

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXIX

MARZO DE 2005

NÚMERO 110

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Biotecnología [Biotechnology]		- Primera evaluación de la respiración de <i>Lytechinus variegatus</i> (Echinodermata: Echinoidea) en la bahía de Chenge, Parque Nacional Tayrona, Caribe colombiano.	
- Transformación genética de plantas para resistencia a virus.		[First evaluation of respiration of <i>Lytechinus variegatus</i> (Echinodermata: Echinoidea) in Bahía de Chenge, Colombian Caribbean]	
[Genetic transformation of plants for virus resistance]		<i>Camilo B. García & María Isabel Criales</i>	85
<i>Elizabeth Hodson de Jaramillo</i>	5		
Botánica [Botany]		Historia de la Ciencia [History of Science]	
- The options of plant organisms for the development of new types or typogenesis in plants.		- Desarrollos científicos de Cenicafé en la última década.	
[La capacidad de las plantas para desarrollar nuevos tipos de organización].		[Scientific development of Cenicafé in the last decade].	
<i>Wolfgang Hagemann</i>	25	<i>Gabriel Cadena Gómez</i>	89
- Estudios en las Apocynaceae neotropicales XXI.		- Breve historia de la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX.	
[Studies in Neotropical Apocynaceae XXI].		[Brief history of Lepidoptera taxonomy in México during the 20th. Century]	
<i>J. Francisco Morales</i>	43	<i>Layla Michán, Jorge Llorente Bousquets, Armando Luis Martínez & Diana Jimeno Castro</i>	101
Ciencias de la Tierra [Earth Sciences]		Matemáticas [Mathematics]	
- El diatrema de Cerro Negro.		Modelos dinámicos de guerra: el conflicto colombiano.	
[The diatrema of Cerro Negro].		[Dynamic models of war: the Colombian conflict].	
<i>Jaime Galvis Vergara & Guillermo Arboleda Goenaga</i> ...	49	<i>José Fernando Isaza D. & Diógenes Campos R.</i>	133
Ecología [Ecology]		- Nonembeddability of the Klein Bottle in RP^3 and Lawson's conjecture.	
- El papel del control biológico en el manejo integrado de la broca del café, <i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)		[La conjetura de Lawson y la imposibilidad de encajar una botella de Klein en el espacio RP^3].	
[The role of biological control in the integrated management of coffee bean borer, <i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)].		<i>Oscar Perdomo</i>	149
<i>Alex Enrique Bustillo Pardey</i>	55	Constitución de la Academia	
- Cambios en la vegetación de sabana ocasionados por la plantación de <i>Pinus caribaea</i> en Vichada, Colombia.		[Members of the Academy]	155
[Changes in the savanna vegetation resulting from the introduction of <i>Pinus caribaea</i> in Vichada, Colombia].		Publicaciones de la Academia	
<i>Francisco Cortés-Pérez, Hilda Dueñas-Gómez & Hernán Cardozo</i>	69	[Publications of the Academy]	157

TRANSFORMACIÓN GENÉTICA DE PLANTAS PARA RESISTENCIA A VIRUS

por

Elizabeth Hodson de Jaramillo *

Resumen

Hodson de Jaramillo, E.: Transformación genética de plantas para resistencia a virus. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 5-24, 2005. ISSN: 0370-3908.

El desarrollo de técnicas de manipulación genética constituye un valioso apoyo a los sistemas de mejoramiento convencional, principalmente en aquellas situaciones en las cuales el acceso a genes de interés se encuentra limitado. La utilización de cultivos transgénicos comerciales se ha expandido en el mundo en forma acelerada desde cuando se aprobó su uso en 1994, y son numerosos los beneficios que se han determinado para el agricultor y para el ambiente. El presente artículo presenta el contexto general de la manipulación genética de cultivos, un ejemplo de desarrollos en Colombia, relativos a la transformación genética de *Passiflora edulis* para darle resistencia a virus y también hace referencia a aspectos de bioseguridad.

Palabras clave: Plantas transgénicas, transformación genética, *Passiflora edulis*, bioseguridad.

Abstract

The development of genetic manipulation techniques has become an important tool for conventional crop breeding programs, especially where the required genes for breeding are limited. The commercialization and worldwide use of transgenic plants has been expanding since their approval for liberation in 1994, showing several benefits for the farmers as well as for the environment. This paper presents the general context of crop genetic manipulation, an example of developments in Colombia in genetic transformation of *Passiflora edulis* for virus resistance, and finally it refers to Biosafety issues.

Key words: Transgenic plants, genetic transformation, *Passiflora edulis*, Biosafety.

* Profesor Titular Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Directora Unidad de Biotecnología Vegetal, Departamento de Biología, P.U.J. e-mail: ehodson@javeriana.edu.co

Introducción

Este artículo se presenta en tres secciones: la primera ofrece un contexto general sobre el mejoramiento de cultivos mediante técnicas de manipulación genética, sus principales conceptos y principios, así como una visión global sobre el tema. La segunda sección presenta un ejemplo de experiencias en Colombia: la transformación genética de *Passiflora edulis* para obtener resistencia a los virus. La tercera sección, relacionada con aspectos generales de bioseguridad, plantea la importancia del fortalecimiento en este campo para una adecuada y segura aplicación de los desarrollos biotecnológicos.

I.- Mejoramiento de cultivos y manipulación genética

Agricultura y mejoramiento de cultivos

La selección y el mejoramiento de cultivos se iniciaron desde que la humanidad, hace más de 10.000 años, dejó de ser nómada para establecerse en zonas o regiones en donde se encontraban alimentos y condiciones adecuadas para su bienestar. El cambio de los hábitos de caza, pesca y de recolección de plantas al de cultivos agrícolas se consideró tan importante que se denominó la “revolución neolítica”. La era neolítica fue una etapa de la evolución de la humanidad caracterizada por el desarrollo de nuevas herramientas y métodos de supervivencia. El sedentarismo eventualmente ocasionó un incremento en el crecimiento de la población y las sociedades desarrollaron sistemas de organización jerárquica. Como componente de este proceso, se inició la domesticación de cultivos y animales dirigida a satisfacer las necesidades del cultivador y del usuario, lo cual condujo a cambios en la composición genética de los organismos domesticados. A partir de ese momento la humanidad empezó a reducir el número de especies de las cuales procuraba alimento, utilizando preferencialmente aquéllas que le permitían obtener mejores productos o mayores rendimientos. Por otra parte, los viajes de exploración modificaron considerablemente la agricultura mundial. El intercambio intercontinental de especies vegetales alteró en forma sustancial la distribución y abundancia de muchas especies de uso agrícola. Plantas domesticadas en una región del mundo, con frecuencia encontraban en otro sitio condiciones similares, o aún más ventajosas para su desarrollo.

El mejoramiento y la manipulación genética se iniciaron, desde cuando se originó la agricultura; entonces el hombre empezó a cruzar plantas o animales para que expresaran características particulares. Durante mucho tiempo esta manipulación se limitó a la selección artificial de características deseadas en los individuos de una pobla-

ción, y a intercambios genéticos entre especies relacionadas. Estos cambios dependían de la variación genética disponible en las poblaciones, y de la estabilidad de los mismos, de su transferencia a las siguientes generaciones (Chrispeels & Sadava, 2003). Desde su inicio, el mejoramiento de cultivos, ha buscado responder a requerimientos de producción, tales como el manejo de plagas y enfermedades, rendimiento y calidad del producto cosechado, respuesta a insumos, características para el procesamiento del producto, arquitectura de la planta y tolerancia a factores abióticos, entre otros.

La selección y mejoramiento de cultivos, así como las prácticas agrícolas convencionales, durante más de 10.000 años, han ocasionado una serie de impactos ambientales entre los cuales la erosión genética es uno de los que está causando mayor preocupación. Los fitomejoradores han visto limitadas las posibilidades de mejoramiento mediante las técnicas convencionales, debido a la reducción del acervo genético de las especies cultivadas y de sus parientes silvestres (Dale *et al.*, 2002). La tecnología de genes, que permite transferir o modificar genes de interés, representa un apoyo muy valioso para el mejoramiento de cultivos con el uso de plantas genéticamente modificadas (plantas GM). El desarrollo de las técnicas de manipulación genética permite la introducción de genes de especies no relacionadas filogenéticamente, es decir, permite superar las distancias entre los acervos genéticos, manifestadas en barreras biológicas de reproducción sexual, las cuales impiden en condiciones naturales el intercambio de genes de interés agrícola (N.U., 2003).

Transformación genética de plantas

El fitomejoramiento convencional, que entre otros métodos utiliza hibridación, es lento, y se limita a un número reducido de genomas y a la restricción de las barreras naturales de cruzamiento entre especies. Los avances en biotecnología vegetal han permitido sobrepasar estas barreras y hacen posible transferir genes específicos a las plantas. La posibilidad de introducción e integración estable de genes foráneos en el genoma vegetal es una herramienta muy útil en el fitomejoramiento (Birch, 1997). La transformación genética de plantas no reemplaza al fitomejoramiento convencional. Se trata simplemente de una herramienta adicional que puede facilitar y contribuir al mejoramiento de cultivos (N.U., 2003). Una vez se obtiene una planta transgénica en el laboratorio, se requieren varios años de mejoramiento, con el fin de, por un lado asegurar que la nueva planta presente realmente los caracteres deseados y, en forma complementaria, multiplicar las semillas o propágulos para su distribución comercial.

La tecnología de genes presenta varias ventajas sobre los sistemas convencionales de fitomejoramiento. La principal es que se trata de una metodología específica, dado que se están transfiriendo o modificando en una planta, de genoma conocido, solamente unos pocos genes. Adicionalmente, es una técnica más rápida que el mejoramiento convencional (Vasil, 1999). A diferencia de los sistemas de selección y cruzamiento, la transformación genética vegetal permite al mejorador introducir cualquier gen de cualquier organismo en un cultivo (ABSP, 2004). En la práctica, los investigadores obtienen un gran número de líneas transformadas para un gen específico, y efectúan análisis convencionales para asegurar que la nueva línea presente exactamente las mismas características de la línea parental a excepción de la nueva característica introducida. La tecnología de genes no elimina el mejoramiento convencional, sino que lo complementa como cualquier otro método de laboratorio.

Un aspecto importante por considerar es el de que muchas de las características agronómicas de un cultivo se obtienen como resultado de la acción de varios genes, es decir son características poligénicas (Vasil, 1999). Muchos de los caracteres que los fitomejoradores desean incorporar a un cultivo se encuentran controlados de forma muy compleja, definida por varios genes en forma de caracteres cuantitativos, que se expresan en distribuciones continuas en poblaciones de progenie. Estas distribuciones se pueden determinar por herencia debida a múltiples genes o por el ambiente (Chrispeels & Sadava, 2003). Mediante la tecnología de genes solamente se pueden introducir o modificar uno o unos pocos genes en la planta. Para desarrollar con éxito plantas transgénicas se requiere que el carácter deseado sea producto de la expresión de uno o de muy pocos genes, y tener disponibilidad de ese gen específico, para transferirlo.

Las aplicaciones de la tecnología de genes a la transformación genética de plantas dependen esencialmente de técnicas de cultivo de tejidos, de biología molecular y también involucran técnicas microbiológicas (Vasil, 1999). En las últimas décadas, los genetistas moleculares han realizado enormes avances que han permitido el desarrollo de nuevos campos de la ciencia, principalmente en los aspectos referentes a tecnología de genes y biotecnología vegetal. Los avances en la transformación genética dependen de las nuevas tecnologías que permiten a los investigadores aislar, identificar y clonar los genes. La tecnología del DNA recombinante (rDNA), o tecnología de genes, se desarrolló principalmente en la década de 1980, pero tuvo su origen en el conocimiento de los plásmidos y de las enzimas de restricción de las

bacterias, ocurrido en la década de 1970 (Chrispeels & Sadava, 2003). Las enzimas de restricción y los plásmidos bacterianos son, actualmente, algunas de las herramientas que facilitan la manipulación de los genes en el laboratorio. Dado que el DNA de todos los organismos presenta la misma estructura, se puede fragmentar en segmentos, y los segmentos pueden ser unidos de nuevo en múltiples combinaciones y, en forma complementaria, utilizar la capacidad que tienen algunos plásmidos bacterianos de poder ser transferidos de uno a otro organismo.

El procedimiento corriente utilizado para la transformación genética de plantas de cultivo incluye varias etapas. Generalmente, a partir de la definición de un problema o limitante de producción, y el aislamiento y disponibilidad de un gen de interés a partir de cualquier organismo (que permita enfrentar el problema), se realiza la transferencia y la integración estable de ese gen al genoma de las células vegetales mediante la preparación de un vector y un sistema de transferencia adecuado. Para la transferencia exitosa de genes, uno de los factores más importantes es el de tener disponible un gran número de células competentes, tanto para la transferencia de genes, como con capacidad de regeneración adecuada en sistemas de cultivo de tejidos (Birch, 1997). En el proceso, se seleccionan las células transformadas y se obtiene regeneración de plantas completas en las cuales se evalúa tanto la presencia del transgen, como el fenotipo deseado en el momento requerido. El desarrollo de brotes y su arraigo en un medio que contenga el agente selectivo generalmente es indicativo de transformación exitosa. El transgen debe transferirse a la descendencia en forma mendeliana.

Se han utilizado varias estrategias para la obtención de plantas transgénicas, que incluyen métodos biológicos como la utilización de la bacteria *Agrobacterium*, o métodos físicos como biolística (bombardeo de partículas), electroporación, abrasión con fibras, tratamiento con polietilenglicol (PEG), utilización de láser y microinyección. Entre los métodos más utilizados y efectivos se encuentra la transformación por medio de *Agrobacterium* (utilizando *A. tumefaciens* o *A. rhizogenes*). *Agrobacterium*, bacteria natural del suelo, es considerada como un ingeniero genético natural, que utiliza un complejo y muy evolucionado sistema de transferencia e integración de genes, aún no dilucidado totalmente. Parte del mecanismo de transferencia e integración del DNA foráneo a la planta se efectúa mediante un complejo de proteína y DNA de cadena sencilla, que se introduce en un número reducido de copias por célula vegetal (Birch, 1997). Probablemente, la mayor ventaja de la transformación por medio de *Agrobacterium* es que ofrece el poten-

cial de generar células transgénicas a altas frecuencias relativas sin que se presente una reducción significativa en la capacidad de regeneración (Zupan & Zambryski, 1997).

En condiciones naturales, *Agrobacterium*, es patógena para algunas especies de plantas, causándoles inducción de tumores. El estudio de este fenómeno permitió el descubrimiento de la transferencia de genes bacterianos en plantas. Cuando la bacteria infecta el tejido vegetal, le transfiere parte del genoma de un plásmido que posee. Los genes transferidos ocasionan una proliferación de células no diferenciadas que constituyen el tumor o agalla de corona. De unas 200 kilobases, el plásmido llamado Ti (inductor del tumor) posee una porción denominada de transferencia (T-DNA) que es el segmento de ácido nucleico que se transfiere a la célula vegetal en donde puede integrarse de manera estable en el genoma. Aunque de origen bacteriano, los plásmidos pueden transferir secuencias regulatorias eucarióticas que se transcriben activamente en plantas (Birch, 1997, Chrispeels & Sadava, 2003).

DNA de transferencia (T-DNA)

Los estudios en *Agrobacterium* permitieron encontrar esta transferencia natural de genes entre especies diferentes, lo que facilitó el desarrollo de la ingeniería genética vegetal. El DNA que se transfiere a la célula (T-DNA) es una pequeña sección del plásmido Ti de unas 23 kilobases de tamaño, en donde pueden insertarse secuencias foráneas para la transformación genética. Al eliminar del T-DNA del plásmido Ti los genes asociados con la patogenicidad, y reemplazarlos, utilizando técnicas de rDNA, por genes de características deseadas, se encontró que se obtenían células vegetales portadoras de los genes deseados para el mejoramiento. Para la transferencia exitosa de genes a células vegetales por parte de cepas de *Agrobacterium*, son necesarios tres componentes. Se requiere el conjunto de genes de virulencia (*vir*) localizados en el plásmido Ti los cuales son activados por factores de la planta, el DNA que se transfiere (T-DNA) en sí mismo, y una serie de genes del cromosoma bacteriano (*chv*) necesarios para la expresión de la virulencia (Zupan & Zambryski, 1997).

Los bordes del T-DNA se utilizan en forma diferencial, dado que la transferencia es polar. El contexto de los bordes de DNA influye considerablemente en su actividad, el borde derecho es decisivo, puesto que la transferencia del T-DNA se inicia desde este extremo. Adyacente al segmento promotor líder se localiza una región sintética (poliligador o polylinker) con sitios únicos de restricción para la inserción de las secuencias codificantes derivadas

de genes procarióticos o eucarióticos, incluidas secuencias genómicas con intrones o cDNA (Zupan & Zambryski, 1997).

Para la expresión en células vegetales, los genes foráneos deben presentar un promotor apropiado; secuencias adecuadas de iniciación y terminación de la transcripción (5' y 3'); y estabilidad y traducción de su RNA mensajero. El enfoque convencional para obtener un buen nivel de expresión de un gen foráneo requiere la transformación de la planta con el gen (o genes) de interés ligado con un promotor adecuado (Birch, 1997). Se ha observado que los elementos reguladores de ciertos genes de *Agrobacterium* pueden ser activos al transferirse, por lo cual se han utilizado exitosamente para la expresión directa en células vegetales. Algunas de las secuencias reguladoras bacterianas que funcionan adecuadamente y han sido utilizadas incluyen los promotores de la nopalina sintetasa (*nos*), de la octopina sintetasa (*ocs*) y de la manopina sintetasa (*man*). Adicionalmente, los virus vegetales, los cuales dependen de factores de transcripción y traducción, también han sido utilizados como fuente de secuencias reguladoras en plantas. La secuencia 35S del *Virus del mosaico de la coliflor* (promotor CaMV 35S) ha sido uno de los promotores vegetales más caracterizados y efectivos. Es el promotor no-específico más conocido y ampliamente utilizado, tanto para especies de dicotiledóneas, como de monocotiledóneas, dado que permite mayores niveles de expresión (30-100 veces) que los de otros promotores (AGBIOS, 2002).

En principio, la clonación en vectores plasmídicos es relativamente simple. El DNA del plásmido se escinde con una enzima de restricción y se une *in vitro* con la secuencia foránea. Los plásmidos recombinantes resultantes se utilizan para la transformación de bacterias. Una vez el DNA foráneo ha sido insertado al vector Ti, la molécula recombinante es transferida a una cepa de *Escherichia coli* para su amplificación y posteriormente a un *Agrobacterium* que contenga un plásmido Ti "asistente" apropiado para el proceso (Sambrook *et al.*, 1989). Los vectores binarios pueden ser transferidos de *E. coli* a *Agrobacterium* por transformación directa o por conjugación. Uno de los sistemas más eficientes para la transformación del *Agrobacterium* es la transformación tripartita, en la cual se utilizan dos cepas de *E. coli*, y la de *Agrobacterium* que se va a transformar. Puesto que el vector (*Agrobacterium*) no posee las funciones de movilización necesarias para la transferencia durante la conjugación, se adiciona una cepa de *E. coli* de apoyo, la cual suministra esta función. La ventaja de la transformación tripartita es que permite una frecuencia de transformación

bacteriana más alta, comparada con la transformación directa (Zupan & Zambryski, 1997).

Marcadores de selección

En general, sin importar el sistema que se utilice para la transformación vegetal, la eficiencia del proceso es baja; solamente unas pocas células son transformadas y la mayoría permanece sin transformarse. Con el fin de seleccionar las células transformadas en etapas tempranas del proceso se utilizan marcadores de selección, que buscan eliminar las células no transformadas y dejan solamente las transformadas, utilizando un gen adicional al de interés, denominado gen de marcador de selección (ABSP, 2004). Los marcadores de selección más utilizados en la década de 1990, fueron algunos genes de resistencia a antibióticos o a algunos herbicidas, capaces de inactivar o de bloquear la acción del producto sobre la célula portadora del gen de resistencia.

Entre los genes que confieren resistencia a antibióticos, uno de los más utilizados para seleccionar las células vegetales y las plantas que han integrado el transgen, ha sido el gen de resistencia a kanamicina. El posible uso de plantas con genes de resistencia a antibióticos en la alimentación, ha planteado la inquietud de que estos genes puedan ser transferidos a las poblaciones de bacterias que conviven en el sistema digestivo humano. La probabilidad de que esto ocurra es infinitamente pequeña puesto que se requeriría que se verifiquen en el estómago e intestino sucesos altamente improbables, para que el gen de resistencia no se degrade junto con el resto del alimento consumido y, para que se incorpore en una bacteria que lo pueda expresar correctamente. Adicionalmente, conviene recordar que los genes de resistencia a antibióticos están ampliamente distribuidos en la naturaleza. Por ejemplo, se ha calculado que un individuo sano en un ambiente sano puede ingerir diariamente 1.200.000 bacterias resistentes a antibióticos. Por ello, sería mucho más probable que los genes de resistencia de estas bacterias, ingeridas diariamente, pasaran a las bacterias del sistema digestivo o a otras bacterias del medio ambiente, en lugar de que lo hagan los genes provenientes de la planta transgénica (Bryant, 2001). Aunque, como se ha indicado, no existe ningún motivo fundamentado para sospechar que el uso de genes de resistencia a antibióticos en las plantas transgénicas sea un riesgo para la salud, en la actualidad existen múltiples métodos de selección alternativos que están relegando el uso de los genes de resistencia a antibióticos.

Dada la preocupación por el uso de marcadores de selección cuya utilización pudiera presentar impactos en otros organismos, y teniendo en cuenta que entre los marcadores de selección más comúnmente utilizados se encuentran los de resistencia a antibióticos y herbicidas, los investigadores han tratado de buscar alternativas para el uso de marcadores ambientalmente más amigables (Daniell, 1999). Entre estos genes se encuentra el responsable de la producción de la proteína verde fluorescente (GFP) proveniente de una medusa, el cual permite seleccionar las células transformadas en cultivo *in vitro*, y no involucra el uso de antibióticos, de herbicidas, ni de genes de resistencia a los mismos (Daniell *et al.*, 2002). Entre los genes de selección positiva que se están utilizando, se incluyen el que permite la utilización de sustratos específicos con el uso de genes como β -galactosidasa (gen *lacZ*), el gen de la β -glucuronidasa (*gus*), el de la luciferasa, y el gen de la enzima fosfomansoisomerasa (*manA*) (AGBIOS, 2002). Bajo este mismo contexto, se adelantan estudios relativos a la remoción de marcadores de selección por métodos de biología molecular, y a la utilización de estrategias para el uso de herencia materna citoplasmática —exclusivamente—, entre los que se encuentra la transferencia de genes vía cloroplastos (Daniell *et al.*, 2002).

Regeneración de plantas

Otra de las etapas fundamentales en la obtención de plantas transgénicas es el desarrollo de técnicas de regeneración. La capacidad de regenerar una planta completa a partir de una célula vegetal (totipotencia) es uno de los hechos que facilitó los avances en transformación genética. La capacidad de regeneración varía, no solamente entre células y tejidos sino que difiere también entre especies, cultivariedades y genotipos, y responde a estados de desarrollo y a condiciones fisiológicas y ambientales (Birch, 1997). Las células que se van a transformar deben ser competentes tanto para transformación, como para regeneración de plantas completas. Para la regeneración se busca la inducción de mecanismos morfogenéticos y se puede lograr a través de organogénesis, es decir mediante la obtención de brotes los cuales son enraizados, o por embriogénesis somática. Los análisis moleculares de presencia del transgen y su(s) producto(s) pueden iniciarse desde los cultivos "*in vitro*". Una vez regeneradas las plantas completas se complementa la evaluación de presencia del transgen y de fenotipo, es decir el comportamiento del transgen en el nuevo individuo.

Transformación de plantas para protección contra virus

La transformación de plantas para resistencia a virus se basa en el concepto de protección o resistencia derivada del patógeno (PDR) propuesto por Sanford y Johnston, cuyos orígenes se remontan a 1929 cuando McKinney demostró que podía proteger de infección por una cepa virulenta de virus del mosaico del tabaco (TMV) a plantas de tabaco previamente inoculadas con una cepa avirulenta del mismo virus, lo que se denominó protección cruzada (Sanford & Johnston, 1985).

Los complejos procesos involucrados en este sistema de protección cruzada no han sido completamente dilucidados, se ha demostrado que son varios los mecanismos que actúan, y ningún modelo simple lo explica por completo, por lo cual han sido motivo de controversia. El concepto de resistencia derivada del patógeno propone que la resistencia a un patógeno o parásito particular puede ser obtenida mediante la introducción de un gen del genoma del patógeno a su huésped. Se fundamenta en el hecho de que en cualquier interacción huésped-patógeno se encuentran presentes ciertas funciones celulares codificadas por el patógeno, las cuales son esenciales para el patógeno, pero no para el huésped. Si se interrumpe alguna de estas funciones, el proceso de infección se puede impedir (Sanford & Johnston, 1985). Un requisito para el uso de la protección mediada por el patógeno es que ninguno de los mecanismos utilizados puede interferir con funciones esenciales del huésped; sus efectos deben ser mínimos o nulos en la planta huésped. La selección del gen adecuado del patógeno es la clave para este tipo de resistencia. Una ventaja del trabajar en este campo es que los genomas de los patógenos, particularmente los de los virus, son relativamente pequeños, lo que facilita su aislamiento e identificación (Hodson, 1999). La transformación de plantas con secuencias de genomas virales puede producir plantas protegidas contra el virus del cual se derivó esa secuencia. La naturaleza de la resistencia es variable y puede ser mediada por proteínas o por RNA (van de Boogaart *et al.*, 1998).

Los virus difieren considerablemente en su composición genética y en su morfología; sin embargo presentan mecanismos generales de expresión y control, y presentan etapas comunes en sus ciclos de vida. Cada etapa del ciclo de vida del virus puede, potencialmente ser alterada. El objetivo de la transformación genética para protección a virus, con o sin expresión de una proteína codificada por la secuencia dada, es interferir con algún aspecto de la multiplicación del virus y, de esta manera conferir resistencia funcional (Waterhouse *et al.*, 1998).

Se han utilizado diferentes secuencias virales para transformación de plantas con protección a virus. Entre las más comúnmente empleadas se encuentran el gen de la cubierta proteica (CP) y secuencias de replicasas (NIB). Los mecanismos de la protección no se conocen completamente. Sin embargo, es posible que cualquier secuencia viral tenga la capacidad de inducir resistencia a virus, mediante diferentes mecanismos, los cuales incluyen la expresión de la proteína o algún tipo de silenciamiento post-transcripcional de genes (van de Boogaart *et al.*, 1998).

Estado actual en el mundo de los cultivos transgénicos

Actualmente existe la posibilidad de que los cultivos transgénicos faciliten una nueva dimensión con respecto de los sistemas de control de plagas, enfermedades y malezas. La “primera generación” de cultivos transgénicos se dirigió principalmente a la obtención de plantas con características agronómicas que les confirieran resistencia o tolerancia a algunos de los factores limitantes de producción tales como plagas y enfermedades, o que facilitaran el control de malezas. Los desarrollos actuales buscan adicionalmente, mejora en la calidad nutricional de los productos o en calidad industrial y tolerancia a factores abióticos tales como salinidad, sequía o heladas. Es decir, la transformación genética ha pasado de la solución de problemas de producción hacia la calidad y manejo de los productos, como respuesta a requerimientos de fitomejoramiento cuyo abordaje, por sistemas convencionales, ha sido difícil (Kirby, 1999). Se trata de utilizar la posibilidad de introducir o modificar genes o secuencias útiles que no se encuentran disponibles en los cultivos o variedades comerciales o en sus parientes silvestres.

Los avances y desarrollos en manipulación genética de plantas han sido muy dinámicos en los últimos años, así como la utilización de los cultivos transgénicos. Es así, como de 1.7 millones de hectáreas plantadas en cultivos comerciales transgénicos en 1996, se pasó a 67.7 millones de hectáreas en el mundo en el año 2003. Hubo un incremento del 15% de la superficie sembrada con cultivos GM de 2002 a 2003. Estas 67.7 millones de hectáreas, fueron cultivadas por siete millones de agricultores en 18 países (11 países en desarrollo y 7 industrializados). Alrededor de un tercio (30%) del área cultivada con cultivos transgénicos –equivalente a más de 20 millones de hectáreas–, se encuentra en países en desarrollo, en los cuales el incremento de superficie sembrada es mayor que en los países desarrollados. En 2003, seis países cultivaban el 99% del área global de cultivos transgénicos, (Estados

Unidos el 63%; Argentina el 21%; Canadá el 6%; Brasil el 4%; China el 4%; y Sudáfrica el 1%). (James, 2003).

En relación con los países en desarrollo, China y Sudáfrica tuvieron un incremento del 33% en cultivos transgénicos. China presentó en 2003 el 58% de sus cultivos de algodón con algodón transgénico (2.8 millones de hectáreas) y Sudáfrica incrementó sus cultivos GM de maíz, soya y algodón, especialmente en maíz, en el cual se pasó de 6.000 hectáreas en 2002 a 84.0000 hectáreas en 2003. Argentina continúa aumentando sus cultivos GM; la adopción de soya GM se encuentra cercana al 100% del cultivo, y se presentan algunos incrementos en maíz GM. India ha incrementado el cultivo de algodón transgénico en cerca de un 100%. Entre los países que han aprobado la introducción comercial de cultivos GM se encuentran México, Uruguay, Rumania, Bulgaria, Colombia y Honduras con porcentajes relativamente bajos en relación con la cobertura mundial (James, 2003). Brasil, Indonesia y Filipinas también han iniciado siembras comerciales con cultivos GM.

El principal cultivo GM a nivel comercial es la soya (61% del área global) con 41.4 millones de hectáreas; seguida por el maíz (23%) con 15.5 millones de hectáreas; el algodón (11%) con 7.2 millones de hectáreas; y la canola (5%) con 3.6 millones de hectáreas. Durante el período evaluado 1996-2003, el rasgo dominante en los cultivos GM comercializados ha sido en forma consistente la tolerancia a herbicidas, con la soya como cultivo dominante, y en segundo lugar, la característica de resistencia a insectos. Los cultivos GM que presentan en forma conjunta genes con tolerancia a insectos y a herbicidas ("stacked genes"—genes combinados—), han tenido buena aceptación, lo cual se ratifica por el incremento en su utilización (5.8 millones de hectáreas), que cubre el 8% de la superficie total de cultivos transgénicos (James, 2003).

Beneficios de los cultivos transgénicos

La utilización de cultivos transgénicos durante el tiempo que llevan de comercialización (1994-2003), ha respondido a las expectativas de millones de grandes y pequeños agricultores, tanto en países desarrollados como en países en desarrollo, presentando ventajas económicas, ambientales y sociales a los agricultores y a su entorno (James, 2003). Después de una década de comercialización de los cultivos de transgénicos, científicamente se han comprobado beneficios ambientales como resultado de su utilización. Entre estos se encuentran, dependiendo del cultivo GM y de la región en donde se utilice, la disminución de productos químicos por resistencia o

tolerancia a plagas y enfermedades; en muchos casos el aumento en la diversidad de fauna; un incremento en los rendimientos y calidad como resultado indirecto de la disminución de plagas y enfermedades; conservación y mejor uso del suelo; mejor utilización de los insumos para una agricultura sostenible y reducción en la presión sobre ecosistemas naturales, lo cual favorece la conservación de la biodiversidad.

El gran reto está en el manejo y utilización de los cultivos transgénicos de manera tal, que sean favorables ambientalmente, y faciliten la conservación y el uso sostenible de la biodiversidad. Es necesario combinar y equilibrar el uso de cultivos GM con prácticas agronómicas que favorezcan la diversidad de cultivos, promuevan la rotación de los mismos, favorezcan la fertilidad del suelo y la biodiversidad silvestre de los ecosistemas naturales, de forma tal, que sean mínimos los impactos negativos de la agricultura en el ambiente. Bajo esta situación, las regulaciones para cultivos GM buscarían fundamentalmente aumentar su productividad, y así reducir el alto costo de impactos adversos sobre la biodiversidad y los ecosistemas que la agricultura convencional ha producido durante siglos (Dale *et al.*, 2002). Muchos de los impactos posibles y de los temores relacionados con el uso de cultivos transgénicos no son exclusivos de los cultivos modificados genéticamente, pues son similares a los presentados por cultivos convencionales.

Los avances en transgénesis han permitido la obtención de cultivos resistentes a insectos (principalmente plantas que portan genes de *Bacillus thuringiensis* Bt, o el uso de genes naturales de resistencia provenientes de otras especies), a virus (mediante la introducción de las secuencias de la cubierta proteica, secuencias anti-sentido y otras técnicas) y a hongos con diversos genes. En relación con el control de insectos, el uso extendido y frecuente de productos químicos para controlar plagas primarias, no solo contamina el ambiente, sino que afecta la presencia de otros organismos que sirven como control biológico natural y que previenen el surgimiento de plagas secundarias. Con el uso de plantas genéticamente modificadas para resistencia a insectos, se disminuye o elimina la necesidad de productos químicos de amplio espectro, y los sistemas naturales de control biológico tienen mayor posibilidad de suprimir poblaciones de plagas secundarias. De esta manera, se mantiene la diversidad y abundancia de presas para aves, roedores y anfibios (Dale *et al.*, 2002).

Algunas de las plantas transgénicas para resistencia a insectos (Bt) pueden presentar una ventaja ambiental so-

bre los productos químicos que se emplean corrientemente, porque no se esparcen indiscriminadamente, y así, no afectan a los insectos benéficos (biocontroladores), ni en general, a los que se encuentran en el agroecosistema (Kirby, 1999). Hay datos que muestran una reducción en el uso de insecticidas, hasta de más del 50%, para cultivos con genes de *Bacillus thuringiensis* (plantas Bt), los cuales confieren resistencia o tolerancia a algunos insectos (Nill, 2002; Bryant, 2001). En Australia, alrededor del 30% del algodón cultivado es GM (Bt), y para él se ha encontrado una reducción en el uso de insecticidas de cerca del 75% (Wright, 2003). Los rendimientos promedio en cultivos de algodón Bt en Estados Unidos se han incrementado en un 7% y en algunos casos, a estos cultivos no se está aplicando insecticida químico alguno. Para el caso de maíz Bt, los rendimientos han aumentado aproximadamente en un 10% y los agricultores informan que no aplican ningún tipo de insecticida (Nill, 2002). Adicionalmente, la reducción en el uso de insecticidas que se ha obtenido con el uso de los cultivos Bt con resistencia a determinados insectos, comparada con cultivos convencionales no transformados, en los cuales se utilizan insecticidas de amplio espectro, ha mostrado un incremento de especies de insectos en los cultivos GM, con un consecuente incremento en la población de fauna relacionada con estos, como es el caso de muchas especies de aves y pequeños mamíferos (Wright, 2003).

Por su parte, la utilización de plantas GM para resistencia a herbicidas ha mostrado una reducción en el uso de los mismos, principalmente en el número de aplicaciones por cosecha, aspecto de gran impacto tanto ecológico como económico. Evaluaciones de más de cinco años en remolacha azucarera tolerante a herbicida, mostraron que estos cultivos permiten proliferación de insectos y arañas en los alrededores con el consecuente incremento de la población de aves. Adicionalmente se observó el doble de malezas en las parcelas MG, comparadas con las convencionales, lo cual permitía mayor abundancia de fauna debido a una reducción en el uso de herbicidas (Arthur, 2003). Resultados análogos fueron presentados por Green (2002) quien encontró mayor abundancia de malezas, semillas e insectos, alimento fundamental para las aves silvestres en remolacha azucarera MG.

