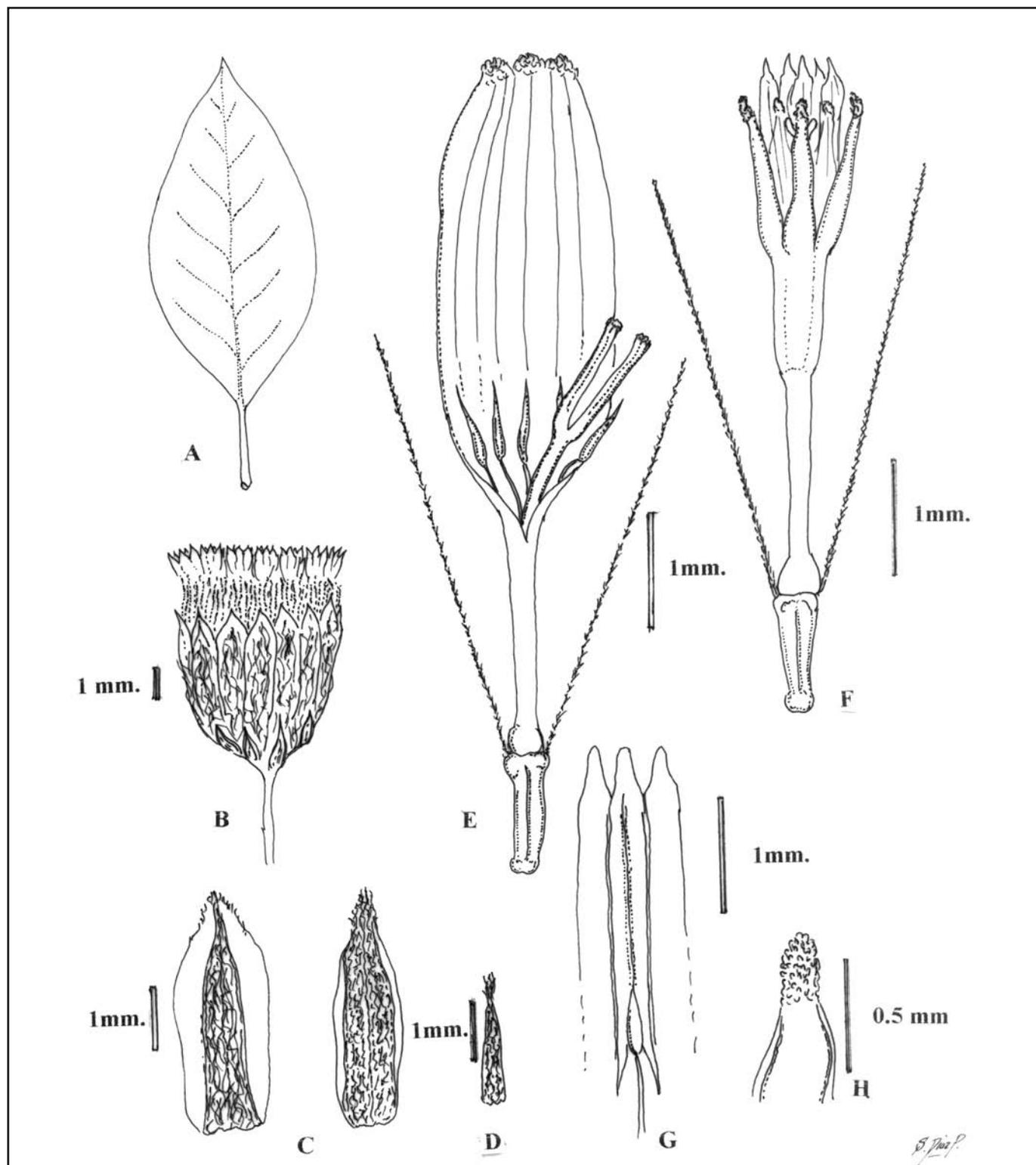


Figura 1. *Pentacalia sisavitensis* S. Díaz & S. Obando, sp. nov. **A.** - Hoja; **B.** - Capítulo; **C.** - Filarias externa (izquierda) e interna (derecha); **D.** - Bractéola del cálculo; **E.** - Flor radial ligulada; nótese los estaminodios; **F.** - Flósculo; **G.** - Detalle de una antera; **H.** - Detalle de un lóbulo de la corola. Tomado de la colección típica: *H. Mendoza et al* 14611 (COL).



Figura 2. *Pentacalia trianae* (Klatt) Cuatrec. var. *villosa* S. Díaz & S. Obando, var. nov. Tomado de la colección típica: R. Galindo – T, et al. 213. Holotypus COL. Fotografía Alejandra Correa.

Comentarios

La nueva variedad se conoce únicamente por la colección típica recolectada en la Vereda Rionegro del Municipio de Encino, en tanto que la variedad *typica* muestra una amplia distribución que cubre gran parte de la cordillera Oriental, así como los subpáramos y bosques altos de las cordilleras Central y Occidental. La nueva variedad difiere claramente por presentar abundante indumento villosa en el envés foliar, en contraste con el envés glabro o apenas con pelos diminutos sobre el nervio medio y las venas del retículo de la var. *typica*.

Pentacalia robertii S. Díaz & S. Obando, sp. nov.

Fig. 3

Pentacaliae elatoideae affinis a qua imprimis differt laminae conformatione (concava vs. plano convexa), minore copia flosculorum (18 vs. 27 – 55) et phyllariis (7 vs. 8 – 13) capitulum efformantibus, setis papporum ipsis maioribus.

Typus: COLOMBIA, Santander, Municipio de Guacas, Vereda El Portillo, páramo del Almorzadero, camino entre la escuela del Portillo y el Alto de Perico, 3900 - 4000 m alt., 20 - Marzo – 2000. R. Sánchez, C. Anturi, & D. Torres 4692. Holotypus COL, Isotypus HECASA.

Frútiles erectos de ca. 1 m de alto, bien ramificados, tallos negros, con escasos pelos negruzcos, densamente cicatricosos cuando viejos, cicatrices notorias y prominentes, formadas por las vainas persistentes de las hojas caídas. Hojas alternas, arregladas en espiral, lámina angosto – elíptica, 12 – 22 mm long x 2 – 3 mm lat, cóncava, gruesa, glabra, haz con pequeños y abundantes tubérculos glandulosos, envés con glándulas similares, aguda en el ápice, cuneada en la base ligeramente angostada en un pseudopécíolo y luego ensanchada en una vaina semiamplectante, margen con pequeños dientes en la mitad superior.

Inflorescencias dispuestas en corimbos terminales simples, apretados, y que no sobrepasan la longitud de las hojas, formados por ca. cinco capítulos; pedúnculos y pedicelos hasta de 5 mm, cálculo formado por 5 bractéolas angosto ovadas, agudas en el ápice y con las márgenes villosas en la mitad inferior, de 3.8 – 5.0 mm long x 1.0 – 1.5 mm lat. Capítulos acampanados, de 10 mm alt, involucre formado por 7 filarias, crasas, amarillentas, las cuatro externas angosto – ovadas, agudas y con escasos pelos villosos en la base de la cara dorsal, de 5.8 mm long x 1.5 – 2.5 mm lat, las tres internas algo más anchas, angosto ovadas, membranosas, con las márgenes ligeramente escarioso ciliadas hacia el ápice de 5.3 – 5.5 mm long x 2.0 – 2.3 mm lat., receptáculo plano ca. de 2.5 cm diam.; flósculos 18 por capítulo, corola amarillento pálido, porción tubular de 1.8 mm long, ensanchada en la base, lóbulos angosto triangulares de 0.7 mm long x 0.4 mm lat, papilosos en la porción dorsal del ápice, anteras caudadas de 2 mm long, apéndice apical de 0.3 mm long, conectivo de 0.5 mm long, porción libre de los filamentos 0.5 mm long, estigma bífido, ramas estigmáticas de 1 mm long, acanaladas en la mitad, aquenio de 2 mm long x 0.5 mm lat, papo de 5.9 – 6.3 mm long siempre sobrepasando las flores.

Etimología: el epíteto específico hace homenaje al biólogo Luis Roberto Sánchez, primer recolector de esta interesante especie.

Comentarios

Pentacalia robertii S. Díaz & S. Obando, conocida sólo por la colección típica, presenta su mayor afinidad con *P. elatoides* (Wedd.) Cuatrec especie que crece en la misma región y altitud. *P. robertii* se diferencia de *P. elatoides*, entre otras características, por las siguientes: tallos bien

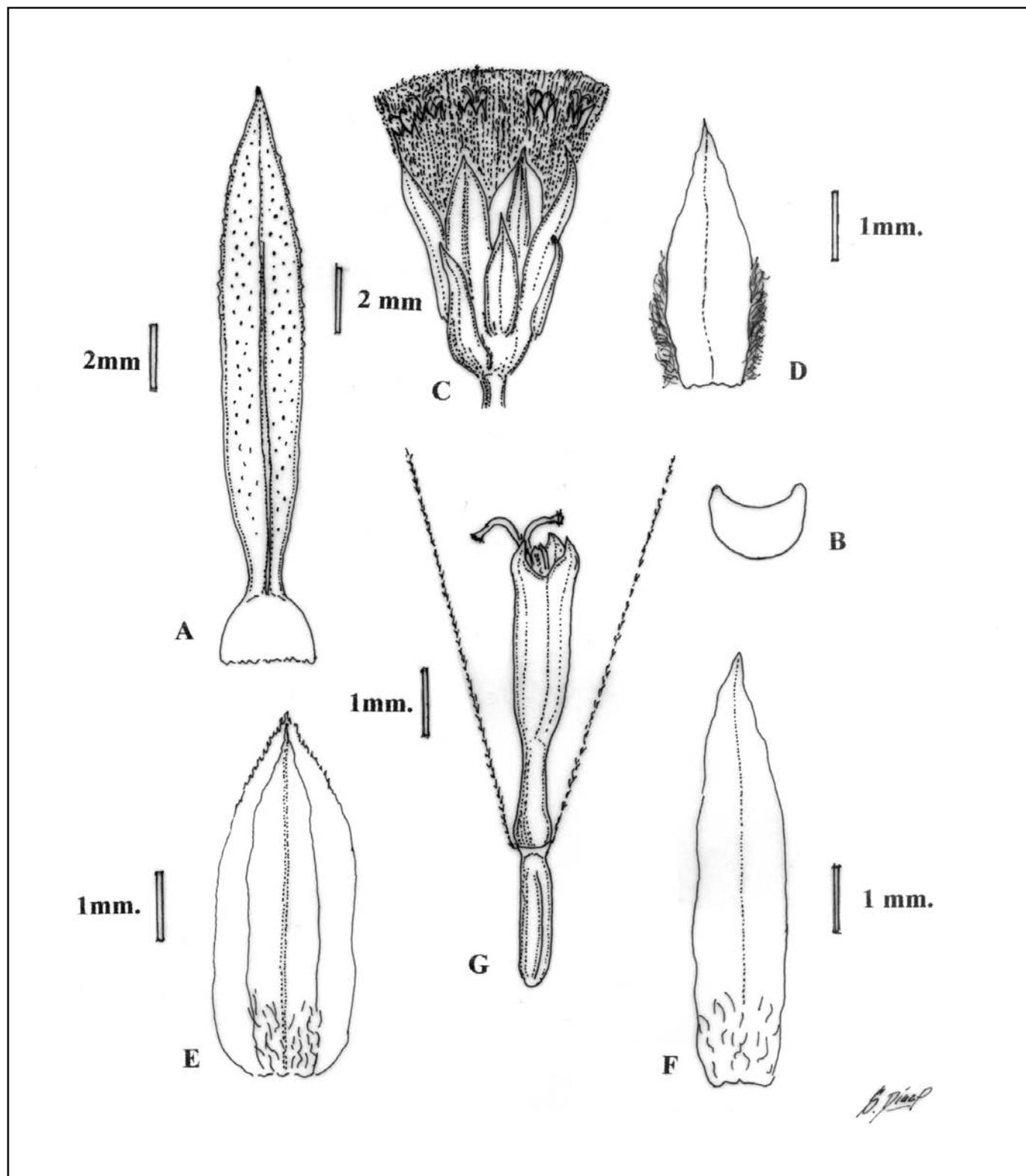


Figura 3. *Pentacalia robertii* S. Díaz & S. Obando, sp. nov. **A.** – Hoja; **B.** Perfil foliar en sección transversal; **C.** – Capitulo; **D.** – Bractéola del cálculo; **E.** – Filaria externa; **F.** – Filaria interna; **G.** – Flósculo. Tomado de la colección típica: R. Sánchez et al 4692 (COL).

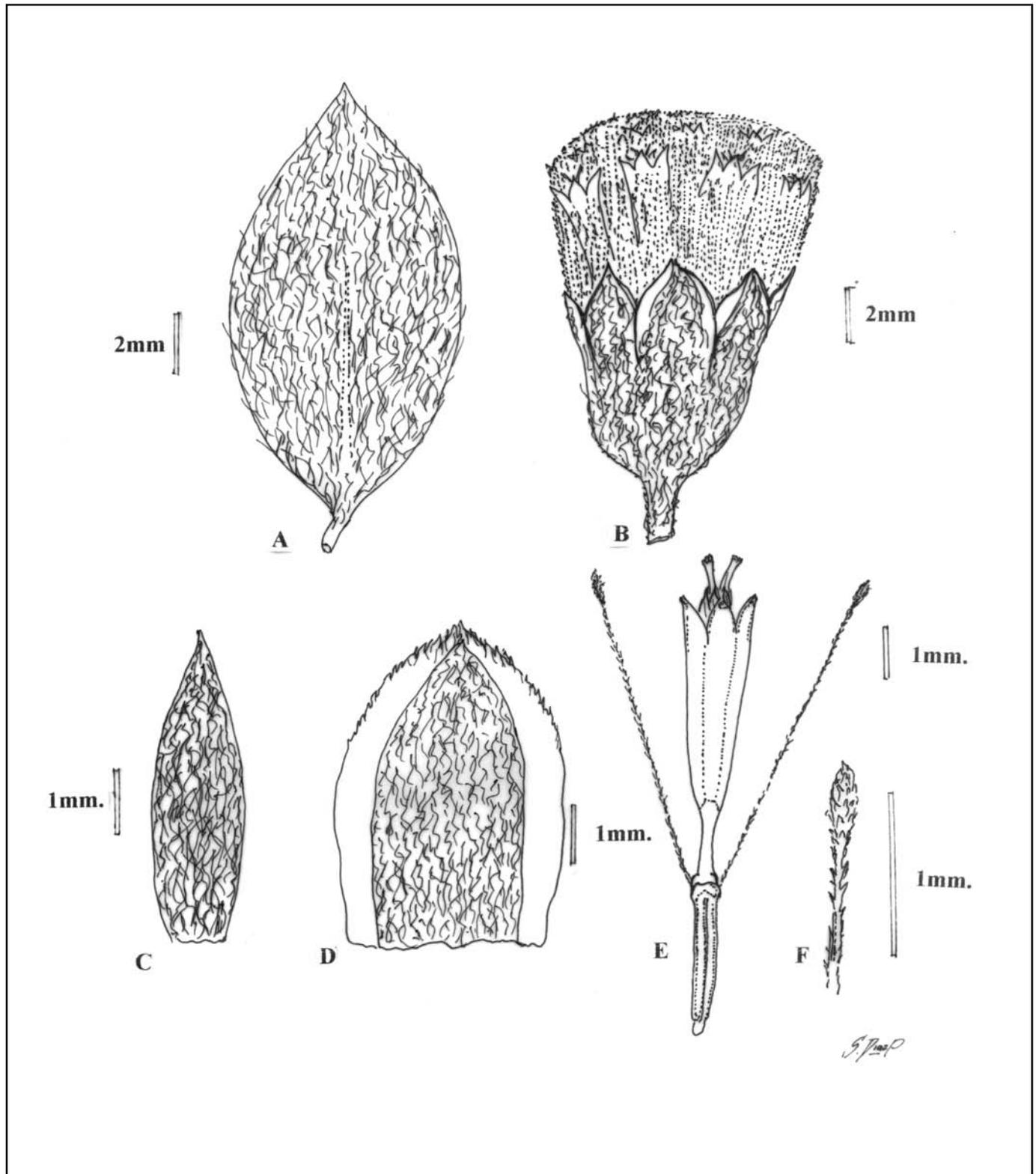


Figura 4. *Pentacalia yanetharum* S. Díaz & S. Obando, sp. nov. **A.** – Hoja; **B.** – Capítulo; **C.** – Filaria externa; **D.** – Filaria interna; **E.** – Flósculo; **F.** – Porción apical de una cerda del papo. Tomado de la colección típica: S. Y. Galván *et al.* 1225 (COL).

ramificados y densamente cicatricosos, con escasos pelos negruzcos, lámina foliar cóncava, corimbos apretados que no sobresalen de la longitud de las hojas y con menor número de capítulos, menor número de filarias (7 por capítulo), menor número de flósculos (18 por capítulo), en contraste con los tallos poco ramificados y con cicatrices espaciadas provistos de abundante indumento (pelos cinéreos o blanquecinos), los corimbos gráciles formados por 10 – 15 capítulos y que sobrepasan claramente la longitud de las hojas, involucro formado por 8 – 13 filarias y flósculos 27 – 55 por capítulo. Una característica particular exhibida por la nueva especie, es la notable longitud de las cerdas del papo que sobrepasan en más de un mm la longitud de las flores.

Pentacalia yanetharum S. Díaz & S. Obando, sp. nov.

Fig. 4

Pentacaliae novolanatae affinis a qua imprimis differt laminae conformatione (elliptica petiolata vs. anguste – elliptica pseudopetiolata), capituli inflorescentiam efformantibus (calyculo nullo vs. 3 – 7 bracteolato), squamis paucioris (8 – 9 vs. 12 – 13).

Typus: COLOMBIA, Norte de Santander, Cucutilla, Vereda El Carrizal, páramo El Romeral, alrededor de la laguna El Pico. 7°24'04.6" N, 72°51'55.2" W, 3900 m alt., 26 - Febrero – 2002. S. Y. Galván, N. Y. Ortiz, & W. O. Villamizar 1225. Holotypus COL, Isotypus FMB.

Frútices, ramas viejas cubiertas por las vainas coriáceas de las hojas desprendidas. Hojas rígidas, coriáceas, alternas, apretadas en las ramas terminales, cortamente pecioladas, pecíolos de 2 – 3 mm long, ensanchados en una vaina abrazadora y persistente. Lámina foliar elíptica, 13 – 17 mm long, 5 – 8 mm lat, aguda en el ápice, base redondeada, margen entera, cubierta a ambos lados de indumento villosos, cinéreo, las hojas viejas glabrescentes, especialmente en la haz, nervio medio conspicuo en el envés.

Inflorescencias terminales formadas por ca de cinco capítulos, capítulo de 1.2 – 1.3 cm alt y el pedúnculo ca de 2

mm de long, receptáculo plano; involucro formado por 8 – 9 filarias, las exteriores angosto ovadas, agudas en el ápice, de 5.5 mm long x 1.5 mm lat, dorsalmente cubiertas por indumento villosos, las interiores ovadas, de 5.5 mm long x 4 mm lat, la porción dorsal engrosada, villosas, con las márgenes ensanchadas, membranosas y escarioso ciliadas hacia el ápice. Flores tubulosas hermafroditas, 53 por capítulo, corola amarilla, porción tubular 1.5 mm long, ensanchada en la base, porción de la corola de 4 mm, lóbulos 0.8 – 1 mm long x 0.4 mm lat, crasos y papilosos en el ápice, anteras con la base caudada, apéndice apical puntiagudo 0.3 – 0.4 mm long, sacos polínicos 1.5 mm long, porción libre de los filamentos de 2 mm long, conectivo alargado, ramas estigmáticas de 1.5 mm long, truncadas y ligeramente papilosas, ovario delgado de 2.5 – 2.8 mm long x 0.6 mm lat, puntiagudo en la base, cerdas del papo ensanchadas en el ápice, de 6 – 6.5 mm long.

Etimología: el epíteto específico hace homenaje a S. Yaneth Galván y N. Yanet Ortiz, quienes junto con William O. Villamizar recolectaron por primera vez esta especie.

Comentarios

Pentacalia yanetharum, sólo conocida por la colección típica, es afín a *P. novolanata*, de la que difiere, entre otros caracteres, principalmente por: la forma de la lámina foliar elíptica peciolada vs. angosto elíptica pseudopetiolada, el involucro con menor número de filarias, 8 – 9 filarias vs. 12 – 13 filarias; ausencia de cálculo vs cálculo formado por 3 – 7 bractéolas, e indumento villosos vs. lanoso.

Bibliografía citada

- Díaz, S. & Cuatrecasas, J. 1999. Asteráceas de la Flora de Colombia. Senecioneae I. Géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras 12. Pp. VIII + 389, 24 mapas, 111 figuras. Bogotá, D.C.
- Díaz, S. & Pedraza, P. 2002. Una especie particular de *Pentacalia* (Senecioneae, Asteraceae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26** (98): 9 – 11.

ANÁLISIS DE ALGUNOS COMPONENTES DE RESISTENCIA EN LOS HÍBRIDOS DE BANANO Y PLÁTANO FHIA 01, FHIA 17 Y FHIA 21 A LAS SIGATOKAS NEGRA (*MYCOSPHAERELLA FIJIENSIS* MORELET) Y AMARILLA (*M. MUSICOLA* LEACH)

por

Oscar Iván Molina-Tirado¹, Jairo Castaño-Zapata, Ph.D²

Resumen

Molina-Tirado O. I. & J. Castaño-Zapata, Ph.D: Análisis de algunos componentes de resistencia en los híbridos de banano y plátano fhia 01, fhia 17 y fhia 21 a las sigatokas negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) y amarilla (*M. Musicola* Leach). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 181-190. ISSN 0370-3908.

Para obtener información sobre los híbridos de banano FHIA 01, FHIA 17 y plátano FHIA 21 y de las variedades de banano Gros michel y plátano D. hartón, que permitiera determinar su reacción a *Mycosphaerella fijiensis* y *M. musicola*; se llevó a cabo el presente estudio en una casa de malla, en la granja Montelindo de la Universidad de Caldas. Se inoculó *M. fijiensis* y *M. musicola*, para evaluar la respuesta de los genotipos a las sigatokas a través de las variables, período de incubación (PI), tiempo de evolución de los síntomas (TES), tiempo de desarrollo de las enfermedades (TDE) y tasa de desarrollo (r) de las sigatokas. Se utilizó un diseño aleatorio FHIA 01, FHIA 17 y FHIA 21, presentaron los períodos más largos de PI y TES y TDE comparados con los valores obtenidos en Gros michel y D. hartón; además los híbridos presentaron una **r** más lenta de las sigatokas, característica de genotipos resistentes.

Palabras clave: Resistencia, banano, plátano, sigatokas, *Mycosphaerella fijiensis*, *Mycosphaerella musicola*.

Summary

This research was carried out to obtain information about the hybrids of banana FHIA 01, FHIA 17 and plantain FHIA 21 and the varieties of banana Gros michel and plantain Dominico hartón,

¹ Ingeniero Agrónomo. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Correo electrónico: molit@colombia.com.

² Profesor Distinguido. Departamento de Fitotecnia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Apartado Aéreo 275, Manizales. Colombia. Correo electrónico: cafolios@cumanday.ucaldas.edu.co

respect to their reaction to *Mycosphaerella fijiensis* and *M. musicola*. The study was conducted into a screenhouse at the experimental station of Montelindo of the University of Caldas. Inoculations of *M. fijiensis*, *M. musicola* were made to evaluate incubation period (IP), times of symptom evolution (TSE) and disease development (TDD) and, rate of disease development (r) of black and yellow sigatocas. A completely randomized plot design was used. In FHIA 01, FHIA 17 and FHIA 21, *M. fijiensis* and *M. musicola* had the longest IP, TSE and TDD as compared with the values obtained in Gros michel and D. hartón. Furthermore, the hybrids showed an r of both sigatocas more slowly, characteristic of resistant genotypes.

Key words: Resistance, banana, plantain, sigatocas, *Mycosphaerella fijiensis*, *Mycosphaerella musicola*.

Introducción

La sigatoka amarilla (*Mycosphaerella musicola* Leach) y la sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet), son las enfermedades foliares de mayor importancia económica en el plátano y el banano, debido a que provocan desórdenes significativos en el crecimiento vegetativo de la planta, la cual sufre a un severo deterioro del área foliar y en la productividad del cultivo, al disminuir su capacidad de fotosíntesis.

Existen dos tipos de resistencia de las plantas a las enfermedades. En el primer tipo de resistencia, el hospedante resiste el establecimiento de una relación parasítica exitosa mediante la restricción del sitio de infección y el proceso de infección, resistencia que en algunas ocasiones es denominada específica (Nelson 1997a). En el segundo tipo de resistencia, el hospedante resiste la colonización y crecimiento del parásito, una vez ocurrido el proceso de infección, resistencia que ocasionalmente se le llama resistencia horizontal o resistencia no específica (Nelson 1977a).

El mejoramiento de plantas, se ha basado fundamentalmente en la resistencia vertical. Este tipo de resistencia puede ser introducido con relativa facilidad dentro de los cultivares y sus efectos son claros y obvios. Quizá esta sea la razón por la cual los fitomejoradores la han escogido (Stevenson & Jones 1953; Van der Plank 1975).

Por otro lado, la resistencia horizontal funciona mediante la reducción de la tasa de desarrollo (r) de la enfermedad (Nelson 1977b). Una reducción en la tasa de desarrollo de la enfermedad puede resultar de mecanismos del hospedante que retardan la penetración y expresión de síntomas o período de incubación, incrementan el período de latencia, restringen la cantidad de tejido que es colonizado desde un solo sitio de infección y reducen la cantidad y duración de la esporulación (Nelson 1977b). La resistencia horizontal es relativamente difícil de introducir en cultivares debido a la complejidad de su herencia. Sus efectos son a menudo oscuros y no siempre se manifiestan inmediatamente.

La preocupación por la corta duración de las enfermedades de aquellas variedades con genes de resistencia vertical ha llevado a los investigadores a buscar nuevas alternativas. El Mildew polvoso de los cereales (*Erysiphe graminis* DC) y el Añublo del arroz (*Magnaporthe grisea* Hebert), son buenos ejemplos de enfermedades que han sido controladas por un corto período de tiempo mediante genes mayores o resistencia específica (Ou 1977; Roberts & Caldwell 1970).

Algunos investigadores han observado que plantas presumiblemente dotadas de resistencia horizontal, a menudo obtienen expresión de síntomas más tardíamente que plantas susceptibles. Por ejemplo, Luke *et al.* (1972), observaron "roya tardía" en algunos cultivares de avena y señalaron que los síntomas de la roya de la corona (*Puccinia coronata* Corda var. *avenae* W.P. Fraser & Ledingham) aparecieron 10-20 días más tarde que en plantas susceptibles. Hooker (1967), atribuyó el desarrollo lento de la roya del tallo del trigo (*Puccinia graminis* Pers: Pers. f.sp. *tritici* Eriks & E. Henn.) a diferencias pequeñas pero significativas en el período de incubación, pústulas pequeñas, y poca esporulación.

El retardamiento de la tasa de desarrollo de enfermedades parece ser uno de los principales atributos de la resistencia horizontal. Tal efecto ha sido observado por varios investigadores. Así por ejemplo, han sido descritos y caracterizados los desarrollos lentos de la roya del tallo del trigo (*P. graminis tritici*), de la roya común del maíz (*Puccinia sorghi* Schwein) (Hooker 1967), del mildew polvoso del trigo (*E. graminis*) (Roberts & Caldwell 1979), de la Roya de la avena (*P. coronata avenae*) (Luke *et al.* 1972), de la roya de la cebada (*Puccinia hordei* G. Oth) (Parlevliet 1975, 1976; Parlevliet & Omeren 1975), del añublo del arroz (*M. grisea*) (Bidaux 1976; Villareal 1980) y del tizón tardío de la papa [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] (Guzmán *et al.* 1960; Guzmán 1964; Latin *et al.* 1981; Niederhausen & Cervantes 1956).

Las evaluaciones de resistencia en bananos y plátanos a enfermedades como las sigatocas negra y amarilla hechas en

el campo, están limitadas por los factores medioambientales predisponentes (clima, suelo y otras enfermedades) que afectan la expresión de la resistencia; por consiguiente, la evaluación en el campo debe validarse por las comparaciones multilocales, lo cual requiere un número grande de observaciones, que conducen a nuevos programas de investigación tendientes a aumentar la eficacia del proceso de evaluación de la resistencia; por tal motivo, se han desarrollado técnicas de inoculación artificial bajo condiciones controladas, lo cual representa un aporte a la simplificación de los procedimientos de selección en el campo.

Esta investigación tuvo como objetivo analizar, bajo condiciones semicontroladas, algunos componentes de resistencia en los híbridos de banano y plátano FHIA 01, FHIA 17 y FHIA 21, a las sigatokas amarilla y negra. Estos componentes fueron: período de incubación de *M. musicola* y *M. fijiensis*, tiempo de evolución de síntomas y tiempo de desarrollo de las sigatokas negra y amarilla y, tasa de desarrollo de ambas enfermedades.

Materiales y métodos

La presente investigación se desarrolló en una casa de malla con un nebulizador activado por un comando de control modelo TC-1800 LX II, ubicado en la granja Montelindo, donde se evaluó la respuesta a las sigatokas de los diferentes genotipos de plátano y banano por medio de inoculaciones artificiales con conidios de *P. fijiensis* y *P. musae*.

Para la preparación del inóculo se hizo primero el aislamiento y purificación de *M. fijiensis* y *M. musicola* a partir de la recolección de 100 g de tejidos foliares necrosados. El tejido se mantuvo por 48 h en bolsas plásticas con servilletas húmedas para simular una cámara húmeda que promoviera la descarga de ascósporas (Stover 1963, citado por Du Pont 1982). Después de la incubación los tejidos se sustrajeron de las bolsas plásticas y se numeraron con tinta indeleble, luego, de cada uno cortar cinco porciones de aproximadamente 4 cm², se identificaron y numeraron de 1 a 5 y fueron pegados con grapas en círculos de papel filtro de 9 cm de diámetro, marcados con el número de la hoja, correspondiendo a cada papel filtro cinco porciones. Cada papel filtro con las porciones de tejido necrosado fue sumergido en agua corriente por 5 min y luego colocado en una caja Petri con agar agua al 3%, dejando que el envés de las porciones de hoja quedara frente al agar, lugar donde normalmente se encuentran más peritecios (Mateus *et al.* 1987).

Durante 1h se realizó la descarga de ascosporas, se marcaron los lugares que correspondían a la descarga de

cada porción y se voltearon las cajas Petri, luego se retiró el papel filtro con las porciones de hojas y finalmente las cajas se observaron en un microscopio compuesto marca Nikon Alphaphot Y5 usando los objetivos 10X y 40X para localizar las zonas de descarga de ascósporas (Du Pont 1982).

Luego con un atrapa-esporas consistente en un anillo de aluminio con dos lados rectos y dos curvos, que se acopla al objetivo 10X y está provisto de un aro circular en el extremo a través del cual pasa la luz del objetivo, se marcó, sobre el medio, el lugar donde se encontraban las ascósporas y cada una de éstas, con una aguja de disección, se separó y transfirió junto con un trozo pequeño de agar agua a una caja Petri con medio PDA (papa, dextrosa y agar 39 g L⁻¹ de agua). Los cultivos monosporicos se incubaron en completa oscuridad a 25 °C en una incubadora marca DIES modelo D 39 durante 20 días, para obtener micelio. Una vez obtenido éste, se retiró con una pinza la colonia y se colocó dentro de un tubo de ensayo con 1 mL de agua destilada estéril y se agitó durante 1 min para fragmentar el micelio. Luego se tomaron 0.5 mL de la suspensión del tubo de ensayo con el micelio fragmentado para sembrar uniformemente en cajas Petri con medio de cultivo jugo V-8 agar (100 mL de jugo vegetal V-8, 0,2 g de CaCO₃, 20 g de agar L⁻¹ de agua y pH 6) (Mourichon *et al.* 1987; Beveraggi *et al.* 1992). Los cultivos fueron incubados a 20 °C con luz continua durante 2 semanas, estimulando la producción de conidios de los anamorfos de *M. musicola* y *M. fijiensis* (Romero & Sutton 1997).

Para la identificación de *P. musae* y *P. fijiensis* se tomaron conidios del cultivo puro con una aguja de disección estéril y se montaron sobre un portaobjetos con lactofenol (Fenol 20 g, ácido láctico 20 mL, glicerol 30 mL y agua destilada 20 mL) (Castaño-Zapata 1998), para observar a través de un microscopio compuesto en el objetivo 40X la presencia de una cicatriz (hilio) en el punto de unión del conidio con el esporodocio característico de *P. fijiensis*, característica morfológica que permite diferenciar a esta especie de *P. musae* (Mateus *et al.* 1987; Jones & Mourichon 1993; Mourichon *et al.* 1997; Aguirre *et al.* 1998). Realizada la identificación de cada hongo se hizo la preparación de la suspensión conidial para la inoculación en la casa de malla, añadiendo 5 mL de agua destilada estéril a las cajas con V-8 agar donde se encontraban los conidios de *P. fijiensis* y *P. musae*. Luego con la ayuda de un pincel se realizó un barrido en la superficie, para verter la suspensión en un Beaker de 200 mL de capacidad, filtrándola primero a través de una gasa doble. A la suspensión ya filtrada se le adicionó Tween 80 (0.02 %) y gelatina (Royal) (1%), con el fin de mejorar la

distribución y la adherencia de los conidios a la superficie de la hoja, respectivamente. La concentración de la suspensión conidial se determinó promediando dos lecturas hechas en un hemocitómetro marca Nikon llevando ésta hasta una concentración de 5×10^3 conidios mL^{-1} de agua (Jacome & Schuh 1993). La suspensión de conidios con la combinación de *P. fijiensis* y *P. musae*, se hizo mezclando 100 mL de cada una de las suspensiones ya calibradas.

El material de siembra utilizado provenía de colinos de aproximadamente 700g. Los colinos se sembraron en bolsas de 2 Kg de capacidad sobre las canaletas del nebulizador. Se planeó un experimento con un diseño aleatorio con arreglo bifactorial de tratamientos (5×3), que permitió establecer la variación debida a los siguientes factores: A. Genotipos Gros michel, FHIA 01, FHIA 17, D. hartón y FHIA 21 y B. Inóculos de *M. musicola* (5×10^3 conidios mL^{-1} de agua), *M. fijiensis* (5×10^3 conidios mL^{-1} de agua) y *M. musicola* + *M. fijiensis* (5×10^3 conidios mL^{-1} de agua). El análisis estadístico se realizó con el programa SAS (Statistical Analysis System para DOS versión 6.0), complementado con las pruebas de comparación múltiple de Duncan al 5% de probabilidad. Se tuvo un total de 15 tratamientos, producto de la combinación de los factores, con 3 repeticiones cada uno, para un total de 18 unidades experimentales por material evaluado. Se utilizaron como testigos Gros michel y D. hartón, materiales altamente susceptibles a las sigatokas.

La inoculación en la casa de malla se hizo 2 meses después de la siembra, cuando las plántulas tuvieron 3 a 4 hojas expandidas (Mourichon *et al.* 1987) y sobre el envés de la hoja más joven abierta (Hoja No.1). Se utilizó un aspersor marca DeVilbiss No 15 con una presión constante de 2 Kg cm^{-2} , lo cual permitió la formación de una capa uniforme de gotas pequeñas sobre la superficie. Las aspersiones se hicieron conservando una distancia de 20-25 cm de la hoja (Jacome & Schuh 1993). Hecha la inoculación, las plántulas se cubrieron en su totalidad con bolsas plásticas transparentes de 70 x 50 cm durante 48 h, simulando una cámara húmeda que favoreció la germinación de los conidios y el establecimiento de los hongos (Jacome & Schuh 1993; Orjeda, 1998).

A partir del tercer día después de la inoculación se hicieron evaluaciones semanales en la casa de malla para registrar las siguientes variables: Período de incubación (PI), que es el número de días desde el momento de la inoculación hasta la aparición de los primeros síntomas; tiempo de evolución de los síntomas (TES),

que es el número de días desde la aparición de los primeros síntomas hasta el estado de mancha con centro necrosado; tiempo de desarrollo de la enfermedad (TDE), que corresponde al número de días entre el momento de la inoculación y la aparición de manchas necrosadas (maduras) en la hoja (Orjeda 1998) y tasa de desarrollo (r) de las sigatokas, determinada por la ecuación:

$$r = \frac{1}{t_1 - t_0} \left(\text{Log}_e \frac{X_1}{1 - X_1} - \text{Log}_e \frac{X_0}{1 - X_0} \right)$$

donde: t_1 = tiempo final, t_0 = tiempo inicial, X_1 = severidad final y X_0 = severidad inicial (Castaño-Zapata 2002).

Resultados y discusión

De la información obtenida se determinó que el período de incubación (PI) de *M. fijiensis* mostró diferencias estadísticas significativas entre los bananos inoculados. En FHIA 01, *M. fijiensis* tuvo un período de incubación de 18 días, casi 10 días más largo que en Gros michel, en el cual fue sólo de 8,2 días; por su parte, en FHIA 17, este mismo hongo mostró un PI de 15,3 días, 7 días más que en el testigo. Cuando los materiales fueron inoculados con *M. musicola*, el PI fue más corto en FHIA 01 y FHIA 17 con 15,3 y 14 días, respectivamente, y nuevamente, el PI en Gros michel, fue más corto con 9,7 días (Tabla 1).

El tiempo de evolución de los síntomas (TES) de la sigatoka negra, en los bananos FHIA 01 y FHIA 17 fue de 59,5 y 57,4 días, superando en 36,5 y 34,4 días, respectivamente, el período en Gros michel. El TES de sigatoka amarilla en FHIA 01 y FHIA 17 fue de 56,3 y 55,8 días, comparativamente más cortos que el período de sigatoka negra con 3,2 y 1,6 días menos, respectivamente. En Gros michel, el TES de sigatoka negra fue más corto con 23 días que el alcanzado en sigatoka amarilla con 25,6 días. No obstante, en FHIA 01 y FHIA 17, el TES de sigatoka amarilla fue más largo que en Gros michel en 30,7 y 30,2 días, respectivamente (Tabla 1).

En general, en FHIA 01 y FHIA 17, los períodos de incubación y tiempo de evolución de los síntomas fueron ligeramente más cortos para *M. musicola*, que para *M. fijiensis*. En Gros michel, los períodos de incubación de ambos hongos y de evolución de síntomas de ambas sigatokas fueron más cortos, en comparación con FHIA 01 y FHIA 17. Estos períodos fueron

Tabla 1. Período de incubación de *Mycosphaerella fijiensis*, *M. musicola* y la mezcla de ambas especies, tiempo de evolución de los síntomas y tiempo de desarrollo de las sigatokas negra y amarilla en los híbridos FHIA y testigos.

GENOTIPO	<i>Mycosphaerella fijiensis</i>			<i>Mycosphaerella musicola</i>			<i>M. fijiensis</i> + <i>M. musicola</i>		
	PI ¹⁾	TES	TDE	PI	TES	TDE	PI	TES	TDE
FHIA 01	18,0 ^{2) a³⁾}	59,5 a	77,5 a	15,3 a	56,3 a	71,6 a	18,0 a	51,0 a	69,0 a
FHIA 17	15,3 b	57,4 a	72,7 b	14,0 a	55,8 a	69,8 a	14,2 b	46,8 b	61,0 b
Gros michel	8,2 c	23,0 b	31,2 c	9,7 b	25,6 b	35,3 b	8,7 c	23,7 c	32,3 c
FHIA 21	18,6 a	50,0 a	68,7 a	15,5 a	45,8 a	61,3 a	17,8 a	43,2 a	61,0 a
D. hartón	10,0 b	32,0 b	42,0 b	11,7 b	35,2 b	46,8 b	11,3 b	32,8 b	44,2 b

- 1) PI= Período de incubación; TES= Tiempo de evolución de los síntomas y TDE= Tiempo de desarrollo de la enfermedad.
- 2) Promedios de tres repeticiones y dos plantas.
- 3) Promedios acompañados de letras diferentes denotan diferencias estadísticas significativas, según el rango de comparación múltiple de Duncan al 5% de probabilidad.

tan largos en ambos híbridos que permitieron expresar su resistencia a sigatoka negra y algún grado de susceptibilidad a sigatoka amarilla, lo cual coincide con **Aguirre et al.** (1998), quienes observaron que FHIA 01 es resistente a sigatoka negra e inicialmente resistente a sigatoka amarilla.

En FHIA 01, sigatoka negra tuvo un tiempo de desarrollo (TDE) más largo con 77,5 días, que la sigatoka amarilla con 71,6 días. Un comportamiento similar se presentó en FHIA 17, donde sigatoka negra tuvo un TDE de 72,7 días y la sigatoka amarilla 69,8 días; no obstante en FHIA 01, ambas sigatokas tuvieron los períodos de desarrollo más largos. En Gros michel, sigatoka negra tuvo un TDE más corto con 31,2 días con relación a sigatoka amarilla que presentó 35,3 días.

En FHIA 01 y FHIA 17, las sigatokas negra y amarilla presentaron los períodos de desarrollo más largos, demostrando que estos materiales son resistentes a la sigatoka negra e inicialmente resistentes a sigatoka amarilla, mientras que en Gros michel las sigatokas tuvieron los períodos de desarrollo más cortos (**Tabla 1**), lo cual infiere que Gros michel es un material altamente susceptible a la sigatoka negra y susceptible a la sigatoka amarilla, coincidiendo con los estudios de **Aguirre et al.** (1998).

La respuesta de los materiales inoculados con *M. fijiensis* + *M. musicola* mostró diferencias estadísticas

significativas para las variables PI y TES; en FHIA 01, se presentaron los valores más largos con 18 y 51 días, seguido por FHIA 17 donde *M. fijiensis* + *M. musicola* tuvieron un PI de 14,2 días y un TES de 46,8 días. En Gros michel, ambos hongos presentaron los períodos más cortos con 8,7, 23,7 y 32,3 días, respectivamente (**Tabla 1**).

En el plátano FHIA 21, *M. fijiensis* tuvo un PI más largo con 18,6 días, superando en 3,1 días a *M. musicola*, mientras que el período de incubación de la mezcla de *M. fijiensis* + *M. musicola* fue de 17,8 días. Los períodos de incubación de *M. fijiensis*, *M. musicola* y *M. fijiensis* + *M. musicola* fueron 8,6, 3,8 y 6,5 días, respectivamente más cortos en D. hartón que en FHIA 21. En D. hartón, el PI de *M. fijiensis* y de *M. musicola* fue similar con 10 y 11,7 días, respectivamente.

Los TES y TDE en FHIA 21, fueron más cortos para sigatoka amarilla (45,8 y 61,3 días) que para sigatoka negra (50 y 68,7 días). Los mismos períodos fueron 3,2 y 4,8 días más cortos para sigatoka negra que para sigatoka amarilla respectivamente; en D. hartón, no obstante, el TES y TDE de ambas sigatokas fueron más largos en FHIA 21 que en el testigo (**Tabla 1**), evidenciando que FHIA 21 es un plátano resistente a la sigatoka negra y parcialmente resistente a la sigatoka amarilla. El comportamiento presentado por D. hartón concuerda con los resultados de **Aguirre et al.** (1998), quienes encontraron que los períodos de incubación de *M. fijiensis* y tiempo de desarrollo de la sigatoka negra

eran más cortos que el período de incubación de *M. musicola* y el tiempo de desarrollo de la sigatoka amarilla en *D. hartón*, lo cual indica que *D. hartón* es más susceptible a sigatoka negra que a sigatoka amarilla.

La tasa de desarrollo de las sigatokas negra y amarilla en el banano FHIA 01, indicó que este material tiene mayor resistencia a la sigatoka negra que a la sigatoka amarilla (**Figura 1A**); evidenciándose que en este híbrido, la sigatoka negra tuvo una tasa de desarrollo más lenta ($r=0,21$), mientras que la de la sigatoka amarilla fue más rápida ($r=0,25$) (**Figura 1B**). En FHIA 17, la

sigatoka negra tuvo una tasa de desarrollo similar a la sigatoka amarilla con 0,22 y 0,21, respectivamente.

En general, FHIA 01 y FHIA 17 son más resistentes a *M. fijiensis* que a *M. musicola*, debido a que la sigatoka negra presentó un tiempo de desarrollo de la enfermedad más largo, de 77,5 y 72,7 días en FHIA 01 y FHIA 17, respectivamente, indicando además que FHIA 01 es más resistente que FHIA 17, al presentar un tiempo de desarrollo de sigatoka negra 4,8 días más largo que en FHIA 17 (**Tabla 1**). Lo anterior se corroboró, al comparar la tasa de desarrollo de la sigatoka

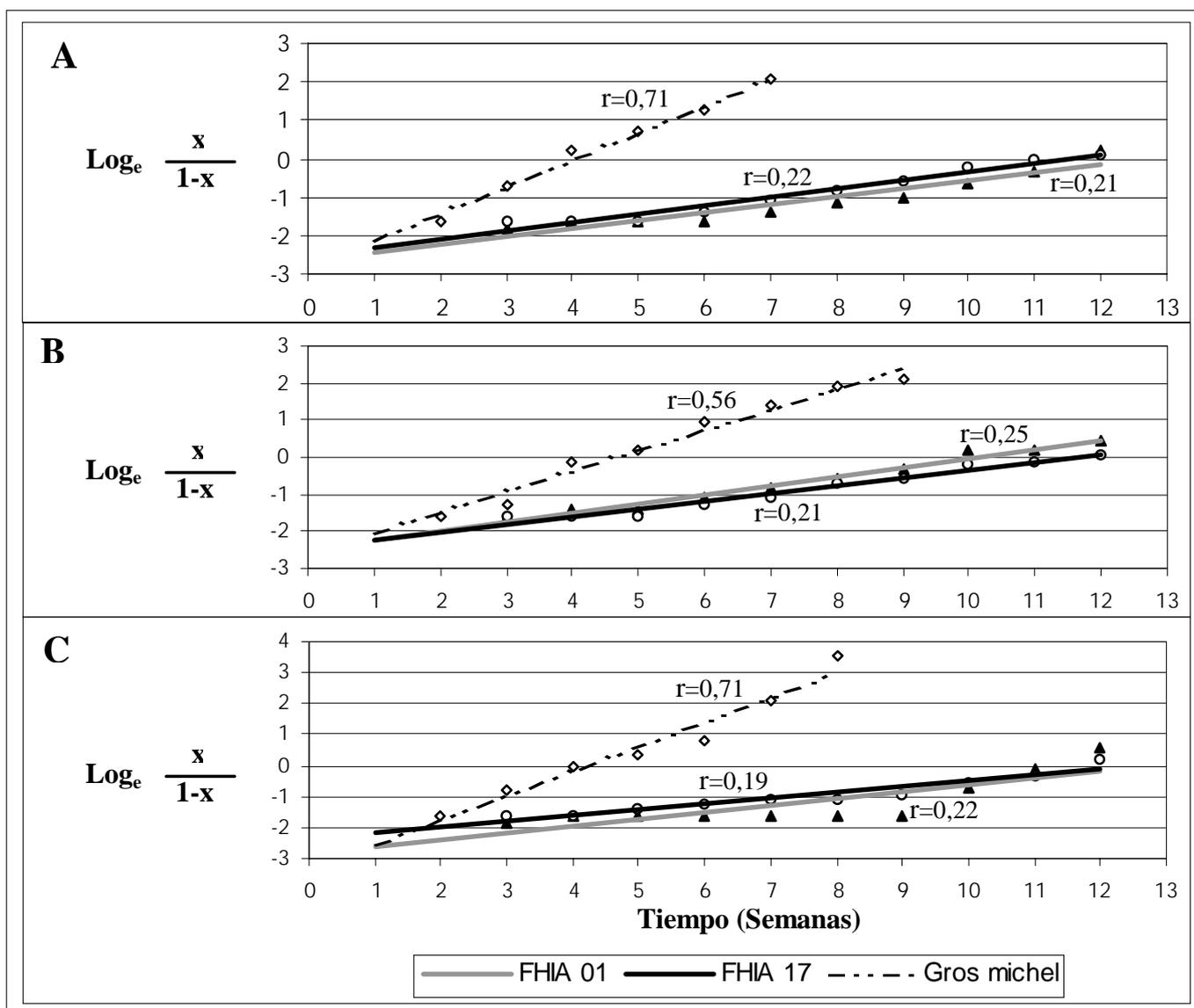


Figura 1. Tasa de desarrollo de: A. sigatoka negra, B. sigatoka amarilla y C. sigatoka negra + S. amarilla, en los híbridos FHIA 01 y FHIA 17 y la variedad Gros michel inoculados bajo condiciones de casa de malla.

negra en FHIA 01 ($r=0,21$) y FHIA 17 ($r=0,22$) con Gros michel ($r=0,71$), indicando que FHIA 01 y FHIA 17 son altamente resistentes a *M. fijiensis*, debido a que la sigatoka negra tuvo las tasas de desarrollo más lentas en los híbridos. La sigatoka amarilla tuvo tasas de desarrollo más lentas en los híbridos FHIA 01 y FHIA 17, con 0,25 y 0,21, respectivamente, que en Gros michel con 0,56, lo cual indicó que FHIA 01 y FHIA 17 son resistentes a la sigatoka amarilla y Gros michel susceptible a ambas sigatokas (**Figuras 1A-B**).

FHIA 01 y FHIA17, exhibieron un mejor comportamiento respecto a Gros michel, el cual mostró alta

susceptibilidad a la sigatoka negra al alcanzar una tasa de desarrollo de 0,71 en sólo 7 semanas. En Gros michel, la sigatoka amarilla alcanzó una tasa de desarrollo de 0,56 en sólo 9 semanas (**Figuras 1A-B**). La tasa de desarrollo de la sigatoka amarilla en FHIA 01 y FHIA 17 fue más rápida que la de sigatoka negra, lo cual indicó que ambos híbridos son más resistentes a la sigatoka negra que a la amarilla (**Figuras 1A-B**). Cuando Gros michel fue inoculado con *M. fijiensis* + *M. musicola*; la tasa de desarrollo alcanzada por ambas sigatokas fue de 0,71, sin embargo, en FHIA 01 y FHIA 17, ambas enfermedades presentaron una tasa de desarrollo de 0,22 y 0,19, respectivamente (**Figura 1C**).

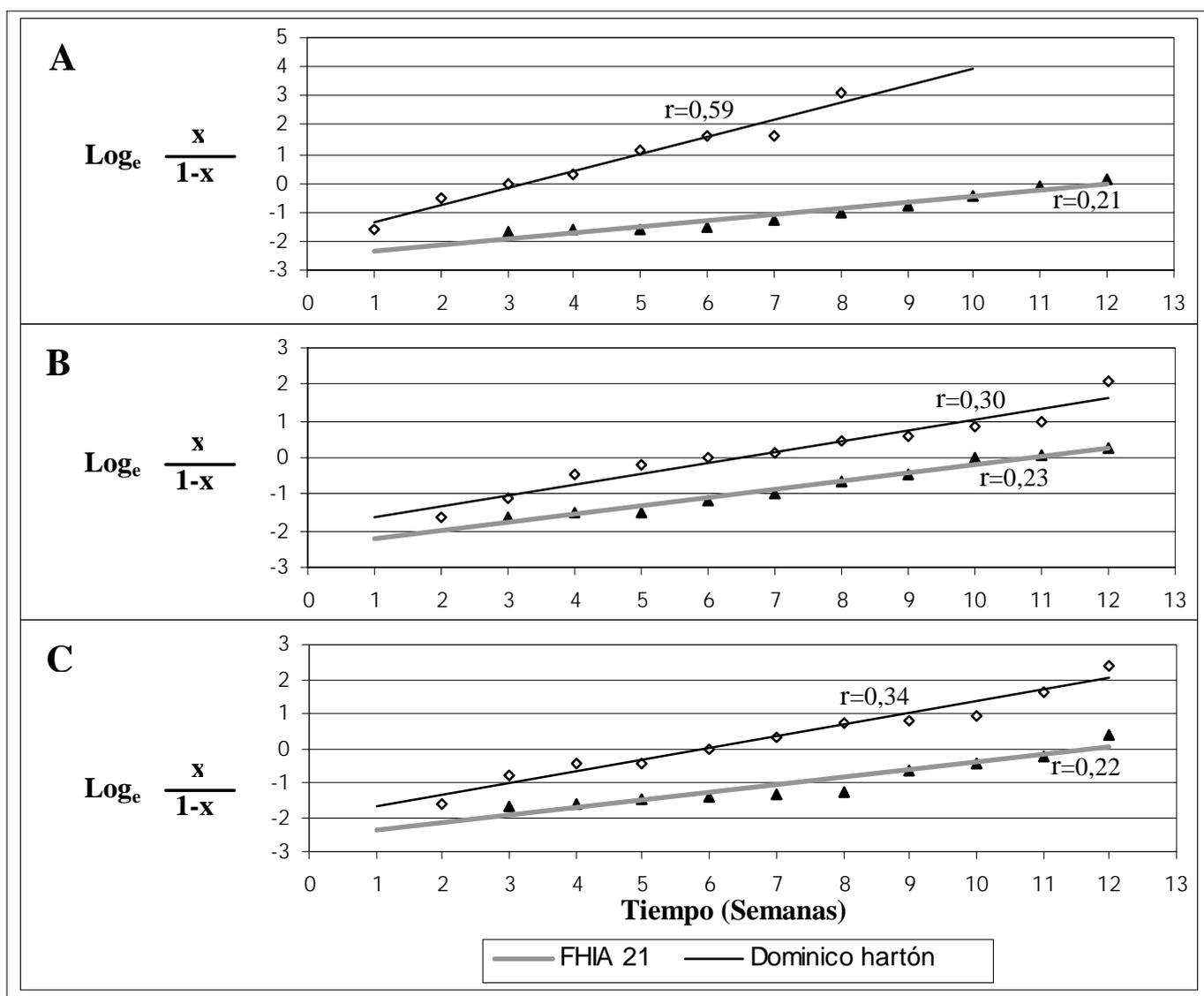


Figura 2. Tasa de desarrollo (r) de: A. sigatoka negra, B. sigatoka amarilla y C. sigatoka negra + S. amarilla, en el híbrido FHIA 21 y la variedad D. hartón inoculados bajo condiciones de casa de malla.

Es evidente la relación que existe entre los períodos de incubación de *M. fijiensis* y *M. musicola* y la tasa de desarrollo, tiempo de evolución de los síntomas y tiempo de desarrollo de las sigatokas negra y amarilla. Tal es el caso de *M. fijiensis* que mostró tener un PI, TES y TDE más cortos en Gros michel y una tasa de desarrollo más rápida con 0,71, comparado con los bananos FHIA 01 y FHIA 17 en donde presentó un PI, TES y TDE más largos y tasa de desarrollo de la enfermedad más lenta en el mismo lapso de tiempo (**Figura 1A**). Un patrón similar se observó para *M. musicola*. En ambos híbridos se presentaron un PI, TES y TDE más largos y tasas de desarrollo más lentas comparativamente con Gros michel. Lo anterior se puede corroborar tomando el tiempo que tarda una hoja de FHIA 01 y FHIA 17 en dejar de ser funcional, en presencia de *M. fijiensis*, *M. musicola* o *M. fijiensis* + *M. musicola* frente a Gros michel (**Figuras 1A, B,C**).

La tasa de desarrollo de la sigatoka negra fue más lenta en el plátano FHIA 21 ($r=0,21$) que en D. hartón ($r=0,59$), indicando que D. hartón es susceptible a esta enfermedad y FHIA 21 resistente (**Figura 2A**). Cuando los materiales fueron inoculados con *M. musicola*, la respuesta fue diferente, observándose que FHIA 21 fue ligeramente más afectado por este hongo, ya que la tasa de desarrollo de la sigatoka amarilla fue más rápida con 0,23. En D. hartón, la sigatoka amarilla tuvo una tasa de desarrollo de 0.30 (**Figura 2B**), indicando que *M. fijiensis* es más agresiva que *M. musicola*. Aún bajo la presión de las sigatokas negra y amarilla, en FHIA 21, estas dos enfermedades presentaron una tasa de desarrollo de 0,22 que comparada con el testigo, donde la tasa de desarrollo fue de 0,34, significa que hubo una menor presencia de las sigatokas en FHIA 21 (**Figura 2C**), indicando que D. hartón es un material altamente susceptible a sigatoka negra y susceptible a sigatoka amarilla y, FHIA 21 resistente a ambas enfermedades.

Bibliografía

- Aguirre M., J. Castaño-Zapata, J.A. Valencia, L.E. Zuluaga & C. Arce. 1998. Interacción de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet y *M. musicola* Leach en siete genotipos de *Musa* sp., en un área límite de expansión de la sigatoka negra en la zona cafetera colombiana. En: Memorias del Seminario Internacional sobre Producción de Plátano. Armenia. Pp. 192-220.
- Aguirre M., J. Castaño-Zapata & L.E. Zuluaga. 1998. Método rápido de diagnóstico de *Mycosphaerella musicola* Leach y *M. fijiensis* Morelet, agentes causales de la sigatoka amarilla y sigatoka negra. En: Agronomía 8 (2): 26-30.
- Beveraggi A., X. Mourichon & G. Salle. 1992. Study of host-parasite interactions in susceptible and resistant bananas inoculated with *Cercospora fijiensis*, pathogen of black leaf streak disease. In: International Symposium on Genetic Improvement of Bananas for Resistance to Diseases and Pests. Montpellier, France: CIRAD, Pp. 171-192.
- Bidaux J.M. 1977. IRAT. Rice pathology annual report for 1976. BP 635. Bouake, Ivory Coast.
- Castaño-Zapata J. 2002 Principios básicos de fitoepidemiología. Centro Editorial Universidad de Caldas. Manizales, Colombia 396p.
- Du Pont. 1982. Sigatoka negra y amarilla. Técnicas mejoradas para manejo e identificación. Du Pont Latin América, Coral Gables: Florida. 17pp.
- Guzmán N.J., H.D. Thurston & L.E. Heidrick. 1960. Resultados sobre la naturaleza de la resistencia parcial de tres clones de papa a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Agricultura Tropical 16: 89-99.
- Guzmán N.J. 1964. Nature of partial resistance of certain clones of three *Solanum* species to *Phytophthora infestans*. Phytopathology 54: 1398-1404.
- Hooker A.L. 1967. The genetic and expression of resistance in plants to rust of genus *Puccinia* In: Annual Review of Phytopathology 5: 163-182.
- Jácome L.H. & W. Schuh. 1993. Spore production and artificial inoculations techniques for *Mycosphaerella fijiensis* var. Difformis. In: Trop. Agric. (Trinidad) 70 (1): 33-38.
- Jones D.R. & X. Mourichon. 1993. Enfermedades de *Musa*. Raya negra de la hoja/sigatoka negra. INIBAP. Hoja Divulgativa No 2. Montpellier. 2 pp.
- Latin R.X., D.R. Mackenzie & H. Cole. 1981. The influence of the host and pathogen genotypes on the apparent infection rates of potato late blight epidemic. Phytopathology 71: 82-85.
- Luke H.H., W.H Chapman & R.D. Barnett. 1972. Horizontal resistance to red rustproof oats to crown rust. Phytopathology 62: 414-417.
- Mateus J., M. Mayorga & B. Ramírez. 1987. Guía de laboratorio para el diagnóstico de sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*). ICA. 27pp.
- Mourichon X. J. Carlier, & E. Fouré. 1997. Enfermedades de sigatoka. INIBAP. Hoja Divulgativa No 8. Montpellier 4 pp.
- Mourichon X., D. Peter, & M.F. Zapater. 1987. Inoculation experimental de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet sur de jeunes plantules de bananiers issues de culture in vitro. In: Fruits (Francia) 42(4): 195-198.
- Nelson R.R. 1977a. The meaning of disease resistance in plants: In: Breeding plants for disease resistance: Concepts and applications. R.R. Nelson (Ed.) The Pennsylvania State University Press, University Park. Pp. 13-25.
- Nelson R.R. 1977b. The use of resistance genes to curb population shifts in plant pathogens. In: Breeding plants for disease resistance: Concepts and applications. R.R. Nelson (Ed.). The Pennsylvania State University Press, University Park. Pp. 47-66.

- Niederhausen J.S. & J. Cervantes.** 1956. Maintenance of field resistance to *Phytophthora infestans* in potato selections. *Phytopathology* 46: 22 (Abstr).
- Orjeda G.** 1998 Evaluación de la resistencia de los bananos a las enfermedades de sigatoka y Marchitamiento por *Fusarium*. Guías Técnicas INIBAP 3. Instituto Internacional de los Recursos Fitogenéticos, Roma, Italia. Red Internacional para el Mejoramiento del Banano y el Plátano, Montpellier, Francia. 63 pp.
- Ou S.H.** 1977. Rice In: Breeding plants for disease resistance: Concepts and application. R.R. Nelson (Ed). The Pennsylvania State University Press, University Park. Pp 91-109.
- Parlevliet J.E.** 1975. Partial resistance of barley to leafrust, *Puccinia hordei*. I. Effect of cultivar and development stage on latent period. *Euphytica* 24: 21-27.
- Parlevliet J.E.** 1976. Evaluation of the concept of horizontal resistance by the barley/*Puccinia hordei* host/ pathogen relationship. *Phytopathology* 66: 494-497.
- Parlevliet J.E. & A. Van Ommeren.** 1975. Partial resistance of barley to leaf rust, *Puccinia hordei*. II. Relationship between field trials, microplots test and latent period. *Euphytica* 24: 293-303.
- Roberts J.J. & R.M. Caldwell.** 1970. General resistance (slow mildewing) to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* in Knox wheat. *Phytopathology* 60: 1320 (Abstr).
- Romero R. & T. Sutton.** 1997. Reaction of four *Musa* genotypes at three temperatures to isolates of *Mycosphaerella fijiensis* from different geographical regions. *Plant Disease* 81 (1): 1-5.
- Stevenson F.J. & H.A. Jones.** 1953. Some source of resistance in crop plants. In: Yearbook of Agriculture, USDA. Washington. D.C. Pp. 192-216.
- Van Der Plank J.E.** 1975. Horizontal resistance: Six suggested projects in relation to blast disease of rice. In: Horizontal Resistance to the Blast Disease of Rice. CIAT. Cali, Colombia. Pp. 21-26.
- Villareal R.L.** 1980. The slow leaf blast infection in rice (*Oryza sativa* L.). Ph.D. Thesis. The Pennsylvania State University, University Park, P.A. 107 pp.

LA FORMACIÓN DEL ISTMO DE PANAMÁ. SU INCIDENCIA EN COLOMBIA

por

Jaime de Porta*

Resumen

Porta de J.: La formación del istmo de Panamá. su incidencia en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 191-216. ISSN 0370-3908.

El primer esbozo del Istmo de Panamá se inicia en el Mioceno medio. Su formación incide en la paleogeografía, en las características de la fauna marina, así como de la flora. El levantamiento de la Cordillera Oriental, que se inicia entre 12.9 y 11.8 Ma, tiene su máxima intensidad entre 5 y 2.5 Ma, originando cambios en la red hidrográfica de los ríos Amazonas, Orinoco y Magdalena. El registro de un episodio frío en la Sabana de Bogotá, datado en 2.7 Ma, podría corresponder a la glaciación del Plioceno superior. Formado el Istmo (3.5-3.1 Ma) se produce el gran intercambio faunístico entre América del Norte y América del Sur. Durante el Pleistoceno se desarrolla, en el Litoral Caribe de Colombia, una serie de formaciones arrecifales de edades comprendidas entre 300.000 y 124.000 años.

Palabras clave: Istmo de Panamá. Foraminíferos. Moluscos. Provincias faunísticas. Palinología. Neógeno. Pleistoceno. Arrecifes. Levantamiento de la Cordillera Oriental. Colombia.

Abstract

The first outlines of the Isthmus of Panama began in the middle Miocene. Its formation had impacts on paleogeography. The elevation of the Cordillera Oriental, which began between 12.9 and 11.8 million years ago, had its maximum intensity between 5 and 2.5 million years ago, causing changes in the hydrographic networks of the Amazon, Orinoco and Magdalena rivers. The record of a cold epoch in the Sabana de Bogotá, dated at 2.7 million years ago, may correspond to a glacial stage of the upper Pliocene. The formation of the Isthmus led to the great faunal exchange between North and South America. During the Pleistocene, along the Caribbean coasts of Colombia, a series of coral reefs, dated between 300.000 and 124.000 years, formed.

Key words: Isthmus of Panamá, Foraminifera, Molluscs, Faunal provinces, palynology, Neogene, Pleistocene, reefs, uplift of the Cordillera Oriental, Colombia.

* Facultad de Geología, Universidad de Barcelona, Martí Franqués (Barcelona 08208) Distrito postal 08034, Barcelona, España.

Introducción

Los dos eventos más significativos que tuvieron lugar en el Mioceno tardío y a principios del Plioceno fueron la crisis de salinidad en el Mediterráneo y la formación del Istmo de Panamá en América Central.

La importancia de ambos eventos queda manifiesta por los copiosos trabajos que en los diversos campos de la geología se han publicado en las dos últimas décadas. Ambos procesos tienen una marcada influencia a escala mundial.

La formación del Istmo de Panamá fue gradual. Se inicia en el Mioceno superior permitiendo todavía, unas veces con restricciones, otras con una mayor facilidad, la circulación entre el Mar Caribe y el Océano Pacífico.

La interrupción de la comunicación aporta un cambio importante en la paleoceanografía. Se refuerza la corriente del Golfo, influye en la glaciación del Hemisferio Norte y se configuran las nuevas provincias paleozoogeográficas. Al mismo tiempo la formación de un puente intercontinental entre las dos Américas facilita los desplazamientos de la fauna continental en ambos sentidos.

Colombia por su posición geográfica tiene una importancia capital en el conocimiento de los procesos geológicos durante la formación del Istmo. A través de la Cuenca del Atrato se establecía cierta comunicación entre el Océano Pacífico y las cuencas del Mar Caribe.

La bioestratigrafía está basada casi exclusivamente en los foraminíferos y unos pocos datos sobre ostrácodos. En muchas áreas la información procede casi exclusivamente de sondeos realizados por la industria del petróleo y los datos son fragmentarios. En general, faltan listas completas de la fauna y los datos numéricos son escasos y difíciles de evaluar. Las sucesivas revisiones de las unidades litoestratigráficas han dado lugar a un rejuvenecimiento importante de las diferentes secciones estratigráficas (**Porta**, 1962, 1970, 1974; **Duque-Caro**, 1967, 1971, 1975, 1990a y 1990b; **Bordine**, 1974).

A pesar de que las listas publicadas, tanto en lo que se refiere a foraminíferos como a moluscos no son completas, es interesante hacer una comparación entre las secciones más completas de Colombia y una primera aproximación con áreas vecinas. Se podrán plantear algunas cuestiones y los datos representarán un hito en el conocimiento histórico de la región.

No se han incluido los datos de la región de La Guajira por ser menos conocidos, por la ausencia de datos cuan-

titativos y por presentar una problemática particular. Tampoco se han tratado los moluscos de los Llanos relacionados con la fauna de Pebas, por sus connotaciones propias.

Situación geológica

Dos grandes unidades geomorfológicas destacan en Colombia: la Cordillera de los Andes y los Llanos al oriente (Figura 1A). La región de los Llanos se extiende al pie de la Cordillera Oriental y está surcada por diversos ríos: Arauca, Meta y Guaviare, que son afluentes del río Orinoco, Apaporis, Caquetá y Putumayo lo son del río Amazonas.

La Cordillera de los Andes, con una orientación general Norte-Sur, está formada a su vez por tres unidades que de E a W son: la Cordillera Oriental, la Cordillera Central y la Cordillera Occidental. Tres grandes ríos recorren la Cordillera de los Andes de S. a N.: el río Magdalena, el río Cauca y el río Atrato.

Al Oeste de la Cordillera Occidental se encuentra el denominado Bloque del Chocó. Comprende parte de América Central desde el lado oriental de la Zona del Canal, hasta la latitud de 4° Norte, que se sitúa en las proximidades de Buenaventura. El Bloque del Chocó comprende los Arcos de Dabeiba, Baudó, y la Cuenca del Atrato.

Placas tectónicas

América Central constituye una franja relativamente estrecha, formada por Panamá, Costa Rica, Nicaragua, Honduras y Méjico, que une América del Norte con Sudamérica. Actualmente separa el Mar Caribe del Océano Pacífico.

Desde un punto de vista geológico, América Central y el norte de Sudamérica presentan una estructura compleja. Al occidente de Colombia se realiza la triple unión de la placa Sudamericana, la placa Nazca, la placa Cocos y la placa Caribe (Figura 1B). La evolución de estas placas en el tiempo ha condicionado en gran medida la evolución paleogeográfica de esta zona.

Durham (1985) hace hincapié en la importancia del movimiento de la placa tectónica del Caribe hacia el E, como habían señalado **Sykes et al.** (1982), para explicar la "fauna relictada del Neógeno" de Colombia y Venezuela señalada por **Petuch** (1981). Indica además en este sentido la presencia del equínido *Mellitella*, una forma pacífica que se encuentra en el Grupo Tubará y en el Pleistoceno de Venezuela.

Durante el Mioceno medio se formó un rosario de islas, denominadas por algunos autores Arco de Panamá-Chocó,

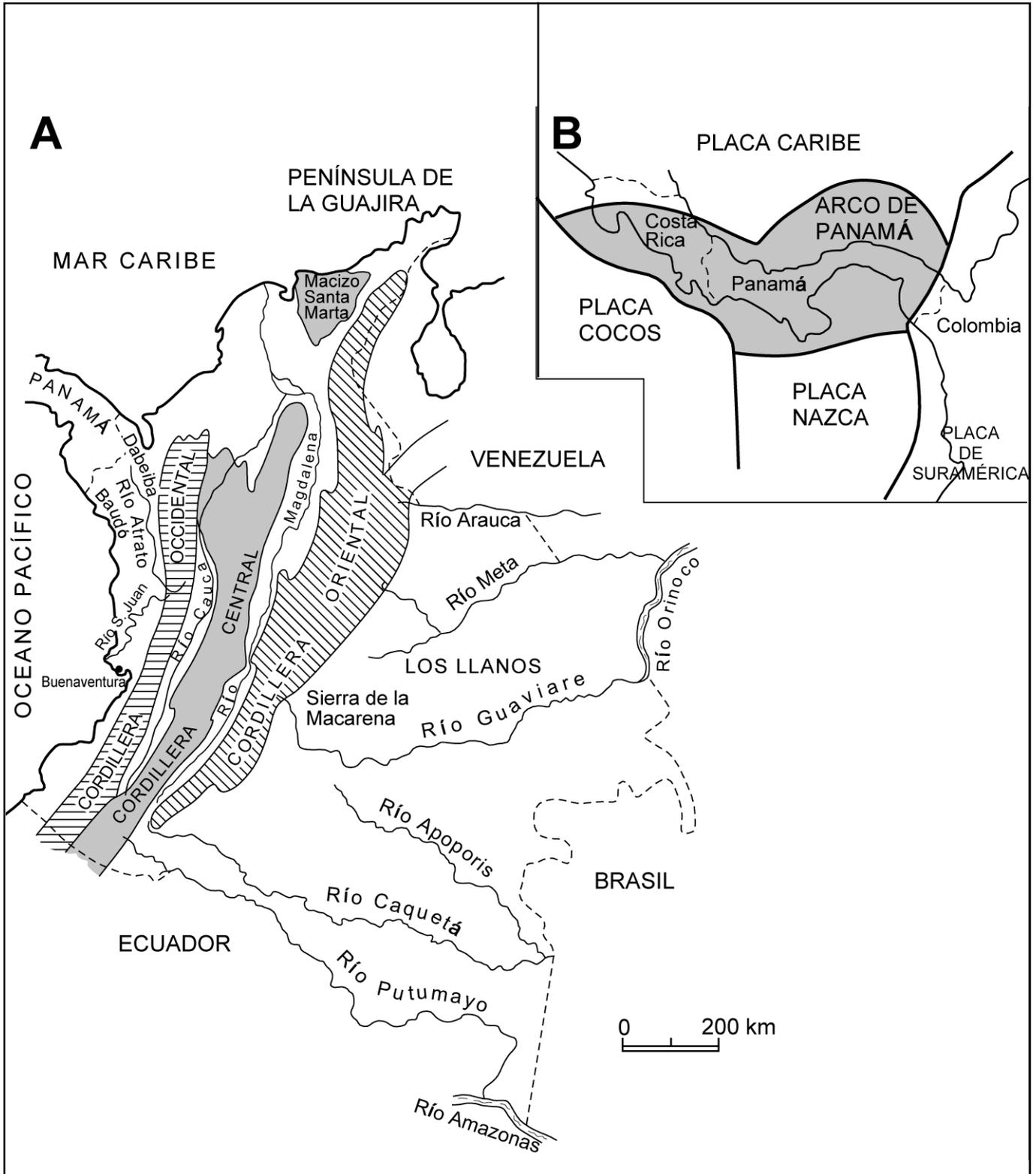


Figura 1. A) Principales unidades morfológicas en Colombia. B) Situación de las Placas tectónicas en el borde NW de América del Sur y América Central. En gris se ha señalado la microplaca de Panamá. Basada en datos de Kellogg & Vega, 1995 y Mann & Kolarski, (1995).