En el caso de cultivos con resistencia o tolerancia a virus, también se encuentra una reducción en el uso de plaguicidas químicos, dado que no se requiere de la aplicación de insecticidas para el control de los insectos vectores del virus. Al incrementar la población de insectos vectores, aumentan las poblaciones de sus predadores, y como consecuencia, la presencia de organismos benéfi-

cos de control biológico en los agroecosistemas (Dale *et al.*, 2002).

II Experiencias en Colombia: transformación genética de *Passiflora edulis* para resistencia a Potyvirus

El trabajo de transformación de *P. edulis* para resistencia a virus fue motivado por un estudio que se realizó en diferentes zonas de Colombia para determinar la presencia e incidencia de virus en especies de este género. Entre los factores que limitan la producción de *Passiflora* se encuentran plagas y enfermedades, principalmente ocasionadas por virus y hongos. Se ha encontrado un incremento dramático en la incidencia de virus, particularmente del género *Potyvirus*, de la familia Potyviridae. El estudio de *Potyvirus* en muestras recolectadas en cultivos comerciales de Colombia, permitió caracterizar una cepa del *Virus del Mosaico de la Soya* (SMV), la cual mostró un 97.3% de homología con la cepa original del SMV. Este virus apareció ampliamente distribuido en cultivos de maracuyá y granadilla (incidencia mayor del 95% en maracuyá), en los cuales ocasiona daños severos (Benschler *et al.*, 1996, Hodson, 1999, Varón *et al.*, 1992).

El genoma típico del *potyvirus* consiste en una cadena sencilla de RNA lineal positivo (ss + RNA) de alrededor de 10.000 nucleótidos (10 kb) (Benschler *et al.*, 1996). En contraste con los hallazgos en otros virus, en potyvirus se ha encontrado que, en la resistencia mediada por la cubierta proteica (CP), no se requiere una correlación entre los niveles de CP expresados y los niveles de protección (van de Boogaart *et al.*, 1998).

Sistemas de regeneración de plantas y sensibilidad al marcador de selección

Como se mencionó, uno de los componentes fundamentales para la transformación genética de plantas de cultivo es la disponibilidad de un sistema eficiente de regeneración de plantas completas, así como la evaluación de marcadores de selección que permitan identificar en etapas tempranas los posibles transformantes (transformantes putativos). Debido a la escasa literatura encontrada para *Passiflora spp.*, y a la carencia de metodología disponible para un sistema eficiente de regeneración/selección, este fue uno de los componentes que se desarrolló inicialmente para el trabajo de transformación genética de *P. edulis*.

Para la regeneración de plantas, se evaluaron diversos tipos de explantes (segmentos de tejido vegetal), en diferentes estados de desarrollo, en varios medios de cultivo,

condiciones de incubación, así como 82 combinaciones de reguladores de crecimiento. Los resultados de experimentos preliminares mostraron una mayor capacidad morfogenética en los explantes provenientes de segmentos de hoja (discos de hoja) de plantas jóvenes de *P. edulis*, lo cual coincide con registros para otras especies (Cancino & Hodson, 1994, Hodson, 1999). Se desarrolló un protocolo para la inducción de brotes a partir de discos de hoja de *P. edulis* provenientes de plantas jóvenes, cultivados en medio de Murashige Skoog (MS) con suplemento de

benziladenina (BA) 4.4-8.9 μM combinada con quinina (Kin) 2.3-4.6 μM . Los explantes se mantuvieron en oscuridad durante las dos primeras semanas. Después de seis a ocho semanas en cultivo *in-vitro* los brotes regenerados se individualizaron y se transfirieron a medio MS sin reguladores de crecimiento, donde se logró enraizamiento. Las plantas enraizadas fueron transferidas a suelo y se procedió al endurecimiento (aclimatización) mediante una reducción gradual de la humedad relativa y un incremento en la intensidad lumínica durante tres a cuatro semanas (Fig. 1)

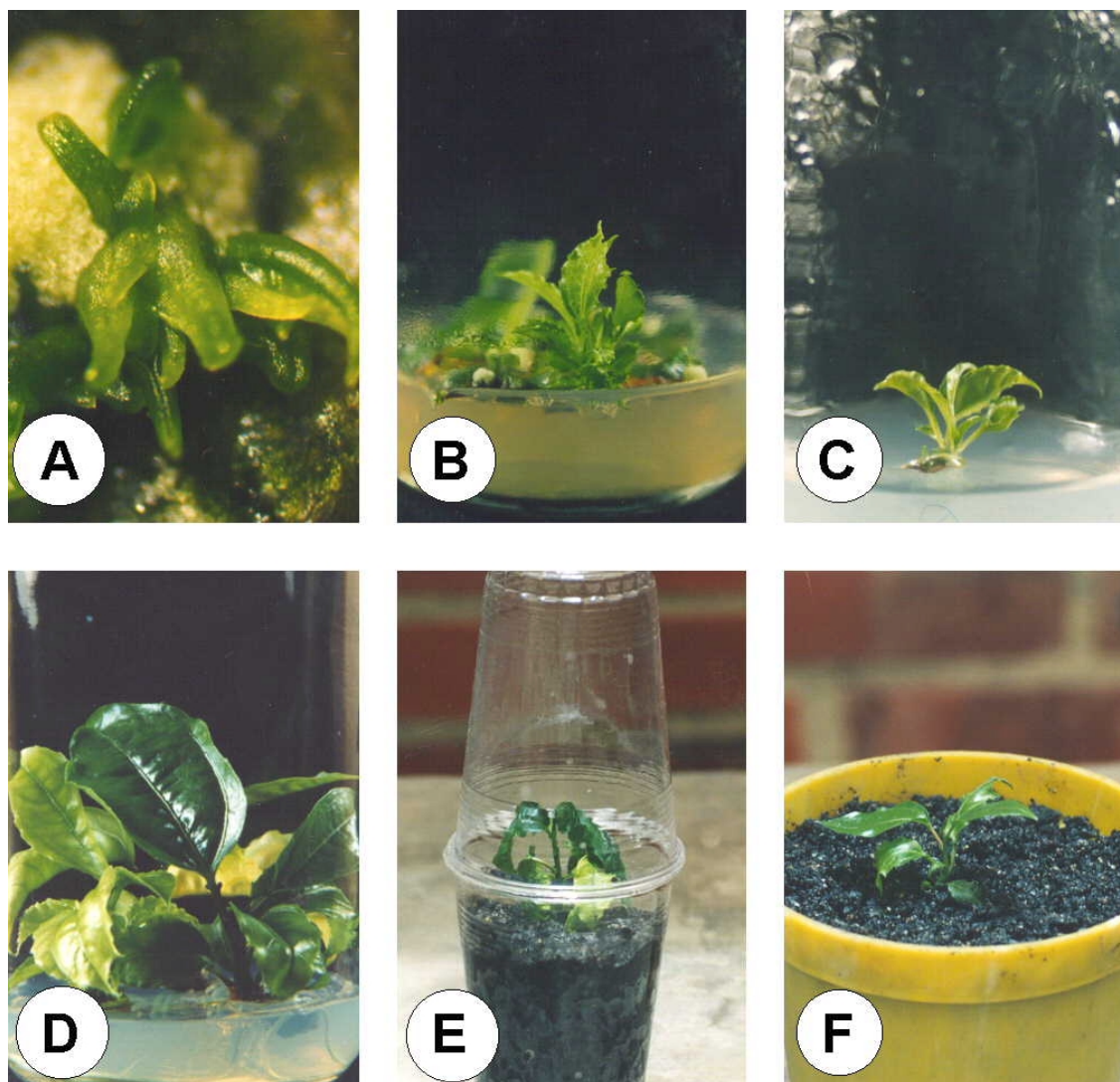


Figura 1. Secuencia de la regeneración de plantas a partir de discos de hoja de *P. edulis* fv. *flavicarpa*. **A:** iniciación de brotes y desarrollo en medio MS suplementado con BA 4.4 μM y Kin 2.3 μM (4 semanas). **B:** formación de brotes múltiples en el mismo medio (6 semanas). **C:** desarrollo de brotes individuales en medio MS sin adición de reguladores de crecimiento (9 semanas). **D:** enraizamiento de brotes en medio MS sin adición de reguladores de crecimiento (12 semanas). **E:** endurecimiento de plantas (14 semanas). **F:** transferencia a suelo en macetas individuales (16 semanas).

Posteriormente se evaluó la sensibilidad de los discos de hoja de *P. edulis* a la kanamicina para ser utilizada como agente de selección, bajo las mismas condiciones obtenidas para regeneración de brotes. Para el cultivo de los explantes se utilizó el mismo medio MS con suplemento de BA 4.4 μM y Kin 2.3 μM . Las concentraciones de kanamicina estudiadas variaron entre 0 y 400 $\mu\text{g ml}^{-1}$. La adición de kanamicina al medio de regeneración redujo la organogénesis y el crecimiento de los brotes. La respuesta obtenida en este experimento llevó a seleccionar la concentración de 50 $\mu\text{g ml}^{-1}$ como la adecuada para la selección de brotes regenerados putativamente transformados (Fig. 2). Con base en los resultados obtenidos, se definió como medio de regeneración/selección, el medio de Murashige Skoog (MS) con suplemento de benziladenina (BA) 4.4 μM , quineta (Kin) 2.3 μM . y kanamicina 50 $\mu\text{g ml}^{-1}$.

Preparación del plásmido y transformación de *Agrobacterium*

La transferencia de genes con ayuda de *Agrobacterium* utiliza como estrategia general, la clonación de un DNA foráneo seleccionado en un vector basado en un plásmido Ti adecuado para transformación en *E. coli*, seguida por su transferencia a *A. tumefaciens* por conjugación o transformación y subsecuentemente a las células vegetales mediante infección con el *Agrobacterium* transformado (Birch, 1997). Para el presente trabajo se utilizó un sistema de vectores binarios, los cuales presentan un origen de replicación con amplitud de huéspedes; un marcador de selección de resistencia a antibióticos para selección y mantenimiento en *Agrobacterium* y en *E. coli*; bordes del

T-DNA entre los cuales se encuentra un gen de selección para células vegetales; y una región de secuencias (sitio múltiple de clonación) que contiene sitios únicos de restricción (poliligador o polylinker), la cual permite la inserción de los genes de interés (Zupan & Zambryski, 1997).

Se trabajó con dos genes diferentes de cubierta proteica (CP) de Potyvirus: uno del virus del mosaico de la soja (SMV CP), y otro del virus leñoso de *Passiflora* (PWV CP). La construcción del SMV CP fue suministrada por el Dr. R. Beachy (Scripps Institute, La Jolla, California), y la del PWV CP por el Dr. K.H. Gough (CSIRO División de Biomolecular Engineering, Parkville, Victoria, Australia), en ambos casos, con fines exclusivamente de investigación. El gen SMV CP, que se encontraba en el plásmido UC118, fue multiplicado en la cepa *E. coli* DH5a, y purificado por procedimientos corrientes de lisis (Sambrook *et al.*, 1989); el DNA plasmídico fue digerido sucesivamente con *EcoRI* y con *BglII*, el gen fue purificado en agarosa y precipitado con etanol. Para el gen PWV CP, suministrado como un inserto de una secuencia de 1800 pares de bases (bp), dado que no contenía los sitios de restricción requeridos para clonación, fue procesado para la introducción de los sitios de restricción mediante oligonucleótidos específicos para la secuencia del gen CP. El producto se amplificó, se purificó en agarosa y fue precipitado con etanol.

Como plásmido para la transformación se utilizó el pMON10098, facilitado por Monsanto con fines exclusivamente de investigación. Este plásmido contenía entre los bordes del T-DNA los sitios de restricción requeridos, secuencias promotoras del CaMV 35S, secuencias de terminación y de poliadenilación, el gen *nptII* para resistencia a kanamicina y una serie de secuencias reguladoras requeridas para el proceso. Externo a los bordes del T-DNA, para la amplificación y mantenimiento de las bacterias en medio selectivo, el plásmido contiene secuencias para resistencia a espectinomicina/streptomycin y secuencias reguladoras para orígenes de replicación. Para la preparación del vector de transformación, DNA plasmídico fue digerido sucesivamente con *EcoRI* y *BglII* y precipitado con etanol (Pappu *et al.*, 1993). El plásmido en forma linear fue mezclado en forma independiente con uno de los genes (SMV CP o PWV CP) y ligado a los sitios de restricción utilizados (Fig. 3)

Los plásmidos individuales que portaban los CP particulares (pMON10098/SMV CP y pMON10098/PWV CP), fueron transferidos separadamente a células competentes de *E. coli* DH5a y cultivados independientemente. La transformación del *Agrobacterium* ABI (GV3101) se

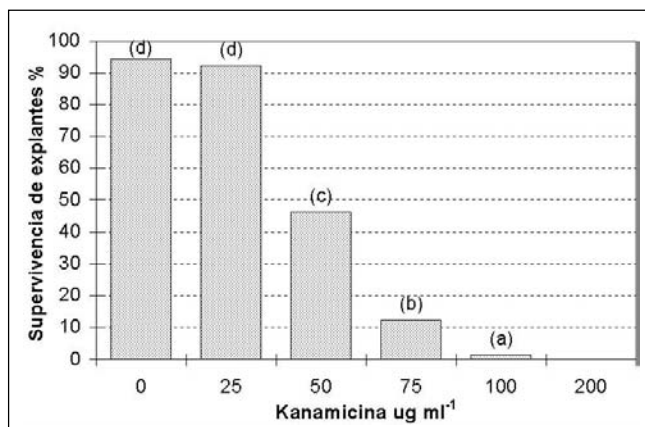


Figura 2. Efecto de la kanamicina en la viabilidad de explantes de hoja de *P. edulis* fv. *flavicarpa* después de seis semanas en cultivo. Diferentes letras indican diferencia significativa a nivel de 5% con el Test de Duncan de rango múltiple.

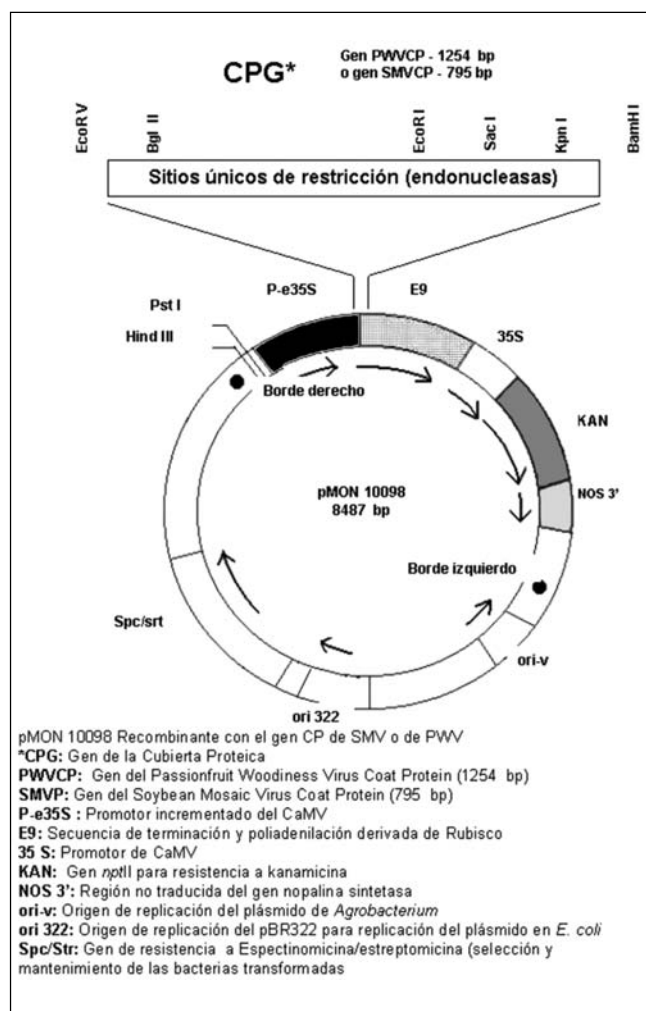


Figura 3. Plásmido MON10098 portando el gen de cubierta proteica de SMV o de PWV.

realizó utilizando el método tripartita, mediante el cultivo de la cepa con las cepas de *E. coli* pRK2013 y la DH5a pMON10098/SMV CP o con la DH5a pMON10098/PWV CP por separado. Con el fin de verificar la presencia de los genes de interés, a saber, el gen CP correspondiente y el gen *nptII*, se extrajo DNA plasmídico tanto de las colonias de *E. coli* DH5a como de *A. tumefaciens* cepa ABI (GV3101) y se analizaron por separado para cada gen por métodos de PCR y electroforesis en gel de agarosa. Los oligonucleótidos utilizados como iniciadores para el PCR producen fragmentos de 542 bp para SMVCP, de 854 bp para PWVCP y de 300 bp para *nptII*. Las electroforesis confirmaron la presencia de los genes deseados y la transformación de las dos cepas de *A. tumefaciens*, una con el gen SMVCP y otra con el gen PWVCP, requeridas para continuar con el trabajo en *P. edulis*.

Transformación de *P. edulis*

La transformación se realizó co-cultivando explantes (discos de hoja) de *P. edulis* fv *flavicarpa* con la bacteria portadora del gen deseado (*A. tumefaciens* ABI (GV3101) SMVCP o *A. tumefaciens* ABI (GV3101)PWVCP) por separado. Se evaluó el efecto de la adición de acetosiringona en la eficiencia de transformación. Los explantes fueron transferidos posteriormente a medio de regeneración/selección adicionado con antibióticos (cefotaxime/carbenicilina) para eliminar la bacteria.

Se obtuvieron brotes capaces de desarrollarse en medio con kanamicina tanto de explantes inoculados con *Agrobacterium*/SMVCP, como con *Agrobacterium*/PWVCP. Se encontró que la adición de acetosiringona estimuló una proliferación excesiva de callos (tejido no diferenciado) lo cual inhibió la producción y desarrollo de brotes. En los tratamientos de control (no inoculados o inoculados con bacteria no transformada) se observó muy baja regeneración en medio con kanamicina y, los escasos brotes obtenidos eran débiles y no se desarrollaron al ser transferidos a medio MS con 50 $\mu\text{g ml}^{-1}$ de kanamicina (Fig. 4). Se calcularon las frecuencias de regeneración (definidas como número de brotes regenerados/número total de explantes inoculados) las cuales oscilaron entre el 20% y el 54% en los brotes putativamente transformados. La metodología desarrollada muestra una eficiencia de regeneración adecuada para este tipo de trabajos, de especial importancia para frutales tropicales.

Los brotes de 6-12 mm de altura se individualizaron y transfirieron a medio MS con 50 $\mu\text{g ml}^{-1}$ de kanamicina y sin reguladores de crecimiento. Los brotes obtenidos, que muestran habilidad para desarrollarse en medio de selección son indicativos de transformación, aunque esta debe

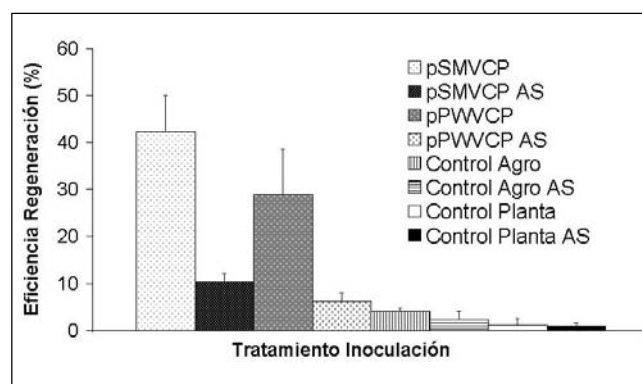


Figura 4. Regeneración de brotes de explantes de *P. edulis* inoculados y no inoculados, después de ocho semanas en medio de regeneración-selección.

verificarse por métodos moleculares que permitan detectar la presencia del gen deseado. Un 75% de los brotes desarrolló raíces tres a cuatro semanas después de la transferencia. No se obtuvo enraizamiento en los brotes provenientes de explantes no inoculados o inoculados con bacteria no transformada. Las plantas enraizadas fueron transferidas a recipientes con suelo para su endurecimiento. La supervivencia del material transplantado fue del 70%. Se obtuvo un total de 92 plantas en suelo, putativamente transgénicas (58 con pSMVCP y 34 con pPWVCP).

El trabajo permitió desarrollar un sistema eficiente y reproducible para seleccionar y regenerar plantas transformadas. Los resultados obtenidos muestran que la kanamicina es un agente de selección adecuado. Se comprobó que la transformación por medio de *Agrobacterium* es un sistema conveniente para *P. edulis*.

Evaluación molecular de las plantas transformadas

En la transformación de plantas, se pretende que el DNA se integre al genoma y se mantenga en forma estable. La evaluación de la transformación incluye la verificación molecular de la integración del DNA foráneo. La identificación de los tejidos transformados puede realizarse de múltiples formas, incluyendo el uso de marcadores de selección. El uso de los marcadores de selección facilita la selección inicial de los tejidos transformados. Sin embargo, es necesario realizar análisis adicionales para confirmar si el gen de interés se encuentra presente. Se cuenta con diversos métodos moleculares para verificar la presencia y la integración de los genes transferidos. La integración real del gen de interés se puede determinar por el método de hibridización de Southern (Sambrook *et al.*, 1989). Por su parte, la reacción en cadena de polimerasa (PCR) es un procedimiento complementario

rápido y específico que permite obtener información inicial sobre un gran número de plantas putativamente transformadas a partir del cual se seleccionan las adecuadas para el análisis Southern. La confirmación final de las plantas transformadas se realiza por identificación de la secuencia insertada en el genoma de la planta receptora (Birch, 1997). Adicionalmente, se estudia la expresión del gen de interés, mediante análisis de las proteínas, producto del gen, mediante técnicas como el Western. Las evaluaciones en invernadero de las plantas transformadas, se realizan para asegurar que el carácter introducido y deseado se manifieste de acuerdo con las necesidades.

Las evaluaciones moleculares de las plantas incluyeron análisis por técnicas de PCR y electroforesis, análisis Southern para la detección del gen y Western para determinar la expresión de la proteína de la cubierta proteica. Se realizaron análisis preliminares (después de 12 semanas en cultivo) a los brotes regenerados en medio de regeneración/selección, mediante PCR y electroforesis, utilizando DNA proveniente de tejido foliar, con el fin de detectar las secuencias específicas, *nptII*, SMVCP y PWVCP. El análisis Western para proteínas se realizó según las técnicas convencionales (Sambrook *et al.*, 1989), utilizando tejido foliar para la extracción de proteínas totales y técnicas de inmunodetección. Para las plantas transferidas a suelo, se realizó el Southern radioactivo, utilizando DNA extraído de tejido foliar, el cual fue digerido con enzimas de restricción (*EcoRI* o *BglII*), separado en agarosa y transferido a membranas. Los fragmentos de DNA utilizados como sondas se marcaron, siguiendo las técnicas convencionales, de forma que se detectaran fragmentos de 542 bp para SMVCP y de 860 bp para PWVCP (Hodson, 1999). La evaluación molecular se complementó con análisis Southern utilizando sondas marcadas con

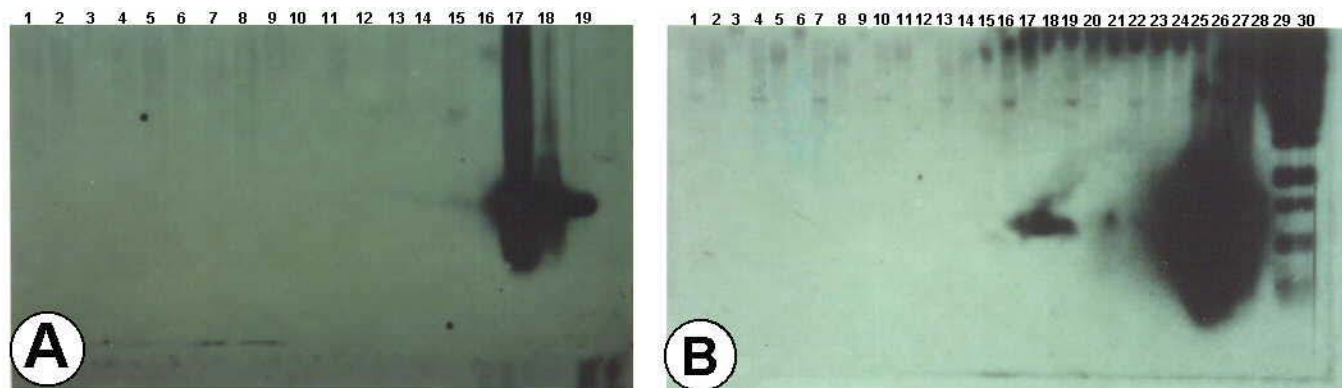


Figura 5. Análisis radioactivo Southern del DNA de plantas regeneradas. **A:** detección del gen SMVCP. Se utilizó como sonda un fragmento marcado de 544 bp del gen CP. Señal de hibridización en las líneas 15 y 16. **B:** detección del gen PWVCP. Se utilizó como sonda un fragmento marcado de 850 bp del gen CP. Señal de hibridización en las líneas 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 20, 22 y 23.

digoxigenina, empleando tanto DNA extraído de tejido foliar, como productos de amplificación de DNA foliar.

Los análisis preliminares de DNA foliar de los brotes *in vitro* mostraron la presencia de las secuencias estudiadas. De 48 brotes analizados, 39 mostraron presencia de *nptII* (300 bp), 30 de PWVCP y 18 de SMVCP. En relación con la evaluación de expresión de la cubierta proteica, los análisis de Western blot no mostraron presencia de cantidades detectables de ninguna de las cubiertas proteicas. Los análisis Southern realizados con el fin de confirmar la presencia de un gen CP integrado en forma estable, mostraron diferentes patrones de integración en las plantas transgénicas, con más de una señal de hibridación por línea (Fig. 5). De 20 plantas analizadas, 11 mostraron presencia de secuencia de algún gen CP, de la siguiente manera: de siete plantas analizadas para SMVCP, una mostró presencia del gen (planta 66, líneas 15 digerida y 16 no digerida); de 16 plantas analizadas para presencia de PWVCP, ocho mostraron presencia del gen (líneas 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 20, 22 y 23). Dos de las plantas mostraron más de una señal de hibridación, indicativo de diferentes sitios de integración. En los estudios complementarios de Southern con sondas marcadas con digoxigenina, se analizaron 23 plantas para la presencia de *nptII* y del gen CP correspondiente (SMVCP o PWVCP); 18 mostraron presencia de la secuencia de *nptII*, 15 del gen PWVCP y 2 del gen SMVCP (Fig. 6).

Evaluación de protección contra el virus

Una de las caracterizaciones fenotípicas que debe realizarse, adicional a la detección del producto del transgen (expresión de la proteína), es la evaluación del carácter deseado en la planta, en el presente caso, la resistencia o tolerancia de las plantas transformadas al virus (SMV). Para ello se evaluó la susceptibilidad de las plantas transformadas enraizadas mediante monitoreo de las mismas,

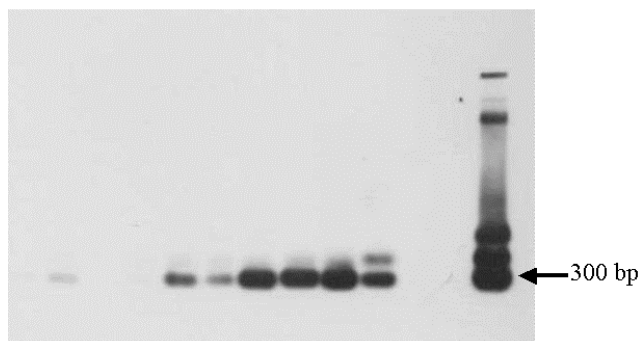


Figura 6. Análisis Southern de DNA total amplificado de plantas regeneradas, hibridizado con sonda *nptII* marcada con digoxigenina.

posterior a la inoculación de una cepa virulenta del virus (SMV P-83) aislada de cultivos comerciales infectados. La infección se realizó mediante inoculación mecánica y, adicionalmente, mediante inoculación con áfidos vectores naturales del virus SMV. Para la inoculación mecánica se evaluaron plantas regeneradas transformadas (con resultados positivos para la evaluación molecular) y controles no transformados, mediante preparación de inóculo macerando tejido foliar de *P. edulis* infectado con el virus y transfiriendo por frotamiento con el extracto a dos hojas jóvenes completamente expandidas de cada una de las plantas por evaluar. Se determinó protección o susceptibilidad por aparición visual de síntomas y adicionalmente, por análisis de la presencia del virus en tejido foliar por técnicas de ELISA a los 30 días de la inoculación mecánica. Los resultados de este ensayo mostraron diferentes niveles de protección de las plantas transformadas contra el SMV, según se determinó con las evaluaciones 30 y 60 días después del inóculo. El nivel de protección varió desde bajo, indicado por la presencia de síntomas o aparición retardada de síntomas, hasta alto con no presencia de síntomas. Todas las plantas control (no transformadas) inoculadas (100%) presentaron síntomas de infección viral y fueron positivas para la prueba de ELISA realizada (Fig. 7). Considerando la diversidad de roles de la CP en diferentes sistemas planta-virus, no es sorprendente que los mecanismos de resistencia sean también diversos. En términos generales se pueden dividir en dos categorías: los mecanismos de resistencia obtenidos por medio de proteína, y los obtenidos por medio de RNA (Baulcombe, 1996).

Para el ensayo de inoculación con áfidos, ninguna de las plantas transformadas (positivas para los análisis moleculares) presentó síntomas de infección viral y todas fueron negativas para el análisis ELISA para presencia de virus, mientras que los controles (no transformados) presentaron síntomas de infección y fueron positivas para las pruebas ELISA. Para esta situación, donde ninguna de las plantas transgénicas que se inoculó con la cepa virulenta de SMV presentó síntomas de infección viral, es probable que el fenotipo resistente se pudo manifestar merced a los bajos niveles de inóculo que transmiten los áfidos, situación que corresponde a la encontrada en condiciones de campo, en la cual los vectores son el factor más importante en la transmisión del virus.

Mecanismos de resistencia derivada del patógeno en plantas transgénicas conteniendo un gen CP

La demostración realizada a mediados de la década de 1980 por parte de Beachy y sus colaboradores, de que la expresión de una proteína de la cubierta proteica de un

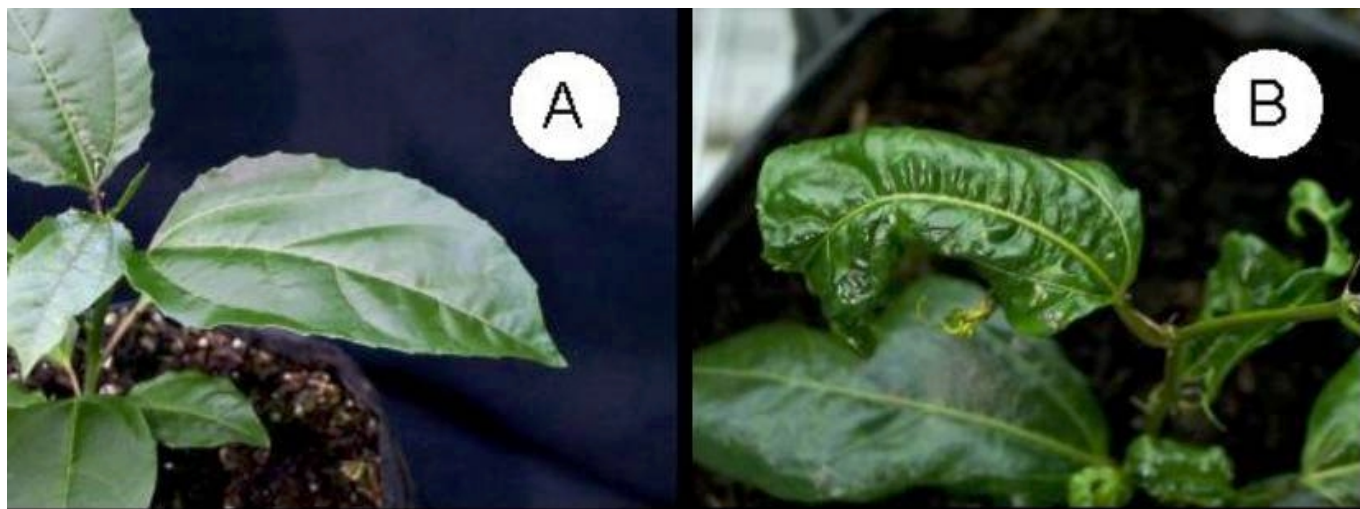


Figura 7. Respuesta de plantas transformadas primarias a la inoculación con la cepa SMV P-83, 30 días después de inoculación. **A:** plantas transformadas mostrando protección, sin síntomas de infección. **B:** plantas no transformadas susceptibles a la infección presentando distorsión foliar y clorosis ligera.

virus en una planta transgénica podía conferir resistencia frente al virus donador, abrió grandes perspectivas como fuente de resistencia de plantas a virus, en situaciones en donde las fuentes de resistencia natural se encontraban muy limitadas (**Beachy et al.**, 1990). Mientras que los primeros registros de plantas transgénicas con genes CP indicaban que el gen CP se expresaba, y que la protección obtenida se relacionaba con el nivel de CP detectado (**Beachy**, 1997), estudios posteriores en otros casos, no mostraron correlación entre el nivel de proteína del transgen viral expresado y resistencia. En los casos en los que no se presenta relación entre el nivel de proteína CP expresado y la resistencia, se ha demostrado que la protección se presenta a nivel de RNA (**Baulcombe**, 1996). Este tipo de resistencia, en la cual, aún constructos no traducibles confieren resistencia, con base en la presencia de RNA, se ha denominado resistencia mediante RNA (**van de Boogaart et al.**, 1998).

La presente discusión se enfoca hacia los virus RNA, que representan la gran mayoría de virus vegetales. Como contexto general, debe recordarse que las células vegetales se encuentran sometidas a diversos tipos de estímulos endógenos y ambientales que pueden ocasionar cambios en la estructura o en la expresión de su genoma. Por no poder movilizarse (y escapar a su ambiente), las plantas han desarrollado estrategias de defensa con el fin de limitar los efectos deletéreos de estos estímulos. Uno de estos sistemas es el silenciamiento de genes, el cual probablemente se produce por la activación de mecanismos de defensa, lo que indica que la planta posee sistemas para

controlar la estructura y la función de los genes. En el caso de transgenes o de sus productos, la célula vegetal los percibe como estímulos endógenos que activan sus respuestas de defensa, en forma similar a las condiciones patológicas (**Fagard & Baucheret**, 2000). El silenciamiento de genes endógenos y de transgenes puede ocurrir a nivel transcripcional (TGS) o a nivel postranscripcional (PTGS) y puede ser inducido por genes endógenos, por transgenes y por virus (**Tepfer**, 2002). Puede producirse por múltiples mecanismos que involucran interacciones DNA-DNA, DNA-RNA o RNA-RNA.

En los primeros hallazgos sobre resistencia mediante RNA, en plantas que expresaban un RNA satélite viral, se propuso que esta resistencia se debía a competencia para replicación entre RNA no codificante y los RNA genómicos virales. Más recientemente, se han utilizado otros RNA subvirales (incluyendo la región 3' no codificante), y se ha observado que se confiere resistencia a través de competencia con el RNA viral (**van de Boogaart et al.**, 1998). Sin embargo, la forma más importante de resistencia mediante RNA se produce a través de otro mecanismo descrito al observar que la mayor protección se encontraba en plantas que mostraban muy baja o ninguna acumulación del mRNA del transgen. Cuando se observó resistencia en plantas que inicialmente acumularon mRNA del transgen, estas plantas primero se infectaron completamente y luego se observó recuperación seguida por un estado de insensibilidad al virus, en donde el mRNA del transgen desaparecía. Se propuso que la resistencia era conferida por una degradación secuenci-

específica del mRNA del transgen y de su RNA viral correspondiente a través de un mecanismo relacionado con silenciamiento postranscripcional de genes, PTGS (Tepfer, 2002).

La expresión del RNA (sentido o anti-sentido) derivado del virus, parece inducir algún tipo de mecanismo de silenciamiento postranscripcional del virus (PTGS), el cual se tipifica por la alta degradación específica de, tanto el mRNA del transgen, como del RNA objetivo que contiene las mismas secuencias nucleótidas complementarias. Si el transgen contiene secuencias virales, el RNA genómico del virus no puede acumularse en la planta (Baulcombe, 1996). La resistencia mediante RNA se ha caracterizado por un alto nivel de resistencia que no puede ser sobrepasada fácilmente por una dosis alta de inóculo, comparada con la resistencia mediante expresión de la proteína CP (van de Boogaart *et al.*, 1998). Este podría ser el caso del presente trabajo, en el que los análisis de Western blot realizados no permitieron detectar presencia de proteína de la cubierta proteica para ninguno de los dos genes CP utilizados, pero si se observó protección contra dosis elevadas de inóculo de una cepa virulenta de SMV.

Aunque la resistencia que no requiere la expresión de la proteína se ha denominado resistencia mediante RNA, no hay evidencia de que se requiera realmente de transcripción. Es posible que, al menos en teoría, la presencia del DNA del transgen *per se* en una planta, pueda ser responsable de la resistencia. Un mecanismo que se ha sugerido para el PTGS es que el proceso se inicia, se presenta degradación de RNA en el citoplasma y el silenciamiento puede ser transmitido en forma sistémica por una señal secuencia-específica, es decir que es más activa contra la cepa de la cual fue aislado el transgen o frente a cepas estrechamente relacionadas (Baulcombe, 1996).

La resistencia mediante RNA ha mostrado ser efectiva frente a virus con identidad de secuencias del 88% o mayores. La extensión de la protección depende, al menos en parte, a la homología de secuencias entre el gen CP del virus que infecta y el gen CP del transgen (Beachy, 1997). En el caso de *P. edulis* se encontró que plantas transformadas con PWVCP mostraron protección contra la cepa virulenta de SMV, es decir protección heteróloga. Este tipo de protección ya ha sido encontrada en otros casos, y se explica por la alta similaridad del gen CP entre las cepas (Baulcombe, 1996, Beachy, 1997). También es claro que factores ambientales pueden influir en la manifestación y el mantenimiento de la resistencia (van de

Boogaart *et al.*, 1998). Factores tales como el estado fisiológico de la planta, la multiplicación viral y los factores ambientales deben ser analizados más profundamente. En el presente trabajo, en el cual no se obtuvieron niveles detectables de proteína por el análisis Western, pero sí se observó protección de las plantas transgénicas de *P. edulis* después de la inoculación con una cepa virulenta de SMV, la respuesta observada, puede relacionarse con protección mediante RNA porque presenta algunas de las características de este mecanismo. Posterior a la inoculación mecánica se observaron diferentes fenotipos de protección, desde inmunidad a susceptibilidad, incluyendo fenotipos que después de presentar síntomas de infección viral en las hojas infectadas, las plantas se recuperaron y ninguna de las hojas nuevas presentó síntomas de infección. Estos fenotipos pueden relacionarse con silenciamiento de genes o inactivación del transgen. Se ha propuesto que la presencia del virus estimula el PTGS y que puede haber factores adicionales que explican la diferencia de respuestas entre diferentes líneas o eventos de transgénesis (Beachy, 1997). La situación en plantas que expresan un gen de CP puede ser más compleja, dado que un solo transgen puede conferir tanto la resistencia mediante ayuda de la proteína, como la ayudada por RNA (Tepfer, 2002).

La capacidad de producir plantas resistentes a virus es de gran significancia agronómica, ecológica y económica, particularmente para países como Colombia. A pesar de que se han realizado grandes esfuerzos para desarrollar tecnologías para mejoramiento de especies frutales tropicales, son muy pocos los informes sobre transformación genética de frutas tropicales. En muchos casos, poco se conoce de la genética de estas especies y los programas de mejoramiento son difíciles debido a la alta heterogeneidad de los materiales utilizados. Se encuentra un potencial enorme en las tecnologías modernas para el mejoramiento genético de frutales tropicales, como lo demuestra el presente trabajo. Con el fin de obtener desarrollos que tengan impacto real en el bienestar de la sociedad, las actividades deben articularse en programas conjuntos que involucren comunidad científica, productores y usuarios, enmarcados en políticas claras y definidas de desarrollo.

III Bioseguridad

El desarrollo de cualquier actividad humana tiene implicaciones para toda la sociedad. Por esta razón, la aplicación de la tecnología de genes en la obtención de cultivos transgénicos trasciende más allá del desarrollo y aplicación de la misma tecnología. Deben considerarse

cuidadosamente los aspectos técnicos, ecológicos, éticos, sociales, legales, culturales y económicos, enfrentados a una situación de malnutrición de la humanidad, marginalización económica y degradación ambiental. Los proponentes de su utilización ofrecen soluciones a problemas de producción agrícola y de calidad de alimentos, mientras que sus detractores advierten sobre posibles desastres ecológicos y peligros para la salud. La biotecnología moderna es una herramienta poderosa y valiosa que no solamente proporciona nuevas estrategias para enfrentar problemas y limitantes, sino que simultáneamente plantea inquietudes y consideraciones concernientes a un uso adecuado y seguro (Traynor *et al.*, 2002). Por las anteriores razones, la mayor responsabilidad de quienes trabajen en transformación genética es garantizar la seguridad del producto tanto para el usuario, como para el ambiente y para la sociedad.

Es claro que la biotecnología ofrece un poderoso conjunto de herramientas para el mejoramiento y producción de cultivos, y que tiene la posibilidad de procurar beneficios significativos tanto al consumidor como al ambiente; igualmente se considera que la biotecnología puede revolucionar las estrategias necesarias para conservar la biodiversidad (NU, 2003). Sin embargo, debe mantenerse bajo evaluación permanente el posible impacto que su uso pueda tener sobre los sistemas agrícolas productivos, sobre los ecosistemas naturales y sobre la salud, así como considerar las consecuencias, tanto positivas como negativas que sus impactos puedan ocasionar. Las consideraciones que giran alrededor de la aplicación de la tecnología de genes en los cultivos agrícolas involucran varias categorías que pueden ser agrupadas en forma amplia en aspectos de seguridad del alimento, seguridad ambiental, así como implicaciones éticas, culturales y de impacto socio-económico (Traynor *et al.*, 2002).

Debido a estas implicaciones, y a la consideración de que, con el fin de que sean realmente útiles, los productos de la transformación genética deben ser seguros para el usuario y para el ambiente, se han desarrollado estrategias que regulan el uso y aplicación de los organismos modificados genéticamente, con el fin de obtener los máximos beneficios sociales de su utilización. Considerables esfuerzos internacionales, regionales y nacionales buscan desarrollar los mecanismos para, por un lado, garantizar el uso adecuado de los desarrollos biotecnológicos y, por otro, facilitar el acceso a sus beneficios para toda la sociedad a través de regulaciones sobre bioseguridad. En este contexto, la bioseguridad se define como el desarrollo de instrumentos para el estudio y manejo de los posibles efectos adversos del uso de organis-

mos modificados genéticamente –producto de la biotecnología moderna–, con el fin de garantizar la salud, el medio ambiente y la seguridad alimentaria y la prevención a posibles perjuicios resultado de la actividad humana.

Las normas y regulaciones en bioseguridad surgieron como respuesta a inquietudes de la comunidad científica y de la sociedad hacia los impactos causados por la aplicación de desarrollos tecnológicos e industriales. Es así, como por primera vez en la historia de la humanidad, los desarrollos tecnológicos y sus aplicaciones son cuidadosamente estudiados y evaluados, antes de usarse en forma comercial. Los cultivos GM son sometidos a una serie rigurosa y meticulosa de análisis, antes de ser aprobados y entregados al público. Agencias internacionales como la Organización Mundial de la Salud (OMS), la Organización para la Agricultura y la Alimentación (FAO) han participado en el desarrollo de guías para el análisis de los productos, entre los cuales se encuentra el CODEX *alimentarius*. Estas evaluaciones previas, requeridas para su aprobación, incluyen estudios del producto como alimento, sus efectos en salud y evaluaciones de efectos en el ambiente (AGBIOS, 2002). Independiente de la aprobación en un país dado, cualquier país receptor desarrolla sus propias regulaciones y las ajusta a sus necesidades y condiciones.

Como instrumento a nivel mundial en términos de seguridad de las aplicaciones de la biotecnología moderna, se cuenta con el Protocolo de Cartagena de Bioseguridad de la Biotecnología, del cual Colombia es signatario, ratificado por la Ley 740 de 2002. El Protocolo de Cartagena de Bioseguridad se deriva de los compromisos del Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB) y se constituye en un instrumento jurídicamente común en los países signatarios que lo ratifican. Su objetivo principal es garantizar un nivel adecuado de protección para la transferencia, uso y aplicación segura de los organismos modificados genéticamente que puedan tener efectos adversos en la conservación y uso sostenible de la biodiversidad, o sobre la salud humana.

En la evaluación de los posibles peligros y riesgos asociados con las nuevas tecnologías, la pregunta adecuada no es cómo reducir los riesgos potenciales a cero, dado que en ninguna actividad humana, por sencilla que sea, se presenta posibilidad de riesgo cero, sino cuáles son realmente los riesgos potenciales relativos de las nuevas tecnologías, comparados con los riesgos potenciales de las tecnologías con las cuales éstas compiten. Adicionalmente debe evaluarse cuáles son los riesgos que conlleva la sobre-regulación, la no implementación de

las nuevas tecnologías y cómo se va a evaluar la relación costo-beneficio.

El vocablo “riesgo” presenta diferentes significados para las personas, dependiendo de sus valores y de sus antecedentes culturales y sociales, así como de las situaciones circunstanciales. En términos generales, se puede asimilar en términos de amenaza o daño. Al considerar la magnitud del daño potencial y su posibilidad de ocurrencia es cuando se calcula realmente el riesgo, es decir que se expresa como una función matemática, no como un temor sin análisis. El efecto negativo o no deseado de un evento se conoce como amenaza. El riesgo por su parte es la expresión de la probabilidad o posible tasa de ocurrencia de esa amenaza (Traynor *et al.*, 2002). La evaluación de riesgo se define frecuentemente como un proceso científico para calcular niveles cuantitativos o cualitativos de riesgo, incluyendo estimativos sobre posibles efectos en salud y otras consecuencias, así como el nivel de incertidumbre en esos cálculos, independiente de factores emocionales que influyen en la percepción de riesgo. Los análisis de riesgo implican varias consideraciones: a) la posibilidad de peligro o amenaza; b) la probabilidad de ocurrencia del mismo; y c) las consecuencias si se presenta. El objetivo de la evaluación de riesgo es producir información neutral, objetiva y transparente como elemento para la toma de decisiones (AGBIOS, 2002). Lo anterior implica que muchos peligros potenciales no representan riesgos reales, y que la existencia de un peligro no implica necesariamente un daño significativo resultado de la actividad, dado que el peligro puede no manifestarse (NRC-CEI, 2002).

En una evaluación de riesgo de un cultivo GM las principales interrogantes que surgen en el proceso de análisis incluyen: ¿Qué se considera seguro? ¿Cuáles amenazas representan realmente peligro para la salud o el ambiente? ¿Cómo pueden reducirse a un mínimo? ¿Cuáles son las alternativas de este producto (tecnología)? ¿Cuál es el beneficio de utilizarlo? ¿La comunidad (sociedad) lo necesita? ¿Cuál es el análisis costo-beneficio? ¿Cuáles son los problemas o limitantes que resuelve este producto? ¿Su utilización representa impactos más benéficos que el sistema convencional? ¿Su uso permite un manejo ambiental más amigable? ¿Cuál sería el costo de no utilizarlo? Por otro lado, en el caso específico de la utilización de cultivos modificados genéticamente, debe recordarse que la mayoría de las preocupaciones generadas por su uso, se refieren a los mismos impactos causados por los cultivos y alimentos convencionales, algunos de los cuales se están tratando de enfrentar precisamente con el uso de las nuevas tecnologías, como es el caso de la necesidad de acceder a genes de interés, de reducir el

uso de agroquímicos y buscar sistemas más amigables ambientalmente. En este sentido la sustitución de un cultivo tradicional por uno transgénico no añadiría ningún daño adicional al medio ambiente; por el contrario, el impacto ambiental puede reducirse si con el cultivo transgénico se logra un mayor rendimiento agrícola y por lo tanto se necesitará deforestar o limpiar menos terreno para producir lo mismo.

Los sistemas de introducción de variabilidad genética, tanto los convencionales (p.e. hibridación, mutagénesis), como los transgénicos, pueden ocasionar cambios en el genoma vegetal que pueden dar como resultado alteraciones no intencionales en las características de los cultivos. Se considera que los procesos transgénicos no presentan nuevas categorías de riesgo comparados con los procesos convencionales de mejoramiento de cultivos, pero que los caracteres específicos introducidos deben ser evaluados cuidadosamente (NRC-CEI, 2002). Actualmente, no se cuenta con regulaciones ambientales formales para la mayoría de cultivos convencionales, de tal manera que las normativas establecidas para los cultivos transgénicos son mucho más estrictas y rigurosas que para sus contrapartes convencionales. Es clara la necesidad de reevaluar los efectos ambientales potenciales de los cultivos mejorados en forma convencional. Esto lleva a un enfoque de precaución en la liberación no solo de cultivos transgénicos, sino de cualquier cultivo nuevo (cultivos exóticos), así como la introducción de cambios sustanciales en las prácticas agrícolas. Debe tenerse en cuenta que la cantidad de material genético nuevo adicionado a un ecosistema al introducir una nueva especie, es considerablemente mayor que al introducir solamente un transgen. La realidad es que modificaciones genéticas, ya sean grandes o pequeñas pueden tener consecuencias ambientales importantes.

En el caso de posibles efectos en la salud y del producto como alimento, se analizan aspectos como la seguridad individual del producto, alergenicidad, toxicidad, resistencia a antibióticos, composición, estudios bromatológicos, calidad nutricional, digestibilidad, y principalmente lo relacionado con el nuevo gen insertado (transgen) y sus productos (AGBIOS, 2002). Para que un producto proveniente de un cultivo GM entre en el mercado, es sometido previamente a estudios exhaustivos y se compara con productos similares convencionales. Como punto de partida para estos estudios se utiliza el Principio de Equivalencia Sustancial. Este concepto se basa en la idea de que un organismo existente utilizado como alimento puede servir como base de comparación cuando se evalúa la inocuidad de un alimento para el consumo ya sea humano o animal. El cultivo transgénico y sus productos

son comparados con su contraparte convencional, donde existe historia de consumo seguro (**Traynor et al.**, 2002). Después de una década de comercialización de alimentos provenientes de cultivos transgénicos, no hay un solo caso documentado o con evidencia científica sobre efectos nocivos en la salud debido al consumo de alimentos GM.

Entre los principales temores que han surgido con la aplicación de la manipulación genética y la utilización de plantas transgénicas para cultivos están la posible reducción de la biodiversidad, y la incorporación de genes “foráneos” en una especie. Algunas posiciones aducen que se pondrían en riesgo las defensas naturales adquiridas por individuos y especies a lo largo del proceso evolutivo. Por otro lado, otras posiciones plantean que se debe considerar la necesidad de incrementar la producción agropecuaria (800 millones de personas mal nutridas), así como contar con sistemas de producción ecológicamente más amigables, y los requerimientos para enfrentar el aumento de enfermedades infecciosas y aparición de plagas anteriormente desconocidas, que llevan a considerar un uso prudente de la amplia gama de posibilidades que ofrecen los desarrollos biológicos actuales (**Bryant**, 2001). Con el estado actual de conocimientos y tecnologías disponibles, parece que el impacto de DNA de origen transgénico parecería ser insignificante, comparado con la cantidad total de DNA libre (**Dale et al.**, 2002).

Desde una perspectiva científica, hay la necesidad de considerar los impactos potenciales de los cultivos transgénicos dentro del contexto de los efectos ambientales ocasionados por otras prácticas y tecnologías agrícolas tradicionales. Hay evidencia sustancial de que los efectos ecológicos de las prácticas agrícolas convencionales ejercen efectos simplificadores y desestabilizadores en los ecosistemas naturales adyacentes. Estos efectos son preocupantes porque son un factor en la reducción o pérdida de la capacidad de resiliencia de los ecosistemas, es decir, su capacidad de retornar a su estructura y función ecológica original a pesar del disturbio, lo cual sitúa al ecosistema en un posición de “ecosistema amenazado o en riesgo” (**NRC-CEI**, 2002). Uno de los impactos iniciales al ambiente se origina con las propias prácticas agrícolas tradicionales que incluyen la deforestación y la limpieza de matorrales, prácticas que se han venido aceptando durante siglos sin evaluación previa de sus consecuencias, porque hasta hace muy poco tiempo no había existido ningún tipo de conciencia de protección del medio ambiente. En este sentido la sustitución de un cultivo tradicional por uno transgénico no añadiría ningún daño adicional al medio ambiente; por el contrario, el impacto ambiental puede reducirse si con el cultivo

transgénico se logra un mayor rendimiento agrícola y por lo tanto se necesitará deforestar o aclarar menos terreno para producir lo mismo.

Epílogo

La tecnología de genes que permite la transformación genética ha demostrado que puede producir cambios significativos en la agricultura. Los cultivos transgénicos, en principio, no son más agresivos para el ambiente que los cultivos tradicionales. Más bien, los resultados de cerca de una década de comercialización de los cultivos transgénicos han mostrado que si son utilizados en forma cuidadosa y adecuada, pueden ser muy útiles para la agricultura sostenible. La habilidad de manipular genes, que permite alteraciones deliberadas, racionales y dirigidas del genoma de cultivos vegetales para el mejoramiento ya sea de sus características agronómicas, para mejorar su calidad nutricional o para la obtención de productos de interés, es una realidad aplicable que ha demostrado beneficios tanto al agricultor, como al usuario. Las aplicaciones adecuadas de la tecnología de genes, incluida la transformación genética de cultivos pueden dar como resultado un uso más amplio de la diversidad genética, ya sea de especies cultivadas o silvestres, para beneficio de la humanidad.

La transformación genética se articula perfectamente con los sistemas de manejo integrado de cultivos. Sin embargo, si bien, la biotecnología moderna tiene mucho que aportar al mejoramiento de cultivos, es una tecnología nueva y se requiere de una evaluación muy cuidadosa y rigurosa de los posibles riesgos que conlleva. Para poder utilizarlos en forma segura y conveniente, es necesario tener una comprensión profunda y técnicamente competente tanto sobre los beneficios como sobre los riesgos de los cultivos transgénicos, así como contar con los instrumentos normativos adecuados de forma tal, que se garantice la salud, el medio ambiente y la producción agropecuaria. En un país de alta diversidad biológica como Colombia es necesario fortalecer las capacidades para evaluación y gestión de los posibles riesgos involucrados con la utilización de cultivos transgénicos y desarrollar sistemas normativos que, a la vez que garanticen el uso seguro de los OGM para la salud y el ambiente, permitan acceder a los beneficios de su aplicación.

Uno de los beneficios de la transformación genética de cultivos en el mantenimiento y el incremento de la agrobiodiversidad es la reducción en el uso de productos químicos cuyo impacto en el ambiente es bien conocido. En relación con la protección de cultivos, uno de los cam-

pos que se encuentra en estudio intensivo utilizando los avances moleculares y en genómica (estudio de secuencias, funciones y expresión de los genes) es la caracterización y análisis de genes vegetales que regulan los procesos de crecimiento y desarrollo vegetal, las adaptaciones a las condiciones ambientales extremas (salinidad, sequía, heladas) y especialmente, los mecanismos de defensa contra insectos y patógenos. El avance en los estudios de los “perfiles de expresión” permitirá determinar el nivel de expresión de ciertos genes, y evaluar el efecto de modificaciones y perturbaciones ambientales sobre la expresión de los genes que son en últimas, quienes definen la capacidad de respuestas y adaptación de un organismo a los cambios en su entorno. Estos desarrollos permitirán a los biólogos moleculares manipular las vías de control y expresión de genes, para estimular respuestas más rápidas a los diferentes problemas o requerimientos del fitomejoramiento.

Bibliografía

- ABSP – Agricultural Biotechnology Support Project II.** 2004. Genetically Engineered Organisms. Public Issues Education Project. www.geo.pie.cornell.edu
- Agbios - Agriculture & Biotechnology Strategies, Inc.** 2002. Essential Biosafety™. A comprehensive source of scientific and regulatory information. CD-ROM^{2nd} Edition.
- Arthur, C.** 2003. Report finds GM crops are good for environment. <http://www.checkbiotech.org>
- Baulcombe, D.C.** 1996. Mechanisms of pathogen-derived resistance to viruses in transgenic plants. *Plant Cell* **8**, 1833-1844.
- Beachy RN, S. Loesch-Fries and N.E. Tumer.** 1990 Coat protein-mediated resistance against virus infection. *Annu. Rev. Phytopathol.* **28**, 451-474.
- Beachy RN.** 1997. Mechanisms and applications of pathogen-derived resistance in transgenic plants. *Curr. Opin. Biotechnol.* **8**, 215-220.
- Benschel D., S.S. Pappu, C.L. Niblett, F. Varon de Agudelo, F. Morales, E. Hodson, E. Alvarez, O. Acosta and R.F. Lee.** 1996 A strain of Soybean Mosaic Virus infecting *Passiflora spp.* in Colombia. *Plant Dis.* **80**, 258-262.
- Birch RG.** 1997. Plant Transformation: Problems and strategies for practical application. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **48**, 297-326.
- Bryant, P.J.** 2001. Biodiversity and conservation. A hypertext book. School of Biological Sciences, University of California, Irvine, U.S.A. <http://darwin.bio.uci.edu/~sustain/bio65>
- Cancino-Escalante O y E. Hodson-de-Jaramillo** 1994 Cultivo de tejidos y micropropagación en “maracuyá” *Passiflora edulis* var *flavicarpa* Degener. *Revista Tablero* **47**, 81-83.
- Chrispeels, M.J. and D.E. Sadava.** 2003. *Plants, Genes and Crop Biotechnology*. Second Edition. American Society of Plant Biologists and the ASPB Education Foundation. Jones and Bartlett Publishers, Salisbury, Massachusetts, U.S.A.
- Dale, P.J., B. Clarke and E.M.G. Fontes.** 2002. Potential for the environmental impact of transgenic crops. *Nature Biotechnology* **20**, 567-574.
- Daniell, H.** 1999. Environmentally friendly approaches to genetic engineering. *In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant* **35**, 361-368.
- Daniell, H., M.S. Khan and L. Allison.** 2002. Milestones in chloroplast genetic engineering: an environmentally friendly era in biotechnology. *TRENDS in Plant Science.* **7**, 84-91
- Fagard, M. and H. Boucheret.** 2000. (Trans)Gene silencing in plants: How many mechanisms? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **51**, 167-194.
- Green, D.** 2002. GM crops could save endangered birds. <http://www.checkbiotech.org>
- Hodson de Jaramillo, E.** 1999. *Agrobacterium*-mediated transformation of *Passiflora edulis* for Potyvirus resistance. Ph.D. Thesis, University of Nottingham.
- James, C.** 2003. Preview: Global Status of Commercialized Transgenic Crops: 2002. ISAAA Briefs No. 30: ISAAA Ithaca, N.Y. www.isaaa.org
- Kirby A.** 1999. GM crop can help environment. <http://www.biotech-info.net>
- Nil, K.** 2002. Let the facts speak for themselves: The contribution of agricultural crop biotechnology to American farming. American Soybean Association, St. Louis, MO. Interim Report – 16 September 2002. <http://www.tomorrowbounty.org/library/prepubvs91502a.htm>
- NRC-CEI National Research Council Committee on Environmental Impacts.** 2002. *Environmental Effects of Transgenic Plants*. National Academy Press, Washington, D.C.
- NU- Naciones Unidas.** 2003. Efectos de las nuevas biotecnologías, prestando particular atención al desarrollo sostenible, incluida la seguridad alimentaria, la salud y la productividad económica. Informe del Secretario General. 58º periodo de Sesiones de la Asamblea General. Documento A/58/76.
- Pappu, S.S., R. Brand, H.R. Pappu, E.P. Rybicki, K.H. Gough, M.J. Frenkel and C.L. Niblett.** 1993 A polymerase chain reaction method adapted for selective amplification and cloning of 3' sequences of Potyviral genomes: application to Dasheen Mosaic Virus. *J. Virol. Methods* **41**, 9-20.
- Sambrook, J., E.F. Fritsch and T. Maniatis.** 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. 2nd Ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York, USA.
- Sanford, J.C. and S.A. Johnston.** 1985 The concept of parasite-derived resistance-deriving resistance genes from the parasite's own genome. *J. Theor. Biol.* **113**, 395-405
- Tepfer, M.** 2002. Risk assessment of virus-resistant transgenic plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* **40**, 467-491.
- Traynor P.L., R. Frederick and M. Koch.** 2002. *Biosafety and Risk Assessment in Agricultural Biotechnology (A Workbook for Technical Training)*. The Agricultural Biotechnology Support Project, Institute of International Agriculture, Michigan State University, USA.

- van de Boogaart, T., G.P. Lomonosoff and J.W. Davies.** 1998. Can we explain RNA-mediated virus-resistance by homology-dependent gene silencing? *Mol. Plant-Microbe Interact.* **11**, 717-723.
- Varón de Agudelo, F., M. Castaño, J.A. Arroyave, A.C. Velasco, C. Vuillaume y F.J. Morales.** 1992. Complejo viral que afecta plantaciones de maracuyá. (*Passiflora edulis* Sims.) en el Valle del Cauca. *Fruits* **47**, 321-329.
- Vasil, I.K.** 1999. Plant biotechnology: Achievements and opportunities at the threshold of the 21st century. En: *Plant Biotechnology and In Vitro Biology in the 21st Century*. Altman *et al.* (Eds). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Waterhouse, P.M., H.W. Graham and M.B. Wang.** 1998. Virus resistance and gene silencing in plants can be induced by simultaneous expression of sense and antisense RNA. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **95**, 13959-13964.
- Wright, S.** 2003. GM cotton may cut pesticides. <http://checkbiotech.org>
- Zupan, J.R. and P. Zambryski.** 1997. The *Agrobacterium* DNA transfer complex. *Crit. Rev. Plant. Sci.* **16**, 279-295.

Recibido el 4 de marzo de 2004.

Aceptado para su publicación el 10 de marzo de 2004.

THE OPTIONS OF PLANT ORGANISMS FOR THE DEVELOPMENT OF NEW TYPES OR TYPOGENESIS IN PLANTS

por

Wolfgang Hagemann*

Resumen

Hagemann W.: The options of plant organisms for the development of new types or typogenesis in plants. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **29** (110): 25-42, 2005. ISSN: 0370-3908.

Este artículo trata sobre el método morfológico comparativo (tipología) combinado con estudios de desarrollo para mejorar el conocimiento de las relaciones filogenéticas entre diversas formas de plantas. El método se ilustra con dos ejemplos; el primero alude a las relaciones filogenéticas existentes entre las hepáticas y los helechos, casi todos de tipo-repens abierto. El segundo ilustra la relación más compleja existente entre las angiospermas primitivas, tipo árbol, las cuales retornaron a la condición de arbusto o hierba perenne y aun a la de plantas delgadas tipo-repens abierto. El tipo del sinflorescencia característica de las angiospermas desempeña un papel central en este desarrollo aun si se suprime esta última etapa.

Palabras clave: tipogénesis, plantas.

Abstract

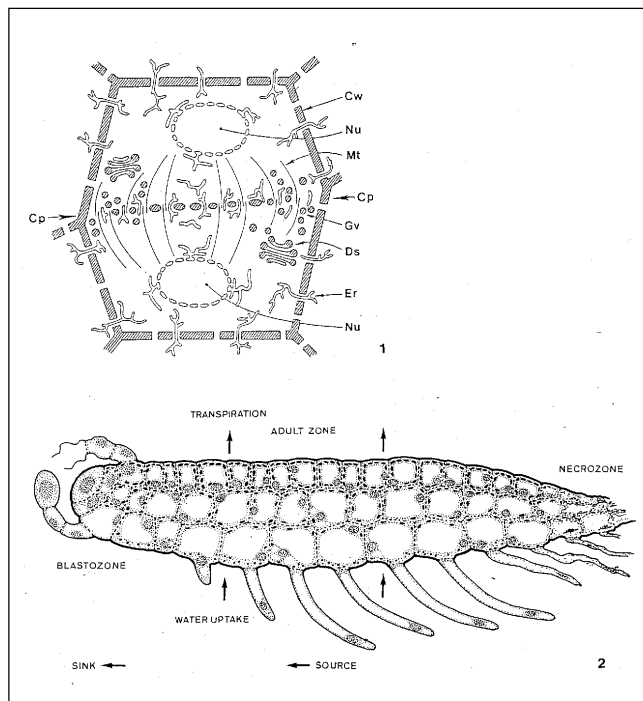
The presented paper deals with the comparative morphological method (typology) combined with developmental studies as a means for understanding phylogenetic relations between different plant forms. This method becomes illuminated by two examples. The first are the phylogenetic relations between liverworts and ferns from which many follow the open repens-type. The second illuminates the much more complicated relations between the primitive, tree-like angiosperms which returned via shrubs and herbal perennial plants to the delicate plants of the open repens-type. The angiospermic synflorescence-type plays a central role in this evolutionary pathway even if it becomes relinquished by the last step.

Key words: plants, typogenesis.

* University of Heidelberg, Germany.

Classic comparative plant morphology, as Wilhelm Troll left us behind in his magnificent work, needs more attention and further critical development to play its essential role in modern biology. This should be done in steady exchange with those experimental sciences to which typology provides the organismic basis. Comparative morphology allows not only a first insight into the relations between the organisms of a common type, but has beyond that the capacity to give insight into the relations between different types, i.e. to find out the different pathways for possible typogeneses. The so-called synthetic theory of evolution denies this (see **Reif et al.** 2000). But in my opinion this theory is indeed in many respects insufficient to solve especially macroevolutionary problems as long, as the organisms are seen only as objects of environmental influences, i.e. mutation and selection as the factors driving evolution (**Weingarten**, 1993:280). The typological construction cannot be changed in any direction, but only in such a way that life of the modified organism is warranted. This makes the organism a subject in evolution, which offers only certain developmental options for constructive changes. The knowledge of these allows to predict possible typogeneses (**Hagemann**, 2000). Therefore, the organism, which is the entity of life, must be placed in the center of biology for understanding typogenesis.

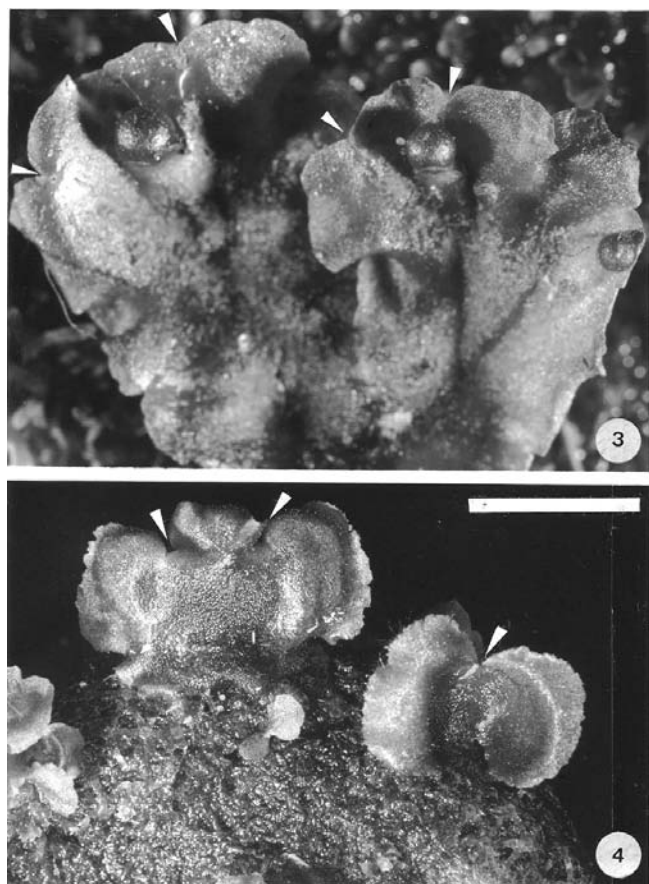
Another correction of the theoretical fundaments of plant biology is also urgently needed, namely the classic cell theory, which estimated cells of higher plants as its "elementary organisms" (**Brücke**, 1861, **Sitte** 1998:2, 36). So-called land plants, such as bryophytes, pteridophytes, and seed plants, have a phragmoplastemic structure. I introduced the term "phragmoplastem" for the type of tissue of all these plants (**Hagemann**, 1982, 1992). It expresses that cell divisions in land plants produce by no means individualized living units, as the term "elementary organisms" suggests. Instead of this, cell division means the integration of new cell walls into the growing plant organism. This integration becomes realized by the phragmoplast, which becomes established by the persisting spindle apparatus together with a dense ER-network between the daughter nuclei after mitosis. The remaining spindle elements are further used for transport of Golgi-vesicles containing the wall materials. They become fused on the periphery of the centrifugally growing cell plate and this again conserves thousands of plasmodesmata passing the cell plate (Fig. 1). On the one hand, the protoplast permeating the wall system of the whole plant, behaves as a unit, as is on the other hand the wall skeleton of the plant. Thus, cell division in higher plants provides subdivision without interrupting the organismic unit. This



Figures 1-2: 1. Phragmotomy of a plant cell, the basis of the phragmoplastem. Cw cell wall with plasmodesmata, Nu nucleus, Mt microtubuli of the phragmoplast, Cp cell plate, Gv Golgi vesicles, Ds dictyosome, Er endoplasmatic reticulum connected through plasmodesmata. 2. Open repens-type of a simple, thalloid liverwort or fern gametophyte with its functional zones.

is the solution of the problems occurring with organismic growth.