MA	BIOZONAS BERGGREN et al. 1995	EDAD	ZONAS BLOW 1969	FORMACIONES	CONJUNTOS DE FORAMINIFEROS DUQUE, 1990	
1		PLEISTOCENO				
2	PL 6	GELASIENSE				N. altispira
3	PL 5 PL 4	PIAZEN-ZIENSE				
	PL 3			NONIONELLA BULIMINELLA	⊕ Fauna de Cucurupi y Pocomá	
4	PL 2	ZANCLIEENSE	N 19	MUNGUIDO		Glauconita
5	PL 1		N 18		BOLIVINA UVIGERINA	Mudstones calcáreos con moluscos, restos de plantas. Nivel de glauconita en el techo y cineritas.
6	M 14	MESSINIENSE				
7	b		N 17	SIERRA		Glauconita
8		M 13	TORTONIENSE			UVIGERINA
9	a		N 16		VALVULINERIA	Mudstones calcáreos con intercalaciones de calizas, dolomias y limolitas. Nivel de glauconita en el techo
10						
11	M 12		N 15		VALVULINERIA	
12	M 11	SERRAVALLIENSE	N 14		GLOBIGERINIDOS	Fondo anóxico
	M 10		N 13		BULIMIÑA	Desaparición de Radiolarios
	M 9		N 12		UVIGERINELLA	
13	M 8		N 11	NAPIPI		
14	M 7		N 10		CIBICOIDES UVIGERINELLA	Mudstones poco calcáreos con niveles de calizas y piritas en la parte superior. Abundancia de Radiolarios Abundancia de nutrientes

Figura 2. Unidades litoestratigráficas en la Cuenca del río Atrato y conjuntos de foraminíferos bentónicos de Duque-Caro (1990). Se ha indicado la posible ubicación de la fauna descrita por Oinomikado (1935).

que permitía la comunicación del Mar Caribe con el Océano Pacífico. Estas condiciones pudieron facilitar el primer intercambio de fauna terrestre entre América del Norte y América del Sur. Más tarde el Arco de Panamá-Chocó colisionó con el norte de Sudamérica y en el Plioceno inferior se inicia el desarrollo del actual Istmo de Panamá que dibuja un notorio arco en su unión con el norte de Colombia.

La complejidad tectónica del área ha sido puesta de manifiesto recientemente, entre otros por **Mann & Kolorsky** (1995). Panamá y Costa Rica constituyen el Bloque de Panamá y formarían una microplaca denominada microplaca de Panamá-Costa Rica (**Adamek et al.**, 1988; **Kellogg & Vega**, 1995). Algunos autores incluyen parte del noroeste de Colombia en esta unidad.

El Bloque de Panamá se habría separado de la Placa Caribe y su límite viene determinado por el borde norte del cinturón deformado de Panamá. El límite sur con la Placa Nazca corresponde al borde sur del mismo cinturón.

La zona oriental de Panamá y la zona noroccidental de Colombia son una de las áreas más activas en cuanto a sismicidad (**Kellogg & Vega**, 1995).

Duque-Caro (1990a) ha señalado en el Arco de Dabeiba la presencia de bloques con una microfauna del Cretácico superior y del Paleoceno. En este último se han reconocido diversas especies de *Morozobella* y *Subbotina*. Esta fauna está relacionada con latitudes más septentrionales como Guatemala y Méjico, lo que señala su carácter exótico que se acrecionó a la Cordillera Occidental en el Mioceno medio. Se trata de un bloque exótico sin afinidad litogenética con América del Sur.

Cuencas sedimentarias

Relacionado con este trabajo se considerarán algunos aspectos estratigráficos de las regiones del Chocó y valle inferior del Magdalena, que contienen una sedimentación básicamente de origen marino, y de la Sabana de Bogotá con una sedimentación continental.

Región del Chocó

Los datos tectónicos sobre la región noroccidental de Colombia son más abundantes y recientes que los referidos a la estratigrafía y paleontología. A parte de los trabajos de **Nygren** (1950) y **Bandy** (1970), destacan los de **Case et al.** (1971), **Duque-Caro** (1990a), **Mann & Kolorsky** (1995), y **Kellogg & Vega** (1995).

Por lo que respecta a la estratigrafía y paleontología señalamos los trabajos de **Haffer** (1967), **Bandy** (1970) y

Duque-Caro (1990b). Los datos de **Bandy** están relacionados con la construcción de la Ruta Panamericana y limitados a la zona fronteriza con Panamá y el Golfo de Darién.

La Cuenca del río Atrato

Esta cuenca es quizás la más conocida. Se extiende por el valle del río del mismo nombre, situado al oeste de la Cordillera Occidental. Esta cuenca está integrada en el cinturón que se prolonga hacia Panamá donde constituye parte del istmo del mismo nombre que separa el Océano Pacífico del Mar Caribe.

Duque-Caro (1990b) sigue la nomenclatura litoestratigráfica de **Haffer** (1967) con algunas modificaciones y describe varios conjuntos de foraminíferos que permiten determinar las condiciones paleoecológicas y paleoceanográficas. Posteriormente en el Mapa Geológico del departamento del Chocó (**Cossio**, 1994) se adaptan en gran parte las unidades de **Duque-Caro** (1990b).

La sucesión litoestratigráfica está basada en dos secuencias diferenciadas: la Pre-Cuenca del Atrato y la Cuenca del Atrato. En la primera se incluyen las formaciones Uva y Napipí y en la segunda las formaciones Sierra y Munguidó.

En la Figura 3 se han representado las unidades y conjuntos de foraminíferos bentónicos descritos por **Duque-Caro** (1990b), registradas en la perforación del pozo Opopado-1, con una breve descripción de la litología, y la posición de la fauna de moluscos descrita por **Oinomi-kado** (1939). Aunque originalmente este autor no asigna la fauna a ninguna formación, la cartografía del Mapa Geológico del departamento del Chocó (**Cossio**, 1994) permite situarla en la Formación Munguidó.

Formación Napipí.- Está formada por mudstone con intercalaciones nodulares y lenticulares de calizas que descansan sobre la formación Uva. El espesor está comprendido entre 600 y 1.400 m, según los afloramientos. La edad corresponde al Mioceno medio (Zona N9 a N11). Los foraminíferos planctónicos son menos abundantes que en la Formación Uva y aumentan las formas arenáceas. Se depositó en un medio de aguas ricas en nutrientes orgánicos, fondo anóxico y aguas profundas.

La formación Napipí contiene *Melonis pompilioides* y *Gyroidina soldani* que son indicadores de aguas profundas. La presencia de *Uvigerina* representada por varias especies y la ocurrencia de piritra fromboidal señalarían un fondo de carácter anóxico y una alta productividad en las aguas superficiales.

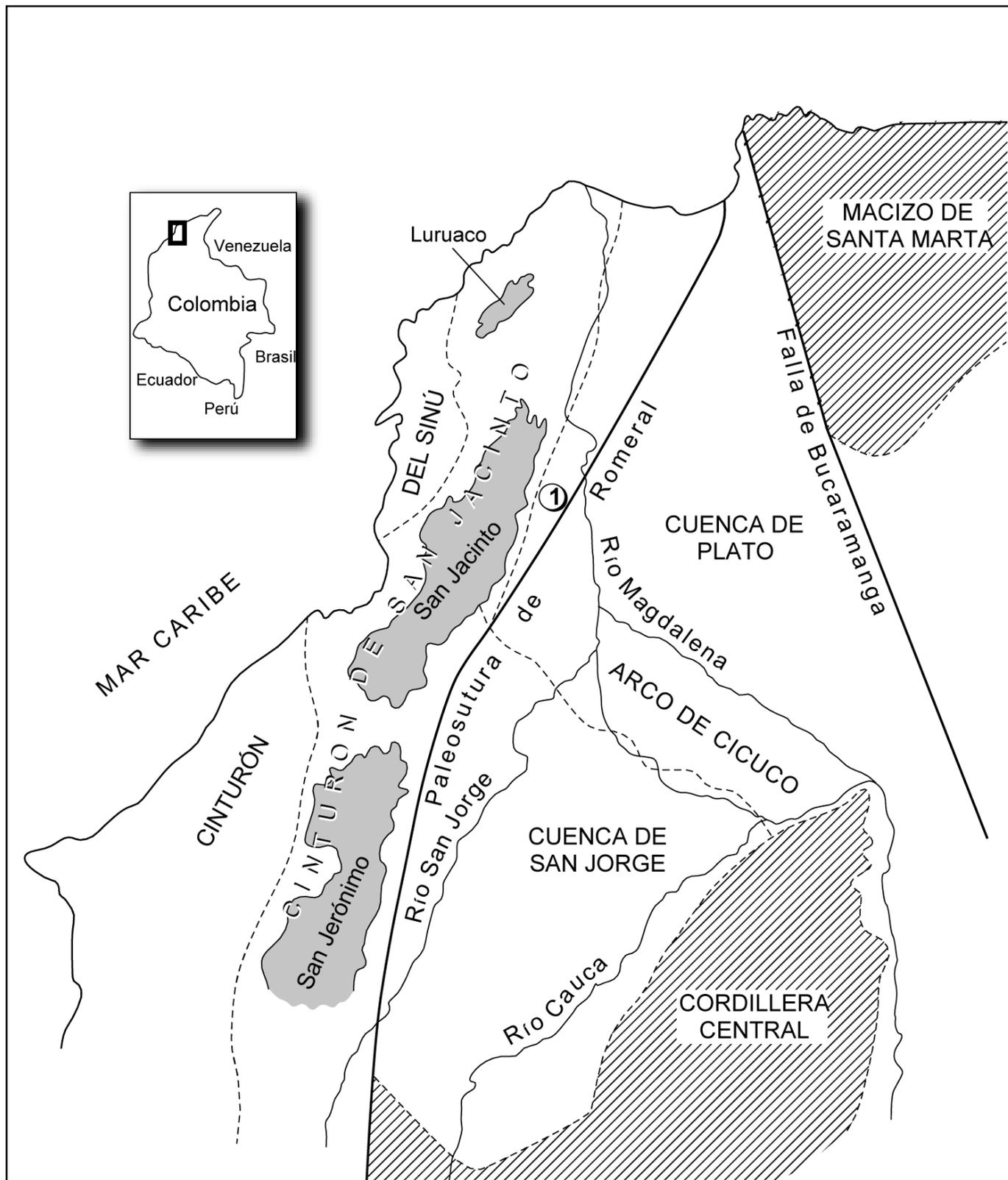


Figura 3. Cuencas sedimentarias y principales unidades estructurales en la región septentrional de Colombia.

Formación Sierra.- Consta de dolomias calcáreas en la parte inferior y mudstone con areniscas y niveles carbonatados en la parte superior. La secuencia tiene un espesor de unos 804 m en el pozo Opogado-1, pero oscila entre 1.000 y 1.800 m en otras secciones. Contiene abundantes foraminíferos planctónicos y bentónicos. La edad es Mioceno medio - Mioceno superior (Zona N13-parte inferior de la Zona N17). **Duque-Caro** (1990b) ha distinguido tres conjuntos de foraminíferos bentónicos y unas condiciones de anoxia.

Formación Munguidó.- Es discordante sobre la Formación Sierra. Predominan los niveles de mudstone grises con intercalaciones de areniscas. Contiene niveles carbonáceos y niveles de moluscos. Su edad es difícil de precisar por la ausencia de marcadores planctónicos. La base correspondería al Mioceno superior (Zona N17) y el techo al Plioceno Basal (Zona N19). **Duque-Caro** (1990b) considera que el techo de la formación no sería más moderno que el LAD de *Globorotalia margaritae*. Evento que se situaría en 3.4 Ma de acuerdo con **Bergreen et al.** (1995). Si se considera que la extinción de *Dentoglobotrachina altispira* tiene lugar a 2.9 Ma. (**Cotton**, 1999), la parte más superior de la Formación Munguidó podría corresponder al Plioceno medio como se ha indicado en la Figura 3.

Se han distinguido dos conjuntos de foraminíferos. La microfauna cambia bruscamente en relación con la Formación Sierra. Disminuye la batimetría hasta cotas inferiores a 150 m. y existe una importante entrada de materia orgánica a la cuenca.

La fauna de foraminíferos

En el Mioceno medio las faunas de foraminíferos del noroeste de Colombia presentan un alto grado de semejanza con el área del Caribe, debido a la comunicación entre ambos dominios.

En la parte alta del Mioceno medio y en el Mioceno superior (Formación Sierra) la influencia de la corriente de California llega a la región del Atrato y se prolonga hasta el Golfo de Guayaquil. La Formación Munguidó marca una somerización y la comunicación entre el Océano Pacífico y el Caribe se restringe paulatinamente hasta que emerge completamente el Istmo de Panamá.

Valle inferior del Magdalena

El Valle Inferior del Magdalena está limitado al Este por el Macizo de Santa Marta, al Sur por las estribaciones de las Cordilleras Central y Occidental, y al Oeste por los anticlinorios de San Jerónimo, San Jacinto y Luruaco (Figura 4).

El lineamiento de El Romeral o Falla de Romeral, separa dos dominios geológicos bien diferentes. En el dominio oriental los sedimentos más antiguos pertenecen al Oligoceno y descansan sobre la corteza continental no plegada que forma el área o región estable. El dominio occidental comprende sedimentos más antiguos que descansan sobre la corteza oceánica plegada y corresponde a la región inestable.

La Falla de Romeral se conoce de antiguo (**Grosse**, 1926), pero fueron **Barrero et al.** (1969) quienes le asignaron su actual estatus. La falla se puede seguir hasta el Ecuador en un trazado de más de 800 km. En realidad se trata de una paleosutura que se inicia en el cretácico inferior.

En el Valle Inferior del Magdalena se han diferenciado varias cuencas sedimentarias ocupadas por depósitos terciarios. Los límites entre las diferentes cuencas no están bien definidos en superficie. La zona al oriente de la Falla de Romeral está ocupada por sedimentos del terciario superior. Aquí se han separado dos depresiones que corresponden a la Cuenca de San Jorge y a la Fosa de Plato. Algunos autores prefieren utilizar el nombre de subcuencas. El límite entre ambas no es muy preciso.

La zona del Arco de Cicuco-Magangué en líneas generales sirve de límite entre las dos cuencas. Se trata de

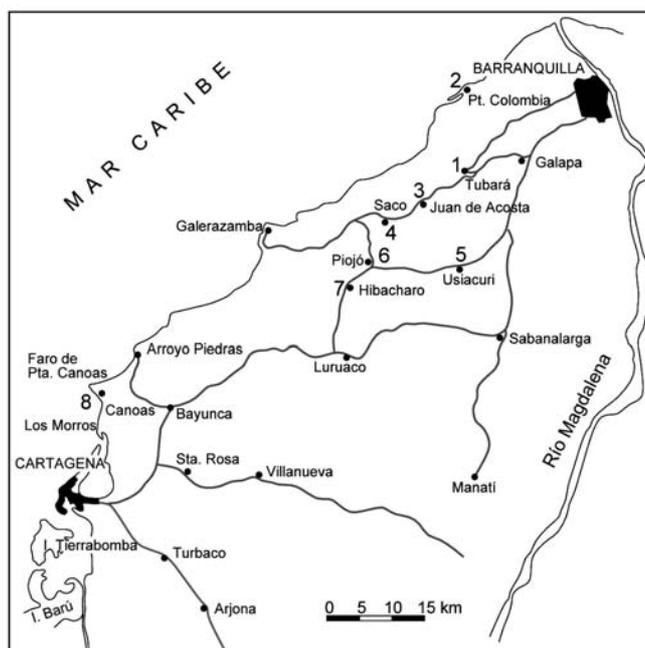


Figura 4. Situación de las secciones litoestratigráficas en la región septentrional de Colombia. 1) Tubará. 2) Puerto Colombia. 3) Arroyo Juan de Acosta. 4) Arroyo Saco. 5) Usiacurí. 6) Piojó. 7) Hibacharo.

un alto del basamento con una orientación Este-Oeste sobre el que se depositaron facies carbonatadas como las Calizas de Cicuco. Así la Cuenca de San Jorge, que es la más meridional, se encuentra limitada por la Cordillera Central al oriente y al sur, y al norte por el Arco de Cicuco-Magangué y el río Magdalena.

La Fosa de Plato está situada más al norte y queda limitada al oriente por la Serranía de Santa Marta y al norte por la zona de Barranquilla. En su parte oriental presenta también un alto, el Alto de El Difícil.

Sobre el dominio oceánico se encuentran dos cinturones tectónicos: el de San Jacinto y el del Sinú. Ambos con una dirección general NE-SW. El Cinturón de San Jacinto consta de anticlinales y sinclinales alargados, apretados y estrechos. Los ejes de las estructuras cabecean y esta disposición da lugar a la formación de cuerpos en forma de isla, separados por zonas planas. Así aparecen de Sur a Norte: S. Jerónimo, S. Jacinto y Luruaco. Los sedimentos pertenecen al Terciario inferior (turbiditas del Eoceno medio y niveles carbonatados del Eoceno superior) y en los núcleos de los anticlinales pueden aflorar estratos del Cretácico superior.

El Cinturón del Sinú tiene un trazado paralelo al anterior. Consta de anticlinales escarpados y sinclinales laxos. Está formado por sedimentos de edad Mioceno y Plioceno. Al sur comprende el área del río Sinú y en el extremo norte la región entre Cartagena y Barranquilla. En esta última existen varios volcanes de lodo, algunos de ellos todavía activos. Más detalles sobre los cinturones se encuentran en **Duque-Caro** (1978; 1984).

Cuenca de San Jorge.- Tiene una gran extensión y potencia de sedimentos con variadas facies que se distribuyen desde el Oligoceno al Pleistoceno. En ella se localiza la sección de El Carmen-Zambrano que constituye una sección clásica en el terciario de Colombia. Fue estudiada inicialmente por **Petters & Sarmiento** (1956) estableciendo una zonación a base de foraminíferos bentónicos. Posteriormente se hicieron otras biozonaciones (**Burgl**, 1961; **Duque-Caro**, 1968, 1971; **Porta**, 1962, 1970; **Stone**, 1968; **Duque-Caro et al.** (1996).

La sección se inicia al oeste de la población de El Carmen y se puede seguir de forma bastante continua por la carretera de El Carmen a Zambrano hasta la margen derecha del Río Magdalena. Su espesor se ha calculado en unos 5.385 m, según **Petters & Sarmiento** (1956). Consta de una sucesión de sedimentos principalmente finos que descansan sobre el Eoceno. A pesar de presentar variaciones litológicas nunca se había publicado (dado a

conocer de una manera formal) una nomenclatura litoestratigráfica.

Duque-Caro et al. (1996) aplican con algunas variaciones las unidades de **Notestein** (1929) que figuran en informes internos de la Texas Petroleum Company. La estratigrafía de esta sección es completada para algunas formaciones, con secciones levantadas en los arroyos Alférez y San Jacinto.

Aunque la sección abarca desde el Cretáceo superior hasta el Cuaternario, para el objetivo del trabajo se considerarán sólo las unidades que pertenecen al Terciario superior.

En la Figura 5 se han representado las unidades litoestratigráficas empleadas por **Duque-Caro et al.** (1996). Estas unidades se han relacionado con las zonas de foraminíferos de **Petters & Sarmiento** (1956), las zonas de **Blow** (1969) y las edades y zonas de **Berggren et al.** (1995). Se han señalado también los principales niveles que contienen fauna de moluscos.

La parte de la sección que se trata se inicia con la Formación Rancho en la que predomina una sedimentación de areniscas compactas y arcillas arenosas. Su espesor aumenta hacia el S. En la carretera de Carmen-Zambrano mide unos 970 m.

Según comunicación personal del Dr. **Duque-Caro**, recientemente la parte inferior de la Formación Rancho se ha separado en una unidad independiente denominada Formación Porquero que comprendería la zona de *Guttulina caudriae* de **Petters & Sarmiento** (1956). La Formación Rancho quedaría así restringida a la parte que corresponde a las Zonas de *Planulina karsteni* y *Sigmoilina tenuis*.

Un hiatus que abarca las zonas N11 y N12 de **Blow** (1969) separa la Formación Rancho de la Formación Jesús del Monte. Esta última unidad es principalmente arcillosa con intercalaciones de areniscas y contiene la zona de *Bulimina carmenensis*. En su base destaca morfológicamente un paquete de 45 m de areniscas micáceas con restos de hojas y moluscos y forma el Miembro Areniscas de Mandatú. La sección termina con la Formación Zambrano caracterizada por arenas feldespáticas con un alto contenido en carbonatos biogénicos y con intercalaciones de arcillas y limos. En esta formación son frecuentes los niveles de moluscos. Su espesor es de unos 350 m, pero puede alcanzar los 500 m. La Formación Zambrano contiene las zonas de *Uvigerina subperegrina* y *Ammonia beccarii*.

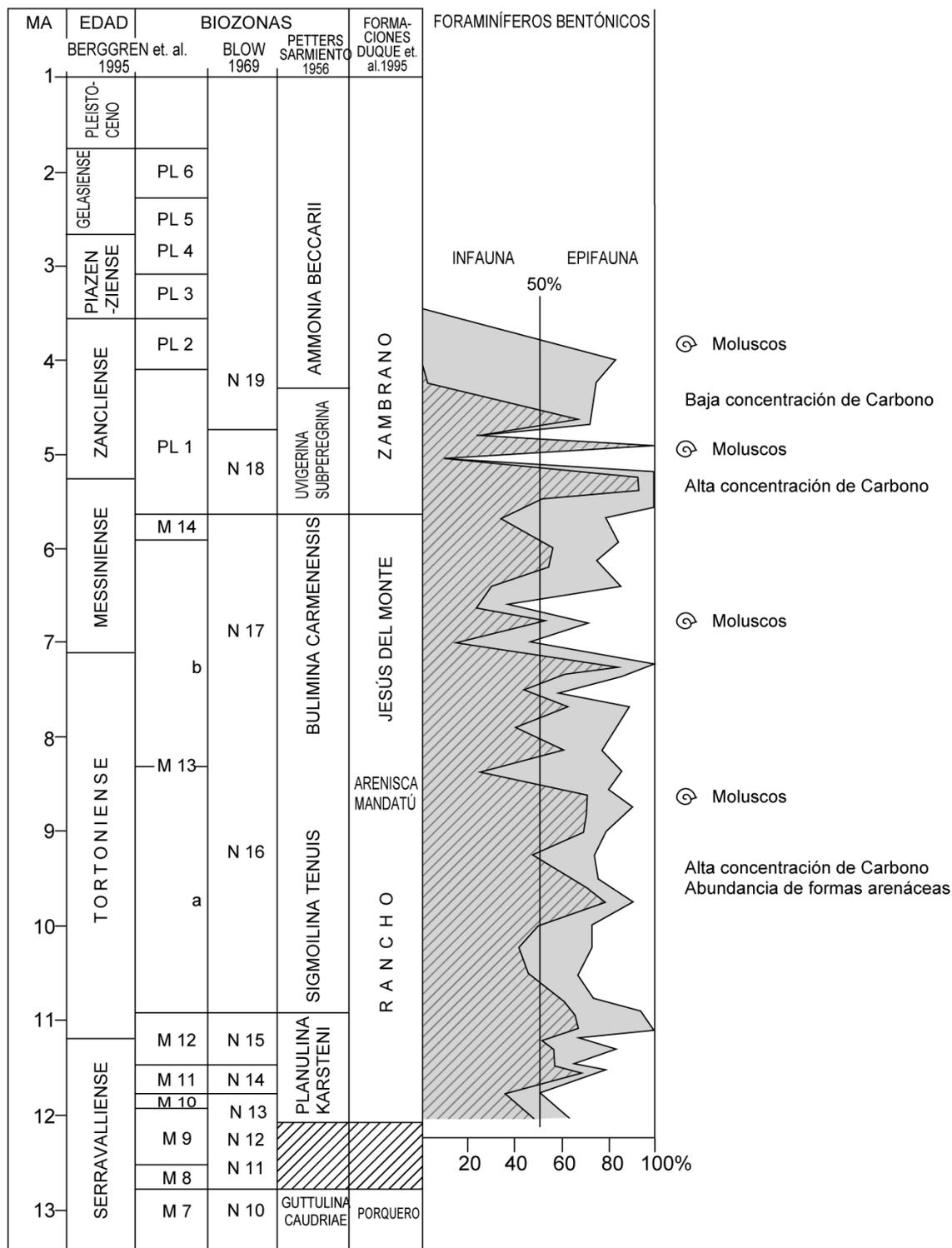


Figura 5. Unidades litoestratigráficas en la Sección de El Carmen-Zambrano, ligeramente modificado de **Duque-Caro et al. (1996)**. Zonas de foraminíferos de **Petters & Sarmiento (1956)** y Zonas de **Blow (1969)** relacionadas con la escala cronoestratigráfica de **Berggren et al. (1995)**. Distribución de la infauna y epifauna de foraminíferos bentónicos basada en grupos morfológicos según la lista de **Petters & Sarmiento (1956)**. @ Posición aproximada de los niveles de moluscos.

La fauna de foraminíferos

La composición de los foraminíferos señala un medio típicamente marino con una alta diversidad de especies. Los géneros *Cibicides*, *Bulimina* y *Uvigerina* están muy bien representados, siendo *Bolivina* el principal componente.

Los foraminíferos de la zona de *Sigmoilina tenuis* señalan un medio nerítico externo (200-300 m). Abundan las formas aglutinadas como *Haplophragmoides*, *Cyclamina* y *Bathysiphon* que sugieren un fondo anóxico con un bajo contenido en oxígeno.

En la Zona de *Bulimina carmenensis* se reduce la profundidad y hay una deteriorización del medio por aislamiento del mar abierto. Esta deteriorización se acentúa en la Zona de *Uvigerina subperegrina* con una fuerte disminución del número de especies y se inicia la instalación de un régimen salobre.

En la Zona de *Ammonia beccarii* se registra un medio somero. El número de especies disminuye considerablemente y los moluscos se hacen muy abundantes. Hacia el techo de la zona y al oriente de Zambrano, en la margen derecha del río Magdalena, se instala un medio definitivamente salobre con *Cerithium*, *Nerita*, *Dreissensia* y *Mytilopsis*.

Grupos morfológicos en los foraminíferos bentónicos

Aunque **Petters & Sarmiento** (1956) dan tan sólo datos semicuantitativos del número de ejemplares de las especies, a partir de la tabla de distribución se pueden realizar algunas evaluaciones.

Se ha procedido a la agrupación de los foraminíferos en grupos morfológicos siguiendo los criterios de **Corlis** (1985; 1991; **Corliss & Chen**, 1988 y **Rosoff & Corlis**, 1991). Los grupos morfológicos evitan los problemas de las sinonimias en el tratamiento cuantitativo, dado que no existen revisiones actualizadas de la microfauna. Al mismo tiempo ofrecen información ecológica y permiten determinar las variaciones entre la infauna y epifauna.

Los grupos morfológicos que se emplean en este trabajo corresponden a los **Planispirales redondeados**, **Ovoides apalanados**, **Cilíndrico fusiformes** y **Esféricos** para la infauna y los **Trocospirales redondeados**, **Miliólidos**, **Trocospirales planoconvexos** y **Trocospirales biconvexos** para la epifauna. El género *Lenticulina* se ha considerado como un elemento de la epifauna de acuerdo con **Rosoff & Corlis** (1992).

En toda la sección de Carmen-Zambrano domina la infauna con valores siempre superiores al 50%. La base de la sección presenta una fluctuación poco acusada en-

tre los dos grupos. A partir de la Zona de *Siphogenerina bassispinata* hasta la mitad inferior de la Zona de *Bulimina carmenensis* se aprecia una tendencia gradual y continua del dominio de la infauna donde se alcanzan valores del 70 y 90%. Después la epifauna se hace más dominante con fuertes fluctuaciones que llegan al 80%.

En la Figura 5 se han representado las variaciones del grupo de cilíndrico fusiformes que es el que aporta un mayor peso específico (siempre por encima del 40%) al grupo de la infauna. La variación de este grupo guarda un paralelismo con el del resto de la infauna. Los otros grupos de la infauna tienen escasa representación.

En cuanto a la epifauna dominan las formas trocospirales. Miliólidos y *Lenticulina* son minoritarios e inician su regresión a partir de la Zona de *B. carmenensis*. Sin embargo *Lenticulina* aumenta en esta zona y domina en la Zona de *Uvigerina subperegrina* (valores de hasta 30%). En la Zona de *Ammonia beccarii* faltan tanto los Miliólidos como *Lenticulina*. La parte superior de la zona carece de foraminíferos.

La región entre Cartagena y Barranquilla

Los primeros esbozos de carácter general sobre la estratigrafía y paleontología de esta región se inician con el trabajo de **Anderson** (1929) y constituyen el punto de referencia para toda el área. **Anderson** estableció tres grandes unidades litoestratigráficas con la categoría de grupo: Grupo Las Perdices, Grupo Tubará y Grupo Galapa (La Popa). El grupo Tubará es el más significativo por la abundancia de moluscos. Aunque el nombre de Tubará fue introducido por **Anderson** en 1926, no es hasta 1929 cuando lo define y establece diversos horizontes: M-N, O, P, Q, R, S, y T. Posteriormente se han interpretado de manera diversa los términos introducidos por **Anderson**.

La elaboración del mapa fotogeológico por **Raasveldt** (1954) (inédito) introduce nuevas unidades litoestratigráficas que aparecen publicadas por **Burgl et al.** (1955). En el mapa que acompaña el 11 Field Trip sobre esta región, **Bueno** (1970) complementa la estratigrafía con nuevas unidades.

Además de los mencionados, son varios los trabajos que se ocupan de la región. Destacan los referidos a la micropaleontología y facies (**Redmon**, 1953; **Porta**, 1962; **Duque-Caro**, 1965; **Van den Bold**, 1966; **Duque-Caro**, 1972a; 1972b; **Porta**, 1974; **Bordine**, 1974; **Duque-Caro**, 1975; 1976).

Dentro de esta región se tratarán las secciones de Arroyo Saco, alrededores de Tubará, y Puerto Colombia. Tam-

bién se comentarán algunas observaciones puntuales sobre otras localidades.

Bueno (1970) señala y describe someramente las siguientes unidades litoestratigráficas aplicadas en esta área.

La Formación Gallinazo formada por areniscas masivas de grano grueso a conglomerático. Hacia el techo shales y arenas fosilíferas. El espesor es de unos 800 m.

Formación Hibacharo. Consta de arcillas, limos con intercalaciones de areniscas con niveles de yeso y algunos fósiles. Su espesor puede alcanzar los 1.000 m.

Formación Piojó. Presenta shales micáceas de color verde a oscuro que alternan con arcillas arenosas. Espesor de unos 300 m.

Formación Tubará. Contiene areniscas masivas, compactas de grano fino a medio con abundantes moluscos. 300 m de espesor.

Formación Saco. Consta eminentemente de shales con algunos bancos fosilíferos. 800 m de espesor.

Formación Juan de Acosta. Formada por areniscas masivas de grano medio a fino, de color amarillo, con intercalaciones de conglomerados y limolitas limoníticas. 500 m.

Formación Chorrera. Areniscas masivas de grano medio a fino y fosilífera. 1.100 m.

Formación Sabanalarga. Predominan las arcillitas con algunas intercalaciones de areniscas poco compactas. 250 m.

En la Figura 9 se da la equivalencia entre las diversas nomenclaturas, la extensión vertical de las secciones estudiadas por **Bordine** (1974) y correlacionada con la cronología de **Berggren et al.** (1995).

La Sección de Arroyo Saco

Representa otra de las secciones consideradas clásicas gracias al trabajo de **Burgl et al.** (1955) y posteriormente al de **Bordine** (1974). La sección aflora de forma bastante continua siguiendo el arroyo del mismo nombre; aunque **Bordine** la denominó Arroyo Piojó. El espesor es aproximadamente de unos 1.800 m.

Es posible establecer con cierta precisión la equivalencia entre los datos de **Burgl et al.** y los de **Bordine** referidos a la misma sección en el trazado del Arroyo Saco (Figura 6). En la tabla I se han resumido los datos de ambos autores.

Sin embargo, se plantean ciertas discrepancias. Éstas se deben al empleo de un mismo término en sentidos dife-

rentes y por la extensión de un mismo nombre a facies distintas, si bien sus edades pueden ser las mismas.

Bordine en su columna estratigráfica (Fig. 34) sobre la sección, no utiliza ningún nombre de Formación, aunque sí aparecen en los esquemas generales de las Figuras 9 y 10.

La primera aparición de *G. margaritae* tiene lugar en el techo de la Subzona de *S. sphaeroides* (muestra 377). De acuerdo con los datos de **Berggren et al.** (1995) este evento se sitúa a 5.6 Ma, en el Mioceno más superior (base de la Zona PL1a) y correspondería a la Formación Piojó. La mitad superior de la Formación Piojó y la Formación Tubará corresponderían al Plioceno inferior.

En la Sección de Arroyo Saco *G. nepenthes* desaparece en la parte superior de la Subzona de *G. multicamerata* (muestras 78-79). *G. nepenthes* desaparece a 4.18 Ma (parte alta de la Zona PL1a, techo de la zona N19, según la escala de **Berggren et al.**, 1995). La base del Plioceno medio se situaría en la mitad superior de la Formación Saco. **Bordine** sitúa la base del Plioceno medio ligeramente más arriba (M. 401).

Duque-Caro (1975) revisó algunas placas de la sección de Arroyo Saco y colocó la parte inferior de la sección en las Zonas N16-N18 de **Blow**.

Los foraminíferos

En las listas de foraminíferos planctónicos de **Burgl et al.** (1955), y de **Bordine** (1974) faltan varios de los taxones que se utilizan para la biozonación reciente. En parte esta ausencia es sin duda debida a las condiciones ambientales.

La sucesión se caracteriza por un medio de plataforma externa con abundantes planctónicos y *Uvigerina* en la parte inferior que se va somerizando hasta un medio de plataforma interna en la que abundan los niveles de moluscos. La parte alta de la sección carece casi por completo de foraminíferos y son abundantes los ejemplares de *Scapharca grandis* que indicaría un medio muy próximo a un manglar.

Tabla I. Comparación del número de especies citadas por **Burgl et al.** (1955) y **Bordine** (1974) y número de especies comunes entre ambos autores en la Sección de Arroyo.

		BURGL <i>et al.</i> (1955)	BORDINE (1974)
Nº de especies planctónicas		19	41
Nº de especies bentónicas		50	74
Nº de especies planctónicas comunes	6		
Nº de especies bentónicas comunes	12		

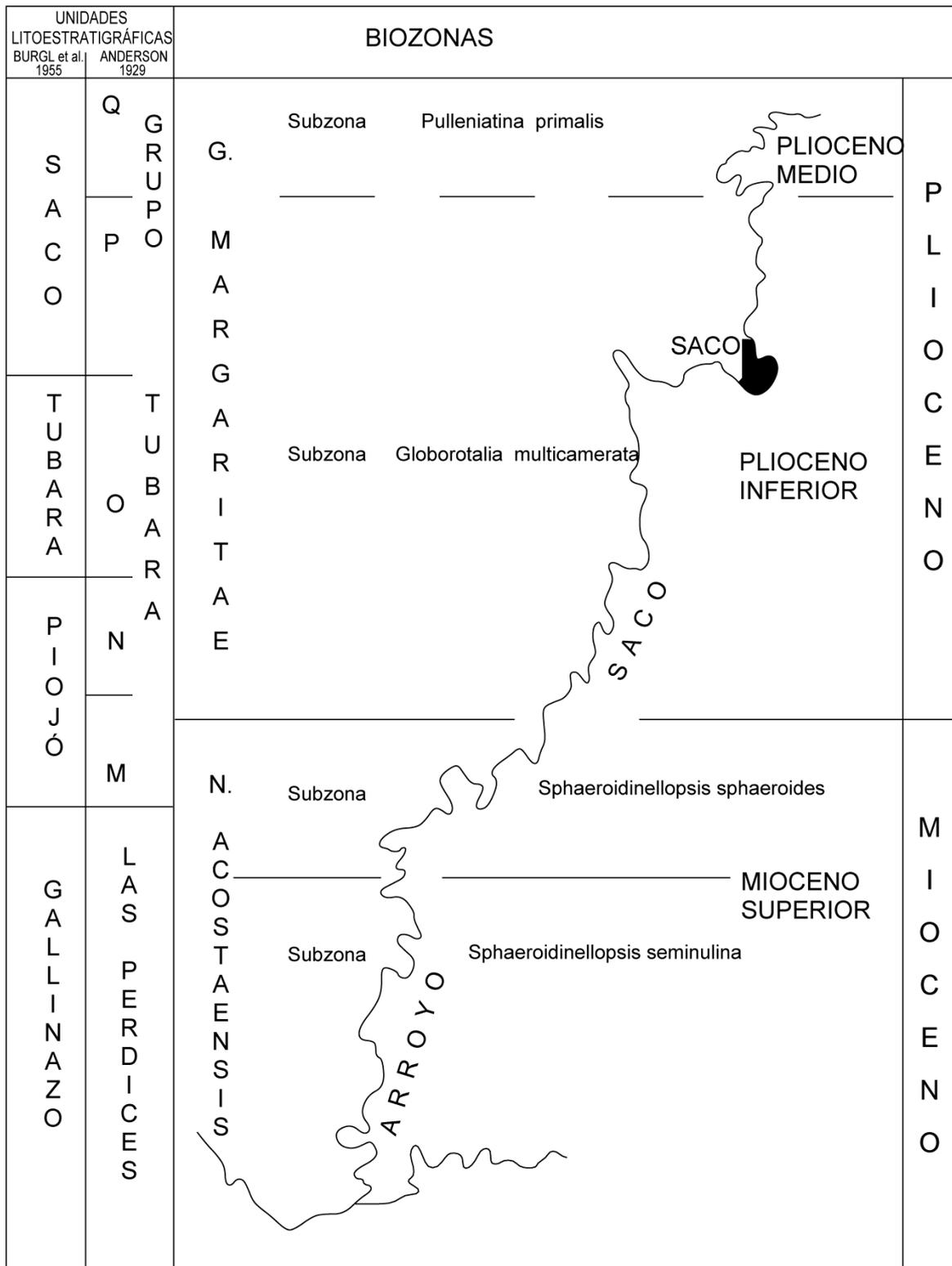


Figura 6. Sección estratigráfica de Arroyo Saco. Relación entre las unidades litoestratigráficas de Bürgl et al. (1956), Horizontes de Anderson (1929) y Biozonas de foraminíferos bentónicos de Bordine (1974).

Variaciones entre los grupos morfológicos en la Sección de Arroyo Saco

Al igual que señalamos para la sección de Carmen-Zambrano no existen datos cuantitativos precisos que permitan un análisis estadístico adecuado. Los datos representados en la Figura 7 están basados en los valores que figuran en las tablas de **Bordine** (1974). Se han utilizado los mismos grupos morfológicos que en la sección de Carmen-Zambrano.

Los elementos de la infauna son los más abundantes en toda la sección con valores superiores al 70%. En la Subzona de *S. spaheroides* y en la mitad de la Subzona de *G. multicamerata* se puede observar un tramo con un dominio casi absoluto de la infauna. Estos dos intervalos corresponderían a los momentos en que existe una mayor profundidad. Otro intervalo con un dominio de la infauna se aprecia en el límite con la Subzona de *P. primalis*. Sin embargo aquí coincide con una intercalación de unos 50 m, con un régimen de aguas más someras, de plataforma interna y con ciertas influencias de condiciones salobres como parece indicar la abundancia de *Scapharca grandis* y sin foraminíferos.

En la infauna al igual que en la sección de Carmen-Zambrano el grupo de los cilíndrico- fusiformes es el mayoritario.

Entre la epifauna los Miliólidos y *Lenticulina* tienen representación en la parte inferior de la sección, pero a partir del Plioceno inferior apenas si son testimoniales y desaparecen en el Plioceno medio.

Las secciones en los alrededores de Tubará

En la población de Tubará se localiza el tipo del Grupo Tubará, o Formación Tubará en su sentido más restringido, de **Anderson** (1929).

Los primeros datos sobre foraminíferos de esta área corresponden a **Redmond** (1953) y se localizan en el Arroyo Hornos y **Bordine** (1974) **van den Bold** (1966) dio a conocer un conjunto de ostrácodos procedentes de las proximidades de Tubará.

Redmond (1953) dio a conocer los foraminíferos del Arroyo Hornos. Separó una zona inferior y una zona superior. El conjunto de las dos zonas abarcan según el autor los Horizontes O-S de **Anderson** (1929).

Burgl et al. (1955) hacen notar que según la cartografía de **Raasveldt** la localidad de Tubará se encuentra sobre sedimentos que pertenecen a la Formación Saco.

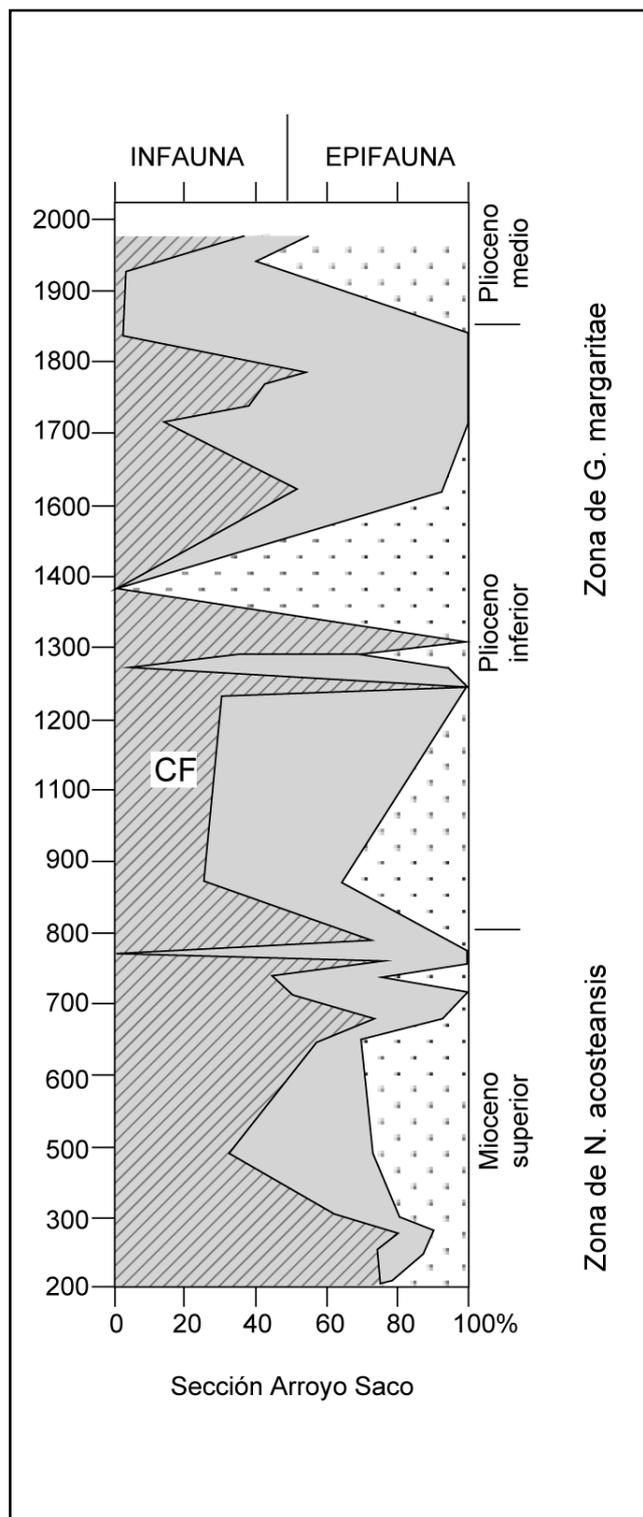


Figura 7. Sección estratigráfica de Arroyo Saco. Distribución de la infauna y epifauna basada en grupos morfológicos de foraminíferos bentónicos, a partir de la lista de foraminíferos citada por **Bordine** (1974). CF= Cilindro-fusiformes.

Bueno (1970) no indica nada al respecto. En su mapa la población de Tubará aparece sobre la Formación del mismo nombre. Tampoco **Bordine** (1974) hace ninguna mención al comentario de **Burgl et al.** (1955).

Bordine (1974) estudió dos secciones en la misma región: la sección de Arroyo Tubará y la sección del flanco oriental del Sinclinal. La parte inferior de la sección de Arroyo Tubará contiene *G. nepenthes* y **Bordine** la coloca en el Mioceno superior-Plioceno inferior. La otra sección, localizada en el flanco oriental del Sinclinal de Tubará, ocuparía una posición estratigráficamente más alta y correspondería al Plioceno medio.

Duque-Caro (1975) señaló que la sección tipo de Tubará (Horizontes O-S) estudiada por **Redmond** (1953) contiene una fauna planctónica que permite situarla entre las Zona N16-N18 de **Blow** (1969) y que sería Mioceno superior-Plioceno inferior por lo menos.

De acuerdo con estos datos se confirmaría que una parte de la Formación Tubará sería equivalente a la Formación Saco en la sección del Arroyo Saco.

Esto indica con claridad que el término Tubará, considerado aún en sentido restringido, como Formación Tubará, no es sincrónica en todas las secciones. Este he-

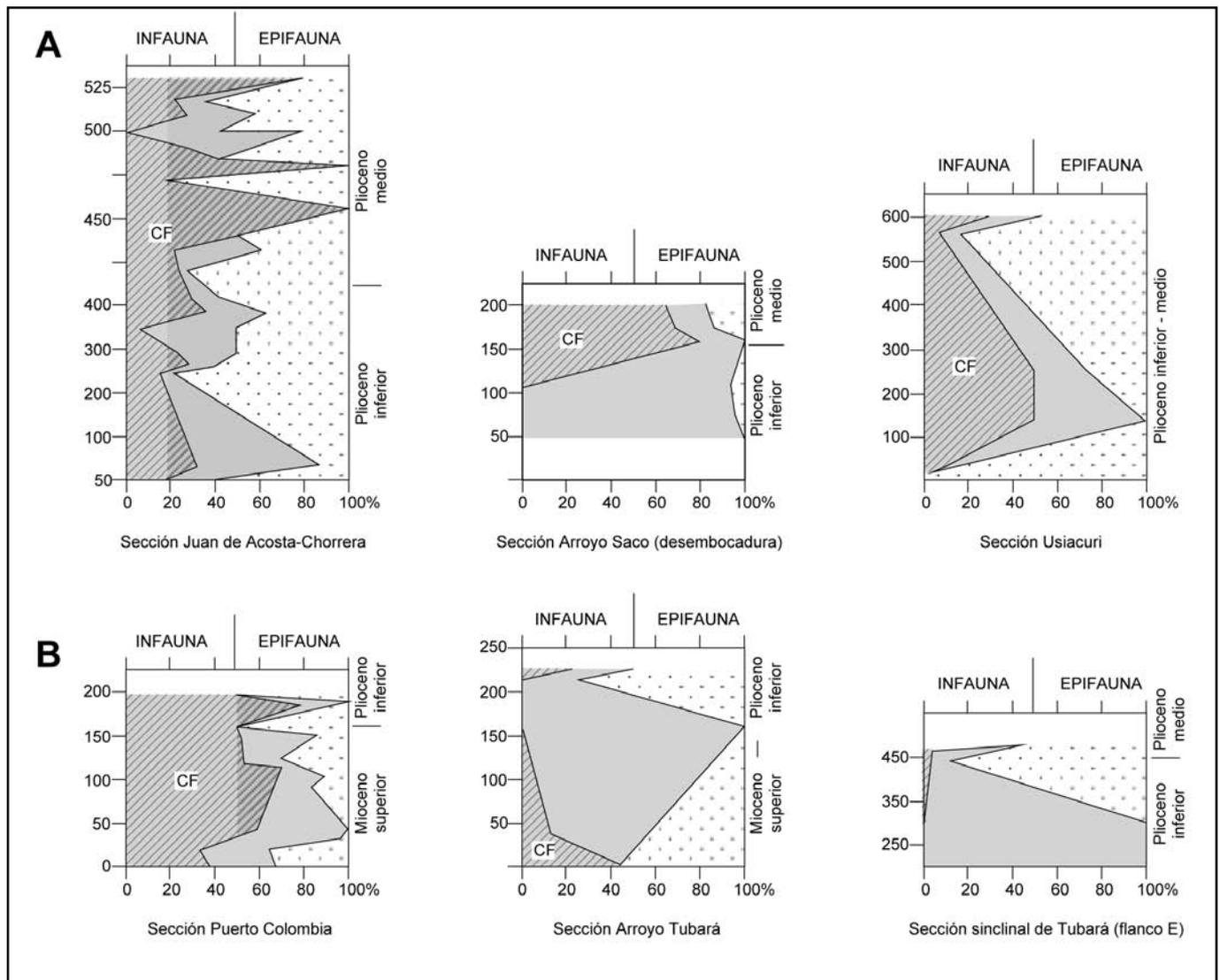


Figura 8. Relación entre infauna y epifauna de foraminíferos bentónicos en diversas secciones de la Cuenca de Plato. Grupos morfológicos basados en la lista de foraminíferos de **Bordine** (1974). CF= Cilindro-fusiformes.

cho se aprecia en las Figuras 8 y 9 de **Bordine** (1974). Sin embargo, no hace ninguna mención al respecto, a pesar de la importancia que desde el punto de vista de la geología regional tiene y especialmente para la correlación entre diferentes cuencas.

Hay que tener en cuenta que todas estas unidades litoestratigráficas se han considerado siempre como independientes y en posición estratigráfica ascendente.

Ma	EDAD	ZONAS	SECCIONES
	BERGGREN et al. (1995)	BLOW (1969)	BORDINE (1974)
1	PLEISTO		
2	GELA-SENSE CENO		
3	PL 6		
4	PL 5		
5	PL 4		
6	PL 3		
7	PL 2		
8	PL 1		
9	M 14		
10	M 13		
11	M 12		
12	M 11		
13	M 10		
14	M 9		
	M 8		
	M 7		
	N 19		
	N 18		
	M 17		
	M 16		
	N 15		
	N 14		
	N 13		
	N 12		
	N 11		
	N 10		
		G. MARGARITAE	
		G. multicamerata-G. primatis	
		S. esphaeroides	
		S. seminulina	
		G. ACOSTAENSIS	
		CHORRERA-SACO	
		TUBARÁ	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		ANTICLINAL DE CIBARCO	
		A. SACO	
		TUBARÁ - CHORRERA	
		USIACURI	
		A. TUBARÁ	
		FLANCO E.	
		PTO. COLOMBIA	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	
		GALLINAZO	
		GRUPO LAS PERDICES	
		PERDICES-HIBACHARO-GALLINAZO	
		PIOJÓ	

Bordine atribuye la sección a la Formación Tubará. Asignación que contrasta con la que figura en el Mapa de **Bueno** (1970), donde figura como Formación Perdices. Es evidente que por el contenido de foraminíferos no puede pertenecer a la Formación Perdices.

Comparación entre algunas secciones

En la Figura 8 se ha representado la relación entre la infauna y la epifauna en algunas secciones en las que aparece el límite Mioceno-Plioceno (Sección de Arroyo Tubará y Sección de Puerto Colombia) y el límite Plioceno inferior-Plioceno medio (Sección del Sinclinal de Tubará, Sección Juan de Acosta-Chorrera, Sección en la desembocadura de Arroyo Saco y Sección de Usiacurí).

En general, la infauna se presenta dominante con una mayor abundancia del grupo de cilindro-fusiformes. En la base del Plioceno inferior se observa una disminución de la infauna. Si bien se aprecian diferencias entre las secciones que son atribuibles a la existencia de facies diferentes.

La fauna de moluscos

Los Moluscos constituyen otro grupo sobre el que existen algunos datos, mientras que otros grupos taxonómicos como briozoos y corales son prácticamente desconocidos, al igual que peces marinos.

En general, los trabajos sobre los moluscos son antiguos: **Oinomikado** (1926), **Anderson** (1929), **Weisbord** (1929), **Pilsbry & Olsson** (1935), **Royo y Gómez** (1942; 1950) y **Barrios** (1961). En la Tabla III se da el número de especies que han citado algunos autores. Este número se refiere a todo el Neógeno del norte de Colombia pero no figuran las especies pertenecientes al Pleistoceno.

Tabla III. Número de moluscos registrados por diversos autores en el Neógeno marino del norte de Colombia.

	BIVALVOS	GASTERÓPODOS
Oinomikado (1939)	9	27
Anderson (1929)	83	87
Weisbord (1929)	29	45
Royo y Gómez (1941)	39	27
Royo y Gómez (1950)	14	13
Barrios (1961)	47	34

Las zonas caribeñas próximas a Colombia como son Venezuela y Panamá cuentan con abundante información paleontológica. Durante las últimas décadas se han realizado diversas revisiones y actualizaciones de la fauna de moluscos de Venezuela (**Weisbord**, 1962; 1964; **Jung**,

1965). También en los últimos años existen revisiones y nuevas aportaciones sobre diferentes grupos faunísticos especialmente en Panamá y Costa Rica (**Jackson, Budd & Coates**, 1996 y **Collins & Coates**, 1999), dentro del Panama Paleontology Project.

Es muy importante tener en cuenta los datos aportados por **Jackson et al.** (1999) a propósito del registro de moluscos de la Formación Cantaure (Venezuela). La multiplicación de colecciones con exploraciones a fondo, ha cuadruplicado el número de géneros y subgéneros y quintuplicado el número de especies.

En general, existe poca precisión en la posición estratigráfica y a veces también en la geográfica respecto a Colombia. Falta una revisión moderna de estas faunas si bien existen comentarios puntuales sobre la sistemática de algunas especies. Destacan los datos sobre los Muricidae (**Vokes**, 1988; 1990; 1992) y el Grupo Strombina (**Jung**, 1989; **Jackson et al.** 1996).

Los moluscos del Pacífico. Prácticamente los únicos datos de que se dispone corresponden a **Oinomikado** (1939) quien dio a conocer una lista de moluscos procedente de los ríos Copoma y Cucurrupí, dos afluentes del río San Juan, en el Departamento del Valle del Cauca. **Oinomikado** introdujo el nombre de "Cucurrupí beds" para situar la posición y litología de las capas que contienen esta fauna de moluscos: 9 bivalvos y 27 gasterópodos. Como ya se indicó anteriormente esta fauna puede ubicarse en la parte superior de la Formación Munguidó y su edad correspondería al Plioceno. Un total de 16 formas se encuentran representadas en el Grupo Tubará de **Anderson** (1929).

Aunque no existe una revisión completa de esta fauna se pueden reconocer las siguientes formas: *Arca* (*Arca*) *zebra* (Swainson, 1833); *Anadara* (*Rasia*) *dariensis dariensis* (Brown & Pilsbry, 1922); *Chama congregata* Conrad, 1833; *Bothrocorbula* (*Hexacorbula*) *gatunensis* (Toula); *Turritella* (*Torcula*) *altilira* Conrad, 1857; *Architectonica* sp.; *Natita* (*Stigmaulax*) *guppyana* Toula, 1909; *Sincola* (*Sinaxilia*) *tumbezia* (Olsson, 1932); *Sincola* (*Sinaxilia*) *chiriquensis* (Olsson, 1922); *Strombina* (*Strombina*) *cyphonotus* Pilsbry & Olsson, 1911; *Antilliphos* (*Antilliphos*) *candei gatunensis* (Toula, 1909); *Terebra* (*Paraterebra*) *cucurripiensis* Oinomikado, 1939.

MacNeil (1937) describe *Noetia atratoensis* del río Atrato y *Noetia macdonaldi* del río San Juan al Occidente de Quibdó.

Los moluscos de la sección El Carmen-Zambrano. El nivel más inferior se encuentra en Jesús del Monte y corresponde a la Arenisca de Mandatú. Fue señalado por

Anderson (1929). Se trata de una fauna con seis especies que no ha sido revisada.

Stevenson (en **Petters & Sarmiento**, 1956) señaló la presencia de tres niveles de moluscos relacionados con las zonas de foraminíferos, sin precisar la posición dentro de las zonas. En la Figura 5 la posición de estos niveles dentro de las zonas de foraminíferos es tentativa.

De la zona de *Bulimina carmenensis*, que corresponde a la Formación Jesús del Monte, se han citado 3 bivalvos y 11 gasterópodos.

En la Formación Zambrano aumenta considerablemente el número de moluscos como consecuencia de una somerización con predominio de facies mas someras. En la zona de *Uvigerina subperegrina*, en la parte inferior de la formación, el número de moluscos es de 30:9 bivalvos y 21 gasterópodos. La familia Turritellidae es la más numerosa con cinco especies.

La zona de *Ammonia beccarii* corresponde a una facies más litoral con 6 bivalvos y 23 gasterópodos. Se aprecia una tendencia a las condiciones salobres que se acentúan al techo de la formación con formas de carácter salobre y lacustre.

La fauna de la sección de El Carmen-Zambrano en conjunto está pendiente de revisión.

La fauna de Tubará. De la localidad tipo del Grupo Tubará **Anderson** (1929) da una lista de bivalvos y gasterópodos distribuidos en horizontes. Aunque no existe una revisión de esta fauna puede ser interesante para estudios futuros dar a conocer algunos datos numéricos.

Tabla IV. Distribución del número de especies de moluscos en los horizontes de la localidad tipo del Grupo Tubará de **Anderson** (1929).

	Horizonte	Bivalvos	Gasterópodos
Número de especies	M-N	33	26
	P	19	25
	R	13	13
Número de especies exclusivas	M-N	22	17
	P	10	15
	R	8	5
Especies comunes	M-N;P y R	2	1
	M-N y P	6	2
	M-N y R	8	3
	P y R	1	5

Comentarios sobre la fauna. Se ha iniciado una base de datos de todos los moluscos del Terciario marino de Colombia que se han publicado. También se está realizando un muestreo de los yacimientos clásicos y una primera exploración de nuevos yacimientos que conducirán a la revisión taxonómica de la fauna que en principio comprende las familias Arcidae, Glycymeridae y Pectinidae.

Arcidae. Entre las diferentes formas que se han citado de esta familia destaca la presencia de una forma de gran talla que **Weisbord** (1929) describió como *Scapharca grandis colombiensis* procedente de Usiacurí y Puerto Colombia.

Nosotros la hemos reconocido además en Arroyo Saco y en Punta Canoas. En todas las secciones tiene una edad Pliocénica de acuerdo con los datos cronoestratigráficos de que disponemos. Como existe bastante confusión con *Arca patricia* y *Arca usiacuri*, de momento la dejamos como *Arca (Scapharca) grandis* a la espera de un estudio morfométrico completo sobre el abundante material de estos taxones.

Se trata de una forma de manglar que en algunas localidades va asociada a *Chicoreus (Chicoreus) brevifrons* (Lamarck) que actualmente vive en las raíces de los manglares.

Glycymeridae. De esta familia **Pilsbry et al.** (1917), **Anderson** (1929), **Weisbord** (1929), **Nicol** (1945), **Barrios** (1961) y **Woodring** (1982) han citado diversas especies y subespecies en el Neógeno de Colombia (*G. canalis*, *G. secticostata*, *G. usiacuri*, *G. tumefactus*, *G. Lloydsmith*). Existe bastante confusión entre las diversas especies como se puede observar a través de la literatura. Es un grupo bien representado en diversas localidades. Por el momento se ha identificado *Tucetona* que estaría representado por varias especies.

Pectinidae. De la Loma Barragán, situada al norte de Cartagena, se ha identificado un ejemplar completo de *Nodipecten nodosus*. Un dato de U/Th basado en corales, situados por debajo del pectínido, dieron una edad de 138.540 años. Esta forma ya había sido citada por **Smith** (1991) del Pleistoceno del norte de Cartagena asociada a *Globorotalia truncatulinoides*. La misma autora ha señalado también la presencia de *Nodipecten arnoldi* en la Formación La Popa al norte de Cartagena y en Puerto Colombia.

Formación del istmo de Panamá

Durante una buena parte del Mioceno la comunicación entre el Caribe y el Océano Pacífico no da lugar a una diferenciación faunística entre ambas áreas. En el

Mioceno medio se forman una serie de pequeñas islas entre el NW de Colombia y América Central, que de una parte restringen la circulación marina y de otra facilitan un cierto puente para la primera migración de fauna terrestre (**Duque-Caro**, 1990b).

Aunque existen pequeñas diferencias entre los autores en la edad del cierre definitivo del Istmo, la cifra más aceptada es de 3.5 a 3.1 Ma (**Coates et al.** 1992; **Collins & Coates**, 1996; **Collins**, 1999; **Frank et al.**, 1999 y **Anderson**, 2001).

La formación del Istmo de Panamá produce un cambio en las corrientes marinas como han señalado **Keller et al.** (1989); **Duque-Caro** (1999b), entre otros. Se intensifica la glaciación del Hemisferio Norte, se forman las provincias paleobiogeográficas y las migraciones de la fauna terrestre entre las dos Américas.

Como consecuencia de la instalación del Istmo se ha invocado una marcada extinción en la fauna de moluscos. Para **Vermeij & Petuch** (1986) la extinción es más alta en el Atlántico que en el Pacífico, pero no existe uniformidad entre los distintos autores. **Allmon et al.** (1993) argumentan que la pretendida extinción se debe a un efecto del muestreo. El cierre del Istmo de Panamá produciría más bien una mayor diversidad en los moluscos según **Jackson et al.** (1999). Los foraminíferos bentónicos también señalan una mayor diversidad. Quizás son los corales arrecifales los que experimentan una regresión a causa de los intervalos glaciares del Pleistoceno.

No obstante, el modelo de diversidad a través del Istmo de Panamá no es aún completamente conocido. Falta todavía mucha información, por ejemplo sobre el Plioceno y Pleistoceno de Colombia tanto en las costas del Caribe como del Pacífico que apenas están esbozados.

Provincias paleobiológicas en el Caribe

Durante el Mioceno la ausencia del Istmo de Panamá permitía una libre comunicación entre el Pacífico y el Caribe. **Woodring** (1966) propuso una amplia provincia a la que denominó Provincia Caribe Terciaria que se extendía desde Tampico (Méjico) hasta el noreste del Brasil en el Océano Atlántico y desde el sureste de Nicaragua hasta el Norte del Perú en el Océano Pacífico oriental. Posteriormente **Woodring** (1974) restringe esta ancestral provincia al Mioceno medio incluyendo diversas localidades fósiles del norte de América del Sur y de América Central y establece seis subprovincias basadas en la distribución de géneros y subgéneros de moluscos. Las Costas Caribe y Pacífica de Colombia se integran en la subprovincia de América Central y norte de Sudamérica.

La zona comprendida entre Cartagena y La Guajira se superpone con la subprovincia de Colombia, Venezuela y Trinidad (Figura 10).

Petuch (1976) reconoció en la fauna actual de la Bahía Amuay, en la Península de Paraguaná (Venezuela), un particular ecosistema formado por detritus-*Turritella*. Este conjunto contiene elementos relictos de las faunas del Mioceno superior y Plioceno inferior del Proto-Caribe. Las únicas comunidades con estrechas afinidades a esta fauna son las de la Formación Angosturas del Mioceno superior de Ecuador y de la Formación Gatún del Mioceno superior-Plioceno inferior de Panamá.

En la Península de La Guajira (Colombia) registró también una fauna de gasterópodos representada por géneros y especies idénticas a las de aquellas formaciones. Entre otras formas relictas se encuentran: *Phyllonotus globosus*, *Cypraea mus* y *Murex chrysostomus*.

Petuch (1976) introdujo el término “enclave relictivo” (relict pocket) o “fósiles vivientes” para esta fauna particular.

En 1981 el mismo autor añade otras 45 especies a la lista anterior. De estas formas un total de 11 se encuentran en las costas de La Guajira y Santa Marta (Colombia).

Estos enclaves relictos se han explicado por diversos procesos: catastrofismo biológico en el Plioceno superior por los efectos del cierre del Istmo de Panamá, fluctuaciones del nivel del mar por glaciaciones y por cambios de temperatura.

Basándose en estas observaciones, **Petuch** (1982) propone dos nuevas paleoprovincias que se pueden reconocer desde el Mioceno inferior al Pleistoceno inferior. La Provincia Caloosahachtiana, que se extiende desde el Cabo Hateras hasta el Golfo de Honduras, y la Provincia Gatuniana que comprende las Islas de Jamaica, Santo Domingo, Trinidad y las costas de Venezuela, Colombia, Panamá hasta Ecuador. En la primera quedan incluidas las faunas de las formaciones Virginia, Tamiami, Pinecrest Beds y Caloosahatchee. La segunda contiene las faunas de las formaciones Bowden, Gurabo, Springvale, Limón, Gatún, Mare y Esmeraldas.

Las faunas del Mioceno y Plioceno de Colombia quedan incluidas en la Provincia Gatuniana.

La fauna actual de Colombia presenta diferencias a lo largo del Litoral Caribe. **Díaz** (1995) basándose en la distribución de 266 especies de Caenogastrópoda entre Costa Rica y el delta del Orinoco-Surinam y aplicando el índice de “Amplitud del Rango Geográfico” define y propone cinco subprovincias. La costa colombiana desde el

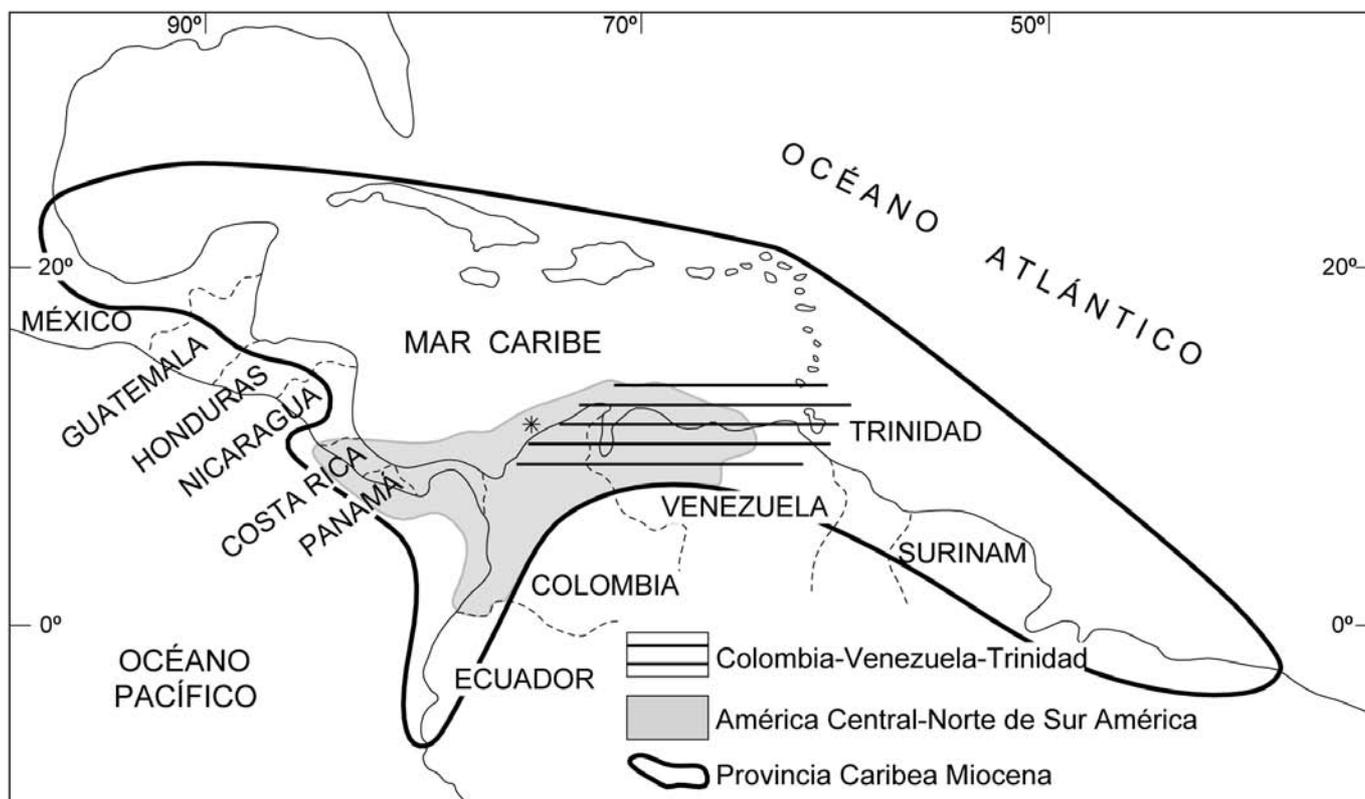


Figura 10. Provincias paleobiográficas de los moluscos. Compilación de datos de Woodring (1966; 1974 y 1978).

Golfo del Darién hasta Santa Marta formaría parte de la subprovincia "Istmiana". Santa Marta pertenecería a la subprovincia "Samaria-Venezuela" y la Península de La Guajira a la subprovincia "Guajira".

El área de Santa Marta registra una fauna específica que corresponde a la fauna relictiva de Petuch (1976). Esta particularidad se debe a las condiciones de upwelling, proceso que ya señaló Bula-Meyer (1977) para la flora de algas.

Los arrecifes coralinos

Collins (1999) señaló que con posterioridad a la formación del Istmo de Panamá se produjo un aumento de las facies carbonatadas en el área del Caribe.