The vegetation body of small primitive land plants has an open, frondose, dorsiventral, and polar structure, such as those of Metzgeriales, e.g. *Pellia epiphylla* or the gametophytes of ferns, such as *Stenochlaena tenuifolia* (Figs. 3-4). They represent, what I have called the open, frondose repens-type, an evergrowing and everdying plant creeping endlessly over the ground (**Hagemann** 1999, 2000; Fig. 2). Such an organism expresses its polarity by its growing pole and dying pole. The first is represented by the blastozone, the second by its necrozone (**Hagemann & Gleissberg**, 1996). Blastozones are those parts of apical meristems which are responsible for primary morphogenesis, i.e. the establishment of the primary organismic form elements of the plant body. The frondose thallus is formed by a marginal blastozone growing horizontally. It forms under the influence of gravity a leaf-like structure with different dorsal and ventral sides. Prevailing thickening growth of the central blastozone forms a winged midrib. The polarity between the blastozone and the necrozone together with gravity, light,



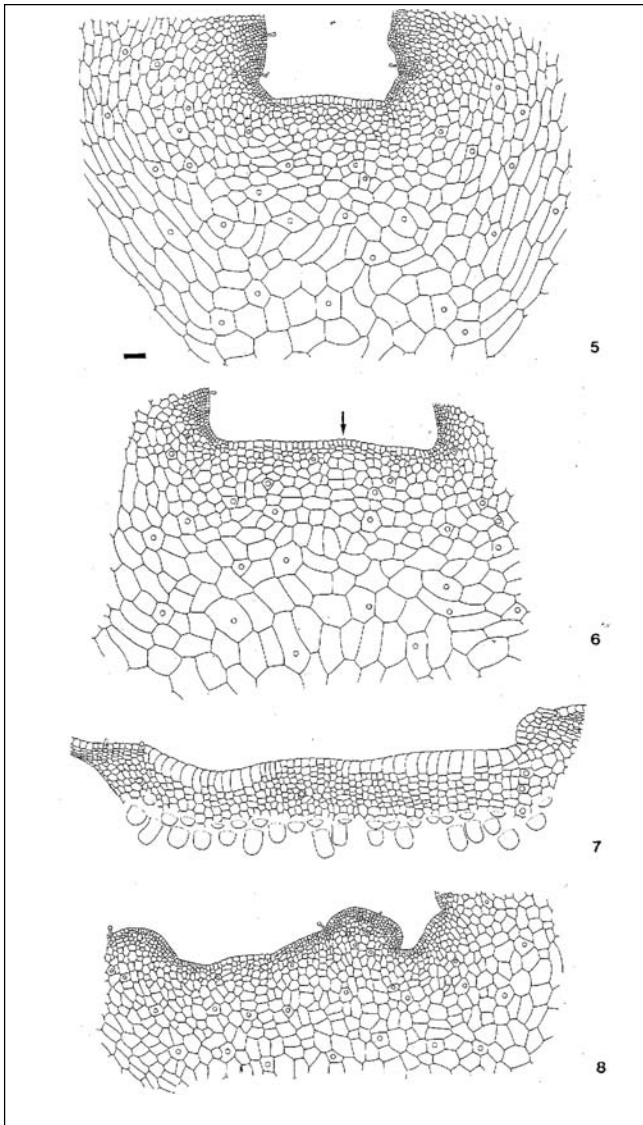
Figures 3-4: 3. *Pellia epiphylla* after several dichotomies from above with three sporogonia, which develop on the bases of the midlobes between two branches. The situation of the smallest sporogonium is not clearly visible. 4. Two gametophytes of *Stenochlaena tenuifolia*, unbranched plant (right hand side) and once branched (blastozones marked by arrow heads, bar = 5 mm).

and water supply engenders a lot of differences between the poles, dorsal and ventral sides, photosynthesis and storage sites. The resulting gradients cause transport of substances (moving of materials) between sources and sinks, such as water transport in the wall system between the ventral and the transpiring dorsal side. Metabolites move between photosynthetic active tissues on the light exposed, adult dorsal side and the blastozones, meristems and storage sites as the sinks for those products. Thus, tissue differentiation is the consequence of certain claims to organismic regions. Those effects, which dominate local tissues, cause their specific differentiation, e.g. transport of metabolites cause procambium differentiation, and later vascular bundles with more specialized transporting tissues. The organism, not the single cell, decides on tissue differentiation by special usage of certain tissue zones in the growing organism.

After the establishment of the primary form, the tissue of the blastozone -the promeristem (**Sussex & Steeves**, 1967, **Esau**, 1977:272, **Sachs**, 1991:131)- enters a phase of accelerated growth with the effect of declining cell dimensions in the so-called transition zone **Popham**, 1951, **Esau**, 1965:96, **Stevenson**, 1976). Within the transition zone tissue differentiation begins with the establishment of the primary histogenes, as are the protoderm, procambium, and the quickly extending groundhistogen (**Sachs**, 1991:131) which produce during further growth the final tissue organization of the adult vegetation body (final histogenesis: Hagemann 1999). In our gametophytic examples inner histogenetic differentiation stays in a simple condition without the differentiation of procambium, which may occur in other examples of Metzgeriales, such as *Metzgeria*, *Pallavicinia* or *Hymenophyllum* (**Hagemann**, 1999). But in *Pellia* and *Stenochlaena* gametophytes the protoderm differentiates certain appendages, as are trichomes, rhizoids, and gametangia (Figs. 2-4).

One of the most important processes of primary morphogenesis is blastozone fractionation which produces dichotomous branches and leaves of ferns and seed plants. Dichotomous branching can easily be observed in the gametophytes of *Stenochlaena* (Figs. 4 and 5-8). Blastozone fractionation is a mutual effect between growth of the blastozone and growth in the transition zone beneath the first. The marginal blastozone is clearly marked by its big marginal initials (Fig. 5). Especially in the flanks of it the marginal tissue, included the marginal cells, become rather quickly subdivided, thus producing the lateral thallus wings. This transition is also seen beneath the marginal blastozone, although the transition tissue is not as extremely small-celled, as it is in the flanks. This is the consequence of rapid extension of the ribs ground tissue. During growth the blastozone dilatates, until it reaches double width. In this moment the fractionation can be observed. The transition zone integrates the center of the blastozone and divides it into two equal fractions (Figs. 6-7). The tissue of the central transition zone grows out as a small-celled midlobe between two equal blastozones. The midlobe contains the two opposed inner wings of the two resulting thallus branches (Fig. 8). After the fractionation, the plant grows in the form of an Y with two marginal blastozones. But after some time, when the progressing necrozone of the plant reaches its branching point, the process turns out as a vegetative (clonal) multiplication of the organism.

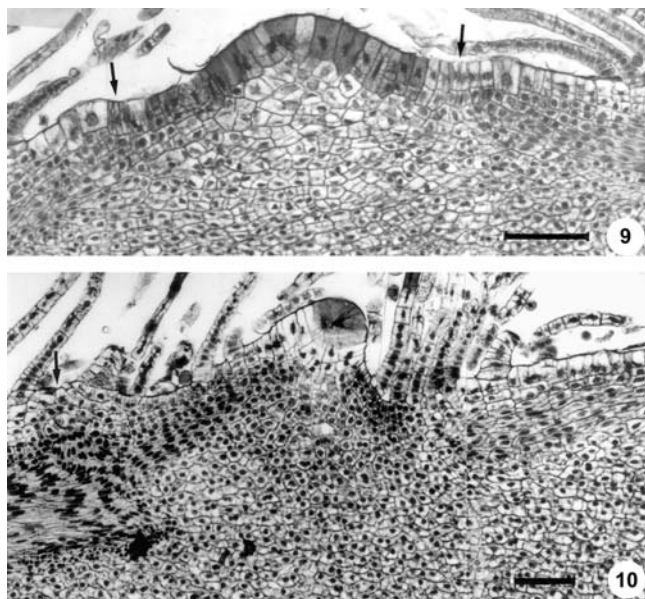
In shoot differentiation blastozone fractionation leads to the isolation of leaf marginal blastozones from the ra-



Figures 5-8. Gametophyte of *Stenochlaena tenuifolia*: blastozone fractionation. **5.** normal blastozone seen from above. The median part with isodiametric cells under extension growth is the thickened costa. On the flanks the “prosenchymatic” wings are seen which push the wings around the apical sinus. **6.** Cor-robated blastozone starting the fractionation, seen from above. The extending ground parenchyma of the costa expands fan-like. Beneath the central part of the blastozone periclinally extending ground parenchyma with predominating anticlinal wall integration can be observed. Below this region in the center of the midrib, prosenchymatic extension of central tissue begins (arrow). Above this region, the blastozonal cells become smaller and the blastozone somewhat vaulted. **7.** The blastozone shortly later seen from underneath showing the necks of the youngest archegonia. The small-celled midlobe is now clearly outlined. Its marginal initials have not assumed extension growth. **8.** The midlobe has grown and includes new parts of small-celled blastozone tissues from the flanks. Marginal glands signalize histogenetic differentiation. Circles mark the position of glandular hairs. (bar = 100 μ m, from Hagemann 1999).

dial shoot blastozone (Figs. 9-11). The radiallity of the shoot is the consequence of vertical growth, which withdraws the shoot from the effect of crossing gravity in the situation of horizontally growing plants. The nearly radial condition of the apical blastozone has a lobed outline (Fig. 11). The fractionation of the leaf blastozones leaves gaps in the margin of the shoot blastozone which slowly become filled up. This can easily be demonstrated by the apical blastozone of *Dryopteris filix mas* (Figs. 9-10). The blastozone is crowned by a three-sided apical initial and changes on its basis into the cup-shaped transition zone. The oldest blastozone lobes reach far beyond the transition zone (Fig. 9), which then grows outwards interrupting the oldest parts of the lobe from the stem blastozone by extreme, small-celled transition tissue. The crescent-shaped leaf blastozone has thus reached independency (Fig. 10). The fractionation process demonstrates convincingly that the usual hypothesis of the developmental physiologists, such as **Wardlaw** (1968: 131), **Steeves** (1961), **Steeves & Sussex** (1989:134, **Steeves et al.**, 1993), namely that leaf sites begin their existence as radial growth centers, is not in accordance with the organization of the shoot apex (**Hagemann**, 2002). The differentiation of a leaf initial with two cutting faces begins already before the fractionation is accomplished. The small-celled transition zone above the leaf primordium produces the leaf gap (Fig. 11). Already before the fractionation, the shoot blastozone lobes have induced the procambial histogene which after the fractionation follows further growth of the marginal leaf blastozone. This coherency of organismic form differentiation can never be understood from the viewpoint of the classic cell theory. After the constitution, the marginal blastozone forms the wave-like acrovergently curved leaf primordium, which produces on its part a medianly positioned and endogenously growing first root primordium (Figs. 10-11).

All construction elements, such as the leaves, stems, and roots of the cormus-type, as do the bones of the vertebrate skeleton, have constant positional relations with one another (Fig. 15). This was already discovered by J.W. v. **Goethe** (1790, s. 1982), who argued “Dagegen ist das Beständigste der Platz” (“most constantly is the position”). He developed thus typology, i.e. the identification of the positional relations between the construction elements, as the fundamental method of the comparative morphology. Identity of position was later termed “homology” by **Owen** (1848). Contrary to this, Owen defined equally formed construction elements with different positional relations as “analogous”. **But Darwin** (1859) defined more precisely “nonhomologous” organs, which are formed



Figures 9-10: *Dryopteris filix mas*. 9. Radial section of the shoot apex. Shoot apical blastozone with apical initial and the two youngest leaf blastozones with their apical initials which become separated by small-celled fractionation zones. These had been separated from the shoot blastozone by the upwards spreading, cup-shaped transition zone beneath the blastozone lobes (arrows). 10. Young leaf blastozone with a remarkable, strong procambial strand and starting growth of the first root (arrow), whose initial gets just its tetrahedral form (bars = 100 μ m, from Hagemann 2002).

convergently by equal function as analogous. Classic examples are the axillary branches of Asparagaceae (phyllocladia) which have taken over the function of foliage leaves (Figs. 12-13).

How does the method of typology work? I shall try to answer this question in my further report by means of two examples. I have already used the cormus-type (Fig. 15). Plants of this type are the cormophytes: ferns and seed plants. The latter comprise Gymnospermae and flowering plants resp. Angiospermae. The differentiation of the shoot system into a green vegetative basis and a terminal flower resp. an inflorescence was defined by **Wilhelm Troll** (1964) as the synflorescence. Already **Goethe** (1790) developed the hypothesis that flowers are reproductive shoots. Above a vegetative shoot division with green trophophylls the shoot is continued in a terminal flower with reproductive leaves on a contracted stem division. The sequence of leaves in the flower is: sepals, petals, stamens, and carpels. As a rule, the latter use up the shoot blastozone and thus, the shoot becomes closed. This type of a flowering shoot is best represented *Magnolia kobus* (Fig. 14). Innovation of the System occurs by lateral

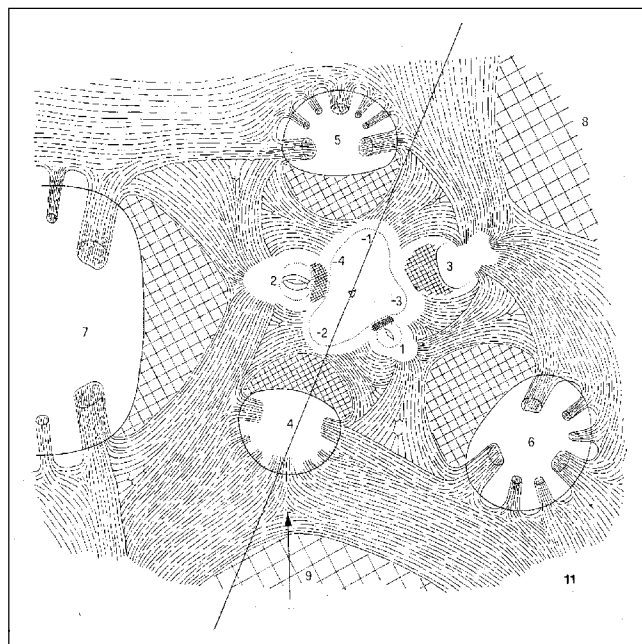
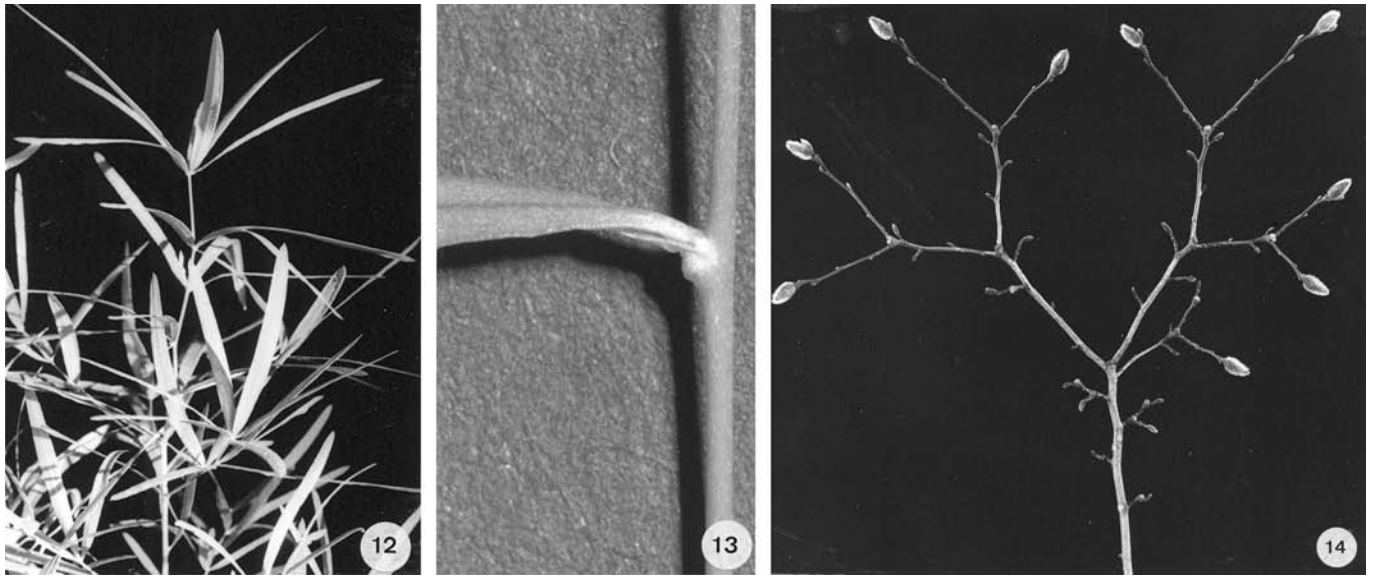
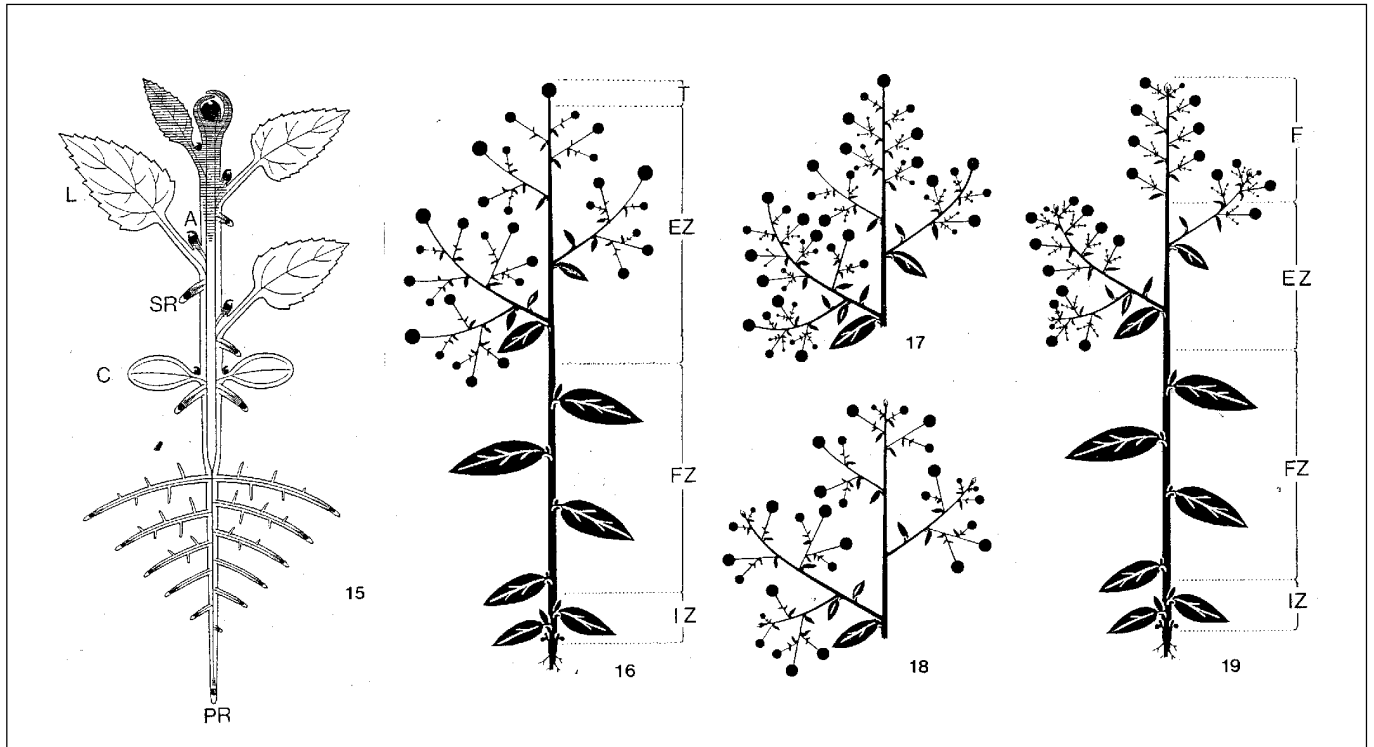


Figure 11: Sketch drawn from a series of cross sections through the apical dome of *Dryopteris filix mas*. 1 - 9 The youngest leaves, -1 - -4 prospective leaf sites in the stem blastozone which is marked by a stippled line and its apical cell. It has a lobed outline as a consequence of the fractionations between stem and leaf blastozones. Leaf gap parenchyma: cross-hatched. The procambial tissue is directed to the leaf primordia and surrounds even the prospective leaf sites which may be understood as attraction centers of transport of metabolites. The first root of a leaf becomes differentiated just below above the gusset beneath the leaf primordium (arrow beneath leaf 4). The inclined line marks the course of the sections of Figs. 9-10 (from Hagemann 2002).

branches developing in the axils of the trophophylls in an acrotonous sequence and this in turn provides a sympodial branch system in *Magnolia*, because the uppermost, strongest buds will repeat their mother shoot. But such furthering of the uppermost branches provides the option of proleptic branching sensu **Müller-Doblies & Weberling** (1984), i.e. during the same vegetation period the branches develop simultaneously with their mother shoot which occurs as a rule in tropical regions. If the axillary blastozones start growth simultaneously with their subtending leaf, then their early activity has an inhibiting influence on the growth of this leaf which stays in the condition of a bract. This I have termed the simultaneous branching type which characterizes synflorescences (**Hagemann**, 1990). The consequence is the branching type of the synflorescences (**Troll** 1964/69), whose most primitive ones are the "monotelic synflorescences" (Fig. 16) (**Weberling & Troll**, 1998: 423 ff). This



Figures 12-14: 12-13. *Asparagus falcatus*: Shoot system with leaf-like phyllocladia (12). 13 Shoot axis with a scale-leaf ubtending a phyllocladium (from Hagemann 2000). 14. *Magnolia kobus*: branch system of an older tree in early spring. The yearly growth units produce acrotonic axillary buds and terminate in a big flower bud. Only the two biggest, uppermost buds continue the branch system with fertile growth units. The older growth units terminate in a big scar left behind by the flowers (from Hagemann 1990).



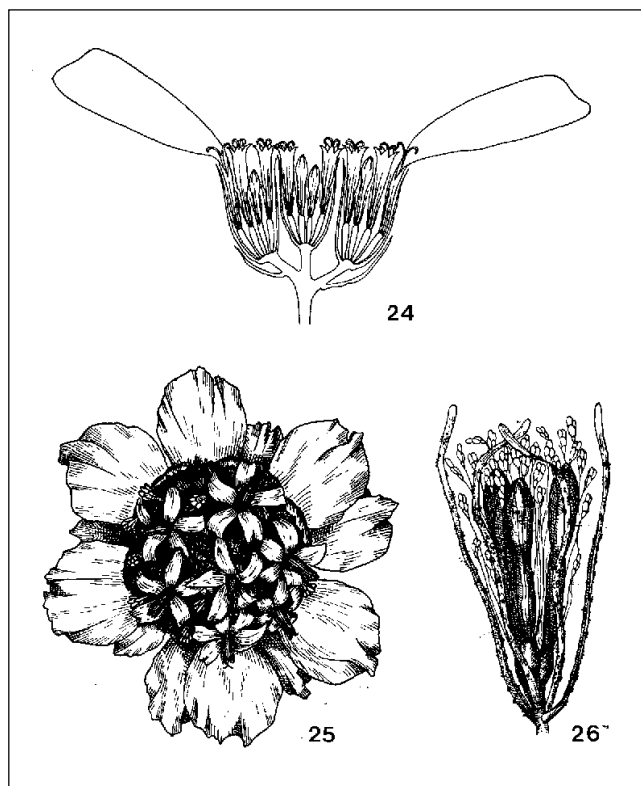
Figures 15-19: 15. So-called "Urpflanze" after Troll (1959:19). Shoot blastozones and root meristems black, PR branched primary root, C cotyledons, L leaves, A axillary buds, SR shoot-born roots. 16-19 monotelic and polytelic synflorescences. 16. Type of the monotelic synflorescence, 17. differentiated enrichment zone of a monotelic anthoblast, 18. truncated monotelic anthoblast, 19. polytelic synflorescence. IZ Innovation zone, FZ frondose zone, IZ + FZ trophotagma, EZ enrichment zone, T terminal flower, F florescence, EZ + T resp. EZ + F = anthotagma (Hagemann 1975).

is best represented by Rosaceae, such as *Rubus fruticosus* (Fig. 20). This is not only realized as observed in annual growth units of shrubs and many trees, but also in a lot of herbaceous plants, such as herbaceous Rosaceae and most Ranunculaceae. These plants develop a subterranean cataleptic innovation zone, the green, upright stem zone and further upwards the flowering zone becomes closed by the terminal flower (Fig. 16). The simultaneously growing branches were called “enrichment shoots” or “paracladia”, which repeat the main shoot above their insertion. Thus, the synflorescence included the vegetative basal zone producing the cataleptic innovation shoots (Müller-Doblies & Weberling, 1984), the paracladial zone (enrichment zone), and the terminal flower. All parts of the synflorescence below the terminal flower were united under the term “Unterbau” or the “hypotagma” Troll (1964:181). Mora-Osejo (1987) introduced for the flowering zone including the terminal flower the term “anthotagma” and for the vegetative zone the term “hypotagma”, and exchanged later the latter term later into “trophotagma” (Hagemann, 1990, Mora-Osejo & Gonzáles, 1995) to avoid confusion with Troll’s terminology. Thus, the type of the angiospermous monotelic synflorescence is a whole shoot system with its vegetative and innovative part, the trophotagma, and its reproductive part, the anthotagma. Innovation shoots are the founders of new generations of such synflorescences.

Thus, a type visualizes the organismic construction (“organization type”) of a given plant without answering causal relations. However, typology is an indispensable, propaedeutical means for causal questioning in as much, as the topographical conditions in the organism finally regulate development and differentiation step by step. Already early in his book “Vergleichende Untersuchungen über Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte” (“Comparative Studies on the Organization and Organismic Form within the Flower”) Troll (1928) differentiated between the plants “organization type” and the type of its “Gestalt”. The “gestalt-type” he understood as a recurrent type of form, i.e. he used it as an expression for the manifestation of equal forms in case of a different origin, e.g. the form of a “blossom” like that of *Rubus fruticosus* with calyx, corolla, androecium, and gynoecium, *Chrysanthemum leucanthemum*, a capitulum engendered by an involucrem, ligulate flowers and a disk of tubular flowers, or even a double capitulum like those by Troll (1928) used examples of *Syncephalantha decipiens* or *Myriocephalus gracilis* developed from densely aggregated capitulae which develop the ligulate flowers only in peripheral position of the whole aggregation (Figs. 21-26). The gestalt-type includes convergent forms which may develop from homologous or



Figures 20-23: 20-21. *Rubus fruticosus*: monotelic synflorescence, the terminal flower opens first (20). Flowers in anthesis and postfloration showing calyx, corolla, androecium and gynoecium (21). 22-23. *Chrysanthemum leucanthemum* flower head from below and above with involucrem and ray flowers (22) resp. ray flowers and tubular (disk) flowers (23) (original).

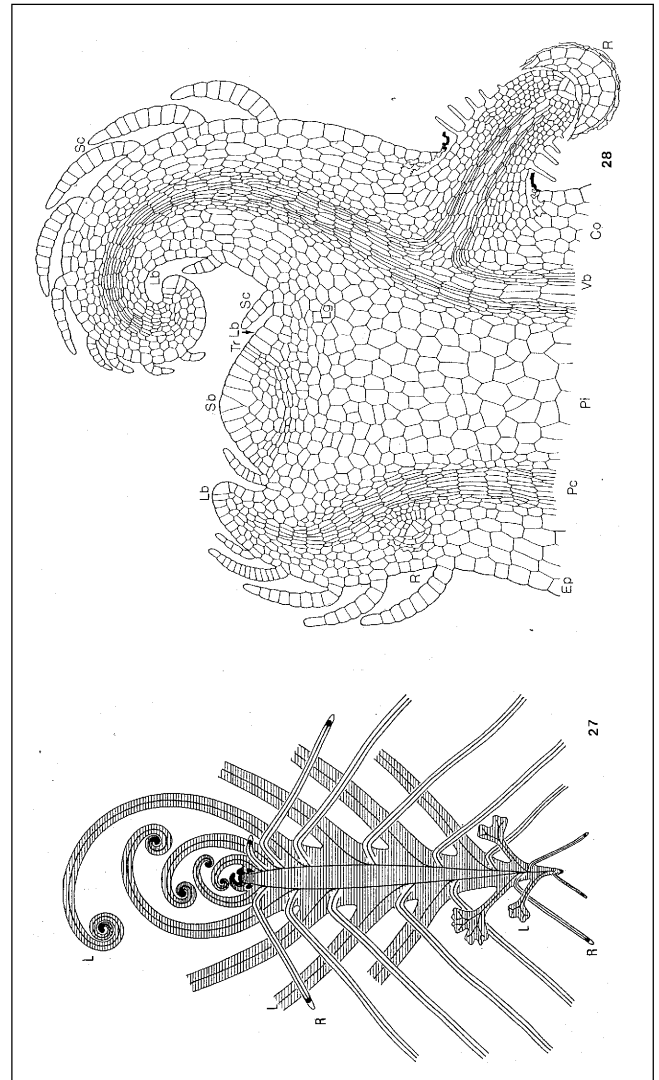


Figures 24-26. Secondary flower heads. 24. *Syncephalantha decipiens* with a terminal head and 25-26. *Myriocephalus gracilis*: secondary flower head from above (25) and a single flower head (26). (24 from Weberling 1989; 25,26 from Troll 1928).

analogous construction elements. Therefore, Troll distinguished between homologous and analogous convergences (**Hagemann**, 1977). In place of these terms, today the terms “parallelism” and “homoplasy” have been adopted (**Sanderson & Hufford**, 1996). Thus, in our examples, the gestalt-type is based on homoplasy and this means, the construction elements of the gestalt-type - the calyx of *Rubus* and the involucrem of *Chrysanthemum* are analogous construction elements in respect to their organization-types but homologous construction elements in the frame of the gestalt-type. Unfortunately, in his later practice, Troll worked only with the organization-type, as is usual in comparative morphology.

It was by far overlooked that a system of different categories of types, such as the organization-type and the gestalt-type are, offers a chance to discover phylogenetic relations existing between them. I think, Troll was aware of this but in consequence of his aversion to phylogenetic speculations, he delayed again and again the discussion of such problems. The necessity to change again the terminology of his synflorescence typology, to make the relations between the two types –monotely and polytely– really clear, was to hard a task for him. I shall refer to that later, when the relations between different synflorescence types will be treated.

Because the Gestalt-type may have originated from different organization-types, comparing of the latter shows up the possible ways for typological changes. An enlarged spectrum of different type categories may thus be useful as a tool for the demonstration of typological connections. As the “life-type” I see the wellknown antithetic change of generations, which were described first by **Hofmeister** (1851). The life-cycles of bryophytes, pteridophytes, and seed plants are different regarding life and reproduction of the haploid and diploid generations. All these plants have different haploid and diploid individuals. The life-type comprises both generations which seem to represent different types, certainly often only extremely reduced. This allows to perceive the morphological relations between the heteromorphous generations. Also different “types of development” exist in land plants. Therefore, the typological sketches of these should provide one with informations about the growing regions and their relations to the produced organs, i.e. the blastozones, necrozones, intercalary and cambium-like meristems, as e.g. demonstrates a diagramm of a developing dicotyledonous seed plant (**Troll**, 1973: 19) or of a fern (**Weber**, 1953: 7) (Figs. 14, 27). I shall now demonstrate the practice of such comparative typology at hand of the phylogenetic relations between the types of



Figures 27-28: 27. Cormus-type of a tree fern according to Weber (1953). 28. Anatomical aspect of the cormus-type (original). A shoot axis, L leaf, R root, Sb shoot blastozone, Lb leaf blastozone, Sc scale, Tr transition zone, Lg leaf gap, Ep epidermis, Vb vascular bundle, Pc procambium, Pi pith, Co cortex.

bryophytes and ferns and between the different types of angiospermous synflorescences.

At first, I present the life types of a frondose liverwort and a fern (Figs. 3, 4, 27-30). Their frondose gametophytes are of the same open repens-type and both produce the same appendages: trichomes and rhizoids in comparable positions. Both are able to branch dichotomically (Figs. 3-4). Gametophytes of liverworts, such as *Fossombronia tuberifera* –minutely depicted by **Goebel** (1930: 783)– and ferns, such as *Anogramma leptophylla* (**Hagemann** 2000),

conincide also in other special structures, e.g. in producing small tubers for storage of starch and in both cases these may serve as marsupia (Figs. 31-33). The gametangia of bryophytes and ferns are structurally the same. But a single, meaningful difference is their position. In *Pellia*, as in other liverworts, archegonia are produced on the upper side of the plant, in ferns on the lower side near the marginal blastozone (Figs. 29-30, 42-44). This lends ferns the option that their diplonts breaking through the archegonia will directly contact the soil what is impossible for the sporogonium of bryophytes (Figs. 29, 30, 34).

Contrary to the haplonts, the diplonts of bryophytes and ferns are totally different. The sporogonium of a liverwort lacks a blastozone and therewith a vegetation body at all. It is nothing more than a spore capsule with auxiliary means serving nourishment (the foot), exposition (seta), and spore release (capsule opening mechanisms and elaters) which become exclusively differentiated and developed inside the archegonium. After spore release the sporogonium dies. The gametophyte continues growth and produces new sporogonia every year again.

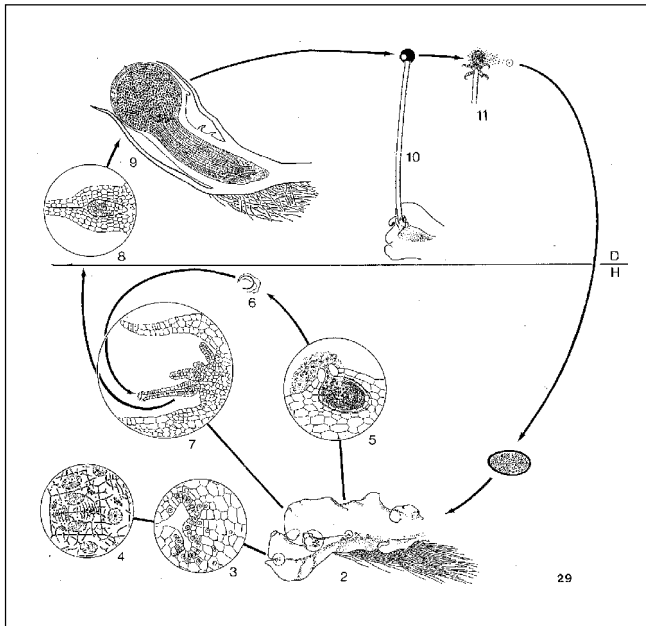
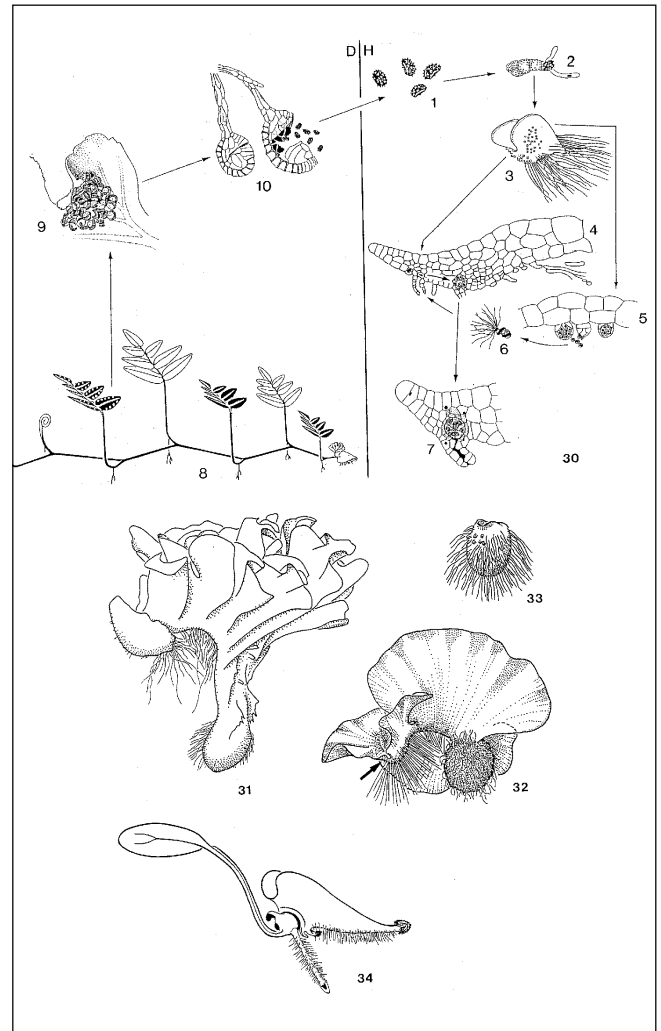


Figure 29: Life-type of *Pellia epiphylla*. H Haplontic phase, D diplontic phase. 1 Multicellular spore, 2 fully developed gametophyte with fractionating blastozone (3) and phragmotomy of a blastozone initial (4), antheridium extruding male gametes (5, 6), archegonium sorus (7), developing young sporogonium in a fertilized archegonium (8), embryotheca containing a ripe sporogonium (9) during winter, encovered by the midlobe (underside) and the involucre (upperside). The archegonial neck, venter, and the soral receptaculum - bearing some not fertilized archegonia - form the embryotheca which encloses the sporogonium totally. Elongated seta exposing the capsule (10) and opened sporangium releasing the spores (11) (original).