En Colombia formaciones de tipo arrecifal se extienden desde el sur de Cartagena hasta Barranquilla en una distancia superior a los 100 km. Junto a Cartagena, el Cerro La Popa está formado por unos 25 m de calizas arrecifales que se apoyan sobre shales margosas y arenosas. Anderson (1929) denominó a todo el conjunto Formación La Popa. La parte basal la considera Mioceno y la

parte superior Plioceno. En realidad esta unidad ha tenido diferentes acepciones (Porta, 1974). Link (1927) ya señaló una edad pleistónica para las calizas arrecifales. Las shales margosas contienen *Alnus* (Solé de Porta, 1960) que indica también esta edad. Sin embargo, no todos los afloramientos presentan la misma sucesión estratigráfica. En las cercanías de Arroyo Piedras, al norte de Cartagena, las calizas arrecifales se apoyan discordantes sobre unos shales grises, pero aparecen dos niveles de calizas arrecifales separados por un tramo de arenas.

La misma disposición que en Punta Piedras registró Anderson (1929) en Puerto Colombia y Puerto Salgar. Entre Cartagena y Punta Piedras, en la zona de los Morritos, las lutitas arenosas sobre las que se apoyan las calizas arrecifales contienen *Alnus*.

La presencia de *Globorotalia truncatulinoides* en las lutitas arenosas sobre las que se apoyan las calizas coralinas en Turbaco, al sur de Cartagena, señalada por Duque-Caro (1967 y 1973) confirmaría esta edad, teniendo en cuenta la edad de la primera aparición de este taxón (1.9 Ma) en el Caribe (Cotton, 1999).

Datos preliminares de U/Th, sobre colonias coralinas recogidas en diversas localidades, indican que las edades varían entre los 300.000 y los 124.000 años.

Es posible que no todos los afloramientos de calizas arrecifales que se han atribuido a la Formación La Popa sean exactamente sincrónicos si bien se localizarían todos ellos en el Pleistoceno.

Levantamiento de la Cordillera Oriental

Existen pequeñas diferencias en cuanto a la edad de la formación de esta cordillera. Según **Van der Hammen et al.** (1973) la fase más activa se situaría entre 4.5 y 2.5 Ma y entre 5-3 Ma según **Adriessen et al.** (1993). **Hoorn** (1994) y **Hoorn et al.** (1995) señalan que se inicia en el Mioceno medio (12.9-11.5 Ma.), que es prácticamente la misma edad que señaló **Guerrero** (1997): entre 12.9 y 11.8 Ma. El proceso de la formación de la Cordillera Oriental comporta variaciones significativas en la distribución hidrográfica de la región amazónica. **Hoorn et al.** (1995) han esbozado la paleogeografía de la Amazonia y los Llanos. En el Oligoceno y Mioceno inferior los aportes proceden del Escudo de las Guayanas, mientras que la Cordillera Oriental se encontraba en un estado incipiente.

Como que la Cordillera Oriental no empezó a funcionar como tal hasta finales del Mioceno medio-superior, hay datos faunísticos que hablan a favor de conexiones entre la Amazonia y el valle superior del Magdalena. En Villavieja (Huila), la capa de peces del Miembro Baraya (Formación Villavieja) ha suministrado la fauna de peces de Teleósteos (*Colossoma* y *Arapaima*) citada por **Lundberg et al.** (1986). El techo de la Formación Victoria sobre la que descansa la Formación Villavieja, ha sido datada en 12.486 Ma (**Flynn et al.** (1996). También **Bondessio & Pascual** (1977) dan a conocer los restos de un Dipnoo (*Lepidosiren*). Así mismo, **Wood** (1976) describió el quelonio *Chelus colombianus*. Todas estas formas viven actualmente en la Amazonia y una buena parte de la fauna fósil de peces del Grupo Honda es actualmente endémica de la región de la Amazonia y del río Orinoco (**Lundberg & Chernoff et al.**, 1992; **Lundberg et al.**, 1995 y **Lundberg et al.**, 1997).

A partir del Mioceno superior tienen lugar cambios paleogeográficos muy importantes: La Cordillera de los Andes va adquiriendo su actual configuración. El río Orinoco cambia a su curso actual. Los drenajes fluvio-lacustres constituyen el precursor del actual río Amazonas y sus depósitos cubren las plataformas carbonatadas del Atlántico. La conexión Amazonia, Llanos y Caribe se cierra definitivamente.

Datos aportados por la vegetación

La información más abundante es suministrada por la palinología. Los restos de macroflora (hojas, troncos y frutos) son minoritarios y tienen un valor puntual. No siempre las condiciones de sedimentación, especialmente en medios continentales, permiten un muestreo denso y apropiado. A pesar de la menor resolución de las zonas palinológicas frente a las zonas de foraminíferos planctónicos como ha señalado **Duque-Caro** (1997), aportan considerable información de orden ambiental y climático.

Valle inferior del Magdalena

Por lo que respecta al medio marino los datos son escasos y no hay en general mucha precisión en la posición estratigráfica ni en las unidades litoestratigráficas.

Germeraad et al. (1968) figuraban la Formación Tubará sin mayor precisión como Mioceno medio y superior. **Muller et al.** (1987) consideran por ejemplo la misma Formación Tubará como Mioceno sin mayor precisión, mientras que las Arcillas de Bayunca (Bayunca Clay) que se colocan encima de la Formación Tubará se les asigna una edad Plioceno-Pleistoceno.

En el valle inferior del Magdalena, la Sección de Planeta Rica, situada en el extremo sur de la Cuenca de San Jorge, (**Solé de Porta**, 1961) y las perforaciones de la Formación Ciénaga de Oro, estudiadas por **Dueñas** (1979) contienen una flora de manglar y Palmas de Oligoceno y Mioceno inferior.

Graham (1992) ha indicado que durante el Cenozoico no hay una vegetación de zonas elevadas en el área de Costa Rica y Panamá. Las mismas condiciones parece que existieron en el valle inferior del Magdalena. Se trataba de una vegetación de zonas bajas con medios de ciénaga y pantanosas y un bosque más alejado.

Algunos elementos de bosque montañoso como *Podocarpus*, *Hedyosmum* e *Ilex* viven actualmente en el bosque húmedo del Pacífico (Chocó) en zonas poco elevadas, de tal manera que el registro fósil no necesariamente debe interpretarse como evidencia de enfriamiento climático en zonas poco elevadas (**Hooghiemstra & Van der Hammen**, 1998).

Sabana de Bogotá

En la Sabana de Bogotá la sucesión palinológica es bien conocida, aunque cubre solamente el Plioceno y Cuaternario. Las dataciones absolutas a partir de muestras de afloramientos y sondeos han permitido un registro muy

completo de la evolución de las condiciones ambientales y las variaciones climáticas entre los 6 y los 2.4 Ma.

Van der Hammen & et al. (1973) establecen varias unidades litoestratigráficas y una biozonación con siete zonas palinológicas. Estas unidades y zonas son ampliadas posteriormente por **Helmens** (1990) y **Helmens & Van der Hammen** (1995). En 1995 **Van der Hammen & Hooghiemstra** introducen formalmente unidades cronoestratigráficas que se relacionan con las litoestratigráficas y las biozonas.

La unidad más antigua es la Formación Marichuela. Se caracteriza por ser detrítica grosera y se ha interpretado como depósitos de flujo torrencial y gravitatorio. No ha suministrado polen y por su posición estratigráfica se ha considerado como Mioceno.

En el Mediterráneo occidental la crisis de salinidad se desarrolló entre el Tortoniense más superior y el inicio del Messiniense en las cuencas internas (**Playà et al.**, 2000). En las cuencas marginales este evento tuvo lugar en el Messiniense superior. Los valores de 5.7 a 3.3 Ma señalados por **Gauthier et al.**, (1994) en las cuencas marginales, trasladados a la Sabana de Bogotá corresponderían a la Formación Marichuela y a la sección de Balsillas que tampoco contiene polen.

Sin duda la fase de enfriamiento del Mioceno superior tuvo una escasa repercusión en latitudes bajas, especialmente si éstas coincidían con zonas poco elevadas.

El Plioceno es bien conocido y está representado por las Zonas I, II y parte de la III, con una flora de carácter tropical cálida con *Humiria zipaconensis* (Berry). La sedimentación de esta flora tuvo lugar a una altitud de unos 500 m y en la actualidad se encuentra a una altitud de 2.250 m. Esta diferencia supone una tasa de elevación de la Cordillera Oriental en este sector de 1-5 mm año (**Adriessen et al.** 1973).

El enfriamiento climático registrado en la zona IV se sitúa a 2.7 Ma, aunque podría ser más reciente extendiéndose alrededor de 2.4 Ma. Se relacionaría con la fase final del levantamiento de la Cordillera Oriental (**Van der Hammen et al.** 1973; **Helmens**, 1990 y **Hooghiemstra**, 1995). La interpretación de este enfriamiento climático varía en relación con la posición del límite Plio-Pleistoceno. **Helmens** (1990) lo sitúa a 2.4 Ma, **Helmens & Van der Hammen** (1995) y **Van der Hammen & Hooghiemstra** (1995) entre 2.4 y 2.2 Ma y estaría relacionado con las primeras glaciaciones del Cuaternario. **Hooghiemstra** (1995) ya indicó que podría corresponder a la glaciación del Plioceno superior, pero considerando

la posición del límite en la estratigrafía continental opta por situarlo a 2.7 Ma.

Teniendo en cuenta que el límite Plio-Pleistoceno se sitúa a 1.9 Ma (**Berggren et al.**, 1995) el evento correspondería a la glaciación del Plioceno superior.

Si el cierre del Istmo de Panamá termina a 3.5 Ma como indican los últimos datos (**Collins & Coates**, 1999) y **Anderson** (2001), el enfriamiento climático estaría relacionado con este evento.

En la Figura 11 se resumen los diferentes tipos de unidades, así como la posición estratigráfica de algunas secciones y sondeos, edades absolutas y los eventos más señalados.

Intercambios entre América del Norte y América del Sur

La problemática de las migraciones de la fauna de vertebrados entre América del Norte y América del Sur ha sido discutida por diversos autores: (**Whitmore & Stewart**, 1965; **Porta**, 1969; **Hoffstetter**, 1970), entre otros.

La formación de un rosario de islas en el noroeste de Colombia y Panamá durante el final del Mioceno medio y en el Mioceno superior se ha señalado como una vía para la primera migración faunística entre las dos Américas como indicó **Duque-Caro** (1990b). Las migraciones pudieron realizarse como migraciones pasivas llevadas en balsas de vegetación arrancadas por tormentas.

La presencia de perezosos en América del Norte (**Weeb**, 1985) y de mastodontes y Prociónidos en el Mioceno superior de la Amazonia (**Frayley et al.**, 1995), pudo realizarse a través del sistema de islas en la Cuenca del Atrato, entre Colombia y Panamá. Hipótesis que no es compartida por **Iturralde-Vinent & Macphee**, (1999). Pero es la consolidación del Istmo de Panamá la que propicia el gran intercambio faunístico.

Representantes de más de 10 familias de mamíferos de América del Norte emigran a Sudamérica y se han registrado en Argentina (**Marshall & Cifelli**, 1990; **Marshall et al.**, 1979 y 1982). Algunos representantes de familias de mamíferos sudamericanos se conocen ya en el Plioceno del sur de Estados Unidos, pero los registros más abundantes corresponden al Pleistoceno: Texas, Arizona y Florida (**Marshall et al.**, 1979). **Whitmore et al.** (1965) señalaron que la existencia del Bolívar Trouhg separaba Panamá del continente sudamericano desde el Oligoceno al Plioceno. Hasta el momento la ausencia de registro de vertebrados en el norte de Colombia no permite anotar las migraciones en uno y otro sentido. Tan sólo se conoce la

MA	EDAD	FORMACIÓN MIEMBRO	UNIDADES CRONOESTRATIGRÁFICAS	BIOZONAS	EDADES	SECCIÓN	DATOS PALINOLÓGICOS
BERGGREN et al. 1995		HELMENS(1990) HELMENS & VAN DER HAMMEN(1995)	VAN DER HAMMEN HOOGHIEMSTRA (1995)	*			
1	PLEISTOCENO	SABANA	FUNZENSE	VII			
				VI			
2	GELASIENSE	SUBACHOQUE	ENGATIVENSE	V			
				IV	• 2.4	Funza	
3	PIAZENZIENSE	GUALÍ	CHOCOTENSE		• 2.7		Enfriamiento climático
		GUASCA	SISGENSE	III	• 3.2		Fase cálida
4	ZANCLIENSE	TIBAGOTA	FACATATIVENSE	II	• 3.7	Facatativá	Sin registro palinológico
		TEQUENDAMA	TEQUENDAMENSE	I	• 4.04	Mosquera	Sin registro palinológico
5	MESSINIENSE	MARICHUELA				Salto del Tequendama	Flora tropical (Humiriaceae)
6	MESSINIENSE	MARICHUELA			• 5.33	Río Frío	Sin registro palinológico
					• 6.2		Sin registro palinológico

Levantamiento
C. Oriental

Figura 11. Unidades litoestratigráficas y cronoestratigráficas y biozonas palinológicas aplicadas al Neógeno y Pleistoceno de la Sabana de Bogotá referidas a la cronoestratigrafía de **Berggren et al.** (1995). También se han señalado algunas edades absolutas y secciones del Neógeno con indicación de los eventos más significativos. Compilación a partir de los datos de: **Helmens** (1990), **Adriessen et al.** (1993), **Hooghiemstra** (1994), **Van der Hammen & Hooghiemstra** (1995) y **Helmens & van der Hammen** (1995). * Biozonas según **Adriessen et al.** (1993).

presencia de *Gyriabus royo*, un roedor de la Familia Dynomyidae, que fue descrito por **Stirton** (1953) en la Formación San Antonio Sandstone de **Beck** (1921), en las proximidades de Sincelejo (departamento de Bolívar), y cuya edad corresponde posiblemente al Plioceno (**Porta**, 1974). Otro dato se refiere a un Toxodontidae: *Mixotoxodon larensis crusafonti* descrito por **Porta** (1959) procedente de los alrededores de Corozal, con una posición estratigráfica más alta y que seguramente es ya un Pleistoceno.

Los únicos datos absolutos respecto a la fauna de mamíferos se encuentran en la Sabana de Bogotá. Corresponden a la fauna de *Haplomastodon* localizada en Mosquera, encima de una costra limonítica (**Porta**, 1961).

Este nivel forma parte de la Formación Mondoñedo en el sentido de **Van der Hammen** (1965) y su edad es de 30.245 ± 520 años según datos de **Van der Hammen** (1965).

Por lo que respecta a la flora, **Graham** (1992) señaló que las diferencias florísticas de América Central y norte de Sudamérica eran considerables en el Plioceno medio, sugiriendo que el Istmo no era todavía un corredor efectivo para la migración.

Bibliografía

Adameck, S. Frohlich, C. & Pennington, W. 1988. Seismicity of the Caribbean-Nazca boundary: constraints on microplate tectonics of the Panama region. *Journal of Geophysical Research.* **93:** 2053-2075.

- Adriessen, P.A.M., Helmens, K.F., Hooghiemstra, H., Rtezebos, P.A. & Van der Hammen, Th.** 1993. Absolute chronology of the Pliocene-Quaternary sediment sequence of the Bogota area, Colombia. *Quaternary Science Review*. **12** (7): 483-501.
- Allmon, W.D., Rosenberg, G., Portell, R.W. & Schindler, K. S.** 1993. Diversity of Atlantic coastal plain mollusks since the Pliocene. *Science*. **260**: 1626-1629.
- Allmon, W.D., Rosenberg, G., Portell, R.W. & Schindler, K.S.** 1996. Diversity of Pliocene-Recent mollusks in western Atlantic: extinction, origination and environmental change. in *Evolution and environment in tropical America* J.B.C Jackson, A.F. Budd, & A.G. Coates (eds.) University of Chicago Press, Chicago: 271-302.
- Anderson, F.M.** 1926. Original source of oil in Colombia. *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists*. **10** (4): 382-40.
- Anderson, F.M.** 1927. The marine miocene deposits of North Colombia. *Academy of Sciences*. **14** (3): 87-95.
- Anderson, F.M.** 1929. Marine Miocene and related deposits of north Colombia. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. **18** (4): 73-213.
- Anderson, 2001.** Temporal and geographic size trends in Neogene Corbulidae (Bivalvia) of tropical America: using environmental sensitivity to decipher causes of morphologic trends. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **166**: 101-120.
- Bandy, O.L.** 1970. Upper cretaceous-Cenozoic paleobathymetric cycles eastern Panama and northern Colombia. *Transactions Gulf Coast Association of Geological Society*. **20**: 181-193.
- Barrero, D., Álvarez, J. Kassem, T.** 1969. Actividad ígnea y tectónica en la Cordillera Central durante el Meso-Cenozoico. *Boletín Geológico*, **17** (1-3): 145-173.
- Barrios, M.** 1961. Algunos moluscos del Terciario medio de Colombia. *Boletín Geológico*. **6** (1-3): 213-306.
- Beck, E.** 1921. Geology and oil resources of Colombia the coastal plain. *Economic Geology*. **16** (17): 457-473.
- Berggren W.A. D.V. Kent, M.P. Aubry & J. Handerbold** (eds.). 1995. Geochronology, Time scales and global stratigraphy correlation. SEPM Special Publication **54**:
- Bondesio, P. & Pascual, R.** 1977. Restos de Lepidosirenidae (Osteichthyes, Dipnoi) del Grupo Honda (Mioceno tardío) de Colombia. Sus detonaciones paleoambientales. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. **32** (1): 34-43.
- Blow, W.H.** 1969. Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal Biostratigraphy. in: P. Bronniman & H.H. Renz (eds.). *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Micropaleontology*. Geneva. E. J. Brill, 1: 199-241. Geneva.
- Bordine, B.W.** 1974. Neogene biostratigraphy and paleoenvironments Lower Magdalena Basin, Colombia. Ph. D Dissertation, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. Department of Geology: 262 pp.
- Bueno, R.** 1970. The Geology of the Tubara region Lower Magdalena Basin. Eleventh Field Conference, 27-28 February: 299-324.
- Bula-Meyer, G.** 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la Costa Caribe de Colombia. *Annales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*. **9**: 45-71.
- Bürgl, H.** 1961. Historia Geológica de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* **1** (43): 137-191.
- Bürgl, H., Barrios, M. & Rostrom, A.M.** 1955. Micropaleontología y estratigrafía de la sección de Arroyo Saco, departamento del Atlántico. *Boletín Geológico*. **8** (1): 1-114.
- Case, J.E, Durán, L.G., López, A & Moore, W.R.** 1971. Tectonic investigations in western Colombia and eastern Panama. *Bulletin of the Geological Society of America*. **82**: 2685-2712.
- Coates, A.G., Jackson, J.B.C., Collins, L.S., Cronin, T.M., Bybakk, L. M., Jung, P. & Obando, J.A.** 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western of Panama. *Geological Society of America Bulletin*. **104** (7): 814-828.
- Collins, L.S.** 1995. Environmental changes in Caribbean shallow water relative to the closing Tropical American seaway. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (eds.) *Evolution and environment in tropical America*. University of Chicago Press: 130-167.
- Collins, L.S.** 1999. The Miocene to Recent diversity of Caribbean benthic foraminifera from the Central American Isthmus. In: Collins, L.S. & Coates, A.G. (eds.). *A paleobiologic survey of caribbean faunas from the Neogene of the Isthmus of Panama*. *Bulletins of American Paleontology*, **357**: 91-107.
- Collins, L. S., Coates, A. G., Bergreen, W.A., Aubry, M.P. & Zangh, J.** 1996. The Late Miocene Panama Isthmus Strait. *Geology*. **24** (8): 687-690.
- Cossio, U.** 1994. Mapa geológico generalizado del departamento de Chocó. Escala 1:600.000 Memoria Explicativa. Ingeominas: 7-46.
- Corliss, B.H.** 1985. Microhabitats of benthic Foraminifera with deep-sea sediments. *Nature* **314**: 435-438.
- Corliss, B.H.** 1991. Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*. **17** (3-4): 195-236.
- Corliss, B.H. & Chen, C.** 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology*. **16** (8): 716-719.
- Cotton, M.A.** 1999. Neogene planktic foraminiferal biochronology of the South Central American Isthmus. In: Collins, L.S. & Coates, A.G. (eds.). *A Paleobiologic Survey of Caribbean faunas from the Neogene of the Isthmus of Panama*. Panama Paleontology Project. *Bulletins of American Paleontology*. **357**: 61-80.
- Díaz, J.M.** 1995. Zoogeography of marine gastropods in the Southern Caribbean: a new look at provinciality. *Caribbean Journal of Science*. **31** (1-2): 104-121.
- Dueñas, H.** 1979. Estudio palinológico del Pozo -E-22, Oligoceno superior a Mioceno inferior, Planeta Rica, norte de Colombia. *Boletín Geológico*. **23** (3): 96-115.

- Duque-Caro, H.** 1967. Observaciones generales a la bioestratigrafía y geología regional en los departamentos de Bolívar y Córdoba. *Boletín de Geología*. Universidad Industrial de Santander. 24: 71-87.
- Duque-Caro, H.** 1971. A reply to "On planktonic foraminiferal zonation in the Tertiary of Colombia". *Micropaleontology*, 17 (3): 365-368.
- Duque-Caro, H.** 1972a. Ciclos tectónicos y sedimentarios en el norte de Colombia y sus relaciones con la paleoecología. *Boletín Geológico*. 19 (3): 1-23.
- Duque-Caro, H.** 1972b. Relaciones entre la bioestratigrafía y la cronoestratigrafía en el llamado Geosinclinal de Bolívar. *Boletín Geológico*. 19 (3): 25-68.
- Duque-Caro, H.** 1975. Los foraminíferos planctónicos y el Terciario de Colombia. *Revista Española de Micropaleontología*. 7 (3): 403-427.
- Duque-Caro, H.** 1976. Características estratigráficas y sedimentarias del Terciario marino de Colombia. *Segundo Congreso Latinoamericano de Geología*. 945-964.
- Duque-Caro, H.** 1978. Major structural elements and evolution of northwestern Colombia. In: J.S. Watkins, L. Montadert & P.W. Dickerson (eds.). *Geological and Geophysical investigations of continental margins*. AAPG. 29: 329-351.
- Duque-Caro, H.** 1984. Structural style, diapirism, and accretionary episodes of the Sinú-San Jacinto terrane, southwestern, Caribbean borderland. In: W. E. Bonini, R.B. Hargraves & R. Shagam (eds.). *The Caribbean South American plate boundary and regional tectonic*. 162: 303-316.
- Duque-Caro, H.** 1990a. The Choco Block in the northwestern corner of South America: Structural tectonostratigraphy and paleogeographical implications. *Journal of South American Earth Sciences*. 3 (19): 71-84.
- Duque-Caro, H.** 1990b. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Paleocology*. 7 (3-4): 203-234.
- Duque-Caro, H.** 1997. The Llanos Basin (Colombia). *Journal of Petroleum Geology*. 20 (1):96-99.
- Duque-Caro, H., Guzmán, G. & Hernández, R.** 1996. Mapa geológico de Colombia. Plancha 38. Carmen de Bolívar. Ingeominas: 1-83.
- Durham, J. W.** 1985. Movement of the Caribbean plate and its importance for biogeography in the Caribbean. *Geology*. 13 (1): 123-125.
- Frayley, C.D. & Campbell, K.E. & Romero-Pittma, L.** 1996. Early proboscideans in the Amazon Basin of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 16 (suppl.) 34A:
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A. & Muller, J.** 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 6 (3-4): 188-348.
- Gautier, F., Clauzon, G., Suc, J.P., Cravate, J. & Violanti, D.** 1994. Age et durée de la crise de salinité messinienne. *Comptes Rendu Academie des Sciences Paris*. 318 (ser. II): 1103-1109.
- Graham, A.** 1992. Utilization of the isthmian land bridge during the Cenozoic paleobotanical evidence for timing and selective influence of altitudes and climate. *Review of Paleobotany and Palynology*. 72 (1-2): 119-128.
- Grosse, E.** 1926. El Terciario carbonífero de Antioquia. 361pp. Dietrich Reimer Ed.
- Guerrero, J.** 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In: Kay, R., Madden, R.H. Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (Eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press: 15-43.
- Haffer, J.H.** 1970. On the Geology of the Uraba and northern Choco regions, NW Colombia. Colombian Petroleum Company. Open File Report 809: 1-106.
- Helmens, K. F.** 1990. Neogene-Quaternary Geology of the High Plain of Bogotá (Eastern Cordillera, Colombia). *El Cuaternario de Colombia*. 17:1-202.
- Helmens, K.F. & Van der Hammen, Th.** 1994. The Pliocene and Quaternary of the High Plain of Bogotá (Colombia): a history of tectonic uplift basin development and climatic changes. *Quaternary International*. 21: 41-61.
- Hoffstetter, R.** 1971. Vertebrados cenozoicos de Colombia. Yacimientos, fauna y problemas planteados. *Geología Colombiana*, 8: 37-62.
- Hooghiemstra, H.1 & Ran, E.T.H.** 1993. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quaternary International*. 21: 68-80.
- Hooghiemstra, H.** 1995. Los últimos tres millones de años en la Sabana de Bogotá: registro continuo de los cambios climáticos de vegetación y clima. *Análisis Geográficos* 24: 33-50.
- Hoorn, C.** 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*. 105 (3-4): 267-309.
- Hoorn, C.** 1994. An environmental reconstruction of the paleo-Amazon River (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 310 (1-2): 187-238.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A. & Lorente, M.A.** 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns Miocene northern South America. *Geology* 23 (3): 237-240.
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhhee, R.D.E.** 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic Biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 238: 1-95.
- Jackson, J.B.C., Jung, P., Coates, A.G. & Collins, L.S.** 1993. Diversity and extinction of tropical american mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. *Science*. 260: 1624-1629.
- Jackson, J.B.C., Budd, A.F. & Coates, A. G.** (eds.). 1996.- Evolution and environment in Tropical America. The University of Chicago Press: 1-425. Chicago & London.

- Jackson, J.B.C., Jung, P. & Fortunato, H.** 1996. Paciphila revisited: transisthmian evolution of the *Strombina* Group (Gastropoda: Collumbellidae) in: J.B.C. Jackson, A.B. Budd & G. Coates (eds.) Evolution and environmental in Tropical America. The University of Chicago Press: 234-270.
- Jackson, J.B.C., Todd, A., Fortunato, H. & Jung, P.** 1999. Diversity assemblages of Neogene Caribbean Molluscs of lower Central America. in: L.S. Collins, A.G. Coates (eds). A paleobiotic Survey of Caribbean faunas from the Neogene of the Isthmus of Panama. *Bulletins of American Paleontology*. **357**: 193-230.
- Jung, P.** 1965. Miocene Mollusca from the Paraguana Peninsula, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology*. **49** (223): 389-673.
- Jung, P.** 1989. Revision of the *Strombina*-group (Gastropoda: Collumbellidae), fossil and living. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **111**: 1-298.
- Keller, G., Zenker, C.E., Stone, S.M.** 1989. Late Neogene history of the Pacific-Caribbean gateway. *Journal of Foraminiferal Research*. **2** (1): 73-108.
- Kellogg, J.N. & Vega, V.** 1995. Tectonic development of Panama, Costa Rica and the Colombian Andes: Constrains from Global Positioning System geodetic studies and gravity. in: P. Mann (ed.). Geologic and Tectonic Development of the Caribbean Plate Boundary in South Central America. Geological Society of America. Special Paper **295**: 75-90.
- Kolarski, R.A., Mann, P. Monechi, S.** 1995. Stratigraphic development of southwestern Panama as determined from interpretation of marine seismic data and onshore geology. In: Mann, P. (ed.). Geologic and Tectonic development of the Caribbean plate boundary in southern Central America. Vol. Special Paper. **295**: 159-188. Deformation in Panama. *Geology*. **18** (6): 558-562.
- Link, T.A.** 1927. Post-Tertiary strand-lines oscillations in the Caribbean Coastal Area of Colombia, South America. *Journal of Geology*. **35** (1): 58-72.
- Lundberg, J. G., Machado-Alison, A. & Kay, R.F.** 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science*. **234**: 208-209.
- Lundberg, J. G. & Chernoff, B.** 1992. A Miocene fossil of the Amazonian fish Arapaima (Teleostei, Arapaimidae) from the Magdalena River region of Colombia-Biogeographic and evolutionary implications. *Biotropica*. **24**. (1): 2-14.
- Lundberg, J.G.** 1997. Freshwater Fishes and their paleobiotic implicatios. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli & J. J. Flynn (eds.). Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press: 67-91. Washington.
- MacNeil, F.S.** 1938. Species and genera of Tertiary Noetinae. *U.S. Geological Survey Professional Paper*. **189A**: 1-49.
- Mann, P. & Corrigan, J.** 1990. Model for Late Neogene deformation in Panama. *Geology*. **18** (6): 558-562.
- Mann, P., Kolarsky, R. A.** 1995. East Panama deformed belt: structure, age, and neotectonic significance. In: Mann, P. (ed.). Geologic and tectonic development of the caribbean plate boundary in Southern Central America. *Geological Society of America*. Special Paper. **295**: 11-130.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. & Tedford, R.H.** 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science*. **204** (4390): 272-279.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J. & Raup, D.M.** 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*. **215** (4538): 1351-1357.
- Marshall, L.G. & Cifelli, R.L.** 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata*. **19** (4): 169-210.
- Muller, J. Di Giacomo, E & Van Erve, A.M.** 1987. A palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary and Quaternary of Northern South America. A.A.S.P. *Contribution series*. **19** : 7-76.
- Nicol, D.** 1945. Reestudy of some Miocene species of *Glycymeris* from Central America and Colombia. *Journal of Paleontology*. **19** (6): 622-624.
- Nygren, W.E.** 1950. The Bolivar Geosyncline in northwestern South America. *Bulletin of the American Association Petroleum Geologists*. **4** (10): 1998-2006.
- Oinomikado, T.** 1939 Miocene mollusca from the neighbourhood of Cucurupi, Department of Chocó, Colombia. *Transactions of Palaeontological Society of Japan*. **46**: 617-630.
- Petters, V. & Sarmiento, R.** 1956. Oligocene and lower Miocene biostratigraphy of the Carmen-Zambrano area, Colombia. *Micropaleontology*. **2** (1): 7-35.
- Petuch, E.J.** 1976. An unusual molluscan assemblage from Venezuela. *The Veliger*. **18** (3): 322-325.
- Petuch, E.J.** 1981. A relict Neogene Caenogastropod fauna from the northern South America. *Malacologia*. **20** (2): 307-347.
- Petuch, E.J.** 1982. Geographical heterochronology: contemporaneous coexistence of Neogene and Recent Molluscan faunas in the Americas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology*. **37** (2-4): 277-31.
- Pilsbry, H.A., Brown, A.P.** 1917. Oligocene fossils from the neighborhood of Cartagena, Colombia, with notes on some Haitian species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. **63**: 32-41.
- Playà, E., Ortí, F. & Rosell, L.** 2000. Marine non-marine sedimentation in the upper Miocene evaporites of the Eastern Betics, SE Spain: sedimentological and geochemical evidence. *Sedimentary Geology*. **133**: 135-166.
- Porta, J. de.** 1959. Nueva subespecie de Toxodóntido del Cuaternario de Colombia. *Boletín de Geología*. Universidad Industrial de Santander. **3**: 55-61.
- Porta, J. de.** 1961. La posición estratigráfica de la fauna de mamíferos del pleistoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín de Geología*. UIS. **7**: 37-54.
- Porta, J. de.** 1962. Consideraciones sobre el estado actual de la estratigrafía del terciario en Colombia. *Boletín de Geología*. UIS. **9**: 5-43.
- Porta, J. de.** 1969. Les Vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du Continent Sud-Américain. *Palaovertebrata*, **2** (2): 77-94.

- Porta, J. de.** 1970. On planktonic foraminiferal zonation in the Tertiary of Colombia. *Micropaleontology*. **16** (2): 216-220.
- Porta, J. de.** 1974. Lexique Stratigraphique International. Volume V Amérique Latine. Fasc. 4: 1-692. Centre National de la Recherche Scientifique. Paris.
- Rosoff, D.B. & Corliss, B. H.** 1992. An analysis of recent deep-sea benthic foraminiferal morphotypes from the Norwegian and Greenland Seas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **1** (1-2): 13-20.
- Royo y Gómez, J.** 1942. Fósiles del Terciario del Norte de Colombia. *Compilación Estudios Geológicos Oficiales de Colombia*. **5**: 461-488.
- Royo y Gómez, J.** 1950. Geología de la Isla de Tierrabomba, Cartagena, y estudio del abastecimiento de Caño de Loro mediante aguas subterráneas. *Compilación Estudios Geológicos Oficiales de Colombia*. **8**: 33-66.
- Redmond, C.D.** 1953. Miocene foraminifera from Tubara Beds of Northern Colombia. *Journal of Paleontology*. **27** (5): 703-733.
- Skyes, L.R., McCann, W.R. & Kafka, A.L.** 1982. Motion of Caribbean plate during last 7 million years and implications earlier Cenozoic movements. *Journal of Geophysical Research*. **17**: 10656-10676.
- Smith, J.T.** 1991. Cenozoic giant pectinids from California and the Tertiary Caribbean Province. U. S Geological Survey *Professional Paper*. **1391**: 1-155.
- Solé de Porta, N.** 1960. Observaciones palinológicas sobre el Plioceno de Cartagena (Colombia). *Boletín de Geología*. **4**: 45-50.
- Solé de Porta, N.** 1961. Contribución al estudio palinológico del Terciario de Colombia. *Boletín de Geología*. **7**: 55-81.
- Stirton, R.A.** 1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bulletin Society Geological of America*. **64**: 603-622.
- Stone, B.** 1968. Planktonic foraminiferal zonation in the Carmen-Zambrano area, Colombia. *Micropaleontology*. **14** (3): 363-364.
- Van den Bold, W.A.** 1966. Upper Miocene Ostracoda from the Tubara Formation (northern Colombia). *Micropaleontology*. **12** (3): 360-364.
- Van der Hammen, Th.** 1957. Estratigrafía palinológica de la Sabana de Bogotá (Cordillera Oriental). *Boletín Geológico*. **5** (2): 187-303.
- Van der Hammen, Th.** 1965. The age of the Mondoñedo Formation and the Mastodon fauna of Mosquera. *Geologie en Mijbouw*. **44**: 384-390.
- Van der Hammen, Th.** 1978. Stratigraphy and environments of the Upper Quaternary of the El Abra Corridor and rock shelters (Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **25** (1-2): 111-162.
- Van der Hammen, Th.** 1978. Prehistoric Man on the Sabana of Bogotá: data for an ecological prehistory. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **25** (1-2): 179-190.
- Van der Hammen, Th. & Helmens, K.F.** 1995. Memoria explicativa para los mapas del Neógeno-Cuaternario de la Sabana de Bogotá. Cuenca alta del río Bogotá (Cordillera Oriental, Colombia). *Análisis Geográficos*. **24**: 96-142.
- Van der Hammen, Th. & Hooghiemstra, H.** 1995. Cronoestratigrafía y correlación del Plioceno y Cuaternario de Colombia. *Análisis Geográficos*. **24** 51-67.
- Van der Hammen, Th. Werner, J. H., & Van Dommelen, H.** 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Review of Paleobotany and Palynology*. **16**: 1-222.
- Vermeij, G.J. & Petuch, E.J.** 1986. Differential extinction in tropical American molluscs: Endemism, architecture, and the Panama land bridge. *Malacologia*. **27** (1): 29-41.
- Vokes, E.H.** 1988. Muricidae (Mollusca): Gastropoda of the Esmeraldas beds, Northwestern Ecuador. *Tulane Studies*. **21** (1): 1-50.
- Vokes, E.H.** 1990. Cenozoic Muricidae of the Western Atlantic region. Part. VIII. *Murex* s.s., *Haustellum*, *Chicoreus* and *Hexaplex*. Additions and corrections. *Tulane Studies*. **23** (1-3): 1-96.
- Vokes, E.H.** 1992. Cenozoic Muricidae of the Western Atlantic region. Part. IX. *Pterynotus*, *Poirieria*, *Aspella*, *Dermomurex*, *Colotrophon*, *Acantholabia* and *Attiliossa*; additions and corrections. *Tulane Studies*. **25** (1-3): 1-108.
- Weeb, S.D.** 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: F.G. Stheli & S.D. Webb (eds.). *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press: 357-386. New York.
- Weisbord, N. E.** 1929. Miocene Mollusks of Northern Colombia. *Bulletin American Paleontology*. **14** (4): 1-310.
- Weisbord, N.E.** 1962. Late Cenozoic gastropods from the northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology*. **42** (193): 1-672.
- Weisbord, N.E.** 1964. Late Cenozoic Pelecypods from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology*. **54** (204): 5- 564.
- Whitmore, F.C. & Stewart, R.H.** 1965. Miocene Mammals and Central American Seaways. *Science*. **148**: 180-185.
- Wood, R.C.** 1976. Two new species of *Chelus* (testudines, Pleurodira) from the late Tertiary of northern South America. *Breviora*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University. **435**: 1-26.
- Woodring, W.P.** 1965. Endemism in Middle Miocene Caribbean Mann, P. & Corrigan, J. 1990. Model for Late Neogene mollusca faunas. *Science* **148** (3672): 961-963.
- Woodring, W. P.** 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. *Proceedings of the American Philosophical Society*. **110** (6): 425-443.
- Woodring, W.P.** 1974. The Miocene Caribbean faunal Province and its subprovinces. *Verhandlungen Naturforschende Gesellschaft in Basel*. **84** (1): 209-213.
- Woodring, W.P.** 1982. Geology and Paleontology of Canal zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamusiidae to Cuspidariidae. Additions to Families covered in P 306-E. Additions to Gastropods; Cephalopods. *Geological Survey Professional Paper*. **306-F**: 541-759.

CUBIERTAS PIROCLÁSTICAS CENOZOICAS EN LA PARTE SEPTENTRIONAL DEL VALLE MEDIO DEL MAGDALENA Y MESAS DE SANTANDER

por

Jaime Galvis Vergara & Diego Mojica Corchuelo

Resumen

Galvis Vergara, J. & D. Mojica Corchuelo: Cubiertas piroclásticas cenozoicas en la parte septentrional del Valle Medio del Magdalena y Mesas de Santander. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27(103): 217-223, 2003. ISSN 0370-3908.

Hay rocas volcánicas ácidas en la parte norte del valle medio del río Magdalena y en las mesas de Santander, cuya relación con los sedimentos cretácicos no es comprendida claramente. En algunos sectores han sido confundidas con sedimentos cenozoicos. En otras localidades han sido cartografiadas como rocas volcánicas del Juratriásico o no se les ha asignado edad, y en algunos sectores de la región cordillerana de Santander, han recibido denominaciones propias de formaciones sedimentarias del Cretáceo.

Palabras clave: Cubiertas piroclásticas, cretáceo, rocas volcánicas, Cordillera Oriental, Santander, Valle del río Magdalena.

Abstract

In the northern part of the middle Magdalena river valley and in the Santander tablelands, there are volcanic rocks, whose relation with the Cretaceous sediments has not been clearly understood. In some sectors they have been mistaken Cenozoic sediments. In other places, they have been mapped as volcanic rocks of Jura-triassic age or they are without age estimates and in some sector of the cordilleran region in Santander, they received names of Cretaceous sedimentary formations.

Key words: Cretaceous, volcanic rocks, Cordillera Oriental, Santander, Magdalena river valley.

Introducción

El Magdalena medio, a pesar de haber sido un área clave en la producción de petróleo, es una región cuya geología ha sido deficientemente conocida e interpretada; de una parte, la presencia de varias fajas de territorio, en las cuales se encuentran secuencias de sedimentos totalmente disímiles, limitadas por fallas direccionales de rumbo NE-SW, no han sido mencionadas por autor alguno en la región. En general, los artículos e informes al respecto, se basan en el clásico artículo de **Luis G. Morales** publicado en "The Habitat of Oil", el cual asume que la estratigrafía del valle del Magdalena es uniforme y además coincide con la de la parte cordillerana de Santander. Por otra parte, ningún autor se refiere a los depósitos volcánicos cenozoicos que se observan en la parte norte del valle medio del Magdalena ni a los que se encuentran en las mesetas cordilleranas de Santander.

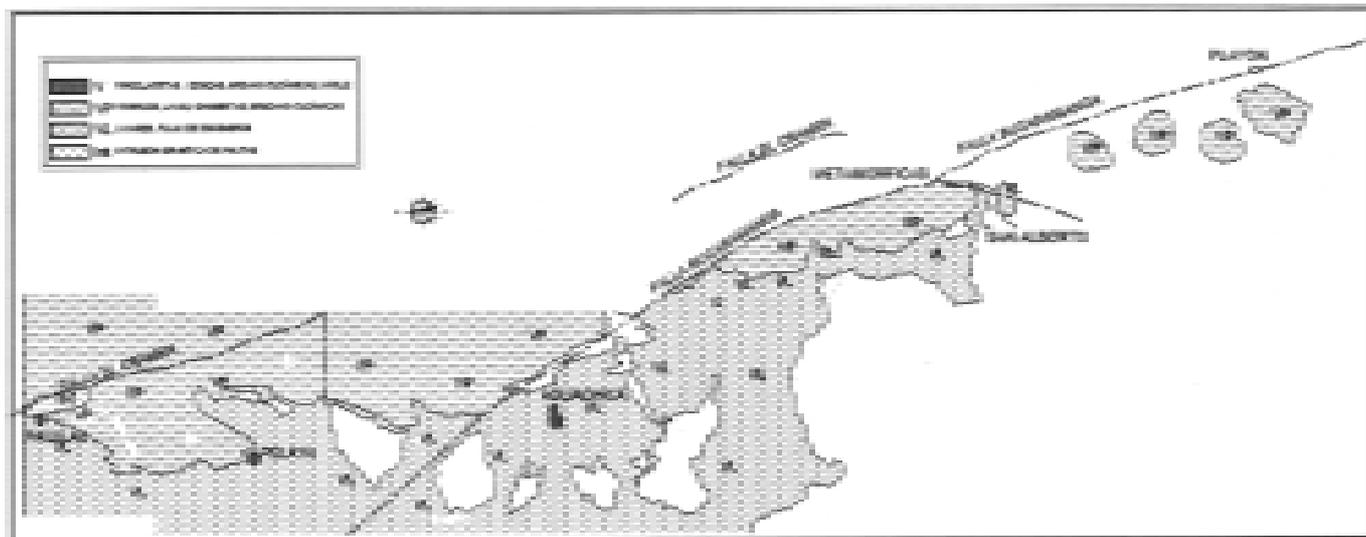
Distribución geográfica de las vulcanitas

Las vulcanitas en mención se encuentran en un área muy amplia, en el valle medio del Magdalena se presentan desde El Banco y Curumaní al Norte, hasta el río Lebrija y probablemente más al Sur, en forma de extensos lahares observables en Aguachica, Gamarra y San Alberto, derrames de lavas como las que se observan en la zona de Totumal, bajo las cuales se encuentran rocas sedimentarias del Cretáceo, (identificadas en ventanas estratigráficas y en los pozos petroleros de Totumal y Buturama) y en sectores de los municipios de Pailitas, Pelaya, Tamalameque y La Gloria, brechas volcánicas en amplias zonas de Pelaya y Pailitas, vecinas a la carretera

troncal de Oriente. También se observan brechas y aglomerados en la quebrada Norean, al Norte de Aguachica, al Oriente de San Alberto y San Martín, entre la planicie del Magdalena y la falla de Bucaramanga.

Más al Sur, las vulcanitas riolíticas se encuentran entre la falla de Bucaramanga y la planicie del Magdalena, en amplios sectores, en las partes más prominentes topográficamente, entre La Esperanza, el Playón y Rionegro (**Ward, Goldsmith, Cruz & Restrepo, 1973**) cubriendo sedimentitas cretáceas y sedimentos de la formación Bocas. (En la cartografía existente figuran como "riolitas" sin referencia alguna a su edad). Observando las imágenes de satélite al Oeste del Playón, se observa una prominencia topográfica de forma ovalada que da la impresión de un edificio volcánico. Según el informe del Inventario Minero Nacional (**Ward, Goldsmith, Cruz & Restrepo 1973**), allí se encuentran también rocas hipoabisales.

En la región de Bucaramanga, se presentan depósitos piroclásticos (Fotografía 1), que constituyen la meseta donde se encuentran la ciudad y las poblaciones vecinas de Floridablanca y Piedecuesta. El material de grano fino que se halla en dichos depósitos es tobáceo y en los niveles de bloques y guijarros, estos son riolíticos, casi en su totalidad (cabe anotar que en el área inmediata del Macizo de Santander no hay rocas efusivas). Las mesetas de Bucaramanga y Floridablanca presentan una morfología (Fotografía 2) muy similar a la que se observa en la región de Ocaña en la denominada formación Algodonal, de origen volcánico (**Galvis & Rodríguez, 1995**). Es posible que las piroclastitas de Bucaramanga, en algunos sitios, estén acompañadas de lavas o ignimbritas; las rocas que infrayacen esos depósitos han sido muy poco estudiadas

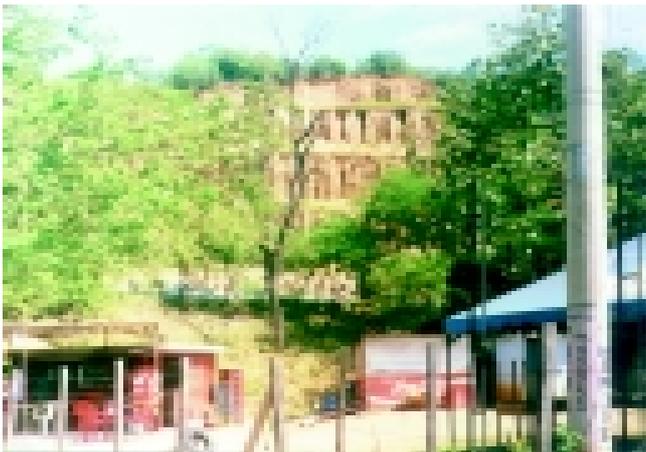




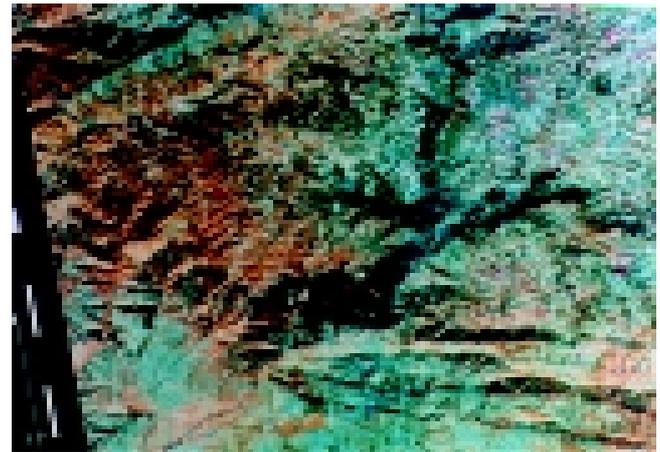
Fotografía 1. Brecha volcánica en proceso de meteorización en un corte de la avenida que comunica Bucaramanga con Floridablanca.



Fotografía 2. Lahar de Bucaramanga carretera entre el Café Madrid y Girón.



Fotografía 3. Areniscas tobáceas vía entre el aeropuerto de Palonegro y Lebrija.



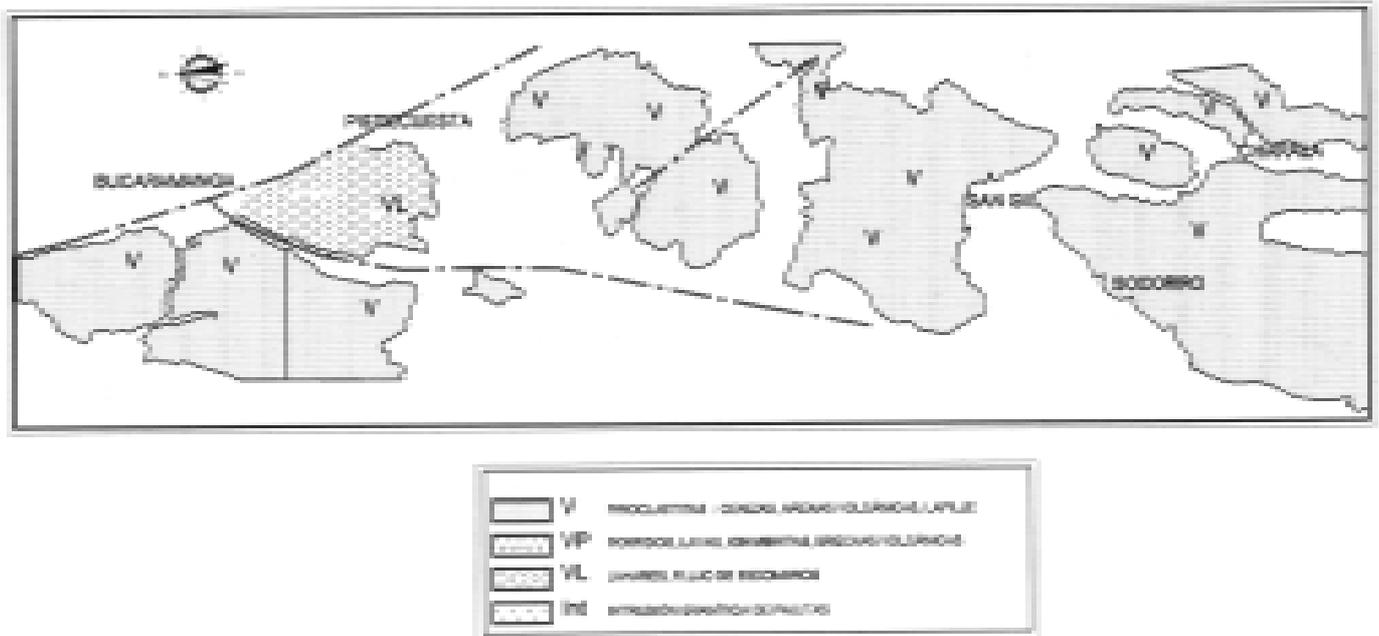
Fotografía 4. Imagen de satélite donde se puede observar como las areniscas tobáceas del Llano de Palmas sobreyacen a las rocas sedimentarias cretáceas de la zona de Conchal y Vanegas.



Fotografía 5. Imagen de satélite donde se puede observar la cubierta piroclástica tabular sobre las unidades litológicas del Cretáceo.



Fotografía 6. Lavas terciarias en la zona de Totumal, carretera Aguachica-Ocaña.



y en algunos sectores como la vía Piedecuesta-Guatiguará (localización antigua del Instituto Colombiano del Petróleo), se encuentran rocas cuarzo feldespáticas meteorizadas de origen magmático, las cuales pueden ser lavas o pueden pertenecer a una intrusión. En la vía que conduce de Los Curos a la Mesa de los Santos, se observan pórfidos rojos (los cuales no aparecen en los mapas geológicos publicados); estos no presentan relación con rocas precretáceas.

Además de las vulcanitas referidas, cabe mencionar las areniscas tobáceas (Fotografía 3) rojizas que se presentan subhorizontales entre el aeropuerto de Bucaramanga, la población de Lebrija y el paraje de Portugal y en el Llano de Palmas al Norte del río Lebrija. En los mapas geológicos (**Ward, Goldsmith, Cruz & Restrepo, 1973**) aparecen asignadas a la formación Girón, pero claramente se puede observar que se hallan discordantes sobre dicha formación y sobre sedimentitas cretáceas, tal como se presentan al Occidente del Llano de Palmas, donde sobreyacen a las sedimentitas cretáceas de Conchal y Vanegas (ver fotografía 4).

En las mesas de Barichara y Los Santos se presenta una cubierta de arenas tobáceas y cenizas volcánicas argilizadas. Dichas arenas al Nordeste de la falla de Los Santos o Aratoca, aparecen en los mapas geológicos con las denominaciones de formación Tambor o formación Los Santos, supuestamente del cretáceo inferior, a pesar de presentarse

muy poco consolidadas. La cubierta piroclástica también se encuentra en Aratoca, San Gil, Mogotes, Socorro, Charalá, Coromoro, Oiba, Guadalupe y posiblemente en el tope de la serranía de Los Cobardes, formando una superficie plana que se encuentra disectada por los cañones de los ríos Suárez, Fonce, Chicamocha y algunos de sus afluentes (ver fotografía 5). En general, se encuentran arenas tobáceas grises, en parte rojizas o amarillentas y cenizas volcánicas argilizadas de tonos rojos y amarillos. En algunos sitios, como en la carretera de Confines a Charalá, presentan intercalaciones de arenas cuarzosas.

En los mapas geológicos publicados (**Pulido, 1979**) (**Vargas, Arias, Jaramillo & Téllez, 1981**), las unidades mencionadas aparecen con denominaciones de formaciones sedimentarias del Cretáceo; en áreas de Aratoca, Curití y Mogotes las llaman formación Tambor, en Socorro, Oiba, Charalá, San Gil aparecen bajo las denominaciones de formación "La Paja Arenoso" y Formación Simití, en la zona de Guadalupe como "Areniscas de Chiquinquirá", en Gámbita, Togüi y Santa Ana "techo de la formación Arcabuco" (**Renzone, 1967**).

En general, en cada sector les asignaron el nombre de la unidad geológica que supuestamente debería sobreyacer a la identificada debajo.

A lo anterior cabe agregar la presencia, en la región de Onzaga, Coromoro y parte septentrional del páramo de



Fotografía 7. Vulcanitas riolíticas rosadas, entre montecitos y Aguachica.



Fotografía 8. Brecha volcánica.



Fotografía 9. Bloques de caliza en brecha volcánica.



Fotografía 10. Brecha volcánica en cercanías de Pelaya.



Fotografía 11. Cenizas volcánicas al lado de la vía férrea Gamarra-Acapulco.



Fotografía 12. Lahar en vecindades de Aguachica.

La Rusia, de riolitas en forma de lavas y piroclastitas que cubren una amplia extensión. La morfología parece indicar que allí hay varios focos volcánicos. En los mapas publicados (**Vargas, Arias, Jaramillo & Téllez, 1981**) estas vulcanitas figuran de edad Juratriásica, aunque una serie de aspectos tales como la presencia de vidrio, la presencia de xenolitos de rocas cretáceas y otros, indican que se trata de rocas efusivas del Cenozoico.

Además, en esa región no se encuentran los sedimentos rojos del Juratriásico, que típicamente se encuentran asociados con las vulcanitas del Mesozoico inferior.

Características Litológicas

Las vulcanitas cenozoicas al Este del río Magdalena se presentan como lavas de textura afanítica en sectores de la carretera troncal de Oriente, entre Pelaya y Pailitas y en el sector de Totumal de la carretera Aguachica-Ocaña (ver fotografía 6). El color varía, aunque predominan los tonos claros, especialmente rosado (ver fotografía 7), gris claro, beige blanco amarillento. Se observa textura porfirítica en la quebrada Norean, al Norte de Aguachica y también al Occidente del Playón. En la región de Onzaga se observan lavas de color gris claro, en algunos lugares son rosadas y gris verdosas, en sectores son afaníticas con textura perlítica, en otros sitios son porfiríticas (**Téllez, Vargas, Jaramillo & Arias 1981**). Se encuentran ignimbritas de color gris manchado en la zona entre Pailitas, Pelaya y Tamalameque. También se observan ignimbritas y lavas al Nordeste de San Alberto, hacia el pie de la cordillera, donde aparecen en las planchas cartográficas (**Arias & Vargas, 1978**), bajo la denominación de formación Bocas. Se presentan brechas volcánicas (Fotografía 8) en varios lugares desde Curumaní hasta Aguachica, algunas de ellas con bloques muy grandes de caliza, lo que permite creer que se presenten diatremas (Fotografías 9 y 10). También se observan brechas volcánicas entre Bucaramanga y Floridablanca (Fotografía 1).

Se pueden observar lahares de gran extensión entre Aguachica y Gamarra (ver fotografías 11 y 12), al Sur de Aguachica y en toda el área metropolitana de Bucaramanga.

Las arenas volcánicas se presentan muy friables y con colores gris, blanco o amarillo, siempre presentan matriz tobácea pulverulenta. Las cenizas volcánicas se presentan argilizadas, con colores rojo, naranja y amarillo. Se encuentran formando la cubierta de las mesetas de Santander. La superficie de esa cubierta presenta grandes surcos (Fotografía 13) que parecen irradiar de la zona del páramo de Tierra Colorada entre Coromoro, Onzaga y el páramo de Canutos.



Fotografía 13. Surcos en la superficie de la cubierta piroclástica en cercanías de Charalá.

Conclusiones

En la parte septentrional del valle medio del Magdalena y las mesetas de Santander, hay una extensa cubierta volcánica cenozoica. Parece haber dos focos diferentes, las rocas efusivas de la zona norteña del valle medio del Magdalena, parecen proceder de edificios volcánicos identificados en la región de Ocaña (**Galvis & Rodríguez, 1995**), de los cerros de Bobalí y posiblemente focos menores situados en la margen oriental de dicho valle, entre ellos el de California. Presentan notable analogía con las vulcanitas cenozoicas del Sur de Bolívar (**Galvis & De la Espriella, 1992**), más aún parecen la continuación de ellas, ya que entre la Gloria y El Banco, el río Magdalena transcurre sobre vulcanitas. Estas continúan al norte de dicha población en los conos volcánicos de los cerros Botillero y Los Cabritos. Las rocas efusivas de las mesetas de Santander parecen proceder de los edificios volcánicos del páramo de Tierra Colorada, situado entre Onzaga, Coromoro, Susacón y la parte septentrional del páramo de La Rusia, la zona denominada páramo de Canutos. Estos focos volcánicos pueden relacionarse con los de Paipa, Iza y Tutasá.

Como puede observarse, es necesario un reestudio de la geología de una amplia zona al Sur y Occidente del macizo de Santander, allí ha habido una confusión en la identificación de unidades, atribuyéndose origen sedimentario a unidades evidentemente volcánicas. El desconocimiento es tal que en zonas entre La Gloria, Pelaya y Pailitas aparecen en la cartografía, aluviones del Magdalena donde hay lavas y brechas volcánicas. Aparecen como sedimentos marinos del Cretáceo, cenizas y arenas volcánicas en San Gil, Aratoca, Charalá, Socorro etc.,

más aún, se desconoce el substrato que infrayace los lahares en el área metropolitana de Bucaramanga.

Bibliografía

- Arias, A. & Vargas R.**, 1978. Geología de las Planchas 86 Abrego y 97 Cáchira, Bol. Geol. Vol 23, No. 2, Ingeominas.
- Galvis, J. & De la Espriella R.**, 1992. Vulcanismo Terciario al Sur de la Isla de Mompo. Rev. Acad. Co. de Ciencias Fís. Ex. Y Nat.
- Galvis, J. & Rodríguez G.**, 1995. Comentarios Acerca de la Evolución Geológica del Alto Catatumbo., Rev. Geol. Col., No. 19, Universidad Nacional de Colombia.
- Pulido, O.**, 1979. Geología de las Planchas 135 San Gil y 151 Charalá, Bol. Geol. Vol 23, No. 2, Ingeominas.
- Renzone, G.**, 1967. Geología del Cuadrángulo J-12, Tunja, Bol. Geol. Vol. 24 No. 2, Ingeominas.
- Vargas, R., Arias, A., Jaramillo, L. & Téllez N.**, 1981. Geología del Cuadrángulo I-13, Málaga, Bol. Geol. Vol. 24, No. 3, Ingeominas.
- Ward, D., Goldsmith R., Cruz J. & Restrepo, H.**, 1973. Bol. Geol. Vol. 21 Nos. 1-3 Ingeominas.

MULTICAPAS DE METAL – CERÁMICO– CARBONO TIPO DIAMANTE (DLC): UN CAMINO PARA LA OBTENCIÓN DE RECUBRIMIENTOS SUPERDUROS

por

Gustavo Zambrano¹, Henry Riascos², Pedro Prieto¹

Resumen

Zambrano, G., Riascos, H. & P. Prieto: Multicapas de metal –cerámico– carbono tipo diamante (DLC): Un camino para la obtención de recubrimientos superduros. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27(103): 225-231, 2003. ISSN 0370-3908.

El reciente desarrollo de la optimización de las aplicaciones de los recubrimientos duros requiere la producción de multicapas de películas con cambio gradual en su composición, incorporando un metal, un cerámico y carbono tipo diamante (DLC). En este trabajo se presenta una revisión sobre el estado actual del desarrollo de los materiales superduros en forma de multicapa, particularmente multicapas de W/ WC/ DLC o Ti/ TiC/ DLC y se muestran algunos resultados de las propiedades mecánicas y tribológicas de este tipo de multicapas producidas por pulverización catódica.

Palabras clave: Recubrimientos de DLC, recubrimientos superduros, multicapas.

Abstract

The recent development of hard coatings requires a multilayer, functionally gradient approach, with gradually changing composition, incorporating metal, ceramic and diamond-like carbon (DLC). In this work the present development in the field of multilayer superhard materials is reviewed, particularly of W/WC/DLC or Ti/TiC/DLC multilayers obtained by sputtering and we present some results of their mechanical and tribological properties.

Key words: DLC coatings, superhard coatings, multilayers.

¹ Grupo de Películas Delgadas, Departamento de Física, Universidad del Valle, A. A. 25360, Cali, Colombia.

² Departamento de Física, Universidad Tecnológica de Pereira, Pereira, Colombia.

Introducción

Por definición los materiales “superduros” son aquellos materiales que tienen una dureza Vickers, H_v , que excede los 40 GPa. El interés en la búsqueda de materiales superduros pasó de ser una simple curiosidad científica para convertirse en la exploración de la posibilidad de sintetizar materiales que por su dureza se aproximaran o excedieran la del diamante. Desde el punto de vista de su importancia en aplicaciones tecnológicas deben tener además propiedades tales como alta tenacidad, resistencia al desgaste para ser utilizados como recubrimientos antidesgaste (por ejemplo depositándolos sobre aceros para herramientas de corte), resistencia a la oxidación, estabilidad química, bajo coeficiente de fricción para aplicaciones en maquinado de piezas y una buena adherencia y compatibilidad con el sustrato sobre el cual se depositan. En la Figura 1 se muestra la dureza Vickers de una selección de materiales duros y superduros incluidas las heteroestructuras y los compuestos nanocrystalinos (“nanocomposites”) (Veprek S. 1999). Los materiales superduros pueden ser divididos en: *intrínsecos* tales como el diamante ($H_v \approx 70 - 100$ GPa), el nitruro de boro cúbico ($H_v \approx 48$ GPa) y posiblemente algunos compuestos ternarios del triángulo B-N-C (Rogl P. & Schuster J. C. 1992); y los materiales superduros *extrínsecos* tales como las multicapas de diferentes materiales y las superredes (“superlattices”) que son un arreglo periódico epitaxial de películas delgadas de diferentes materiales y que tienen espesores de algunos nanómetros (Kochler J. S. 1970). Más recientemente los compuestos nanocrystalinos tales como nc- $M_nN/a-Si_3N_4$ (donde $M = Ti, W, V$ y otros nitruros metálicos de transición y a- Si_3N_4 es el nitruro de silicio) nc-TiN/BN, nc-TiN/ TiB_2 y otros materiales que se desarrollaron con durezas de 50 GPa y en el caso del nc-TiN/ SiN_x con durezas de hasta 105 GPa (Veprek S. 1999).

Ahora bien, en particular los recubrimientos en forma de multicapas constan de dos capas de materiales diferentes que se depositan sobre un sustrato en forma alternada y generalmente de manera periódica. El espesor de las capas varía, pero se pueden llegar a producir capas con espesores de 1 nm o menos. A nivel microestructural el parámetro característico es la *longitud característica* o la también llamada *periodicidad* (λ) de la multicapa o de la superred, que es igual a la suma de los espesores de los materiales de las dos capas que se alternan en la multicapa o en la superred. Por ejemplo, la capa del material metálico y la del cerámico (Figura 2).

Considerando que se pueden depositar multicapas amorfas o policristalinas que consten de una capa metálica y otra cerámica, y si le llamamos T_m al espesor de la capa

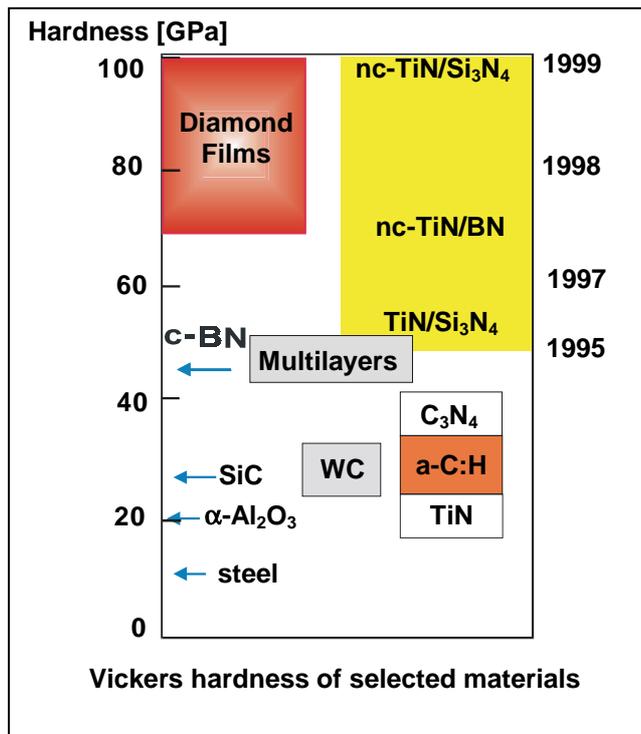


Figura 1. Dureza Vickers de una selección de materiales duros y superduros.

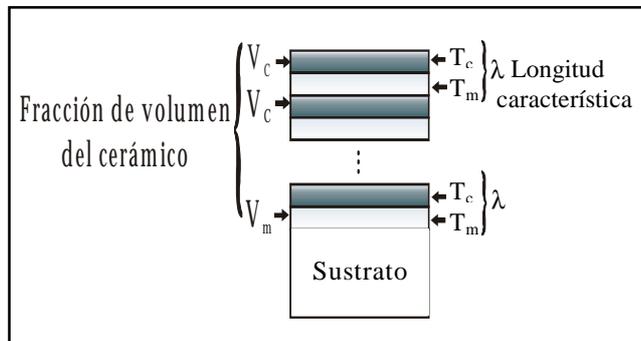


Figura 2. Parámetros de un recubrimiento en forma de multicapa.

metálica y T_c al espesor de la capa cerámica, entonces λ será igual a $T_m + T_c$. Podemos en consecuencia definir la fracción de volumen relativo de la capa cerámica (V_c) como la razón entre el espesor de la capa cerámica y el período λ de la multicapa (Vales Silva M. F., et al. 2000):

$$V_c = \frac{T_c}{(T_c + T_m)} \quad (1)$$

Estos dos parámetros se ajustan de tal manera que el espesor de la capa cerámica sea menor que el tamaño del

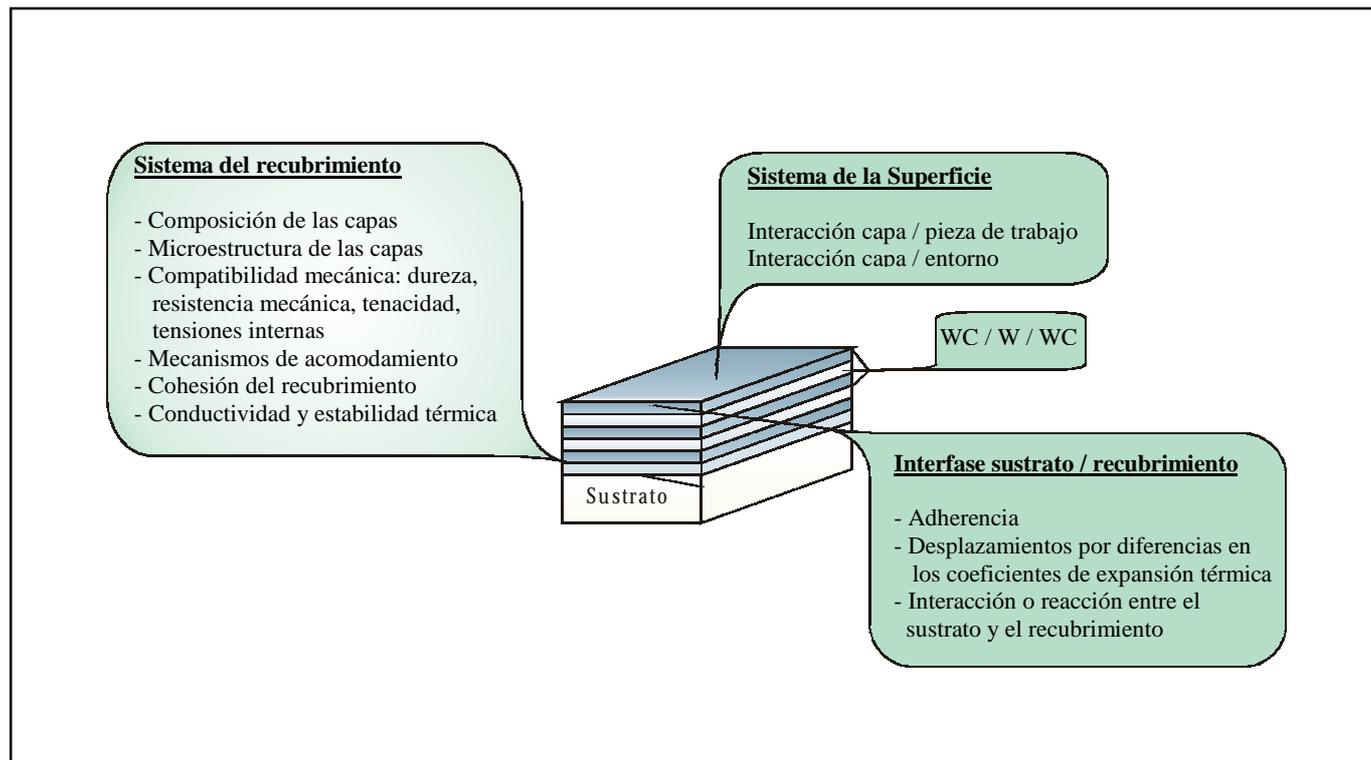


Figura 3. Características principales de un sistema compuesto sustrato / recubrimiento.

defecto crítico para que se produzca la fractura de la capa cerámica y además se ha determinado que el aumento en la fracción del volumen de la capa cerámica V_c lleva a un aumento de la dureza (H) y del módulo de elasticidad (E) de la multicapa. El mismo efecto se obtiene cuando se disminuye el valor de la periodicidad λ de la multicapa. Sin embargo, los valores más altos de H y E para una multicapa dada se obtienen para unos valores determinados de λ y de V_c (Vales Silva M. E., *et al.* 2000).

De otro lado, la selección de los materiales que componen la multicapa es muy compleja. Los requerimientos de un sistema sustrato / recubrimiento se muestran en la Figura 3, donde se identifican tres subsistemas que tienen cada uno unas exigencias muy específicas (Holleck H. 1986, Subramanian C., *et al.* 1996).

La estructura de cada subsistema de la multicapa permite obtener por separado determinadas propiedades sobre la superficie del recubrimiento, en el recubrimiento y en la interfase recubrimiento /sustrato. Las propiedades del sustrato, de la interfase del recubrimiento / sustrato y de la interfase de la multicapa, influyen de manera drástica en el desempeño del recubrimiento.

¿Por qué multicapas de metal –cerámico– carbono tipo diamante?