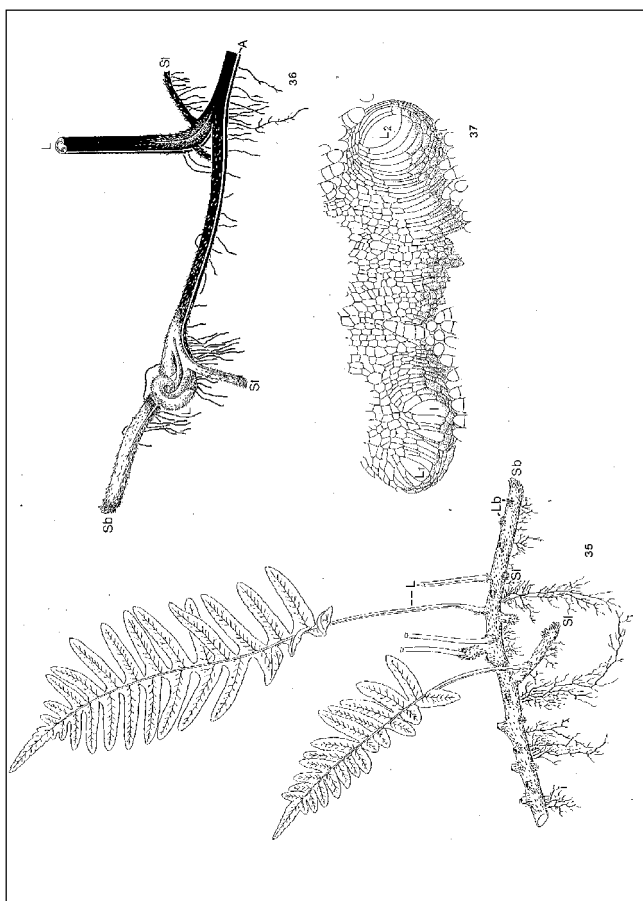
The fern sporophyte, as the homologon of the sporogonium in the life-type, is a rooted shoot, i.e. it represents the cormus-type which is in case of vertical growth a radial tree-like, in case of a more slender, creeping repens-type a dorsiventral vegetation body (Figs. 27, 28, 35, 36).



Figures 30-34: Life-type of a fern (*Hypolepis*). H. Haplontic phase, D diplontic phase. 1 Spores, 2 young gametophyte, 3 fertile gametophyte with archegonia and antheridia, 4 gametophyte with archegonia (longisection of its midrib), 5 section of a wing with antheridia, 6 androgamete underway to an archegonium, 7 developing embryo in the archegonium venter. 8 young sporophyte, 9 marginal sorus, 10 ripe sporangia releasing spores (from Hagemann 2000). **31.** *Fossombronia tuberifera* with a young, developing tuber and an old one which has produced the plant. **32-33.** *Anogramma leptophylla*: gametophyte developed from a shrinking tuber with a fresh developing tuber growing down into the ground (32, arrow), 33 old underground tuber with a group of archegonia and a marginal blastozone. **34.** Sketch of a fern sporophyte originating from a gametophyte. The young sporophyte has its shoot apical blastozone, a first leaf with a root merging into the soil, and a second leaf primordium. (31 after Goebel 1930, 32-33 from Hagemann 1992a, 34 original).

The stems have an open blastozone producing the marginal leaf blastozones by fractionation, as already observed in *Dryopteris filix mas* (Figs. 9-11). The plagiotropous leaves (croiziers) become exposed to light and have a closed development using up their blastozone after a maximal phase of corroboration. Their pinnate dorsiventral form and their development resembles the gametophyte organization. But latest, when the necrozone of the stem reaches the leaf insertion, they have to die together with the roots which originated basally on the young leaf (Figs. 27, 28, 35, 36). Roots grow endogenously with a subterminal meristem which takes its origin outside the leaf trace connecting the leaf with the stem bundle system (Figs. 10, 28, 38). The root meristem produces

tissue in all directions around its growth center during its life. The root meristem is an inner center of thickening growth which wins the connection with the leaf trace via the induction of a root procambial strand. But inner thickening growth surrounded by permanent tissues around it must rupture the latter, at first the outer cortex of the shoot. The root enters the soil. It is easy to understand that continuation of its central thickening growth must cause the older surrounding tissues to rupture steadily around the periphery of the root. The rupturing ring zone divides the calyptra from the root body, whose future outer layer differentiates as the rhizodermis, whereas the calyptra dissolves steadily on its surface, thus giving the rhizodermis free (Figs. 28, 38). Therefore, it is free of a cuticula and not comparable with the epidermis of the shoot. The rhizodermis differentiates rhizoids which are called the root hairs. The columella of the calyptra functions as storage tissue for starch. Growing older it becomes replaced by fresh tissues from the calyptrogene, whereas the older tissues reach the periphery of the calyptra, where they become dissolved producing voluminous masses of mu-



Figures 35-37: 35. Open repens-type of *Polypodium vulgare*. The rhizome with its shoot blastozone (Sb), distichous leaves (L) and leave buds (Lb) on the upper side and lateral shoots (Sl) in its flanks. 36. Rhizome of *Hypolepis repens* with longitudinally orientated leaves (L) and a marginal aerophore with stomata (A) which is continuous with the blades underside. Lateral shoots arise on the leaves horizontally orientated bases early from the aerophore. Sb Shoot blastozone. 37. *Pteridium aquilinum*: rhizome blastozone with two-sided marginal initial (I) and two leaf primordia (L_1 and L_2), (from Hagemann 1976).

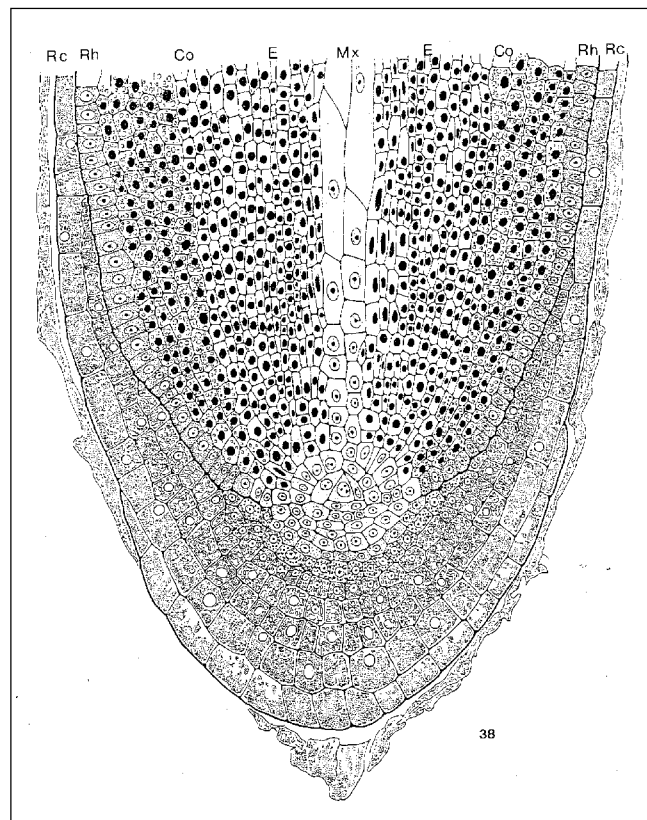


Figure 38: Root meristem from *Dryopteris filix mas* with central initial, root cap (Rc), rhizodermis (Rh), future endodermis (E), cortex (Co), and metaxylem initials (Mx), (original).

cilage under considerable pressure. Therewith it widens the future root channel through the soil and at the same time feeds symbiotic organisms like procaryonts and fungi in the so-called rhizosphere. **Goebel** (1930: 865) had already drawn attention to the fact that marsupia of certain liverworts, which penetrate deeply into the soil, such as *Lethocolea drummondii*, develop the same organization as root tips do in cormophytes. This suggests the hypothesis that tuberous structures, such as seen in *Fossombronia tuberifera* or *Anogramma leptophylla*, have the option to change into roots, if their growth becomes concentrated to an inner center, which continues growth, whereas the cortex becomes ruptured (Figs. 32-33). The simple and primitive tubers have an epidermis with rhizoids and these in turn provide the tubers with water. If the structure becomes ruptured, the epidermis becomes replaced by a rhizodermis which produces root hairs with the same function (**Hagemann**, 1997, 2000). Such a hypothesis is also supported by the fact that the position of the first roots of a fern sporeling have a comparable positional relation to the blastozones of their first leaves. This is easily to observe in longitudinal sections of the embryo (Figs. 39-41).

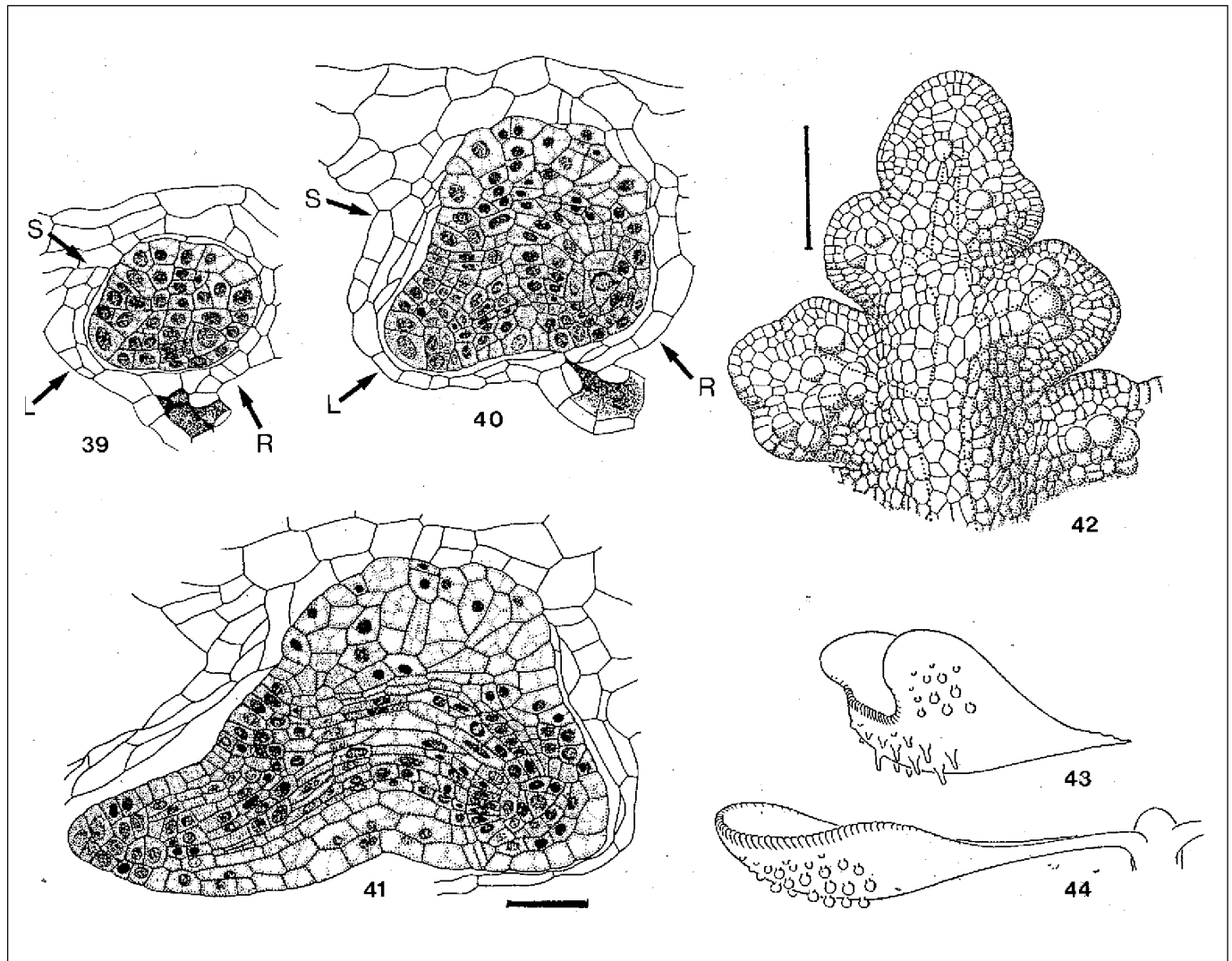
The fern sporophyte produces the same appendages as the gametophyte: trichomes mostly in the form of scales, rhizoids which are produced in certain ferns on their rhizomes, and leaf bases, and in form of the root hairs. Sporangia are produced in most ferns on the underside of the leaves, which is again comparable with the position of gametangia on the underside of the prothalli, where archegonia develop near the growing blastozone (Figs. 42-44).

Although the fern leaf is comparable with the gametophyte, it is not homologous with it, because as a whole, the gametophyte is homologous with the cormus (Figs. 4, 27-28). In consequence of this, the whole cormus must be a differentiated thallus. This causes the idea that most primitive ferns must have had a thalloid vegetation body, such as have their gametophytes. The fact that early fern gametophytes were not preserved in the fossil record allows the conclusion that comparable delicate sporophytes had undergone the same fate. But as models for the type of such a diploid "pteridothallus", recent Hypolepidaceae must be taken into consideration (Fig. 36) (**Hagemann**, 1976). Their rhizomes are contracted like the rachis links of their leaves which have a continuous margin. The leaf margins are continued on the rhizomes which in case of *Pteridium aquilinum* grow by a marginal blastozone terminated by an apical initial with two cutting faces (Fig. 37). The whole plant is thus constructed like a heavily branched, single, open fern leaf.

Typologic comparison thus shows: the fern sporophyte can easily be developed from a fern gametophyte. This disposes on the options for all changes which are needed for the development of the cormophytic type. The type of the bryophytic sporogonium lacks a blastozone and in consequence a vegetation body. It is a structure of its own originating in the archegonium venter not as its own plant, in case of Ricciaceae not even as a sporangium because the venter of the archegonium itself serves as the "angium" for the spores. Contrary, the fern sporangium has a homologous position and structure with the gametangia of its gametophyte. Thus, it seems impossible for me to develop a fern sporophyte typologically from a bryophytic sporogonium, as traditionally is hypothesized by palaeobotanists and the so-called telome theory (**Zimmermann**, 1959: 98ff, compare **Kenrick & Crane**, 1997:226ff).

The second example will be the gestalt-type of the angiosperm synflorescences. As is wellknown, **Troll** created two different organization-types: the monotelic and the polytelic synflorescence (Figs. 16-19) (**Troll**, 1964). **Weberling** (1961) had already in the second half of the 50th in tenacious discussions convinced his admired teacher that between these two organization-types must exist phylogenetic relations. But **Troll's** aversion against phylogenetic speculations made these discussions difficult. We, i.e. **Froebe**, **Mora-Osejo**, **Kunze**, and all the other pupils of **Troll** of that time were interested participants of these exiting discussions, which convinced **Troll** (1963) finally. So he announced in his fundamental work on inflorescences (1964:156) that he intends to describe the phylogenetic relations between the synflorescence types. Unfortunately, he died before his work was finished. **Weberling** (**Weberling & Troll**, 1998) edited his legacy and mentioned a lot of convincing examples, which underlined the phylogenetic relations between the two synflorescence-types in the concluding chapter.

I have already mentioned the organization of the monotelic synflorescence. Its anthotagma is terminated by an apical flower, as all its paracladia of different orders are. Thus, its enrichment zone is made up of paracladia which repeat the acropetally following synflorescence (Fig. 20). Polytelic synflorescences lack terminal flowers, i.e. their axes have open ends (Figs. 45-49). The flowers of these synflorescences are presented in open terminal aggregations of racemic or thyrscic construction which replace the terminal flower (Figs. 46, 48). This is especially striking in case of the Asteraceae, such as *Ligularia dentata* (Fig. 49). The paracladia of this type again repeat the main axes above their insertion, i.e. the paracladia of this type are termi-



Figures 39-44. Three stages of embryo development of *Pityrogramma sulphurea*. Shoot, leaf, and root initials (S, L, R with arrows) can already be observed before the second leaf primordium will be seen. **42** Development of sporangia in the sporophyte of *Anogramma chaerophylla* in subblastozonal position - their initials are clearly seen - is comparable with the position of the archegonia in the gametophytes (compare Figs. 7 and 33) (bar = 100 μ m). **43-44:** The subblastozonal position of gametangia, especially archegonia on the gametophytes (**43**) and the position of the sporangia on the underside of the fern leaf blastozone (**44**) are also comparable (Figs. 39 - 41 after Vladesco 1935 and v. Guttenberg 1966), 42 - 44 original).

nated by florescences (“cofloreescences”). Thus, all paracladia are throughout open branches, even if they may be reduced to a single florescence in axillary positions, as in case of the monotelic synflorescence the smallest paracladia are single axillary flowers. The resemblance between the two organization-types is surprising and thus, it is consequent to speak of a common gestalt-type.

Three independently occurring developmental steps are necessary to transform the monotelic synflorescence into

a polytelic one and all these are easily realized options for change. 1. The loss of the terminal flowers leads to open main axes and paracladia (Fig. 18). Troll called a synflorescence with such open axes “monotele Rumpfsynfloreszenz”, a truncated synflorescence and the process was called by **Maresquelle & Sell (1965)** and **Sell (1969)** “truncation”. 2. The differentiation of the enrichment zone into a basal “special enrichment zone” and a terminal zone with equal short paracladia of single flowers or dichasial short paracladia, such as seen in *Adenophora*



Figures 45-48: 45-47. *Lysimachia vulgaris*. The aerial shoot with a green trophotagma (45), its partly frondulose upper part of the anthotagma with its racemic florescence and the downwards following paracladia (46), subterranean innovation zone with innovation buds producing new synflorescences (47). 48. *Scrophularia nodosa* with a thyrse florescence and coflorescences (compare Fig. 19, original photographs).

liliiflora (Fig. 53). This “homogenization” of a terminal zone is combined with “racemization”, i.e. with acropetal anthesis which characterizes a racemose construction (Fig. 53). The latter process may be the consequence of continued acropetal flower production which on its part prevents the differentiation of a terminal flower (Figs. 46-48). These two first processes together are already decisive for the transformation of the monotelic into the polytelic synflorescence. 3. The third process, which completes the Gestalt-type of the polytelic with that of the monotelic

synflorescence is called “disjunction” of the florescences by elongation of their basal internodes, which expose the florescences like the single terminal flowers of the monotelic synflorescences in such a way, as it is observed in *Ligularia dentata* (Fig. 49). The tylogenetic constructional options for changing the monotelic into the polytelic organization-type are thus truncation, homogenization, racemization and disjunction, terms which were proposed by **Maresquelle & Sell** (1965) and **Sell** (1976), see also **Kunze** (1989).

Again we observe that typogenesis of the polytelic synflorescence is a complex event with different developmental changes which must play together. This is the more amazingly, as such macroevolutionary events are by no means singular events in plant evolution. The same processes can be observed in many families and orders in angiospermes, where these parallel events occur with the consequence that in all these groups monotelic synflorescences change into polytelic ones. **Troll** 1964 - 1969, **Troll & Weberling** (1989), **Weberling & Troll** (1998) have shown this in more than 20 families. This demonstrates the fact that such typogeneses occur lawfully, if certain types are reached, i.e. if the monotelic organization-type in a family is verified, then it is a question of time, when polytelic species come into existence. This allows to predict this evolution, if it is not yet reached in a given monotelic family.

Moreover, these typogenetic processes reiterate. Polytelic synflorescences become again truncated. Their enrichment zone of the second order will again be differentiated in an enrichment zone of the third order and a

homogenized upper end. **Sell** (1969, 1976, 1982) has shown that polytely until the third order occurs in different families, such as the Acanthaceae, Myrtaceae and others. **Troll** (1928) has already shown that such recurrence plays its role in Asteraceae with flower heads of the second and third order replacing terminal flowers, florescences and florescences of higher orders. This can easily be observed in the genera *Senecio* and *Ligularia* (Figs. 49-52). **Kunze** (1989) proposed to speak of polytelic synflorescences of a second resp. third order.

In case of such consecutive typogeneses, which are accomplished in the frame of a gestalt-type, previous construction elements of a given organization-type become differentiated to reestablish the construction elements of the new organization-type. This means, the next order construction elements cannot be homologous but must be analogous construction elements in the different organization-types. This is confusing, as was already stated by **Kunze** (1989). Therefore, it is difficult to understand that **Troll** designated the enrichment zone of the monotelic and polytelic synflorescence with equal terms. Even, if

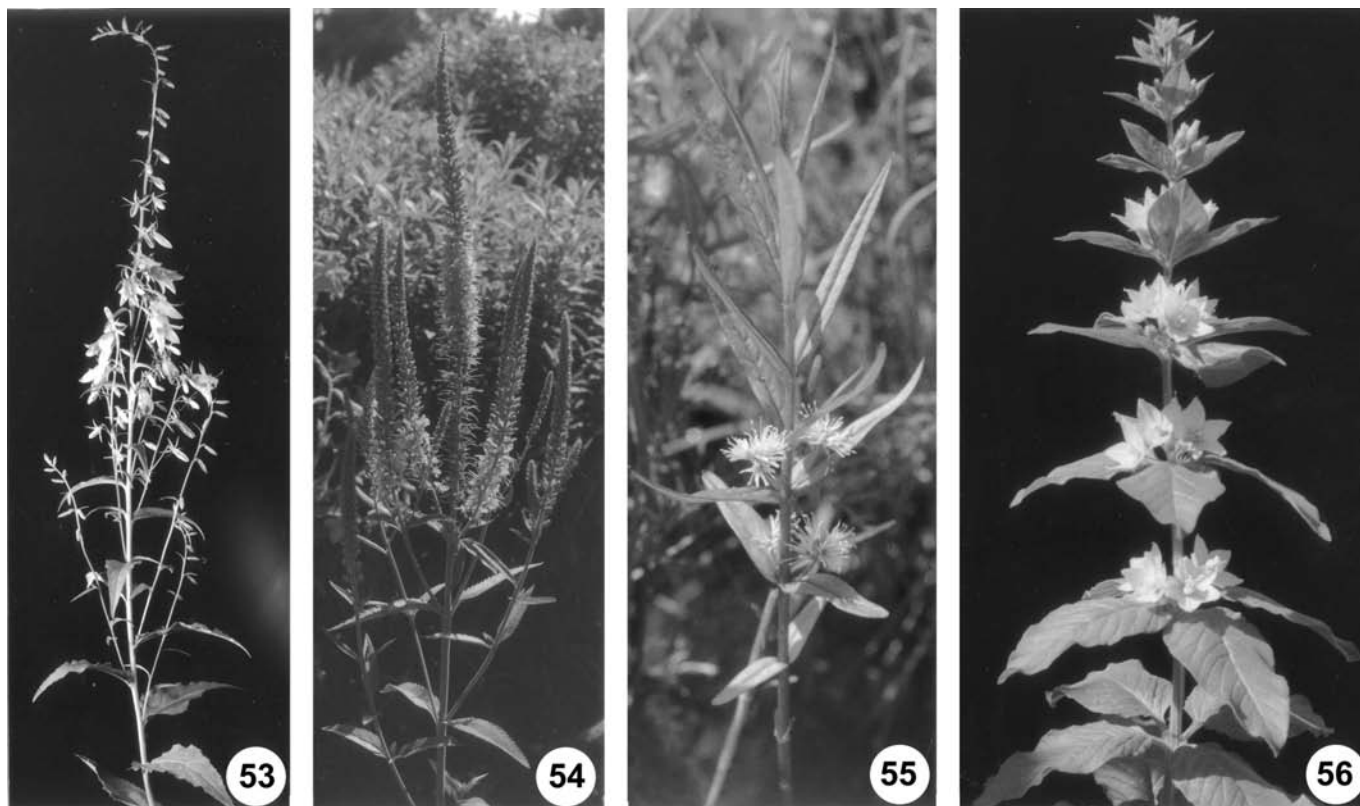


Figures 49-52: 49. *Ligularia dentata*. The anthoblast is a secondary synflorescence (polytelic synflorescence), whose racemic florescence is condensed into a flower head (compare Figs. 22, 23). All other heads are coflorescences of higher orders. 50. *Senecio tanguticus* has a differentiated secondary synflorescence. 51. *Ligularia stenocephala* has a racemic open florescence of the third order. 52. shows its open, died end (all original).

they look alike, they are not homologous. This can be avoided, if one goes a step further than Kunze. Thus, the monotelic synflorescence becomes a synflorescence of the first order, polytelic of the first order sensu Kunze then will become a synflorescence of the second order and consequently all polytelic synflorescences of higher orders then will be such of the third, fourth, fifth, etc. orders. Each construction element, as are all the enrichment zones, paracladia, or terminal members will be unequivocally identifiable by their order in the organization-type. All construction elements with equal orders are homologous, all those with different orders will be analogous. This again underlines that it is impossible to decide about homology resp. analogy of construction elements, unless the classification of the type in question is not cleared.

In my report, I introduced the gestalt-type of the open repens-type, which is realized in frondose liverworts and fern gametophytes. This type is followed again by most cormophytic fern sporophytes, as *Hypolepis* or *Polypo-*

dium species demonstrate (Figs. 35-36). Polytelic synflorescence-types in angiospermes posses again the options for the recurrence of the open repens-type. I like to show this at hand of the genus *Lysimachia* of the Primulaceae. *L. vulgaris* is a sympodial rhizome geophyte (Figs. 45-47). Its innovation buds originate in the axils of subterranean rhizome scales. These will grow out in next spring and develop as a polytelic synflorescence, i.e. a synflorescence of the second order. Above the innovation zone the green trophotagma unfolds with a zone of inhibited axillary buds (Fig. 19: FZ). In the anthotagma, axillary buds develop simultaneously in the axils of some green, but smaller leaves, which upwards become smaller bracts until a racemic florescence terminates the above ground shoot division (Fig. 45). Later the necrozone of the mother shoot isolates the renewed synflorescences, which produce on their part a subterranean innovation zone. What are now in such plants the options for the recurrence of the open repens-type? These are 1. the open axes which might prolifer-



Figures 53-56: 53. *Adenophora liliiflora* demonstrates homogenization and racemization, but all axes of the differentiated branches are closed by terminal flowers which are a little further developed than their nearest lateral flowers. 54. *Pseudolysimachion longifolium* with racemic florescences. 55. *Lysimachia thyrsoiflora*: proliferating upright shoot with coflorescences in the axils of its lower frondose leaves. The enrichment zone proliferates without producing a florescence. 56. *Lysimachia punctata* presents a proliferating florescence without an enrichment zone. Its florescence becomes enriched by descending serial flowers (original photographs).

ate, as can be observed in *Lysimachia thyrsoiflora* (Fig. 55). 2. The development of a frondose anthotagma, i.e. instead of bracts, the anthotagma develops foliage leaves which do not longer inhibit the development of flowers in their axils. Is this already the case in the enrichment zone of the second order of *L. vulgaris*, this phenomenon progresses further upwards into the florescence as can be seen in *L. punctata*, where it may also proliferate (Figs. 46, 56). 3. If the shoot system reduces secondary thickening and gets a slender habit creeping above the ground, then the habit of *L. nummularia* results which 4. produces roots on each node of its decussate leaves (Fig. 57). Thus, the slender shoot becomes rooted in the soil, overwinters and continues to grow next spring together with its vegetative axillary shoots. In June the growing shoots develop single flowers instead of vegetative axillary shoots and in the following summer they continue to grow vegetatively again. In *Lysimachia nummularia* the frondose florescence proliferates. Thus, the flowering section of the shoot develops from the florescence with single flowers in the axils of its leaves as already observed in *L. punctata* (Fig. 56). It should be remarked here that *L. thyrsoiflora* has replaced its green trophotagma by a terminal, frondose proliferation zone which is homologous to the florescence. Thus, the enrichment zone follows directly on the innovation zone by the production of axillary cofilences (Fig. 55). The open repens-type may also be formed from the enrichment zone. This is observed in many other families, such as the Scrophulariaceae, i.e. the relationship of *Veronica* (Figs. 54, 58). *Pseudolysimachion longifolium* (= *Veronica longifolia*) has a normal polytelic synflorescence with a terminal florescence and some cofilences in its enrichment zone (Fig. 54). Whilst *V. filiformis* has the same construction, as seen in *Lysimachia nummularia*, i.e. this plant produces single flowers in the axils of its frondose leaves, the frondose main axis of *V. officinalis* produces racemic cofilences in the axils of its leaves (Fig. 58). These plants may therefore be compared with *Lysimachia thyrsoiflora* (Fig. 55). When the shoot systems of *L. nummularia* and *Veronica officinalis* grow by their terminal blastozones, they die from behind by their progressing necrozone and isolate the vegetative branches thus accomplishing vegetative multiplication. The typogenesis of the open repens-type can be observed in several different families of the angiosperms. With the recurrence of the open repens-type the plants leave irretrievably the gestalt-type of the synflorescence.

It would now be of importance for me to know, how far such phylogenetic considerations will also be possible in tropical plants. Mora-Osejo has developed very



Figures 57-58: 57. *Lysimachia nummularia* has reached the open repens-type by continued proliferation of a frondose florescence. 58. *Veronica officinalis* reaches again the open repens-type by means of a proliferating, homogenized enrichment zone producing cofilences. The behavior of *Lysimachia thyrsoiflora* (Fig. 55) may serve as a model which is found also in other families and in the genus *Veronica* (original photographs).

fruitful ideas on the gestalt-types of tropical rain forest plants, which he termed “holocaulons” and “anthocaulons”. The latter are especially characteristic for a lot of paramo plants, such as the genera of *Espeletia*, *Paepalanthus*, and *Plantago*. These are interesting gestalt-types. Certainly, such types cannot grow really endless because as trees or vertically growing rosettes, they have their limits on account of mechanical reasons. But in case of the small rosette-like *Plantago* species as are *Plantago media*, *P. major*, *P. lanceolata* even potential, open, vertically oriented rosettes have come into existence. Their necrozone works below the ground and shootborn roots of freshly growing and flowering parts draw the plants steadily downwards into the soil, thus filling up the gap resulting from the rotting basal parts with the living rosettes (Weberling & Troll, 1998:406

ff). The resulting type is really a potentially endless growing, vertical anthocaulon.

I think, with aids of a consequent typologic system of different categories of types, such as gestalt-types, organization-types, life-types, and developmental types, etc., it must be possible to find out the ways of evolution, which can be used by plant organisms changing the type. This allows to understand phylogeny as an organismic process directed by the constructional options, which make such changes for plants possible, i.e. understanding the organism as a subject in evolution. In my opinion, all existing types of plants can be linked together with one another. Thus, we learn to understand the phylogenetic relations between all important plant types. Resulting phylogenetic hypotheses may then be proved by modern molecular methods which per se may measure relationship, but fail to understand it.

References

- Brücke, E.** 1861. Die Elementarorganismen. Sitz.-Ber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl 1861; 44, Abt. II, 381-406.
- Darwin, C.** 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in Struggle for Life. John Murray, London.
- Esau, K.** 1965. Plant Anatomy. 2. ed. J. Wiley & Sons, New York, London, Sydney.
- _____. 1977. Anatomy of Seed Plants. J. Wiley & Sons, New York, London, Sydney.
- Goebel, K.** 1930. Organographie der Pflanzen. 2. Teil, 3. Aufl. Fischer, Jena.
- Goethe, J.W.v.** 1982. Die Metamorphose der Pflanzen. pp. 17-59. Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie. pp. 238-275. In: Steiner, R.: J.W. Goethe, Naturwissenschaftliche Schriften. Bd. 1, 4. Aufl., Dornach.
- Guttenberg, H.v.** 1966. Histogenese der Pteridophyten. Encyclopedia of Plant Anatomy. Hrsg.: W. Zimmermann, P. Ozenda, H.D. Wulff. Bd. VII, Teil 2, Abt. Spezieller Teil. 2. Aufl., Gebr. Bornträger, Berlin.
- Hagemann, W.** 1975. Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion. Bot. Jb. Syst. **96**: 107-124.
- _____. 1976. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie. Pl. Syst. Evol. **124**: 251-297.
- _____. 1977. Über den Konvergenzbegriff in der vergleichenden Morphologie und Verwandtschaftsforschung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **90**: 303-308.
- _____. 1982. Vergleichende Morphologie und Anatomie - Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? Ber. Dtsch. Bot. Ges. **95**: 46-56.
- _____. 1990. Comparative morphology of acrogenous branch systems and phylogenetic considerations. II Angiospermae. Acta Biotheoretica **38**: 207-242.
- _____. 1992. The relationship of anatomy to morphology in plants: A new theoretical perspective. Int. J. Plant Sci. **153**: S38-S48.
- _____. 1997. Über die Knöllchenbildung an den Gametophyten der FarnGattung *Anogramma*. Stapfia **50**: 375-391.
- _____. 1999. Towards an organismic concept of land plants: The marginal blastozone and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns. Pl. Syst. Evol. **216**: 81-133.
- _____. 2000. The organism as subject in evolution: The recurrence of the open repens-type in plant evolution. Indian Fern J. **17**: 1-35.
- _____. 2002. Shoot development in ferns: The example of *Dryopteris filix mas*, a new holistic approach. In: Trivedi, P.C. (ed.) Advances in Pteridology, pp. 1-28, Pointer Publisher, Jaipur, India.
- _____, & **Gleissberg, S.** 1996. Organogenic capacity of leaves: The significance of marginal blastozones in angiosperms. Pl. Syst. Evol. **199**: 121-152.
- Hofmeister, W.** 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Verlag F. Hofmeister, Leipzig 1851, Reprinted. J. Cramer, Vaduz 1979.
- Kenrick, P. & Crane, P.R.** 1997. The Origin and Early Diversification of Land Plants. A Cladistic Study. Smithsonian Institution Press. Washington, London.
- Kunze, H.** 1989. Probleme der Infloreszenzmorphologie von W. Troll. Pl. Syst. Evol. **163**: 187-199.
- Maresquell, H.J. & Sell, Y.** 1965. Les problèmes de la floraison descendante. Bull. Soc. Physiol. Végét. **11**: 94-98.
- Mora-Osejo, L.E.** 1987. Estudios Morfológicos, Autecológicos y Sistemáticos en Angiospermas. Acad. Col. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Ser. Jorge Álvarez Lleras No. 1, Bogotá. D.E.
- _____, & **González, F.** 1995. Tipología de las unidades de crecimiento y floración (UCF) y consideraciones sobre la evolución del género *Hypericum* en la Cordillera Oriental de Colombia. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests, 377-395, edited by Steven P. Churchill et al. The New York Botanical Garden.
- Müller-Doblies, D. & Weberling, F.** 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe. Beitr. Biol. Pflanzen **59**: 121-144.
- Owen, R.** 1848. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. London 1848.
- Popham, R.A.** 1951. Principle types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. Ohio J. Sci. **51**: 249-270.
- Reif, W.E., Junker, T., Hossfeld, U.** 2000: The synthetic theory of evolution: General problems and the German contribution to the synthesis. Theory Biosci. **119**: 41-91.
- Sachs, T.** 1991. Pattern Formation in Plant Tissues. Cambridge Univ. Press. Cambridge, New York, Melbourne.
- Sanderson, M.J., Hufford, L. (eds.)**, 1996. Homoplasy, the Recurrence of Similarity in Evolution. Acad. Press, San Diego CA 1996.