La motivación de producir multicapas de un material metálico y uno cerámico está relacionada con la necesidad de obtener recubrimientos duros que presenten alta dureza, baja fragilidad, que mejoren la adherencia entre el recubrimiento y el sustrato, y además tengan baja reactividad química y bajo coeficiente de fricción; para su utilización como películas protectoras antidesgaste.

En particular, la tecnología de producción del carbono tipo diamante (DLC) es un área de amplias investigaciones aplicadas por el interés que este tipo de material presenta debido a la combinación única de propiedades que posee (Tsai H. C. & Bogy D. B. 1987) y que lo hace un material ideal para un gran número de aplicaciones. Por ejemplo, su baja rugosidad superficial, alta dureza, el hecho de ser químicamente inerte, además de tener un bajo coeficiente de fricción al entrar en contacto con la mayoría de los metales (Tsai H. C. & Bogy D. B. 1987); hace que las películas de DLC sean interesantes para su utilización como capas protectoras contra el desgaste en aplicaciones ópticas (Savvides N. & Window B. 1985),

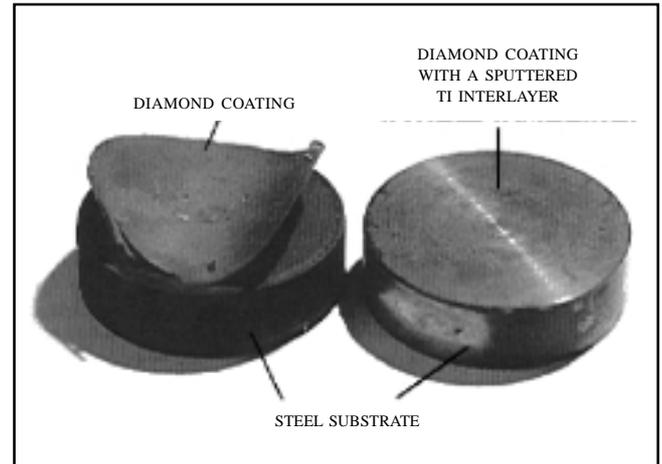
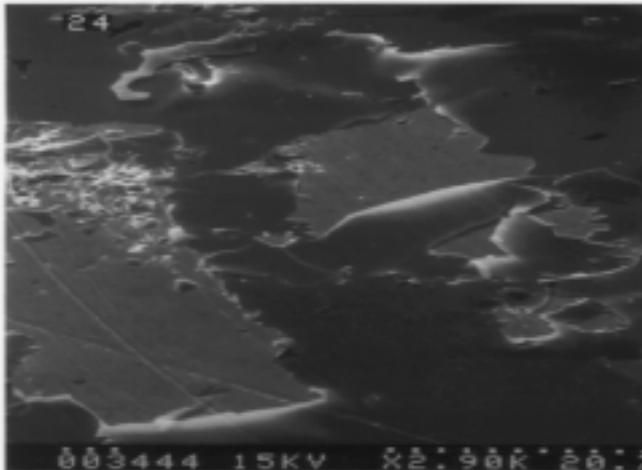


Figura 4. a) Capa de DLC depositada directamente sobre sustrato de acero. b) Capa de diamante depositada directamente sobre sustrato de acero (izquierda) y con capa intermedia de Ti (derecha).

en los dispositivos de grabación magnética (Tsai H. C. & Bogy D. B. 1987) y como recubrimientos duros para ser depositados sobre metal duro o aceros endurecidos para herramientas de corte (Drory M. D. 1995).

Sin embargo, además de la compatibilidad que debe existir entre el sustrato y la capa que se va a depositar en lo referente a sus parámetros de red y orientaciones cristalográficas, su uso se ha visto limitado debido a las altas tensiones compresivas internas que tiene el DLC, la baja interacción química entre la película y el sustrato y los defectos microestructurales que estas películas exhiben en la interfase capa-sustrato (Angus J. C. & Wang Y. 1991). Por ejemplo, al depositar películas de DLC o diamante directamente sobre sustratos de acero, muchas de sus potenciales aplicaciones se ven reducidas por la baja adherencia al sustrato de acero debido a las altas tensiones compresivas internas que presenta la capa y que hacen que la película de DLC o de diamante se resquebraje o se delamine (Figura 4a). Estas tensiones internas se logran reducir al colocar una capa intermedia entre el sustrato y la película (Figura 4b) (Drory M. D. 1995, Vandierendonck K. *et al.* 1995).

Actualmente la forma más comúnmente usada para resolver este problema de adherencia es usar una capa metálica intermedia de W, Ti o Cr y después un carburo (por ejemplo WC, TiC) (Drory M. D. 1995, Vandierendonck K. *et al.* 1998) entre el sustrato y la película de DLC que sirva como una forma de enlace entre los dos materiales (Sjöström H. *et al.* 1993), debido a la propiedad de estos metales de adherirse a los aceros al formar carburos (con enlaces fuertes entre la capa intermedia y la película de

DLC) y por sus propiedades mecánicas tales como su alta tenacidad frente al esfuerzo de corte por cizallamiento que evita la delaminación y la deformación plástica de la capa intermedia.

En particular, multicapas de W / WC / DLC o Ti / TiC / DLC con un gradiente funcional hacen posible que las capas intermedias de soporte produzcan un cambio gradual de la dureza (primera función) desde el acero hasta la capa de DLC y un mejoramiento de la adherencia al sustrato (segunda función). Además la capa superior de DLC juega un papel lubricante debido al bajo coeficiente de fricción que éste presenta.

¿Cómo producir las multicapas?

Para la deposición de las multicapas sobre diferentes sustratos (por ejemplo acero), se utilizan diferentes técnicas. Una de las más utilizadas es la de pulverización catódica (magnetron sputtering) con **multiblanco** (p. e. W y C, Ti y C) introduciendo con el primer blanco un gas inerte (p. e. Ar) y posteriormente una mezcla del gas inerte y de uno reactivo, en este caso un hidrocarburo (p. e. Ar / CH₄ o C₂H₂) y finalmente con el blanco de carbono, introduciendo nuevamente el gas inerte argón (Sjöström H. *et al.* 1993). También es común utilizar para la deposición *in situ* de las multicapas un esquema **multifuente** compuesto por ejemplo por un sistema híbrido de magnetron sputtering (para depositar la capa metálica y la de carburo de ese metal) y deposición por láser pulsado (para depositar la capa de DLC) (Voevodin A. A. *et al.* 1997). Estas técnicas producen excelentes resultados en cuanto a dureza y adherencia y permiten, dependiendo de las condi-

ciones de deposición, obtener sobre la capa superior un composite de carburo metálico (por ejemplo WC y DLC o carbono amorfo hidrogenado a-C:H) (Sjöström H. *et al.* 1993); pero son costosas ya que exigen partes móviles y sofisticados equipos.

Ahora bien, para la deposición de una multicapa metal –cerámico– carbono tipo diamante también se puede usar un sistema de “co-sputtering” que es menos costoso. Por ejemplo, se pueden obtener multicapas de W / WC / DLC por el método PVD (Physical Vapor Deposition) de pulverización catódica reactiva asistida por campo magnético (magnetron sputtering), a partir de un único **blanco binario** de forma circular compuesto de mitad tungsteno (99.99%) y mitad carbono (99.99%). El blanco se puede observar en la Figura 5. También se podrían obtener multicapas de Ti / TiN / DLC utilizando un blanco binario compuesto de mitad titanio, mitad carbono. Las multicapas se depositarían mediante la variación gradual del porcentaje de CH₄ (Metano) en la mezcla Ar / CH₄ (Argón / Metano) que se introduce en la cámara donde se genera el plasma de la descarga luminiscente que da lugar a la deposición de las multicapas.

La secuencia de tiempo de deposición para las diferentes capas es importante ya que la contaminación de la multicapa a partir del ambiente del sistema puede afectar las propiedades del recubrimiento (Sundgren J. E. *et al.* 1990). Además las condiciones de deposición tales como la tasa de deposición, la temperatura del sustrato, etc; influyen en el espesor de la película, en la microestructura de la misma y en lo abrupto de las interfases entre las capas (Basu S. N. 1990). Todo esto finalmente es decisivo

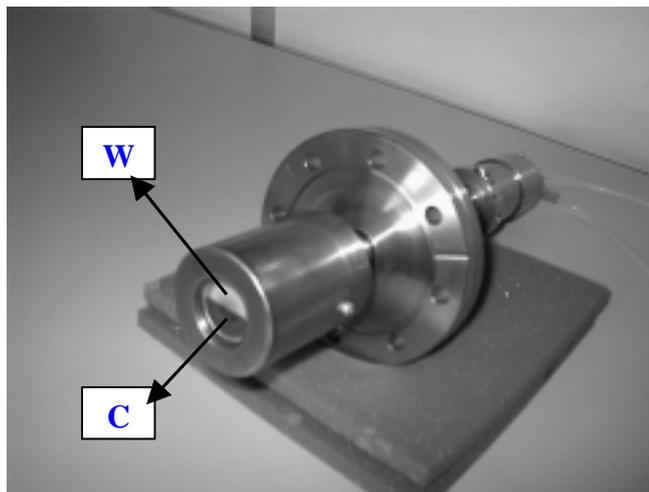


Figura 5. Fuente magnetron sputtering con blanco binario de W y C.

para que las multicapas presenten las mejores características de dureza y adherencia tan importantes para su posterior desempeño en aplicaciones industriales.

Propiedades mecánicas y tribológicas de las multicapas

Actualmente en la literatura se reportan durezas entre 60 y 70 GPa para multicapas de Ti/ TiC/ DLC producidas por el método multifuente de Magnetron Sputtering Pulsed Laser Deposition–MSPLD (Voevodin A. A. *et al.* 1997) y durezas de hasta aproximadamente 30 GPa para recubrimientos compuestos de WC/ DLC producidos también por el método de MSPLD (Voevodin A. A. *et al.* 1999). De otro lado, al depositar las capas intermedias se relajan las tensiones residuales internas en la interfase capa-sustrato y se produce un mejoramiento de la adherencia. Esto va acompañado además con un bajo coeficiente de fricción de la multicapa debido a la capa superior de DLC que juega un papel lubricante.

La adherencia de la multicapa depositada se determina mediante diferentes métodos. Uno de estos métodos es el de rayado o “scratch test”. En la Figura 6 se presentan los resultados del test de rayado para una sola capa de DLC y para una multicapa de WC/ DLC depositadas sobre sustratos de acero endurecido (Zambrano G. *et al.* 2001, Esteve J. *et al.* 2000). En la figura se puede observar un claro mejoramiento de la adherencia de la multicapa en comparación con la adherencia de la capa de DLC depositada directamente sobre el acero; ya que la carga crítica para la cual se desprende la capa de DLC depositada directamente sobre el acero fue de 616 mN, mientras que la carga crítica para el desprendimiento de la multicapa fue de 1373 mN.

Para determinar el coeficiente de fricción de los recubrimientos y el tiempo de vida del mismo se lleva a cabo el test de desgaste por deslizamiento llamado ball-on-disc. En este test se utilizan esferas por ejemplo de acero y alúmina que se colocan en contacto con la multicapa del recubrimiento a diferentes revoluciones de rotación, para así determinar el coeficiente de fricción entre la esfera y el recubrimiento y además para determinar el tiempo de vida de este último.

En la Figura 7 se muestran los resultados de este tipo de test de desgaste para una multicapa de W-C/ DLC (Zambrano G. *et al.* 2001, Esteve J. *et al.* 2000).

La Figura 7a muestra que el valor del coeficiente de fricción en función del número de revoluciones entre la multicapa de W-C/ DLC y las esferas de acero y alúmina

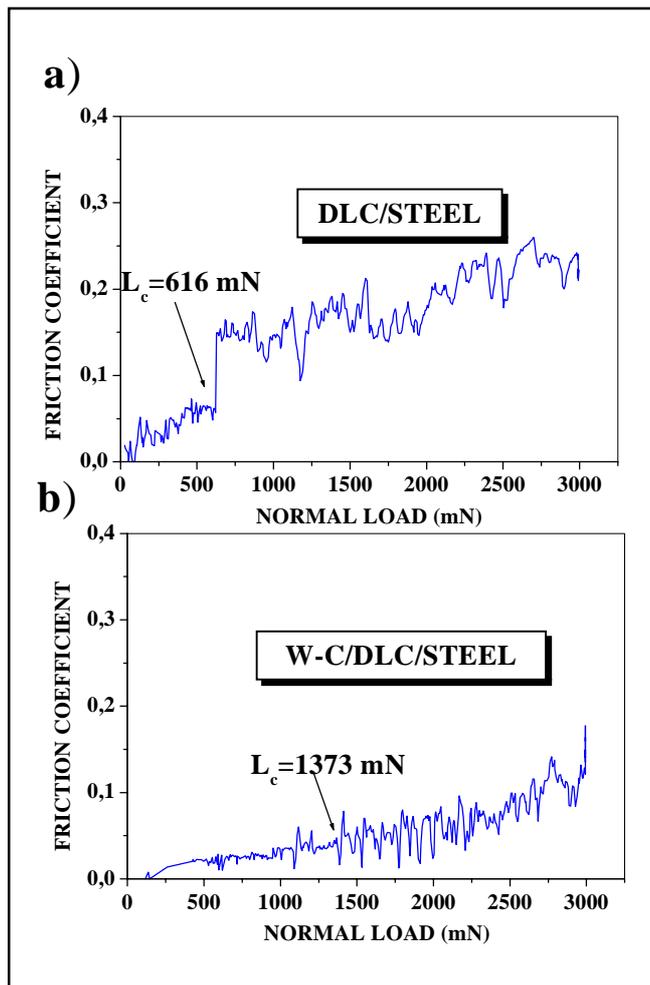


Figura 6. Test de rayado para análisis de adherencia: a) Capa de DLC sobre acero. b) Multicapa de W-C / DLC sobre acero.

fue de 0.12 y 0.08 respectivamente; presentándose el desprendimiento del recubrimiento para un número de revoluciones mucho menores cuando se utiliza la esfera de alúmina que cuando se utiliza la de acero.

Finalmente, en la Figura 7b se observa el notable aumento del tiempo de vida de una tricapa y una multicapa de WC/DLC, en comparación con el de una capa de DLC depositada directamente sobre el sustrato de acero.

Conclusiones

En conclusión, el crecimiento de multicapas intermedias de metal /carburo de metal (por ejemplo W / WC), es uno de los caminos a seguir para relajar las tensiones internas en la interfase capa de DLC-sustrato de acero, para así

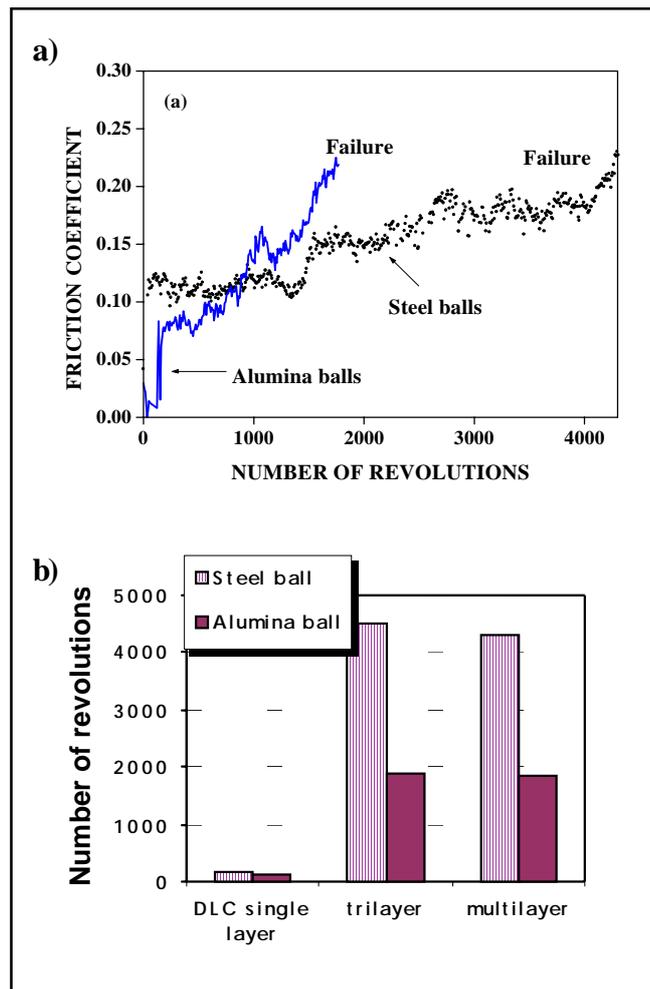


Figura 7. a) Coeficiente de fricción para una multicapa de W-C/DLC. b) Tiempo de vida de tres diferentes capas depositadas sobre sustrato de acero.

mejorar la adhesión de las películas de DLC a sustratos de acero, evitando su ruptura y permitiendo conjugar la alta dureza del WC y el bajo coeficiente de fricción del DLC y además aumentando el tiempo de vida del recubrimiento.

La Figura 8 muestra un resumen de las más importantes ventajas que ofrece la producción de multicapas de recubrimientos duros.

Agradecimientos

Este trabajo fue desarrollado en el Departamento de Física de la Universidad del Valle en el marco del proyecto VIII.7 del programa CYTED. Los autores agradecen al profesor J. Esteve de la Universidad de Barcelona por las medidas tribológicas presentadas.

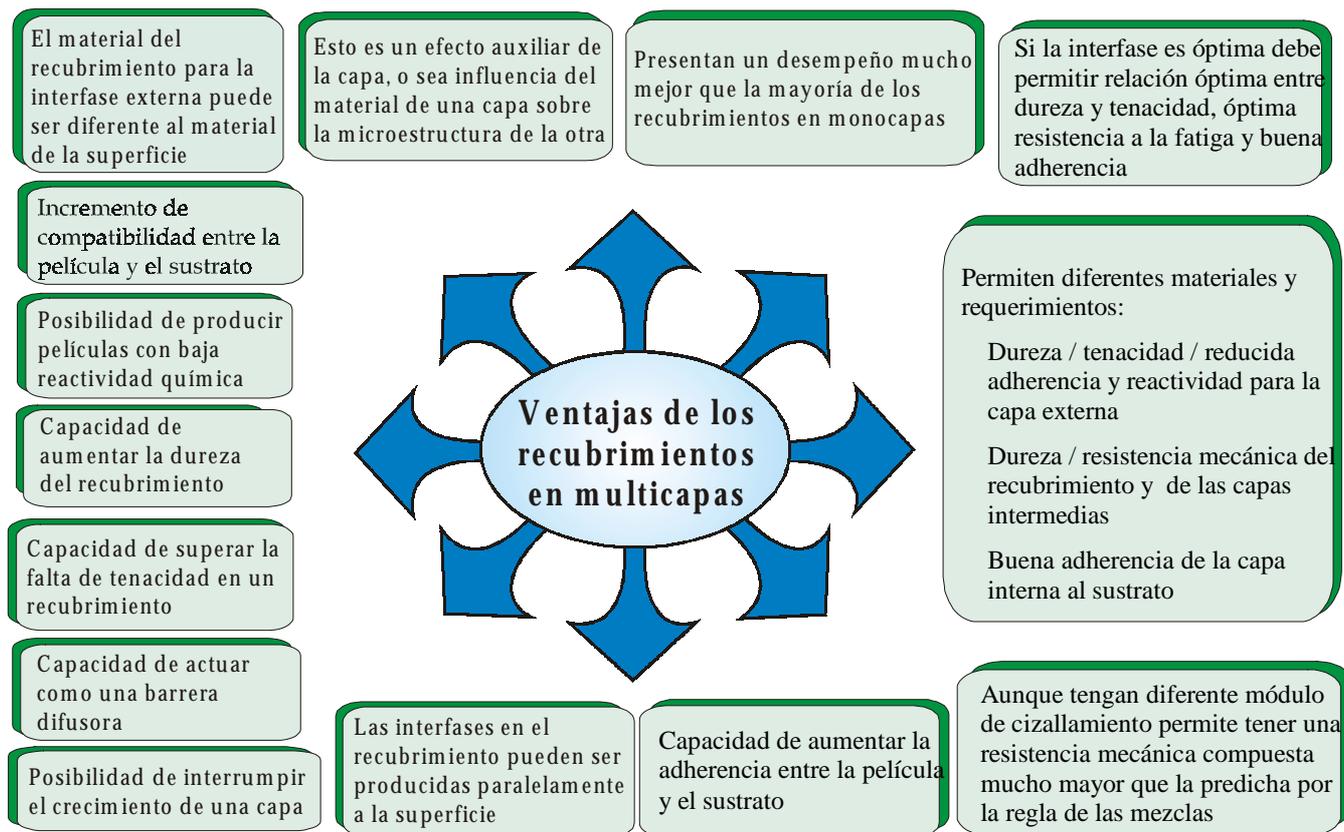


Figura 8. Ventajas de un recubrimiento en forma de multicapa.

Bibliografía

- Angus J. C. and Wang Y. 1991. Diamond and Diamond-Like Films and Coatings. Plenum Press, New York, p. 173.
- Basu S. N., Hubbard K. M., Hirvonen J. P., Mitchell T. E., Nastasi M. 1990. Mater. Res. Soc. Symp. Proc. 187, 157.
- Drory M. D. 1995. Appl. of Diamond Films and Related Materials: Proceedings of Third International Conference. Elsevier, Amsterdam, p. 313- 320.
- Esteve J., Zambrano G., Rincón C., Martínez E., Galindo H., Prieto P. 2000. Thin Solid Films 373, 282-286.
- Holleck H. 1986. J. Vac. Sci. Technol. A (4) 2661.
- Kochler J. S. 1970. Phys. Rev. B 2, 547.
- Rogl P. and Schuster J. C. 1992. Phase Diagrams of Ternary Boron Nitride and Silicon Nitride Systems. ASM International, Metals Park, OH.
- Savvides N. and Window B. 1985 J. Vac. Sci. Technol. A3 2386.
- Sjöström H., Hultman L., Sundgren J. E., Wallenberg L. R. 1993. Thin Solid Films. 232. 169-179.
- Subramanian C., Strafford K. N., Wilks T. P. and Ward L. P. 1996. J. Mater. Proc. Technol. 56, 385.
- Sundgren J. E., Birch J., Hakansson G., Hultman L., Helmersson U. 1990. Thin Solid Films. 193/194. 818.
- Tsai H. C. and Bogy D. B. 1987 J. Vac. Sci. Technol. A5 3287.
- Vales Silva M. F., Hancock P. and Nicholls J. R. 2000. Advanced Engineering Materials. 2 (Nº 10) 666-671.
- Vandierendonck K., Quaeysaegens C., Nesladek M., D'Haen J., Vlekken J., D'Olieslaeger M. and Stals L. M. 1995. Surf. Coat. Tech. 7475. 819-826.
- Vandierendonck K., Nesladek M., Kadlec S., Quaeysaegens C., Van Stapeen M., Stals L. M. 1998. Surf. Coat. Tech. 98. 1060-1065.
- Veprek S. 1999. J.Vac. Sci. Technol. A 17(5) 2401-2419.
- Voevodin A. A., O'Neill J. P., Zabinski J. S. 1999. Thin Solid Films. 342. 194-200.
- Voevodin A. A., Capano M. A., Laube S. J. P., Donley M. S., Zabinski J. S. 1997. Thin Solid Films 298 107-115.
- Zambrano G., Rincón C., Carvajal A., Prieto P., Galindo H., Martínez E., Lousa A., Esteve J. 2001. Surf. Coat. Tech. 148 (2001) 277-283.

DESARROLLO DE LA HERPETOLOGÍA EN COLOMBIA. APORTES AL CONOCIMIENTO HISTÓRICO DE LOS ESTUDIOS SOBRE ANFIBIOS*

por

María Cristina Ardila-Robayo**

Resumen

Ardila-R., M.C.: Desarrollo de la herpetología en Colombia. Aportes al conocimiento histórico de los estudios sobre anfibios. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 233-244, 2003. ISSN 0370-3908.

Se presenta una breve reseña histórica sobre lo que han sido las colecciones herpetológicas (principalmente de anfibios) en el Instituto de Ciencias Naturales y por ende en Colombia.

Palabras clave: Historia, Herpetología, Amphibia (Anura), Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

Abstract

A brief historical review is presented on what have been the herpetological collections (mainly of Amphibians) in the Institute of Natural Sciences and Colombia.

Key words: History, Herpetology, Amphibia (Anura), Institute of Natural Sciences, Faculty of Sciences, National University of Colombia, Bogotá, Colombia.

Introducción

El creciente interés de los jóvenes estudiosos de la herpetofauna colombiana y la pérdida generalizada de memoria sobre el desarrollo de los estudios de los anfibios y reptiles en Colombia, crean la necesidad de dar a conocer algunos aspectos históricos de ellos. Parte de

esta información se divulgó en marzo de 2001 ante las directivas de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional, sede Bogotá, así como a la comunidad universitaria reunida para conmemorar el día de la creación de esta Facultad. La bibliografía es también importante tratar de recopilarla y por ello al final se hace una cita general.

* Texto de la charla presentada el 26 de febrero de 2003, para la posesión como Miembro Correspondiente de la Academia.

** Profesora Asociada, Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Apartado Aéreo 7495, Bogotá, Colombia. E-mail: mcardila@ciencias.unal.edu.co

Recuento histórico

De acuerdo con la literatura existente, de una manera cronológica y sólo hasta 1980, se relacionan los estudios herpetológicos realizados con colecciones colombianas obtenidas por naturalistas extranjeros, así:

COPE, de 1862 a 1899, estudió especímenes provenientes de Turbo y Cartagena (citando como localidad general "New Granada"), los obtenidos en la expedición que el profesor Orton realizara en los límites de Colombia y Brasil y los de reptiles coleccionados por Buckow en el río Magdalena, entre otros.

SCHMIDT, en 1858, trabaja ejemplares provenientes del viaje realizado por J.V. Warszewicz a "New-Granada" y depositados en el Museo K.K. de Krakau de Viena.

Si bien POSADA ARANGO en 1869 no hizo descripciones como tal, sí narró sobre los anfibios y reptiles venenosos observados en sus viajes por el Chocó.

BOULENGER, de 1882 a 1919, describe nuevas especies de anfibios y reptiles con colecciones hechas por Rosemberg en el Valle; por Palmer al SE de Colombia; por Spurrell en el Chocó; por el Hermano Apolinar María en Bogotá.

BOETTGER, hacia 1892, recopila la información de los ejemplares obtenidos por Lehmann en Popayán.

WERNER, de 1899 a 1916, trabaja los anfibios y reptiles coleccionados por Otto Bürger (1896-7) y Fassel (1910).

RUTHVEN, de 1914 a 1922, trabaja anfibios y reptiles de la Sierra Nevada de Santa Marta, obtenidos en las expediciones realizadas por Walker (1913) y Carriker (1914).

PERACCA, en 1914, estudia los anfibios y reptiles producto de la expedición científica realizada por Fuhrmann & Mayor.

NOBLE, de 1917 a 1923, estudió colecciones que remitió el Hno. Nicéforo María a museos americanos.

PARKER, en 1926, estudió los anfibios y reptiles de la Isla Gorgona coleccionados en la expedición del St. George (U. Harvard) en la cual participó Barbour.

HELEN GAIGE, de la Universidad de Michigan, en 1933, estudia las ranas coleccionadas por el Hno. Nicéforo María.

DUNN, de 1943 a 1946, colecciona, describe, revisa géneros y especies de anfibios y reptiles de Colombia;

en 1944 hace un estudio de la herpetofauna del área de Bogotá.

BERTHA LUTZ, por los años 1950 y 1960, realizó algunas colecciones en Bogotá, sus alrededores y en el Amazonas.

MEDEM, hacia 1950-1 y luego desde 1966 hasta 1984, si bien se dedicó al estudio de los reptiles, sí coleccionó muchos anfibios en sus expediciones, la mayoría depositados en museos norteamericanos y europeos. Aporta al conocimiento de la herpetofauna colombiana en su trabajo de 1968, centrándose más en los reptiles, muy poco se menciona de los anfibios.

GOIN & LAYNE, en 1958, coleccionan y publican sobre anfibios de Leticia.

STEBBINS & HENDRICKSON, hacia 1959, estudian las colecciones obtenidas por Miller entre 1947 y 1955 en el valle del Magdalena, Meta y Cundinamarca.

COCHRAN y/o C. GOIN, describen especies coleccionadas por varios naturalistas desde 1959 y que fueron depositadas en el Museo de Historia Natural de Chicago.

MYERS, por la década de los 70, trabaja en el Valle del Cauca y Chocó, muchos materiales están depositados en el American Museum de Nueva York.

SILVERSTONE trabajó muchos años en el occidente colombiano, de 1971 a 1978 publica sus trabajos principales en las ranas venenosas de la familia Dendrobatidae.

HAYES & STARRETT, en 1980, trabajan las colecciones realizadas por Silverstone.

PYBURN, en 1980, colecciona y publica sobre especímenes del Meta y Vaupés.

Mediante la reglamentación del Decreto 1608 de 1978, el Inderena (Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables) inicia control sobre colecciones científicas.

En relación con las colecciones herpetológicas en Colombia, inicialmente en el Museo de La Salle (**Rodríguez**, 2002) y luego en el Instituto de Ciencias Naturales, se comienzan a depositar anfibios y reptiles y podemos decir que:

DUNN, curador de Herpetología de la Academia de Ciencias de Filadelfia, fue invitado por el director de entonces del ICN, Dr. Armando Dugand, de 1940-1944; se le considera uno de los pioneros del estudio de la herpetofauna colombiana y cuidado de sus colecciones en el país.

Viene un hiato debido a la desaparición, en parte, del Museo de La Salle ocasionada por un incendio el 10 de abril de 1948.

En 1950, se hace cargo de las colecciones del ICN el profesor Hernando Osorno Mesa quien en colaboración de otros miembros de éste, las logra mantener e incrementar; en 1956 muere el profesor Osorno, se da una discontinuidad curatorial con el obvio deterioro de los materiales.

Siguen en el país las colecciones con los hermanos cristianos Nicéforo María y Daniel González, muchas de ellas citadas en la obra que sobre ranas de Colombia publicaron Cochran & Goin en 1970 en su libro "Frogs of Colombia".

Por la misma época, en la Universidad Nacional, para cubrir las cátedras de Biología en la carrera de Ciencias Naturales, a solicitud del director de entonces José Pablo Leyva, llega un grupo de profesores que prestaban servicios de Biología en la Facultad de Medicina. Hacia 1965 se crea la carrera de Biología, se separan el Instituto de Ciencias Naturales y el Departamento de Biología, en este último P. Ruiz reanuda los trabajos en anfibios con la recuperación de ejemplares deshidratados y en mal estado. En 1975 se trasladan al nuevo edificio del ICN algunos botánicos (Díaz, Lozano, Torres) y profesores que trabajaban en grupos animales específicos [Anfibios (Ruiz) e Insectos (de Arévalo y Restrepo)]. Pasan 1.131 ejemplares de anfibios, de los reptiles se había hecho cargo en el ICN, el Zoólogo Humberto Alarcón hasta su muerte a finales de 1978; Ardila y Ruiz-C. mantienen en buen estado los anfibios y reptiles hasta 1984

cuando se traslada de Villavicencio a Bogotá, O.V. Castaño; los anfibios hasta diciembre de 1996 (P Ruiz) y hasta septiembre de 2000 (MC Ardila), a partir de entonces están a cargo del profesor John Lynch quien se unió a nuestros trabajos de laboratorio y campo, por períodos de 45-60 días cada año, desde 1979 hasta 1997 cuando deja Nebraska (USA) y se viene a Bogotá (Colombia) de manera definitiva vinculándose al ICN en reemplazo de P. Ruiz.

A enero de 2003 hay catalogados 47.741 ejemplares de los tres órdenes que corresponden a *ca.* 650 especies y que significan el 14% de las especies del mundo; es necesario mencionar que son producto de colecciones hechas principalmente por Biólogos, entre ellos: A. Acosta, A. Arias, M.C. Ardila, M. Barrera, C. Barbosa, A. Cadena, V. Corredor, A. Fajardo, J.I. Hernández-Camacho, H. López, J.D. Lynch, O. Montenegro, M. Morales, Y. Nieto, M. Osorno, J.M. Renjifo, J.H. Restrepo, P.M. Ruiz, J.V. Rodríguez, J.V. Rueda, C. Vélez, H. Zúñiga; por los auxiliares P. Bernal, R. Sánchez, J. Sánchez y el conductor G. Susatama; hay muchas otras ocasionales y/o productos de los trabajos de campo desarrollados dentro de la cátedra Sistemática Animal que el ICN dicta semestralmente para estudiantes de la carrera de Biología desde noviembre de 1975; también reflejan el interés que han mostrado los investigadores adscritos o vinculados al ICN, dentro de proyectos de investigación, principalmente sobre los géneros *Atelopus*, *Cryptobatrachus*, *Eleutherodactylus*, *Geobatrachus*, *Osornophryne*, *Phrynopus* y el grupo de Centrolenidae, principalmente en la región Andina y otros del Chocó biogeográfico, parte de la Amazonia y la Orinoquia (incluido su piedemonte llanero).

Tabla 1

FAMILIAS	Número Ejemplares TIPO			
	Holótipos	Parátipos- Paratopótipos	Número géneros	Número especies
BUFONIDAE	20	18	4	23
CENTROLENIDAE	37	37	3	41
DENDROBATIDAE	8	10	4	11
HYLIDAE	12	14	4	17
LEPTODACTYLIDAE	95	90	5	101
MICROHYLIDAE	0	1	1	1
TOTALES	170	198	22	198



Figura 1. Distintos aspectos del trabajo herpetológico. Arriba a la izquierda, estado en que se conservaban en el instituto de Ciencias Naturales los duplicados de algunas colecciones de E. R. Dunn. A la derecha, estado actual de las colecciones. Abajo, etapas del trabajo de campo y de laboratorio



Figura 2. Las ranas influyeron notablemente en las culturas indígenas. Piezas en oro, piedra y cerámica son testimonio de su conocimiento herpetológico

Actualmente hay colecciones herpetológicas, reconocidas, en las universidades de Antioquia, del Valle, del Cauca, así como en el Museo de La Salle y del Colegio de San José de Medellín; algunas nacientes en las universidades Industrial de Santander, Javeriana, del Tolima; las del antiguo Inderena pasaron al Instituto Alexander von Humboldt.

Hacia 1994 consideramos (Ardila & Ruiz) la importancia de recopilar y publicar un trabajo sobre los ejemplares tipo de las colecciones del Laboratorio de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales y nos dimos a la tarea de realizarlo partiendo de unas bases de datos, que por diferentes actividades nos habían dejado los Biólogos J.C. Murillo, J.H. Restrepo, S. Roa, así como la desarrollada

para la publicación de 1996 por Ruiz *et.al.*; se ha presentado su manuscrito para consideración de publicación y por el continuo incremento de ejemplares en las colecciones de Anfibios del ICN y del aumento anual del número de especies, se decide tener en cuenta la información publicada hasta diciembre de 2002.

En la tabla 1 se resume parte de este trabajo:

Algunas de las siglas abajo relacionadas corresponden a las instituciones mundialmente reconocidas para manejo de colecciones y con las cuales el Instituto de Ciencias Naturales tiene mayor correspondencia de intercambio, préstamo y/o canjes en anfibios:

AMNH:	American Museum of Natural History, New York, USA
ICN=ICNMHN=ICN-MHN:	Instituto de Ciencias Naturales-Museo Historia Natural, Universidad Nacional de Bogotá, Colombia.
IND-AN:	INDERENA (Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables)-ANFI-BIOS (=IAvH)
IAvH:	Instituto Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia
CSJ=CSJMHN:	Colegio San José de Medellín, Colombia
LACM:	Los Angeles County Museum of Natural History, USA.
MHUA:	Museo de Historia Natural Universidad de Antioquia, Colombia
MLS:	Museo del Instituto de La Salle
KU:	Museum of Natural History, Kansas University , USA.
UV-C:	Universidad del Valle del Cauca, Cali, Colombia
UMMZ:	University of Michigan, Museum of Zoology, Michigan, USA

Agradecimientos

Para el manuscrito y particularmente para la presentación de este trabajo ante la comunidad científica de la Academia Colombiana de Ciencias, se agradece la colaboración y apoyo incondicional de Ruth Adriana Maldonado; con su ayuda indirecta, los Biólogos Herly Zúñiga, Vicente Rueda, Alirio Fajardo, Luz Marina Pedraza, Hugo López y el señor Jairo Sánchez; la Bióloga Sonia Mahecha con apoyo del profesor Emiliano Barreto escaneó ca 200 diapositivas; el señor José William Fore-ro, diseñador gráfico y Willington Martínez, auxiliar de sistemas del Centro Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Sede Bogotá, en Villavicencio y con la autorización de su Director el Profesor Pedro Sánchez P., prestaron invaluable ayuda para el montaje de la charla, al igual que el profesor Gonzalo Andrade, Director del Instituto de Ciencias Naturales. El profesor Jorge Hernández-C. (q.e.p.d.) aportó muchos datos históricos. El Profesor Honorario de la Universidad Nacional y Miembro de Número, Polidoro Pinto E., insistió en que le entregase mi hoja de vida para someterla a la Academia. Miembros del Consejo Directivo de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional (Profesores Juan Manuel Tejeiro, Augusto Jiménez y Fabio Fajardo), así como el personal administrativo de la Secretaría de la misma Facultad, al igual que la señora Maribel, apoyaron, con su comprensión, este proceso.

Bibliografía

- Ardila-Robayo, M.C.**, 1979. Status sistemático del género *Geobatrachus* Ruthven 1915 (Amphibia: Anura). *Caldasia*, **11**(59): 383-495.
- Ardila-Robayo, M.C.**, 1982. El cariotipo de *Centrolene geckoideum* Jiménez de la Espada (Amphibia Anura). *Lozania*, (36): 1-4.
- Ardila-Robayo, M.C., P.M. Ruiz-C. & J.I. Hernández-C.**, 1988. Cariotipo de dos especies de *Osornophryne* (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Trianea*, (2): 551-562.
- Ardila-Robayo, M.C. & P.M. Ruiz-C.**, 1990. Fauna anura del piso térmico cálido de la cuenca superior del río Meta. Orinoquia colombiana. Resúmenes XI Congreso Latinoamericano de Zoología, (198): 48.
- Ardila-Robayo, M.C., P.M. Ruiz-C. & S. Roa-T.**, 1993. Una nueva especie de *Hyla* del grupo *larinopygion* (Amphibia: Anura: Hylidae) de la Cordillera Central de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fis. y Nat.*, **18** (71): 559-566.
- Ardila-Robayo, M.C., P.M. Ruiz-C. & M. Barrera-R.**, 1996. Una nueva especie de *Phrynopus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) de la Cordillera Central Colombiana. *Lozania*, (67): 1-16.
- Ardila-Robayo, M.C., & P.M. Ruiz-C.**, 1997. 6.4 Fauna. Herpetología (Anfibios/Reptiles). pp: 255-264. *In* Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileño (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Ed. Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- Ardila-Robayo, M.C., & P.M. Ruiz-C.**, 1998. Una nueva especie de *Atelopus* A.M.C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Central de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **22** (83): 281-285.

- Ardila -R., M.C.**, 1999. Una nueva especie de *Atelopus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) de la Cordillera Oriental colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc., **23**(86): 139-142.
- Ardila -R., M.C., A. Acosta-G. & L. A. Coloma**, 1999. Una nueva especie de *Colostethus* Cope 1867 (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) de la Cordillera Oriental colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc., **23** (Suplemento especial): 239-244.
- Ardila -R., M.C. & A.R. Acosta-G.**, 2000. Fauna: Anfíbios, pp 617-628. In O. Rangel-Ch. (Ed.) Colombia Diversidad biótica III. La región de vida paramuna. I+902pp.
- Ardila -R., M.C., M. Osorno-M. & P.M. Ruiz-C.**, 2002. Una nueva especie del género *Atelopus* A.M.C. Dumeril & Bibron, 1841. (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc., **26** (98): 133-139.
- Ayarzagüena, J.**, 1992. Los centrolenidos de la Guayana Venezolana. Publ. Asoc. Amigos de Doñana, 1: 1-48.
- Ayarzagüena, J. & J.C. Señaris**, 1997. "1996". Dos nuevas especies de *Cochranella* (Anura: Centrolenidae) para Venezuela. Publ. Asoc. Amigos de Doñana, (8): 1-16.
- Barrera-R., M. & P.M. Ruiz-C.**, 1989. Una nueva especie del género *Centrolenella* Noble 1920 (Amphibia: Anura: Centrolenidae) de la Cordillera Occidental de Colombia. Trianea, (3):77-84.
- Boulenger, G.A.**, 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia S. Ecaudata in the collection of the British Museum. 2a. Ed. 1966, Wheldon & Wesley, Ltd and Verlag J. Cramer, Alemania, i-xvi, 1-503pp., 30 pl.
- Boulenger, G.A.** Contributions to American Herpetology. Collected papers by the Society for the study of Amphibians and Reptiles. I: 1971, Introduction and Parts 1-10: 1877-1987; II: 1974, Parts 11-18: 1898-1920.
- Boettger, O.**, 1892. Katalog der Batrachier-Sammlung im Museum der Senkenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. Frankfurt a M. (Druck von Gebrüder Knauer, i-x, 1-73pp.
- Brame, A. H. & D. B. Wake**, 1963. The salamanders of South America. Cont. Sci. Los Angeles Coun. Mus., (69): 1-72.
- Cadle, J. E. & R.W. McDiarmid**, 1990. Two new species of *Centrolenella* (Anura: Centrolenidae) from northwestern Peru. Proc. Biol. Soc. Wash., (103): 746-768.
- Cannatella, D. C.**, 1980. Two new species of *Centrolenella* from Bolivia (Anura: Centrolenidae). Proc. Biol. Soc. Wash., (93): 714-724.
- Cannatella, D. C.**, 1981. A new *Atelopus* from Ecuador and Colombia. J. Herp., **15** (2): 133-138.
- Cannatella, D.C.**, 1984. Two new species of the leptodactylid frogs genus *Phrynopus*, with comments on the phylogeny of the genus. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 113: 1-16.
- Cannatella, D. C. & W. W. Lamar**, 1986. Synonymy and distribution of *Centrolenella orientalis* with notes on its life history (Anura: Centrolenidae). Jour. Herpetol., **20** (3): 307-317.
- Cochran, D.M.**, 1966. Taxonomy and distribution of arrow-poison frogs in Colombia. Mem. Instituto Butantan, **33** (1): 61-65.
- Cochran, D.M & C.J. Goin**, 1959. A new frog of the genus *Limnomedusa* from Colombia. Copeia, (3): 208-210.
- Cochran, D.M & C.J. Goin**, 1961. A new genus and species of frog (Leptodactylidae) from Colombia. Fieldiana Zoology, **39** (48): 543-546.
- Cochran, D.M & C.J. Goin**, 1964. Description o a new genus *Phyllobates* from Colombia. (Amphibia, Ranidae, Dendrobatinae. Senckenbeigische Biolog., **45** (3/5): 255-257.
- Cochran, D.M & C.J. Goin**, 1970. Frogs of Colombia. U.S. National Museum Bulletin 288, xii + 655pp.
- Coleman J.G. & J.N. Layne**, 1958. Notes on a collection of frogs from Leticia, Colombia. Publ. Res. Div. Ross Allen's Reptile Inst., **1** (8): 97- 114.
- Coloma, L. A.**, 1991. Anfíbios del Ecuador: lista de especies, ubicación altitudinal y referencias bibliográficas. Ecociencia, (2): 1-46.
- Coloma, L.A.**, 1995. Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Misc.Publ., 87: 1-75.
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica**, 2000. Código internacional de Nomenclatura Zoológica, 4ª edición, i-xxix,1+156pp., Madrid, España.
- Cope, E.D.**, 1862. On some new and little-known american Anura. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (14): 151-159.
- Cope, E.D.**, 1864. Contributions to the herpetology of tropical America. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, **16** (4): 181-183.
- Cope, E.D.**, 1865. Third contributions to the herpetology of tropical America. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (17): 185-198.
- Cope, E.D.**, 1868. Sixth contributions to the herpetology of tropical America. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (20): 305-313.
- Cope, E.D.**, 1899. Contributions to the herpetology of New Granada and Argentina with descriptions of the new forms. Philadelphia Mus. Sci. Bull., (1): 3-22.
- Daly, J.W., Ch. W. Myers & N. Whittaker**, 1987. Further classification of skin alkaloids from Neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in Amphibia. Toxicon, **25** (10): 1023-1095.
- Duellman, W.E.**, 1970. The hyloid frogs of Middle America. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, **1** (1): i-xii,1-427.
- Duellman, W.E.**, 1972. A review of the neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, (11): 1-31.
- Duellman, W.E.**, 1973. Descriptions of new hyloid frogs from Colombia and Ecuador. Herpetologica, **29** (3): 219-227.
- Duellman, W.E.**, 1974. A Reassessment of the taxonomic status of some neotropical Hyloid Frogs. Occasional papers of the museum of natural history , The University of Kansas, Lawrence, Kansas, (27): 1-27.
- Duellman, W.E.**, 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities, pp 371-459 In Duellman W.E. (Ed.), The South American Herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal. Mus Nat. Hist. Univ. Kansas Monograph No.7.

- Duellman, W.E.**, 1980. The identity of *Centrolenella grandisonae* Cochran & Goin (Anura: Centrolenidae). *Trans. Kansas Acad. Sci.*, (83): 26-32.
- Duellman, W.E.**, 1981. Three new species of centrolenid frogs from the Pacific versant of Ecuador and Colombia. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (88): 1-9.
- Duellman, W.E.**, 1987. The taxonomic status of populations of hylid Marsupial frogs referred to *Gastrotheca argenteovirens* (Boettger). *Jour. Herpetol.*, **21** (1): 38-47.
- Duellman, W.E.**, 1989. Lista anotada y clave de los sapos marsupiales (Anura: Hylidae: *Gastrotheca*) de Colombia. *Caldasia*, **16** (76): 105-111.
- Duellman, W.E.**, 1989. New species of hylid frogs from the Andes of Colombia and Venezuela. *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, (131): 1-12.
- Duellman, W.E.**, 1993. Amphibian species of the world: addition and corrections. The University of Kansas, *Mus. Nat. Hist., Spec. Publ.*, No. 21, i-372pp.
- Duellman, W.E. & R. Altig**, 1978. New species of tree frogs family Hylidae from the Andes of Colombia and Ecuador. *Herpetológica*, **34** (2): 177-185.
- Duellman, W.E. & T. Berger**, 1982. A new species of Andean treefrog (Hylidae). *Herpetologica*, **38** (4): 456-460.
- Duellman, W.E. & P.A. Burrowes**, 1989. New species of frogs *Centrolenella* from the Pacific versant of Ecuador and south Colombia. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (132): 1-4.
- Duellman, W.E. & M.L. Crump**, 1974. Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* Group in the upper Amazonian basin. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (23): 1-40.
- Duellman, W.E. & D.M. Hillis**, 1987. Marsupial frogs (Anura: Hylidae: *Gastrotheca*) of the Ecuadorian Andes: Resolution of taxonomic problems and phylogenetic relationships. *Herpetologica*, **43** (2): 141-173.
- Duellman, W.E. & D.M. Hillis**, 1990. Systematics of frogs of the *Hyla larinopygion* Group. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (134): 1-23.
- Duellman, W.E. & R.A. Pyles**, 1980. A new marsupial frog (Hylidae: *Gastrotheca*) from the Andes of Ecuador. *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, (84): 1-13.
- Duellman, W. E. & R.O. De Sa**, 1988. A new genus and species of South American hylid frog with a highly modified tadpole. *Trop. Zool.*, (1): 117-136.
- Duellman, W. E & J.E. Simmons**, 1977. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Colombia. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **90** (1): 60-65.
- Duellman, W.E. & R. Schulte**, 1993. New species of centrolenid frogs from northern Peru. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (155): 1-33.
- Duellman, W.E. & R. Schulte**, 1992. Descriptions of a new species of *Bufo* from northern Peru with comments on phenetic groups of South American toads (Anura: Bufonidae). *Copeia*, (1): 162-172.
- Duellman, W.E. & L. Trueb**, 1966. Neotropical Hylid frogs genus *Smilisca*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **17** (7): 281-375.
- Duellman, W.E. & J.B. Tulecke**, 1960. The distribution, variation, and life history of the frog *Cochranella viridissima* in Mexico. *Amer. Midl. Nat.*, (63): 392-397.
- Duellman, W.E. & J.J. Wiens**, 1993. Hylid frogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830, in Amazonian Ecuador and Peru. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (153): 1-57.
- Dunn, E.R.** Contributions to the Herpetology of Colombia 1943-1946. Reprinted from *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* and from *Caldasia* (Boletín del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Bogotá. Appendix: Herpetological publications of Emmet Reid Dunn, 1915-1957. Privately Printed M.T.D., 1957.
- Eaton, T.H. Jr.**, 1958. An anatomical study of a neotropical tree frog, *Centrolene prosoblepon* (Salientia: Centrolenidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, (39): 459-472.
- Edwards, S.R.**, 1974. A revision of the genus *Colostethus* of the family Dendrobatidae (Anura). *Ass. Syst. Coll., Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, 315pp.
- Edwards, S.R.**, 1974. Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus*. *Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Misc. Publ.*, (87): 1-14.
- Ford, L.S.**, 1990. The phylogenetic position of poison-dart frogs (Dendrobatidae): reassessment of the neobatrachian phylogeny with commentary on complex character systems. U.M.I Dissertation Services, i-xi+1-307pp.
- Flores, G.**, 1985. A new *Centrolenella* (Anura) from Ecuador, with comments on nuptial pads and prepollical spines in *Centrolenella*. *Jour. Herpetol.*, (19): 313-320.
- Flores, G. & G. O. Vagle**, 1994. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the lowland rainforests of Amazonian Ecuador, with notes on the *Eleutherodactylus frater* assembly. *Jour. Herpetol.*, (28): 416-424.
- Frost, D.R.** (Ed.), 1985. Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Allen Press, Inc. & The Association of Systematics Collections Lawrence, Kansas, U.S.A., 732pp
- Funkhouser, J.W.**, 1956. New frogs from Ecuador and southwestern Colombia. *Phyllomedusa Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ.*, (5): 1-89.
- Funkhouser, A.**, 1957. A review of the neotropical tree-frogs of the genus *Phyllomedusa*. *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ.*, (5): 1-89
- Gaige, H.T.**, 1933. A new *Gastrotheca* from Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 263: 1-3.
- Goin, C.J.** 1964. Distribution and synonymy of *Centrolenella fleischmanni* in northern South America. *Herpetologica*, (20): 1-8.
- Goin, C.J. & D.M. Cochran**, 1963. Two new genera of leptodactylid frogs from Colombia. *Procc. California Acad. Sci.*, **31** (17): 499-505.
- Gosner, K.L.**, 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, (16): 183-190.

- Grant T. & M.C. Ardila-R.**, 2002. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the eastern slopes of the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetologica*, **58** (2): 252-260.
- Grant, T. & F. Castro**, 1998. The cloud forest *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) of a region of the Cordillera Occidental of Colombia. *Jour. Herpetol.*, (32): 378-392.
- Hardy, J.D., Jr.** 1984. A new subspecies of *Centrolenella orientalis* (Anura: Centrolenidae) from Tobago, West Indies. *Bull. Maryland Herp. Soc.*, (20): 165-173.
- Hayes, M.P. & P.H. Starrett**, 1980. Notes on a collection of centrolenid frogs from the Colombian Choco. *Bull. So. California Acad. Sci.*, (79): 89-96.
- Heyer, W.R.**, 1969. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) III. A redefinition of the genus *Leptodactylus* and description of a new genus of leptodactylid frogs. *Contr. Sci. Los Angeles Coun. Mus.*, (155): 1-14.
- Heyer, W.R.**, 1970. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) VI. Biosystematics of the *melanonotus* Group. *Contr. Sci. Los Angeles Coun. Mus.*, (191): 1-48.
- Heyer, W.R.**, 1973. Systematics of the *marmoratus* Group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contr. Sci. Los Angeles Coun. Mus.*, (251): 1-50.
- Heyer, W.R.** 1974. Relationships of the *marmoratus* Group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contr. Sci. Los Angeles Coun. Mus.*, (253): 1-46.
- Heyer, W.R.**, 1974. *Vanzolinius*, a new genus proposed for *Leptodactylus discodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **87** (11): 81-90.
- Heyer, W.R.**, 1978. Systematics of the *fuscus* Group of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Coun. Sci. Bull.*, (29): 1-85.
- Heyer, W.R.**, 1979. Systematics of the *pentadactylus* species Group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Smith. Contr. Zool.*, (301): 1-43.
- Heyer, W.R.**, 1994. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). *Smith. Contrib. Zoo.*, (546): 1-123.
- Hillis, D.M. & R. De Sa**, 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). *Herp. Monogr.*, (2): 1-26.
- Hoogmoed, M.S.**, 1985 A new genus of toads (Amphibia: Anura: Bufonidae) from the pacific slopes of the Andes in northern Ecuador and southern Colombia, with the description of two new species. *Zoologische Mededelingen*, **59** (22): 252-274.
- Hoogmoed, M.S.**, 1987. New *Osornophryne* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from the Atlantic versant of the Andes in Ecuador. *Zoologische Mededelingen*, **61** (16): 209-242.
- Hoogmoed, M.S.**, 1990. Biosystematics of South American Bufonidae, with special reference to the *Bufo "typhonius"* group, 113-123 pp. *In* G. Peters & R. Hutterer (Eds.) *Vertebrate in the tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Katan, G.**, 1984. Ranas Del Valle Del Cauca. *Cespedesia*, (13): 49-50.
- Katan, G.**, 1986. Nueva especie de rana (*Atelopus*) de los farallones de Cali, Cordillera Occidental de Colombia. *Caldasia*, **14** (68-70): 650-657.
- Kluge, A.G.**, 1979. The gladiator frogs of middle American and Colombia-A reevaluation of their systematics (Anura: Hylidae). *Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan*, (688): 1-24.
- La Marca, E.** 1992. Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. *Cuadernos Geográficos*, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, (9): 1-197.
- Lötters, S.**, 1996. The neotropical toad genus *Atelopus*. *Checklist-Biology-Distribution*. M. Vences & Glaw Verlags GbR., 1-129 pp.
- Lynch, J.D.**, 1970. Systematic status of the American Leptodactylid frog genera *Engystomops*, *Eupemphix* and *Physalaemus*. *Copeia*, (3): 488-496.
- Lynch, J.D.**, 1972. Two new species of frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the paramos of northern Ecuador. *Herpetologica*, **28** (2): 141-147.
- Lynch, J.D.**, 1973. A new narrow-toad frog from Andean Ecuador (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*). *Copeia*, (2): 222-225.
- Lynch, J.D.**, 1975. A Review of the Andean Leptodactylid frog Genus *Phrynopus*. *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, (35): 1-51.
- Lynch, J.D.**, 1976. A new high Andean slope species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from Colombia and Ecuador. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **88** (32): 351-354.
- Lynch, J.D.**, 1976. Three new Leptodactylid frogs (Genus *Eleutherodactylus*) from the Andean slopes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, **32** (3): 310-317.
- Lynch, J.D.**, 1979. The identity of *Eleutherodactylus vertebralis* (Boulenger) with description of a new species from Colombia and Ecuador (Amphibia: Leptodactylidae). *Jour. Herpetol.*, **13** (4): 411-418.
- Lynch, J.D.**, 1980. A taxonomic and distributional synopsis of the Amazonian frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Am. Mus. Nov. Am. Mus. Nat. Hist.*, (2696): 1-24.
- Lynch, J.D.**, 1980. Systematic status and distribution of some poorly-known frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the choocoan lowlands of South America. *Herpetologica*, (36): 175-189.
- Lynch, J.D.**, 1981. Leptodactylid frogs of the Genus *Eleutherodactylus* in the Andes of Northern Ecuador and adjacent Colombia. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, (72): 1-46.
- Lynch, J.D.**, 1981. The identity of *Hyloopsis platycephala* Werner, a centrolenid frog from northern Colombia. *Jour. Herpetol.*, **15**: 283-291.
- Lynch, J.D.**, 1981. Two new species of *Eleutherodactylus* from western Colombia (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, (697): 1-12.
- Lynch, J.D.**, 1982. Two new species of poison-dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica*, **38** (3): 366-374.
- Lynch, J.D.**, 1983. A new Leptodactylid frog from the Cordillera Oriental of Colombia, 52-57pp. *In* RHODIN, A.G.J & K. MIYATA (Eds.) *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass.
- Lynch, J.D.**, 1984. A new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern andean Colombia. *Herpetologica*, **40** (3): 234-237.

- Lynch, J.D.**, 1984. New frogs (Leptodactylidae: Eleutherodactylus) from cloud forest of the northern Cordillera Oriental, Colombia. *Contributions in Biology & Geology*, Milwaukee Public Museum, (60): 1-19.
- Lynch, J.D.**, 1988. New species of Eleutherodactylus from the Cordillera Occidental of western Colombia with a synopsis of the distributions of species in western Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **22** (82): 117-148.
- Lynch, J.D.**, 1989. A review of leptodactylid frogs of the genus *Pseudopaludicola* in Northern South America; *Copeia* (3): 577-588
- Lynch, J.D.**, 1989. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). A review of the frogs assigned to the *Eleutherodactylus discoidalis* species group. *Contr. Biol. Geol.*, (79): 1-25.
- Lynch, J.D.**, 1992. Distribution and variation in a colombian frog, *Eleutherodactylus erythroleura* (Amphibia: Leptodactylidae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, **27** (4): 211-226.
- Lynch, J.D.**, 1992. Two new species of *Eleutherodactylus* from southwestern Colombia and proposal of a new species group (Amphibia: Leptodactylidae) *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (136): 1-31.
- Lynch, J.D.**, 1994. A new frog (genus *Eleutherodactylus*) from cloud forest of Southern Boyacá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **22** (84): 429-432.
- Lynch, J.D.**, 1997. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus sulcatus* group. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (80): 353-372.
- Lynch, J.D., P.M. Ruiz-C. & M.C. Ardila-R.**, 1997. Biogeographic patterns of colombian frogs and toads. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (80): 237-248.
- Lynch, J.D.**, 1999. Ranas pequeñas, la geometría de la evolución, y la especiación en los Andes colombianos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **23** (86): 143-159.
- Lynch, J.D. & M.C. Ardila R.** 1999 The *Eleutherodactylus* of the *taeniatus* complex in western Colombia: taxonomy and distribution. *Rev. Col. Acad. Colom. Cienc.* **23**(89): 615-624.
- Lynch, J.D. & P.A. Burrowes**, 1990. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* (family Leptodactylidae) at the Planada Reserve in Southwestern Colombia with descriptions of eight new species. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (136): 1-31.
- Lynch, J.D. & W.E. Duellman**, 1973. A review of the centrolenid frogs of Ecuador, with descriptions of new species. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, (16): 1-66.
- Lynch, J.D. & W.E. Duellman**, 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). *Misc. Publ. Univ. Kansas*, (69): 1-86.
- Lynch, J.D. & W.E. Duellman**, 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador. *Systematics, Ecology, and Biogeography*. *Uni. Kansas Nat. Mus. Hist.*, (23): 1-236
- Lynch, J.D. & M.S. Hoogmoed**, 1977. Two new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from northeastern South America. *Misc. Publ. Univ. Kansas*, (69): 1-86.
- Lynch, J.D. & Ch.W. Myers**, 1983. Frogs of the *fitzingeri* group of *Eleutherodactylus* in Eastern Panama and Chococoan South America (Leptodactylidae) *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 175: 484-568
- Lynch, J.D. & P.M. Ruiz-C.**, 1982. A new genus and species of poison-dart frog (Amphibia: Dendrobatidae) from the Andes of Northern Colombia. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **95** (3): 557-562
- Lynch, J.D. P.M. Ruiz-C.**, 1985. A synopsis of the frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (711): 1-59.
- Lynch, J.D. & P.M. Ruiz-C.**, 1996. A remarkable new centrolenid frog from Colombia with a review of nuptial excrescences in the family. *Herpetologica*, (52): 525-535.
- Lynch, J.D., P.M. Ruiz-Carranza & M.C. Ardila-Robayo** 1994. The identities of the Colombian frogs confused with *Eleutherodactylus latidiscus* (Boulenger) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) *Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, (170): 1-42.
- Lynch, J.D., P.M. Ruiz-Carranza & M.C. Ardila-Robayo**, 1997. Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (80): 237-248.
- Lynch, J.D., P.M. Ruiz-Carranza & J.V. Rueda**. 1983. Notes on the distribution and reproductive biology of *Centrolene geckoi-deum* Jiménez de la Espada in Colombia and Ecuador (Amphibia: Centrolenidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, (18): 230-243.
- Lynch, J.D., & A.M. Suárez-Mayorga**, 2001. The distributions of the gladiator frogs (*Hyla boans* Group) in Colombia, with comments on size variation and sympatry. *Caldasia*, **23** (2): 491-507.
- McDiarmid, R.W. & J.M. Savage**, 1984. Taxonomic status of the frog genus *Centrolenella* Noble (Anura: Centrolenidae). *Jour. Herpetol.*, 18: 213-215.
- Medem, F.** 1968. Desarrollo de la Herpetología en Colombia, *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **13**(50): 149-199.
- Myers, CH. W.**, 1980. Taxonomy and ecology of *Dendrobates bombetes*, a new Andean poison frog with new skin toxins. *Amer. Mus. Nov.*, (2692): 1-23.
- Myers, CH. W.**, 1983. Dart-poison frogs. *Sci. Amer.*, **248** (2): 120-133.
- Myers, CH. W.**, 1987. New generic names for some neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Pape is Avulsos de Zoologia*, 36 (25): 301-306.
- Myers, CH. W.**, 1991. Distribution of the dendrobatid frog *Colostethus choocoensis* and description of a related species occurring macrosympatrically. *Am. Mus. Nov.*, (3010): 1-15.
- Myers, CH. W. & P.A. Burrowes**, 1987. A new poison frog (*Dendrobates*) from Andean Colombia, with notes on a lowland relative. *Am. Mus. Nov.*, (2899): 1-12.
- Myers, CH. W. & J.W. Daly**, 1976. Preliminary evaluation of skin toxins and vocalization in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, (157): 173-262.
- Myers, CH. W., J.W. Daly & B. Malkin**, 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Embera Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, (161): 307-366.

- Myers, CH. W. & W.E. Duellman**, 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado and other tree frog records and geographical notes from Western Panama. *Am. Mus. Nov.*, (2752): 1-32
- Noble, G.K.**, 1917. The systematic status of some batrachian from South America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, (37): 793-814.
- Noble, G.K.**, 1921. Five new species of Salientia from South America. *Am. Mus. Nov.*, (29): 1-7.
- Noble, G.K.**, 1923. A new gekkonid lizard and new Brachicephalid frog from Colombia. *Am. Mus. Nov.*, 88: 1-3.
- Nussbaum, R. A.**, 1977 Rhinatrematidae: a new family of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (682): 1-30.
- Osorno-M.M., M.C. Ardila-R. & P.M. Ruiz-C.**, 2001. Tres Nuevas Especies del Género *Atelopus* A.M.C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de Las partes altas de la Cordillera Oriental colombiana. *Caldasia*, **23** (2): 509-522.
- Parker, H.W.**, 1926. The Reptiles and Batrachians of Gorgona Island, Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **9** (17): 549-554.
- Parker, H.W.**, 1927. A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* and *Pleurodema*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **9** (20): 450-478.
- Parker, H.W.**, 1934 A monograph of the frogs of the family Microhylidae. 2a Ed. 1966, Johnson reprint Corporation, USA., i-viii, 1-208pp.
- Peracca, M.G.**, 1914 Reptiles et batracien de Colombia, 5: 96-111. In Fuhrmann, O. et E. Mayor. Voyage d'exploration scientifique en Colombie. Neuchatel, Attinger Frères Eds.
- Posada-A., A.** 1869. Memoire sur le poison de rainette des sauvages du Chocó. Imprimerie Simon Raçon et Co., Paris, 16pp.
- Pyburn, W.F.**, 1973. A new hylid frog from the llanos of Colombia. *Jour. Herp.*, (7): 297-301.
- Pyburn, W.F.**, 1975. A new species of Microhylid frog of the genus *Synapturanus* from southeastern Colombia. *Herpetologica*, **31** (4): 439-443.
- Pyburn, W.F.**, 1976. A new fossorial frog from the colombian rain forest (Anura: Microhylidae). *Herpetologica*, **32** (4): 367-370.
- Pyburn, W.F.**, 1977. A new hylid frog (Amphibia, Anura, Hylidae) from the Vaupés river of Colombia with comments on related species. *Jour. Herpetol.*, **11** (4): 405-410.
- Pyburn, W.F.**, 1981. A new poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the forest of southeastern Colombia. *Procc. Biol. Soc. Wash.*, **94** (1): 67-75.
- Rivero, J.A.**, 1961. Salientia of Venezuela. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, (126): 1-207.
- Rivero, J.A.**, 1963. Five new species of *Atelopus* from Colombia, with notes on other forms from Colombia and Ecuador. *Carib. Jour. Sci.*, **3** (2-3): 103-124.
- Rivero, J.A.**, 1966. Notes on the genus *Cryptobatrachus*. (Amphibia, Salientia) with description of a new race and four new species of a new genus of hylid frogs. *Carib. Jour. Sci.*, **6** (3-4): 137-149.
- Rivero, J.A.**, 1985. Nuevos centrolenidos de Colombia y Venezuela. *Brenesia*, (23): 335-373.
- Rivero, J.A.**, 1989 "1988". Sobre las relaciones de las especies del género *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae). *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, **48** (129): 3-32.
- Rivero, J.A.**, 1991. New *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) from South America. *Breviora, Mus. Comp. Zool.*, (493): 1-28.
- Rivero, J.A.**, 1991. New Ecuadorean [sic] *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) in the collection of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. *Carib. Jour. Sci.*, (27): 1-22.
- Rivero, J.A. & H. Granados-Díaz**, 1989. Nuevos *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) del Departamento del Cauca, Colombia. *Carib. Jour. Sci.*, **25** (3-4): 148-152.
- Rivero, J.A. & M.A. Serna**, 1985. Sobre la identificación de los *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de Colombia. *Car. Jour. of Sci.*, **21** (3-4): 143-153.
- Rivero, J.A. & M.A. Serna**, 1987. Tres nuevas especies de *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) de Antioquia, Colombia. *Carib. Jour. Sci.*, **23** (3-4): 386-389.
- Rivero, J.A. & M.A. Serna**, 1988. La identificación de los *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de Colombia. *Carib. Jour. Sci.*, **24** (3-4): 137-154.
- Rivero, J.A., & M.A. Serna**, 1993 "1991". A new species of *Atelopus* (Amphibia, Bufonidae) from Antioquia, Colombia. *Brenesia*, (36): 15-20.
- Rodríguez, G.**, 2002. El naturalista Antoine Rouhaire (Hermano Nicéforo María) y el desarrollo de la zoología sistemática en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **26**(99): 229-238.
- Ruiz-Carranza, P.M., & M.C. Ardila-R.**, 1994. Fauna Amphibia del departamento del Cauca. *Novedades Colombianas. Museo de Historia Natural, Universidad del Cauca*, (6): 46-68.
- Ruiz-Carranza, P.M., & M.C. Ardila-R., & J.I. Hernández-C.**, 1994. Tres nuevas especies de *Atelopus* A.M.C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Anura: Bufonidae) de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **19** (72): 153-163.
- Ruiz-Carranza, P.M., M.C. Ardila-Robayo & J.D. Lynch**, 1996. Lista actualizada de la fauna Amphibia de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **20** (77): 365-415.
- Ruiz-C. P.M., M.C. Ardila-R, J.D. Lynch & J.H. Restrepo**, 1997. Una nueva especie de *Gastrotheca* (Amphibia :Anura :Hylidae) de la Cordillera Occidental de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (80): 373-378.
- Ruiz-C., P.M., & J.I. Hernández-C.**, 1976. *Osornophryne*. Género nuevo de anfibios bufónidos de Colombia y Ecuador. *Caldasia*, **11** (54): 93-148.
- Ruiz-Carranza, P.M., J.I. Hernández-C. & M.C. Ardila-R.**, 1993. La herpetofauna de la provincia biogeográfica del Chocó. In P. Leyva-F. (Ed.) *Colombia Pacífico*. Editorial FEN Colombia, capítulo 20: 257-269.
- Ruiz-C., P.M. & J.D. Lynch**, 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania*, (57): 1-30.
- Ruiz-C., P.M. & J.D. Lynch**, 1997. Ranas Centrolenidae de Colombia X. Los centrolénidos de un perfil del flanco oriental de la Cordillera Central en el departamento de Caldas. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (81): 541-553.

- Ruiz-C., P.M., J.D. Lynch & M.C. Ardila-R.,** 1997. Seis nuevas especies del género *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) del norte de la Cordillera Occidental de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **21** (79): 155-174.
- Ruiz-Carranza, P.M., C.M. Vélez & M.C. Ardila-R.,** 1995. Una nueva especie de *Atelopus* A.M.C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Anura: Bufonidae) de la Cordillera Occidental de Colombia. *Caldasia* **17** (86): 113-118.
- Ruthven, A.G.,** 1914. Description of a new engystomatid frog of the genus *Hypopachus*. *Procc. Biol. Soc. Wash.*, (27): 77-80.
- Ruthven, A.G.,** 1915. Description of a new species of *Paludicola* from Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (30): 1-3.
- Ruthven, A.G.,** 1915. Description of a new tailless amphibian of the family Dendrobatidae. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (20): 1-3.
- Ruthven, A.G.,** 1915. Observations on the habits eggs and young of *Hyla fuhrmanni* Peracca. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (13): 1-4.
- Ruthven, A.G.,** 1915. The breeding habits of *Hylodes cruentus* Peters. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (1): 1-6.
- Ruthven, A.G.,** 1916. A new species genus of amphibian of the family Cystignathidae. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (33): 1-4.
- Ruthven, A.G.,** 1916. A new species of *Atelopus* from the Santa Marta mountains, Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (28): 1-3.
- Ruthven, A.G.,** 1917. A new amphibian of the genus *Eleutherodactylus* from the Santa Marta mountains, Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (43): 1-4.
- Ruthven, A.G.,** 1917. Description of a new species of *Eleutherodactylus* from Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (34): 1-4.
- Ruthven, A.G.,** 1922. The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Misc. Publ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, (8): 1-93.
- Schmidt, O.,** 1858. *Deliciae herpetologicae. Musei zoologici Cracoviensis. Beschreibung der im K.K. Mesum zu Krakau befindlichen, von J.v. Warszewicz in Neu-Granada und Bolivia Gesammelten. Ungeschwänzten Batrachier. Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen classe der kaiserlichen akademie der wissenschaften, Wien*, (14): 237-258.
- Silverstone, P.A.,** 1971. Status of certain frogs of the genus *Colostethus*, with descriptions of new species. *Los Angeles County Mus. Contrib.Sci.*, (215): 1-8.
- Silverstone, P.A.,** 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Bull.*, (21): 1-55.
- Silverstone, P.A.,** 1975. Two new species of *Colostethus* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from Colombia. *Los Angeles County Mus. Contrib.Sci.*, (268): 1-10.
- Silverstone, P.A.,** 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phylllobates* Bibron in Sagra (Family Dendrobatidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Bull.*, (27): 1-53.
- Stebbins, R. & J.R. Hendrickson,** 1959. Field studies of amphibians in Colombia, South America. *University of California Publ. Zool.*, **56** (5): 497-540.
- Trueb, L.,** 1971. Phylogenetic relationships of certain neotropical toads with the description of a new genus (Anura: Bufonidae). *Los Angeles County Mus. Contrib.Sci.*, (216): 1-40.
- Werner, F.,** 1899. Ueber Reptilien und Batrachier aus Columbien und Trinidad *Verhandlungen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, (49): 470-484.
- Werner, F.,** 1916. Bemerkungen über einige niedere Wirbelliere der Anden von Kolumbien mit Beschreibungen neuer Arten. *Zoologischer Anzeiger*, (47): 301-304.
- Trabajos de Grado y Tesis desarrollados en el Laboratorio de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, sede Bogotá, bajo la dirección de P. Ruiz y /o M.C. Ardila. **(En orden cronológico).**
- **Olarte, W.,** 1968. Estudio morfométrico y hematológico de Amphibia *Hyla labialis* Peters.
 - **Ardila-R., M.C.,** 1977. Estudio sistemático del género *Geobatrachus* Ruthven 1915 (Amphibia: Anura).
 - **Otero, A., A. Parody & J. Lizcano,** 1979. Anatomía de *Bufo marinus* (Amphibia: Anura).
 - **Rueda-A., J.V.,** 1982. Estudio taxonómico de *Centrolene geckoideum* (Amphibia: Anura).
 - **Barrera-R., M.,** 1989. Estudio anatómico de especies de los grupos *fleishmanni* y *pulverata* del género *Centrolenella* (Amphibia: Anura: Centrolenidae).
 - **Roa-T., S.,** 1992. Estudio anatómico de especies del género *Centrolenella* grupos *granulosa* y *ocellata* (Amphibia: Anura: Centrolenidae).
 - **Polo-U., C. M.,** 1994. Revisión sistemática de las especies de la familia Microhylidae en Colombia con base en un estudio anatómico.
 - **Estupiñán-T. R.A.,** 1995. Caracterización taxonómica de la familia Pseudidae (Amphibia: Anura) en Colombia.
 - **Vélez-R., C.,** 1995. Estudio taxonómico del grupo *Bufo typhonius* (Amphibia: Bufonidae) de Colombia.
 - **Nieto, Y.,** 1997. Estudio anatómico y taxonómico del género *Scinax* (Amphibia: Hylidae) en Colombia.
 - **Acosta-G., A.R.,** 1998. Caracterización taxonómica de la familia Ranidae (Amphibia: Anura) en Colombia.
 - **Martelo-M., M.I.,** 2000. Aspectos del comportamiento reproductivo de *Pleurodema brachyops* Anura (Leptodactylidae).
 - **Aparicio-V., K.,** 2002. Inventario preliminar de la fauna Amphibia en el sector norte del Parque Nacional Natural Sumapaz.