- Sell, Y.** 1969. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulière de phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncure. *Ann. Sci. Nat., Bot. et Biol. Végét.* 12^e ser. **10**: 225-350.
- _____. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* **83**: 247-267.
- _____. 1982. Die komplexen racemösen Infloreszenzen bei einigen Myrtalen. *Beitr. Biol. Pflanzen* **56**: 381-414.
- Sitte, P.** 1998: Morphologie. In: Strasburger, E.: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, pp. 11-214. 34. Aufl., G. Fischer, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Steeves, T.A.** 1961. The developmental potentialities of exised leaf primordia in sterile culture. *Phytomorphology* **11**: 346-359.
- _____. & **Sussex, I.M.** 1989. *Patterns in Plant Development*. 2. ed., Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- _____, **Hicks, G., Steeves, M., Retallack, B.** 1993. Leaf determination in the fern *Osmunda cinnamomea*-a reinvestigation. *Ann. Bot.* **71**: 511-517.
- Stevenson, D.W.** 1976. The cytohistological and cytohistochemical zonation of the shoot apex of *Botrychium multifidum*. *Amer. J. Bot.* **63**: 852-856.
- Sussex, I.M. & Steeves, T.A.** 1967. Apical initials and the concept of promeristem. *Phytomorphology* **17**: 387-391.
- Troll, W.** 1928. *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Springer-Verlag, Berlin.
- _____. 1959. *Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage*. 3. Aufl. F. Enke, Stuttgart.
- _____. 1963. Bericht der Kommission für biologische Forschung. *Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz*, 113-137.
- _____. 1964/69. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. 1 u. 2, 1. Teil, G. Fischer, Stuttgart 1964/69.
- _____. & **Weberling, F.** 1989. *Infloreszenzuntersuchungen an monotel Familien. Materialien zur Infloreszenzmorphologie*. G. Fischer, Stuttgart.
- Vladesco, A.** 1935. Recherches morphologiques et experimentales sur l'embryogénie de Fougères Leptosporangiées. *Rev. Gén. Bot.* **47**.
- Wardlaw, C.W.** 1968. *Morphogenesis in Plants. A Contemporary Study*. Methuen & Comp. Ltd., London.
- Weber, H.** 1953. *Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen*. Herder, Freiburg.
- Weberling, F.** 1961. *Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung*. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Nat. Kl. Nr. 5, F. Steiner, Wiesbaden.
- _____. 1989. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge Univ. Press.
- _____. & **Troll, W.** 1998. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Bd. 2, Teil 2. G. Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- Weingarten, M.** 1993. *Organismen-Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmawechsel in der Evolutionsbiologie*. Wiss. Buchges., Darmstadt.
- Zimmermann, W.** 1959. *Die Phylogenie der Pflanzen*. 2. Aufl. (1. Aufl. 1930), G. Fischer, Stuttgart 1959.

Recibido el 1° de octubre de 2003.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

ESTUDIOS EN LAS APOCYNACEAE NEOTROPICALES XXI

por

J. Francisco Morales*

Resumen

Morales, J.F.: Estudios en las apocynaceae neotropicales XXI. Rev Acad Colomb Cienc. **29** (110): 43-47, 2005. ISSN: 0370-3908.

Echites assimilis K. Schum. es excluida de la sinonimia de *Mandevilla riparia* (Kunth) Woodson y una nueva combinación, *M. assimilis* (K. Schum.) J. F. Morales, es propuesta, incluyendo una descripción completa, ilustraciones y una clave para las especies relacionadas. Se designan lectotipos para *E. assimilis* K. Schum. y *M. loeseneriana* K. Schum. y se propone un neotipo para *M. montana* var. *peruviana* Markgr.

Palabras clave: Apocynaceae, Apocynoideae, Mesechiteae, *Mandevilla*, Ecuador, Perú.

Abstract

Echites assimilis K. Schum. is excluded from the synonymy of *Mandevilla riparia* (Kunth) Woodson and a new combination, *M. assimilis* (K. Schum.) J. F. Morales, is proposed, including a full description, illustrations, and a key for the related species. In addition, *E. assimilis* and *M. loesneriana* K. Schum. are lectotypified and a neotype is proposed for *M. montana* var. *peruviana* Markgr.

Key words: Apocynaceae, Apocynoideae, Mesechiteae, *Mandevilla*, Ecuador, Perú.

Echites riparium fue descrita por **Kunth** (1819), con base en un espécimen aparentemente recolectado cerca de Tenerife, río Magdalena, en el departamento de Magdalena, Colombia. Dicha colección se encuentra depositada en el Herbario de Humboldt y Bonpland (P-HB), en el Museo de Historia Natural de París, Francia. Con posterioridad, **Woodson** (1932), transfirió esta especie al género *Mandevilla*.

En la última monografía del género *Mandevilla*, **Woodson** (1933), redujo los nombres *Amblyanthera andina* Müll. Arg. y *Echites assimilis* K. Schum. a la sinonimia de *Mandevilla riparia* (Kunth) Woodson. Ahora bien, continuando con la revisión del género *Mandevilla* (Apocynoideae, Mesechiteae), el estudio de los tipos de los nombres sinonimizados bajo *M. riparia* por **Woodson**, ha revelado que dos especies diferentes cercanamente re-

* Instituto Nacional de Biodiversidad, Apartado Postal 22-3100, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica, fmorales@inbio.ac.cr

lacionadas, han sido tratadas bajo el mismo nombre. Por lo tanto, una nueva combinación se propone a continuación y se brinda una explicación detallada de las relaciones con especies afines.

Cuando **Woodson** (1932) propuso la transferencia de *Echites riparium* al género *Mandevilla*, indicó que la planta había sido recolectada recientemente, como la colección original, en el valle del río Magdalena, Colombia. Sin embargo, durante la revisión de especímenes identificados con ese nombre y de material de *Mandevilla* en general para una próxima revisión del género, tanto en herbarios europeos, como norteamericanos y colombianos, no se ha podido localizar ningún espécimen que concuerde con el tipo y cuya país de procedencia sea Colombia. Incluso, en su monografía, **Woodson** (1933) no citó ningún espécimen de Colombia, siendo la gran mayoría colecciones de Ecuador, con una colección disyunta de Perú, esta última el tipo de *M. montana* var. *peruviana*, una variedad descrita en forma anterior por **Markgraf** (1924). El estudio de la colección tipo de *E. riparium* ha revelado que lo más notable de este espécimen es la forma de la corola, la cual es angostamente infundibuliforme (Figs. 1 B y 1 C), en contraposición con la típica corola hipocrateriforme predominante en el resto de los miembros de la sección *Montanae* (**Woodson**, 1933). Este carácter fue pasado por alto por Woodson, quién no pudo examinar el tipo y basó su descripción en las colecciones citadas de Ecuador.

Ahora bien, el estudio del material disponible tradicionalmente tratado como *M. riparia* ha permitido determinar que en realidad esta es una especie restringida principalmente a Perú, a los departamentos de Cajamarca, La Libertad y Piura, con la excepción del tipo, supuestamente recolectado en Colombia, mientras que el material de Ecuador, representa un taxón endémico propio de las provincias de Pichincha e Imbabura, el cual fue previamente descrito como *Amblyanthera andina* por **Müller** (1860) y *Echites assimilis* por **Schumann** (1895). Esta mezcla de especies puede deberse a que **Woodson** no pudo examinar la colección tipo de *E. riparium*, tal y como el mismo lo mencionó en su monografía. Ambas especies, aunque algo similares en la forma de las hojas, pueden separarse fácilmente por la forma de la corola, ya que en *M. riparia* es angostamente infundibuliforme (Figs. 1 B y 1 C) mientras que en el material de Ecuador, es típicamente hipocrateriforme (Fig. 1 A) y de dimensiones bastante más pequeñas. Por lo tanto, una nueva combinación es necesaria. Aunque el nombre de **Müller** (1860) es más viejo y tiene prioridad sobre el propuesto por **Schumann** (1895), no puede ser utilizado, ya que el nombre *M. andina*

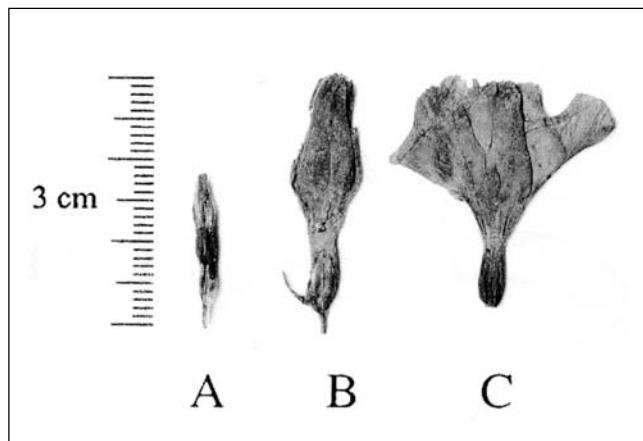


Figura 1. Corolas y botones florales de *Mandevilla assimilis* y *M. riparia*. **A.** Botón floral maduro de *M. assimilis* (Sodirol 106/6, QPLS). **B.** Botón floral maduro de *M. riparia* (Sagástegui et al. 15954, INB). **C.** Corola abierta de *M. riparia* (Sagástegui et al. 15828, INB).

fue recientemente propuesto por **Morales & Fuentes** (2004), para otra especie distinta endémica a Bolivia. Por lo tanto, *E. assimilis* es el siguiente nombre posible de utilizar.

Dado que la descripción dada por **Woodson** (1933) para *Mandevilla riparia* está basada en la mezcla de dos taxones diferentes, una descripción completa de *M. assimilis* se brinda de nuevo. Asimismo, una clave para las especies de la sección *Montanae* (**Woodson**, 1933) relacionadas es propuesta a continuación (adaptada en parte de **Morales & Fuentes** (2004)). Las medidas citadas han sido tomadas de la nueva monografía de *Mandevilla* (**Morales**, datos sin publ.) por lo que pueden diferir en cierto modo de las anteriormente propuestas por **Woodson** (1933). Siguiendo lo citado por el artículo 62.4 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, donde géneros con la terminación “ites” deben considerarse como masculinos, las epítetos de las especies de *Echites* son citados correctamente a través del texto.

1. Corola angostamente infundibuliforme ...*M. riparia*
1. Corola estrictamente hipocrateriforme.
2. Estambres insertos en aproximadamente la mitad de la longitud total del tubo. *M. scutifolia*
2. Estambres insertos en el tercio distal del tubo, justo bajo la boca del tubo.
3. Hojas subsésiles, pecíolos de 3-5 mm de longitud. *M. subumbelliflora*

3. Hojas conspicuamente pecioladas, pecíolos de 7-30 mm de longitud.
4. Tubo de la corola de 9-12,5 mm de largo
..... *M. assimilis*
4. Tubo de la corola de 18-25 mm de largo.
4. Hojas muy esparcidas y diminutamente puberulentas abaxialmente, usualmente con tufo de pelos a lo largo de las axilas del nervio central, más raramente glabras o glabrescentes; tubo de la corola agudo en botón; sépalos 2-3.5 mm de largo; coma de las semillas 1.4-1.6 cm de largo. *M. callacatensis*
4. Hojas densamente puberulentas a tomentulosas abaxialmente; tubo de la corola largamente acuminado en botón; sépalos 4-6 mm de largo; coma de las semillas 2.3-3.1 cm de largo. *M. montana*

Mandevilla assimilis (K. Schum.) J. F. Morales, comb. nov. (Fig. 2).

Echites assimilis K. Schum., Bot. Jahrb. Syst. 25(5): 724-725. 1898. TIPO. Ecuador. Pichincha: Quito, Jun 1872 (fl), *Sodirol 106/6* (holotipo, B, destruido, foto F neg. 4485; lectotipo, designado aquí, QPLS).

Amblyanthera andina Müll. Arg., Linnaea 30: 425. 1860, non *Mandevilla andina* J. F. Morales & Fuentes (2004). *Echites andinum* (Müll. Arg.) Miers, Apocyn. S. Am. 204. 1878. Tipo. Ecuador. Pichincha: Quito ("Quitensian Andes"), fecha perdida (fl), Jameson 101 (holotipo, W; isotipos, BM (fotografía, INB), G-BOIS, G-DC, K [2 láminas]).

Liana; ramitas algo aplanadas cuando jóvenes, teretes a subteretes con la edad, usualmente sólidas, densa a moderadamente tomentulosas, algunas veces esparcidamente puberulentas con la edad, coléteres interpeciolares inconspicuos, 0,7-1 mm de largo. Hojas opuestas; pecíolos 8-23 mm de largo; láminas foliares 3,8-6,3 x 1,9-3,1 cm, ovadas a elíptico-ovadas, aguo-mucronadas o muy cortamente acuminadas apicalmente, la base cordada, los coléteres agrupados en la base del nervio central adaxialmente, membranáceas, esparcidamente puberulentas a glabrescentes adaxialmente, tomentulosas abaxialmente, los márgenes no revolutos, la venación secundaria y terciaria impresa abaxialmente, las venas secundarias apenas impresas adaxialmente, las venas terciarias no impresas. Inflorescencia igualando o sobrepasando las hojas adyacentes, axilar, densa a moderadamente tomentulosa, con 5 a 9 flores, pedúnculo 18-34 mm de largo, pedicelos 7-10 mm de largo, brácteas 4-6 x 1-1,5 mm, elípticas a angostamente elípticas,

foliáceas; sépalos 3,5-5,3 x 1-1,5 mm, angostamente ovados, acuminados, el ápice no reflejo, escariosos, moderadamente tomentulosos a glabrescentes, ciliolados marginalmente, los coléteres irregularmente dispuestos de acuerdo con el arreglo quincenal de los sépalos, enteros o irregularmente lacerados apicalmente; corola hipocrateriforme, el color desconocido, con los lóbulos esparcidamente puberulentos abaxialmente a glabrescentes externamente, el tubo recto, no giboso, el ápice del botón floral cortamente acuminado; tubo 9-12,5 x 1,7-2 mm; lóbulos 10-14 x 5-8 mm, angostamente ovados, extendidos, aparentemente algo reflejos distalmente; estambres insertos en el extremo distal del tubo, cerca de la boca; anteras 4,9-5,2 mm de largo, glabras dorsalmente, la base truncada, cabeza estigmática 2,9-3,2 mm de largo; ovario 1-1,2 mm de largo, glabro; nectario ca. la mitad de la longitud del ovario, profundamente pentalobulado, a veces casi totalmente dividido en cinco nectarios individuales. Folículos 7,5-18 cm x 2,5-4 mm, glabros, continuos; semillas desconocidas.

Distribución, hábitat, y fenología. Endémica de Ecuador, en las provincias de Imbabura y Pichincha, donde crece en márgenes de bosques y quebradas, así como en sucesiones secundarias arbustivas, en elevaciones de 2300-2900 m. Especímenes con flores se han recolectado en enero, marzo, junio, octubre y noviembre. Material con frutos fue recolectado en agosto y octubre.

Mandevilla assimilis se encuentra más cercanamente relacionada a *M. callacatensis* y *M. montana*, pero se puede separar con facilidad de estas especies por sus flores con el tubo de la corola muy corto, usualmente de 9-11 mm de largo (vs. 18-25 mm de longitud). Las tres colecciones conocidas que presentan frutos, carecen de semillas, por lo que estas aún son desconocidas.

Especímenes adicionales examinados. ECUADOR. **IMBABURA:** Ibarra, 4 Ene 1930 (fl), *Benoist 3677* (P); Cachimbiro, 9 Oct 1981 (fl), *Rodríguez 11* (QCA). **PICHINCHA:** Quito, reserva geobotánica Pululahua, Calacalí, 2 Nov 1990 (fl), *Cerón & Pozo 12103* (INB, MO, QCNE); camino de Cinábulo a Cumbayá, Nov 1927 (fl, fr), *Firmin 241* (US); río Machangara, Ene 1958 (fl), *Jameson 312* (QPLS); Quito, fecha perdida (fl), *Karsten s.n.* (W); Quito, Bellavista, 25 Mar 1992 (fl), *Mena et al. 4068* (QCA); Tambillo, Ago 1922 (fr), *Mille s.n.* (QPLS); Pifo, colinas interandinas, May 1898 (fr), *Mille 306* (QPLS); Panecillo, sin fecha (fr), *Sodirol s.n.* (QPLS); Quito, Oct 1895 (fl, fr), *Sodirol 16/7* (Q). **Datos perdidos:** (fl), *Jameson 658* (P [2 láminas]); (fl), *Poortmann s.n.* (P [2 láminas]); 1856 (fl), *Remy s.n.* (P).

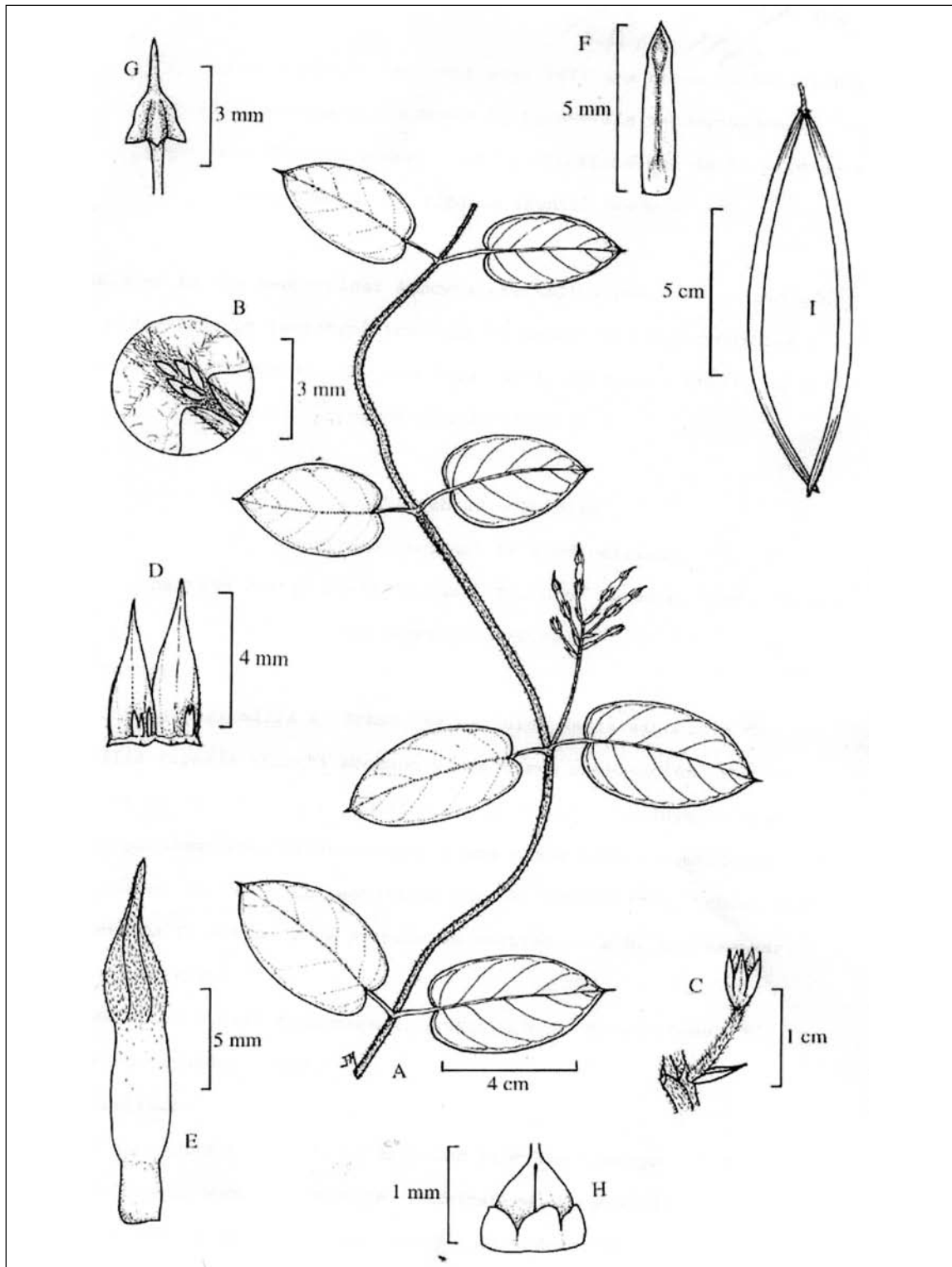


Figura 2. *Mandevilla assimilis* (A- H de Sodiro 106/6, QPLS; I de Sodiro 16/7, Q). **A.** Ramita con inflorescencia. **B.** Detalle de la superficie adaxial de la hoja, mostrando los coléteres agrupados en la base del nervio central. **C.** Cáliz, pedicelo y bráctea. **D.** Sépalos y coléteres, vista adaxial. **E.** Tubo de un botón parcialmente abierto, mostrando la posición de las anteras y el tubo recto. **F.** Antera, vista dorsal. **G.** Cabeza estigmática. **H.** Nectario y ovario. **I.** Folículos.

Nuevas lectotipificaciones

El estudio de material depositado en los principales herbarios europeos y ecuatorianos, principalmente en el Herbario Luis Sodiro (QPLS) y en el herbario de la Universidad Central (Q), en Quito, Ecuador, así como en los herbarios de la Universidad Nacional Agraria (MOL) y de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (USM), en Lima, Perú, ha revelado la necesidad de lectotipificación y neotipificación de algunos nombres, principalmente por la destrucción de especímenes en el herbario de Berlín (B), durante la Segunda Guerra Mundial.

Mandevilla riparia (Kunth) Woodson

Mandevilla riparia (Kunth) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 19(1): 58. 1932. *Echites riparium* Kunth, Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 3: 214. 1818 [1819]. Tipo. Colombia. Magdalena: Tenerife, río Magdalena, mayo, año perdido (fl), *Humboldt & Bonpland 3711* (holotipo, P-HB, fotografía en INB; isotipo, P, foto F neg. 38734).

Mandevilla montana (Kunth) Markgr. var. *peruviana* Markgr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 9: 82. 1924. Tipo. PERÚ. Cajamarca: río de Socota, Cutervo, 6 Jun 1915 (fl), *Weberbauer 7131* (holotipo, B, destruido). Cajamarca: Chota, Tukupampa (Llama-Huambos), 17 Mar 1997 (fl, fr), *Sagástegui et al. 15954* (neotipo, designado aquí, INB; isoneotipos, F, HAO, USF).

El holotipo de *Mandevilla montana* var. *peruviana* fue destruido en 1943. No se pudieron localizar duplicados adicionales en los principales herbarios europeos o norteamericanos, ni tampoco en el herbario de La Universidad Nacional Agraria (MOL), en Lima, Perú, donde un número importante de duplicados de colecciones de Weberbauer están depositadas. Por lo tanto, dado que otros sintipos no fueron citados en el prólogo original, un neotipo ha sido seleccionado.

Mandevilla veraguasensis (Seem.) Hemsl.

Mandevilla veraguasensis (Seem.) Hemsl., Biol. Centr.-Amer., Bot. 2(10): 317. 1881. *Echites veraguasensis* Seem., Bot. Voy. Herald 168. 1852. Tipo. Panamá. Chiriquí: Boquete, Mar 1848 (fl), *Seemann 1220* (holotipo, K; isotipo, BM).

Mandevilla loeseneriana K. Schum., Bot. Jahrb. Syst. 25(5): 725, 1898. Tipo. Ecuador. Pichincha: río Pilatón, Sep 1891 (fl), *Sodiro 106/5* (holotipo, B, destruido, foto F

neg. 4525; lectotipo, designado aquí, QPLS; isolectotipos, P, Q).

El holotipo de *Mandevilla loeseneriana* fue destruido en 1943 durante la Segunda Guerra Mundial. Por lo tanto se procede a designar un lectotipo escogiendo entre los duplicados remanentes.

Agradecimientos

Quiero agradecer a Pedro Avecedo (US), por llamarme la atención sobre la aplicación del artículo 62.4 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Asimismo, se agradece la ayuda de Michael Grayum (MO), para la correcta interpretación de varios artículos del mismo Código y la asistencia logística de Homero Vargas (QCNE) para el trabajo en los diferentes herbarios de Quito, Ecuador y de Asunción Cano (USM) por las mismas razones en Lima, Perú. También deseo agradecer a Lucille Allorge y Bruno Wallnöfer, por las facilidades brindadas para el estudio de las colecciones en el herbario del Museo de Historia Natural de París (P) y en el Museo de Historia Natural de Viena (W), Austria respectivamente.

Bibliografía citada

- Kunth, C. S.** 1819. Apocynaceae. En: F. H. A. von Humboldt, A. J. Bonpland & C. S. Kunth. *Nova genera et species plantarum* 3: 209-232.
- Markgraf, F.** 1924. Neue Apocynaceen aus Südamerika. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 9: 77-90.
- Morales, J. F. & A. Fuentes.** 2004. Estudios en las Apocynaceae Neotropicales VIII: nuevas especies de *Mandevilla* (Apocynoideae, Mesechiteae) para Perú y Bolivia, con notas sobre la morfología floral en corolas infundibuliformes. *Candollea* 59(1): 000-000. Aceptado.
- Müller Argoviensis, J.** 1860. *Species novae nonnullae americanae ex Ordine Apocynearum et observations quaedam in species generis Echitis Auctorum earumque distributio in genera emendata et nova.* *Linnaea* 30: 387-454.
- Schumann, K.** 1895. Apocynaceae. En: A. Engler & K. Prantl (eds). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 4(2): 109-189.
- Woodson, R. E.** 1932. New or otherwise noteworthy Apocynaceae of Tropical America II. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 19(1): 45-76.
- . 1933. Studies in the Apocynaceae. IV. The American genera of Echitoideae XXVI. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 20(4): 605-790.

Recibido el 7 de mayo de 2004.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

EL DIATREMA DE CERRO NEGRO

por

Jaime Galvis Vergara* & Guillermo Arboleda Goenaga

Resumen

Galvis, J., & G. Arboleda: El diatrema de Cerro Negro. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 49-53, 2005. ISSN: 0370-3908.

Cerro Negro es una eminencia topográfica, relativamente aislada, localizada al Nordeste de la cuenca del río Patía, entre las poblaciones de Almaguer y La Vega, cuya litología sugiere la presencia de una intrusión de poca profundidad, de la cual probablemente alcanzó a presentarse una fase efusiva. Las características tectónicas, estructurales y petrográficas sugieren la ocurrencia de explosiones freato-magmáticas, seguidas por la inyección de magma, con la consiguiente formación de un diatrema. Las manifestaciones minerales en dicho cerro, están relacionadas con el fenómeno referido.

Palabras clave: diatrema, esquistos grafiticos, Cerro Negro, pórfidos, oro.

Abstract

Cerro Negro is a relatively isolated topographic eminence situated at Northeast of the Patia river basin, whose lithology suggests the presence of a shallow intrusion, which probably presented an effusive phase. The tectonic, structural and petrographic characteristics suggest the occurrence of phreato-magmatic explosions, followed by magmatic injection, with the subsequent formation of a diatrem. The mineral occurrences in the mentioned mountain, are related to that phenomenon.

Key words: diatreme, graphitic schists, Cerro Negro, porphyries, gold.

Introducción

Las mineralizaciones auríferas de la región comprendida entre el caserío de Altamira y los municipios de Almaguer y la Vega, no han sido objeto de estudios que permitan conocer su génesis. En **Rosas** (1976) hay una

brevísima referencia a minas tales como La Concepción, La Playa, La Calixta y La Palma, sin indicación acerca del tipo de mineralización. No hay estudios publicados que amplíen el tema. Esto a pesar de haber sido tradicionalmente una región donde la actividad minera fue intensa, La información verbal de los mineros de esa zona indica que los filones son notablemente erráticos, presentándose bruscos cambios de rumbo y buzamiento. En los tenores también se encuentran fluctuaciones caprichosas

* Transversal 19 No. 61-33, Bogotá, Colombia.

En el presente artículo se hace una breve descripción de las mineralizaciones y se analizan características estructurales que permiten creer en la existencia de un diatrema, lo cual explica los repentinos cambios estructurales de las vetas.

Geomorfología

Cerro Negro es una eminencia topográfica de forma piramidal, relativamente aislada (Fotografía 1), limitada al Occidente por superficies suavemente onduladas del valle superior del río Patía, al Sur se halla limitado por la depresión topográfica donde transcurre el río San Jorge, al Norte está limitado por el cañón del río Pancitará. Al Oriente se encuentra separado del Macizo Colombiano por una depresión topográfica entre las poblaciones de La Vega y Almaguer. (Fotografía 1)

Cerro Negro se encuentra notablemente desalineado del frente occidental de la Cordillera Central, por lo cual, se presenta como una saliente hacia el valle del Patía.

Sus vertientes son muy empinadas y solamente la parte inferior de la vertiente occidental presenta algunas pendientes suaves. El drenaje dentro del cerro presenta un patrón radial, con patrones secundarios de drenaje dendríticos.

Litología

Las unidades litológicas anteriores a la intrusión son las siguientes: A) Esquistos pelíticos, grafitosos (Fotografía 2), esquistos cloríticos y esquistos talcosos, litologías muy comunes en la Cordillera Central, los cuales han recibido denominaciones tales como: Formación Cajamarca, Formación Valdivia, Formación Arquía, Esquistos de Montebello y otras. A dichas unidades les han asignado edades que según los diferentes autores varían desde el Cretáceo hasta el Precámbrico.

En realidad se trata de un conjunto de rocas verdes y sedimentos marinos metamorfizados, el cual se encuentra expuesto en gran parte de La Cordillera Central, con características litológicas bastante similares. Generalmente el grado de metamorfismo es bajo, pudiéndose identificar las diferentes rocas afectadas por éste, tales como basaltos, peridotitas y sedimentos pelíticos, con menor frecuencia sedimentos arenáceos, conglomeráticos y rocas calcáreas. En amplias zonas se presentan en forma de esquistos de grano muy fino, en los que se observan entremezcladas las diversas composiciones; aparentemente se trata de filonitas, en las cuales extensas zonas de gouge de falla, hayan llegado a tomar el aspecto de una roca heterogénea de textura esquistosa.

B) Además de las metamorfitas mencionadas, en Cerro Negro se encuentran rocas sedimentarias del Mioceño, agrupadas bajo la denominación de Formación Esmita (León, 1973). Estas se presentan en el flanco occidental de Cerro Negro. Dicha formación comprende limolitas grises fosilíferas, con intercalaciones de caliza de poco espesor, areniscas de color gris verdoso, limolitas rojas y violáceas, lutitas carbonáceas alternando con areniscas cuarzosas y hacia el tope, conglomerados polimícticos con abundantes guijarros de rocas volcánicas. La matriz arenácea de dichos conglomerados, parece contener material tobáceo. La Formación Esmita, (León, 1973), presenta espesores que varían entre 3000 y 5000 metros.

Las unidades litológicas se encuentran intruídas por un pórfido cuya composición varía de andesita a dacita. El pórfido andesítico se presenta de color gris oscuro, con fenocristales de plagioclasa de color gris claro ligeramente verdoso. El pórfido dacítico se observa de color gris con fenocristales de cuarzo hialino y láminas de biotita (Fotografía 3).

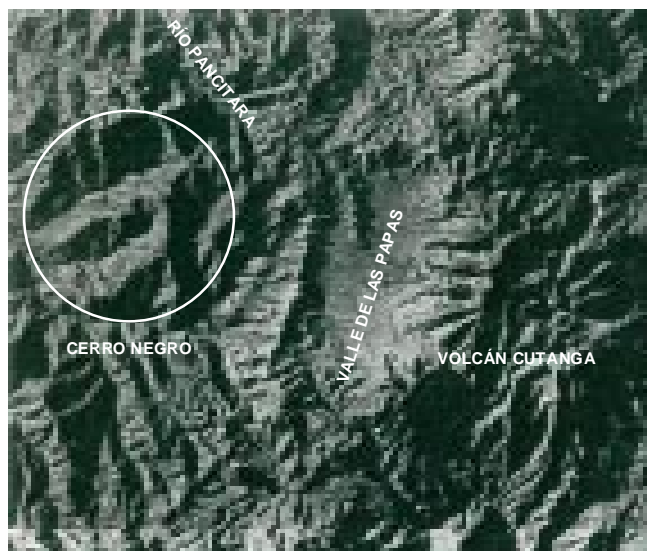
Además de las unidades referidas, se encuentran cubiertas de depósitos piroclásticos, principalmente cenizas y brechas volcánicas, los cuales presentan espesores notables como rellenos de depresiones topográficas.

Tectónica

Regionalmente, el rasgo tectónico más determinante es la falla Cauca la cual se encuentra a lo largo de la depresión Cauca-Patía, la cual se generó en el choque tangencial de un terreno continental al Oriente, constituido por una faja donde se hallan el valle del río Magdalena y la Cordillera Central y un terreno de corteza oceánica al Occidente, donde se encuentran la Cordillera Occidental y el andén de la Costa Pacífica.

Es importante anotar la confusión que se observa en algunos mapas geológicos donde se mezclan rocas ofiolíticas de la Cordillera Occidental, con las que se encuentran en la vertiente Oeste de la Cordillera Central, asignándoles las mismas denominaciones, aunque se trata de rocas de edades y orígenes totalmente diferentes. Las ofiolitas de la Cordillera Occidental son corteza oceánica de edad cretácea, afines con las que se presentan en Centroamérica y el Caribe occidental. Las ofiolitas de la Cordillera Central y de unos cuantos macizos de la vertiente oriental del río Patía, tales como Los Azules y la Tetilla, son rocas verdes de edad no determinada, pero cuyas características permiten creer que se trata de unidades antiguas, posiblemente precámbricas.

La falla Cauca presenta numerosas fallas satélites, una de las cuales es la denominada falla de Almaguer, con dirección NE-SW, cuyo trazo cruza por Cerro Negro y posiblemente sirvió de vía para el emplazamiento de la intrusión. La falla de Almaguer pone en contacto un bloque donde se hallan expuestos esquistos, al Este, con un bloque que presenta una cubierta de sedimentos de la Formación Esmita al Occidente. Otra importante falla satélite de la falla Cauca es la falla de Rosas, la cual cruza por la población del mismo nombre y presenta claras evidencias de encontrarse activa. Su dirección es NE-SW.



Fotografía 1. Aspectos Morfológicos del Cerro Negro.



Fotografía 3. Pórfido dacítico. Mina La Concepción. Almaguer, Cauca.

Mineralización

Cerro Negro y su periferia ha sido un área de notable actividad minera desde la época colonial. Al Norte, en el sector de Altamira, han habido numerosas explotaciones mineras, al igual que en el sector de Santa Lucía, hacia el Occidente. Al Sur se encuentra la mina de La Concepción, la más grande de la región (hoy en receso).

Tradicionalmente, se ha anotado que en las vertientes de Cerro Negro, los filones presentan poca continuidad y este hecho se ha atribuido a fallamientos locales.



Fotografía 2. Se puede observar el contacto entre el pórfido, abajo, y el esquisto negro en la parte superior. Zona de Altamira, Cauca.



Fotografía 4. Pórfido inyectado en esquistos negros. Zona de Altamira, Cauca.



Fotografía 5. Inyección de pórfido dacítico en esquistos. Carretera Altamira – La Vega, Cauca.



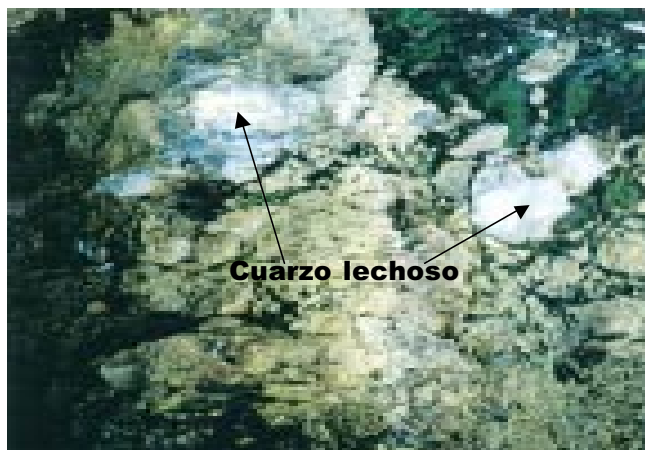
Fotografía 6. Bandas grafitosas del esquisto reemplazadas por pirita. Mina La Concepción, Almaguer, Cauca.