BREVE HISTORIA DE LA CARTOGRAFÍA GEOLÓGICA EN EL DEPARTAMENTO DE ANTIOQUIA, COLOMBIA

por

P. Castro* & M. Hermelin*

Resumen

Castro P. & Hermelin M.: Breve historia de la cartografía geológica en el departamento de Antioquia, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 245-261, ISSN 0370-3908.

A pesar de la tradición minera del departamento de Antioquia, su cartografía geológica sistemática sólo se inició por iniciativa regional a principios del siglo XX y culminó a fines del mismo. Se analizan las labores realizadas por la Comisión Científica Nacional, el Ferrocarril de Antioquia, la Facultad Nacional de Minas, el Servicio Geológico Nacional y sus entidades sucesoras: el Inventario Minero Nacional, y el Ingeominas.

Palabras clave: Historia de la Geología, Cartografía Geológica, Departamento de Antioquia, Colombia.

Abstract

Despite of the mining tradition of the Department of Antioquia, its systematic geological mapping only started, by regional initiative, at the beginning of the twentieth century; these activities were carried out by the National Scientific Commission, the Antioquia Railways, the National School of Mines and the National Geological Survey and their successors.

Key words: History of geology, Geological mapping, Department of Antioquia, Colombia.

Introducción

La cátedra Pedro Nel Gómez, evento múltiple que organiza anualmente la Universidad Nacional de Medellín,

estuvo orientada en 1998 hacia la contribución de la Ingeniería al desarrollo regional. Su coordinador, el profesor Jorge Alberto Naranjo, invitó al segundo autor de este corto trabajo a presentar una conferencia sobre el tema de

* Grupo de Geología Ambiental, Universidad EAFIT, Medellín.

la cartografía geológica en Antioquia. La información recogida para esta conferencia se completó posteriormente y se pensó que sería de interés publicar los resultados.

Las clases de Geología de Colombia dictadas por el Profesor Gerardo Botero en la Facultad de Minas en 1962 y en 1963 fueron sin duda la inspiración inicial de este trabajo. Por otra parte, la conferencia dictada por el Ingeniero Geólogo Humberto González en septiembre de 1998 para la presentación del último mapa geológico del departamento fue una guía para la época más moderna de la cartografía. La lectura de los trabajos de **Botero** (1978) y **Espinosa** (1984) también fue de gran ayuda. Una larga conversación con el Ingeniero Hernán Garcés ayudó considerablemente a aclarar el origen del primer mapa geológico de Antioquia. Finalmente, investigaciones bibliográficas en la Sala Antioquia y en la hemeroteca de la Biblioteca Pública Piloto, así como en la biblioteca de la Facultad de Minas de la Universidad Nacional permitieron completar el trabajo. Los autores agradecen a todas las personas que ayudaron en el proceso de recolección del material de este trabajo, particularmente a los funcionarios de la Biblioteca Pública Piloto de Medellín.

El departamento de Antioquia

El departamento de Antioquia (62.150 km²) está localizado en la zona noroccidental de Colombia y se extiende desde el río Atrato al oeste hasta el río Magdalena, al este, con una franja de costa de 240 km sobre el golfo de Urabá (Figura No. 1).

Comprende por lo tanto partes de dos cordilleras: la Occidental entre el río Atrato y el río Cauca, con alturas que alcanzan 4.050 m en dos páramos (Farallones de Citará y Páramo de Urrao), y la Central entre el río Cauca y el río Magdalena, con alturas un poco menores (Páramos de Sonsón y de Belmira) y extensos altiplanos donde se depositaron aluviones auríferos terciarios en cuyo origen fue enorme la importancia del Batolito Antioqueño, cuerpo que tuvo gran influencia en las mineralizaciones de la región.

Una vez realizada la conquista del territorio, el poblamiento de Antioquia por españoles estuvo muy ligado a la minería del oro. Desde fines del siglo XVI empezaron a desarrollarse distritos mineros como Santafé de Antioquia, Zaragoza, Cáceres, Guamocó, Remedios, todos por medio del trabajo de esclavos negros. A principios del siglo XVII se abrieron otros frentes en tierras altas: San Pedro, Ovejas, Río Chico, Santa Rosa de Osos, Guarne, Río Negro, Piedras Blancas; posteriormente más al oriente en Concepción y Santo Domingo. (Fig. 1). (**West**, 1952; **Álvarez**, 1988).

La gran mayoría de esas minas eran de aluvión y se explotaban de manera primitiva, siguiendo inicialmente las técnicas usadas por los indígenas. El mejoramiento tecnológico (introducción de bombas, tuberías, dragas) a fines del siglo XIX permitió ampliar esta actividad que aún perdura en algunos distritos. (**Parsons**, 1949).

El siglo XIX

A pesar de una tradición minera iniciada prácticamente desde la Conquista, el conocimiento de la geología de Antioquia, lo mismo que la del resto del país, sólo empezó en forma fragmentaria a principios del siglo XIX. Varios nombres merecen ser citados para esa época:

- F. J. de Caldas (1771-1816), quien a pesar de no dedicarse directamente a las investigaciones geológicas, tuvo el mérito de haber fundado en Rionegro en 1813 la primera Escuela de Ingenieros de Colombia en épocas de la "Patria Boba", escuela que no tuvo mayor proyección por causa de la reconquista.
- Alejandro de Humboldt visitó la Nueva Granada durante el año 1801. Su itinerario lo llevó desde Venezuela hasta Santafé y de allí hacia Popayán y Quito por el paso del Quindío. Humboldt dejó numerosos escritos sobre el tema de la "Geognosia", como llamaba a la geología, que influyeron en el conocimiento científico de la época. Vale la pena mencionar que la roca "andesita" recibió su nombre de él, a partir de sus observaciones durante el cruce del paso del Quindío en la Cordillera Central (**Humboldt**, 1941).
- Recomendado por Humboldt llegó a Colombia en 1822 el ingeniero de minas francés J.B. Boussingault (1802-1887), contratado en París por la Misión Zea. Boussingault, quien hizo numerosas observaciones científicas durante toda su estadía, viajó inicialmente por tierra desde La Guaira hasta Bogotá, donde debía establecer una escuela de minas. Ese proyecto nunca se pudo realizar y Boussingault pasó a la zona minera de Supía- Marmato como representante del gobierno colombiano ante la compañía inglesa que había adquirido la concesión de esas minas. De ahí Boussingault viajó a Antioquia y al Chocó. Al terminar su contrato viajó por tierra hasta Quito. Boussingault dejó en sus memorias una serie de apuntes interesantes sobre la geología -y sobre la sociedad y sus costumbres- de Colombia. Regresó a Francia en 1830 y sus investigaciones posteriores le merecieron el título de "Padre de la Química Agrícola" por los importantes aportes que hizo en ese campo. Cuando murió era uno de los científicos más influyentes de Francia

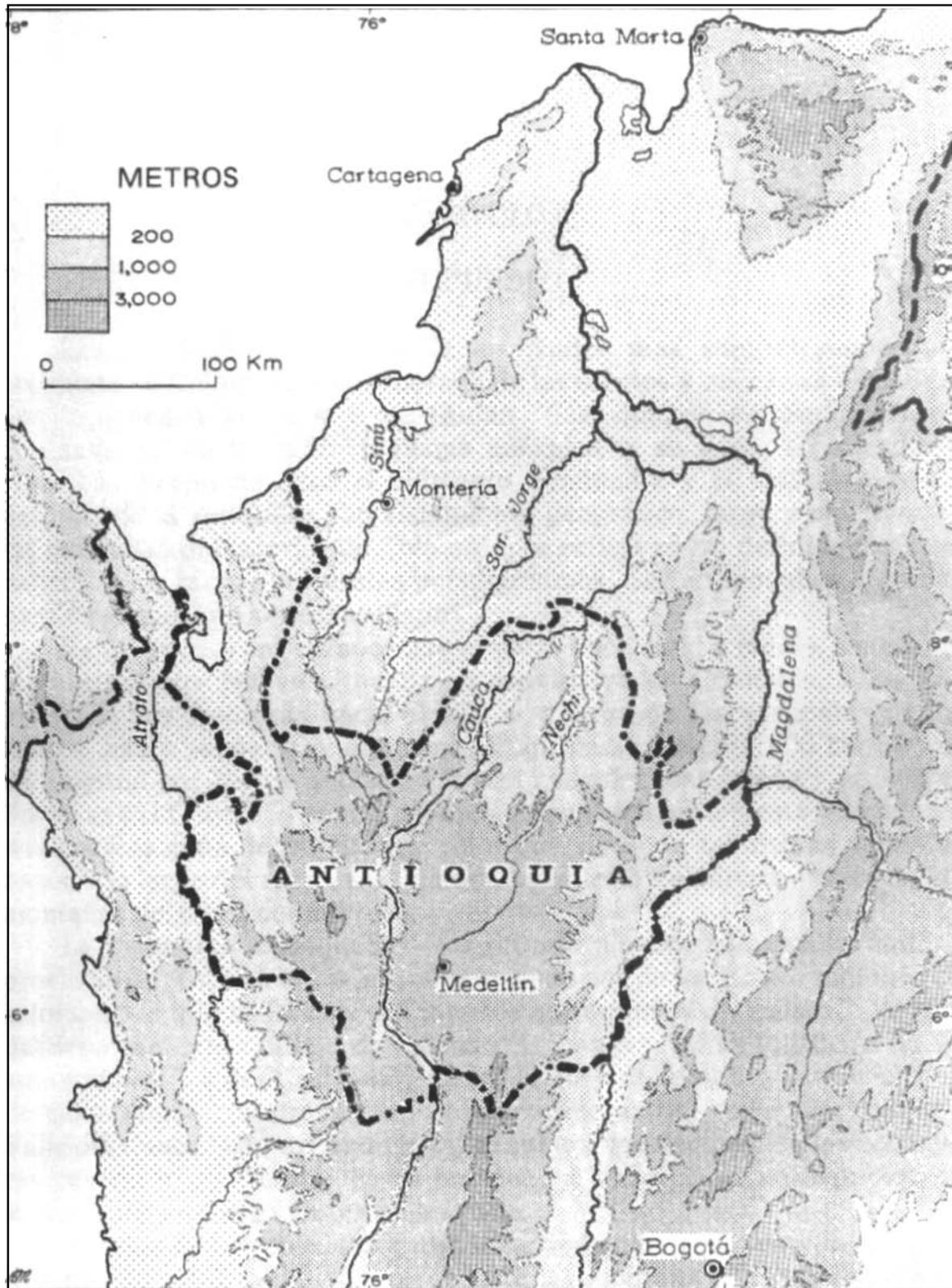


Figura 1. Localización del Departamento de Antioquia (Con siluetas de Cordilleras)

y Secretario de la Academia de Ciencias de París. (**Boussingault**, 1903; **Espinosa**, 1994).

Por ser posiblemente la primera persona con conocimientos geológicos que visitó al actual departamento de Antioquia, se transcribe a continuación un breve resumen de su viaje realizado en octubre de 1825, acompañado por el capitán Walker, representante de los intereses mineros ingleses.

Entró a ese departamento cruzando Abejorral y pasando luego el río Buey para llegar a Río Negro, que contaba en esa época con 12.000 habitantes (una de las ciudades más importantes del departamento). Describió allí las rocas del Batolito Antioqueño como sienitas. De ahí pasó por Envigado a Amagá y Titiribí, donde realizó el primer esquema de un corte geológico de las rocas de la zona. Visitó las minas de El Zancudo y de Otramina, y luego se embarcó en una balsa sobre el Río Cauca para llegar hasta Antioquia.

De ahí pasó a Cañasgordas y luego por Sopetrán y San Jerónimo, llegó el 3 de diciembre a Medellín, en esa época una población de 3.000 habitantes. Visitó las Salinas de Guaca (actualmente Heliconia), muestreó y analizó sus aguas y dedujo correctamente que la presencia de yodo en ellas explicaba la ausencia de bocio en los habitantes de Antioquia, a diferencia de lo que había observado en la Cordillera Oriental. Luego visitó San Pedro, hizo observaciones sobre un “cono rocoso” en Entrerriós (el peñol del mismo nombre), y visitó las minas de oro de Santa Rosa de Osos (3.000 habitantes). De ahí viajó por Medellín y Río Negro a Marinilla (5.000 habitantes), pasó luego por el Peñol de Guatapé (descrita por él como una pirámide de sienita) y por San Carlos (Teta de la Vieja, otro peñol ahora llamado más castamente el Cerro El Tabor). Luego pasó a Canoas y a la bodega situada en la confluencia del río Nare y del río Samaná, donde describió las rocas calcáreas que bordean al primero. En la desembocadura del Nare se embarcó río Magdalena arriba. (**Boussingault**, 1903).

Además de esos apuntes de viaje, Boussingault escribió numerosos artículos para revistas científicas francesas y coleccionó fósiles, particularmente del Cretácico de la Cordillera Oriental, los cuales fueron descritos por el paleontólogo Alcides d'Orbigny, del Museo de Historia Natural de París.

En 1833 rindió informe **Boussingault** (1945, 1946, 1947) ante la Compañía Colombiana de Minas acerca de visitas realizadas en varias partes del territorio antioqueño: Titiribí (El Zancudo, Otramina,) Río Negro (El Guarzo), el río Cauca (Quiuná), Buriticá, Santa Rosa de Osos, Gua-

ca y El Retiro, dejando una breve descripción geológica de cada una de ellas.

Varios personajes que dejaron importantes contribuciones para la geología del país merecen citarse, aunque ninguno de ellos trabajó directamente en el territorio actual de Antioquia:

- Joaquín Acosta (1800-1852) estudió geología en Francia y dejó excelentes contribuciones sobre la erupción del Ruiz en 1845 y sobre la Sierra Nevada de Santa Marta. Tradujo parte de la obra de Boussingault. (**Espinosa**, 1994).
- H. Karsten (1817-1908), científico alemán que publicó el primer esquema geológico de Colombia en 1856, ampliado luego en 1886 (*Geología de la Antigua Colombia Bolivariana*).
- W. Reiss (1838-1908) y A. Stuebel (1835-1904) visitaron a Colombia entre 1867 y 1868 y publicaron en dos tomos una obra importante sobre la geología colombiana, en especial sus volcanes. (**Reiss & Stuebel**, 1892-1899).
- A. Hettner (1859-1941) estuvo en Colombia de 1882 a 1884 y dejó establecida la estratigrafía básica de la Cordillera Oriental (*La Cordillera de Bogotá*) (**Hettner**, 1892).
- C. Degenhardt, quien administró las minas de Marmato, dejó un trabajo sobre las fuentes de aguas salinas del Estado de Antioquia y la geología de los alrededores de Medellín (**Degenhardt**, 1839).
- La Comisión Corográfica, organizada en 1850 bajo el Gobierno de J. H. López, no dejó anotaciones importantes sobre la geología del departamento.
- Carlos S. de Greiff, ingeniero de minas sueco que se estableció en Colombia, produjo un mapa de todas las minas conocidas en la provincia de Antioquia, que fue publicado en París (**De Greiff**, 1857). Este mapa se basó “en parte en los preciosos trabajos topográficos del general Codazzi y en parte sobre nuestras observaciones personales durante larga residencia en el país”.
- Vicente Restrepo (1837-1899), ingeniero de minas, dejó una obra de gran importancia (*la minería de oro y plata en Colombia*), donde se recogen importantes descripciones de las explotaciones mineras, de las minas de oro en Antioquia. (**Restrepo**, 1883).
- Como dato histórico, debe mencionarse la breve presentación que hizo **Petit-Bois** (1879) ante la Socie-

dad Belga de Geología acerca de aspectos geológicos del trayecto de Puerto Nare a Medellín.

- Von Schenck viajó por Antioquia y Tolima en 1880 (Nare, Medellín, Santa Rosa, Manizales) y dejó interesantes descripciones acerca de las minas que visitó en su recorrido, junto con mapas detallados de sus itinerarios (**von Schenck**, 1953).

En 1887, Pedro Nel Ospina fundó en Medellín la Escuela de Minas, con la asesoría del médico y geógrafo Manuel Uribe Ángel, autor del excelente libro “Geografía de Antioquia” (1887) que recoge la síntesis del conocimiento de ese campo en ese entonces. La Escuela de Minas fue un centro de formación de ingenieros que conservó su nombre hasta 1939, cuando se llamó Facultad Nacional de Minas, hoy Facultad de Minas de la Universidad Nacional. Desempeñó un papel importante en el conocimiento geológico del departamento, como se verá más adelante.

El siglo XX hasta 1940

Se escogió este lapso porque a partir de 1940 la generación de conocimiento geológico del país cambió gracias a la fundación del Ministerio de Minas y Petróleos (hoy Ministerio de Minas y Energía), aunque en Antioquia esa situación se anticipó con la Ordenanza 16 de 1918, que decidió el levantamiento y publicación de las “cartas y mapas geográfico y geológico del departamento” y con la creación de la Planta Metalúrgica en 1933.

La Escuela de Minas

La Escuela de Minas siguió existiendo, a pesar de grandes dificultades de financiación. Tulio Ospina (1857-1921), su rector durante varios años, quien estudiara en la Universidad de California en Berkeley (donde colaboró con Lawson, el famoso mineralogista, en el levantamiento geológico de las rocas metamórficas que rodean a San Francisco), publicó en 1911 el primer texto sobre geología de Antioquia: “*Reseña Geológica de Antioquia*”. (**Ospina**, 1911; **Hubach**, 1957).

En el prólogo del libro, Alejandro López, conocido ingeniero egresado de la Escuela de Minas y ex alumno de Tulio Ospina, menciona que éste “ha sido el único profesor de Geología en Antioquia” en los últimos 25 años. Eso parece demostrar que la formación que los ingenieros recibían en la Escuela iba mucho más orientada hacia la minería y otras ramas de la ingeniería que hacia las ciencias geológicas. Esa tendencia queda confirmada en el cuadro No 1, que corresponde a una selección realizada por **Espinosa** (1984) a partir de una

lista de tesis realizadas entre 1893 y 1937 (**García**, 1937). A ese cuadro hace falta agregarle la tesis de Peñuela (1896) sobre la geología y los recursos minerales de El Retiro.

Una de estas tesis fue la de Gerardo Botero, sobre paleontología colombiana (**Botero**, 1937). Este mismo autor (**Botero**, 1940a, 1940b) en una nota sobre el Ordoviciano de Antioquia presentada en Washington, demuestra un considerable conocimiento sobre la estructura geológica del departamento y discute con propiedad el rango de edades posibles para el Batolito Antioqueño. Es de anotar que en esa comunicación menciona la margen occidental del río Magdalena como una “penillanura” levantada durante los movimientos del Cenozoico a grandes alturas que a grandes rasgos pueden reducirse a tres principales: “contando del río Magdalena al oeste se tiene la primera entre los 300 y 400 metros de altura; la segunda entre los 900 y 1.200 metros abarcando las regiones de San Luis, San Rafael, San Roque, Yolombó, Remedios, Segovia, etc. Por último la tercera formada por las altiplanicies de Río Negro, Santa Rosa, Sonsón, etc., colocada entre los 2.300 y 2.500 metros de altura.

Este escalonamiento probablemente se deba a la continuación norte de la serie de fallas que hacen del valle del Magdalena típica fosa tectónica. Los restos de la penillanura están cortados por profundos valles de naturaleza erosiva y ejemplo de ello son el Porce y sus afluentes, el Nechí, El Samaná, etc.”

Es interesante recalcar que G. Botero, hace más de 60 años, se planteó un problema que aún hoy no está resuelto: el del tipo de levantamiento de la Cordillera Central. Cuadro 1.

En esa época, G. Botero publicó además con H. Garcés (**Botero & Garcés**, 1934) unas observaciones sobre la Geología del camino de Bolívar a Quibdó. Juan de la Cruz Posada (1869-1961) se graduó en la Escuela de Minas y se especializó en la Universidad de California en Berkeley. Fue rector de la Escuela de Minas y publicó un resumen actualizado para la época de los conocimientos geológicos sobre Antioquia (**Posada**, 1936). También había publicado en 1913 una nota sobre las formaciones carboníferas de Amagá (**Posada**, 1913) complementada por **Restrepo** (1921).

R. Wokittel (1893-1970), ingeniero de minas alemán, llegó a Colombia en 1926 como profesor de la Escuela de Minas y se dedicó a la geología de yacimientos minerales (**Wokittel**, 1960).

Cuadro 1.
Tesis de grado de la Escuela de Minas 1893-1937 sobre temas geológicos

Carlos Cock	Geología del Zancudo	1893
Alonso Robledo	Sobre el Código de Minas	1893
Alejandro López	El Túnel de La Quiebra	1908
Luis F. Osorio	Texto de Mineralogía y Geología	1910
Mariano Ospina P.	Aluviones del Río Porce	1912
Roberto I. Restrepo	Explotaciones Mineras	1912
Alfonso Sarria	Taludes y Movimiento De Tierras	1924
Francisco A Vargas	Concentración Mecánica De los Minerales	1925
Carlos Drews	Génesis de los depósitos Minerales	1925
Ricardo Wills Martínez	Aluviones en General	1925
Jorge Ospina	Montaje y Explotación de una Mina de Aluvión	1928
José M. Castro	Geología de la Guajira Agrimensura Legal en Colombia	1929
Albero Villegas	Exploración, Explotación y Uso del Platino	1929
José María Rendón	Industria de Sales y Salinas de Guaca	1930
José Llorente Cortés	Principales explosivos y su aplicación en el movimiento de tierras	1931
Jorge Mondragón C	Apuntes sobre el Carbón	1932
Antonio Durán	Análisis Petrográfico y Químico de las Rocas de Antioquia	1933
Julián Posada	Tratado de Microscopía y Rocas de Colombia Analizadas al Microscopio	1933
Julio Bastidas	Riqueza Mineral de Nariño	1934
Rafael Lince	Análisis y Purificación de Aguas	1935
Gerardo Botero	Bosquejo de Paleontología Colombiana	1936
Luis Bernal	Estudio sobre Carbones de Antioquia	1936
Juan Berdugo	Aguas Subterráneas	1936
Gilberto Botero	Molinos para Trituración de Minerales	1937

La Comisión Científica Nacional

La creación de la Comisión Científica Nacional (1916), que inició sus actividades en 1927, contribuyó al conocimiento de la geología de Antioquia. Su primer director, R. Scheibe (1859-1923) publicó un trabajo importante sobre la geología del sur de Antioquia (**Scheibe**, 1933).

Enrique Hubach (1894-1968), geólogo chileno de origen alemán, llegó a Colombia en 1922 y trabajó inicialmente en la División de Minas y Petróleos del Ministerio de Industrias. En 1920 produjo un informe sobre la geología de Urabá (**Hubach**, 1929) y un informe sobre la geología de la carretera al mar y su puerto (**Hubach**, 1927). Hubach fue posteriormente director del Servicio Geológico Nacional.

El trabajo de Grosse y la Planta Metalúrgica

Vale la pena recalcar el decidido interés de la Asamblea Departamental de Antioquia en el conocimiento geológico del departamento: La Ordenanza 16 de 1918 estableció una Junta del Mapa de Antioquia, creó los empleos de ingeniero jefe, dos ingenieros ayudantes y de dibujantes, estableciendo sus respectivos salarios; or-

denó fijar la posición de las poblaciones del departamento en caso de que no lo hubiera hecho la Oficina de Longitudes, su altura, características topográficas; clasificar las muestras de rocas y minerales, las que debían “formar una colección que se exhibiría para el público y se emplearía para la enseñanza en la Escuela Nacional de Minas y que sería propiedad del departamento”. Además la Junta debía solicitar a los ministerios correspondientes el envío de los datos de la Oficina de Longitudes y de la “Comisión de la Carta Geológica de la República” (sic) que se fueran obteniendo sobre el departamento. Por otra parte, es útil transcribir en su totalidad el Artículo 8°:

“La Junta recabará del Ministerio correspondiente que, en vista de las disposiciones y propósitos de la presente Ordenanza, y de que es Antioquia el primer departamento que ha ordenado la formación del Mapa Geológico, se sirva disponer que la Comisión Geológica de la República se ocupe preferentemente en los estudios y determinaciones relativas al territorio del mismo departamento”.

Es probable que esa insistencia explique el inicio de la actividad de R. Scheibe en el departamento hacia 1919.

La misma Ordenanza faculta al gobernador para contratar un empréstito por \$12.000 y para reservar anualmente esta suma para realizar el proyecto en mención.

Emil Grosse llegó a Colombia en 1920, contratado por el Ferrocarril de Antioquia por Ordenanza de la Asamblea de Antioquia. Su obra "*El Terciario Carbonífero de Antioquia*" (Grosse, 1926) resultado de tres años de trabajo de campo intenso, publicada en español y en alemán, sigue siendo un ejemplo de cartografía geológica: realizado en condiciones difíciles, su mapa topográfico fue totalmente hecho sobre el terreno. Cubre un área de 2500 km² a una escala 1:50.000 y sigue conservando su actualidad. (Fig. 2).

Otro evento importante ocurrió en 1933: el Ministerio de Industrias, motivado por la Asociación Colombiana de Mineros, con sede en Medellín, creó en esta ciudad una "Central Metalúrgica con Planta de Fundición y Ensayos", con un director y cinco ingenieros de campo. H. Garcés, ingeniero de minas nombrado director en 1937 en reemplazo del norteamericano Fetzer, se dedicó a la tarea de realizar el inventario de las minas del departamento. Se contaba con el mapa 1:500.000 (1919) de la Oficina de Longitudes. También pudieron contar seguramente con el mapa del departamento de Antioquia elaborado por Mesa *et al.* (1935). Los ingenieros de campo hacían los levantamientos de las minas y su localización con cinta y brújula. Esa información era recibida por H. Garcés y G. Botero, quienes en 1942, fecha de salida de H. Garcés para hacer estudios de posgrado en Estados Unidos, llegaron a tener datos de unas 600 minas. (H. Garcés, comunicación verbal). De esa información saldría el primer mapa sobre el Batolito Antioqueño y el primer mapa geológico de Antioquia.

El siglo XX de 1940 a 1968

Este lapso, determinado por dos eventos de gran importancia en la historia geológica del país, se inicia con la creación del Ministerio de Minas y Petróleos (1940) y la del Servicio Geológico Nacional, sucesor de la Comisión Científica Nacional. Termina con la creación del Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras (Ingeominas) en 1968 (Espinosa, 1984).

Facultad de Minas

La figura más destacada de la geología en Antioquia durante este período fue definitivamente la de Gerardo Botero, quien fundó en 1941 la carrera de Ingeniería y Petróleos en la Facultad Nacional de Minas, con Alejandro Delgado (este último responsable de la parte de petró-

leos). A pesar de que su vinculación de tiempo completo sólo duró unos dos años, pues pasó a ocupar la dirección técnica de la fábrica de vidrio Peldar, siguió dedicado en forma parcial pero determinante tanto a la orientación de la carrera y a la docencia como a la cartografía geológica del departamento de Antioquia. Publicó el primer croquis geológico de Antioquia (Botero, 1941a) (Fig. 3) que acompañó con una descripción de las formaciones geológicas de Antioquia (Botero, 1941b, 1942a). El interés de Gerardo Botero para con el Batolito Antioqueño se manifiesta en su publicación sobre la petrografía de ese cuerpo (Botero, 1942b), donde aparecen varios análisis químicos de las rocas de ese importante cuerpo intrusivo. Junto con ese trabajo aparece el primer mapa del batolito, fruto de la recopilación de los trabajos realizados durante varios años por la Planta Metalúrgica de Medellín en las minas del departamento de Antioquia (Planta Metalúrgica Nacional, 1942). (Fig. 4).

Posiblemente Gerardo Botero también tuvo alguna influencia sobre la escogencia del trabajo que realizó su pariente Gilberto Botero R. en la Universidad de Minnesota (1940) sobre el estudio de la petrografía y las posibilidades para uso ornamental de las rocas del Batolito Antioqueño.

Posteriormente G. Botero gestionó ante el departamento de Antioquia los fondos que permitieron llevar a cabo la primera cartografía geológica levantada en Antioquia a escala 1:25.000 sobre mapas del Instituto Geográfico A. Codazzi (IGAC) con interpretación de las primeras fotos aéreas tomadas a escala regional a partir de mediados de la década de 1950. La culminación de ese trabajo pionero, el primer mapa geológico levantado con base en trabajo de campo desde la época de Grosse (1926), fue la publicación de la memoria por la Facultad de Minas (Botero, 1963) junto con un mapa a escala 1:50.000 de toda la parte central del departamento de Antioquia. Ahí se definen las principales formaciones geológicas, que han seguido utilizándose en su mayoría hasta ahora. G. Botero retoma ahí los conocimientos previos sobre la petrografía y los amplía y obtiene además dataciones radiométricas sobre el Batolito Antioqueño.

Este trabajo fue seguido por otro que cubrió la continuación al norte de la primera zona (Botero & Rico, 1965) y el resultado fue publicado en 1965 a escala 1:200.000 por el Inventario Minero como la Plancha I-8 (Fig. 3).

Servicio Geológico Nacional

La actividad de los geólogos del Servicio en Antioquia fue inmediata y sus trabajos cubrieron aspectos relacionados con yacimientos (Alvarado *et al.*, 1940a, b, c;

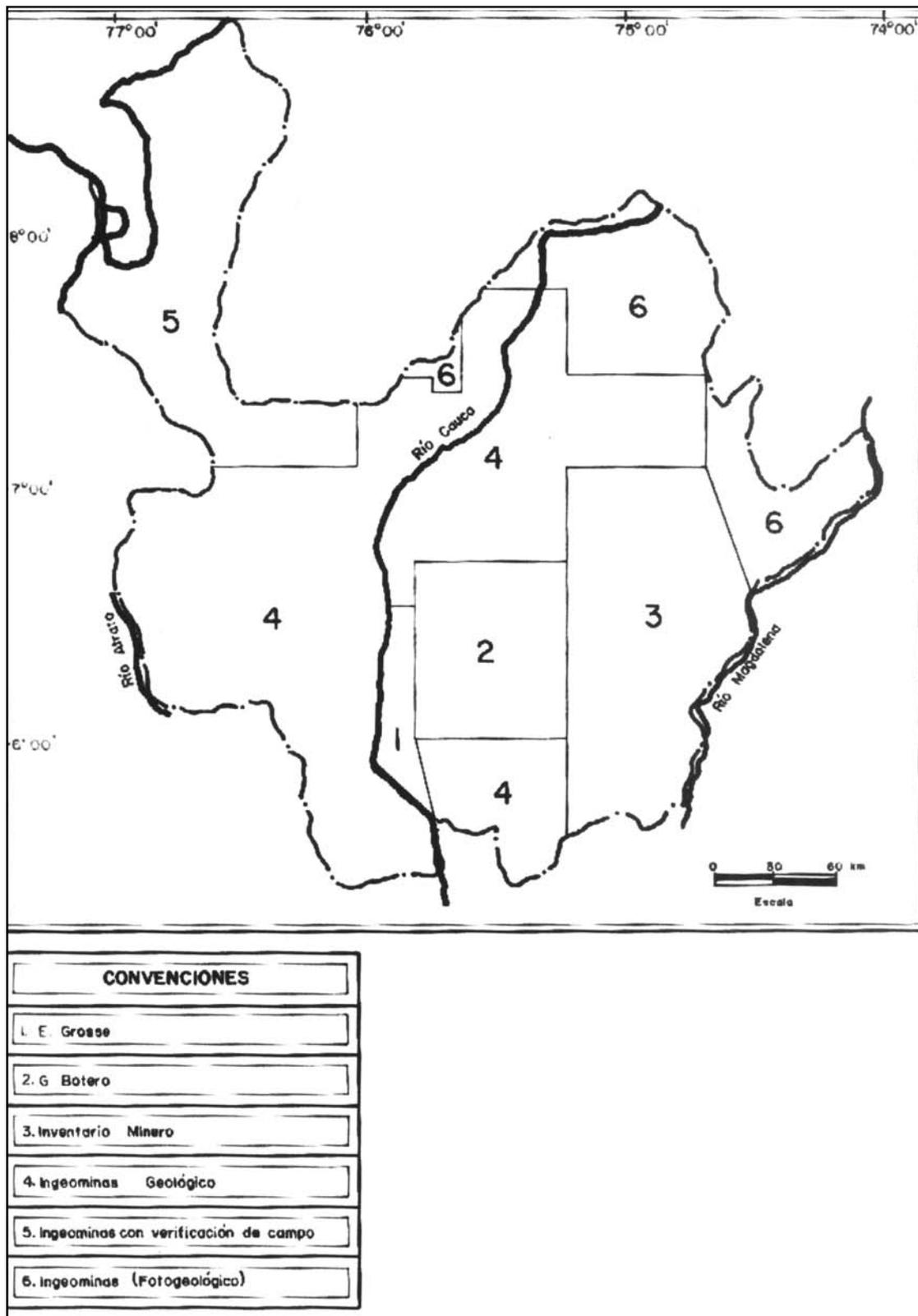


Figura 2. Distribución cronológica de la cartografía geológica de Antioquia

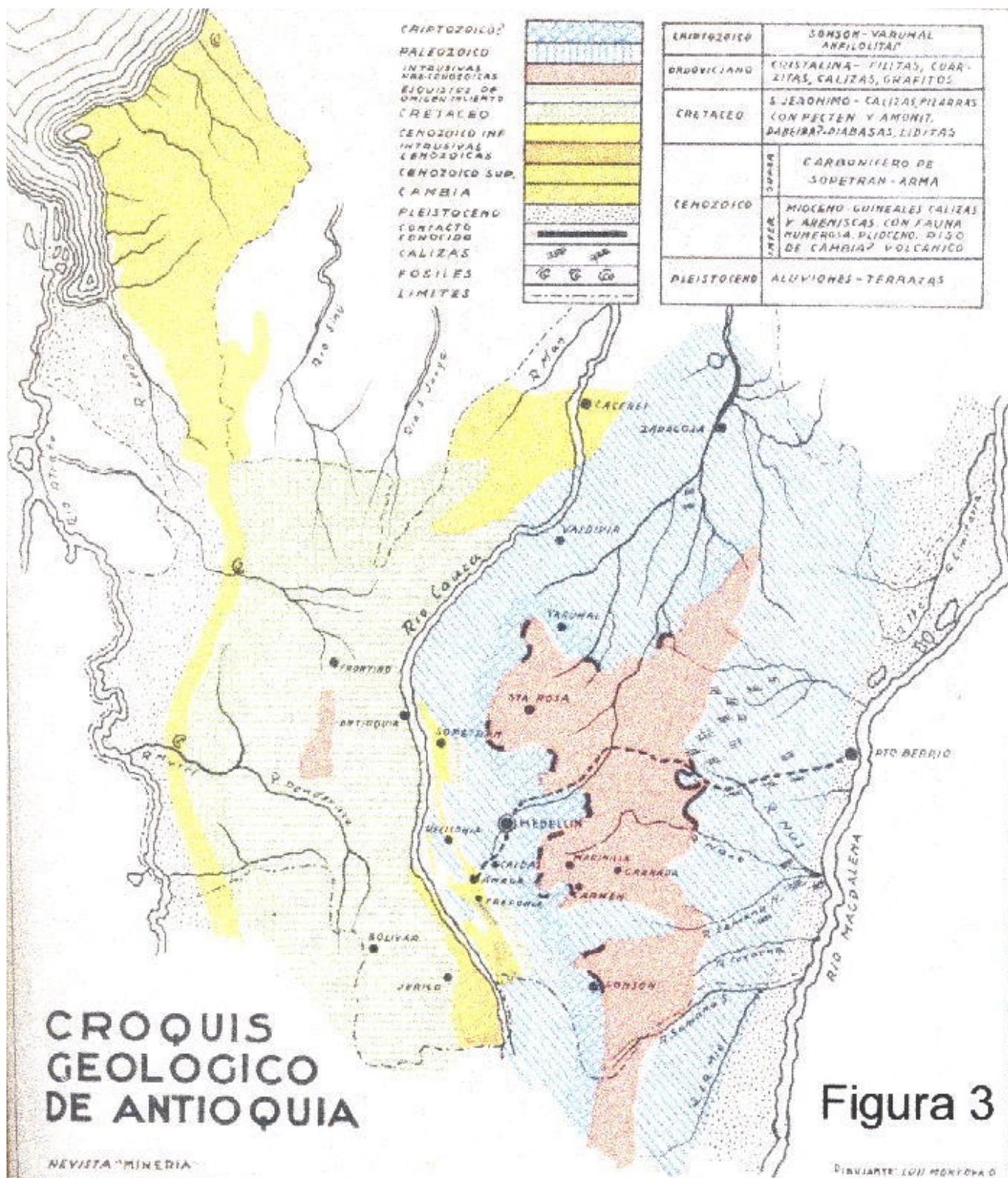


Figura 3. Croquis Geológico de Antioquia de G. Botero (1941)

Botero, R., G., 1943 a, b, c; **Royo y Gómez**, 1940; **Sarmiento**, 1951) y con geología para ingenieros de obras hidroeléctricas (**Alvarado & Sarmiento**, 1943).

Como culminación de esa actividad se produjo por parte del Servicio Geológico Nacional (SGN) un informe sin fecha de 10 páginas intitulado “*Mapa Geológico del Departamento de Antioquia* (No. 638) (en la colección de informes del antiguo SGN en el Ingeominas de Medellín aparece sin mapa; el ejemplar de la Biblioteca del Ingeominas en Bogotá tiene uno coloreado a mano con fecha de 1941). En la Sala de Antioquia de la Biblioteca Pública de Medellín se pudo encontrar publicado en un informe de la Contraloría General de la República: “*Antioquia, estudio geográfico, económico y social*” (**Aguirre**, 1948, p. 11 a 13) una reproducción completa del Informe del SGN, acompañado por un mapa a escala 1:1.000.000 aproximadamente, cuyas convenciones coinciden también con las del informe 638 pero que aparece con fecha de 1946. Señala además Aguirre que fue elaborado en esa fecha por técnicos de SGN. Se trata por ahora de la única publicación conocida de este primer mapa geológico de Antioquia (Fig. 5).

Para este período hay que mencionar también las contribuciones de **Butler** (1942), quien estudió la región del valle del Magdalena y la parte más distal de la vertiente oriental de la Cordillera Central; **Nyngren** (1950) quien estudió el geosinclinal Bolívar, correspondiente al valle del Atrato; el **Hermano Daniel** (1948) publicó por otra parte en Medellín un libro de divulgación sobre geología y prehistoria de Colombia.

Liégeois (1958), visitante belga, dejó la descripción de un itinerario a lo largo del Río Grande y observaciones sobre la estructura de la Cordillera Central y sobre la meteorización química de las rocas del Batolito Antioqueño en esa zona.

Bürgl y Radelli (1962) descubrieron nuevas evidencias fosilíferas en el sur del departamento de Antioquia.

Los temas con los que se relacionan los informes de los geólogos del Servicio Minero Nacional que visitaron a Antioquia entre 1946 y 1968 son los siguientes:

(el número de informes aparece entre paréntesis):

- Yacimientos minerales (41)
- Deslizamientos (20)
- Geotecnia (2)
- Hidrología (1)

Inventario Minero

El Inventario Minero, creado en 1961, inició labores en Medellín y en otras ciudades del país (Barranquilla, Bogotá) en 1964. Contó con la asesoría de geólogos del Servicio Geológico de Estados Unidos (USGS). En Antioquia estuvieron los geólogos Tomás Feininger y Roberto Hall. Las dos áreas cartografiadas en Antioquia fueron las llamadas Subzonas IIA y IIB (Fig. 2) que complementaron y ampliaron la información existente recogida por G. Botero A y su grupo de la Facultad de Minas, con un cubrimiento del centro y oriente del departamento. Además el Inventario vinculó a estudiantes y egresados de esa facultad y de la carrera de geología creada en la Universidad Nacional en Bogotá en 1956 en las labores de campo y posterior organización de la información geológica estimulando a una nueva generación de geólogos que continuarían trabajando en el futuro INGEOMINAS (creado en 1968 al integrar el Laboratorio Químico Nacional, el Inventario Minero Nacional y el Servicio Geológico Nacional).

Como resultado de estos trabajos se publicaron diversos informes y planchas geológicas (Fig. 2):

- Mapa geológico del oriente del departamento de Antioquia (**INGEOMINAS**, 1970^a) que cubrió el Cuadrángulo I-9 y parte de los Cuadrángulos H-9, H-10, I-9, I-10, J-9 y J-10B) en este caso como planchas I a III del informe de la zona II-B.
- Mapa geológico del Cuadrángulo H-8 y parte del H-7 (**INGEOMINAS**, 1970) como informe de la zona IIA.

Estos mapas fueron complementados por los informes preparados por **Álvarez, et al.**, 1970 **Feininger et al.**, 1970; **Feininger et al.**, 1972; **Hall et al.**, 1972.

También se publicaron trabajos relacionados con otros aspectos de la geología del departamento de Antioquia: **Feininger** (1970); **Hall et al.**, (1971); **Feininger & Gómez** (1968), **Barrero et al.**, (1969); **Estrada** (1972).

El siglo XX a partir de 1968

El Ingeominas

Ingeominas siguió la labor iniciada por el Inventario Minero por medio de sus oficinas regionales. La de Medellín siguió adelante en la cartografía geológica del departamento de Antioquia.

Los trabajos se centraron en el reconocimiento geológico y geoquímico de la región central y occidental ade-

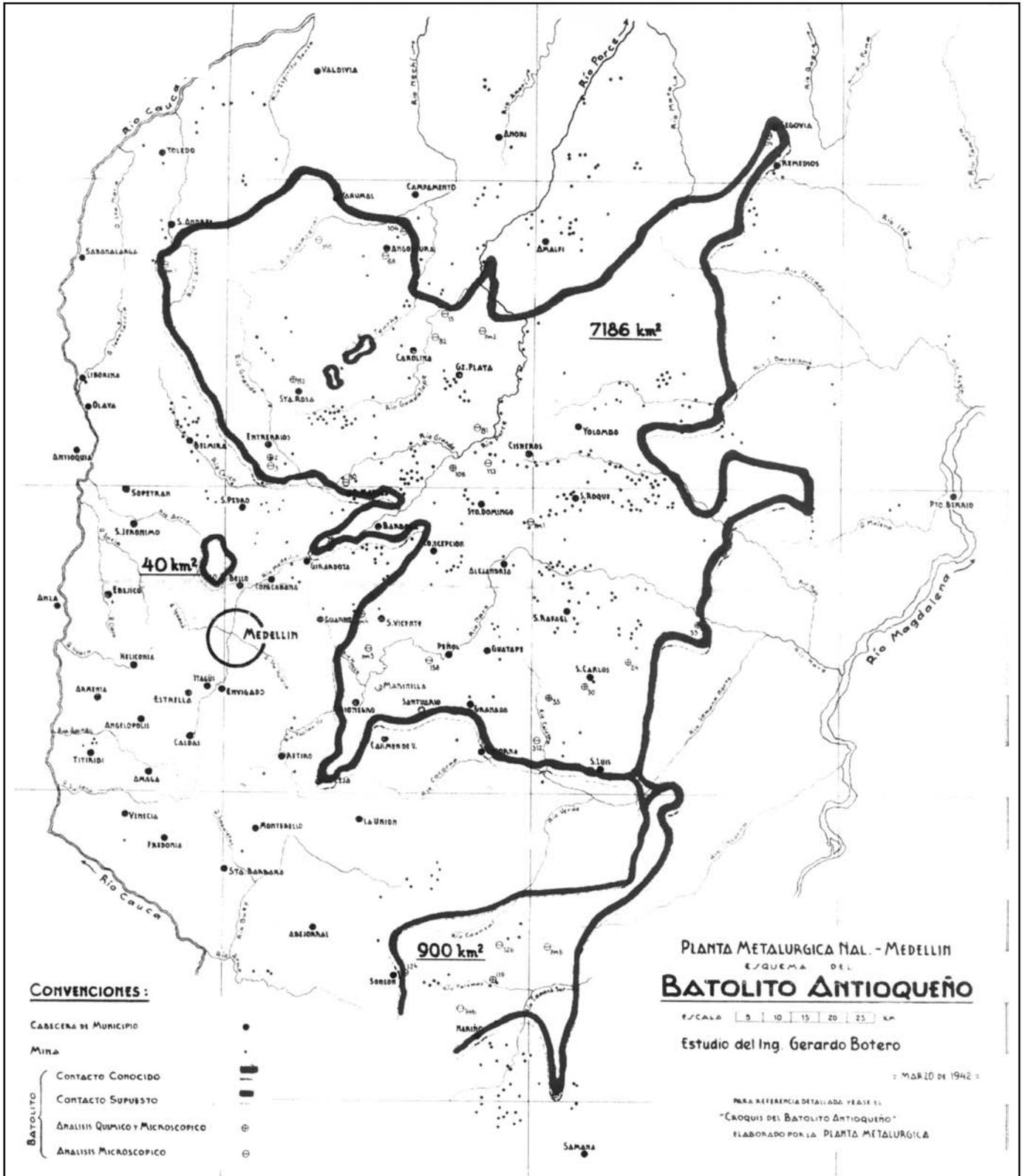


Figura 4. Primer Croquis del Batolito Antioqueño

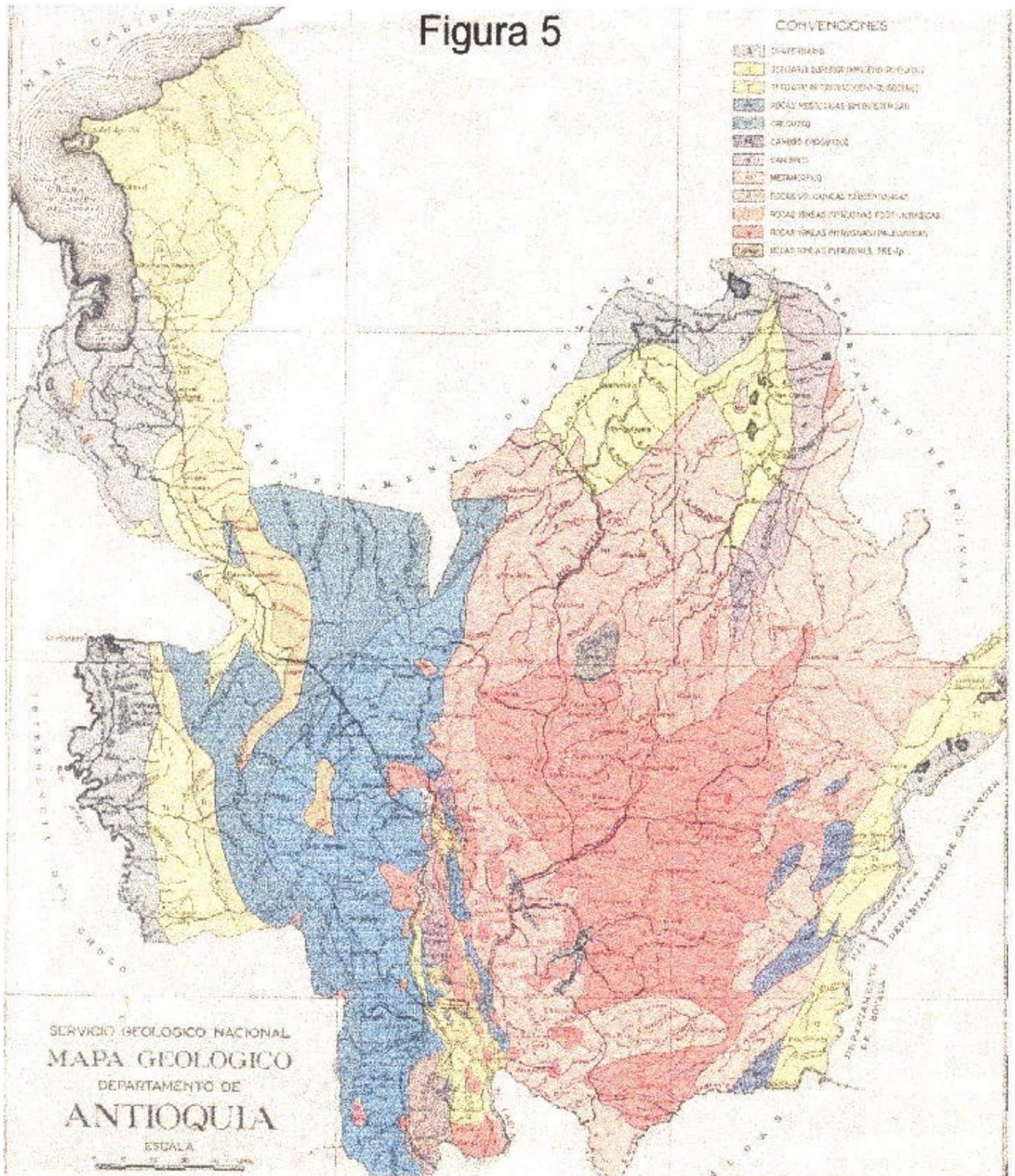


Figura 5. Primer mapa geológico de Antioquia

más del planteamiento de algunos modelos de evolución tectónica para la Cordillera Central y Occidental a partir del conocimiento de las peculiaridades geotectónicas de la parte Norte de dicha cordillera (**Álvarez**, 1971; **Álvarez**, 1983; **Álvarez**, 1985; **Álvarez**, 1989; **Álvarez & González**, 1978; **González**, 1976., **González, Agudelo & Calle**, 1980b; **Calle & González**, 1980^a; **Calle & González**, 1980b; **Calle et al**, 1980; **Calle, B y Salinas, R.**, 1986; **Calle, B & Salinas, R.**, 1991; **Mejía et al**, 1983^a; **Mejía et al**, 1983b; **Mejía**, 1984; **Parra**, 1983).

En 1979 se publicó el mapa del departamento de Antioquia a escala 1:500.000 (**Kassen et al.**, 1979). También debe mencionarse el trabajo colectivo emprendido por el Ingeominas con la asesoría del USGS consistente en la revisión de la interpretación tectónica del país (**Etayo et al.**, 1983).

A finales de los años 80 se llevó a cabo un proyecto conjunto entre el Servicio Geológico de la República Federal Alemana y el Ingeominas-Regional Medellín para la cartografía de la parte norte de la Cordillera Occidental, con la intención de buscar prospectos de depósitos minerales importantes.

El resultado fue la publicación de varios informes explicativos y un mapa geológico de esta región antioqueña (**Hoppe. & Schmidt-Thomé**, 1990; **Schmidt-Thomé & Feldhaus.**, **Salazar & Muñoz**, 1992; **Salazar, et al.**, 1991).

Durante la década de 1990 se continuó el trabajo cartográfico en las zonas menos conocidas del departamento debido a su difícil acceso, por lo que se utilizan las técnicas modernas de sensores remotos con algunos controles de campo para completar lo que se desconocía de dichas zonas (especialmente la región Pacífica, el Urabá, **Cossio**, 1994; **Cossio**, 1995; y otras regiones: **Zapata & Cossio**, 1993).

Finalmente, la compilación y ordenamiento de todos los informes e investigaciones realizados hasta 1995 se lleva a cabo con la publicación del Mapa Geológico de Antioquia con su memoria explicativa (**INGEOMINAS**, 1997; **González**, 1996).

La Facultad de Minas

La influencia del Inventario Nacional no se restringió a las actividades geológicas sistemáticas del Gobierno Nacional sino que también se proyectó en la enseñanza de geología de Colombia, el Departamento de Geociencias de la Universidad Nacional en Bogotá y la Facultad de Minas en Medellín. Particularmente en Antioquia permitió la continua retroalimentación de información

geológica entre la Regional Medellín y la Facultad de Minas por medio de la vinculación de estudiantes y egresados en nuevos proyectos de cartografía y de elaboración de tesis de grado bajo el amparo del INGEOMINAS.

Sin embargo, la contribución principal de la academia durante las décadas de 1970 y 1980 fue la organización y ejecución de investigaciones básicas relacionadas con el conocimiento petrográfico y petrogenético así como la historia tectónica del armazón geológico de las cordilleras del Departamento (**Restrepo, J.J.**, 1986; **Restrepo, J.J. y Toussaint, J.F.**, 1984; **Restrepo, J.J. y Toussaint**, 1988; 1989; **Toussaint, J.E. y Restrepo, J.**, 1976; 1989).

La creación de otras escuelas de geología en Medellín (Escuela de Ingeniería de Antioquia, 1982; Universidad EAFIT, 1983; Universidad Nacional, Facultad de Ciencias, 1984) también ha permitido acrecentar el conocimiento geológico del departamento de Antioquia, pero el análisis de esas contribuciones sobrepasa los alcances del presente trabajo.

Conclusiones

La tradición minera de Antioquia durante la Colonia hubiera hecho esperar una mayor actividad de cartografía o por lo menos de prospección durante el siglo XIX. Tal vez en las numerosas guerras civiles esté la respuesta. La Comisión Corográfica sólo fue una respuesta parcial e incompleta a la necesidad de conocer el territorio nacional y sus recursos.

La Comisión Científica Nacional no realizó cartografía sistemática, aunque en esa época ya existía, por lo menos para el departamento de Antioquia, el mapa de la Oficina de Longitudes. Los trabajos de Scheibe no pasan de lo que se podría considerar como un reconocimiento geológico.

El carácter técnico de las decisiones que tomó la Asamblea Departamental en la Ordenanza 16 de 1918 da a entender que en la elaboración de ese documento participaron personas que tenían muy buen conocimiento acerca de la importancia de la cartografía geológica así como de la actividad de la recién creada Comisión Científica Nacional. Valdría la pena revisar la lista de los integrantes de dicha Asamblea para la época. Puede ser coincidental que el período de 1917 a 1919, Alejandro López, ingeniero de la Escuela de Minas, muy activo defensor del Ferrocarril de Antioquia, que fue elegido diputado entre 1911 y 1920 no estuviera en la Asamblea. De cualquier manera esa decisión enaltece las actividades de la Asamblea Departamental de esa época.

Cabe sin embargo preguntar por qué prefirieron los responsables (la junta del mapa) que el trabajo fuera realizado por un extranjero, ya que aparte del trabajo topográfico no hubo ninguna participación de ingenieros locales. La estatura científica de Grosse permite sospechar que hubiera perfectamente podido entrenar a varios ingenieros colombianos para que siguieran la labor cartográfica del departamento, pero eso no ocurrió y no volvió a haber levantamientos geológicos regionales hasta que G. Botero logró a principios de 1960 convencer a la administración departamental de la necesidad de financiar (seguramente en forma muy económica) la continuación del proyecto de 1918.

A partir de la creación del Inventario Minero la actividad cartográfica volvió a quedar en manos del estado central. La creación de una Secretaría de Minas y Energía en Antioquia en la década de 1980 no modificó sustancialmente esa tendencia.

A pesar de la tendencia generalizada en la Colombia actual de centralizar las actividades del Estado y de disminuirlas drásticamente, a pesar de una situación de orden público más difícil que nunca, ¿no valdría la pena, a la luz de leyes como la del Medio Ambiente, pensar que nuevamente las regiones deben asumir la responsabilidad de un mayor conocimiento de su entorno natural (recursos naturales renovables y no renovables, restricciones al uso de la tierra, riesgos y amenazas naturales) a una escala acorde con sus necesidades sociales y económicas y con un uso decisivo de los recursos técnicos que se han generado durante las últimas décadas? La alianza con las universidades regionales sería -como en el pasado- una magnífica manera de preparar futuros investigadores realizando una tarea indispensable para el futuro.

Bibliografía

- Aguirre, R.**, 1948. Contraloría General de la República. Dirección de Publicaciones. Antioquia. Estudio geográfico, económico y social, p. 11 a 13, mapa.
- Alvarado, B., Palau, C. & Paba, F.**, 1940a. Informe sobre los yacimientos de asbesto de Nodrizal, Antioquia Boletín Minas y Petróleos, año 1939, Nos. 121-144, pp.37-49. Minería año 1941, Nos. 103-104, pp. 8625-8634.
- _____, 1940b. Informe sobre el yacimiento de hierro de Morro Pelón, municipio de Campamento, Antioquia. Boletín de Minas y Petróleos, años 1939-1940, Nos. 121-144, pp. 61-64.
- _____, 1940c. Informe sobre el yacimiento de mármol de Nare, Dep. de Antioquia. Boletín de Minas y Petróleos, años 1939-1940, Nos. 121-144, pp. 51-58.
- Alvarado, B. & Sarmiento, R.**, 1943. Informe geológico sobre la central hidroeléctrica del río Buey, Abejorral, Antioquia. CEGOC, año 1944, 7: 111-129.
- Álvarez, V.** 1988. La Sociedad Colonial, 1580-1720, en Historia de Antioquia, Medellín, pp. 543-67.
- Álvarez, J., Rico, H., Vásquez, H. & Hall, R.**, 1970. Mapa geológico del Cuadrángulo H-8 (Yarumal) y parte del H-7 (Ituango), Escala A 1: 100.000, Ingeominas.
- Álvarez, J.**, 1971. Mapa geológico generalizado y localizado del muestreo geoquímico de la Cordillera Occidental, departamentos de Chocó y Antioquia, Ingeominas, Medellín.
- _____, 1983. Geología de la Cordillera Central y el Occidente Colombiano, y petroquímica de los intrusivos mesozoicos. Boletín Geológico, Ingeominas, 26(2): 1-175.
- _____, 1985. Ofiolitas y evolución tectónica del occidente colombiano. Informe 1988, Ingeominas.
- _____, 1989. Mapa metalogénico de las fojas ofiolitas de la zona occidental de Colombia. Boletín Geológico, Ingeominas, 30(2): 5-23.
- Álvarez, E. & González, H.**, 1978. Geología y geoquímica del Cuadrángulo I-7 (Urao). Informe 1761, 347p., mapa Escala 1: 100.000. Ingeominas, Medellín. Asamblea Departamental de Antioquia, 1918, Ordenanza 16, Archivo Histórico Departamental, Medellín.
- Barrero, D., Álvarez, J. & Kassen, T.**, 1969. Actividad ígnea y tectónica de la Cordillera Central de Colombia durante el Mesozoico, Boletín Geológico, Ingeominas, 18 (I-3): 145-173.
- Botero, G.**, 1937. Bosquejo de paleontología colombiana, 2ª Ed. Bogotá, Imprenta Nacional, Suplemento de la "Revista de Indias" No. 3.
- _____, 1940a. El Ordoviciano en Antioquia, Revista DYNA. Julio/Agosto 1940.
- _____, 1940b. Sobre el Ordoviciano de Antioquia, Proceedings of Eight American Science Congress, Washington, 4: 19-25.
- _____, 1941a. Croquis Geológico de Antioquia Revista Minería 19(111-112): 9080 y 9081, sin escala. Dibujante: Luis Montoya.
- _____, 1941b. Formaciones geológicas de Antioquia. Revista Minería 19(111-112): 9080-9087.
- _____, 1942a. Conferencia "Geología de Antioquia". El Pueblo Antioqueño; Imprenta Universidad de Antioquia, pp. 165-169, Medellín.
- _____, 1942b. Contribución al conocimiento de la petrografía del Batolito Antioqueño. Revista Minería, 20(115-117): 1318-1330.
- _____, 1963. Contribución al conocimiento de la geología de la zona central de Antioquia. Anales Facultad de Minas No. 57, 111p.
- _____, 1978. Apuntes para una historia de las investigaciones geológicas en Colombia en: Ciencia y tecnología en Colombia, Bogotá: Instituto Colombiano de Cultura, pp. 147-180.
- Botero, G. & Garcés, H.**, 1934. Informe geológico del camino Bolívar-Quibdó, Minería. DYNA, Año II, septiembre de 1934, 9: 332-337.
- Botero, G & Río, H.**, 1965. Mapa geológico del Cuadrángulo I-8 (Medellín), escala 1:200.000 Facultad de Minas.

- Botero R., G.**, 1940. Petrographic study and possibilities for ornamental uses of samples from the Antioquian Batholith, Colombia, S.A. U. of Minnesota, Dep of Geology Informe S.G.N. No. 351.
- , 1943a. Yacimientos de manganeso, quebrada La Loma, municipio de Santa Bárbara, Antioquia. CECOC, año 1945, Tomo VI: 307-319.
- , 1943b. Yacimiento de cromo "El Carmelo", municipio de Envigado, Antioquia. CEGOC, año 1945, Tomo VI: 321-334.
- , 1943c. Algunos apuntes sobre la mina «El Zancudo» y sus posibilidades como fuente de abastecimiento de minerales de arsénico y antimonio, departamento de Antioquia. CEGOC, año 1945, Tomo VI: 383-396.
- Boussingault, J.B.**, 1903. Mémoires (5 tomes) París, Typographie Chamerot & Renouard. (Primera traducción: Banco de la República, Bogotá (Segunda traducción: Segunda Expedición Botánica, Bogotá).
- Boussingault, J.B.**, 1945. La minería en la provincia de Antioquia (1833) DYNA, Año 12, **54**: 8-13 (traducción del Ing. G. Trujillo).
- , 1946. La minería en la provincia de Antioquia (1833) Dyna, año 13, **56**: 16-23 (traducción del Ing. G. Trujillo).
- , 1947. La minería en la provincia de Antioquia (1833) Dyna, año 14, **58**: 76-78 (traducción del Ing. G. Trujillo).
- Butler, Jr., J.W.**, 1942. Geology of the Honda District, Colombia Bull Am. Assoc. Petroleum Geologists, **26**: 793-837.
- Bürgli, H & Radelli, L.**, 1962. Nuevas localidades fosilíferas en la Cordillera Central Geol. Col No. 3: 133-138.
- Calle, B. & González, H.**, 1980a. Geología y geoquímica de la Plancha 166 (Jericó) Ingeominas, Informe 1822, 232p.
- , 1980b. Geología y geoquímica de la Plancha 186 (Río Sucio) Ingeominas, Informe 1878, 173p.
- Calle, B., González, H., de la Peña, R., Escorce, B. & Durango, J.**, 1980. Mapa preliminar de la Plancha 166 (Jericó) Ingeominas Escala 1:100.000.
- Calle, B. & Salinas, R.**, 1986. Geología y geoquímica de la Plancha 165 (El Carmen de Atrato), Informe 1987, Ingeominas 140p.
- , 1991. Mapa geológico de la Plancha 165 (El Carmen de Atrato) Escala 1:100.000, Ingeominas.
- Cossio, U.**, 1994. Mapa geológico y ocurrencias minerales del departamento de Chocó, Escala 1:400.000. Ingeominas.
- , 1995. Interpretación geológica de imágenes de radar de la región de Urabá, Ingeominas, Medellín (Inédito).
- Degenhardt, C.**, 1839. Über die Saltquellen des nörd. Teils der Prov. Antioquia und die Gebirg sformation der Umgegend von Medellín im Freistaate von Neu-Granada Karstens Archiv. f. Min. Geol. Bergbau n. Hüttenkunde, **12**: 3-13.
- De Greiff, C. S.**, 1857. Mapa de la provincia de Antioquia en la República de Nueva Granada, trazado de acuerdo con los más modernos reconocimientos por C.S. de Greiff. Gravado por Alexis Odgiazzi. Gravador del Depósito de la Guerra, París 14 rue Chanoinesse.
- Espinosa, A.**, 1984. Historia de las investigaciones geológicas en Colombia: notas a partir de la segunda mitad del siglo XIX. Ciencias, técnica y desarrollo, Bogotá, **8**(1-4): 211-252.
- Espinosa, A.**, 1994. Un naturalista desconocido, el General Joaquín Acosta (1800-1852). Revista Acad. Colom. de Cienc., **19**(73): 287-291.
- Estrada, A.**, 1972. Geology and plate tectonic history of the Colombian Andes, MSc Thesis, Stanford University, 88p.
- Etayo, F., Barrero, D., Lozano, H., Espinosa, A., González, H., Orrego, A., Ballesteros, I., Forero, H., Ramírez, C., Zambrano, F., Duque, H., Vargas, R., Núñez, A., Álvarez, J., Ropain, C., Cardoso, E., Galvis, N., Sarmiento, L. y participan del USGS.**, 1983. Mapa de Terrenos Geológicos de Colombia, Publicación Especial de Ingeominas No. 14-1,
- Feininger, T & Gómez, H.**, 1968. La Caverna del NUS, Dep de Antioquia Bol. Geol, **16**(1-3): 97-111.
- Feininger, T.**, 1970. Palestina fault , Colombia Bull Geol Soc. Am. **81**: 1201-1216.
- Feininger, T., Barrero, D, Castro, N., Ramírez, O., Lozano, H & Vega, J.**, 1970. Mapa Geológico del Oriente de Antioquia (Hojas I y II) Cuadrángulo I-9 y parte de los Cuadrángulos H-9, H-10, J-9 y J-10 Ingeominas, Bogotá.
- Feininger, T., Barrero, D & Castro, N.**, 1972. Geología de Antioquia y Caldas (Sub zona IB) Boletín Geológico Ingeominas. **20**(2): 1-173.
- García, J.C.**, 1937. Historia de la Escuela Nacional de Minas. Anales, Escuela Nacional de Minas, No. 42.
- González, H.**, 1976. Geología del Cuadrángulo J-8 (Sonsón) Informe 1704, Ingeominas, 421p.
- , 1980. Geología de las Planchas 167 (Sonsón) y 187 (Salaminas) del mapa geológico de Colombia, **23**(1): 174p.
- González, H., Agudelo, S. & Calle, B.**, 1980a. Mapa geológico de la Plancha 187 (Salamina) 1:100.000 Ingeominas, Bogotá.
- , 1980b. Mapa geológico de la plancha 187 (Salamina) 1:10.00 Ingeominas, Bogotá.
- González, H.**, 1996. Mapa Geológico del departamento de Antioquia. Memoria Explicativa. Ingeominas.
- Grosse, E.**, 1926. Estudio geológico del Terciario Carbonífero de Antioquia. Berlín: D. Reiner.
- , 1996. Mapa geológico del departamento de Antioquia. Memoria explicativa.
- , H., 1997. Geología de la Plancha 106 (Liberia) Escala 1:100.000, Ingeominas, Bogotá.
- Hall, R.B, Feininger, T., Barrero, D., Río, H & Álvarez, J.**, 1971. Recursos minerales de parte de los departamentos de Antioquia y Caldas. Bol. Geol. **18**(2), T. II,
- Hall, R., Álvarez, J. & Rico, H.**, 1972. Geología de los departamentos de Antioquia y Caldas (Sub zona I-A). Boletín Geológico Ingeominas, **20**(1): 1-85.
- Hermano Daniel, FSC**, 1948. Nociones de Geología y Prehistoria de Colombia. Tipografía Bedout, Medellín, 360p.

- Hettner, A.**, 1892. Die Kordillere von Bogotá In Peterm. Mitteil. No 104, 131p. Traducido por E. Guhl, 1966, Ediciones del Banco de la República.
- Hoppe, P. & Schmidt-Thomé, M.**, 1990. Mapa geológico del flanco occidental de la Cordillera Occidental entre los ríos Andágueda y Murindó, Escala 1:200.000 BGR, Hannover.
- Humboldt, A., von**, 1941. Viaje a las regiones equinociales del Nuevo Continente hecho en 1799, 1800, 1801, 1802, 1802, y 1804. Caracas: Escuela Técnica Industrial, 5 volúmenes.
- Hubach, E.**, 1927. Carretera al mar y su puerto, apreciación del trayecto entre Dabeiba y el Golfo de Urabá, departamento de Antioquia. Informe Servicio Geológico Nacional. No. 163.
- Hubach, E.**, 1929. Informe geológico de Urabá. Bogotá. Boletín de Minas y Petróleos, **4**(19-20): 26-136. pp. 26-136.
- Hubach, E.**, 1957. La Obra Geológica de Tulio Ospina. Boletín de Historia y Antigüedades. **44**(507-508-509): 101-106.
- INGEOMINAS**, 1970^a. Mapa Geológico del oriente del departamento de Antioquia (Cuadrángulo I-9 y parte de los Cuadrángulos H-9, H-10, I-9, I-10, J-9 y J-10), planchas I a II del Informe de la Zona IIB.
- INGEOMINAS**, 1970b. Mapa geológico del Cuadrángulo H-8 y H-7, Informe de la zona II-A.
- INGEOMINAS**, 1997. Memoria Mapa Geológico, Antioquia.
- Inventario Minero**, 1965. Mapa de la Plancha I-8.
- Kassem, T., Álvarez, J. & Arango, J., González, H. & Vesga, J.**, 1979. Mapa geológico de Antioquia, escala 1:500.000. Ingeominas, Bogotá.
- Liégeois, P.G.**, 1958. Structure et morphologie de le Cordillère Centrale des Andes Bull. Soc. Belge Géologie, **67**(3): 529-569.
- Mapa del Informe 628**
- Mejía, M., Álvarez, E. & González, H.**, 1983a. Mapa geológico preliminar de la Plancha 130 (Santafé de Antioquia) Escala 1:100.000, Ingeominas.
- , 1983b. Mapa geológico preliminar de la Plancha 146 (Medellín Occidental) Escala 1:100.000, Ingeominas.
- Mesa, R., Palacio, G y Hernández, G.** 1935. Mapa del departamento de Antioquia, elaborado por Rafael Mesa, Guillermo Palacio y Gabriel Hernández, Ingenieros Civiles.
- Mejía, M.**, 1984. Geología y geoquímica de las planchas. 130 (Santafé de Antioquia) y 146 (Medellín Occidental). Informe 1950, 376, Medellín.
- Ministerio de Minas y Petróleos**, 1941. Mapa Geológico del departamento de Antioquia Informe No 638, Bogotá, 10p.
- Nyngren, W.**, 1950. Bolívar geosyncline of NW South América Bull. Am. Assoc. Petr. Geol. **34**: 1998-2006.
- Oficina de Longitudes**, 1919. Carta Geográfica del departamento de Antioquia construida con base en un levantamiento astronómico por la Oficina de Longitudes, entidad técnica adscrita al Ministerio de Relaciones Exteriores, Bogotá, República de Colombia.
- Oficina de Longitudes, Ministerio de Relaciones Exteriores**, 1941. Carta geográfica del departamento de Antioquia (2ª edición) escala 1:500.000. Instituto Geográfico de Kummerly & Frey, Berna.
- Ospina, T.**, 1911. Reseña Geológica de Antioquia, Medellín (Segunda Edición: 1939, Tipografía Sansón, Medellín, 128p).
- Parsons, J.J.**, 1949. Antioqueño Colonization in Western Colombia U. of California Press, Berkeley and Los Angeles, 212p.
- Parra E.**, 1983. Geología y geoquímica de la Plancha 223 (El Cairo). Informe 1914, Ingeominas, Bogotá, 138p.
- Peñuela, S.**, 1896. Sobre geología del Retiro y sus riquezas mineras, tesis presentada para admisión como Miembro de Número de la Sociedad Colombiana de Ingenieros. Anales de Ingeniería, **8**(92-93): 183-191.
- Petit-Bois, G.**, 1879. Quelques mots sur la géologie de l'Etat d'Antioquia (Colombie) Annales Société Géologique de Belgique, **7**(11): 159-163.
- Planta Metalúrgica Nacional**, 1942. Esquema del Batolito Antioqueño. Estudio del Ingeniero Bernardo Botero.
- Posada, J. de la C.**, 1913. Notas sobre la formación carbonífera de Amagá. Anales Fac. Minas, Medellín, **13**: 232-237.
- , 1936. Bosquejo Geológico de Antioquia. Anales Escuela Nacional Minas, No. 38, Medellín.
- Reiss, W & Stuebel, A.** 1892-1899. Reisen in Sued-Amerika. Geologische studien in der Republik Colombia: I-II Petrographie, Berlin.
- Restrepo, V.**, 1884. Estudio sobre las minas de oro y plata de Colombia. Anales de Instrucción Pública. (Segunda Edición como Anales de la Facultad de Minas, No. 43, Medellín).
- Restrepo, V.**, 1883. La minería de oro y de plata en Colombia (Quinta Edición, 1979). Medellín, FAES.
- Restrepo, E.**, 1921. Apuntes sobre la formación carbonífera de Amagá. Anales Fac. Minas, Medellín, **5**: 286-288.
- Restrepo, J.J.**, 1986. Metamorfismo en el sector norte de la Cordillera Central de Colombia, Informe Universidad Nacional, 276p.
- Restrepo, J.J. & Toussaint, J.F.**, 1984. Unidades litológicas de los alrededores de Medellín. Primera Conferencia sobre Riesgos Geológicos del Valle de Aburrá, Medellín, Sociedad Colombiana de Geología, Memorias, 26 p.
- Restrepo, J.J. & Toussaint, J. F.**, 1988. Terranes and continental accretion in the Colombian Andes. Episodes, **11**(3): 189-193
- Restrepo, J.J. & Toussaint.**, 1989. Acreciones sucesivas en Colombia : un nuevo modelo de evolución geológica. Memorias, V Congreso Colombiano de Geología, Bucaramanga, Tomo I: 127-146.
- Royo y Gómez, J.**, 1940. Informe preliminar sobre las materias primas para la industria cerámica existentes en el oriente y centro de Antioquia (1949) Boletín de Minas y Petróleos, año 1940, Nos. 121-144, pp. 97-134. Minería, año 1941 (101-102): 8544-8559 Minería, año 1941 (103-104): 8635-8655
- Salazar, G., James, M. & Tistl, M.**, 1991. El complejo Santa Cecilia. La Equis: evolución y creación de un arco magmático en el norte de la Cordillera Occidental. Simposio de Magmatismo Andino y su Marco tectónico, Manizales, Tomo II: 142-160.
- Sarmiento, R.**, 1951. Estudio de carbón en la región de Bajo Cauca, Departamento de Antioquia Bol. Geol. (11-12): 1-26, 1953.

- Scheibe, R.**, 1933. Geología del sur de Antioquia. Compilación Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, I: 97-167. Servicio Geológico Nacional.
- Servicio Geológico Nacional**, 1960. Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia Tomo IX, 587p., Bogotá, Editora Voluntad
- Schenck F. von**, 1953. Viajes por Antioquia en el año 1880. Publicación del Banco de la República. Archivo de la Economía Nacional, mapas. Schmidt- Thomé, M., Feldhaus, I, Salazar, G. & Muñoz, R., 1992. Explicación del mapa geológico a escala 1:250.000 del flanco occidental de la Cordillera Occidental entre los ríos Andágueda y Murindó, departamentos de Antioquia y Chocó, Colombia, Geol Ob. 1378, p. 3-23, Hannover.
- Toussaint, J.F. & Restrepo, J.J.**, 1976. Modelos orogénicos de tectónica de placas de los Andes colombianos. Universidad Nacional, Medellín, 47 p.
- , 1989. Acreciones sucesivas en Colombia: un nuevo modelo de evolución geológica. V Congreso Colombiano de Geología, Bucaramanga, Memorias, Tomo I: 127-196.
- Uribe, A.,M.**, 1885. Geografía de Antioquia (Segunda Edición, anotada por R.L. Jaramillo, Colección autores Antioqueños. Gobernación de Antioquia, 493, p. 2 mapas.
- Uribe A., M.**, 1887. Geografía general del Estado de Antioquia en Colombia (Segunda Edición, 1987). Colección Autores Antioqueños, Vol. II, Gobernación de Antioquia, Medellín, 493p.
- West, R.C.**, 1952. Colonial placer mining in Colombia Louisiana State University Press, Baton Rouge, 157p
- Wokittel, R.**, 1960. Recursos minerales de Colombia. Compilación Estudios Geológicos Oficiales en Colombia Tomo X, Servicio Geológico Nacional.
- Zapata, G. & Cossio, U.**, 1993. Plancha 93 Tarazá. Ingeominas.

ADDITIONAL BATS FROM THE MIDDLE MIOCENE LA VENTA FAUNA OF COLOMBIA

by

Nicolas J. Czaplewski*, Masanaru Takai**, Tiffany M. Naehrer*, Nobuo Shigehara**, and Takeshi Setoguchi***

Abstract

Czaplewski N.J., Masanaru T., T. M. Naehrer., N. Shigehara, and T. Setoguchi: Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **27** (103): 263-282, 2003. ISSN 0370-3908.

By screenwashing sedimentary rocks from three localities in the middle Miocene Villavieja Formation, Río Magdalena valley, Huila Department, Colombia, we collected several fossils that add to the knowledge of bats in the ca. 12-13 million-year-old La Venta fauna. The new specimens represent an emballonurid, a noctilionid, three phyllostomids, a thyropterid, three molossids, and a probable vespertilionid, and they came from a level (Monkey Beds) bracketed by dates of 12.5 million and 12.2 million years. The first known upper molars of *Notonycteris magdalenensis* reaffirm this species' close relationship with *Vampyrum* and *Chrotopterus*, as does a new species of *Notonycteris* based on two lower molars and characterized by smaller size than *N. magdalenensis*. Two upper molars of a primitive nectar-feeding bat represent another new taxon of Phyllostomidae (Glossophaginae), a new genus and species which provides the only Tertiary record for this group. An additional but not yet identifiable molossid adds to the bat list, and an unidentified probable vespertilionid is the first of its family recorded in the fauna. The La Venta fauna now includes 14 species of bats, several of which are indeterminate.

Key words: bats, Chiroptera, Colombia, fossil, La Venta, Miocene, Tertiary.

* Oklahoma Museum of Natural History, 2401 Chautauqua Avenue, University of Oklahoma, Norman, OK 73072-7029, USA;

** Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484-8506, Japan

*** Department of Geology and Mineralogy, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

Resumen

En los yacimientos de rocas sedimentarias de tres localidades del Mioceno medio de la Formación Villavieja, valle del río Magdalena, departamento de Huila, Colombia, fueron recolectados varios fósiles de murciélagos que permiten ampliar el conocimiento de la Paleofauna que existió hace ca. 12-13 millones de años en la localidad La Venta. Los ejemplares representan seis familias y nueve especies, algunas de las cuales habían sido registradas previamente para esta localidad. Los primeros molares superiores conocidos de *Notonycteris magdalenensis* confirman su estrecha afinidad filogenética con *Vampyrum* y *Chrotopterus*. Se propone una especie nueva de *Notonycteris*, la cual se separa de *N. magdalenensis*, con base en dos molares inferiores y el tamaño más pequeño de la especie nueva. Dos molares superiores de un murciélago pequeño de hábitos nectarívoros representan un género y una especie nueva de Phyllostomidae (Glossophaginae o Lonchophyllinae), el cual a su vez es el único registro del Terciario para este grupo. Se registró un murciélago no identificado de la familia Molossidae y posiblemente un representante de Vespertilionidae, el cual sería el primer registro de la familia. La paleofauna de La Venta está representada hasta el momento por 14 especies de murciélagos: Emballonuridae (gen. et sp. indet., *Diclidurus* sp. indet.), Noctilionidae (*Noctilio albiventris*), Phyllostomidae (*Notonycteris magdalenensis*, N. nueva especie, *Tonatia* sp. indet., género y especie nuevas), *Thyropteridae* (*Thyroptera lavalii*, T. cf. *T. tricolor*), Molossidae (*Mormopterus colombiensis*, *Eumops* sp. indet., *Potamops mascahehenes*, gen. et sp. indet.), ?Vespertilionidae (gen. et sp. indet.).

Palabras clave: Chiroptera, Colombia, fósil, La Venta, Mioceno, murciélagos, Terciario.

Introduction

In the middle Miocene, South America was situated near its present geographical position, with the northern part of the continent—including what is now Colombia—in the tropic zone near the equator. At that time, the Cordillera Central of the northern Andes was volcanically active and high with abrupt slopes, but the Cordillera Oriental was very low and discontinuous. Miocene sediments including the fossiliferous Honda Group were being shed continuously from the Cordillera Central across the low-lying area to the east. The Honda Group sediments represent a meandering and anastomosing river system with generally eastward-flowing channels (**Fields**, 1959; **Guerrero**, 1997).

The La Venta fauna of Colombia is one of the most diverse Cenozoic vertebrate paleofaunas in the New World tropics. It originates from Honda Group beds including the La Victoria and Villavieja formations in the Neiva Basin of the Río Magdalena, between the eastern and central cordilleras of the Andes Mountains in southwestern Colombia (**Guerrero**, 1997). A total of 154 taxa of fossil vertebrates in about 70 families have been found at La Venta, including a cartilaginous fish, about 25 bony fishes, two amphibians, 32 reptiles, five birds, and about 89 mammals (**Kay & Madden**, 1997; **Villarroel**, 1998, 2000). **Madden et al.** (1997) used the mammals to define the Laventan land mammal age. In addition to the lowland

meandering river system indicated by the geology, the vertebrate fauna furthers the interpretation of the paleoenvironment. For example, diverse and abundant fossils of freshwater fishes, turtles and crocodylians indicate aquatic habitats, fossils of several kinds of arboreal monkeys indicate the presence of tropical rain forest, and various other kinds of mammals seem to indicate the presence of forests, forest/grassland mosaics, and open grasslands (**Kay & Madden**, 1997).

As is usual in fluvio-lacustrine beds containing vertebrate fossils, the remains of bats are rare in Honda Group beds. Most bats in the La Venta fauna were recovered from the Villavieja Formation; to date, only one fossil bat has been found in the La Victoria Formation (**Czaplewski**, 1997). In this paper we report newly collected and previously unreported fossils of bats from the La Venta fauna, all of which are from the Villavieja Formation.

Fossils of bats and other small vertebrates were collected by screenwashing rock matrix in the field and by picking and sorting specimens from the resulting concentrate under a microscope in the laboratory. The specimens described in this report are cataloged with permanent numbers of the Museo Geológico (IGM), of the Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química (INGEOMINAS) in Bogotá, Colombia. "IGM-KU" field numbers are provided for a few specimens collected by IGM-Kyoto University teams. "IGM-DU" field

numbers are provided for a few uncataloged specimens collected by IGM-Duke University teams. Measurements were made on a stereomicroscope using an ocular micrometer calibrated with a stage micrometer. All measurements are given in mm, to the nearest 0.05 mm. Abbreviations for measurements are *apl*, anteroposterior length; *tw*, transverse width; *trigw*, trigonid width; *talw*, talonid width. Dental terminology follows **Legendre** (1984:fig. 1). The phylogenetic relationships of some phyllostomines in this report were estimated by scoring 48 dental, cranial, and postcranial osteological characters in nine taxa of Phyllostominae and by analyzing the resulting data matrix using the computer-assisted phylogenetic analysis software program PAUP version 4.0b10 (**Swofford**, 2000; see Appendices 1 and 2 for character list and data matrix, respectively). A parsimony analysis was conducted using the bootstrap method with branch-and-bound search, with all characters unordered and of equal weight. Missing data were coded as "?". We used *Macrotus waterhousii* as an outgroup, based on the results of other recent studies such as **Baker** et al. (1989, 1997, 2000), **Wetterer** et al. (2000), and **Jones** et al. (2002).

Specimens reported herein include those collected by Duke University-IGM teams in 1988-1991 from Duke field localities 22 and CVP, and by Kyoto University-IGM teams during 1990-1993 at a field locality known as the Chepe site. Duke field locality 22, also known as San Nicolás, is about 7 km northeast of the village of Villavieja (see map in **Guerrero**, 1997:fig. 2.9). Stratigraphically, locality 22 is in the Monkey Beds, the basal unit of the Villavieja Formation (and its Baraya Member), which overlies the Cerbatana Conglomerate Beds, the uppermost unit of the La Victoria Formation (**Guerrero**, 1997:fig. 2.7C). Geochronological work indicates a range of dates for the Villavieja Formation from about 12.5 Ma to about 10.1 Ma (**Flynn** et al., 1997); the radiometric dates of 12.5 Ma from the Cerbatana Conglomerate Beds provide the lower limit of this range. The Duke field locality known as CVP (Capa Verde de Peces) is north of Quebrada La Venta in the Fish Bed, a thin, extensive mudstone unit thought to represent a lake or swamp deposit. The Fish Bed contains abundant fossils of fishes and less common fossils of other aquatic vertebrates (such as the manatee *Potamosiren magdalenensis*) and terrestrial vertebrates. The Fish Bed is low in the Baraya Member of the Villavieja Formation, above the Monkey Beds (**Guerrero**, 1997:fig. 2.8).

Kyoto University's Chepe site, also known as Cuzco, is about 4.5 km east of Villavieja between Quebrada La Venta and Quebrada Las Lajas. The Chepe site is in the uppermost Las Lajas Member (of **Takai** et al., 1992) of

the Villavieja Formation. The Las Lajas Member of **Takai** et al. (1992) is equivalent to the upper part of the Baraya Member of **Guerrero** (1997) and **Villarroel** et al. (1996). The Baraya Member is overlain by the Cerro Colorado Member. The fossil bats from the Chepe site are stratigraphically the highest known in the Villavieja Formation and thus, geologically slightly younger than those from locality 22. No radiometric dates are available for the Las Lajas/upper Baraya Member, but **Guerrero** (1997) and **Flynn** et al. (1997) provided a date of 12.2 Ma from the San Francisco Sandstone Beds low in the overlying Cerro Colorado Member. This indicates the Chepe site fossils are slightly older than 12.2 Ma. The available radiometric dates neatly bracket the sites yielding the bat fossils in this report between 12.5 and 12.2 Ma. The only other locality in the Honda Group known to have produced a bat fossil (Duke locality 90; the type locality of *Potamops mascahehenes*; **Czaplewski**, 1997) is between 13.7 and 13.3 Ma (**Guerrero**, 1997; **Flynn** et al., 1997).

Previously, **Takai** et al. (1991) described *Kiotomops lopezi* from the Kyoto site in the Monkey Beds at La Venta. They referred this taxon to the bat family Molossidae; however, it represents a marsupial (**F. J. Gojin**, personal communication). Unlike molossids, the holotype M1 of *Kiotomops* lacks a talon, hypocone, mesostyle, and lingual cingulum. Like marsupials, it bears large stylar cusps B and D separated by a deep ectoflexus. As in many marsupials, the preparacrista runs from the paracone to stylar cusp B instead of connecting with the parastyle (stylar cusp A) to form a hooklike process as in molossids. The holotype molar also has a low, swollen ridge running from the protocone into the trigon basin (worn in the holotype) which does not occur in bat molars. Thus we remove *Kiotomops* from the list of La Venta bats and add it to the list of La Venta marsupials.

As in certain previously reported bat fossils from La Venta, several of the teeth described below lack much or all of their enamel yet retain the underlying dentine. This occurs in two new specimens of *Noctilio albiventris*, two of *Notonycteris magdalenensis*, one tooth of a new species of *Notonycteris*, the associated right and left lower jaw fragments of a *Tonatia*, several small molossid teeth, and several additional teeth not detailed in this report. These teeth probably were rendered enamelless by digestion within the gut of a crocodylian, the only known process by which the loss of enamel with preservation of dentine can occur (**Fisher**, 1981). Crocodylians are diverse and abundant in the La Venta fauna, with 5 families and 11 species reported by **Langston** (1965) and **Langston & Gasparini** (1997). Small crocodylians such as young caimans could have oc-

asionally killed or scavenged bats, as modern crocodiles in Australia are known to do to megachiropterans (Taylor, 1979; Webb & Manolis, 1989) and microchiropterans (Webb et al., 1982:table 1). Grahame Webb (personal communication) has observed captive crocodilians in Australia snap bats out of the air as the bats flew low over water chasing insects, and notes that wild crocodilians do the same thing, even gathering beneath bat roosts wherever a colony is located in crocodilian habitat.

Systematic Paleontology

Class Mammalia

Order Chiroptera

Family Emballonuridae

Genus and species indeterminate

(Fig. 1; Table 1)

Material: IGM 252993, left C1 fragment.

Locality: Duke loc. 22

Description: The main cusp of this canine is broken and the resulting cross-section shows a hemiconical shape.

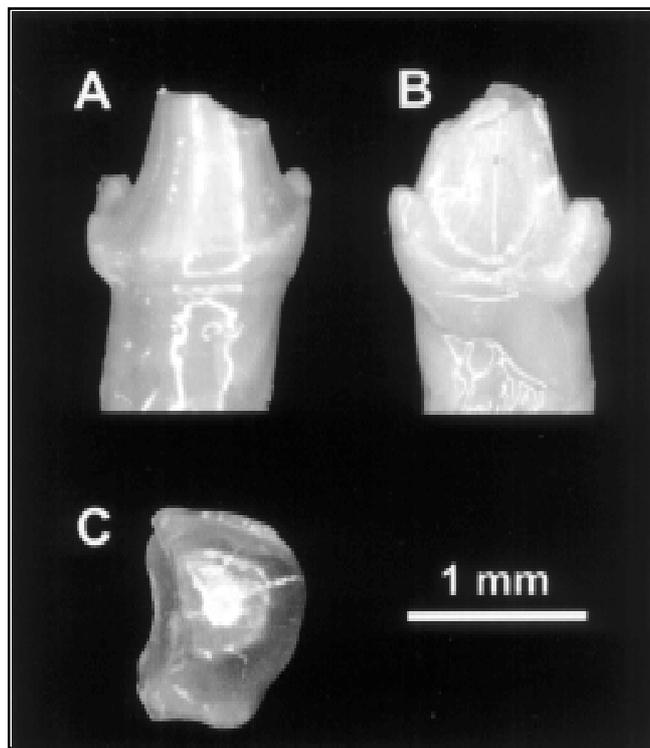


Figura 1. Emballonuridae: left C1 fragment (IGM 252993) in A, labial; B, lingual; and C, occlusal views.

The root is stouter than the main cusp. There is a prominent cingular cusp at the anterior medial corner. A labial cingulum leads from this cusp around the anterior side of the tooth but does not quite reach the midpoint of the labial side. Another prominent cingular cusp occupies the posterolingual corner, with a prominent posterior cingulum extending from it across the posterior of the tooth to its posterolabial portion. A less prominent cingulum on the lingual base of the crown connects the two cingular cusps.

The general configuration of the tooth is like that of various emballonurids except for Diclidurinae (which lack prominent anterior and posterior cingular cusps on the upper canine). The tooth represents an animal about the size of *Peropteryx kappleri*. Its anterior and posterior, sharp cingular cusps and overall morphology are similar especially to *Saccopteryx canescens*, *Centronycteris maximiliani*, *Cormura brevirostris*, and *Peropteryx kappleri* in the western hemisphere and *Coleura afra* in the eastern hemisphere. The tooth is less procumbent (canted forward) than in most Old World emballonurids (*Sacolaimus pluto*, *S. flaviventris*, *Taphozous nudiventris*, *T. peli*, *T. melanopogon*) but similar to *Coleura afra* and *Emballonura alecto* in its straight main cusp. It is less laterally compressed than in *Saccopteryx leptura*, *S. gymnura*, and *S. canescens*, *Rhynchonycteris*, *Peropteryx macrotis*, and *Emballonura alecto*. The development of a cingulum in the fossil is on the anterior (or actually, anteromedial), posterior, and lingual sides; no cingulum occurs on the labial side. The cingulum is rather sharp-edged by comparison with many modern emballonurids, in which it tends to be more rounded. The posterior cingular cusp is slightly more distally separated from the posterior crest of the main cusp and more securely situated on the cingulum than in most modern forms. The posterior cingulum is a sharp shelf with a slightly projecting (or widened) posterolabial portion. This configuration is very much like that in *Coleura afra* but has the more rounded and less-projecting configuration seen in this area of the tooth in New World emballonurid canines. Among New World forms, this area projects slightly in *S. canescens*, *Cormura brevirostris*, *Peropteryx kappleri*, *Balantiopteryx plicata*, and *Balantiopteryx io*. The fossil canine is rather intermediate in the development of the cingulum; it is less developed than in *Coleura afra* and more developed than in these just-mentioned New World taxa. The fossil canine differs from *Coleura* in lacking the labial portion of the cingulum and in having the lingual portion narrower and more rounded. The fossil differs from *Saccopteryx*, *Cormura*, *Peropteryx*, and *Balantiopteryx* in having wider and sharper anterior, lingual, and posterior cingula.

Table 1. Tooth measurements (in mm) of Miocene bats in the La Venta fauna, Villavieja Formation, Colombia. Parentheses indicate estimated measurements of broken specimens.

taxon	IGM number	tooth	UPPER TEETH			
			labial length	lingual length	tw	apl
EMBALLONURIDAE						
Gen. & sp. indet.	252993	C1	—	—	1.05	1.30
PHYLLOSTOMIDAE						
<i>Notonycteris magdalenensis</i>	90-C01	M2	3.55	3.40	4.40	—
<i>Palynephyllum antimaster</i>	252971	M1 or 2	1.40	1.05	1.30	—
	252863	M1 or 2	—	1.22	1.30	—
THYROPTERIDAE						
<i>Thyroptera lavalii</i>	252979	M1	1.55	1.25	1.65	—
	252985	C1	—	—	0.75	0.95
	252970	M1 or 2	—	1.10	—	—
MOLOSSIDAE						
<i>Eumops</i> sp. indet.	9303	M1	2.30	1.85	3.10	—
Gen. & sp. indet.	250329	M1 or 2	—	1.30	—	—
	252969	M1 or 2	—	1.10	—	—
	90-235	M1 or 2	—	1.20	1.80	—
		LOWER TEETH				
	IGM number	tooth	tw	apl	trigonid width	talonid width
PHYLLOSTOMIDAE						
<i>Notonycteris magdalenensis</i>	252972	m1	—	3.00	1.90	2.00
<i>Notonycteris sucharadeus</i>	9305	m1	—	2.50	1.45	1.90
	252869	m2	—	2.85	1.70	1.80
<i>Tonatia</i> or <i>Lophostoma</i>	252980	m1	—	2.35	1.25	1.35
	"	m2	—	(2.40)	1.50	1.40
	252981	m2	—	(2.10)	1.40	1.30
	"	m3	—	2.00	1.10	0.90
	252983	m3	—	—	—	0.70
THYROPTERIDAE						
<i>Thyroptera lavalii</i>	252978	m1	—	1.20	0.75	0.80
	"	m2	—	1.25	0.75	0.80
	SN-022-1a	m1 or 2	—	—	—	(0.90)
	SN-022-1b	m3	—	—	—	0.7
MOLOSSIDAE						
Gen. & sp. indet.	252987	m3	—	1.70	1.10	1.00
	252988	m1 or 2	—	1.60	1.00	1.20
	252989	m1 or 2	—	1.70	1.20	1.30
	250331	c1	1.20	1.30	—	—
	250332	p3	0.90	0.80	—	—
	250996	p3	0.90	0.90	—	—
	250338	p3	0.90	0.80	—	—
VESPERTILIONIDAE						
Gen. & sp. indet.	250339	m1 or 2	—	1.50	1.10	1.20

This specimen probably represents a new taxon of emballonurid, intermediate in at least a few characters of its upper canine between Old World and New World emballonurids. A *Diclidurus* sp. was previously reported in the La Venta fauna by **Czaplewski** (1997), but this new specimen represents a smaller bat and also does not have the canine morphology of *Diclidurus*.

Family Noctilionidae

Noctilio albiventris Desmarest 1818

Material: IGM 252975, right p4 missing most of its enamel; IGM 252976 nearly enamelless left p4.

Locality: Duke locality 22.

Discussion: These two teeth are both broken and lack most of their enamel. Nevertheless, the portions that remain are similar in size and shape to p4s of *Noctilio albiventris*. This species was recorded in the La Venta fauna by **Czaplewski** (1997), but the lower premolars had not been found previously.

Family Phyllostomidae

Subfamily Phyllostominae

Notonycteris magdalenensis Savage 1951 (Fig. 2; Table 1)

Material: IGM-KU 90-C01, complete right M2 (Fig. 2B-D); IGM 252973, right M1 or M2 lacking most of its enamel (Fig. 2A); IGM 252972, right m1 missing most of its enamel.

Localities: IGM-KU 90-C01 is from the Chepe site; IGM 252973 and 252972 are from Duke loc. 22.

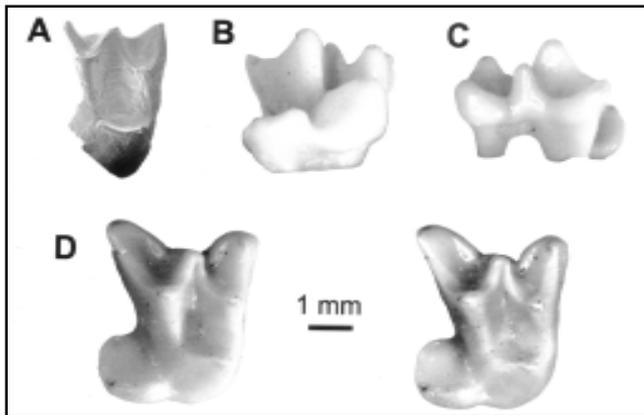


Figura. 2. Phyllostomidae: *Notonycteris magdalenensis*, A, enamelless right M1 or M2 (IGM 252973) in occlusal view; right M2 (IGM-KU 90-C01) in B, lingual; C, labial; and D, occlusal (stereopair) views.

Description and Discussion: The upper molars are the first known upper teeth of this species. One specimen (IGM 252973) is missing nearly all of its enamel and is relatively uninformative. However, the other upper molar, IGM-KU 90-C01, is in perfect condition. As in other phyllostomines, this M2 has a broad rounded talon with a low, crested hypocone at its lingual border near the protocone. The post-hypoconal crest continues as a cingulum along the lingual and posterior border of the talon, but weakens along the labial border. The postparacrista and premetacrista are shorter than the preparacrista and much shorter than the postmetacrista. Accordingly, the mesostyle is lingually situated relative to the parastyle and metastyle, so that the tooth appears strongly indented in its labial occlusal outline. The mesostyle is tall but anteroposteriorly short. The postmetacrista is about twice the length of the premetacrista. The paracingulum is reduced to a short remnant adjacent to the parastyle. The parastyle is prominent but barely hooked. The preprotocrista is very short and connects with the base of the paracone. The postprotocrista is somewhat longer and connects with the base of the metacone. There is no lingual cingulum. The metacingulum is weakly developed for a short distance lingual to the metastyle.

The M2 of *Notonycteris magdalenensis* is less derived than the same tooth in *Trachops*, *Chrotopterus*, and *Vampyrum*, but is more similar to those genera than to any other phyllostomids. In particular, it is most similar to *Chrotopterus* and somewhat less similar to *Vampyrum*. The M2 differs strongly from that of *Trachops* in being much larger and in having much less obliquely angled crests of the W-shaped ectoloph, an indented mesostyle, a much broader talon, a crested rather than cusped hypocone, a weaker paracingulum, and a stronger metacingulum. It differs from *Vampyrum* in being much smaller and in having a more prominent mesostyle, relatively longer postparacrista and premetacrista, relatively shorter postmetacrista, less developed paracingulum, and taller, more prominent hypocone. It differs from *Chrotopterus* in being a little larger, and in having a relatively and absolutely lower unworn crown height, a relatively shorter postmetacrista, a relatively longer preprotocrista and postprotocrista, and a taller and more prominent hypocone.

Based on the parsimony analysis of morphological characters, *Notonycteris magdalenensis* and the new species of *Notonycteris* described below form part of a monophyletic clade with *Chrotopterus* and *Vampyrum* (Fig. 3) to the exclusion of *Trachops*, *Phyllostomus*, *Phylloderma*, and *Tonatia*. A sister relationship between *Chrotopterus* and *Vampyrum* is strongly supported, and the relationship of *Notonycteris* to these bats is moderately so.

Notonycteris sucharadeus sp. nov. (Figs. 4, 5A; Table 1)

Holotype: IGM-KU 9305, complete left m1 in small fragment of the dentary bone.

Hypodigm: The holotype plus IGM 252869, a right m2 missing enamel along its labial side, in a small fragment of dentary.

Type Locality and Horizon: The holotype is from the Chepe site (Cuzco); uppermost part of Las Lajas Member, Villavieja Formation, Honda Group; Middle Miocene, Laventan land mammal age (Madden et al., 1997).

Additional Locality: IGM 252869 is from Duke loc. 22, San Nicolás; Monkey Beds, Villavieja Formation.

Diagnosis: A *Notonycteris* smaller than *Notonycteris magdalenensis*, the only other species of the genus. Dimensions of the m1 in *N. sucharadeus* are about 77% to 84% of those in *N. magdalenensis*; measurements of the m2 are about 71% to 76% of those in *N. magdalenensis*.

Etymology: *souchos*, Greek, crocodilian; *arados*, Greek, a rumbling in the bowels; *-eus*, Greek, doer, agent, maker of. Based on the possibility that IGM 252869 passed through the gut of a crocodilian (see Introduction).

Description: These molars from two different localities represent a large phyllostomid. They are about three-fourths the size of the same teeth in *Notonycteris magdalenensis*, and are slightly smaller (73% to 87% of linear dimensions) than in *Chrotopterus auritus*. The

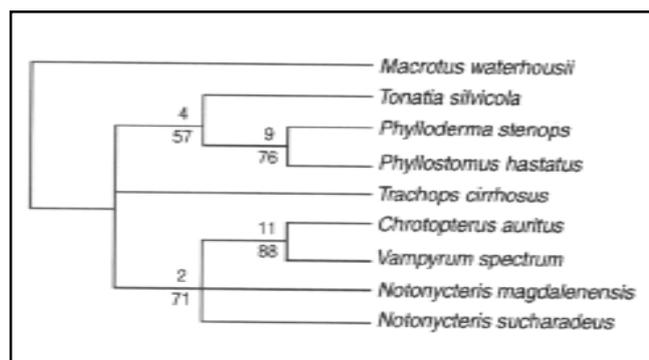


Figura. 3. Tree representing potential phylogenetic relationships among *Notonycteris* species and selected other Phyllostominae, based on unweighted parsimony analysis of 48 dental and osteological characters (see Appendices). Topology represents 50% majority-rule consensus of nine most parsimonious trees using bootstrap method with branch-and-bound search. Tree length = 73 steps; consistency index = 0.6800; retention index = 0.5102. Numbers above the branch lines are decay (Bremer support) values; numbers below the branches are bootstrap support values.

holotype m1 is virtually undamaged but is fairly heavily worn. The m2 is moderately worn, but less so than the holotype.

The m1 (Fig. 4C-E) appears relatively robust and low-crowned, with a talonid that is much wider than the trigonid. The paraconid is much lower and smaller than the metaconid. On the protoconid, the angle between the paracristid and protocristid is slightly less than 90°, forming a fairly open trigonid angle. There is also an angle within the paracristid such that the portion lingual to the notch in the paracristid (on the paraconid) is directed medially rather than forward. There is a relatively large hollow within the trigonid basin beneath the notch in the paracristid. The cristid obliqua meets the posterior wall of the trigonid beneath the notch in the protocristid. The talonid shows a nyctalodont configuration, with the postcristid forming a long sigmoid crest connecting to a strong, crested hypoconulid. A large interdental contact facet is present on the posterior of the tooth beneath the hypoconulid. The entoconid is large at its base and tall; it is separated from the postcristid/hypoconulid by a small V-shaped trough. The entoconid bears a relatively high entocristid that extends to the metaconid. The labial cingulum is tall with a smooth edge; it rises slightly into the labial basin between protoconid and hypoconid.

The m2 (IGM 252869; Fig. 4A-B) was previously illustrated and described by Czaplewski (1997:fig. 25.3 C, D) as follows (modified from the original): Enamel has been lost all along the labial base of the crown including all of the labial cingulum. The paraconid is well-developed and nearly as tall as the metaconid; the paracristid is relatively high. The talonid is slightly wider than the trigonid, and the talonid basin is deep and rounded. The cristid obliqua meets the trigonid below the notch in the protocristid. The postcristid is continuous with the hypoconulid, which in turn occurs as a curved ridge separated from the entoconid by a V-shaped groove. There is a small interdental contact facet on the distal cingulum beneath the hypoconulid. The entoconid is large, tall, and distinct, and is connected with the metaconid by a relatively high entocristid. The talonid crests (cristid obliqua and postcristid) lack carnassial-like notches at this stage of wear, although there is a relatively large hollow within the trigonid basin beneath the notch in each cristid.

Aside from the difference in size, the m1 of *N. sucharadeus* differs from generally comparable phyllostomid genera as follows: The crown is relatively lower and more robust than in *Trachops*, and has a relatively larger paraconid. The trigonid angle is much less open than in *Vampyrum*, with a relatively larger metaconid, less reduced talonid

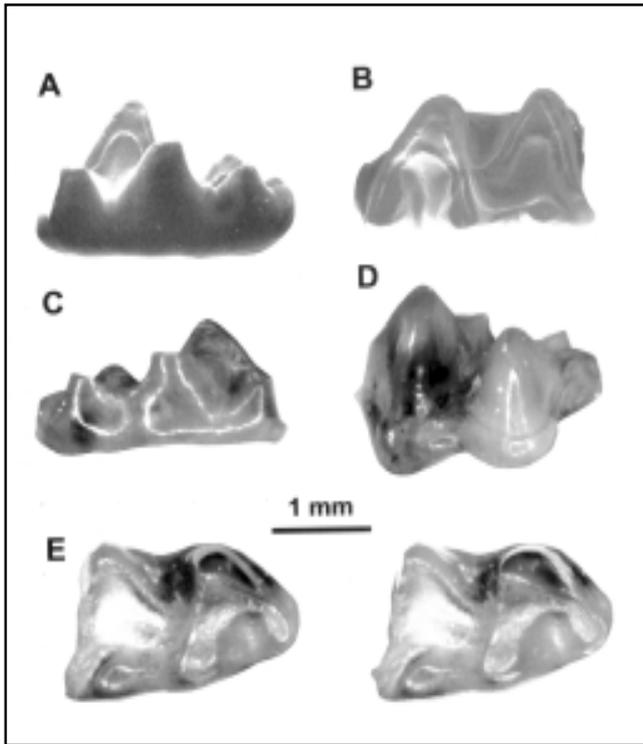


Figura 4. Phyllostomidae: *Notonycteris sucharadeus* sp. nov., right m2 (IGM 252869) in **A**, lingual and **B**, occlusal views; left m1 (IGM-KU 9305, holotype) in **C**, lingual; **D**, labial; **E**, occlusal (stereopair) views.

(especially the hypoconid), and stronger entocristid. The m1 of *Notonycteris sucharadeus* has a less open trigonid angle than *Chrotopterus*, with a longer protocristid, less reduced talonid (especially the hypoconid) and longer cristid obliqua.

The fossil m2 has the following morphological differences relative to m2s of other phyllostomid genera (see also **Czaplewski**, 1997). The paraconid is nearly equal in height to the metaconid, relatively larger and higher than in *Trachops*. The talonid is not nearly as reduced in size relative to the trigonid as in *Vampyrum*. Although molar cusp deployment and crest morphology are quite similar to *Chrotopterus*, the molars of *N. sucharadeus* are relatively low-crowned compared with *Chrotopterus* (Fig. 5); the m2 of *N. sucharadeus* is 87% of the length of the m2 of *Chrotopterus*, but the height of its protoconid is only 73% of that of an equivalently worn m2 of *Chrotopterus*. The crests and cusps are also relatively more robust in *N. sucharadeus* than in *Chrotopterus*. Relative height of the crown of *N. sucharadeus* is similar to that of *N. magdalenensis*; length of IGM 252869 is approximately 76% and protoconid height is 74%, respectively, of

equivalently-worn teeth of *N. magdalenensis*. The m1 and m2 talonids are less reduced in both species of *Notonycteris* than in *Chrotopterus*. Relative robustness of the teeth, cusp deployment, and crest morphology in *N. sucharadeus* are almost identical to those of *N. magdalenensis*.

Notonycteris sucharadeus is clearly most similar to its congener *Notonycteris magdalenensis*, and also very close to *Chrotopterus auritus* among living bats. Except for their smaller size, the two available teeth of *N. sucharadeus* are virtually identical to the same teeth in *N. magdalenensis*. The type m1 of *N. sucharadeus* has a relatively larger entoconid than that in the holotype m1 of *N. magdalenensis*. However, another partial m1 of *N. magdalenensis* (University of California Museum of Paleontology 39960; **Savage**, 1951) has the entoconid broken off, but its base indicates it was probably larger than the entoconid in the holotype of that species, and of the same relative size as the entoconid in *N. sucharadeus*; thus entoconid size may be individually variable. Also by comparison with *N. magdalenensis*, the m1 of *N. sucharadeus* has a slightly more robust paraconid and less prominent vertical swelling on the lingual face of the protoconid (descending from the apex of the protoconid into the trigonid basin).

Discussion: Several characters of the lower molars of *N. sucharadeus* are distinct from those of *Chrotopterus* and *Vampyrum*, including the relatively lower crown height, more robust crests and cusps, and less reduced talonids. In the upper molars (at least one M2 described above) of *N. magdalenensis*, distinctive features include the lower crown height, less slender cusps and crests, less obliquely oriented ectoloph crests, and shorter postmetacrista. These features seem to reflect a relatively primitive molar configuration in *N. sucharadeus*, as was also mentioned for *N. magdalenensis* by **Savage** (1951) relative to the configuration in the modern genera. **Freeman** (1988; 1998) and other authors have interpreted some of these dental features as functional adaptations for carnivory in extant *Trachops cirrhosus*, *Chrotopterus auritus*, *Vampyrum spectrum*, and other bats. The molar characters of *N. sucharadeus* suggest that it was probably similar in dietary habits to *N. magdalenensis* and that both species of *Notonycteris* were less specialized for carnivory than modern carnivorous phyllostomids.

Phylogenetic analysis: The parsimony analysis of dental-osteological characters in *Notonycteris sucharadeus*, *N. magdalenensis*, and several other phyllostomines resulted in nine equally parsimonious trees of 73 steps (Fig. 3). The clade comprised of *Chrotopterus* and *Vampyrum* received relatively strong bootstrap support

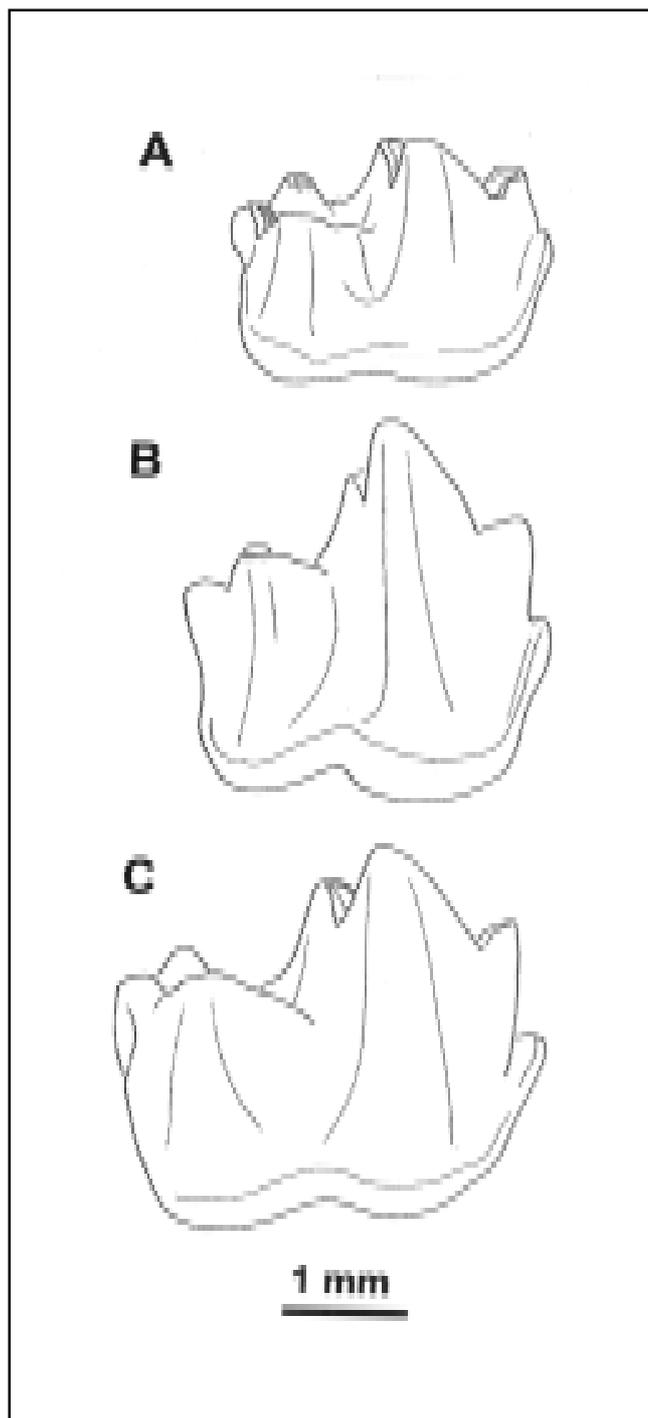


Figura. 5. Phyllostomidae: Outline drawings in labial view comparing the unworn or little-worn crowns of the m2s of **A**, *Notonycteris sucharadeus* (IGM 252869); **B**, *Chrotopterus auritus* (modern specimen, USNM 530910, male, Peru); and **C**, *Notonycteris magdalenensis* (IGM 252865, left m2 [reversed; Czaplewski, 1997]). Note the squat stoutness of the two species of *Notonycteris* compared to the more slender cusps and relatively higher crown in *Chrotopterus*.

and a high decay value indicating a close relationship between these two taxa. The two species of *Notonycteris* clustered with *Chrotopterus* and *Vampyrum*, but bootstrap support for this relationship was moderate. The placement of *Trachops* was equivocal relative to this clade and the other taxa examined. It is interesting to note that the two species of *Notonycteris* did not necessarily appear in the analysis as sister taxa, despite being identical in all available character states. The reason for failure to disclose a more solid sister relationship is incompleteness of the data for one of the fossil taxa. *Notonycteris sucharadeus* is known only by two teeth, so the data for this species are very incomplete (13 of 48 characters; 27% complete). By comparison, the data for *N. magdalenensis*, which is known from several jaws, teeth, and postcranial bones (Savage, 1951), are much more complete (31 of 48 characters; 65% complete). As a result, the identical character states make it impossible to distinguish the two *Notonycteris* species (except for their difference in size, which is not included in the phylogenetic data).

Tonatia Gray 1827 or *Lophostoma* D'Orbigny 1836

Tonatia or *Lophostoma* species indeterminate. (Fig. 6; Table 1)

Material: The following specimens were found in association with one another in a small amount of rock matrix during the screenwashing process. They probably represent the right and left lower jaws of an individual bat that was eaten and its teeth partly digested by a crocodylian because most of the teeth lack enamel (see Introduction): IGM 252980 left dentary fragment with roots of p4 and m1-m2; IGM 252981 right dentary fragment with m2-m3; IGM 252982, right m1 trigonid; IGM 252983, left m3 talonid.

Description and Discussion: In IGM 252981, the depth of the dentary on the labial side below the anterior root of m2 is 1.90 mm, the lingual depth of the dentary below the anterior root of m2 is 3.10 mm. Other measurements are provided in Table 1. Many of the morphological features present in the dentine cores of the teeth are similar to those of *Notonycteris* and extant insectivorous-omnivorous phyllostomines. The trigonid of the m1s is more widely open (greater than 90°) than that in the m2s. The talonids of both m3s retain enamel. The m3 talonid is much narrower than the trigonid and is oblong and lophate with no distinguishable cusps. The specimens indicate a bat smaller in most dimensions than *Notonycteris sucharadeus* and about the size of the extant species *Tonatia bidens*. The m1s of this set of specimens are narrower overall and have a much more open angle between the paracristid and protocristid on m1 than in *Notonycteris magdalenensis* and *N. sucharadeus*. The m1s are a little

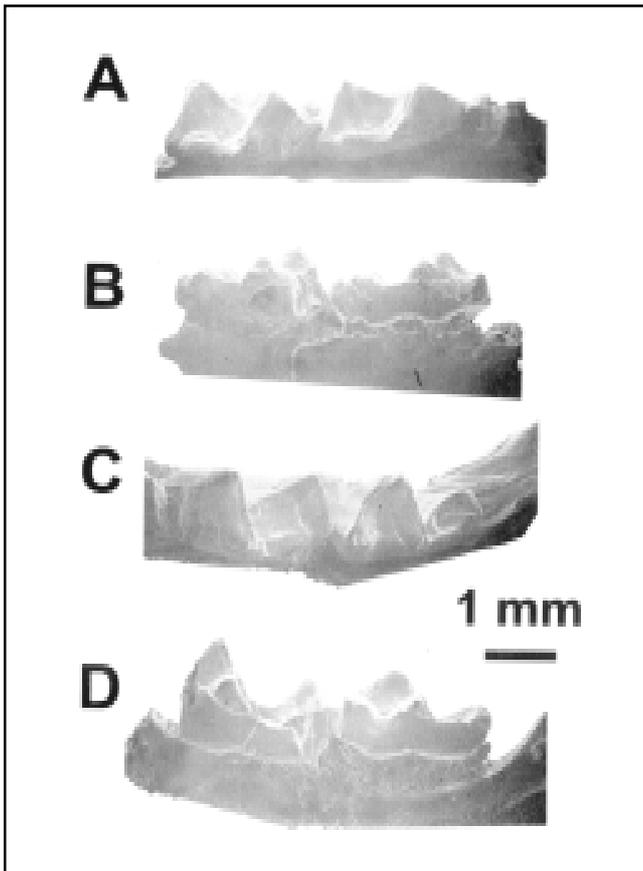


Figura. 6. Phyllostomidae: *Tonatia* or *Lophostoma*, left m1-m2 (IGM 252980) in **A**, occlusal and **B**, lingual views; right m2-m3 (IGM 252981) in **C**, occlusal and **D**, lingual views.

bit smaller than the holotype m1 of *N. sucharadeus*, and the m2s are much smaller than the m2 of *N. sucharadeus*.

In IGM 252980 each of the two roots of p4 retains a small, portion of the crown (from which the enamel has been lost; see Introduction), indicating a relatively large and long p4 with a ventrolabial border that was bilobed, as in the larger species of *Tonatia* and *Lophostoma* and unlike the unilobed p4 in *Macrophyllum* and smaller extant species of *Lophostoma* (see Lee et al., 2002, for the use of *Lophostoma*). The fossil teeth and jaws are much smaller than *Phylloderma* or any species of *Phyllostomus*. The molars are less trenchant (more robustly built with relatively inflated crowns and thick crests) than in *Lonchorhina*, *Macrophyllum*, *Micronycteris*, *Mimon*, and *Trinycteris*. The molars in the fossils also have less acute trigonid and talonid angles than in *Lonchorhina*, *Macrophyllum*, and *Mimon*. The m1 has a transversely wider trigonid with a less open angle than in *Chrotopterus*,

Glyphonycteris, *Macrotus*, *Trachops*, and *Vampyrum*. In the qualitative features that are preserved, these fossils represent a phyllostomine most similar to *Tonatia* and *Lophostoma*. Unfortunately, the lack of enamel to show morphological details of the teeth precludes further work until more and better specimens can be found.

An isolated upper molar of *Tonatia* of an indeterminate species was previously reported in the La Venta fauna from the Fish Bed; it was said to be slightly smaller than *T. (=Lophostoma) silvicola* (Czaplewski, 1997). The new specimens from Duke locality 22 discussed above are about the same size and might represent the same species.

Subfamily Glossophaginae

Palynephyllum gen. nov. (Fig. 7; Table 1)

Type Species: *Palynephyllum antimaster*

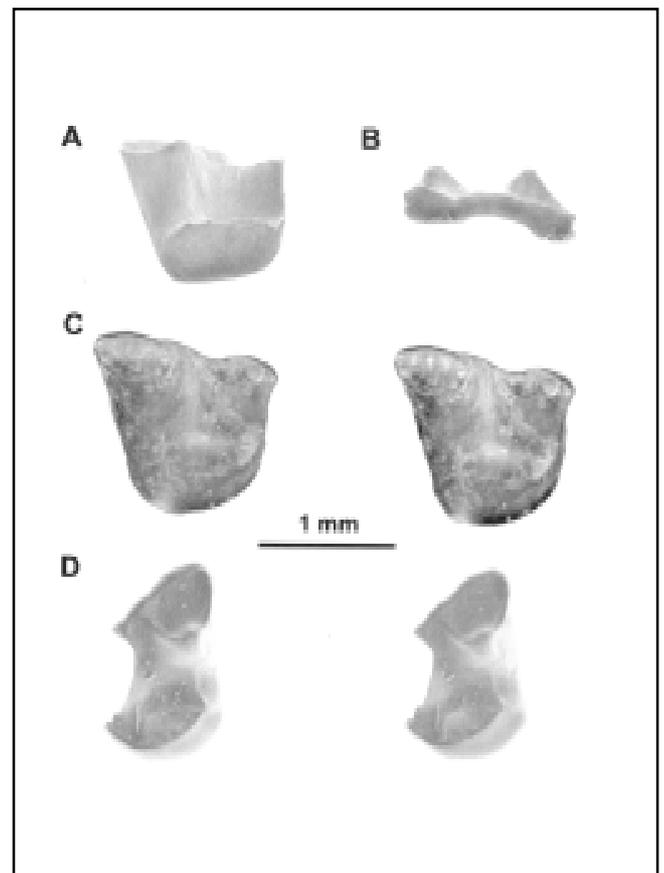


Figura. 7. Phyllostomidae: Glossophaginae: *Palynephyllum antimaster* new genus and species, right M1 or M2 (IGM 252971, holotype) in **A**, lingual; **B**, labial; and **C**, occlusal (stereopair) views; **D**, partial left upper molar (IGM 252863) in occlusal (stereopair) views.

Diagnosis: M1 or M2 small; talon and hypocone absent; lingual outline in occlusal view nearly semicircular; lingual cingulum absent; W-shaped ectoloph relatively primitive by comparison with most extant Glossophaginae (including Lonchophyllini), with relatively strong paracone and metacone, moderately reduced styler shelf, short, anteriorly hooked parastyle, low and slightly elongate mesostyle formed in part by small gap between the labial ends of the postparacrista and premetacrista; styles do not bulge labially except for labial cingulum posterior to parastyle; slight crest posterior to mesostyle continuous with labial cingulum anterior to metastyle.

Etymology: from *palynein*, Greek, to sprinkle, and *phyllon*, Greek, leaf; on the presumption that this species occasionally stuck its nose into flowers and dusted its noseleaf with pollen.

Palynephyllum antimaster sp. nov.

Holotype: IGM 252971, right M1 or M2.

Hypodigm: The holotype plus IGM 252863, partial left M1 or M2, lacking paracone.

Type Locality and Horizon: Duke loc. 22, San Nicolás; Monkey Beds, Villavieja Formation, Honda Group; Middle Miocene, Laventan land mammal age (Madden et al., 1997).

Diagnosis: As for the type and only species.

Etymology: *antis*, Quechua, Andes Mountains; *master*, Greek, searcher.

Description and Comparisons: The type specimen is virtually identical to IGM 252863 except for being a contralateral tooth and intact. The broken specimen was previously described by Czaplewski (1997). The fossils are approximately the size of the M2 in extant *Anoura caudifer* and *Lonchophylla handleyi*. The overall aspect presented by these fossils is that of a bat intermediate between typical insectivorous/omnivorous phyllostomines and derived nectar-feeding bats. The similarity in the shape of the ectoloph, styles, and styler shelf to those of phyllostomines (with short preparacrista and labial outline angled inward anteriorly) suggests the fossils may represent M1s rather than M2s, but this is not certain without more complete tooththrows. There are no wear facets on either of the teeth.

The four commissures of the ectoloph are present and formed of relatively sharp-edged crests. The postmetacrista is longest, followed by the postparacrista, premetacrista, and a short preparacrista. The commissures make a W-shape that is not elongated by comparison with some genera of glossophaginae such as *Leptonycteris*. There is a slight gap

between the labial ends of the postparacrista and premetacrista, with attendant anteroposterior lengthening of the mesostyle. The paracone is nearly as tall as the metacone. The protocone is large, with a preprotocrista that curves labially to meet the anterior base of the paracone, and a postprotocrista that extends posteriorly and then drops off, not reaching the base of the metacone and leaving the trigon valley barely open posteriorly. Lingual cingulum, paracingulum (mesial cingulum), and metacingulum (distal cingulum) are completely absent. A low parastyle with a very short, anteriorly directed crest is present. Another small crest extends posteriorly from the parastyle to form a labial cingulum along the styler shelf, but this cingulum does not reach the mesostyle. This portion of the styler shelf bulges slightly labially in occlusal view, with a small indentation behind it and ahead of the mesostyle. An additional small crest extending posteriorly from the mesostyle dresses the styler shelf between mesostyle and metastyle. There is no labial emargination in the occlusal outline between mesostyle and metastyle. Talon and hypocone are absent.

Discussion: The two available teeth of *P. antimaster* are the oldest known teeth representing a glossophagine, and the only presumably nectar-feeding bat from the Tertiary period in the western hemisphere. Obviously, these two teeth are less than ideal for describing a new genus. Compounding this problem to some extent is the variability in tooth morphology within many extant species of nectar-feeding phyllostomids (Phillips, 1971). Nevertheless, the relatively primitive configuration of the upper molars of *P. antimaster* allows us to differentiate this new taxon from known glossophaginae (as well as all other Phyllostomidae) as given below, yet precludes meaningful phylogenetic analysis of it. Moreover, despite the poor sample, the geological age of the La Venta fossils also suggests they represent a previously unnamed taxon, which justifies their formal recognition. The biological significance and phylogenetic relationships of extant nectar- and pollen-feeding phyllostomids are actively being studied by many researchers (e.g., Gimenez et al., no date; Norberg & Rayner, 1987; Norberg et al., 1993; Helversen, 1993; Fleming, 1993; Fleming et al., 2001; Freeman, 1995, 1998, 2000; Schnitzler et al., 1998; Solmsen, 1998; Winter, 1998, 1999; Winter et al., 1998; Baker et al., 2000; Rojas-Martinez et al., 2000; Wetterer et al., 2000; Carstens, 2001; Valiente-Banuet, 2002); but clarification of the phylogenetic relationships of *P. antimaster* must await the discovery of more and better fossils.

The upper molars of *P. antimaster* lack the extreme specializations for frugivory in *Ametrida*, *Ardops*, *Artibeus*, *Ariteus*, *Brachyphylla*, *Centurio*, *Chiroderma*, *Dermanura*,

Ectophylla, *Enchisthenes*, *Phyllops*, *Platyrrhinus*, *Pygoderma*, *Sphaeronycteris*, *Stenoderma*, *Sturnira*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes*. They lack the large talon seen in M1 and M2 of *Chrotopterus*, *Glyphonycteris*, *Lampronycteris*, *Lonchorhina*, *Macrophyllum*, *Macrotus*, *Micronycteris*, *Mimon*, *Neonycteris*, *Notonycteris*, *Phylloderma*, *Phyllostomus*, *Tonatia*, *Trachops*, *Trinycteris*, and *Vampyrum*. The fossils are much less reduced than upper molars in *Carollia*, *Choeronycteris*, *Choeroniscus*, *Desmodus*, *Diaemus*, *Diphylla*, *Erophylla*, *Hylonycteris*, *Lichonycteris*, *Musonycteris*, *Phyllonycteris*, *Platalina*, *Rhinophylla*, and *Scleronycteris*. They lack the distinct small talons of *Monophyllus redmani* and the elongated, flattened ectoloph of *Monophyllus plethodon*. They also lack the elongated and flattened W-shaped ectoloph of *Leptonycteris*.

The La Venta fossils most closely resemble the M1 and M2 of several primarily nectarivorous genera of phyllostomids recognized by **Phillips** (1971) as having relatively unspecialized teeth, *Lonchophylla*, *Lionycteris*, *Anoura*, and *Glossophaga*. Of these, the M1 and M2 of *P. antimaster* differ from *Lonchophylla* in lacking a small talon and having a less flattened and elongated W-pattern of the ectoloph. The fossils have a much less labially-protruding metastyle than on M1 and M2, and a less flattened and elongated ectoloph on at least the M1, than in species of *Glossophaga*. Unlike *Anoura*, the La Venta fossils have no hint of a talon, a short labial cingulum posterior to the parastyle, and a postparacrista and premetacrista that contribute equally to a much less prominent mesostyle. (In contrast, *Anoura* species have at least a very rudimentary talon that lends a "squared-off" bulge to the posterolingual border of the M1 and M2, a long labial cingulum extending posteriorly from the parastyle, and the postparacrista does not reach the mesostyle but the premetacrista forms a tall and labially-protruding mesostyle.) *Palynophyllum antimaster* has a stronger and taller postparacrista and premetacrista that extend to the mesostyle, and a relatively shallower trigon basin than in *Lionycteris*, and on M1 also a longer preparacrista.

Family Thyropteridae

Thyroptera lavalii Pine 1993. (Fig. 8; Table 1)

Material: IGM 252978, left dentary fragment with m1-m2; IGM 252979, right M1; IGM 252970, left M1 or M2 fragment; IGM 252985, enamelless left C1; IGM-DU SN-022-1a, talonid of left m1 or m2 missing labial cingulum; IGM-DU SN-022-1b, left dentary fragment with talonid of m3.

Locality: Duke loc. 22.

Description: On IGM 252978, dentary depth (on labial side from lower edge of anterior alveolus of m1 to

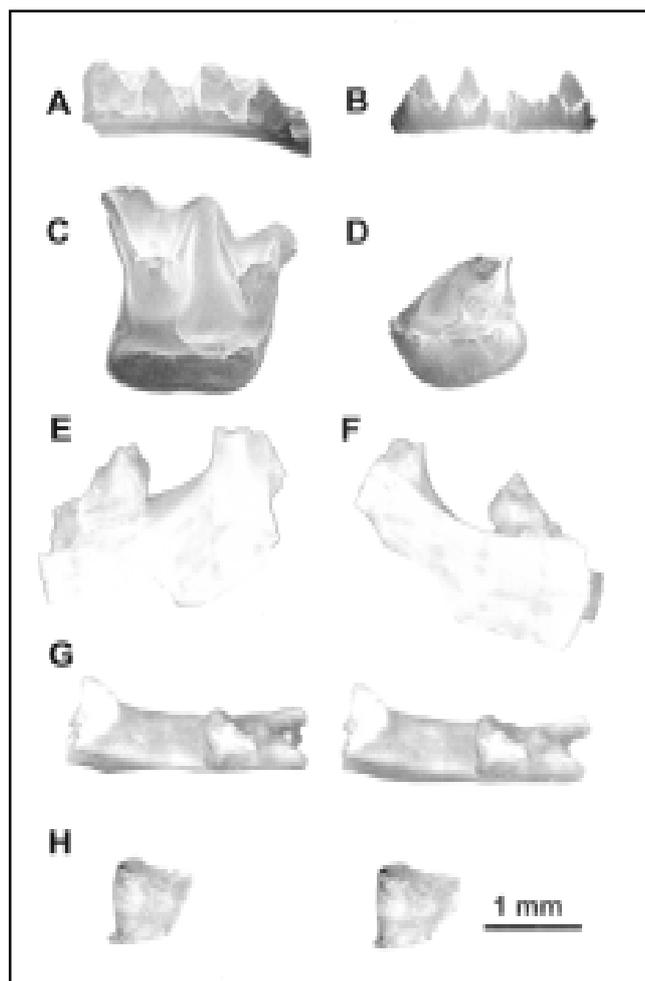


Figure 8. Thyropteridae: *Thyroptera lavalii* left dentary fragment with m1-m2 (IGM 252978) in **A**, occlusal, and **B**, lingual views. **C**, right M1 (IGM 252979) in occlusal view. **D**, left M1 or M2 fragment (IGM 252970) in occlusal view. Left dentary fragment with talonid of m3 (IGM-DU SN-022-1b) in **E**, labial; **F**, lingual; and **G**, occlusal (stereopair) views. **H**, talonid of left m1 or m2 (IGM-DU SN-022-1a) in occlusal (stereopair) views.

bottom edge of dentary) measures 1.00. Other measurements are given in Table 1. Compared to the two thyropterids previously reported from the La Venta fauna (*T. lavalii* and *T. cf. T. tricolor*; **Czaplewski**, 1996, 1997), these new specimens represent the larger species, *T. lavalii*. Only a talonid fragment of a lower molar and three upper teeth were previously known for *T. lavalii*. The lower molars in IGM 252978 have small, carnassial-like notches in the cristid obliqua, postcristid, and a weak one on the entocristid. The talonids are myotodont (**Menu & Sigé**, 1971). The m1 hypoconid and hypoconulid are damaged, but the hypocristid in both molars clearly runs from hy-

poconid to metaconid, with only a tiny weak ridge running perpendicularly from the postcristid down to the hypoconulid in the m2. For this reason the fragment can be referred to the Thyropteridae, which have myotodont lower molars, rather than the Furipteridae or Natalidae, which have nycotalodont lower molars.

IGM 252970 has a strong metaloph and paraloph, but the paraloph is broken along part of its crest. Both metaloph and paraloph are long, sinuous, and extend around the trigon basin toward the summit of the protocone. The paracone and most of the ectoloph are missing except for the metacone. There is a moderate-sized talon with a long, curved ridgelike crest including a small hypocone along its length. This hypoconal crest is a continuation of the postprotocrista. A complete lingual cingulum is present.

Family Molossidae

Eumops Miller 1906

Eumops sp. indet. (Fig. 9; Table 1)

Material: IGM-KU 9303, left M1.

Locality: Chepe site.

Description: The specimen is large, about the size of the same tooth in *Eumops glaucinus*. The preprotocrista is continuous with the paracingulum. No paraloph is present, but the base of the paracone is very close to the

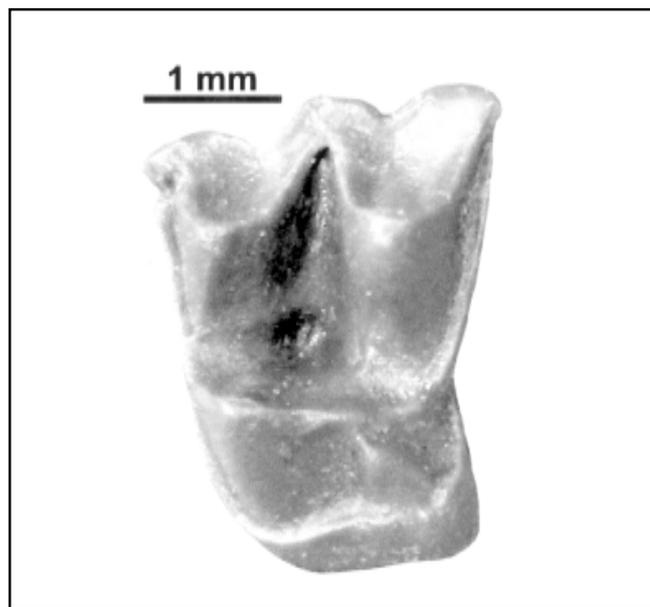


Figura. 9. Molossidae: *Eumops* sp. indet. left M1 (IGM-KU 9303) in occlusal view.

narrow paracingulum. There is a short, distinct metaloph that does not connect with the postprotocrista. The postprotocrista is virtually continuous with the metacingulum except for a tiny gap. The lingual cingulum is high and strong; it extends from the anterior wall of the protocone to the posterior wall of the tooth below the lingual end of the metacingulum, with only a small interruption on the posterolingual corner of the talon and hypocone. The tooth bears a moderately large talon with a conical or hemiconical hypocone that is welded onto the posterior wall of the protocone except for the portion near the hypocone apex. There is a short, small pre-hypoconal crest between the summit of the hypocone and the posterior wall of the protocone just below the level of the postprotocrista. A minute post-hypoconal crest appears at the interruption in the talon cingulum.

Czaplewski (1997) referred an isolated left M1 or M2 (IGM 184794) from the Fish Bed in the Villavieja Formation to *Eumops* sp. indeterminate; the specimen is broken and lacking some of its enamel such that it is not possible to see many details of the occlusal surface. IGM 184974 now appears to represent an M2 of the same taxon as this new, complete M1 (IGM-KU 9303). Besides size, the two teeth share the tall and continuous lingual cingulum, similar shape of the talon and hypocone, robustness, and other features. In the characters that are preserved in the broken tooth (IGM 184794), the only apparent difference is that the new, unbroken tooth has a short metaloph. There are relatively strong labial cingula along the styler shelf and small indentations in the occlusal outline of the tooth between the parastyle and mesostyle, and between the mesostyle and metastyle. The old and new fossil specimens from La Venta clearly represent a *Eumops*; they were compared with all known species of *Eumops* except *E. maurus* and *E. patagonicus*, as well as all other genera in the family. No extinct species of *Eumops* have yet been described. Among the extant species, the La Venta fossils differ—especially in the posterolingual quadrant (postprotocrista-talon-hypocone region) of the tooth—from *Eumops auripendulus*, *E. bonariensis*, *E. dabbenei*, *E. hansae*, *E. trumbulli*, and *E. underwoodi*. The La Venta fossils are most similar in shape to the upper molars of *E. glaucinus* and *E. perotis*, and in size to *E. glaucinus*, but two isolated teeth are insufficient to confidently assign them to a species.

Genus and species indeterminate. (Fig. 10; Table 1)

Material: IGM 250329 lingual fragment of left M1 or M2 (Fig. 10 O); IGM 252969, enamelless broken left M1 or M2; IGM-DU 90-235 enamelless broken left M1 or M2; IGM 252987, right dentary fragment with m3 (Fig. 10 K,

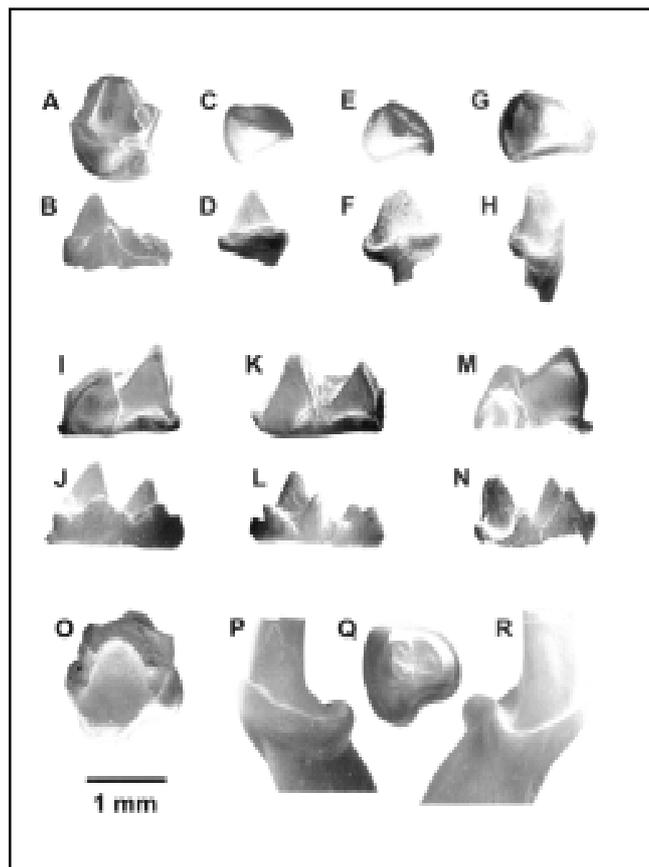


Figura. 10. Molossidae: Genera and species indeterminate: *Nyctinomops*-like left M1 or M2 fragment with long paraloph and metaloph (IGM 250277) in **A**, occlusal and **B**, posterior views. Left p3s: IGM 250338 in **C**, occlusal and **D**, posterior views; IGM 250996 in **E**, occlusal and **F**, posterior views; IGM 250332 in **G**, occlusal and **H**, posterolingual views. Right m1 or m2 (IGM 252989) in **I**, occlusal and **J**, lingual views. Right m3 (IGM 252987) in **K**, occlusal and **L**, lingual views. Right m1 or m2 (IGM 252988) in **M**, occlusal and **N**, lingual views. **O**, left M1 or M2 fragment (IGM 250329) in occlusal view. Right lower canine missing tip (IGM 250331) in **P**, lingual, **Q**, occlusal, and **R**, labial views.

L); IGM 252988, right m1 or possibly m2 (Fig. 10 M, N); IGM 252989, right m1 or possibly m2 (Fig. 10 I, J); IGM 250331, right c1 missing tip (Fig. 10 P, Q, R); IGM 250332, left p3 (Fig. 10 G, H); IGM 250996, left p3 (Fig. 10 E, F); IGM 250338, left p3 (Fig. 10 C, D).

Localities: IGM 250329, 252969, 252987, 252988, 252989, and IGM-DU 90-235 are from Duke loc. 22. IGM 250331, 250332, 250996, and 250338 are from the Fish Bed.