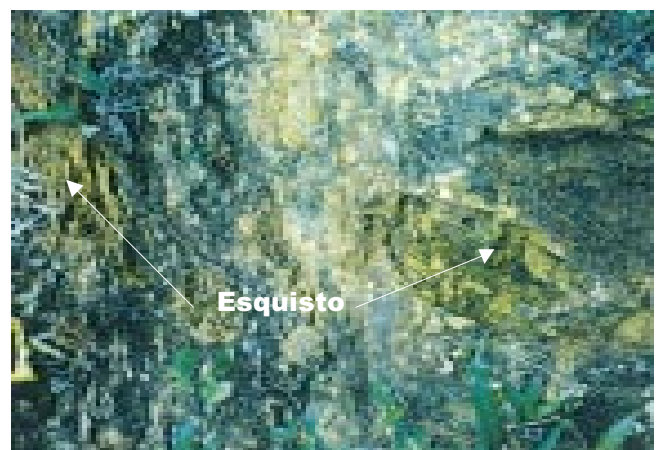
Fotografía 7. En el portal del tunel se puede observar el pórfido y arriba el esquisto. Mina La Concepción. Almaguer, Cauca.



Fotografía 8. Esquisto mineralizado rodeado por pórfido. Mina La Concepción, Almaguer, Cauca.



Fotografía 9. Lentes de cuarzo lechoso en los esquistos grafitosos. Mina La Concepción. Almaguer, Cauca.



Fotografía 10. Bloques de esquisto a la izquierda y a la derecha, rodeados de pórfido. Mina La Concepción, Almaguer, Cauca.

En la mina de la Concepción y en la zona de Altamira, se pueden observar bloques de esquistos grafitosos y en menor cantidad, talcosos, en tamaños, formas y posiciones muy diversos, rodeados por pórfido. Los tamaños de dichos bloques varían desde algunos centímetros cúbicos (Fotografías 4 y 5), hasta centenares de metros de longitud y anchura. En ellos se presentan mineralizaciones de sulfuros, principalmente pirita, en menor proporción calcopirita, mispíquel y ocasionalmente pirrotina. Presentan tenores de oro que en numerosas muestras superan los 30 gramos por tonelada. La mineralización se observa en los esquistos, siguiendo las direcciones de foliación, reemplazando preferencialmente a las bandas grafitosas de la roca (Fotografía 6). Por tanto, “los filones” presentan rumbos y buzamientos muy variados y las mineralizaciones se interrumpen donde terminan los respectivos bloques. En los pórfidos no se presenta mineralización (Fotografía 7), más aún, en ellos no se observa alteración, en los de composición dacítica, las láminas de biotita se encuentran inalteradas. Igualmente, los cristales de anfíbol se observan frescos en los pórfidos andesíticos.

Los principales minerales de alteración que se observan en los bloques de esquistos, son epidota, clorita (Fotografía 8) y jarosita. La silicificación no es especialmente notable, la mayor parte del cuarzo observado se presenta como intercalaciones de cuarzo lechoso, lenticulares (Fotografía 9), en los esquistos. En sectores presenta recristalización, formando drusas.

En la periferia externa de Cerro Negro, hay numerosas ocurrencias de minerales de antimonio, principalmente estibina, lo cual parece indicar una fase epitermal, fuera de la estructura del diatrema propiamente dicho.

Hay un aspecto que también vale la pena anotar y es que en el área de Cerro Negro, como en muchas localidades de la Cordillera Central y otras zonas de corteza siálica en Colombia, hay una relación clara de las ocurrencias auríferas y la presencia de metasedimentos grafitosos, anteriores al Paleozoico.

Conclusiones

La fragmentación de las rocas anteriores a la intrusión de los pórfidos de Cerro Negro, en bloques de tamaños diversos, dispuestos en forma caótica (Fotografía 10) y la subsiguiente inyección de magma, indica que allí se presenta un claro ejemplo de diatrema.

La mineralización, solamente tuvo lugar en los bloques, el pórfido se presenta completamente estéril. Esto parece indicar que la actividad hidrotermal solamente depositó la mineralización donde las rocas esquistosas presentaron un determinado catalizador, posiblemente el grafito. También cabe la posibilidad que el oro se encontrara ya en los esquistos grafitosos y la actividad hidrotermal solamente lo removilizó y concentró.

Es interesante anotar la relación entre la presencia de rocas encajantes grafitosas y las manifestaciones auríferas en la Cordillera Central. Posiblemente esto indica que el oro se encontraba originalmente en dichas rocas. De hecho hay numerosas ocurrencias auríferas en la Cordillera Central, en las cuales no se presenta alteración hidrotermal, solamente los metasedimentos inalterados. Esto se presenta en localidades tales como la mina de la Bramadora en Anorí (Antioquia), La Bartola y la Palmichala en Remedios, Machuca en Segovia, el Limón en Zaragoza, etc.

Bibliografía

- Grosse, E. 1934. Acerca de la Geología del Sur de Colombia II, comp. Est. Geol. Of. Col., tomo III, p. p. 139-231.
- León, A., Padilla, L. E. & Marulanda, N. 1973. Geología, Recursos Naturales y Geoquímica de la parte NE del Cuadrángulo O-5, El Bordo, Departamento del Cauca. Ingeominas 1973, Inf. 1652, inédito.
- Rosas, H. 1976. Ocurrencias Minerales en el Departamento del Cauca. Ingeominas, Inf. 1724, inédito.

Recibido el 17 de febrero de 2004.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

EL PAPEL DEL CONTROL BIOLÓGICO EN EL MANEJO INTEGRADO DE LA BROCA DEL CAFÉ, *HYPOTHENEMUS HAMPEI* (FERRARI) (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE)

por

Alex Enrique Bustillo Pardey¹

Resumen

Bustillo Pardey, A. E.: El papel del control biológico en el manejo integrado de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 55-68, 2005. ISSN: 0370-3908.

La broca del café es el insecto plaga más importante de la caficultura debido a las pérdidas que ocasiona. En Colombia a través de la investigación se ha desarrollado un programa de manejo integrado con el fin de asegurar la biodiversidad y estabilidad ecológica de la zona cafetera, basado en procedimientos de control biológico de esta plaga. Para cumplir esta meta se logró la introducción de agentes de control biológico a la zona cafetera basados en parasitoides (*Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta* y *Phymastichus coffea*) y el hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*. Estos organismos han sido probados en cafetales en el control de la broca y luego reproducidos masivamente en forma comercial para que el cafetero colombiano los pueda utilizar en sus cafetales, logrando así manejar racionalmente su cultivo y seguir produciendo café para exportación.

Palabras clave: control biológico, broca del cafeto, *Cephalonomia*, *Prorops*, *Beauveria*.

Abstract

The coffee bean borer is the most important insect pest attacking coffee crops causing great losses to the coffee farmers. In Colombia, it has been possible to develop an Integrated Pest Management program which assures the biodiversity and ecological stability of the coffee region, based on biological control procedures against this borer. To achieve this goal biological control agents were introduced to the coffee regions, based on parasitoids (*Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta* and *Phymastichus coffea*) and the entomopathogen fungus, *Beauveria bassiana*. These organisms had been tested in coffee plantations to control the coffee bean borer and then mass produced commercially so the Colombian coffee growers can use them in their crops, and in this way making a rational management that allows them to continue producing coffee for exportation.

Key words: biological control, coffee borer, *Cephalonomia*, *Prorops*, *Beauveria*.

¹ Investigador Principal I, Disciplina de Entomología, Cenicafé, Chinchiná, Colombia, e-mail: Alex.bustillo@cafedecolombia.com

1. Introducción

La broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae), es el insecto plaga más importante entre los que afectan la caficultura en todo el mundo. Este insecto fue introducido del África al continente americano a comienzos del siglo pasado y llegó sin los enemigos nativos que regulan sus poblaciones en África (Cenicafé, 1990). Los enemigos más importantes son cuatro parasitoides y el hongo *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuillemin (**Barrera et al.** 1987, **Moore & Prior**, 1988). Las especies de la familia Bethyilidae: *Prorops nasuta* Waterston y *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, se han colonizado en laboratorio en Inglaterra, México, Ecuador y Colombia (**Abraham et al.** 1990, **Barrera et al.** 1990; **Benavides & Portilla**, 1990; **Cisneros & Tandazo** 1990; **Delgado & Sotomayor**, 1990). En Colombia estos betílidos se introdujeron al principio de la década de los 90 y se desarrollaron procesos de producción masiva y liberación en cafetales colombianos (**Bustillo et al.** 1998). En 1996 también se introdujo a Colombia, *Phymastichus coffea* La Salle, previa colonización en Togo y cuarentena en Inglaterra. A partir de esa época se han desarrollado estudios para su producción masiva y liberación en cafetales colombianos (**Orozco & Aristizábal**, 1996, **Vergara**, 1998). Este parasitoide durante 1999 fue enviado de Colombia a Guatemala, Ecuador y la India a través de convenios internacionales para establecer colonias en esos países. Estudios recientes de exploración en Uganda han permitido localizar poblaciones de *Heterospilus coffeicola* Schneideknecht en cafetales, y estudiarlas en laboratorio para propósitos de colonización e introducción al continente americano. En cuanto a *B. bassiana* los avances en la investigación son notables y el hongo a través de procesos sencillos de producción se ha distribuido en toda la zona cafetera colombiana infestada con *H. hampei* (**Bustillo et al.** 1998).

En este documento se hace una revisión de los avances investigativos y desarrollos logrados en el control biológico con parasitoides y hongos entomopatógenos para el control de la broca del café y su transferencia a los cafeteros a través del Servicio de Extensión de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Estos resultados han hecho posible que se le dé al caficultor colombiano una información para que a través del enfoque del manejo integrado de la broca puedan reducir sus poblaciones a niveles que no le causen daño económico. Por otra parte estos insumos biológicos son de gran valor en el desarrollo de cafés especiales que se puedan comercializar como orgánicos (**Bustillo**, 2002).

2. Estudios con parasitoides

2.1. Antecedentes sobre parasitoides de la broca en el mundo

Los intentos de control biológico de la broca en otros países utilizando parasitoides son muy escasos, *H. coffeicola* se introdujo al Brasil desde Uganda (**Piza & Fonseca**, 1935) en frutos infestados, sin embargo no se sabe nada sobre su establecimiento. *P. nasuta* también se introdujo al Brasil desde Uganda en 1929 y después del desarrollo de una metodología sencilla de cría (**Hempel**, 1934) se liberó en el estado de Sao Paulo en 1930. A pesar de ser considerada exitosa su introducción al Brasil, el programa de control biológico con *P. nasuta* se abandonó en la década de los 40 con el surgimiento de los insecticidas organoclorados en el mercado. Sin embargo, a pesar del uso continuo de insecticidas para el control de la broca, en 1978 se recuperó *P. nasuta* en el Brasil, en cafetales de la zona de Mata, Minas Gerais, observándose niveles de parasitismo entre el 27 y 33,2%. En cafetales de Piracicaba en Sao Paulo, se recuperó en 1975 sobreviviendo a sequías severas y a la helada de ese año, que mató la mayor parte de los cafetales (**Yokohama et al.** 1978). *P. nasuta* también fue llevado a Sri Lanka en 1928 y al Perú desde el Brasil en 1982, pero se desconoce si se estableció en esos lugares (Cenicafé 1990).

En 1987 *P. nasuta* se introdujo al Ecuador y en 1988 a México e Indonesia desde Kenya a través de una cuarentena establecida en Inglaterra (**Barrera et al.** 1990b; Cenicafé 1990; **Moore & Prior**, 1988). En el Ecuador se reprodujo en laboratorio y las liberaciones hechas en el campo han resultado en su establecimiento. **Cisneros & Tandazo** (1990) registran niveles iniciales de parasitismo del 25 al 28% en lugares con infestaciones de 74-78% de broca. Las colonias de laboratorio se perdieron, pero lograron establecerse de nuevo en 1990 mediante colecciones de campo. En México no se pudo mantener la colonia de laboratorio, ni se han hecho liberaciones en el campo con este parasitoide (**Barrera et al.** 1990 b); actualmente planean reintroducirlo.

En cuanto a *C. stephanoderis* a pesar de su descubrimiento en 1960 por **Ticheler** (1963) en Costa de Marfil, sólo hasta hace poco se consideró utilizarlo en programas de control biológico. Colonias de este insecto mantenidas bajo cuarentena en Inglaterra y obtenidas en Kenya por el IIBC, sirvieron para introducirlo a México y Ecuador en 1988 (**Moore & Prior** 1988); Indonesia, Jamaica y Nueva Caledonia en 1989. A finales de 1990 se registró su movilización desde México a varios países centroame-

ricanos (Guatemala, Honduras, El Salvador) en donde se organizaron laboratorios para su cría (**Barrera et al.**, 1990c).

En Costa de Marfil, **Ticheler** (1963) registró un parasitismo natural en la broca por *C. stephanoderis*, en árboles no cosechados, de 27% en cerezas rojas y 50% en las negras, mientras que **Koch** (1973) encontró reducciones en las poblaciones de *H. hampei* del 20 al 30% en épocas de cosecha, pero en el período entre cosechas la reducción fue sólo de un 5%.

En el Ecuador se ha recuperado *C. stephanoderis* de los lugares de liberación. Los niveles de parasitismo obtenidos en la época de postcosecha son relativamente altos; en la provincia Pichincha del 72%, en Manabi variaron entre 12 y 43%, en los Ríos 40% y en Pichilingue entre 48 y 52% (**Junac**, 1991).

En México se ha liberado en pequeñas cantidades en varios sitios registrándose su establecimiento después de seis meses, los niveles de parasitismo variaron de 20 hasta 80% en los sitios de liberación. Sin embargo, éstos se redujeron considerablemente después de la cosecha debido a la escasez de frutos de café (**Barrera et al.**, 1990 b).

El parasitoide de adultos de la broca, *Phymastichus coffea* La Salle, fue descubierto en Togo en 1987 y posteriormente en Kenya (**Borbón**, 1989; **La Salle**, 1990). En Togo se registran mortalidades en adultos de broca del 29,6% por esta especie. Por su hábito de ataque a la broca constituye un buen prospecto de control biológico.

2.2. Estudios en Colombia con parasitoides

En Colombia el objetivo inicial del programa con parasitoides fue la introducción de las diferentes especies en las zonas cafeteras infestadas por la broca a manera de un control biológico clásico y un objetivo posterior fue determinar si los parasitoides pueden jugar un papel importante en un esquema de manejo integrado.

La biología y el comportamiento de *C. stephanoderis* y *P. nasuta* son muy parecidas. La hembra del parasitoide penetra el fruto atacado por la broca, paraliza la hembra adulta de la broca que cuida la colonia, luego se alimenta de los huevos y larvas de primer instar de la broca y deposita sus huevos sobre larvas de segundo instar y prepupas de la broca. El ciclo de vida de ambas especies es muy similar y lo completan en aproximadamente 22 días a 24°C en cuartos oscuros. La eficiencia del parasitismo de *C. stephanoderis* sobre la broca se incrementa a medida que se le ofrece un grano afectado con mayor número de estados inmaduros de la broca. Cuando el grano infectado

alcanzó 24 días se obtuvieron en promedio 10,5 individuos de *C. stephanoderis* por grano. En cuanto a *P. nasuta*, ésta es más exigente en el estado de la broca por parasitar prefiriendo casi exclusivamente larvas de segundo instar, lo cual se refleja en las producciones menores en laboratorio, comparada con *C. stephanoderis*. La emergencia de los parasitoides se logra proporcionando temperaturas más altas a las del cuarto de cría y luminosidad (**Bustillo et al.**, 1996)

2.3. Desarrollo de un método de cría masiva

El éxito en la cría masiva de *H. hampei* y de su parasitoide *C. stephanoderis* está principalmente en el control de las condiciones de humedad y temperatura en cada proceso, condiciones de asepsia diarias en el laboratorio, obtención diaria de suficientes adultos vigorosos de broca y un suministro permanente de grano pergamino proveniente de frutos cerezas sanos y bien maduros. La administración y planeación de las actividades son también de gran importancia. El control de las humedades y temperaturas se logra con el uso de deshumificadores y calentadores debidamente monitoreados con higrotermógrafos. Toda la información de los lotes de producción debe ser debidamente registrada para poder analizar cualquier problema. (**Bustillo et al.**, 1996).

La producción de parasitoides se inicia con el establecimiento de una cría masiva de broca, para lo cual se utilizan frutos de café totalmente maduros y con broca. Una vez se reciben en el laboratorio se extienden sobre bandejas de madera con fondo en malla metálica y con la ayuda de ventiladores se reduce su humedad a los niveles deseados. Este proceso puede tomar 20 días, a la vez que se seca el fruto se permite el desarrollo de los estados inmaduros de la broca. Al cabo de 8 días ó al momento del ingreso del material, es conveniente hacer una desinfección con fungicidas como tiabendazol 0,3% ó benomil 0,2%; si se observan ácaros, éstos se pueden controlar con propargite al 0,3% ó tetradifon al 0,3%. Una vez este material está seco y las brocas alcanzan el estado adulto, se traslada a armarios de madera de 1,8 m de alto; 0,6 m de ancho y 0,4 m de largo, cuyo frente está compuesto de una lámina de acrílico transparente con su parte basal en forma de cono a la cual se adhiere una caja plástica para recolectar las brocas en emergencia. La parte posterior del armario está cubierta por una tela de color negro que permite aireación a los frutos secos. En el interior del armario se colocan bandejas de madera sobre las cuales se coloca el fruto cereza infestado y seco listo para la emergencia de las brocas adultas. Para inducir la emergencia de la broca diariamente se remoja el material. Esta emergencia también se puede lograr en cuartos grandes ence-

rrados con una malla y dejando el grano infestado libre en las bandejas para que la broca vuele libremente y se pueda recolectar en las paredes de la tela con un recolector de rodillo hecho de PVC. El material de frutos infestados de campo se debe mantener a una humedad cercana al 85% y 22°C de temperatura para almacenarlo por largos períodos (p.e., 3-4 meses), si los niveles de infestación de este material son bajos se pueden incrementar “rebrocándolo” con el sobrante diario de las emergencias. (Bustillo *et al.*, 1996).

Para la cría de la broca se utiliza café pergamino seco de agua el cual se adquiere en cantidad suficiente para las necesidades de una semana. El café se puede mantener en buena forma almacenándolo en tanques con agua la cual se cambia frecuentemente para mantenerla limpia. Este grano pergamino se seca a la sombra con ayuda de ventiladores por aproximadamente un día hasta alcanzar una humedad del 45%. Las brocas recolectadas diariamente de los cuartos de emergencia, se utilizan para infestar este grano pergamino en una proporción de 3 brocas/grano, los cuales se mantienen en bandejas metálicas rectangulares (90 cm de largo x 30 cm de ancho x 6 cm de alto) con 16 orificios laterales de 2,5 cm de diámetro en sus lados para permitir aireación. En estas bandejas se colocan 4.000 granos pergamino que se infestan con broca, las bandejas se dejan una encima de otra en un cuarto oscuro a una temperatura de 24°C y humedad de 80%. Al cabo de 12 días se realiza una limpieza del material, para ello el grano se deposita sobre bandejas con fondo de malla y con una brocha se barre el aserrín, una alternativa que minimiza los contaminantes es el uso de aspiradoras para esta limpieza. (Bustillo *et al.*, 1996)

El grano afectado con broca se coloca de nuevo en las bandejas metálicas (4.000 granos por bandeja) y se lleva a otro cuarto para continuar el desarrollo de los estados inmaduros (23-25°C, 80% H.R.). Al cabo de 20 - 22 días después de infectado cuando aparecen las primeras pupas se limpia nuevamente el aserrín producido por la broca, se retiran los granos no infestados y los contaminados por hongo. A través de disecciones del grano se establece el número de estados inmaduros de la broca, que no debe ser inferior a 30 estados, algunos laboratorios tienen promedios entre 50 y 60 estados. La humedad del grano se determina diariamente a través de este proceso con el fin de hacer los ajustes necesarios para mantenerla en el óptimo, o sea que al principio del proceso esté en 45% y al momento de ser parasitados alrededor del 30% (Bustillo *et al.*, 1996).

Los granos previamente seleccionados, que tengan más de dos perforaciones, se utilizan para parasitismo colocándolos en frascos de conserva en proporción de 200

granos infestados por 400 adultos de la avispa por frasco; a estos recipientes se les facilita la ventilación a través de la tapa utilizando una tela fina de organdí que impida el escape de las avispidas. Una alternativa que permite el almacenamiento de mayor cantidad de material en el mismo espacio es el uso de cajas rectangulares con orificios circulares en sus lados, en las cuales se pueden depositar 333 granos afectados con broca con 600 avispidas para una proporción de 1:1,8. Estos recipientes se mantienen en un cuarto oscuro a 25°C y 70% H.R. Al cabo de 8 días se hace una revisión para detectar y detener posibles ataques de hongos y ácaros. A los 12 días de parasitación se revisa de nuevo el material y se estima el porcentaje de parasitismo y el número de estados de la avispa por grano. Al final de los 25 días todo el material se transporta a otro cuarto de emergencia cuya temperatura es ligeramente más alta (27°C) y con una humedad relativa del 70%. Este material se acomoda en cajones de madera con bandejas en su interior en cantidades de 20.000 a 25.000 granos y que tienen en su base porrones de vidrio o plástico transparente iluminadas con luz fluorescente para atraer las avispidas que inician su emergencia. De estos porrones se recolectan diariamente las avispidas con la ayuda de un aspirador eléctrico y se dispensan en recipientes pequeños en cantidades exactas (previamente taradas por volumen) para luego utilizarlas en el proceso de parasitación. (Bustillo *et al.*, 1996)

Dependiendo de la eficiencia del proceso cerca de un 75% del grano infestado con broca y parasitado se utiliza para liberaciones en el campo y el resto se deja para ser reciclado.

2.4. Liberación de parasitoides en el campo

2.4.1. *Cephalonomia stephanoderis*.

Se demostró que el parasitoide se establece en todos los lugares donde se libera. El parasitismo ocasionado por *C. stephanoderis* es dependiente de las densidades de *H. hampei* y aumenta cuando la altura sobre el nivel del mar es menor (mayor temperatura). Es así como a 1.630 m.s.n.m y una temperatura media de 19,9°C, se encontraron niveles máximos de parasitismo del 29% y a 1.080 m con 23,4°C, éstos alcanzaron hasta un 65%. Lo anterior es explicable porque en sitios más cálidos el desarrollo de la broca es más rápido y alcanza mayores poblaciones que quedan, como en este caso, a disposición del parasitoide para su reproducción (Benavides *et al.*, 1994).

Se observó que además de su acción parasítica la avispa ejerce una acción depredadora bastante eficiente sobre los adultos de broca (93,8%) que permanecían en el

interior de los frutos, sugiriendo así una acción total sobre la población de todos los estados de la broca, en la cual se estimó una mortalidad del 94,8%. En ningún caso en los frutos infestados por broca y parasitados se encontraron huevos y larvas de primer instar que, de acuerdo con lo que se conoce de su comportamiento, son consumidas por el adulto de la avispa. (Aristizábal *et al.*, 1998; Benavides *et al.*, 1994).

En cuanto al seguimiento del efecto del parasitoide sobre las poblaciones de broca en un período de tres años es importante resaltar que aún 939 días después de las liberaciones las avispidas siguen realizando un efecto de parasitismo sobre la broca en los lotes iniciales. El parasitismo es dependiente de la densidad del huésped o sea que fluctúa de acuerdo con la abundancia o escasez de la broca. Estos resultados muestran claramente que *C. stephanoderis* se puede establecer bajo las condiciones de los ecosistemas cafeteros colombianos, sin embargo su acción sola no es suficiente para reducir las poblaciones de broca a niveles que no causen daño económico (p. e., < 5%). (Benavides *et al.*, 1994).

El parasitoide *C. stephanoderis* se recuperó de cafetales distantes a los sitios de liberación poco tiempo después de su liberación hasta sitios a 4,2 km de distancia. (Benavides *et al.*, 1994). Se concluye que esta especie se adapta a las condiciones ecológicas de la caficultura colombiana y permite adelantar un programa de introducción en todo el país. Evaluaciones hechas en estas áreas después de cuatro años muestran la presencia tanto de *C. stephanoderis* como de *P. nasuta* en los cafetales (Quintero *et al.*, 1998).

Estudios realizados por Aristizábal *et al.* (1997) y Salazar (1998) muestran que *C. stephanoderis* es muy promisorio para el control de la broca aún cuando las poblaciones de esta sean inferiores al 5%. Se encontró que el parasitoide tiene buena capacidad de búsqueda y es capaz de permanecer en sitios donde la broca esté concentrada ("focos"), haciendo que la estrategia de liberaciones de estos parasitoides en estos sitios sea viable para reducir sus poblaciones. Además se comprobó una gran actividad de predación de este parasitoide sobre los adultos de broca que inician su daño en los frutos (Aristizábal *et al.* 1998). A través de un programa de producción masiva de esta especie auspiciado por la Federación Nacional de Cafeteros se logró entre 1995 y 2000 liberar cerca de 1.500 millones de individuos de *C. stephanoderis* en gran parte de la zona cafetera colombiana.

2.4.2. *Prorops nasuta*

Entre 1990 y 1993 se introdujeron a Colombia, directamente de Kenya, Ecuador y Brasil colonias de este in-

secto. La mayor parte de la descendencia de los insectos liberados en Colombia pertenecen a la colonia de Brasil, con excepción del material liberado en Nariño que correspondió a las crías del Ecuador. La cría de este parasitoide ha mostrado ser más difícil ya que es más exigente en la selección del estado apropiado de la broca para su parasitación. Sin embargo, es posible obtener una producción masiva para realizar introducciones en cafetales. Hasta la fecha se han liberado cerca de 500 millones de *P. nasuta* en cafetales colombianos. Los estudios han mostrado que también se establece en las distintas zonas cafeteras en donde se libera, en cafetales en Nariño cerca a Sandoná su recuperación de frutos con broca es frecuente después de tres años de realizar las primeras liberaciones (Portilla & Bustillo, 1995; Quintero *et al.*, 1998). A pesar de las pequeñas cantidades liberadas en esta zona de Nariño, el parasitoide se ha recuperado registrándose un parasitismo que varió entre 1,5 a 3,8% en zonas ubicadas entre 1.380 y 1.750 m.s.n.m. Se encontró un máximo de 36 capullos del parasitoide en un fruto afectado.

P. nasuta posee una alta capacidad de predación, lo que complementa su acción parasítica (Bacca, 1999). La reducción de estados biológicos de broca con respecto al testigo fue de 75,9; 63,9 y 79,5 % a los 5, 10 y 15 días respectivamente, después de la liberación de *P. nasuta*. El porcentaje de parasitismo fue estadísticamente igual para los tres tiempos de evaluación con valores de 60,2; 67,0 y 46,4%, respectivamente.

2.4.3. *Phymastichus coffea*

Este parasitoide de adultos de la broca del café fue colonizado en Togo, e introducido a Colombia en 1996 después de cuarentena en Inglaterra y estudios sobre selectividad a otros insectos (López-Vaamonde *et al.*, 1997). Los estudios con *P. coffea*, han permitido conocer más sobre su comportamiento y eficiencia en condiciones de campo y en laboratorio con lo cual se han podido ajustar parámetros para su producción masiva. Entre los años 1998 y 2003 se han producido y liberado en cafetales cerca de 300 millones de adultos de *P. coffea*. Este programa se inició en 1999, una vez cumplidos con todos los requisitos exigidos por el ICA (Instituto Colombiano Agropecuario).

Los estudios sobre densidad de adultos por recipiente en cuanto a producción y la relación avispidas hembra – macho, muestran que las mayores producciones se alcanzan con las relaciones más altas de hembras. Sin embargo, la mayor productividad se consigue con las menores relaciones de hembras por recipiente. (Orozco, 1999).

En cuanto a los machos, no se presenta una diferencia significativa entre el número de machos por hembra pero si

entre estos y los tratamientos donde no se liberan machos, los cuales presentan la menor eficiencia. En relación con la emergencia final, en todos los experimentos se encontró una alta mortalidad de machos que no emergen entre 60 y 80 %. Este factor está disminuyendo considerablemente el rendimiento final del parasitoide en laboratorio (Orozco, 1999).

La mayor eficiencia alcanzada en la emergencia de adultos, se presentó con las menores relaciones de avispas hembras por recipiente, igualmente fue con las mortalidades de machos. En promedio, se producen 6 – 7 avispas por hembra, para la relación 10 adultos hembra/recipiente, y 3 – 4 cuando se liberan 150 adultos/recipiente. En cuanto al número de granos por recipiente, 50 y 100 granos por caja galletera, están mostrando los mejores resultados. (Orozco, 1999).

Los problemas más limitantes en la cría de *P. coffea*, han sido: la alta mortalidad de adultos de broca, durante los primeros ocho días después de la parasitación, en promedio 30%, y la mortalidad de machos en estado de pupa o adulto dentro del hospedero y la contaminación tanto de broca como del parasitoide (Orozco, 1999).

2.4.3.1. Ciclo de vida de *Phymastichus coffea* parasitoide de adultos de la broca del café en condiciones de campo. *Phymastichus coffea* es un endoparasitoide de origen africano de adultos de *Hypothenemus hampei* introducido a Colombia en 1996. El estudio sobre su biología se realizó en un cafetal en Supía, Caldas, a 1320 m; temperatura promedio de 22°C y 75% HR. Se observó que los adultos de *P. coffea* vivieron en promedio 2,5 días. El huevo tuvo una duración de 5 días; larvas L1, 5 días; L2, 6 días; L3, 12 días y las pupas 15 días. El ciclo de vida desde huevo hasta la aparición de los primeros adultos fue de 43 días y el estado adulto tomó 3 días. En las condiciones climáticas donde se realizó el estudio, *P. coffea* mostró una buena adaptación y capacidad de parasitismo (Vergara, 1998).

2.4.3.2. Dispersión de *Phymastichus coffea* en un lote de café. La actividad se desarrolló en un lote de café variedad Colombia en Sevilla, Valle a 1540 m, con una temperatura promedio de 20°C y 70% HR. La presencia del parasitoide fue evidente en el 91.1% de los sitios de muestreo. El promedio de parasitismo en el área del experimento fue 46.7%. La mayor concentración de las avispas se encontró entre los 0 y 23 m a partir del punto de liberación con parasitismos entre 15.4 y 94.7%, sin embargo entre 23 y 60 m se presentó un promedio de parasitismo de 31.3%, lo cual indica una buena actividad del parasitoide para buscar su huésped (Vergara, 1998).

2.4.3.3. Determinación de los tiempos de penetración de la broca a los frutos maduros de café en relación con el ataque de *Phymastichus coffea*. En este estudio se pretendía establecer cuando se presentaba la broca y en que proporción en las posiciones A, B, C y D, a partir de una infestación inicial homogénea, con el fin de determinar el tiempo más apropiado de liberación de *P. coffea*. Los resultados de esta actividad, muestran que en frutos de 120 días de edad, los mayores porcentajes de brocas en posición A, se registraron a las 12 horas después de la infestación; la posición B, 3 días después de la infestación (DDI); la posición C, 8 DDI y la posición D, a partir de los 17 DDI. (Echeverry, 1999).

2.4.3.4. Evaluación del parasitismo de *Phymastichus coffea* sobre broca en diferentes posiciones de penetración en frutos de café. El objetivo fue determinar si *P. coffea* es capaz de atacar a la broca cuando ésta se encuentra en cualquier parte del fruto de café. Los tratamientos consistieron en liberaciones del parasitoide, cuando la broca se encontraba en las posiciones A, B, C y D. Los resultados, mostraron que *P. coffea* puede parasitar los adultos de broca en todas las posiciones de penetración. Los porcentajes de parasitismo registrados fueron 80.01%, 75.95%, 56.16% y 34.32% para las posiciones A, B, C y D respectivamente, es decir disminuyeron a medida que la broca penetra el fruto (Echeverry, 1999).

2.4.3.5. Superparasitismo de *P. coffea* usando tres relaciones diferentes de parasitoide y broca. Los objetivos de este experimento fueron los de comprobar el comportamiento de superparasitismo de *P. coffea* en tres relaciones de parasitoide: broca y definir la influencia del superparasitismo en el desarrollo de *P. coffea*. Se evaluaron tres tratamientos consistentes en diferentes relaciones parasitoide: broca (1:5, 1:1 y 5:1); se hicieron tres evaluaciones, cinco, 15 y 25 días después de la liberación (DDL). Los resultados, mostraron que *P. coffea* presenta superparasitismo en todas las relaciones evaluadas, pero fue menor cuando la relación parasitoide: broca fue mayor en favor de las brocas. Sin embargo, los porcentajes disminuyeron a través del tiempo, debido a la presencia de mecanismos de supresión fisiológica, que regulan la población del parasitoide en la broca. Lo anterior, permitió concluir, que a pesar de que el parasitoide presenta el comportamiento de superparasitismo, este comportamiento no tiene ninguna influencia en cuanto al porcentaje de parasitismo, y mortalidad de la broca como efecto de la acción del parasitoide. (Echeverry, 1999).

2.5. Producción de parasitoides por particulares

Una vez desarrollados los métodos de producción masiva para la producción de parasitoides, se transfirió

esta tecnología a la industria privada para que proporcionara cantidades suficientes y así poder desarrollar un programa agresivo de introducción en las diferentes zonas cafeteras invadidas por la broca. Inicialmente los laboratorios presentaron muchos problemas de adopción de la tecnología y desarrollo de habilidades en el manejo de estos insectos. Los problemas más comunes fueron las pérdidas de las colonias debido a ácaros y hongos, los que se originan normalmente por infraestructuras inadecuadas, pobres condiciones de asepsia, mala regulación de las condiciones ambientales en cuanto a temperaturas y humedades. Sin embargo con el tiempo y la experiencia han mejorado los parámetros de producción como son los niveles de infestación por broca, parasitismo y número de avispidas por grano con broca.

La Federación Nacional de Cafeteros mantuvo contratos de producción anuales desde 1995 hasta el año 2000 con un promedio de 10 laboratorios particulares para la producción de parasitoides. Los laboratorios que mostraron un alto nivel de organización, adopción de las recomendaciones de Cenicafé, seguimiento de los procesos, control de calidad fueron los más eficientes. Desde 1994 hasta 2003 se han producido y liberado en Colombia cerca de 1500 millones de *C. stephanoderis*, 500 millones de *P. nasuta* y 300 millones de *P. coffea* en fincas infestadas con broca en la mayoría de los departamentos cafeteros afectados por este insecto.

El uso de los parasitoides se ha enfocado a través de dos estrategias: 1) la introducción de las especies *C. stephanoderis*, *P. nasuta* y *P. coffea* en la zona cafetera colombiana infestada con broca y 2) el uso de estos parasitoides en un programa de manejo integrado, en el cual se puedan reducir las poblaciones de broca a niveles inferiores al 5%. Se considera que la primera estrategia, la introducción de las avispidas por una sola vez en los predios afectados, debe ser una campaña patrocinada por la Federación Nacional de Cafeteros. La segunda estrategia correspondería a una situación de recomendación técnica del uso de avispidas en un programa de manejo integrado, en el cual el cafetero adquiere este insumo directamente de los productores particulares.

La liberación de los parasitoides se ha llevado a cabo con la coordinación del Servicio de Extensión. Los parasitoides producidos por los laboratorios se reciben en Cenicafé donde se les hace un control de calidad que determina: 1) número de granos parasitados; 2) número de parasitoides por grano; 3) contaminación por ácaros y hongos. Con lo anterior se certifica la producción y se estima el número de parasitoides para ser liberados.

En cada finca seleccionada para realizar las liberaciones se escogen como sitios de liberación los lotes problema. Estos por lo general corresponden a lotes de café mal tenidos, cafetales viejos en donde la recolección es mal hecha, o sitios donde la broca se concentra formando lo que normalmente se conoce como “focos”.