Discussion: These teeth show the general morphology of molossids as described in detail by Legendre (1984). Several taxa may be represented among these isolated teeth and fragments. Some could possibly belong to

M. colombiensis (especially the lower molars, premolars, and/or canine, none of which has ever been found in association with diagnostic *M. colombiensis* upper molars). Other isolated teeth included here (the upper molars) certainly do not represent *M. colombiensis* because they lack that species' diagnostic features.

The upper molar fragments are in the same size range as *Mormopterus colombiensis* but they represent a different molossid. The ectoloph is broken on all three specimens and the enamel has been lost (digested away; see Introduction) on two of them, as in several other La Venta bat fossils. The protocones appear more compressed (anteroposteriorly shorter) than in *M. colombiensis*. They each have a metaloph that extends to the postprotocrista rather than toward the protocone as in *M. colombiensis*. There is a small talon with a hemiconical (instead of slender and rather cylindrical) hypocone with a summit that is merged into the postprotocrista (i.e., the apex of the hypocone is not separate and distinct). The hypocone meets the postprotocrista at about the same point as the metaloph does. The talon and hypocone are situated farther labially than in *M. colombiensis*. Because of breakage and loss of enamel, these three upper molar fragments are not identifiable beyond the family level. The configuration of the paraloph and metaloph in these upper molars also does not resemble the derived condition in M1 and M2 of *Nyctinomops* nor the intermediate condition in *M. colombiensis* (compare, for example, IGM 250329 with IGM 250277, previously recorded by Czaplewski [1997] as *M. colombiensis* but not previously illustrated; Fig. 10 O, A, B).

Among the lower molars, the m3 IGM 252987 represents a bat slightly larger than IGM 252988 in having a wider trigonid. In IGM 252987 the hypoconulid is reduced to nothing and the postcristid connects with the entocoid, the only cusp remaining at this corner of the talonid. The m1 or m2 IGM 252988 is clearly myotodont whereas IGM 252989 is clearly nyctalodont. Thus, more than one taxon is present among these isolated lower molars.

The p3s are similar in shape to p3s of *Mormopterus kalinowskii* and *M. phrudus* but much larger than in those extant species. They also resemble the p3s of *Nyctinomops* species.

Among these specimens of indeterminate small molossids, all of the upper molars and lower molars were found in Duke loc. 22, whereas the isolated canine and premolars were found in the Fish Bed. To date, all known specimens of *M. colombiensis* have been found in the Fish Bed (Czaplewski, 1997). It is possible that the difference in depositional environments between the Fish Bed (shallow aquatic) and loc. 22 (paleosol beneath forest) are reflected in a difference in the small molossids found in each. Thus, the

canine and premolars found in the Fish Bed might represent *M. colombiensis*, and the teeth from loc. 22 definitely represent some other taxon. However, without associated tooththrows and upper and lower teeth it is not yet possible to determine the taxa to which any of these teeth belong.

Family ?Vespertilionidae

Genus and species indeterminate. (Fig. 11; Table 1)

Material: IGM 250339, left m1 or m2.

Locality: Duke locality CVP (Fish Bed; Guerrero, 1997).

Discussion: This tooth has a myotodont configuration of the talonid, and the talonid is much wider than the trigonid. These characters are typical of Vespertilionidae and also found in certain Molossidae. Compared to Molossidae with myotodont molars, IGM 250339 has straighter crests (crisid obliqua, postcrisid, entocrisid), not sigmoidal crests as in *Mormopterus colombiensis*. The tooth has the trigonid and talonid more or less perpendicular to the long axis of the tooththrow, not canted at an oblique angle as in molossids. Also unlike molossids, the talonid (especially its lingual side) in this molar is not shifted labiad relative to the trigonid. Given these features, the tooth probably represents a vespertilionid, but without more complete material it is not diagnostic below the family level.

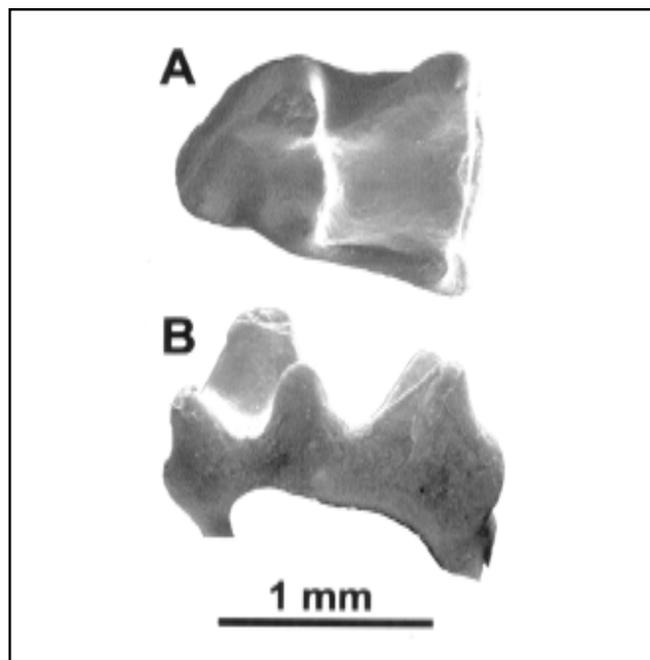


Figura. 11. ?Vespertilionidae: left m1 or m2 (IGM 250339) in **A**, occlusal and **B**, lingual views.

Family incertae sedis

Material: IGM 252986, periotic (Fig. 12).

Locality: Duke loc. 22.

Discussion: This specimen is rather poorly preserved and consists mainly of the cochlea. The semicircular canals are broken away and all that remains of them are mineralized internal molds of the ampulla and short segments of the lumen near the bases of one or two of the semicircular canals. The inner spiral chamber appears to make about two to two and one-fourth turns within the cochlea. There is a relatively large anteromedian flange on the promontorium that does not coincide with the position of the apical turn of the cochlea. The fenestra cochleae is relatively small and oval; its long diameter is less

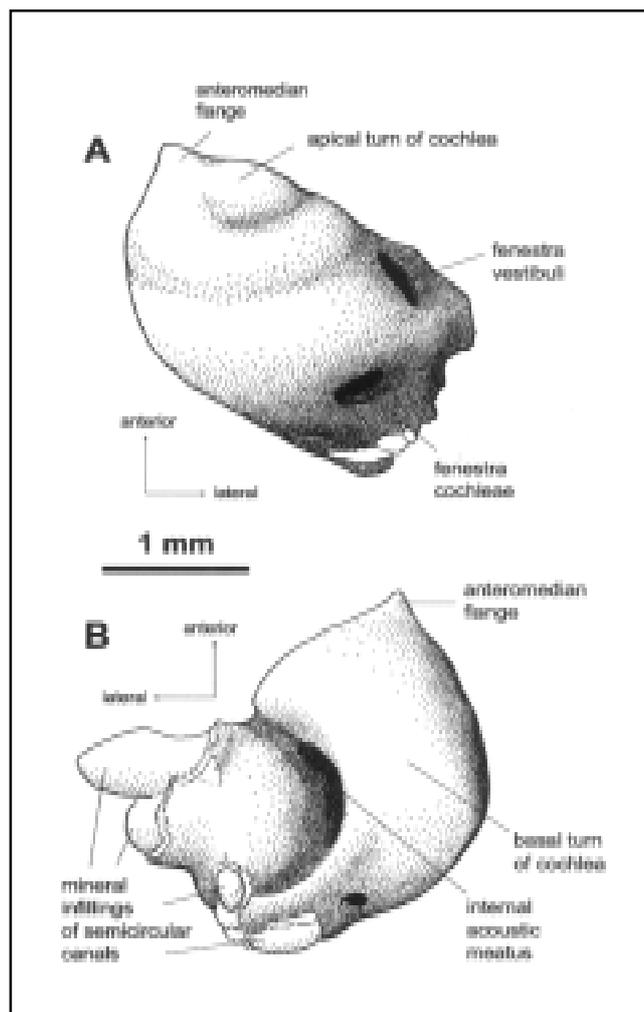


Figura. 12. Microchiroptera: family indeterminate, periotic bone (IGM 252986) in **A**, ventral view and **B**, dorsal (endocranial) view.

Table 2. Updated list of bat taxa in the La Venta fauna.

Emballonuridae
<i>Diclidurus</i> sp. indet. genus and species indet.
Noctilionidae
<i>Noctilio albiventris</i>
Phyllostomidae
<i>Notonycteris magdalenensis</i>
<i>Notonycteris sucharadeus</i>
<i>Tonatia</i> or <i>Lophostoma</i> sp. indet.
<i>Palynephyllum antimaster</i>
Thyropteridae
<i>Thyroptera lavalii</i>
<i>Thyroptera</i> cf. <i>T. tricolor</i>
Molossidae
<i>Mormopterus colombiensis</i>
<i>Eumops</i> sp. indet.
<i>Potamops mascahehenes</i> genus and species indet.
Vespertilionidae
genus and species indet.

than that of the fenestra vestibuli. Little can be said about this specimen other than noting that it has the general morphology of periotics of Microchiroptera. Too few specimens of periotics dissected from modern bat crania were available from the variety of families that would be needed in order to make meaningful comparisons with the fossil, or attempt to assign the fossil to a family.

Discussion

Modern ecological communities of mammals in the Neotropics are very rich in species of bats. This, of course, is true across the broad variety of habitat types in Colombia in general, where over 150 species of bats are known (Cuervo et al., 1986; Muñoz, 1995). But it is also true to a lesser extent even locally in the disturbed tropical dry forest-thorn shrubland (the "desierto" de La Tatacoa, in which the badlands and exposures yielding the La Venta fauna occur) of the Neiva Basin, where 23 living species of bats were netted (Santos et al., 1995; Ruiz et al., 2000). In contrast, the fossil record of bats is extremely poor in the Neotropics (as it is in many parts of the world).

Eleven species of fossil bats were previously reported in the La Venta fauna by Czaplewski (1997). With this report we add three more taxa to the La Venta bat list

(Table 2), and provide new names to two species for which the sample of specimens was improved by additional screenwashing. One of the additional taxa is a second kind of emballonurid, unidentified but not representing the previously recorded *Diclidurus* sp. Another is a fourth kind of molossid, also unidentified but not representing the previously reported *Eumops* sp., *Mormopterus colombiensis*, and *Potamops mascahehenes*. Finally, a probable vespertilionid is the first of its family listed for the fauna. These fourteen species probably represent only a portion of the chiropteran species in the paleofauna. Due to the rarity of bat fossils yielded even by screenwashing large amounts of rock matrix, much additional collecting will be necessary to fill in the remaining unknown fraction of the La Venta bat community.

Acknowledgments

NJC thanks Richard F. Kay and Richard H. Madden for the opportunity to participate in field work and support for screenwashing provided by their U.S. National Science Foundation grant BSR 8918657. Kyoto University field work was supported by Overseas Scientific Research Funds nos. 0501191, 07041136, and 10041165 from the Ministry of Education, Science, and Culture, Japan. INGEOMINAS issued collecting permits to R. F. Kay & R. H. Madden during 1988-1991; and to Kyoto University during 1990-1993 when the fossiliferous matrix was collected. We appreciate the aid of Alberto Cadena G. of the Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Thanks also to Alfonso Serna Gonzales and R. H. Madden for help in processing matrix, and to Estelle Miller for making the scanning electron micrographs. Kent S. Smith aided in scanning negatives and processing digital images. Donald E. Savage and Patricia Holroyd, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California, kindly provided a loan and casts of *Notonycteris magdalenensis*. Access to specimens of modern bats was provided by Linda K. Gordon at the United States National Museum, Washington, D.C., Nancy B. Simmons at the American Museum of Natural History, New York, and Bruce D. Patterson at the Field Museum, Chicago, Illinois. We are grateful to Adam Bretton, Gordon Gregg, William E. Magnusson, Laurie J. Vitt, and Grahame Webb, who provided interesting observations and insights on crocodylian predation on bats, and to Richard Madden for discussion and insights into the La Venta fauna. Maria de Lourdes Romero-Almaraz kindly and skillfully translated the abstract. Additional support for completion and publication of this manuscript came from U.S. National Science Foundation grant DEB 9981512 to NJC and Gary S. Morgan.

Appendix 1.

List of the 48 characters and character states used in the phylogenetic analysis of selected Phyllostominae including the two species of *Notonycteris* (Fig. 3).

1. Mandibular symphysis: (0) unfused; (1) fused.
2. Mandibular symphysis with posteroventral projection: (0) absent; (1) weak to moderate; (2) strong.
3. p3 size and position in toothrow: (0) normal; (1) reduced in size and displaced labially from toothrow; (2) p3 absent; (3) p3 with tall, laterally compressed curving blade; (4) reduced in size but not displaced from toothrow.
4. p3 roots: (0) one root; (1) two roots obliquely positioned in jaw; (2) two roots in line with toothrow.
5. Lower teeth cingula: (0) normal; (1) greatly reduced.
6. Lower premolars crown shape: (0) not expanded downward on inside and outside faces; (1) expanded.
7. m1 paraconid position: (0) falls on a line drawn through the entoconid and metaconid; (1) falls labial of this line; (2) falls lingual of this line.
8. m1 talonid: (0) wider than trigonid; (1) reduced, narrower than trigonid.
9. m2 talonid width: (0) wider than trigonid; (1) narrower than trigonid; (2) subequal to trigonid width.
10. m1 hypoconulid size: (0) normal; (1) reduced.
11. m1 talonid crests (cristid obliqua and postcristid) when unworn: (0) without adjacent depressions in talonid basin or carnassial-like notches; (1) with talonid basin near hypoconid having two shallow depressions, one adjacent to cristid obliqua and adjacent to postcristid; (2) cristid obliqua and postcristid with carnassial-like notches.
12. p2 size: (0) normal; (1) reduced.
13. m1 trigonid valley: (0) present, normal; (1) absent or much reduced (protoconid positioned about on midline of tooth and paracristid reduced).
14. m1 labial cingulum: (0) normal; (1) with strong cingular cuspid anterior to protoconid; (2) rises on base of very short protoconid with sharp notch in paracristid.
15. m1 distal metacristid: (0) absent; (1) present and separated by notch from entocristid.
16. m1 lingual wall of tooth between entoconid and metaconid in occlusal view: (0) concave; (1) vertical; (2) convex.
17. m1 small cuspid at lingual end of cristid obliqua adjacent to metaconid: (0) absent; (1) present.
18. m1 size relative to m2: (0) subequal; (1) reduced in size, smaller than m2; (2) larger than m2.
19. M1 parastylar area: (0) with hooked parastyle and without posterolabially directed ridge; (1) with distinct, posteriorly directed short ridge; (2) with preparacrista curving posteriorly and not connected to the parastyle; (3) with long ectocingulum spanning the anterior "vee" of the ectoloph.
20. M1 and M2 preprotocrista: (0) broad from protocone all the way to parastyle; (1) weak (thin) along anterior wall of paracone; (2) absent along anterior wall of paracone.
21. M1 and M2 postprotocrista configuration: (0) extends nearly straight posteriad and stops (drops off without reaching any other feature of the tooth); (1) extends to, or nearly to, metacone; (2) drops off, but via a rounded ridge extends to hypocone; (3) curves strongly lingually as a sharp crest to join hypoconal crest; (4) extends posteriad with a slight swerve to connect to weak hypoconal crest.
22. M1 and M2 lingual margin in occlusal view: (0) with shallow or no indentation between base of protocone and talon (hypocone); (1) with deep indentation.
23. Upper canine lingual cingulum: (0) entire; (1) bilobed.
24. M1 metastyle: (0) simple and straight (in line with postmetacrista) or slightly curved; (1) hooked.
25. P4 lingual cingular cusp: (0) absent; (1) weak; (2) strong.
26. P4 configuration: (0) with small cingular cusp positioned anterior to the main cusp; (1) with broad lobe positioned anterolingual to the main cusp; (2) with small cingular cusp positioned posterolingual to the main cusp; (3) cingular cusp absent; (4) P4 expanded and shieldlike with central groove.
27. M1 and M2 lingual cingulum: (0) absent; (1) weak and limited to posterior side of base of protocone; (2) weak and connected to hypoconal crest/talon cingulum; (3) weak and interrupted around the base of the protocone but present anterior to protocone; (4) complete all the way from parastyle through lingual base and talon to metastyle.
28. M1 and M2 protocone position: (0) relatively far from paracone and metacone; (1) close to paracone and metacone, the preprotocrista and postprotocrista shortened.
29. M1 and M2 mesostyle: (0) single; (1) doubled, with a small notch between the swollen end of the postparacrista and the end of the premetacrista.
30. P4 lingual portion: (0) broadly rounded and including a large talon basin; (1) bilobed with anterolingual flat shelf and posterolingual small basined talon; (2) transversely elongated with rounded lingual border and talon basin; (3) not bilobed, with small talon; (4) broad and flattened with longitudinal central basin.
31. M3 ectoloph: (0) with 4 commissures; (1) 3 ½ commissures; (2) 3 commissures; (3) 2 commissures.
32. M1 and M2 hypocone configuration: (0) hypocone absent or formed as an indistinct low rise on the postprotocrista; (1) hypocone represented by a low rise on the anterolingual corner of the talon, continuous with the talon cingulum; (2) hypocone tall and cusped on the anterolingual corner of the talon, aligned with but not distinctly connected with postprotocrista nor talon cingulum; (3) hypocone low and cusped and situated internally

Bibliographic references

- Baker, R. J., Hood, C. S. & Honeycutt, R. L.** 1989. Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the New World bat family Phyllostomidae. *Syst. Zool.* **38**(3):228-238.
- Baker, R. J., Longtime, J. L., Maltbie, M., Hamilton, M. J. & Van Den Bussche, R. A.** 1997. DNA synapomorphies for a variety of taxonomic levels from a cosmid library from the New World bat *Macrotus waterhousii*. *Syst. Biol.* **46**(4):579-589.
- Baker, R. J., Porter, C. A., Patton, J. C. & Van Den Bussche, R. A.** 2000. Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on *RAG2* DNA sequences. *Occas. Pap., Mus. Texas Tech U.* **202**:1-16.
- Carstens, B. C.** 2001. Phylogeny of the Neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). Unpublished M.S. thesis, Michigan State Univ., 64 p.
- Cuervo Díaz, A., Hernández-Camacho, J. & Cadena, A.** 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia; anotaciones sobre su distribución. *Caldasia* **15**(71-75):471-501.
- Czaplewski, N. J.** 1996. *Thyroptera robusta* Czaplewski, 1996, is a junior synonym of *Thyroptera lavalii* Pine, 1993 (Mammalia: Chiroptera). *Mammalia* **60**(1): 153-156.
- Czaplewski, N. J.** 1997. Chiroptera. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 410-431.
- Desmarest, A. G.** 1818. Article "Noctilion ou bec de lievre." *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux art, principalement à l'agriculture et à l'économie rurale et domestique; par une société de naturalistes*. *Nouv. ed., Deterville, Paris.* **23**: 14-16.
- D'Orbigny, A. D.** 1836. Voyage dans l'Amérique meridionale (le Brésil, la République Orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832, et 1833. *Chez P. Bertrand, Paris, 1847, 2*(2):1-52.
- Fields, R. W.** 1959. Geology of the La Venta Badlands, Colombia, South America. *U. California Publ. Geol. Sci.* **32**(6):404-444.
- Fisher, D. C.** 1981. Crocodylian scatology, microvertebrate concentrations, and enamel-less teeth. *Paleobiology* **7**(2): 262-275.
- Fleming, T. H.** 1993. Plant-visiting bats. *Am. Sci.* **81**:460-467.
- Fleming, T. H., Sahley, C. T., Holland, N. J., Nason, J. D. & Hamrick, J. L.** 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* **71**(4): 511-530.
- Flynn, J. J., Guerrero, J. & Swisher III, C. C.** 1997. Geochronology of the Honda Group. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 44-59.
- Freeman, P. W.** 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biol. J. Linn. Soc.* **33**:249-272.
- Freeman, P. W.** 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biol. J. Linn. Soc.* **56**:439-463.
- Freeman, P. W.** 1998. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. In **Kunz, T. H. & Racey, P. A.** (edit.) *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. P. 140-156.
- Freeman, P. W.** 2000. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evol. Ecol. Res.* **2**:317-335.
- Gimenez, E. A., Ferrarezzi, H. & Taddei, V. A.** [No date; ca. 1990s.] Lingual morphology and cladistic analysis of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Comp. Biol.* **1**:41-64.
- Gray, J. E.** 1827. Synopsis of the species of the class Mammalia as arranged with references to their organization...with specific characters, synonyms, etc., In **Cuvier, G.** *Animal kingdom...with additional descriptions by Edward Griffith and others*. London, George B. Whittaker, vol. **5**, Mammalia, 391 p.
- Guerrero, J.** 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 15-43.
- Helversen, O. von.** 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In **Barthlott, W., Naumann, C. M., Schmidt-Loske, K. & Schuchmann, K.** (edit.). *Animal-plant interactions in tropical environments*. Bonn, Germany, Zool. Forsch. Mus. Alex. Koenig. P. 41-60.
- Jones, K. E., Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emonds, O. R. P. & Simmons, N. B.** 2002. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biol. Rev.* **77**:223-259.
- Kay, R. F., & Madden, R. H.** 1997. Paleogeography and paleoecology. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 520-550.
- Langston, W., Jr.** 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *U. California Publ. Geol. Sci.* **52**:1-157.
- Langston, W., Jr., & Gasparini, Z.** 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South American gavials. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 113-154.
- Lee, T. E., Jr., Hooper, S. R., & Van Den Bussche, R. A.** 2002. Molecular phylogenetics and taxonomic revision of the genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Mammal.* **83**:49-57.
- Legendre, S.** 1984. Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Rev. Suisse Zool.* **91**(2): 399-442.
- Madden, R. H., Guerrero, J., Kay, R. F., Flynn, J. J., Swisher III, C. C. & Walton, A. H.** 1997. The Laventan Stage and Age. In **Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J.** (edit.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene*

- Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press. P. 499-519.
- Menu, H., & Sigé, B.** 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C. R. Acad. Sci.* **272**:1735-1738.
- Miller, G. S.** 1906. Twelve new genera of bats. *P. Biol. Soc. Wash.* **19**: 83-86.
- Muñoz, J.** 1995. Clave de murciélagos vivientes en Colombia. Medellín, Editorial Universidad de Antioquia, 129 p.
- Norberg, U. M., & Rayner, J. M. V.** 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy, and echolocation. *Philos. T. Roy. Soc. B* **316**:335-427.
- Norberg, U. M., Kunz, T. H., Steffensen, J. H., Winter, Y. & Helversen, O. von.** 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *J. Exp. Biol.* **182**:207-227.
- Phillips, C. J.** 1971. The dentition of glossophagine bats: development, morphological characteristics, variation, pathology, and evolution. *U. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* **54**:1-138.
- Pine, R. H.** 1993. A new species of *Thyroptera* Spix (Mammalia: Chiroptera: Thyropteridae) from the Amazon Basin of northeastern Perú. *Mammalia* **57**:213-225.
- Rojas-Martinez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. del C., Alcántara, E. A. & Arita, H. T.** 2000. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *J. Biogeogr.* **26**(5):1065-1077.
- Ruiz, A., Santos, M., Cavelier, J. & Soriano, P. J.** 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* **32**:397-407.
- Santos, M., Ruiz, A., Cavelier, J. & Soriano, P.** 1995. The phenology of cacti and its relationships with the bat community in a tropical dry forest-thorn shrubland of Colombia. *Bat Res. News* **36**(4):105-106.
- Savage, D. E.** 1951. A Miocene phyllostomatid bat from Colombia, South America. *U. California Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.* **28**(12): 357-366.
- Schnitzler, H.-U., & Kalko, E. K. V.** 1998. How echolocating bats search and find food. In **Kunz, T. H. & Racey, P. A.** (edit.) *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution Press. P. 183-196.
- Solmsen, E.-H.** 1998. New World nectar-feeding bats: biology, morphology and craniometric approach to systematics. *Bonn. Zool. Monogr.* **44**:1-118.
- Swofford, D. L.** 2000. PAUP phylogenetic analysis using parsimony, version 4.02b. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Takai, M., Setoguchi, T., Villarroel, C., Cadena, A. & Shigehara, N.** 1991. A new Miocene molossid bat from La Venta, Colombia, South America. *Mem. Faculty Sci., Kyoto U., Ser. Geol. Mineral.* **56**(1-2):1-9.
- Takai, M., Takemura, K., Villarroel, C., Hayashida, A., Danhara, T., Ohno, T., Franco, R., Setoguchi, T. & Nogami, Y.** 1992. Geology of La Venta, Colombia, South America. *Kyoto U. Overseas Res., Repts. New World Monkeys* **8**: 1-17.
- Taylor, J.** 1979. The foods and feeding habits of subadult *Crocodylus porosus* Schneider in northern Australia. *Aust. Wildlife Res.* **6**(3):347-359.
- Valiente-Banuet, A.** 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Rev. Chilena Hist. Nat.* **75**(1):99-104.
- Villarroel A., C.** 1998. Los Nothrotheriinae (Megatheriidae, Gravidgrada) del Mioceno de La Venta (Colombia). Descripción de *Huilabradys magdalenensis*, nuevos género y especie. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **22**(85):497-506.
- Villarroel A., C.** 2000. Un Nuevo Mylodontinae (Xenarthra, Tardigrada) en la fauna de La Venta, Mioceno de Colombia: el estado actual de la familia Orophodontidae. *Rev. Acad. Colombiana Cienc. Exact. Fís. Nat.* **24**(90):117-127.
- Villarroel A., C., Setoguchi, T., Brieva, J. & Macía, C.** 1996. Geology of the La Tatacoa "Desert" (Huila, Colombia): precisions on the stratigraphy of the Honda Group, the evolution of the "Pata High" and the presence of the La Venta fauna. *Mem. Faculty Sci., Kyoto U., Ser. Geol. Mineral.* **58**(1-2):41-66.
- Webb, G., & Manolis, S. C.** 1989. *Crocodyles of Australia*. Reed Books, Balgowlah, New South Wales.
- Webb, G. J. W., Manolis, S. C. & Buckworth, R.** 1982. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N. T. 1. Variation in the diet, and a new method of assessing the relative importance of prey. *Aust. J. Zool.* **30**:877-899.
- Wetterer, A. L., Rockman, M. V. & Simmons, N. B.** 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* **248**:1-200.
- Winter, Y.** 1998. Energetic cost of hovering flight in a nectar-feeding bat measured with fast-response respirometry. *J. Comp. Physiol. B* **168**(6):434-444.
- Winter, Y.** 1999. Flight speed and body mass of nectar-feeding bats (Glossophaginae) during foraging. *J. Exp. Biol.* **202**(14):1917-1930.
- Winter, Y., Voigt, C. & Helversen, O. von.** 1998. Gas exchange during hovering flight in a nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *J. Exp. Biol.* **201**(2):237-244.

**A NEW SPECIES OF FRESHWATER
CRAB OF THE GENUS
POTAMOCARCINUS H. MILNE
EDWARDS, 1853 (Crustacea:
Brachyura: Pseudothelphusidae)
FROM COLOMBIA**

por

Martha R. Campos¹

Abstract

Campos M. R.: A new species of freshwater crab of the genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27** (103): 283-286, 2003. ISSN 0370-3908.

A new species of freshwater crab from Colombia of the genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853, is described and illustrated, bringing to 12 the total number of known species in the genus. This new species was collected in Apartadó, Antioquia Department, and it is distinguished by the morphology of the male first gonopod, especially the presence on the cephalic surface of a basally wide, spine-like median cephalic process, and, slightly rounded proximo-lateral process.

Key words: Brachyura, Pseudothelphusidae, Freshwater crabs, Taxonomy.

Resumen

Se describe e ilustra una nueva especie de cangrejo de agua dulce del género *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 de Colombia. Con esta especie se eleva a 12 el número de especies de género. La nueva especie fue recolectada en Apartadó, Antioquia, y se caracteriza por la morfología del primer gonópodo del macho, especialmente por presentar en la superficie cefálica del gonópodo un proceso medio cefálico de base amplia, en forma de espina y un proceso próximo-lateral de forma ligeramente redondeada.

Palabras clave: Brachyura, Pseudothelphusidae, cangrejos de agua dulce, taxonomía.

¹ Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Apartado Aéreo 103698, Bogotá, Colombia, S.A. E-mail: mhrocha@ciencias.unal.edu.co

1. Introduction

The genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 of the Tribe Potamocarcinini Ortmann, 1897, currently includes a group of 11 species distributed from Mexico to northwestern Colombia (Rodríguez 1982, 1986, 1992; Prahll & Ramos 1987; Rodríguez & Hobbs 1989a, 1989b; Campos & Lemaitre, 2002). *P. colombiensis* Prahll & Ramos, 1987 is the first species founded in Colombia. A new species of *Potamocarcinus* from Colombia was discovered, bringing to 12 the total number of species in this genus. Like others species in the genus, this new species herein described and illustrated, is characterized primarily by features of the male first gonopod. The terminology used for the different processes of the gonopod is that established by Smalley (1964) and Rodríguez (1982).

The material is deposited in Museo de Historia Natural, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN-MHN). The abbreviations cb and cl, indicate carapace breadth and carapace length, respectively. Color nomenclature follows Smithe (1975).

Systematic of the new species

Family Pseudothelphusidae Rathbun, 1893

Tribe Potamocarcinini Ortmann, 1897

Genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853

Potamocarcinus pinzoni, new species

2. Material

Holotype. 1 male, cl 50.1 mm, cb 79.3 mm, Antioquia Department, Apartadó, Río Grande, 30 m alt., 20 Dec 2002, leg. R. Maya, ICN-MHN-CR 2056.

Type locality. Río Grande, Apartadó, Antioquia Department, Colombia, 30 m alt.

3. Diagnosis

Third maxilliped with exognath 0.51 times length of ischium. First male gonopod with caudal lobe ending transverse to axis of gonopod; mesial lobe partially folded over field of spines; distal cephalic lobe narrow; median cephalic process wide basally, spine-like with median external notch; proximo-lateral process slightly rounded; apex elongated meso-laterally.

4. Description of holotype

Carapace (Fig.1 F) with cervical groove wide, deep, straight anteriorly, slight recurved posteriorly, reaching lateral margin; anterolateral margin with shallow depression behind external orbital angle; with 4 small, low tubercles between orbital angle and cervical groove, and approximately 17 teeth beyond cervical groove diminishing in size posteriorly; postfrontal lobes high, rounded, delimited anteriorly by 2 transverse depressions; median groove narrow, deep, making incision on upper border of front; surface of carapace in front of postfrontal lobes flat; front high, excavated, upper border of front straight, demarcated with row of tubercles, bilobed in dorsal view, lower margin sinuous in frontal view; upper and lower orbital margins each with row of small tubercles; surface of carapace covered with small papillae; limits between regions strongly demarcated; third maxilliped (Fig.1 G) with regularly recurved external margin of merus, deep depression subdistally, exognath 0.51 times length of ischium; orifice of efferent branchial channel open, slightly ovate shape; right cheliped lacking; merus of left cheliped with 3 longitudinal crests as follows: upper one with rows of tubercles, internal lower one with row of teeth, and external lower one with row of tubercles, carpus with 3 tubercles on internal crest, and prominent spine distally, palm smooth, somewhat swollen, fingers slightly gaping when closed, surfaces with rows of minute tubercles.

Walking legs (pereopods 2-5) strong; dactyli each with papillae and 5 longitudinal rows of large, conspicuous spines diminishing in size proximally; number of spines and papillae on each dactyl arranged as follows: 1 anterolateral row and 1 anteroventral row each with 5 spines; 1 external row with 5 spines and 1 pair of proximal papillae; 1 posterolateral row with 3 spines and 1 posteroventral row with 4 spines.

First male gonopod straight, slightly expanded laterally at midpoint in caudal view; with rows of conspicuous setae on subdistal portion of mesial side and scattered short setae on lateral side (Fig.1 A, C); caudal lobe rudimentary, ending transverse to axis of gonopod (Fig.1 A, 1); mesial lobe partially folded over field of spines (Fig.1 E, 2); mesial process triangular, recurved caudo-cephalically, with tip directed downward (Fig.1 A, C, D, E, 3); distal cephalic surface with slight transverse depression, and row of spinules distally, distal cephalic lobe narrow, rounded distally (Fig.1 B, D, E, 4), median cephalic process wide basally, spine-like with median external notch (Fig.1 B, D, E, 5), proximo-lateral process

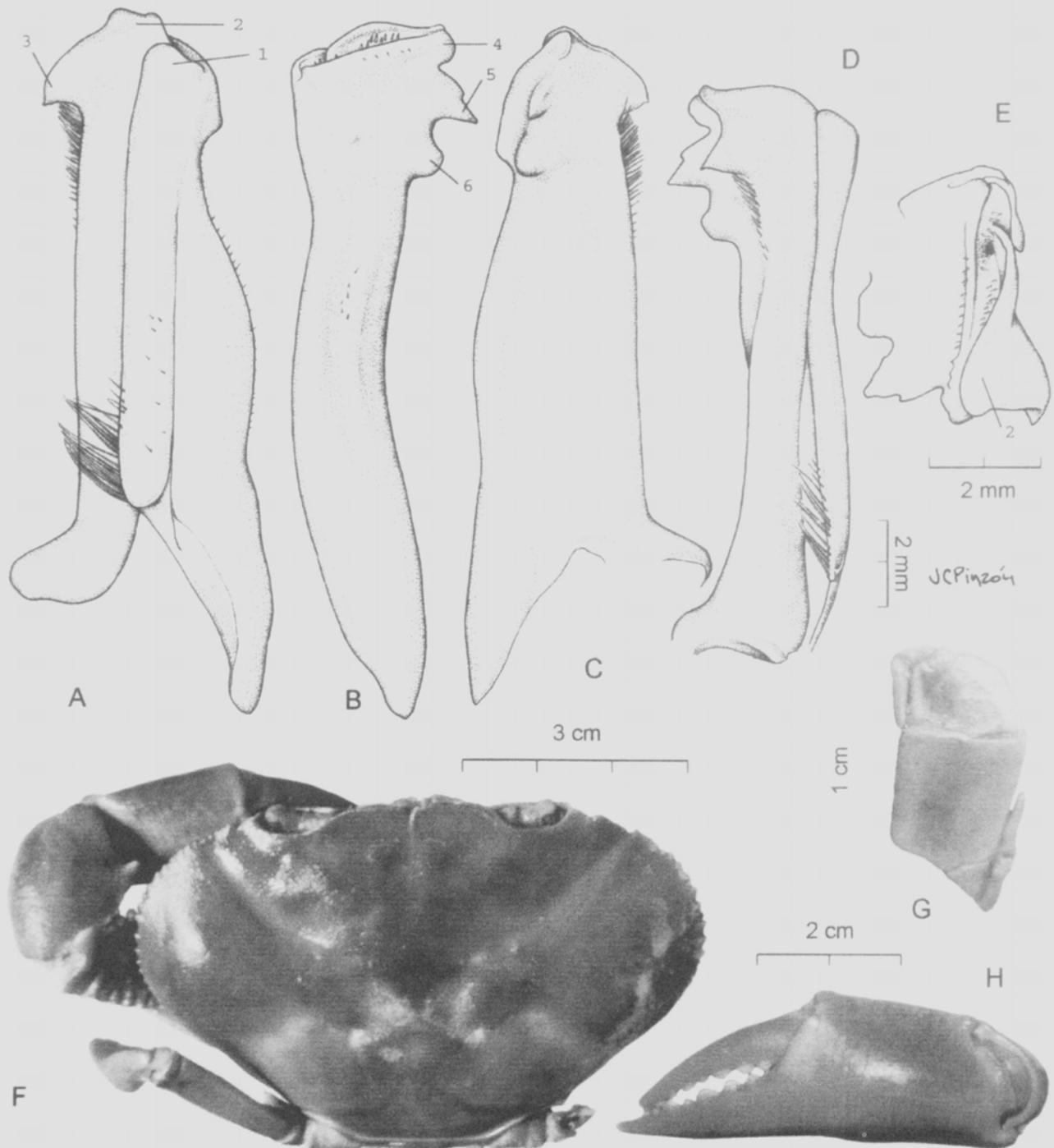


Figure 1: *Potamocarcinus pinzoni*, new species, male holotype, ICN-MHN-CR 2056: A, left first gonopod, caudal view; B, same, lateral view; C, same, cephalic view; D, same, mesial view; E, same, apex, distal view; F, carapace, dorsal view; G, left third maxilliped, external view; H, left cheliped, external view; 1, caudal lobe; 2, mesial lobe; 3, mesial process; 4, distal lobe; 5, median process; 6, proximo-lateral process.

slightly rounded, separated by a rounded gap from median cephalic process (Fig.1 B E, 6); apex elongated meso-laterally; spermatid channel narrow, slit-like (Fig.1 B, E).

Color

Preserved in alcohol, the holotype is light brown (near 121B, Brussels Brown) on the dorsal side of the carapace and the walking legs. The cheliped is light brown mottled brown-reddish (near Kingfisher Rufous, 240). The ventral surface of the carapace is beige (near Tawny Olive, 223 D).

Etymology

The species is named in honor of Juan Carlos Pinzón, an excellent illustrator of freshwater crabs.

5. Remarks

Comparing both descriptions and material of other species of the genus with that of this new species revealed that it is most similar to *Potamocarcinus lobulatus* Campos & Lemaitre, 2002. The two can be distinguished by features of the gonopod. The male first gonopod of *P. lobulatus* has been described and illustrated by Campos & Lemaitre, (2002: 601, Fig.2). The cephalic surface presents in *P. lobulatus* three processes: a prominent, wide, distal lobe, a second one, with middle incision, whose distal portion is recurved caudally, and a button-like proximal process, and in *P. pinzoni* the cephalic surface shows three processes too, but the distal lobe is narrower, followed by a median cephalic process which is wide basally, spine-like with median external notch, and a proximo-lateral process slightly rounded, separated by a rounded gap from median cephalic process.

Acknowledgments

The illustration was prepared by Juan C. Pinzón.

References

- [1] Campos, M. R. & R. Lemaitre, 2002. A new species of freshwater crab of the genus *Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Panamá. Proceedings of the Biological Society of Washington 115: 600 - 604.
- [2] Milne Edwards, H., 1853. Mémoire sur la Famille des Ocypodiens. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. 3e série 20: 163-228.
- [3] Ortman, A., 1897. Carcinologische Studien. Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere 10: 258-372.
- [4] Prah, H. von & G. Ramos 1987. *Potamocarcinus colombiensis* sp. nov.: Un nuevo cangrejo de agua dulce (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) de la Serranía Costera del Baudó, Colombia. Revista Biología Tropical 35: 131-133.
- [5] Rathbun, M. J., 1893. Descriptions of new species of American freshwater crabs. Proceedings of the United States National Museum 16: 649-661, pl. 73-77.
- [6] Rodríguez, G., 1982. Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. Faune Tropicale 22: 1-223.
- [7] Rodríguez, G., 1986. Centers of radiation of freshwater crabs in the Neotropics. 51-67 in R. H. Gore & K. L. Heck, eds., Crustacean biogeography. Crustacean Issues 4. A. Balkema, Rotterdam, 292 pp.
- [8] Rodríguez, G., 1992. The freshwater crabs of America, Family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. Faune Tropicale 31: 1-189.
- [9] Rodríguez, G. & H. H. Hobbs, Jr., 1989a. A new cavernicolous crab, *Zilchia falcata*, from Guatemala, with notes on the genera of the Potamocarcinini (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e série, 11, section A, 1: 183-192.
- [10] Rodríguez, G. & H. H. Hobbs, Jr., 1989b. Freshwater crabs associated with caves in southern Mexico and Belize, with descriptions of three new species (Crustacea: Decapoda). Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 394-400.
- [11] Smalley, A., 1964. A terminology for the gonopods of the American river crabs. Systematic Zoology 13: 28-31.
- [12] Smithe, F. B., 1975. Naturalist's color guide. The American Museum of Natural History, New York. Part 1: unnumbered pages.

A NEW SPECIES OF FROG FROM NORTHEASTERN COLOMBIA (GENUS *ELEUTHERODACTYLUS*: LEPTODACTYLIDAE)

por

John D. Lynch¹

Resumen

Lynch, J. D.: A new species of frog from northeastern Colombia (genus *Eleutherodactylus*: Leptodactylidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27** (103): 287-289, 2003. ISSN 0370-3908.

Se describe una especie nueva de rana del grupo *Eleutherodactylus nigrovittatus* de los bosques de niebla de Santander. La especie nueva se parece a *E. nigrovittatus* de la cuenca Amazónica, pero igualmente esta relacionada con las especies andinas *E. latens* y *E. mantipus* de las cordilleras Central y Occidental. Con base en un análisis filogenético, se señala que el hábitat primitivo para las ranas de este grupo es el páramo, desde donde se han desplazado progresivamente hacia menores altitudes.

Palabras clave: Cladística, *Eleutherodactylus*, taxonomía.

Abstract

A new species of frog of the *Eleutherodactylus nigrovittatus* group is described from cloudforests in northern Santander. The new species is most similar to *E. nigrovittatus* of the Amazon basin but is equally closely related to the Andean *E. latens* and *E. mantipus* found on the Central and Western cordilleras. Based on a phylogenetic analysis, the primitive habitat for frogs of this species group is paramo with subsequent downward movement.

Key words: Cladistics, *Eleutherodactylus*, taxonomy.

Introduction

The *Eleutherodactylus nigrovittatus* group was treated by Lynch (1989) who recognized four species. The group

is of some biogeographic interest because while three species are Andean (in Colombia and Ecuador), the fourth also occurs in the lowlands of the Amazon Basin in Brazil, Colombia, Ecuador, and northern Peru. Subsequently, Duellman & Pramuk (1999) added an additional Andean species from northern Peru. I recently had occasion to examine a collection of frogs made in Santander and was

¹ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. jlynch@ciencias.unal.edu.co

surprised to discover an additional species of the *E. nigrovittatus* group, also Andean. Although the species is represented by a single male specimen, given the group's importance in understanding the role of the Andes in the evolution of the group (Lynch, 1999) and my recognition that I could place it in my earlier cladogram, I decided to describe it.

***Eleutherodactylus adercus* sp. nov.**

Holotype: ICN 47772 (original field number JMD 799), a male obtained by Juan Manuel Daza and Eliana M. Muñoz on 6 of October 2001.

Type-locality: COLOMBIA, Departamento de Santander, municipio de Betulia, vereda El Centro, 2280 m.

Diagnosis: (1) Skin of dorsum and venter smooth, no dorsolateral folds; discoidal folds present; (2) tympanum round, 37.5% length of eye; (3) snout short, subacuminate in dorsal view, sloping toward lips; (4) upper eyelid width less than interorbital distance; no cranial crests; (5) vomerine odontophores prominent, triangular in outline; (6) vocal slits present; no nuptial excrescences; (7) first finger longer than second; fingers lack discs and ventral pads, (8) fingers lack lateral fringes or keels; (9) ulnar tubercles absent; (10) heel and tarsus lacking tubercles or folds; (11) inner metatarsal tubercle oval, 2-3 times size of outer metatarsal tubercle; no supernumary plantar tubercles; (12) toes lacking lateral fringes and webbing; Toe V shorter than Toe III; toes bearing expanded disks, pointed at tip; (13) dorsum brown, flanks darker, throat brown, venter cream with brown reticulum; posterior surfaces of thighs brown with cream flecks and large cream spot behind knee; (14) one adult male 18.8 mm SVL.

Eleutherodactylus adercus is most similar to *E. nigrovittatus* but differs in lacking tubercles along the outer edge of the tarsus, in having vocal slits, and in having smooth, not shagreened skin on the dorsum.

Description: Head broader than body; snout subacuminate, sloping in lateral view; nostrils weakly protruding, directed dorsolaterally; canthus rostralis straight; loreal region concave, sloping abruptly to lips; lips not flared; upper lip bearing fleshy fold; upper eyelid bearing a few low tubercles; interorbital space flat, broader than upper eyelid; supratympanic fold obvious, obscuring upper edge of tympanum; tympanum round, separated from eye by its own diameter; two non-conical postrictal tubercles; choanae small, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; vomerine odontophores median and posterior to choanae, triangular in outline, bearing a row of 6–7 teeth, slanting posteriorly; tongue longer than wide, not notched

posteriorly, posterior 1/5 not adherent to floor of mouth; short vocal slits posterolateral to tongue.

Skin of head and dorsum smooth, that on flanks granular, of venter smooth; occipital folds present but no dorsolateral folds; no anal sheath; discoidal fold just anterior to groin; no ulnar folds or tubercles; thenar tubercle oval, smaller than bifid palmar tubercle; supernumerary tubercles few, flattened; subarticular tubercles of fingers round, non-pungent; fingers lacking lateral fringes; fingers lacking discs, finger III pointed, others rounded at tips, digits lacking circumferential grooves, first finger slightly longer than second.

Heel and tarsus lacking tubercles or folds; inner metatarsal tubercle oval, length 2 ½ times width; outer metatarsal tubercle 1/3 to ½ size of inner metatarsal tubercle; sole lacking plantar supernumary tubercles; subarticular tubercles of toes round, non-conical; toes lacking lateral fringes or keels; toes bearing prominent discs, those on toes II–IV 1 ½ times width of digit below disc, those of Toes I and V scarcely wider than digit; pads defined by circumferential grooves; discs pointed, except on Toe V (rounded); Toe V almost reaches penultimate subarticular tubercle of Toe IV, Toe III reaches ½ way between penultimate and distal subarticular tubercles of Toe IV; when flexed hindlimbs held perpendicular to sagittal plane, heels barely overlapping.

Coloration in alcohol: Dorsum brown with pale brown snout and pale spot on lower back; fleshy protuberance on snout cream; flanks darker brown; throat brown with cream flecks; venter cream with brown reticulation; dark brown anal triangle; posterior surface of thighs brown with cream flecks and large cream spot behind knee.

Coloration in life: Dorsum dark brown; throat and abdomen dark gray; undersides of feet dirty yellow; iris dark with some metallic golden flecks; pale brown line along canthus rostralis to tip of snout.

Measurements of holotype in mm: SVL 18.8; shank 8.3; head width 7.0; head length 7.6; chord of head length 7.8; upper eyelid width 1.4; interorbital diameter 1.9; tympanum length 0.9; eye length 2.4; eye to nostril distance 1.5.

Etymology: Greek, *aderkes*, meaning unseen or unexpected.

Natural history: The holotype is an adult male and like most other species has a pale fleshy fold on the snout (except *E. elassodiscus*; males are unknown for *E. araidactylus* but, given its placement in the cladogram, I

predict that they will lack the fleshy fold on the snout) . In other species, this structure is seen only in males and is probably involved either in courtship or in excavating a burrow for eggs. The holotype was found in leaf litter in mature forest during the day.

Remarks: Lynch (1989) proposed a cladogram, based on three osteological and three non-osteological characters, for the four species then-known: *E. elassodiscus*, *E. latens*, *E. mantipus*, and *E. nigrovittatus* wherein the species were related as follows—(*elassodiscus* (*nigrovittatus* (*latens* *mantipus*))). Subsequently Duellman & Pramuk (1999) named *E. araiodactylus* from the Andes of northern Peru. My interest in this group stemmed from my observation of what I then-thought, and still think, to be a peculiar distribution. Of the five species, four are Andean, whereas *E. nigrovittatus* is distributed primarily in the western Amazonian lowlands but also on the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (to 1935 m). With the addition of *E. adercus*, the Andean dominance is further evidenced. No osteological data are available for *E. araiodactylus* and the only osteological characters that I can score for the unique holotype of *E. adercus* are character 1 (large sphenethmoid extending anteriorly—the derived condition) and character 6 (quadratojugal not enlarged—primitive condition and uninformative).

In spite of not being able to score four characters for *E. araiodactylus* and one for *E. adercus*, the least refuted hypothesis of relationships (Fig. 1) for the six species is largely resolved (a trichotomy at the base). In my evolving effort to understand what is happening in the evolution of the genus *Eleutherodactylus*, I (Lynch, 1999) mapped habitat onto the topologies of several cladograms in order to discover which was the ancestral habitat and to specify all habitat changes, where habitat was assumed to be congruent with the altitudinal ranges of the species involved. Lynch's (1999) simple classification of habitat was thus: A (0-900 m), B (901-1800 m), C (1801-2700 m), D (2701-3200 m), and E (> 3201 m). Thus, *E. araiodactylus* and *E. elassodiscus* are scored E, *E. latens* is scored D, *E. adercus* is scored C, *E. mantipus* is scored B, and *E. nigrovittatus* is scored AB. Using this classification, and assuming that *E. araiodactylus* does not have the derived condition for character 1, the primitive habitat for the group is páramo (E) and the remaining four species emerged from an ancestor who descended the Andean slopes. Further resolution of primitive states is not possible but the conclusion that there were subsequent movements up and downslope is inescapable. This species group thus presents the most complex scenario of the ten cases analyzed.

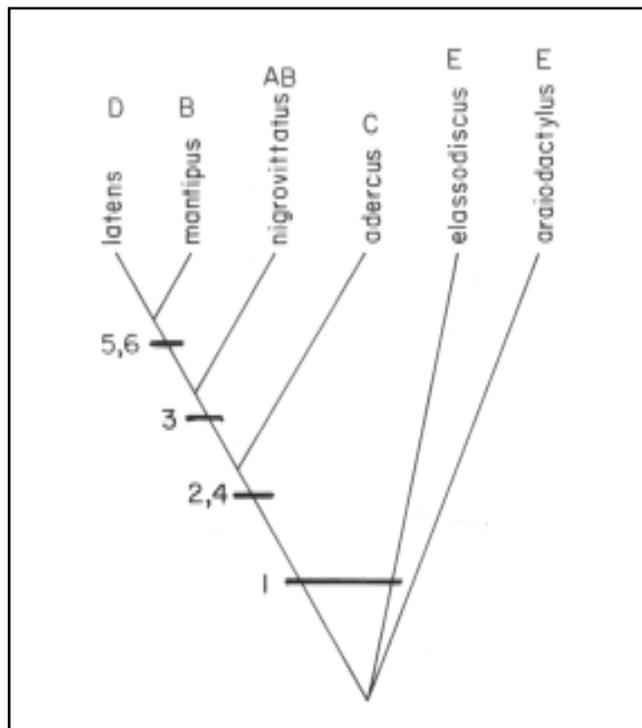


Figure 1. Cladogram of the six species of the *Eleutherodactylus nigrovittatus* group. Characters are those identified by Lynch (1989), some of which are mentioned in the text. The habitat (following Lynch, 1999) is indicated above the species name in upper case letters (see text).

Acknowledgments

I am grateful to Vivian Páez, Universidad de Antioquia, and Martha Patricia Ramírez, Universidad Industrial de Santander, for making available laboratory space and for their encouragement to describe this frog. Juan Manuel Daza shared his fieldnotes. Vivian Páez donated the unique holotype to the Amphibian collection of the Instituto de Ciencias Naturales.

Bibliography

- Duellman, W. E. & J. Pramuk. 1999. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) in the Andes of northern Peru. *Scientific Papers Natural History Museum University of Kansas* (13): 1-78.
- Lynch, J. D. 1989. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). I. A review of the frogs assigned to the *Eleutherodactylus discoidalis* species group. *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology* (79): 1-25.
- . 1999. Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (86): 143-159.

CRESTAS NEURALES, PLACODAS Y ARCOS BRANQUIALES: UNA REVISIÓN EVOLUTIVA Y EMBRIOLÓGICA DE DATOS BÁSICOS Y RECIENTES

por

Juan-Fernando Duque-Osorio*

Resumen

Duque-Osorio JF.: Crestas neurales, placodas y arcos branquiales: una revisión evolutiva y embriológica de datos básicos y recientes. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27**(103): 291-307, ISSN 0370-3908.

Los caracteres distintivos de los vertebrados incluyen: crestas neurales y sus derivados y placodas neurogénicas. Se hará un repaso de los principales datos básicos y más recientes avances con respecto a estos caracteres, y su influencia en el desarrollo de los arcos branquiales, con énfasis en las implicaciones evolutivas de estos procesos y teniendo en cuenta conceptos como la homología y preadaptación o exaptación, dentro del marco de desarrollo histórico de la teoría evolutiva.

Palabras Clave: Crestas neurales, Placodas, Arcos branquiales, Evolución, Embriología, Vertebrados, Gnatostómados, Agnatos, Homología, Exaptación o Preadaptación.

Abstract

Vertebrate distinctive characteristics include: neural crests, neurogenic placodes and derivatives. The main basic data and more recent advances, regarding these characteristics and their role in branchial arch development, will be reviewed here, emphasizing the evolutionary implications of these processes and taking in account concepts like homology and exaptation, with reference to the historical development of the Evolutionary Theory by means of Natural Selection.

Key Words: Neural Crests, Placodes, Branchial Arches, Evolution, Embryology, Vertebrates, Gnathostomata, Agnatha, Homology, Exaptation

* Grupo de Morfología de Vertebrados, Dpto. de Morfología, Universidad del Valle, Cali-Colombia. Email: duque_juanfer@hotmail.com

El phylum Chordata está constituido por animales que poseen en algún momento de su desarrollo los siguientes caracteres: notocorda, cordón nervioso dorsal, hendiduras faríngeas (=branquiales), cola posanal y bloques laterales de músculo llamados miómeros (Kardong, 1999; **Holland & Chen**, 2001; **Shimeld & Holland**, 2000). Tradicionalmente este phylum se ha dividido en los subflujos Urochordados (tunicados o ascidios), Cefalocordados (Anfioxo = Branchiosotoma) y los Vertebrados (Figura 1b). Sin embargo este panorama es mucho más complicado (Figura 1a), pues por ejemplo, no es seguro si las lampreas mixinoideas y las petromizontoideas forman un grupo monofilético o no. Aunque hay datos moleculares que defienden esta monofilia (**Mallatt & Sullivan**, 1998; **Stock & Whitt**, 1992), hay varias características morfológicas que separan a estos dos grupos, caso en el cual el clado craneados incluiría a los vertebrados, y de este último grupo quedarían excluidas las lampreas mixinoideas (**Neidert et al.**, 2001; **Shimeld & Holland**, 2000; Figura 1a). El árbol filogenético de los principales grupos de cordados y vertebrados, se complica aún más cuando se toman en cuenta los grupos extintos, como los agnatos cefalaspodomorfos (los que incluyen como descendientes vivos a las lampreas petromizontoideas), los pteraspodomorfos y los conodontos. La posición filogenética de estos últimos ha sido controversial, pues antes eran vistos como agnatos basales, y ahora son tomados en cuenta como los gnatostomados más generalizados (**Donoghue et al.**, 2000). Teniendo en cuenta, entre otras razones, que los conodontos vivieron entre finales del cámbrico y finales del triásico, estos nuevos datos están prediciendo la existencia de mixioideos y petromizontoideos, desde el cámbrico. Las razones por las cuales estos grupos son clasificados de una u otra forma, no serán discutidas aquí, pero seguramente, nuevos datos moleculares y paleontológicos, obtenidos de las formas vivas y extintas, respectivamente, van a aclarar todas estas controversias en el futuro. Para los efectos prácticos de esta revisión, y sin olvidar las dudas antes expuestas, se acogerá la opinión de que los cordados están divididos en 3 grupos principales (Cefalocordados, Urochordados, y Vertebrados [Craniados]), de los cuales, el último queda dividido en agnatos y gnatostomados (Figura 1b).

Las innovaciones de los vertebrados, como subgrupo del filum chordata, incluyen: crestas neurales y sus derivados, arcos branquiales musculares y cartilagosos (además de las hendiduras branquiales sostenidas sólo por colágeno de los cordados no vertebrados), endoesqueleto mineralizado y/o cartilaginoso, placodas neurogénicas, cerebro segmentado y elaborado, órganos sensoriales pareados, hipómero muscularizado (**Butler**, 2000; **Graham**, 2001; **Holland & Holland**, 2001; **Kardong**, 1999; **Neidert**

et al., 2001; **Northcutt & Gans**, 1983; **Shimeld & Holland**, 2000). Estas innovaciones están relacionadas con un cambio de una alimentación suspensívora-filtradora, a un modo de vida más predador.

El desarrollo y complicación gradual de estos caracteres a partir de los preexistentes en los cordados que dieron origen a los vertebrados, y su elaboración en los vertebrados gnatostomados con respecto a los agnatos, sucedió, entre otras cosas, gracias a la complicación y duplicación de genes o incluso de genomas completos, y cambios en la regulación de éstos, y en los patrones de desarrollo (**Neidert et al.**, 2001; **Shimeld & Holland**, 2000; **Stock et al.**, 1997; **Wada**, 2001; **Wolpert**, 2000). El motivo principal de esta revisión es ampliar y fortalecer los conceptos de algunas innovaciones de los vertebrados como: crestas neurales, placodas neurogénicas y sus derivados.

Crestas neurales

Las crestas neurales son un conjunto de células que, durante el desarrollo embriológico de los vertebrados, se desprenden de la zona adyacente al límite entre el neuroectodermo y el resto del ectodermo, proceso durante el cual dejan de tener una disposición epitelial para organizarse en mesénquima (**Erickson & Reedy**, 1998). El rombocéfalo, al igual que otras estructuras embriológicas, toma una disposición segmentaria en rombómeros, desde los cuales las células de la cresta neural cefálica migran. Las células de cresta en general (no sólo las cefálicas) migran entonces para contribuir a la formación de estructuras como: mesénquima de los arcos branquiales y sus derivados (mandíbulas por ejemplo), ganglios espinales y nervios craneales, células de Schwann, partes de las meninges (piamadre y aracnoides), células cromafines de la médula adrenal, células pigmentarias del cuerpo (melanocitos, exceptuando a los de la retina y sistema nervioso), varios tipos de células productoras de hormonas, odontoblastos, buena parte del hueso, cartílago y tejidos conectivos de las estructuras craneofaciales, cápsulas sensoriales, dermis facial, armadura cefálica y derivados, células de las almohadillas cono-troncales cardíacas (**Kardong**, 1999; **Moore & Persaud**, 1999; **Sadler**, 2001; Tabla 1).

Tradicionalmente, las crestas neurales han sido consideradas como estructuras exclusivas de los vertebrados (**Kardong**, 1999; entre otros), tanto que muchos animales extintos, como los conodontos (cámbrico al triásico; filogenia revisada por **Donoghue et al.**, 2000; Figura 1a) por ejemplo, han sido clasificados como vertebrados, entre otras pruebas, por la presencia de dentina en su aparato

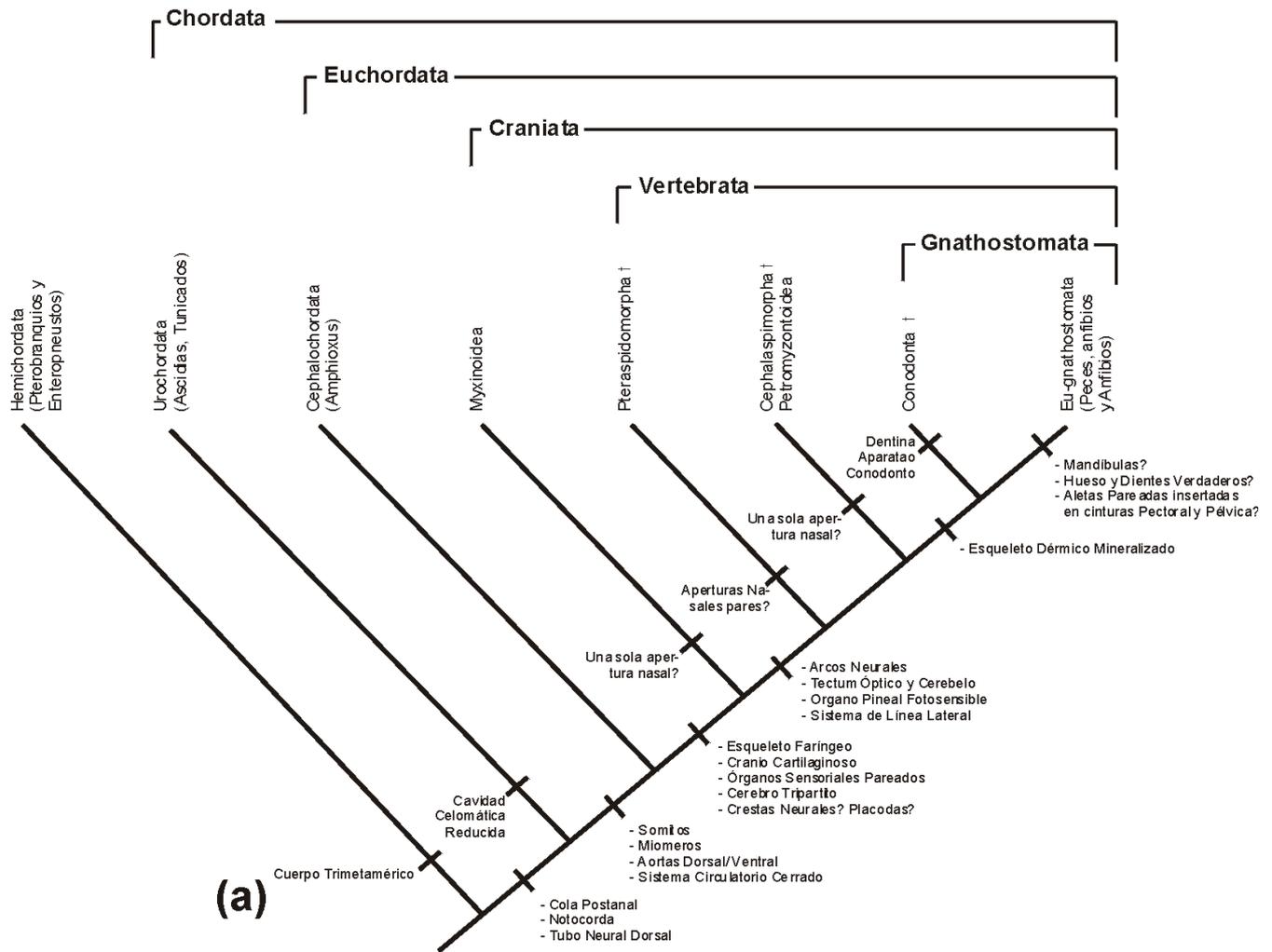


Figura 1.

(a) Clasificación de los cordados, incluyendo algunos grupos de vertebrados extintos (t). Los caracteres con ?, son aquellos con respecto a los cuales no se sabe su momento cladográfico exacto de aparición, pues por ejemplo las crestas neurales y placodass, pueden tener tejidos antecesores, y/o incluso estar presentes en forma poco desarrollada, en cordados no vertebrados. Teniendo en cuenta que, entre otros datos controversiales, recientemente los conodonts son tomados como gnatostomados basales (Donoghue et al., 2000), el punto exacto de aparición cladográfica de los caracteres típicos de los gnatostomados (eu-gnatostomados), podría también ponerse en duda (?).

(b) Clasificación simplificada de los cordados, excluyendo a los grupos extintos tomados en cuenta en (a) y adoptando el controversial punto de vista, de que las lampreas mixinoideass y petromizontoideass forman un grupo natural (agnatos), caso en el cual los términos vertebrata y craniata son sinónimos (»). Sin olvidar las controversias existentes, y para los efectos prácticos de esta revisión, aquí se adopta provisionalmente este último punto de vista. (a) y (b), a partir de Holland & Chen (2001); Kardong (1999); Shimeld & Holland (2000); Neidert et al. (2001).

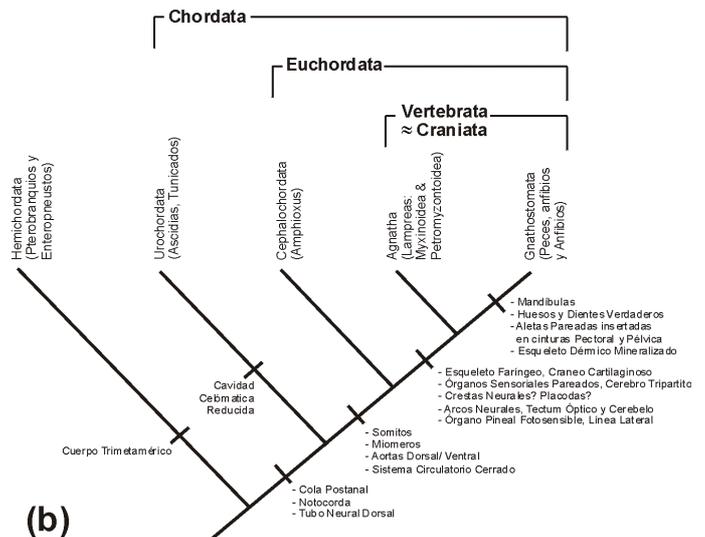


Tabla 1. Derivados de las Crestas Neurales. Según datos de Kardong (1999); Moore & Persaud (1999); Sadler, (2001)

- Neuronas de los Ganglios Sensoriales (Somáticos y Viscerales), y otros tipos de neuronas periféricas
- Ganglios Simpáticos y Parasimpáticos
- Células Productoras de Hormonas (Cromafines de la Médula Adrenal y productoras de Calcitonina)
- Células Pigmentarias (melanocitos, excepto los de la retina y SNC)
- Células de Schwann
- Células de Almohadillas conotruncales del corazón.
- Partes de las Meninges (Piamadre y Aracnoides)
- Huesos, Cartílagos y Tejidos Conectivos de los Arcos Branquiales y Estructuras Craneofaciales derivadas.
- Cápsulas Sensoriales y Partes del Neurocráneo, Dermatocráneo y dermis de la Región Facial
- Armadura Cefálica y Derivados
- Odontoblastos

to conodonto, ya que esto indica la presencia de odontoblastos, que son derivados de las células de dicha cresta. Familias de genes, proteínas propias y/o inductores de la formación de crestas neurales, que están presentes en éstas o en el ectodermo adyacente, en los vertebrados, incluyen a Bmp-4 o 7, Msx, slug/ snail, Zic, Pax-3/ 7, distalles, según Shimeld & Holland (2000). De éstos, BMP-2/ 4, Msx, slug/snail, distalles, Dll, Pax 3/ 7 (Holland & Holland, 2001; Shimeld & Holland, 2000; entre otros) se expresan, aunque de forma diferente, algunos en el ectodermo y otros en el neuro-ectodermo de embriones, bien sea de amphioxus y/o ascidas; todo esto sugiere que el potencial para la formación de las crestas neurales ya se encontraba presente en los cordados ancestros de los vertebrados (Holland & Chen, 2001).

Llegando más lejos, Wada (2001) sugiere que las crestas neurales no son necesariamente una novedad de los vertebrados, y al igual que Holland & Holland (2001) proponen que éstas se pudieron haber originado en el límite entre la epidermis y la placa neural de algún protocordado o cordado ancestro de los vertebrados, ya que se han encontrado en animales como Amphioxus y en ascidas, genes como Bmp 2/4, Pax 3/7, Msx, Dll Dlx y Snail con patrones de expresión que sugieren similitudes notables entre epidermis de la línea media dorsal de estos cordados y hemicordados, y las crestas neurales de los vertebrados; y que propiedades más recientes como la pluripotencialidad, delaminación-migración, entre otras, pueden ser las adquisiciones nuevas de las crestas neurales de los vertebrados.

Según Shimeld & Holland (2000), la evolución de las crestas neurales fue algo gradual, y probablemente

involucre a dos poblaciones celulares distintas: las crestas neurales de la cabeza por un lado, y las del tronco por otro. Esto puede verse confirmado por sus diferentes potencialidades, derivados, patrones de desarrollo y susceptibilidad a la influencia de ciertas estructuras (Shimeld & Holland, 2000; Kuratani, 1997; Bronner-Fraser, 1995). Incluso subpoblaciones o divisiones más finas de estos dos dominios principales, pueden tener propiedades de desarrollo y migración diferentes (Jeffs et al., 1992; Horigome et al., 1999). Relacionado con lo anterior, cabe destacar el hecho de que, según Couly et al. (1998), la capacidad de formar mesénquima, está restringido en los amniotes, al dominio cefálico de las crestas neurales (del mesencéfalo al rombómero 8, somitas 4/5), y que dentro de este dominio, su región más cefálica (diencéfalo, mesencéfalo y metencéfalo: rombómeros 1, 2), nunca expresan genes Hox, mientras que la parte más caudal de este dominio cefálico de las crestas neurales, exhiben el mismo código Hox (término explicado más adelante) con respecto a los rombómeros de los cuales se originan. Más exactamente, las células de la cresta neural cefálica de la región preótica, no presentan somitos, mientras que las de la región posótica sí los presentan, y además, de estas células de la cresta posótica, las más caudales, las circunfaríngeas, según Kuratani (1997) indican un límite en forma de S, entre los dominios de la cabeza y el tronco (Figura 2). Esta división también se evidencia por características especiales de los rombómeros 3 y 5 [según Horigome et al. (1999) y Lumsden et al. (1991), entre otros, estos rombómeros separan 3 poblaciones o corrientes de células de la cresta neural, concluyéndose que la 3ra. corresponde a las células circunfaríngeas], de los cuales el r5 está localizado entre las vesículas óticas (Figura 2). Las características especiales de la cresta neural de los r3 y 5, incluyen el hecho de que la producción y migración de células de cresta a partir de estos segmentos está muy limitada [Incluso era prácticamente negada por Jeffs et al. (1992) y Lumsden et al. (1991)]. Esto puede ser explicado por apoptosis segmento-específicas en estos dos rombómeros (Ahlbert, 1997; Farlie et al., 1999; Graham & Lumsden, 1996; Graham et al., 1996; Jeffs et al., 1992; Lumsden et al., 1991), gracias al apoptótico de crestas neurales Bmp-4, el cual es producido por la vesícula ótica y por los r5 y 3 (Figura 2). Además, la migración de células de cresta neural, a partir de estos rombómeros está inhibida por moléculas expresadas por r5 y 3 (Colapsina-1-Fc; Eickholt et al., 1999) y por el mesénquima opuesto a estos rombómeros (ErbB4; Golding et al., 2000; Figura 2), por lo cual, entre otras cosas, las células de cresta neural que no sufren apoptosis, podrían entonces estarse desviando rostral y caudalmente (Sechrist et al., 1994), sin entrar a las regiones preóticas u óticas. Estas características especiales de los r3 y 5, ayudan a que

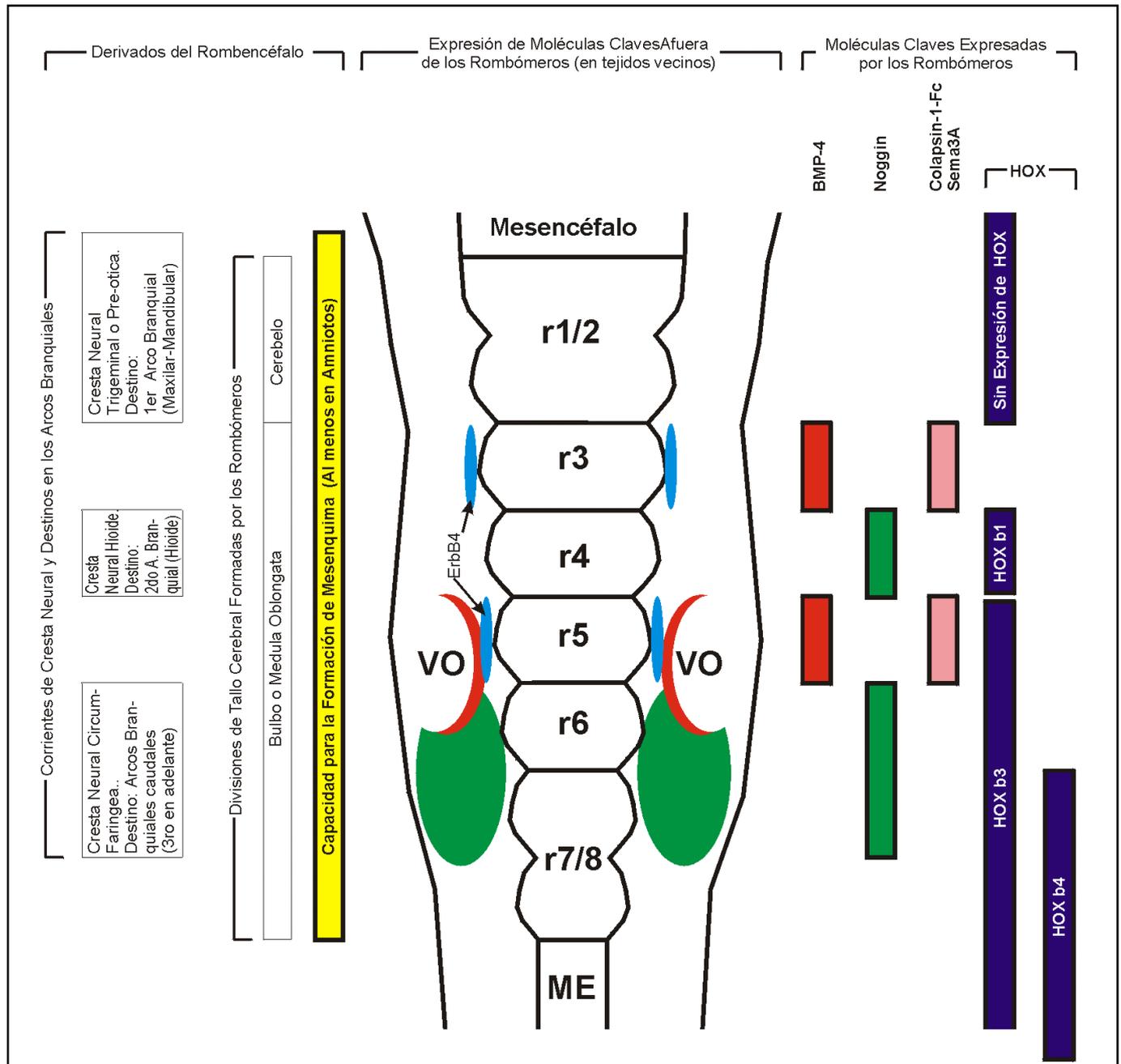


Figura 2. Aunque los límites entre las divisiones (ej: mes-, met [cerebelo + puente en mamíferos] y mielencéfalo), propiedades y moléculas expresadas por los rombómeros (r), son difusos y controvertidos, especialmente en los cefálicos (r1/2) y caudales (r7/8), para facilitar la comprensión de algunos aspectos claves del desarrollo del rombencéfalo y crestas neurales, se realizó esta representación esquemática, en la cual, a la izquierda se muestran los principales derivados del rombencéfalo y cresta neural, la cual se segrega en 3 corrientes: Pre-ótica o Trigeminal, Hioidea y Post-ótica o Circunfaringea. En la parte central de la figura, se ilustran moléculas clave expresadas por los tejidos vecinos del rombencéfalo. A la derecha, algunas moléculas expresadas por los rombómeros. Es de destacar la expresión del apoptótico de crestas neurales BMP-4 (rojo), el cual es producido por los r3, r5, y por las vesículas óticas (VO). Noggin (verde) funciona como anti-apoptótico, y es expresado por los rombómeros vecinos a r3 y r5, y especialmente por el r4, y por el mesénquima vecino a los r6 y r7. Además, las moléculas ErbB4 (azul), Colapsina-1-Fc y Sema3A (ambas en rosado), son inhibidoras de la migración de células de cresta neural. Se muestra el territorio de expresión de algunos genes Hox (azul oscuro), lo cual es compatible con los sitios donde hay patrones segmentarios globales, como r3 al r8 y niveles correspondientes al tronco, donde empieza la Médula Espinal (ME). Según datos y revisiones de **Couly et al. (1998)**; **Eickholt, et al (1999)**; **Graham (2001)**; **Golding et al. (2000)**; **Holland & Chen (2001)**; **Horigome et al. (1999)**; **Kuratani (1997)**; **Lumsden et al. (1991)**.

las células de la cresta neural de otros rombómeros: 1 y 2, 4, y 6, en los gnatostomados, migren correcta y segregadamente al 1er. (maxilo-mandibular), 2do. (arco hioideo) y demás arcos branquiales (**Horigome et al.**, 1999; **Lumsden et al.**, 1991; **Moury & Hanken**, 1995; **Schilling & Kimmel**, 1994), respectivamente (Figura 2). De todo esto se puede concluir entonces que las vesículas óticas y los r3 y 5, constituyen una guía importante, para discriminación y migración diferencial de estas tres poblaciones o corrientes de células de cresta neural cefálica, las cuales son: trigeminal o preóticas, hioideas y posóticas circunfaríngeas (**Graham**, 2001), constituyéndose estas últimas en el límite entre la cresta neural cefálica y la del tronco (Fig. 2).

Como en otros aspectos del desarrollo de los vertebrados, el ácido retinoico es una molécula muy importante en la regulación del establecimiento de la identidad de los rombómeros, migración de células de las crestas neurales y la formación de derivados y estructuras relacionadas, entre otras cosas por el hecho de que esta molécula afecta la expresión de genes HOX en tejidos embrionarios (**Dupe et al.**, 1999; **Gavalas & Krumlauf**, 2000; **Holland & Holland**, 1996; **Makori et al.**, 1998; **Makori et al.**, 1999; **Marshall et al.**, 1992).

Aunque hay evidencias de que ciertas poblaciones de células de las crestas neurales puedan estar en cierta forma predestinadas a contribuir en la formación de ciertas estructuras y/o a tener determinados patrones y destinos migratorios y/o a tener cierta identidad regional, antes de su desprendimiento del tubo neural (**Bronner-Fraser**, 1993; **Hunt et al.**, 1991a; **Noden**, 1983; **Raible & Eisen**, 1994; **Schilling & Kimmel**, 1994), la migración y desarrollo correcto de los derivados de estas células y de las estructuras relacionadas, también dependen de su interacción con otras partes del embrión en desarrollo, como el ectodermo, endodermo, mesodermo, notocorda y sus señales y derivados (**Ahlgren & Bronner-Fraser**, 1999; **Bronner-Fraser**, 1995; **Garg et al.**, 2001; **Graham**, 2001; **Grammatopoulos et al.**, 2000; **Kulesa et al.**, 2000; **Miller et al.**, 2000; **Sechrist et al.**, 1994; **Trainor & Krumlauf**, 2000; **Veitch et al.**, 1999), y más aún la interacción entre los arcos branquiales en desarrollo (**Gavalas et al.**, 1998), y entre los componentes de un arco en particular (**Schilling & Kimmel**, 1997), son importantes para el desarrollo correcto de los derivados de éstos. Incluso **Erickson & Reedy** (1998), han sugerido, que por lo menos, las crestas neurales ventrales en el pollo están influenciadas en su migración y diferenciación, principalmente por claves en el ambiente que las rodea, en lo que han llamado el modelo "dirigido por el ambiente" de morfogénesis de crestas neurales. Aunque estos

autores (**Erickson & Reedy**, 1998) piensan que el modelo contrario, el "dirigido por el fenotipo", puede ser muy común en el posicionamiento de derivados de las crestas neurales. Dentro de toda esta información sobre la interacción entre las crestas neurales y su ambiente, **Hunt et al.** (1991b) utilizan el término, código HOX, concepto dentro del cual se ha demostrado que familias de genes HOX muestran dominios de expresión segmentariamente restringidos, complementarios y correlacionados entre los rombómeros, crestas neurales, arcos branquiales y ectodermo. Como lo explican **Marshall et al.** (1992), el código HOX es un sistema molecular de valores posicionales, tanto en sentido céfalo-caudal como dorso-ventral. En línea con lo anterior, hay evidencias de que se establece un patrón global merístico básico entre el ectodermo de la placa neural (incluyendo crestas neurales) y mesodermo paraxial, durante el desarrollo temprano, pues células derivadas de estas estructuras en las mismas posiciones segmentarias, comparten destinos comunes (**Trainor & Tam**, 1995), lo cual a su vez se compadece con lo que **Couly & Le Douarin** (1990) llaman ectómeros, concepto según el cual, los metámeros pueden ser definidos en bandas de ectodermo que no sólo incluye a éste, sino también al tejido nervioso y crestas neurales. Incluso, la organización de células de cresta neural post-migratorias, junto con mesodermo céfálico, en segmentos faríngeos, son llamados, branquiómeros (**Kimmel et al.**, 2001). Todo esto apunta al hecho de que, por lo menos durante el desarrollo de la cabeza y cuello, muchas de las estructuras en formación muestran una organización segmentaria (**Noden**, 1991; **Piotrowski & Nusslein-Volhard**, 2000), observada en la disposición metamérica de estructuras como las crestas neurales (r3 a r8), ectómeros, y somitos mesodérmicos, la cual se expresa en patrones igualmente segmentarios en los arcos branquiales, sus componentes y derivados, y también en vestigios metaméricos de ciertas partes del cráneo; aunque en el adulto esta organización metamérica puede verse algo desdibujada, pues muchos de los derivados de las estructuras embriológicas metaméricas mencionadas, dependiendo del grupo animal, se mezclan y/o migran a lugares muy distintos y/o distantes, con respecto a su segmento de origen (**Ahlbert**, 1997; **Moore & Persaud**, 1999; **Sadler**, 2001). La interacción correcta entre todos estos componentes, derivados y señales, es indispensable para el desarrollo normal de la cabeza y cuello de un vertebrado, lo cual no necesariamente está en contravía con el papel protagónico que pueden jugar, durante este complejo proceso, las crestas neurales, principales estructuras embriológicas distintivas de los vertebrados, pues como lo explican **Veitch et al.**, (1999) y **Graham** (2001),

la morfogénesis de la cabeza y región faríngea de los vertebrados es un proceso complejo, resultante de la integración de mecanismos dependientes e independientes de las crestas neurales.

Placodas

Las placodas y las crestas neurales, las cuales pueden originarse por interacciones comunes de desarrollo (**Kardong**, 1999), son tradicionalmente referidas como exclusividades de los vertebrados. Las placodas se originan como engrosamientos pareados del epitelio ectodérmico columnar cefálico, que después se profundizan, para dar origen a diferentes tipos de estructuras de la cabeza de los vertebrados (**Begbie & Graham**, 2001b; **Begbie et al.**, 1999; **Kardong**, 1999; **Shimeld & Holland**, 2000), y especialmente a componentes del sistema nervioso periférico (**Baker et al.**, 1999; **Begbie et al.**, 1999) y sensorial craneal; lo cual, como ya se dejó implícito, sucede con la coordinación y ayuda de las crestas neurales, en lo que **Butler** (2000) llama “Sistemas Sensoriales de Crestas Neurales Migratorias y Placodas”, como innovación de los vertebrados, dentro de su revisión sobre el origen evolutivo de los sistemas sensoriales de este grupo de animales. Según la revisión de **Baker et al.** (1999), en el marco de un trabajo sobre los mecanismos moleculares y celulares que actúan en la formación de la placoda trigeminal (explicada más adelante) varias o todas las placodas se pueden originar de un engrosamiento común, ubicado entre la placa neural y la epidermis, y entre el prosencéfalo y el rombencéfalo, con un mecanismo similar al de la inducción inicial de las crestas neurales. Pero según varios autores (**Begbie & Graham**, 2001b; **Shimeld & Holland**, 2000), las placodas ectodérmicas presentan al menos dos clases: Placodas Sensoriales y Placodas Neurogénicas, las cuales tienen características e historias evolutivas diferentes. Con respecto a estos dos puntos de vista, que en principio parecen contrarios, es interesante el hecho de que las Placodas Sensoriales comparten vías moleculares comunes, y esto según la hipótesis de **Streit** (2001), podría demostrar que este tipo de placodas desciende filogenéticamente de una “Placoda Ancestral”; todo lo cual apunta al hecho de que aunque hay diferencias embriológico-filogenéticas significativas entre las placodas sensoriales y las neurogénicas, cada una de éstas podría descender de una “Placoda Sensorial Ancestral”, por un lado y por el otro de una “P. Neurogénica Ancestral”; aunque esta última presunta placoda ancestral, podría constituir una hipótesis más débil que su contraparte sensorial, pues según **Graham & Begbie** (2000), el término “Placodas Neurogénicas”, ya no describe a un grupo cohesivo de estructuras, pues datos recientes podrían estar demostrando que las diferentes placodas

Tabla 2. Placodas y sus derivados. Según datos y revisiones de **Begbie & Graham** (2001a); **Begbie & Graham** (2001b); **Kardong** (1999); **Sadler** (2001); **Shimeld & Holland** (2000); entre otros.

Placoda	Derivado
Sensoriales	
Línea Lateral	Mecano- y Electro-receptores
Ótica	Aparato Vestibular y Oído Interno
Óptica	Cristalino
Olfativa	Epitelios nasales respiratorio y olfativo
Neurogénicas	
Dorsolateral	Ganglio Trigeminal o de Gasser (V)
Epibranchiales	
Geniculada	Ganglio* del N. Facial (VII)
Petrosa	Ganglio* del N. Glosofaríngeo (IX)
Nodosa	Ganglio* del N. Vago (X)

* Componente Sensorial Visceral.

neurogénicas tienen diferentes rutas de desarrollo, y podrían entonces también haber evolucionado independientemente. Más trabajo se debe hacer en los patrones de desarrollo, y moléculas involucradas en la inducción de las placodas, para poder dilucidar estos puntos controvertidos.

Con respecto a los derivados de estos dos tipos de placodas (Tabla 2), las sensoriales contribuyen a la formación de los ojos, oídos, sistema acústico-lateral y órganos olfatorios; mientras que las Neurogénicas producen neuronas sensitivas de los ganglios craneales (**Shimeld & Holland**, 2000) un poco en contravía a lo que afirma **Moore & Persaud** (1999), pues estos autores explican categóricamente que todas las células sensoriales (somáticas y viscerales) del sistema nervioso periférico, derivan de las crestas neurales. Para conciliar estas dos posiciones, se debe aclarar que aunque los ganglios cefálicos derivan principalmente de Placodas Neurogénicas, también contribuyen a su formación células de la cresta neural, mientras que los ganglios del tronco son de origen exclusivo a partir de este último tipo de células (**Begbie et al.**, 1999), pues entre otras cosas, la competencia para responder ante señales inductoras de formación de placodas neurogénicas, es exclusiva del ectodermo cefálico (**Begbie et al.**, 1999; **Shimeld & Holland**, 2000). Las neuronas placodales se diferencian temprano y establecen conexiones antes de las que derivan de la cresta neural (**Begbie et al.**, 1999).

Las placodas sensoriales pueden tener contrapartes homólogas en cordados no vertebrados, a juzgar por la similitud morfológica, funcional y en cuanto a la expresión de algunas proteínas (**Holland & Holland**, 2001;

Sharman et al., 1999; **Shimeld & Holland**, 2000) entre, algunos órganos sensoriales de amphioxus (corpúsculo "Quatrefages": órgano olfativo) y de ascidias (cilios sensoriales organizados en cúpulas gelatinosas, parecidas a los receptores acústico-laterales de los vertebrados) y sus contrapartes en vertebrados (**Shimeld & Holland**, 2000). Entonces, más exactamente, las placodas neurogénicas (concentraciones focales de producción de neuronas a partir de engrosamientos ectodérmicos), son una de las exclusividades de los vertebrados (**Begbie et al.**, 1999; **Shimeld & Holland**, 2000), mas no las placodas sensoriales ni la capacidad de formar neuronas a partir del ectodermo.

Las placodas neurogénicas se pueden dividir en Placodas Dorsolaterales o Trigeminales (nervio trigémino o V par) y Placodas Epibranchiales: Genuculadas (N. Facial o VII par), Petrosas (N. Glossofaríngeo o IX par) y Nodosas (N. Vago o X Par), [**Begbie et al.**, 1999; **Kardong**, 1999; **Shimeld & Holland**, 2000; **Moore & Persaud**, 1999; Figura 7 y Tabla 3]. Este último subtipo de placodas neurogénicas (las epibranchiales) forman neuronas sensitivas viscerales, que innervan a los corpúsculos gustativos y a los órganos viscerales (**Baker & Bronner-Fraser**, 2000; **Baker et al.**, 1999), pues los ganglios genuculados, petrosos y nodosos se encargan de relevar información gustativa y viscerosensitiva, desde la cavidad oro-faríngea a núcleos del rombencéfalo (**Begbie & Graham**, 2001a), mientras que las Placodas Trigeminales forman neuronas sensitivas que innervan la cara y las mandíbulas (incluyendo neuronas sensitivas del lóbulo oftálmico del ganglio trigeminal). Las placodas neurogénicas dorsolaterales se desarrollan a lo largo del sistema nervioso central, mientras que las epibranchiales lo hacen justo por encima de las hendiduras branchiales (**Begbie et al.**, 1999; **Kardong**, 1999; **Shimeld & Holland**, 2000), exactamente en el margen dorsoanterior de los arcos branchiales, en contacto próximo con dos tejidos embrionarios: las crestas neurales craneales y el endodermo faríngeo. Estos dos tejidos, junto con otros, influyen en la formación de las placodas en general (**Baker & Bronner-Fraser**, 2000; **Baker et al.**, 1999), y en el desarrollo correcto de sus derivados. Según **Begbie et al.** (1999), sus resultados junto con los de otras fuentes, fortalecen la idea de que los dos subtipos de placodas neurogénicas usan modos diferentes de desarrollo, pues, mientras la fuente inductora principal para las dorsolaterales es el sistema nervioso central, para las epibranchiales lo es el endodermo faríngeo (especialmente gracias a la molécula de señalamiento Bmp7), concluyendo incluso que estas placodas no requieren la cresta neural como fuente de este tipo de señales inductoras. Aunque esto puede ser cierto para la inducción de las

placodas neurogénicas epibranchiales, es posible que no lo sea para su desarrollo, pues los resultados de **Begbie & Graham** (2001a), obtenidos en un trabajo sobre el desarrollo de la cabeza del pollo, le dan un papel protagónico a las neuroglias derivadas de la cresta neural rombencefálica, como guías para la migración interna de las neuronas producidas por este subtipo de placodas, para que estas células lleguen a los destinos donde van a formar los ganglios genuculados, nodosos y petrosos. Los resultados de estos autores (**Begbie & Graham**, 2001a) muestran entonces como se establece una integración de desarrollo entre las placodas epibranchiales y el rombencéfalo, en un principio general que, según ellos, es particularmente notorio en el desarrollo de la cabeza, pues este proceso involucra la integración de un número disímil de tipos celulares embrionarios.

Además de estas diferencias, las placodas dorsolaterales expresan el factor de transcripción Pax3, mientras las epibranchiales expresan Pax2 (**Baker & Bronner-Fraser**, 2000; **Baker et al.**, 1999). En cuanto al proceso de inducción de las placodas neurogénicas, los resultados de **Baker & Bronner-Fraser** (2000) sugieren que éste no se da en dos pasos (inducción de neuronas genéricas, seguido de una especificación más fina) sino que más bien sucede en un solo paso, en el cual el establecimiento del subtipo de identidad neuronal está acoplado a la diferenciación neuronal.

En cuanto a las proteínas expresadas por las placodas sensoriales, y según la revisión de **Baker et al.** (1999), las placodas ópticas y olfativas expresan Pax6, mientras que la ótica muestra Nk5-1 y Pax2; y Msx2 y Dlx3 en las placodas de la línea lateral. Según los mismos autores, el creciente conocimiento de los marcadores placodales, va a permitir un conocimiento mejor de sus mecanismos inductores y su desarrollo.

El oído interno está formado principalmente por la placoda ótica o auditiva, la cual se forma como un engrosamiento del ectodermo superficial a cada lado del mielencéfalo (**Moore & Persaud**, 1999) y se profundiza como una unidad para formar, primero la fovea ótica y por fusión de los bordes de esta invaginación, la vesícula ótica (otocisto: primordio del laberinto), de la cual derivan: las células pilosas (receptores), las neuronas de los ganglios óticos y el aparato vestibular en general (**Kardong**, 1999; **Moore & Persaud**, 1999; **Sadler**, 2001), el cual es un órgano del equilibrio derivado filogenéticamente del sistema de la línea lateral de los peces. Relacionado con este punto, es importante la revisión de **Streit** (2001) sobre la evolución e inducción de la placoda ótica; este autor reúne evidencia que muestra que la

inducción de la placoda ótica es un proceso complejo de varios pasos, que involucra la interacción de diferentes tejidos circundantes; además, entre otros aspectos, llama la atención sobre la duda que existe en torno al origen del oído interno, pues no está claro si éste, al igual que el sistema vestibular, se originó a partir del sistema de línea lateral, o si evolucionó de forma independiente. Sin embargo, dado que ambos, el oído interno y el aparato vestibular, son derivados de la placoda ótica, y que el sistema de línea lateral es más antiguo que el oído, es probable que este último se haya originado filogenéticamente a partir de este sistema, máxime si como ya se sustentó, hay evidencia de que al menos todas las placodas sensoriales derivan de un mismo engrosamiento, lo cual podría estar apuntando al hecho, de que como

derivados de esta “Placoda Sensorial Ancestral”, los sistemas acústico-laterales, en general, podrían originarse de un engrosamiento común; aunque se requieren datos de nuevas investigaciones, para confirmar o descartar esta posibilidad, la misma se esquematiza en la figura 3, donde se da continuidad a la placoda ótica y los engrosamientos, o placoda(s) que estarían originando el sistema de línea lateral.

Las Placodas Olfativas pares se forman en el extremo de la cabeza, dentro del estomodeo, invaginándose dorsalmente junto al tubo neural. Las paredes laterales de estas invaginaciones forman el epitelio respiratorio que tapiza los conductos nasales (por lo menos en amniotos) y la zona central de estas placodas forma en-

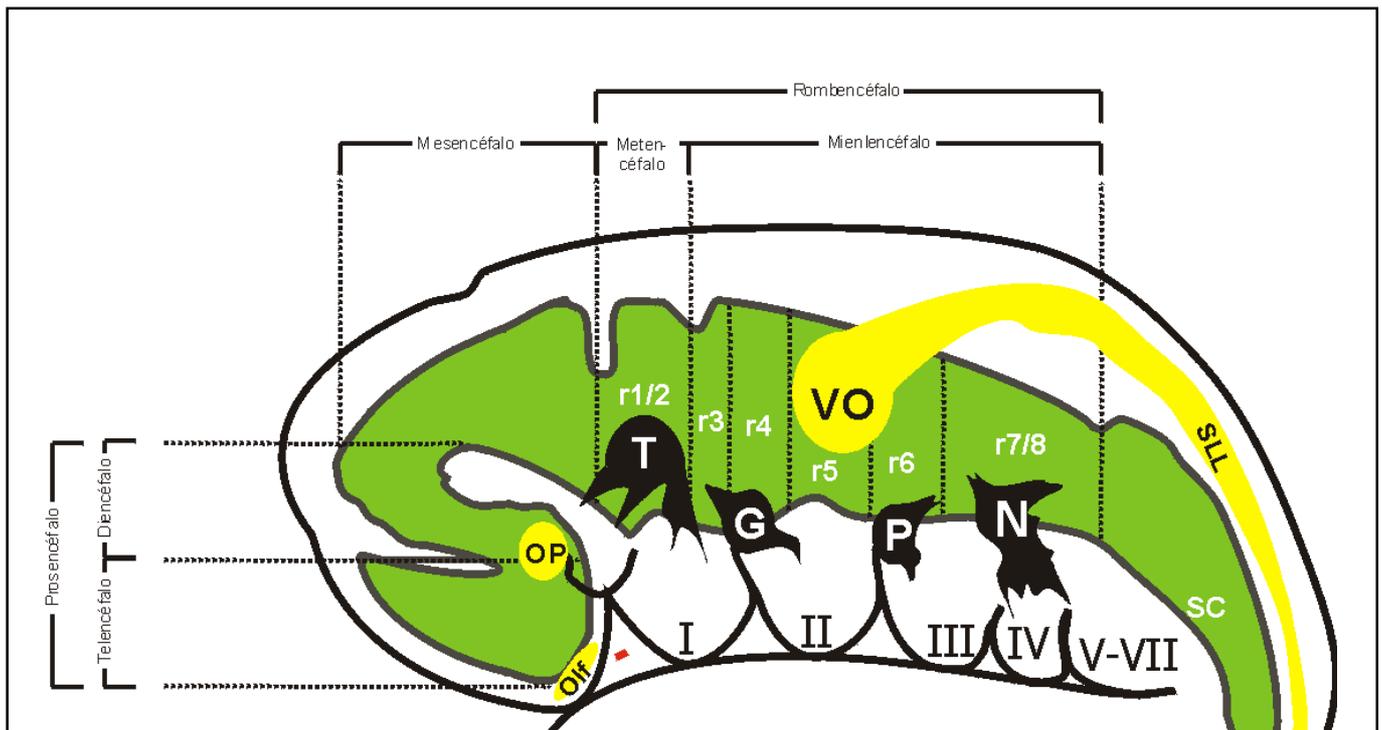


Figura 3. Representación esquemática de las placodas sensoriales (amarillo: Óptica [OP], Vesícula Ótica [VO], Olfativa [Olf]) y neurogénicas (negro), últimas que a su vez se dividen en placodas dorsolaterales o trigeminales (T), y epibranchiales (Genuculada [G], Petrosea [P] y Nodosa [N]). Para más detalles de esta clasificación y derivados placodales, ver la Tabla 2. Aunque como ya se dijo, la relación entre los límites de los rombómeros y las divisiones del tubo neural en formación son difusas (ver Figura 2), éste se ha esquematizado en verde, para ver su relación con la posición de las placodas, sin que esto quiera decir que estas últimas están en contacto directo con dicho tubo, pues las mismas son engrosamientos ectodérmicos. Esta representación, también pone de relieve las importantes relaciones de desarrollo entre las placodas y crestas neurales, pues juntas forman el sistema nervioso periférico cefálico, y además, las neuroglías derivadas de las crestas, se constituyen en importantes guías para la migración de las neuronas placodales que van a contribuir a la formación de los ganglios y nervios sensoriales cefálicos. Otro aspecto importante de este esquema es el hecho de que se le ha dado continuidad a la placoda ótica (que forma la vesícula ótica) y los primordios del sistema de línea lateral (SLL), pues aunque es una hipótesis controversial, es posible que todos los receptores acústico-laterales sean derivados de una misma placoda ancestral. Cada arco se ha denotado con un número romano y la cantidad total de los mismos es variable (V-VII aprox.): 5 amniotos, y típicamente 7 en peces. Según datos y revisiones de Begbie *et al.* (1999); Begbie & Graham (2001a); Begbie & Graham (2001b); Kardong (1999); Moore & Persaud (1999); Sadler (2001); Streit (2001).

tonces el epitelio olfativo, del cual se diferencian las células quimio-sensitivas, cuyos axones alcanzan al encéfalo. Entre las placodas olfativas, y probablemente mostrando un origen filogenético común, se desarrolla la Placoda Adeno-hipofisiaria impar, evaginación del ectodermo que forma la Bolsa de Rathke, que a su vez forma la adenohipofisis de la pituitaria (**Baker et al.**, 1999; **Kardong**, 1999).

Las placodas ópticas, también llamadas Placodas del Cristalino (**Sadler**, 2001; **Moore & Persaud**, 1999) o de Lente (**Baker et al.**, 1999), son engrosamientos del neuroectodermo lateral que se forman con el estímulo de las vesículas ópticas primarias (**Kardong**, 1999; **Moore & Persaud**, 1999), las cuales a su vez son salientes del diencéfalo. La compleja interacción entre el mesénquima circundante, las vesículas ópticas primarias y las placodas ópticas, dan origen a las diferentes partes del ojo, siendo el cristalino la principal contribución de estas placodas. Dentro del grupo de placodas sensoriales, las ópticas son las únicas que no se diferencian en nervios sensoriales conformados por neuronas bipolares (**Butler**, 2000; **Kardong**, 1999), pues como se podrá concluir, los nervios ópticos, retina y receptores son derivados del neuroectodermo prosencefálico y no de engrosamientos ectodérmicos (placodas).

Arcos Branquiales

En los protocordados y cordados no vertebrados, existe una cesta branquial, originada del mesodermo, y constituida por tejido conectivo fibroso sin articulaciones, cartílago, hueso, músculo ni arcos aórticos. Esta cesta se constituye en el antecesor filogenético del sistema branquial de los vertebrados (**Kardong**, 1999). El aparato branquial se complica aún más en los vertebrados gnatostomados, por la presencia, entre otras características, de articulaciones entre los elementos del esqueleto branquial, lo cual no sucede en los vertebrados agnatos (**Kimmel et al.**, 2001). Esta complejización del sistema branquial, puede explicarse en parte por la formación y/o consolidación de las crestas neurales en los vertebrados y su complicación subsiguiente en los gnatostomados. Las crestas neurales migran desde el tubo neural hasta las paredes faríngeas respectivas, para introducirse entre las hendiduras faríngeas y contribuir al desarrollo de los arcos branquiales. Externamente, los arcos branquiales se ven separados entre sí, por las hendiduras branquiales, mientras que internamente, esta separación la hacen las bolsas faríngeas, que son evaginaciones del intestino faríngeo (**Graham**, 2001; **Piotrowski & Nusslein-Volhard**, 2000; **Sadler**, 2001; Figura 5). En los peces

estos arcos sostienen a las branquias respiratorias y de ahí su tradicional nombre de arcos branquiales. Pero en los amniotos, las bolsas faríngeas nunca llegan a establecer comunicación con las hendiduras branquiales (excepto la primera que forma el conducto auditivo), y no se desarrolla un aparato branquial funcional, por lo que muchos autores (**Graham**, 2001; **Moore & Persaud**, 1999; **Sadler**, 2001), prefieren el nombre de arcos faríngeos, al hablar de amniotos. Dada la naturaleza evolutiva de esta revisión, se denominarán a estos arcos, teniendo en cuenta el término tradicional y filogenético, como arcos branquiales.

Inicialmente, entre el ectodermo y el endodermo branquial existe tejido mesodérmico mesenquimal, el cual después se ve invadido por células de cresta neural, que también adquieren tal configuración histológica (**Moore & Persaud**, 1999; **Sadler**, 2001), constituyéndose estas últimas células en el mayor componente de mesénquima, en los arcos. Según **Couly**, et al. (1993), **Graham** (2001), **Moore & Persaud** (1999), **Piotrowski & Nusslein-Volhard** (2000), **Trainor** et al. (1994) y **Sadler** (2001) en la constitución de un arco, se tienen contribuciones (y derivados en la región de la cara y cuello): endodérmicas (pared faríngea, papilas gustativas y glándulas tiroideas y paratiroides), mesodérmicas (músculos y endotelio vascular), crestas neurales (huesos, cartílagos y tejido conectivo) y ectodérmicas (epidermis y neuronas sensitivas de los ganglios epibranquiales). De esta forma, un arco típico entonces está constituido por un arco aórtico, un componente muscular, un nervio y un bastón cartilaginoso (Tabla 3). Este último componente se constituye en el esqueleto de cada arco, y en conjunto forman el llamado esqueleto branquial. Cada bastón de estos está constituido por una serie de hasta cinco elementos articulados, los cuales son, en orden dorso-ventral: faringobranquial, epibranquial, ceratobranquial, hipobranquial y basibranquial (**Kardong**, 1999; Figura 4). Los arcos se numeran entonces en orden cefalo-caudal, siendo el primer arco, en los gnatostomados, el mandibular, el segundo el hiomandibular, y los subsiguientes, son los arcos branquiales como tal (cinco en peces teleosteos, tres en los amniotos; **Graham**, 2001). Estos 3 grupos de arcos (mandibular, hioideo y arcos branquiales como tal) está en relación con tres corrientes de crestas neurales: trigeminal o preótica, hioidea y posóticas o circunfaríngeas (**Graham**, 2001; Figura 2). La primera corriente, que coloniza al primer arco, se origina de la parte caudal del mesencéfalo y de la parte cefálica del rombencéfalo (r 1/2); la corriente hioidea se origina principalmente del r4; y la tercera población de células de cresta, migran principalmente de los r6 y 7, hacia los arcos branquiales caudales.

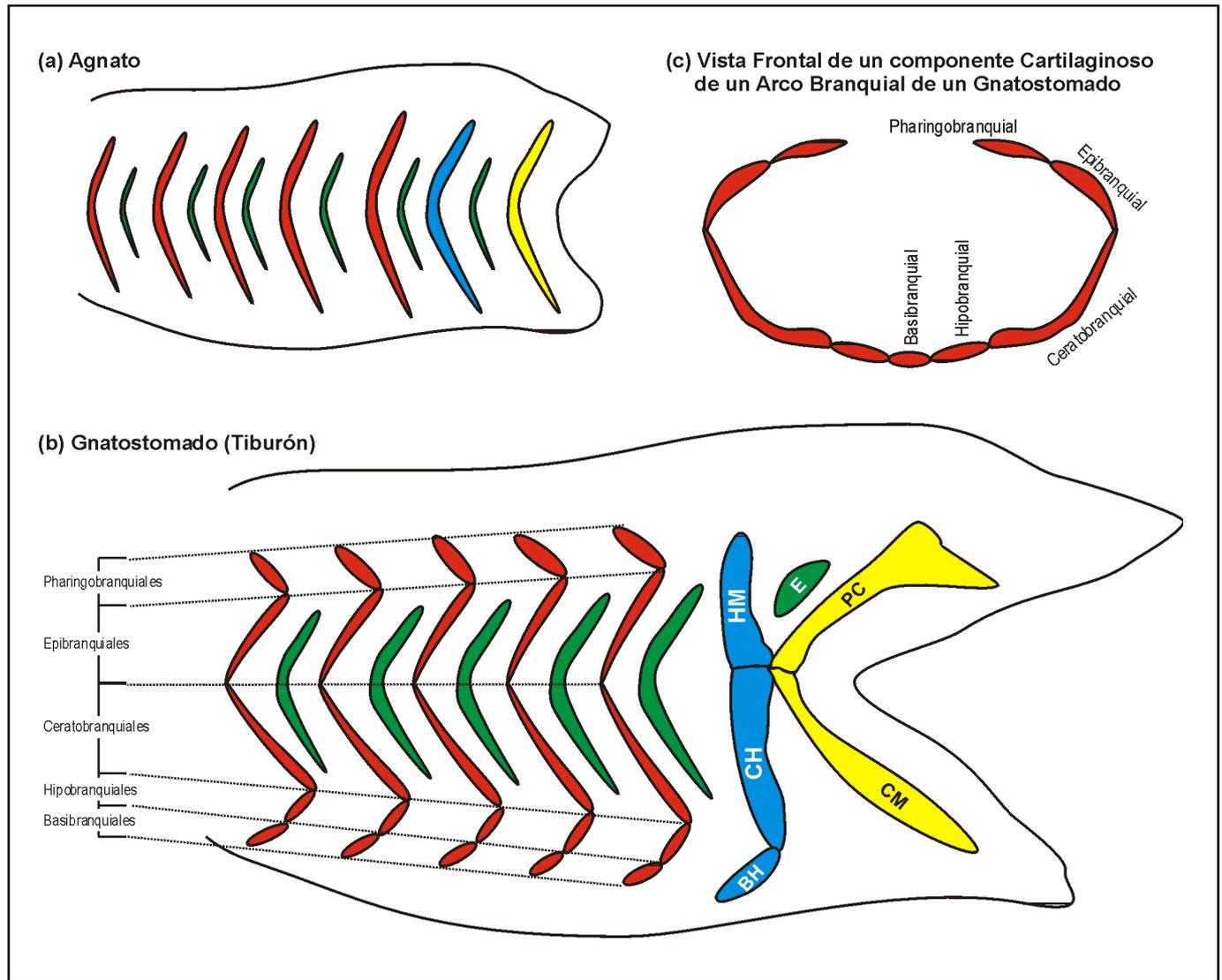


Figura 4. Esquema del esqueleto branquial. En amarillo el I arco o a. mandibular en gnatostomados (b) o dominio mandibular en agnatos (a)? En azul el II arco o a. hioideo en gnatostomados o dominio hioideo en agnatos? En rojo los arcos mandibulares caudales; en verde las hendiduras branquiales, de las cuales la primera se conserva en los elasmobranquios (tiburón) como espiráculo. Basihial (BH); Ceratohial (CH); Cartílago de Meckel (CM); Hiomandibular (HM); Palato Cuadrado (PC). La correspondencia en colores denota, de forma muy general, resumida e hipotética, como se pudo dar la evolución de las mandíbulas (hipótesis serial) a partir de algún agnato extinto del cual haya descendido el primer gnatostomado (animales extintos no representados en estos esquemas). Existen evidencias morfológicas y moleculares que apoyan esta hipótesis (ver texto). Nótese cómo en (b) cada bastón cartilaginoso se ha esquematizado en un solo elemento, para resaltar el hecho de que en los agnatos, el cesto branquial no está compuesto por elementos articulados como en los gnatostomados. En (c) se ve, desde un punto de vista frontal o caudal, cómo se disponen los elementos cartilagosos de cada arco, en los gnatostomados.

La segmentación de varias partes del sistema cefálico y faríngeo, como ya se dijo, debe entonces proceder de una forma coordinada, para lo cual se le ha dado preponderancia a las crestas neurales. Pero no por esto se debe olvidar que la segmentación de los arcos branquiales es muy importante también, máxime, cuando este proceso apareció evolutivamente primero que el de las crestas

neurales (Graham, 2001), pues un aparato branquial segmentario es una característica básica de los cordados. Si el rombencéfalo, y por lo tanto las células de cresta se segmenten correctamente, pero el endodermo (bolsas faríngeas) no lo hace, los derivados de los arcos no se desarrollarán correctamente, como lo evaluaron Piotrowski & Nusslein-Volhard (2000), en una mutación

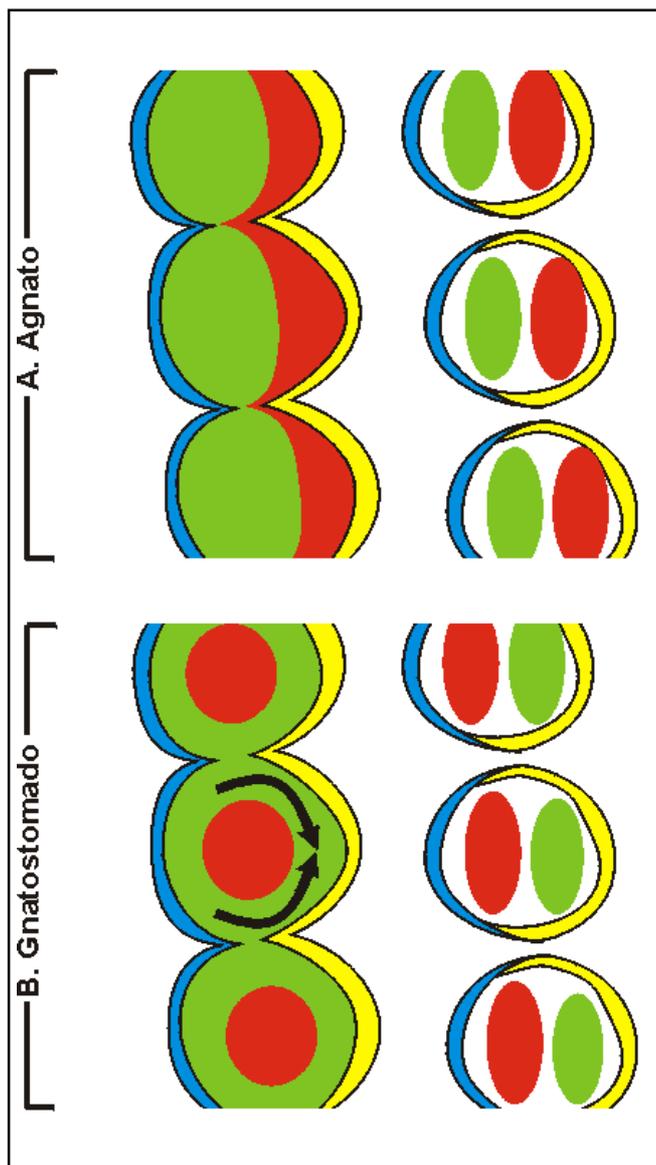


Figura 5. Comparación entre el desarrollo branquiométrico de un agnato (Lamprea: A) y de un gnatostomado (Zebrafish: B), en el marco de la hipótesis "Outside-In" de Kimmel et al. (2001). Por medio de movimientos morfogénéticos adicionales por parte de las crestas neurales posmigratorias, esta hipótesis además de explicar el hecho de que el bastón cartilaginoso de los agnatos está en disposición lateral dentro de su arco respectivo, mientras que en los gnatostomados lo está en disposición medial, también ayuda a explicar los complejos eventos histo-embriológicos y evolutivos que sucedieron en la derivación de la mandíbula y aparato hioideo a partir de los dominios homólogos de los agnatos. Se muestra la posición relativa, movimientos y algunos derivados del ectodermo (Azul), mesodermo (Rojo), endodermo (Amarillo) y crestas neurales (Verde). Todos los esquemas representan 3 arcos izquierdos (lado externo hacia la izquierda) en corte transversal (secciones coronales con respecto al animal). Modificado de Kimmel et al. (2001).

llamada vgr del pez *Danio rerio*, en la cual los rombómeros y por lo tanto las crestas neurales, no tienen problemas de segmentación, pero sí los tiene el endodermo branquial. De hecho, según Veitch et al. (1999), los arcos branquiales se pueden formar, regionalizar y adquirir cierto sentido de identidad, aun en la ausencia de crestas neurales. (Abundantes evidencias sobre el importante papel de la segmentación y señales provenientes de estructuras diferentes a las crestas neurales, durante el desarrollo cefálico y cervical, se dieron en la sección de Crestas Neurales).

Quizás el derivado más nombrado, y a la vez controversial, de los arcos branquiales, ha sido la mandíbula, innovación de los gnatostomados, con respecto a los agnatos. Uno de los puntos controversiales, explicados por Kardong (1999), trata sobre qué estructuras derivan exactamente de cuántos y cuáles arcos branquiales. Uno de los puntos de vista más acogidos y simples, es la teoría seriada, en la cual el primer arco produce la mandíbula, el segundo el aparato hioideo, y así sucesivamente. Sin embargo, dado que para estudiar la evolución de las mandíbulas, sólo se cuenta con un grupo relictual de vertebrados agnatos, las lampreas (Kimmel et al., 2001), no se puede decir categóricamente que la mandíbula sea el derivado del primer arco branquial, pues lo puede ser del 2do, o 3ro, etc., arco branquial del agnato ancestro de los gnatostomados, caso en el cual las lampreas modernas representarían un agnato derivado en el cual se hayan perdido alguno o varios de los primeros arcos branquiales. Para complicar un poco más esta controversia, Jarvik (1980) citado por Kardong (1999), propuso la teoría compuesta, según la cual, y en términos generales, la mandíbula y el hioideo derivan de un patrón complejo de fusiones y pérdidas de los diferentes elementos branquiales de un ancestro que, según él (Jarvik, 1980), tenía 10 arcos branquiales; esta teoría compuesta reconoce que las estructuras subsiguientes al hioideo tienen un patrón de derivación serial (1 arco, un derivado).

Otro punto controversial, que resaltan Kimmel et al. (2001), son las dudas existentes en cuanto a homología entre los branquiómeros de los agnatos y gnatostomados, por sus diferencias topológicas (concepto básico para probar las homologías evolutivas); más exactamente por el hecho de que en las lampreas, los soportes cartilagosos branquiales están dispuestos lateralmente a las branquias, mientras que en los gnatostomados, lo están medialmente. Sin embargo estos autores (Kimmel et al., 2001), defienden tal homología, demostrando que la diferencia topológica entre los elementos cartilagosos branquiales mencionados, se debe a movimientos morfogénéticos adicionales, en los gnatostomados, los cuales ponen en con-

tacto más íntimo y complejo a componentes branquiales en desarrollo como células posmigratorias de cresta neural, mesodermo cefálico, y epitelios tanto endo como mesodérmicos, en una hipótesis que este grupo ha llamado “lo de afuera hacia adentro o Outside-in” (Figura 5). En síntesis, esta hipótesis pone de relieve el hecho de que las crestas neurales van migrando en un patrón que inicialmente las localiza en la parte lateral de un determinado arco, y que posteriormente, y como característica exclusiva de los gnatostomados, las células de cresta neural se ubican en la porción medial de los arcos, y así desarrollan cartílagos en la disposición topológica típica de los vertebrados mandibulados. Esta hipótesis, además de explicar estas diferencias topológicas, también pueden ayudar a explicar la mayor complejidad del aparato branquial en los gnatostomados, lo cual incluye características como la presencia de las articulaciones entre los elementos del esqueleto branquial e incluso da luces sobre los eventos histo-embriológicos y filogenéticos complejos que acontecen y sucedieron durante la derivación de la mandíbula a partir del 1er. arco branquial.

Con respecto a todos estos puntos controvertidos y teniendo en cuenta que en la ciencia hay más probabilidad de que las explicaciones simples se acerquen más a la

realidad, y que en literatura reciente, no se encontraron alusiones a la pérdida de hipotéticos primeros arcos branquiales durante el desarrollo de las lampreas, ni de ningún otro cordado, el autor de esta revisión se inclina más por un origen semiserial de las mandíbulas y hueso hiodes, advirtiendo que este punto de vista debe ser tomado cautelosamente, pues por un lado, y como ya se dijo, solo se cuenta con un grupo (probablemente artificial) de agnatos, para probar este tipo de hipótesis desarrollo-evolutivas, y por otro lado (ver Tabla 3), en la formación de las estructuras branquiales, no se ve un patrón limpio, de un arco = 1 estructura, sino que éstas en sus estadios adultos, y especialmente el hueso hiodes, reciben contribuciones de más de un arco. Siendo congruente con estas conclusiones simples pero cautelosas, la mayor parte de la literatura también deja la impresión (especialmente **Kimmel et al.**, 2001) de una patente homología serial entre los branquiómeros de un individuo determinado y una homología evolutiva entre las mismas estructuras de los gnatostomados y agnatos, lo cual también incluye a los cordados no vertebrados, como poseedores de un cesto branquial (principalmente usado en la alimentación por filtración), que muy posiblemente fue el antecesor del aparato branquial de los vertebrados. Para reforzar, el hecho de que el 1er. arco branquial forma la

Tabla 3. Algunos derivados de los arcos branquiales en mamíferos. Según datos de Kardong (1999); Moore & Persaud (1999); Sadler (2001).

Arco	Par Craneal	Bolsa Faríngea	Músculos	Elemento Cartilaginoso Branquial → Derivado
I. Mandibular	Trigémico (V)	Trompa Faringotimpanica → Trompa de Eustaquio	<ul style="list-style-type: none"> Músculos de la Masticación (Temporal, Masetero, Pterigoideos Interno y Externo) Milohioideo Digástrico (V. ant.) Tensor del Tímpano Tensor del Velo del Paladar 	<ul style="list-style-type: none"> Palatoc cuadrado → Cartílago del cuadrado Cartílago de Meckel → C. Meckel (Remanente), Ligamento Esfenomandibular, Ligamento Anterior del Martillo, Martillo, Yunque, Alisfenoides.
II. Hiodeo	Facial (VII)	Amígdala Palatina	<ul style="list-style-type: none"> Músculos de la expresión facial (Buccinador, Auricular, Frontal, Cutáneo del Cuello, Orbiculares de los Labios y de los Párpados) Músculo del Estribo Estilohioideo Digástrico (V. Post) 	<ul style="list-style-type: none"> Hiomandibular → Estribo, Proceso Estiloideo Ligamento Estilohioideo Ceratohial → Cuerno Menor del hueso hiodes Basihial → Porción craneal del cuerpo del hueso hiodes
III.	Glosofaríngeo (IX)	<ul style="list-style-type: none"> Glándula Paratiroides Inferior. Timo 	<ul style="list-style-type: none"> Estilofaríngeo Probablemente constrictores superiores de la faringe 	Cuerno mayor y porción caudal del cuerpo del hiodes
IV al VI	Vago (X)	<ul style="list-style-type: none"> Glándula Paratiroides Superior Cuerpo Ultimobranquial (V bolsa) 	<ul style="list-style-type: none"> Cricotiroideo Elevador del Velo del Paladar Constrictores de la Faringe Músculos Intrínsecos de la Laringe. Músculos Estridados del Esófago 	Cartílagos laríngeos (tiroides, cricoides, aritenoides, corniculados y cuneiforme).

mandíbula, **Kimmel et al.** (2001) cita varios registros donde se resalta una lista creciente de características compartidas (incluyendo genes como *Otx*, *Pax*) entre los dominios mandibulares e hiodeos de los gnatostomados, y regiones similares del aparato branquial de las lampreas, lo cual denota el hecho de que estos agnatos pueden estar presentando un dominio mandibular. Esto se complementa con la presencia en estos animales (los agnatos) de una estructura derivada, el velo, que ayuda a la ventilación y alimentación, y está sostenida por muco-cartílago (con histología diferente al del resto de los arcos branquiales) dispuesto en barras mediales y laterales; este hecho podría ser visto como un apoyo a la teoría “afuera hacia adentro” de **Kimmel et al.** (2001), pues muy posiblemente estas barras cartilaginosas sean derivados de crestas neurales, que muestran algún bosquejo de patrón migracional (sin llegar a presentar completamente el complejo patrón migracional de los gnatostomados), todo lo cual, entre otros datos, se puede considerar como una “exaptación” para la evolución de las mandíbulas (**Kimmel et al.**, 2001), a partir de los agnatos que dieron origen a los gnatostomados.

Consideraciones finales

A partir de esta revisión se pueden sacar varias conclusiones generales pero valiosas con respecto a principios evolutivos, como por ejemplo el hecho de que la selección natural actúa basándose en material preexistente (**Langille & Hall**, 1989; **Wolpert**, 2000, entre otros), y que la producción de estructuras totalmente nuevas, rara vez sucede. Con respecto a esto, es importante explicar el término “exaptación” (**Gould & Vrba**, 1982), el cual se está utilizando últimamente para reemplazar el de “preadaptación”, para referirse al hecho de que una estructura o comportamiento tiene la forma y función necesaria antes de que aparezca su papel biológico (**Kardong**, 1999); este cambio terminológico se está dando para eliminar la idea de que la evolución va hacia algún camino o destino planeado. Sólo se puede decir que una estructura o comportamiento es una exaptación cuando se mira hacia atrás en el tiempo, pero no se puede decir que una estructura con un papel biológico determinado, en el presente, se constituye en preadaptación para cumplir algún otro en el futuro, pues como ya se dijo, la evolución no obedece a ningún plan. Con respecto a lo que se ha revisado aquí, se pueden destacar varios casos de exaptación: la capacidad de formar neuronas a partir del ectodermo como condición para el desarrollo posterior de placodas y crestas neurales; la complejización del primer arco branquial de los agnatos dentro de un dominio mandibular como exaptación para la evolución de las mandíbulas.

Otro concepto importante es el de la homología, el cual se refiere al hecho de que dos estructuras comparten esta propiedad entre sí, ya sea que estén ubicadas en el mismo organismo (homología serial) o en especies diferentes, cuando se pueden rastrear hasta un origen embriológico-filogenético común. Relacionado con esto es muy importante que haya una relación topológica congruente entre las estructuras a comparar, pues como ya se dijo, la evolución rara vez desarrolla caracteres de cero, por lo cual, al comparar una estructura derivada con otra ancestral, la conservación de la topología, además de la embriología comparada, es importante para el establecimiento de homologías. Con respecto a esto, se puede citar el ejemplo, de la homología dudosa entre los branquiómeros de los agnatos y gnatostomados, lo cual, como ya fue explicado, fue resuelto por **Kimmel et al.** (2001) al demostrar que la diferencia en la disposición de los elementos cartilaginosos del aparato branquial, entre estos 2 grupos de animales, no significaba que las relaciones topológicas entre ellos se habían perdido, sino que las diferencias se debían a la complejización de los movimientos morfogenéticos, durante el desarrollo del aparato branquial de los gnatostomados, con respecto a los agnatos. Éste, y otros ejemplos citados durante esta revisión, demuestran que hace falta mucha investigación morfológica detallada (y no necesariamente molecular), y que no se deben guiar las personas que se enfrentan a estos temas, sólo por la apariencia de las estructuras en las formas adultas de las especies a estudiar, sino que éstas se deben poner en una perspectiva embriológico-filogenética.

Se utiliza el término embriológico-filogenético para tocar otro punto controversial en la morfología evolutiva, y ésta es la ley biogenética de Hackel (discutida ampliamente por **Kardong**, 1999). Esta ley, llevada al extremo, dice que el desarrollo ontogénico de especies “superiores” recapitula su desarrollo filogenético. Se pone el término superiores entre comillas para realzar el hecho de que cuando Hackel, en el siglo XIX, lanzó su ley filogenética todavía reinaba, en parte del mundo científico, la antiquísima idea (más de 2.000 años) de que el mundo viviente se podía organizar en una escala de seres inferiores a superiores, dentro de los cuales, lógicamente el ser humano ocupaba el escaño más alto. Esta idea fue tomada en una de las primeras teorías de la evolución, la de Lamarck, ya que este científico postulaba que las especies iban evolucionando de especies inferiores a superiores, por un imperante interno que las impulsaba a “mejorar”, dentro de lo que se conoce como la teoría de evolución por medio de la herencia de caracteres adquiridos. La teoría, que, con algunos desarrollos posteriores se acepta hoy en día, es la de la evolución por medio de la selección

natural, idea a la cual llegarán casi simultánea e independientemente, Alfred R. Wallace y Charles Darwin, y que este último publicó en su libro "El Origen de las Especies" en 1859. Dentro de esta teoría, y como ya se dijo antes, no se admite que la evolución sigue algún plan o imperativo interno por mejorar, pues este proceso responde al azar. Con este marco queda claro entonces que se debe ser muy cuidadoso a la hora de entender conceptos como la exaptación, por un lado, y con leyes como la de Haeckel. Con respecto a este último punto, conviene tener una posición menos extremista, y aceptar que el desarrollo embriológico de especies derivadas, puede contener procesos y características parecidas a los de especies menos derivadas, sin olvidar la ubicación de los organismos a comparar, en los árboles filogenéticos. Haciendo estas salvedades, se puede reconocer entonces el valor de la embriología comparada en la resolución de problemas filogenéticos, como herramienta importantísima dentro de la morfología comparada, con respecto a lo cual cabe destacar, por ejemplo, el hecho de que según **Langille & Hall** (1989) las secuencias evolutivas pueden ser deducidas por el análisis de secuencias de desarrollo fundamentales, principio dentro del cual, y con respecto a las estructuras revisadas aquí, estos autores proponen que durante el origen y desarrollo de los vertebrados se producen las siguientes secuencias de desarrollo (y por ende evolutivas) fundamentales: el cordamesodermo se diferencia y induce la formación del tubo neural, el cual a su vez se diferencia (cefalización) en una porción anterior (prosen-, mesen- y roben-céfalo) y posterior (médula espinal); la cefalización progresa por medio del desarrollo de las crestas neurales y placodas, derivados del ectodermo adyacente al tubo neural.

Otra conclusión que se puede sacar de esta revisión es que cada vez está quedando más claro que las crestas neurales no son el único factor determinante en el desarrollo craneo-facial de los vertebrados, y en este sentido hace falta más investigación en las otras estructuras embriológicas de la cabeza y cuello, y especialmente en cuanto a las placodas. Aunque son muy valiosos los datos moleculares nuevos que constantemente se están publicando, hace falta, por un lado, complementarlos con más información morfológica, embriológica, ecológica y evolutiva, pues sólo con una visión multidisciplinaria, se llegará a entender mejor todos estos procesos complejos, y por el otro lado, es notoria, ante la abundancia de información molecular especialmente, la falta de revisiones que pongan en perspectiva y contexto los adelantos que se están dando constantemente, y que se acerque esta información a los que no son expertos en estos temas.

Agradecimientos

Estoy especialmente agradecido con el Dr. Charles B. Kimmel de la Universidad de Oregon, EUA, por los comentarios ilustrativos y constructivos hechos a las figuras de esta revisión y por el valioso material bibliográfico proporcionado. Otros autores que proporcionaron material bibliográfico son: Dr. Anthony Graham del King's College London, UK y el Dr. Glenn Northcutt de la Universidad of California, San Diego, La Jolla, California, USA. También estoy agradecido por los comentarios y supervisión hecha durante el desarrollo de esta revisión, por parte de mis profesores del Departamento de Morfología de la Universidad del Valle, Cali-Colombia, en particular a los Drs. Santiago Cruz, Martha Isabel Escobar, Carolina Isaza, C. Elizabeth Peña, Hernán J. Pimienta y Liliana Salazar. Adicionalmente, las correcciones hechas por 2 evaluadores anónimos, por parte de la revista de ACCEFYN, mejoraron sensiblemente este manuscrito.

Bibliografía

- Ahlbert P.E.** 1997. Evolutionary Biology: How to Keep a Head in Order. *Nature*, **385** (6616): 489-490.
- Ahlgren S.C. & M. Bronner-Frasser.** 1999. Inhibition of Sonic Hedgehog Signalling in Vivo Results in Craniofacial Neural Crest Cell Death. *Curr Biol* **9**(22): 1304-1314.
- Baker C.V.H. & Bronner-Fraser M.** 2000. Establishing Neuronal Identity in Vertebrate Neurogenic Placodes. *Development* **127**: 3045-3056.
- Baker C.V.H., Stark M.R., Marcelle C. & M. Bronner-Fraser.** 1999. Competence, Specification and Induction of Pax-3 in the Trigeminal Placode. *Development* **126**: 147-156.
- Begbie J. & A. Graham.** 2001b. The Ectodermal Placodes: A Dysfunctional Family. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 2001 Oct 29; **356** (1414): 1655-1660.
- Begbie J., Brunet J.F., Rubenstein J.L.R & A. Graham.** 1999. Induction of the Epibranchial Placodes. *Development* **126**: 895-902.
- Bronner-Fraser M.** 1993. Segregation of Cell Lineage in the Neural Crest. *Curr Opin Genet Dev* **3**(4): 641-647.
- Bronner-Fraser M.** 1995. Patterning of the Vertebrate Neural Crest. *Perspect Dev Neurobiol* **3**(1): 53-62.
- Butler A.B.** 2000. Sensory System Evolution at the Origin of Craniates. *Philos Trans R Soc Londo B Biol Sci* **355** (1401): 1309-1313.
- Couly G. & N.M. Le Douarin.** 1990. Head Morphogenesis in Embryonic Avian Chimeras: Evidence for a Segmental Pattern in the Ectoderm Corresponding to Neuromeres. *Development* **108**(4): 543-558.
- Couly G. Grapin-Botton a., Coltey P., Ruhin B. & N.M. Le Douarin.** 1998. Determination of the Identity of the Derivates of the Cephalic Neural Crest: Incompatibility Between Hox Gene

- Expression and Lower Jaw Development. *Development* **125**(17): 3445-3459.
- Donoghue P.C., Forey P.L. & R.J. Aldridge.** 2000. Conodont Affinity and Chordate Phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* **75**(2): 191-251.
- Dupe V., Ghyselinck N.B., Wending O., Chambon P. & M. Mark.** 1999. Key Roles of Retinoic Acid Receptors Alpha and Beta in the Patterning of the Caudal Hindbrain, Pharyngeal Arches and Otocyst in the Mouse. *Development* **126**(22): 5051-5059.
- Eickholt B.J., Mackenzie S.L., Graham A., Walsh F.S. & P. Doherty.** 1999. Evidence for Collapsin-1 Functioning in the Control of the Neural Crest Migration in Both Trunk and Hindbrain Regions. *Development* **126**(10): 2181-2189.
- Erickson C.A. & M.V. Reedy.** 1998. Neural Crest Development: The Interplay Between Morphogenesis and Cell Differentiation. *Curr Top Dev Biol* **40**: 177-209.
- Farlie P.G., Kerr R., Thomas P., Symes T., Minichiello J., Hearn C.J. & D. Newgreen.** 1999. A Paraxial Exclusion Zone Creates Patterned Cranial Neural Crest Cell Outgrowth Adjacent to Rhombomeres 3 and 5. *Dev Biol* **213**(1): 70-84.
- Gavalas A. & R. Krumlauf.** 2000. Retinoid Signalling and Hindbrain Patterning. *Curr Opin Genet Dev* **10**(4): 380-386.
- Gavalas A., Studer M., Lumsden A., Rijli F.M., Krumlauf F. & P. Chambon.** 1998. Hoxa1 and Hoxb1 Sinergize in Patterning the Hindbrain, Cranial Nerves and Second Pharyngeal Arch. *Development* **125**(6): 1123-1136.
- Garg V., Yamagishi C., Hu T., Kathiriya I.S., Yamagishi H. & Srivastava D.** 2001. Tbx1, a DiGeorge Syndrome Candidate Gene, is Regulated by Sonic Hedgehog During Pharyngeal Arch Development. *Dev Biol* **235**(1): 62-73.
- Golding J.P., Trainor P., Krumlauf R. & M. Grassmann.** 2000. Defects in Pathfinding by Cranial Neural Crest Cells in Mice Lacking the Neuregulin Receptor ErbB4. *Nat Cell Biol* **2**(2):103-109.
- Gould S.J. & E.S. Vrba.** 1982. Exaptation: A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology* **8**: 4-15.
- Graham A.** 2001. The Development and Evolution of the Pharyngeal Arches. *J Anat* **199**: 133-141.
- Graham A. & J. Begbie.** 2000. Neurogenic Placodes: A Common Front. *Trends Neurosci* **23**(7): 313-316.
- Graham A. & A. Lumsden.** 1996. Patterning the Cranial Neural Crest. *Biochem Soc Symp* **62**: 77-83.
- Graham A., Koentges G. & A. Lumsden.** 1996. Neural Crest Apoptosis and the Establishment of Craniofacial Pattern: An Honorable Death. *Mol Cell Neurosci* **8**(2-3): 76-83.
- Grammatopoulos G.A., Bell E., Toole L., Lumsden A. & A.S. Tucker.** 2000. Homeotic Transformation of Branchial Arch Identity After Hoxa2 Overexpression. *Development* **127**(24):5355-5365.
- Holland L.Z. & N.D. Holland.** 1996. Expression of AmphiHox-1 and AmphiPax-1 in Amphioxus Embryos Treated with Retinoic Acid: Insights into Evolution and Patterning of the Chordate Nerve Cord and Pharynx. *Development* **122**(6): 1829-1838.
- Holland L.Z. & N.D. Holland.** 2001. Evolution of Neural Crest and Placodes: Amphioxus as a Model for the Ancestral Vertebrate? *J Anat* **199** (Pt 1-2): 85-98.
- Holland N.D. & J. Chen.** 2001. Origin and Early Evolution of the Vertebrates: New Insights from Advances in Molecular Biology, Anatomy and Paleontology. *BioEssays* **23**: 142-151.
- Horigome N., Myojin M., Ueki T., Hirano S., Aizawa S. & S. Kuratani.** 1999. Development of Cephalic Neural Crest Cells in Embryos of *Lampetra Japonica*, with Special Reference to the Evolution of the Jaw. *Dev Biol.* **207**(2): 287-308.
- Hunt P., Whiting J., Muchamore I., Marshall H. & R. Krumlauf.** 1991a. Homeobox Genes and Models for Patterning the Hindbrain and Branchial Arches. *Dev Suppl* **1**: 187-196.
- Hunt P., Whiting J., Nonchev S., Sham M.H., Marshall H., Graham A., Cook M., Allemann R., Rigby P.W. & Gulisano M.** 1991b. The Branchial Hox Code and its Implications for Gene Regulation, Patterning of the Nervous System and Head Evolution. *Development Suppl* **2**: 63-77.
- Jarvik, E.** 1980. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. Academic Press. New York, London. 2 Vols.
- Jeffs P., Jaques K. & M. Osmond.** 1992. Cell Death in Cranial Neural Crest Development. *Anat Embryol (Berl)* **185**(6): 583-588.
- Kardong K.V.** 1999. Vertebrados: Anatomía Comparada, Función, Evolución. Mc Graw-Hill/ Interamericana de España, S.A.U., Madrid. 732 pp.
- Kimmel C.B., Miller C.T. & R.J. Keynes.** 2001. Neural Crest Patterning and the Evolution of the Jaw. *J Anat* **199** (Pt 1-2): 105-120.
- Kulesa P., Bronner-Fraser M. & S. Fraser.** 2000. In Ovo Time-lapse Analysis After Dorsal Neural Tube Ablation Shows Rerouting of Chick Hindbrain Neural Crest. *Development* **127**(13): 2843-2852.
- Kuratani S.** 1997. Spatial distribution of postotic crest cells defines the head/trunk interface of the vertebrate body: embryological interpretation of peripheral nerve morphology and evolution of the vertebrate head. *Anat Embryol (Berl)* **195**(1):1-13.
- Langille R.M. & B.K. Hall.** 1989. Developmental Processes, Developmental Sequences and Early Vertebrate Phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* **64**(2): 73-91.
- Lumsden A., Sprawson N. & A. Graham.** 1991. Segmental Origin and Migration of Neural Crest Cells in the Hindbrain Region of the Chick Embryo. *Development* **113**(4): 1281-1291.
- Makori N., Peterson P.E., Blankenship T.N. Dillard-Telm L., Hummler H. & A.G. Hendrickx.** 1998. Effects of 13-cis-Retinoic Acid on Hindbrain and Craniofacial Morphogenesis in Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). 1998. *J Med Primatol* **27**(4): 210-219.
- Makori N., Peterson P.E., Wei X., Hummler H. & A.G. Hendrickx.** 1999. 13-cis-Retinoic Acid Alters Neural Crest Cells Expressing Krox-20 and Pax-2 in Macaque Embryos. *Anat Rec* **255**(2): 142-154.
- Mallatt J. & J. Sullivan.** 1998. 28S and 18S rDNA Sequences Support the Monophyly of Lampreys and Hagfishes. *Mol. Biol. Evol.* **15**: 1706-1718.

- Marshall H., Nonchev S., Sham M.H., Muchamore I., Lumsden A. & R. Krumlauf.** 1992. Retinoic Acid Alters Hindbrain Hox Code and Induces Transformation of Rhombomeres 2/3 into 4/5 Identity. *Nature* 1992 Dec **360**(6406): 737-741.
- Miller C.T., Schilling T.F., Lee K., Parker J. & Kimmel C.B.** 2000. Sucker Encodes a Zebrafish Endothelin-1 required for Ventral Pharyngeal Arch Development. *Development* 127(17): 3815-3828.
- Moore K.L. & T.V.N. Persaud.** 1999. *Embriología Clínica*. Mc Graw-Hill Interamericana, México. 599 pp.
- Moury J.D. & J. Hanken.** 1995. Early Cranial Neural Crest Migration in the Direct-Developing Frog, *Eleutherodactylus coqui*. *Acta Anat (Basel)*; **153**(4): 243-253.
- Neidert A.H., Virupannavar V., Hooker G.W. & J.A. Langeland.** 2001. Lamprey Dlx genes and Early Vertebrate Evolution. *PNAS* 98(4): 1665-1670.
- Noden D.M.** 1983. The Role of the Neural Crest in Patterning of Avian Cranial Skeletal, Connective, and Muscle Tissues. *Dev Biol.* **96**(1): 144-165.
- Noden D.M.** 1991. Vertebrate Craniofacial Development: The Relation Between Ontogenetic Process and Morphological Outcome. *Brain Behav Evol* **38**(4-5); 190-225.
- Northcutt R.G. & C. Gans.** 1983. The Genesis of Neural Crest and Epidermal Placodes: A Reinterpretation of Vertebrate Origins. *Q Rev Biol* **58**(1):1-28.
- Raible D.W. & J.S. Eisen.** 1994. Restriction of Neural Crest Cell Fate in the Trunk of the Embryonic Zebrafish. *Development* **120**(3): 495-503.
- Piotrowski T. & C. Nusslein-Volhard.** 2000. The endoderm plays an important role in patterning the segmented pharyngeal region in zebrafish (*Danio rerio*). *Dev Biol* 15; **225**(2):339-356.
- Sadler T.W.** 2001. *Langman: Embriología Médica, con Orientación Clínica*. 8ª Edición. Editorial Médica Panamericana. 492 pp.
- Sechrist J., Scherson T. & M. Bronner-Fraser.** 1994. Rhombomere Rotation Reveals that Multiple Mechanisms Contribute to the Segmental Pattern of Neural Crest Migration. *Development* **120**(7): 1777-1790.
- Sharman A.C., Shimeld S.M. & P.W. Holland.** 1999. An Amphioxus Msx Gene Expressed Predominantly in the Dorsal Neural Tube. *Dev Genes Evol* 209(4): 260-263.
- Shimeld S.M. & P.W.H. Holland.** 2000. Vertebrate innovations. *PNAS* **97**(9): 4449-4452.
- Schilling T.F. & C.B. Kimmel.** 1994. Segment and Cell Type Lineage Restrictions During Pharyngeal Arch Development in the Zebrafish Embryo. *Development* 120: 483-494.
- Shilling T.F. & C.B. Kimmel.** 1997. Muskuloskeletal Patterning in the Pharyngeal Segments of the Zebrafish Embryo. *Development* **124**(15): 2945-2960.
- Streit A.** 2001. Origin of the Vertebrate Inner Ear: Evolution and Induction of the Otic Placode. *J Anat* 199 (Pt 1-2): 99-103.
- Stock D.W. & G.S. Whitt.** 1992. Evidence from 18S ribosomal RNA sequences that lampreys and hagfishes form a natural group. *Science* **257**(5071):787-789.
- Stock D.W., Quattro J.M., Whitt G.S. & D.A. Powers.** 1997. Lactate dehydrogenase (LDH) gene duplication during chordate evolution: the cDNA sequence of the LDH of the tunicate *Styela plicata*. *Mol Biol Evol* **14**(12):1273-1284.
- Trainor P.A. & P.P. Tam.** 1995. Cranial Paraxial Mesoderm and Neural Crests Cells of the Mouse Embryo: Co-distribution in the craniofacial mesenchyme but distinct segregation in branchial arches. *Development* **151**(8): 2569-2582.
- Trainor P. & R. Krumlauf.** 2000. Plasticity in Mouse Neural Crest Cells Reveals a New Patterning Role of Cranial Mesoderm. *Nat Cell Biol* **2**(2): 96-102.
- Trainor P.A., Tan S.S. & P.P. Tam.** 1994. Cranial Paraxial Mesoderm: Regionalisation of Cell Fate and Impact on Craniofacial Development in Mouse Embryos. *Development* **120**(9): 2397-2408.
- Veitch E., Begbie J., Shilling T.F., Smith M.M. & A. Graham.** 1999. Pharyngeal Arch Patterning in the Absence of Neural Crest. *Current Biology* **9**(24): 1481-1484.
- Wada H.** 2001. Origin and Evolution of the Neural Crest: A Hypothetical Reconstruction of its Evolutionary History. *Dev Growth Differ* **43**(5): 509-520.
- Wolpert L.** 2000. What is Evolutionary Developmental Biology? *Novartis Found Symp* 228: 1-14; discussion 46-52.