La liberación se hace utilizando pequeños costalillos de tela organdí que permiten la salida de las avispidas pero no de la broca en la eventualidad de que no todo el material se encuentre parasitado. Cada costalillo contiene 300 granos pergamino afectados con broca y parasitados los cuales se cubren con un plástico para protegerlos de las lluvias y se cuelgan de las ramas de los árboles con la ayuda de un alambre. Este material se lleva al campo cuando están próximas a emerger las avispidas y se localiza en un árbol cerca a los frutos maduros y con broca.

Con posterioridad a las liberaciones se instruye a los cafeteros sobre la recolección al cabo de 45-60 días de cerezas con broca y parasitadas, las cuales se introducen en jaulas de exclusión para que emerjan las avispidas y se redistribuyan en el resto del cafetal.

3. Estudios con hongos entomopatógenos

Los hongos entomopatógenos para el control de la broca del café son un arma fundamental en el desarrollo de un programa de manejo integrado que tenga por finalidad la preservación del medio ambiente y la racionalidad en el uso de insecticidas químicos. *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin puede jugar un papel muy importante en el control de *Hypothenemus hampei* bajo las condiciones de los ecosistemas cafeteros colombianos. Estos agroecosistemas son permanentes y debido al sombrío o autosombrío del café hay bastante protección de la radiación solar y la humedad relativa alcanza niveles óptimos para estos hongos durante ciertos momentos del día.

Estas consideraciones han hecho que se emprenda un vasto programa de investigación que comprende desde la obtención de aislamientos hasta la producción masiva y evaluación de su eficacia bajo diferentes condiciones ecológicas de campo para su inclusión dentro de un programa de manejo integrado de la broca (Bustillo, 1998).

3.1. Investigaciones en Colombia

Beauveria bassiana (Bb) aparece infectando la broca en forma natural en casi todas las regiones de Colombia donde la broca hace su aparición. Hasta el momento se cuenta con un cepario de más de 100 aislamientos de *B. bassiana* provenientes de diferentes localidades y condi-

ciones agroecológicas. Este material está siendo sometido a caracterización para conocer la relación existente entre cepas, sus fuentes de variación en cuanto a patogenicidad, producción de esporas, y adaptación o tolerancia a factores abióticos. Del total de aislamientos 18 son internacionales suministrados por institutos como IIBC (Instituto Internacional de Control Biológico) y de países vecinos como Brasil, Ecuador y Guatemala y aproximadamente la mitad han mostrado actividad contra la broca.

Se desarrolló una técnica de bioensayo para seleccionar los aislamientos más patogénicos (**González et al.**, 1993). El ciclo de vida de Bb sobre la broca bajo condiciones de laboratorio, se completa en promedio en 8,2 días desde la inoculación del insecto con el hongo hasta el desprendimiento de las esporas. Estos resultados pueden variar de acuerdo con el aislamiento que se use y las condiciones de temperatura del laboratorio. Se ha demostrado también la importancia de pasar el hongo Bb a través de insectos para reactivar su patogenicidad. Cuando se cultiva el hongo en medios artificiales por tres o más generaciones su patogenicidad se reduce considerablemente, y el tiempo promedio para causar mortalidad en la mitad de la población se incrementa, en comparación con el hongo activado sobre broca (**González et al.**, 1993).

En estas evaluaciones se determinó la virulencia de los aislamientos contra la broca. El Bb 9212 y Bb9205 matan la broca más rápido, en un tiempo promedio de mortalidad de $2,63 \pm 0,79$ y $4,16 \pm 1,14$ días, respectivamente, comparados con otros 10 aislamientos en el que el Bb 9023 demoró $5,80 \pm 0,81$ días.

Se estudió la producción promedio de esporas por broca muertas y se encontró que el aislamiento Bb9114 llega a producir hasta $8,8 \times 10^6$ esporas (e) por adulto de broca (**González**, 1994). Esto equivale a una aplicación $4,4 \times 10^{10}$ e/ha en la cual en cada árbol de una hectárea de 5.000 se encuentre una broca en promedio atacada y esporulada con el hongo. Estos resultados son importantes porque indican la oportunidad de seleccionar aislamientos que al producir un alto número de esporas en el campo van a producir una infección secundaria manteniendo el inóculo necesario para infectar nuevamente la población de broca.

Dos enfoques se han investigado para la producción de Bb, a nivel industrial y a nivel artesanal. A nivel industrial (**Morales et al.**, 1991), la producción de Bb se inicia con cultivos puros obtenidos de broca en platos de Petri en medio SDA; luego este inóculo se utiliza para el crecimiento del hongo en frascos que contienen un medio líquido nutritivo aséptico, bajo condiciones de

fermentación y agitación a 110 r.p.m. durante 72 horas. Este cultivo produce blastosporas que sirven para inocular bandejas con un sustrato líquido químicamente definido para la producción de esporas aéreas. Después de 15-20 días (dependiendo de la temperatura) el hongo está listo para ser cosechado, homogeneizado, formulado y secado en forma de polvo. Esta tecnología ha sido transferida a productores particulares para que se encarguen de la producción industrial del hongo. En la actualidad existen cinco compañías en Colombia con licencia del ICA, que suministran hongo formulado para el control de la broca.

También se estudió una metodología para producir el hongo por caficultores en su finca (**Antía et al.**, 1992). La metodología es muy sencilla: el sustrato usado es arroz y agua que se introduce en botellas desechables de vidrio, las cuales se taponan con algodón absorbente y se someten a un proceso de esterilización al «baño de María». La producción de esporas en estas botellas es de 4×10^{11} esporas/100 g de sustrato a 25°C y después de un tiempo de desarrollo de 24 días.

Una vez el hongo completa su desarrollo está listo para ser usado por el agricultor. La producción de una botella es suficiente para asperjar 100 árboles a una dosis de 5×10^8 esporas/árbol. Durante los tres últimos años Cenicafé y el Servicio de Extensión de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia han entrenado en esta técnica más de 20.000 agricultores, muchos de los cuales están produciendo el hongo eficientemente.

Cenicafé tuvo a disposición del gremio cafetero una Unidad de Producción Masiva del hongo *B. bassiana*, producido en forma artesanal en la cual se capacitaron grupos de cafeteros e interesados en la metodología. Además se suministró gratuitamente el hongo denominado Cepa Cenicafé para su reproducción.

La producción artesanal ha tenido un rápido desarrollo por lo simplificado y barato del sistema que permite al cafetero la producción del hongo en la finca y disponer así de este insumo en el momento que lo necesite (**Posada & Bustillo**, 1994).

Con base en registros de Cenicafé, durante 1992 se utilizaron cinco toneladas de hongo a una concentración de 1×10^8 esporas/gramo con fines experimentales. Para 1993 la producción de hongo Bb fue de 60 toneladas para el control de la broca del café (**Posada**, 1993), para 1994 se estimó en 100 toneladas (**Bustillo**, 1995), en 1995 fue de 200 ton y de 300 en 1996. La producción artesanal se incrementó con varios laboratorios auspiciados por los

Comités Departamentales y/o las Cooperativas Cafeteras en varios departamentos.

Se desarrolló un sistema de pruebas de calidad de las formulaciones para asegurar a los cafeteros que el bioinsecticida que estaban comprando si reunía los estándares de calidad (Vélez *et al.*, 1997). Este protocolo sirvió de base para la reglamentación de la producción de entomopatógenos en el país por parte del ICA.

Las formulaciones de *B. bassiana* se han evaluado bajo condiciones de campo y en todos los casos el hongo se ha establecido en las poblaciones de broca. Bb sólo es efectivo cuando la broca entra en contacto con las esporas, al tratar de penetrar la cereza. Si el insecto ya entró a la cereza es difícil que el hongo lo pueda afectar.

El efecto del hongo *B. bassiana* en campo es evidente, se presenta y actúa como un enemigo natural permanente. Las epizootias cuando ocurren permiten apreciar el efecto del hongo notoriamente. Estas no se generalizan por la variabilidad agroecológica de la zona cafetera y por ser de ocurrencia esporádica no permiten esperar a que el hongo por sí solo mantenga el cultivo libre de broca.

3.2. Estudios preliminares de campo

En el primer estudio se logró una infección de Bb en la broca del 48,1% en promedio después de las tres aspersiones. En otro estudio se estableció el efecto del hongo sobre la broca durante un periodo de 119 días de evaluaciones después de realizar seis aspersiones. La infección por Bb se incrementó hasta alcanzar un promedio de 69,0% de infección. Las condiciones de húmedas en la zona de Ansermanuevo fueron más bajas que en Garzón, lo cual podría explicar en parte la diferencia de los resultados. En términos generales estos estudios mostraron que se podía inducir una infección por Bb y que los niveles se incrementan a medida que se hacen más aspersiones (Bustillo *et al.*, 1991).

3.3. Epizootiología

En el lote en estudio que fue colonizado por la broca a mediados de 1990 se pudo observar que en la medida en que se dispersó la broca espacial y temporalmente, asimismo se fue diseminando el hongo *B. bassiana*, el cual mostró una alta incidencia hacia finales del año. El seguimiento que se hizo muestra, como una proporción apreciable de la población de frutos infestados con broca fue infectada por el hongo alcanzando niveles a veces superiores al 75%. Es posible que estas evaluaciones visuales del hongo subestimen su acción ya que muchos indivi-

duos mueren pero el hongo no esporula sobre su cuerpo debido a condiciones adversas de humedad ambiente. (Bustillo *et al.*, 1991).

La tendencia de las poblaciones indicó que Bb tiene buena capacidad de dispersión, se establece en los cafetales, es capaz de ejercer un control sobre las poblaciones de broca el cual es variable y depende tanto de condiciones de densidad de la plaga, como de las ambientales de humedad y radiación (Vélez & Montoya, 1993). Una conclusión preliminar e importante de este estudio es que a pesar de las altas infecciones del hongo los niveles de infestación, a pesar de que se redujeron considerablemente, son aún bastante altos para evitar que la broca ocasione daño económico, por tanto se requiere complementarlo con otras medidas de control dentro de un esquema MIB.

3.4. Evaluación de concentraciones y equipos de aspersión en el control de la broca en condiciones de campo

En los resultados se encontraron mortalidades altas causadas por *B. bassiana* sobre la población de broca expuesta al cabo de 35 días de la aspersión. En el análisis de varianza no se encontró interacción entre equipo por dosis, ni entre dosis, ni entre equipos, es decir no se detectaron diferencias estadísticas entre los equipos y las dosis evaluadas. Los niveles de infección más altos (90,6%) se alcanzaron con el equipo Motax a la dosis de 1×10^{11} esporas / árbol; en términos generales la infección por el hongo se incrementó en la medida en que se incrementó la dosis. La presencia en el testigo de una alta mortalidad por el hongo a pesar de haberse empleado las mangas entomológicas indica que pudo ocurrir contaminación en la aplicación de los tratamientos. (Flórez *et al.*, 1997)

3.5. Efecto de *Beauveria bassiana* Bb 9205 en el control de la broca del café en cafetales

Con el fin de dilucidar interrogantes sobre el comportamiento patogénico de Bb9205 sobre poblaciones de broca en campo, se adelantaron varios estudios cuyos resultados se presentan a continuación:

3.6. Efecto de los niveles de infestación de broca

Al asperjar Bb a razón de $2,1 \times 10^8$ esporas/árbol en cafetos con niveles entre 0-2, 3-5, 8-12, 15-20 y 25-30% de infestación se obtuvo un control que fluctuó entre el 19 y 30%, siendo estadísticamente iguales, por lo tanto, el efecto patogénico inmediato de Bb en los cafetales es independiente del porcentaje de infestación de broca. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.7. Efecto del sombrío

Al asperjar Bb en árboles ubicados bajo sombra, semisombra y libre exposición, en donde las ramas infestadas recibían 12, 56 y 79% de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA), considerando como 100% la RFA en un espacio descubierto, se obtuvo respectivamente una mortalidad media de 80, 64 y 50%, estadísticamente ($P=0,05$) no hubo diferencia entre los dos primeros y entre el segundo y el tercero, advirtiendo que la primera condición fue artificial por cuanto se eliminaron ramas para permitir una radiación directa la mayor parte del día. Los datos muestran una tendencia a incrementarse la eficacia del hongo cuando se incrementa la sombra; esta posiblemente no fue más evidente debido al autosombrío que normalmente tiene el café en altas densidades. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.8. Efecto de la posición de la rama en el árbol

Al asperjar Bb 9205 sobre los estratos superior, medio e inferior del árbol, se obtuvo una mortalidad media de 32, 73 y 84% respectivamente; aunque estadísticamente ($p=0,05$) son iguales se observa un incremento en la mortalidad en las ramas bajas. Mediciones previas de RFA mostraron que los dos tercios superiores reciben significativamente más RFA que el inferior. Al comparar la mortalidad entre la parte interna y externa de la rama no se encontraron diferencias significativas. Los anteriores resultados sugieren que aplicando Bb técnicamente en mezcla con aceites emulsionables y agua la influencia de la sombra en los cafetales no es significativa para el control de la broca. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.9. Residualidad de Bb

La permanencia del hongo en el cafetal, se evaluó infestando con broca las ramas del árbol el mismo día, 2, 4, 8 y 15 días después de la aspersión de Bb. El control obtenido fue de 74, 24, 21, 20 y 19% para cada caso; solo en los dos primeros tiempos hubo efecto de la aspersión; en los demás, se debió al control natural. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.10. Efecto de diferentes dosis

La evaluación de cuatro dosis comprendidas entre 1×10^8 y 5×10^9 esporas/árbol de Bb 9205 permitió encontrar que a partir de 5×10^9 , se obtiene un incremento significativo de la mortalidad. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.11. Efecto de la adaptación de la cepa a condiciones de campo

Un aislamiento de Bb 9205 mantenido en laboratorio por cinco años y reactivado sobre broca periódicamente

se confrontó, con uno del mismo origen pero obtenido de un cafetal después de dos años de haber sido introducido. Los resultados de control de calidad en laboratorio mostraron una mortalidad del 100% para los dos aislamientos. Sin embargo, cuando fueron comparados bajo condiciones de campo se encontró una mortalidad sobre broca del 51% para el mantenido en laboratorio y 64% para el de campo. Lo anterior prueba la hipótesis de que el hongo en los cafetales al estar expuesto a las condiciones ambientales sufre una selección natural hacia poblaciones más tolerantes a estas condiciones, por lo tanto es apropiado tener en cuenta este factor en procesos de selección de entomopatógenos. (Arcila & Bustillo, 1997).

3.12. Efecto de Bb en poblaciones de broca en el suelo

Una de las causas de reinfestación en los cafetales cuando terminan las cosechas se atribuye a la población remanente de *H. hampei* que permanece en el suelo como consecuencia de la caída de frutos infestados. *B. bassiana*, es el principal factor de mortalidad natural de la broca presente en todas las regiones cafeteras colombianas infestadas por este insecto; por su parte *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin, se considera un entomopatógeno de insectos del suelo que puede tener acción sobre la broca.

Se evaluó a través del tiempo el efecto sobre la broca que emerge de frutos caídos, de aspersiones al suelo de *B. bassiana* y *M. anisopliae*. La investigación se desarrolló en la Subestación Experimental Maracay de Cenicafé localizada cerca de Armenia, en donde se seleccionaron dos lotes de café variedad Colombia de tercera cosecha con un área de 5000 m², durante la cosecha principal (entre septiembre y diciembre de 1996). Se evaluaron los dos hongos en lotes de café diferentes y en cada uno se establecieron 9 tratamientos con 10 repeticiones bajo un diseño completamente aleatorio. La parcela se formó con 9 árboles, a los que se les dejó sólo frutos verdes sanos en estado óptimo de ataque por broca, cubriendo el árbol central con una jaula de malla fina. Las esporas de los hongos utilizados se suspendieron en aceite emulsionable y agua usando una dosis de 1×10^9 c/árbol. En la base del árbol que sirvió como unidad experimental se depositaron 350 frutos infestados con broca, asperjando los hongos el mismo día y 2, 5, 10, 15, 20, 25 y 30 días después. La aspersión se dirigió al plato de cada árbol. Al cabo de 30 días se evaluó la infección por los hongos en los adultos presentes en frutos perforados en la parte aérea del árbol. (Bernal *et al.*, 1999; Bustillo *et al.*, 1999).

Los resultados mostraron que se puede simular una emergencia de brocas colocando frutos con broca en el

plato de los árboles para evaluar tratamientos contra la broca en el suelo. Los niveles más altos de infección por los hongos sobre la broca en las ramas de los árboles, se produjeron los cinco primeros días después de la infestación en el suelo; estos fueron cercanos al 30% para *B. bassiana* y del 11% para *M. anisopliae*; sin embargo la infección disminuyó posteriormente para ambos hongos, alcanzando de nuevo un pico hacia los 25 días de 24,3% para *B. bassiana* y de 7,7 para *M. anisopliae*. Lo anterior se puede explicar por la formación de propágulos que ocurre cuando se aplican entomopatógenos al suelo, debido probablemente a la acumulación de esporas infectivas sobre insectos atacados que reinfectan nuevos insectos para asegurar la perpetuación del microorganismo. (Bernal *et al.*, 1999; Bustillo *et al.*, 1999)

En relación con la recuperación de los hongos del suelo, se encontró concordancia con los resultados de infección en los frutos del árbol. Las dos especies se recuperaron aún después de dos meses y la fluctuación en las cantidades de unidades formadoras de colonia, se puede deber a la influencia de las lluvias y a la reproducción del hongo en el suelo (Bernal *et al.*, 1999; Bustillo *et al.*, 1999)

Los anteriores resultados muestran las bondades de *B. bassiana* en la regulación de la broca que emerge del suelo y permite concluir que su efecto es superior al de *M. anisopliae*; sin embargo, esta eficiencia se podría mejorar con otro tipo de formulaciones del hongo, p. e. una formulación granulada, que permita una mayor permanencia en el suelo para evitar la lixiviación causada por las lluvias.

Los resultados de campo de los experimentos para el control de la broca con *B. bassiana* realizados tanto en Colombia como en otros países (Sponagel, 1994; Lacayo *et al.*, 1994) muestran resultados muy variables, lo cual se puede atribuir a diferentes causas como: la calidad del bioinsecticida, equipos apropiados de aspersión, calibración de estos equipos y de los operarios, topografía de las fincas, la dinámica de la plaga y el momento oportuno de las aspersiones para dirigir las al estado susceptible de la plaga al hongo. Además de estos factores, las condiciones ambientales son muy importantes especialmente la humedad y la radiación solar. Esta última reduce la viabilidad de las esporas de Bb en el campo a medida que se incrementa el tiempo de la exposición solar (Vélez & Montoya, 1993).

Igualmente se desprende la idea de que se requiere emplear dosis altas, lo que plantea la necesidad de contar con formulaciones que se puedan asperjar con los equipos convencionales y con la tecnología de tamaño controlado de gota que básicamente usa equipos de volumen

bajo y ultra bajo sin que se presenten problemas de taponamiento. En Colombia para la aplicación a bajo volumen en café se desarrolló el equipo Motax en Cenicafé con la cooperación de la compañía Inglesa "Micron".

Castro (1995) en evaluaciones de campo del equipo Motax que produce gotas menores de 100 μm^2 , obtuvo cubrimientos entre 79 y 179 gotas / cm^2 utilizando tarjetas de papel kromacote colocadas alrededor de los frutos en las ramas. En esta investigación también se determinó el volumen de aplicación por hectárea entre 56 y 69 litros y el rendimiento de aplicación por día fue de 7142 (1 x 1,4 m)

Estos resultados son muy importantes no sólo para mejorar la eficiencia física y biológica de las aspersiones sino para reducir los costos de las mismas al realizarse las labores en menor tiempo y con menor consumo de agua que con los equipos convencionales. Sin embargo con 50 o 70 l/ha las formulaciones que emplean altas proporciones de inerte con respecto a las esporas, el problema de bloqueo de las mangueras y las boquillas es mayor que en los equipos convencionales. Igualmente se han detectado problemas empleando esporas lavadas de arroz cuando se quiere emplear altas dosis, porque al lavar el arroz, incluso utilizando filtros finos, pasa fécula que posteriormente se hidrata y se sedimenta causando igualmente bloqueo del equipo.

Las investigaciones en control biológico con hongos contra la broca del café son recientes y plantean un gran reto. Además de las muchas limitantes señaladas como responsables de la variabilidad de los resultados hay que agregar el hábito de ataque de la broca que la deja poco tiempo expuesta y su tamaño tan pequeño que hace difícil hacer blanco en ella. En el área de la tecnología de aspersiones y en el desarrollo de formulaciones más estables aún hay mucho camino por recorrer.

4. Conclusiones

El programa de introducción, desarrollo de métodos de producción masiva y evaluación de la eficacia en el uso de los parasitoides *Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta* y *Phymastichus coffea*, ha sido exitoso. Se logró demostrar como se puede desarrollar un agente de control biológico para ser utilizado en un programa de manejo integrado. Colombia es el primer país en lograr estos avances, que a largo plazo beneficiarán nuestra industria cafetera y permitirán un medio ambiente ecológicamente más sano. Hasta la fecha se han liberado cerca de 1500 millones de *C. stephanoderis*, 500 millones de *P. nasuta* y cerca de 300 millones de *P. coffea* en cafetales infestados con broca con el concurso de la industria pri-

vada, mostrándose así las bondades de estas asociaciones para poner en práctica los desarrollos de la investigación. Estos tres parasitoides se han establecido en todos los sitios donde se han liberado y se espera que jueguen un papel importante como reguladores naturales de las poblaciones de broca especialmente en aquellos sitios donde se encuentre concentrada la broca, es decir en los "focos".

Los estudios con entomopatógenos han sido muy fructíferos. Se lograron desarrollar a la vez el método de producción artesanal y el industrial del hongo *Beauveria bassiana* lo cual permitió adelantar evaluaciones sobre su eficacia en campo y colocar el hongo a disponibilidad del agricultor quien puede producirlo en su finca. Actualmente el hongo se ha utilizado en casi toda la zona cafetera infestada con broca, convirtiéndose *B. bassiana* en un factor de mortalidad natural; durante 1995 se estimó que en promedio el 45% de la población total de broca fue infestada por este hongo. El programa de introducción del hongo en la zona cafetera ha empleado desde 1992 hasta el presente más de 1000 ton de *B. bassiana* de una concentración promedio de 3×10^8 esporas/gramo. Los resultados de estas investigaciones han despertado el interés por realizar trabajos similares en otros cultivos y con otros hongos, aprovechando los conocimientos y experiencias derivadas de estos trabajos y de la experiencia obtenida por la industria privada.

5. Bibliografía

- Abraham, Y. J.; Moore, D.; Godwin G. 1990. Rearing and aspects of biology of *Cephalonomia stephanoderis* and *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyilidae) parasitoids of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). Bull. Ent. Res. 30:121-128.
- Antia, O. P.; Posada, F. J.; Bustillo, A. E.; González, M. T. 1992. Producción en finca del hongo *Beauveria bassiana* para el control de la broca del café. Cenicafé, Avances técnicos No. 182, 12 p.
- Arcila, A.; Bustillo, A. E. 1997. Estudios básicos sobre *Beauveria bassiana* en cafetales de Colombia. Informe no publicado disciplina de Entomología. Cenicafé, Chinchiná, 22 p.
- Aristizábal, L. F.; Baker, P. S.; Orozco, J.; Chaves, B. 1997. Parasitismo de *Cephalonomia stephanoderis* Betrem sobre una población de *Hypothenemus hampei* (Ferrari) con niveles bajos de infestación en campo. Rev. Colombiana Ent., 23 (3-4): 157-164.
- ; Bustillo, A. E.; Baker, P. S.; Orozco, J.; Chaves, B. 1998. Efecto depredador del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae) sobre los estados inmaduros de *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) en condiciones de campo. Rev. Colombiana de Ent., 24 (1-2): 35-42.
- Bacca, R. T. 1999. Efecto del parasitoide *Prorops nasuta* Waterston (Hymenoptera: Bethyilidae) sobre poblaciones de broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae). Santafé de Bogotá, D.E. (Colombia). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía. 1999. 186 p. 76 Refs. (Maestría en Ciencias Agrarias).
- Barrera, J. F.; Baker, P. S.; Schwarz, A.; Valenzuela, J. E. 1987. Control biológico de la broca del café mediante parasitoides: Problemas y perspectivas IICA, X Seminario sobre caficultura Latinoamericana, Nov. 12-13, 1987. Tapachula, México, Promecafé, p. 187-199.
- ; Infante, F.; Castillo, A.; De La Rosa, W.; Gómez, J. 1990a. Cría y manejo de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, parasitoides de la broca del café. Sociedad Colombiana de Entomología, Socolen, Medellín, Miscelánea No. 18, p. 76-86.
- ; Moore, D.; Abraham, Y. J.; Murphy, S. T.; Prior, C. 1990b. Biological control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*, in Mexico and possibilities for further action. Brighton Crop Protection Conference - Pests and Diseases, 1990, p. 391-396.
- ; E. Carrillo; R. Muñoz; M. Vega. 1990c. Proyecto mesoamericano de control biológico de la broca del café con parasitoides. En: IV Taller Regional sobre la broca del fruto del cafeto, San Salvador, El Salvador, 9 -12 octubre 1990. Resúmenes.
- Benavides, M.; Portilla, M. 1990. Uso del café pergamino para la cría de la broca del café, *Hypothenemus hampei* y de su parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* Betrem en Colombia. Sociedad Colombiana de Entomología, Socolen, Miscelánea No. 18, p. 87-90.
- Benavides, P.; Bustillo, A. E.; Montoya, E. C. 1994. Avances sobre el uso del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* para el control de la broca del café, *Hypothenemus hampei*. Revista Colombiana de Entomología, 20 (4): 247-253.
- Bernal, M. G.; Bustillo, A. E.; Chaves, B.; Benavides, P. 1999. Efecto de *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* sobre poblaciones de *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) que emergen de frutos en el suelo. Revista Colombiana de Entomología, 25 (1-2): 11-16.
- Borbón, O. 1989. Bioecologie d' un ravageur des bajes de cafeier *Hypothenemus hampei* (Ferr.) (Coleoptera: Scolytidae) et des ses parasitoides au togo. These du doctorat de L'Universite Paul-Sabatier de Toulouse Cedex, France. 185 p.
- Bustillo, A. E. 1995. El uso del hongo *Beauveria bassiana* como un componente en un programa de manejo integrado de la broca del café, *Hypothenemus hampei*. XXII Congreso de Socolen, Memorias, Santafé de Bogotá, julio 26-28, 1995. p. 79-85.
- . 1998. Control of coffee berry borer, *Hypothenemus hampei*, by fungal pesticides in Colombia. In: Proc. Internac. Workshop, 9 - 13 december 1996, Berlin, Germany. Biotechnology for crop protection - its potential for developing countries. Zentraistelle für Ernährung und Landwirtschaft (ZEL) - Feldafing/Zschortau, p. 219-229.
- . 2002. El manejo de cafetales y su relación con el control de la broca del café en Colombia. Federacafé, Cenicafé, Chinchiná, Colombia. Boletín Técnico No. 24, 40 p.

- _____; **Castillo, H.; Villalba, D., Morales, E.; Vélez, P.** 1991. Evaluaciones de campo con el hongo *Beauveria bassiana* para el control de la broca del café, *Hypothenemus hampei* en Colombia. ASIC, 14e. Colloque, San Francisco, Estados Unidos, 1991. p. 679-686.
- _____; **Orozco, J.; Benavides, P.; Portilla, M.** 1996. Producción masiva y uso de parasitoides para el control de la broca del café, *Hypothenemus hampei*, en Colombia. *Cenicafé* (Colombia), **47** (4): 215-230.
- _____; **Cárdenas, R.; Villalba, D.; Benavides, P.; Orozco, J.; Posada, F. J.** 1998. Manejo integrado de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. *Chinchiná*, *Cenicafé*, 134 p.
- _____; **Bernal, M. G.; Chaves, B.; Benavides, P.** 1999. Dynamics of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* infecting *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) populations emerging from fallen coffee berries. *Florida Entomologist* **82** (4): 491-498.
- Castro, P. E.** 1994. Evaluación del rendimiento de aplicación del equipo de aspersión a bajo volumen "Motax", con el hongo *Beauveria bassiana* para el manejo de la broca del café (*Hypothenemus hampei*). Universidad de Caldas. Facultad de Agronomía, Tesis Ingeniero Agrónomo, Manizales (Colombia), 80 p.
- Cenicafé.** 1990. Manual de capacitación en control biológico. Ed. H. F. Ospina, *Cenicafé* - CAB - ODA, Chinchiná, Colombia, 174 p.
- Cisneros, P.; Tandazo, A.** 1990. Evidencias sobre el establecimiento del parasitoide *Prorops nasuta* W. en el suroriente de Ecuador. Sociedad Colombiana de Entomología, SOCOLEN, Medellín, Miscelánea No. 18, p. 50-57.
- Delgado, D.; Sotomayor, I.** 1990. Algunos resultados sobre la cría, adaptación y colonización de los entomógenos *Prorops nasuta* Waters. y *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, en la regulación de poblaciones de *H. hampei* en el Ecuador. Sociedad Colombiana de Entomología, Socolen, Medellín, Miscelánea No. 18, p. 58-95.
- Echeverry A., O. A.** 1999. Determinación del impacto de *Phymastichus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae) sobre poblaciones de broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae), en la zona cafetera. Palmira (Valle del Cauca). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 1999. 113 p. 64 Refs. (Tesis Ingeniero Agrónomo).
- Flórez, E.; Bustillo, A. E.; Montoya, E. C.** 1997. Evaluación de equipos de aspersión para el control de *Hypothenemus hampei* con el hongo *Beauveria bassiana*. *Revista Cenicafé* **48** (2): 92- 98.
- González, M. T.; Posada, F. J.; Bustillo, A. E.** 1993. Desarrollo de un bioensayo para evaluar la patogenicidad de *Beauveria bassiana* sobre *Hypothenemus hampei*. *Revista Cenicafé* **44** (3): 93-102.
- González G., M. T.** 1994. Evaluación de la patogenicidad de diferentes aislamientos de *Beauveria bassiana* de la colección de entomopatógenos. *Disciplina de Entomología, Cenicafé, Chinchiná* (Colombia). Informe anual de labores, octubre de 1993 - septiembre de 1994. 15 p.
- Hempel, A.** 1934. A *Prorops nasuta* Waterston no Brasil. *Arquivos do Instituto Biologico*, 5: 197-212.
- Junac** 1991. Informe final de la XXII Reunión del Comité Técnico Andino de la roya y la broca del café. Junta del Acuerdo de Cartagena. Manta, Ecuador, julio 7-14, 1991. s.p.
- Koch, V. J. M.** 1973. Abundance de *Hypothenemus hampei* (Ferr.), scolyte des graines de café, en fonction de sa plante - hôte et de son parasite *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, en Côte d'Ivoire. *Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland* 73-16, 84 p.
- La Salle, J.** 1990. A new genus and species of Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae) parasitic on the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae). *Bull. Ent. Res.*, 80: 7-10.
- Lacayo, L.; Barrios, M.; Jiménez, C.; Sandino, V.** 1994. El uso de hongos entomopatógenos para el manejo de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en Nicaragua. Ministerio de agricultura y ganadería. Managua (Nicaragua), MAG, P.V. Proyecto CATIE - INTA / MIP (NORAD - ASDI).
- López-Vaamonde, C.; Baker, P. S.; Cock, M. J. W.; Orozco, J.** 1997. Dossier on *Phymastichus coffea* (Hymenoptera: Eulophidae, Tetrastichinae), a potential biological control agent for *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae), in Colombia. CABI, IIBC, Ascot, UK & Cenicafé, Chinchiná, Colombia. 23 p.
- Moore, D.; Prior, C.** 1988. Present status of biological control of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei*. In: *Proceedings of Brighton Crop Protection Conference. Pests and diseases*, 3: 1119-1123.
- Morales, E.; Cruz, F.; Ocampo, A.; Rivera, G.; Morales, B.** 1991. Una aplicación de la biotecnología para el control de la broca del café. In: *Colloque Scientifique International sur le café*, 14. San Francisco, 14-19 Juillet 1991, Paris, ASIC. p. 521-526.
- Orozco, J.; Aristizábal, L. F.** 1996. Parasitoides de origen africano para el control de la broca del café. *Avances Técnicos de Cenicafé* No. 223. Chinchiná, enero de 1996.
- Orozco, J.** 1999. Estudios de producción masiva de *Phymastichus coffea*. Informe de labores disciplina de Entomología, *Cenicafé, Chinchiná*. 15 p.
- Piza Jr, S. de; Fonseca; J. P. da.** 1935. *Heterospilus coffeicola* Schm. parasito da "broca do cafe" *Stephanoderes hampei* Ferr. *Arquivos do Instituto Biologico* (Brasil) 8: 179-199.
- Posada, F. J.** 1993. Control biológico de la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) con hongos. In: *Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología (SOCOLEN)*, 20. Cali (Colombia). Julio 13 - 16 de 1993 *Memorias, Cali* (Colombia), p. 137-151.
- _____; **Bustillo, A. E.** 1994. El hongo *Beauveria bassiana* y su impacto en la caficultura Colombiana. *Agricultura Tropical* (Colombia), **31** (3): 97-106..
- Quintero, C., Bustillo A. E., Benavides, P., Cháves, B.** 1998. Evidencias del establecimiento de *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*, en cafetales del departamento de Nariño,

- Colombia. Revista. Colombiana de Entomología, **24** (3-4): 141-147.
- Salazar, H. M.** 1998. Efecto de las liberaciones inundativas de *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae), para el control de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolitidae), en fincas comerciales. Manizales (Colombia). Universidad de Caldas. Facultad de Agronomía. 53 p. 38 Refs. (Tesis: Ingeniero Agrónomo).
- Sponagel, K. W.** 1994. La broca del café *Hypothenemus hampei* en plantaciones de café robusta en la Amazonía Ecuatoriana. Wissenschaftlicher Fachverlag, Giessen, Alemania, 185 p.
- Ticheler, J. H. G.** 1963. Estudio analítico de la epidemiología del escolítido de los granos de café, *Stephanoderes hampei* Ferr., en Costa de Marfil. (Traducción G. Quiceno). Revista Cenicafé **14** (4): 223-294.
- Tronconi, N. M.; Argucia, R. D.; Muñoz R. J.** 1986. Evaluación de la eficiencia de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin en el control de la broca del fruto del cafeto, (*Hypothenemus hampei*, Ferrari 1867). En: IV Seminario de investigación Cafetera IHCAFE, Tegucigalpa, D.C. 9-11, julio, 1986. p.167-174.
- Vélez, P. E.; Posada, F. J.; Marín, P.; González, M. T.; Osorio, E.; Bustillo, A. E.** 1997. Técnicas para el control de calidad de formulaciones de hongos entomopatógenos. Boletín Técnico No 17. Cenicafé. Chinchiná, Caldas, Colombia. 37 p.
- Montoya, E. C.** 1993. Supervivencia del hongo *Beauveria bassiana* bajo radiación solar en condiciones de laboratorio y campo. Revista Cenicafé, **44** (3): 111-122.
- Vergara O., J. D.** 1998. Biología y comportamiento de *Phymastichus coffea* LaSalle (Hymenoptera: eulophidae), parasitoide de la broca del café en condiciones de campo. Medellín (Colombia). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 67 p. 35 Refs. (Tesis: Ingeniero Agrónomo).
- Yokoyama, M.; O. Nakano; R. L. Rigitano; L. Nakayama.** 1977. Situação atual da vespa de Uganda, *Prorops nasuta* Waterston, 1923 (Hymenoptera: Bethyilidae) no Brazil. Cientifica, **5** (3): 394.

Recibido el 10 de febrero de 2004.

Aceptado para su publicación el 25 de febrero de 2004.

CAMBIOS EN LA VEGETACIÓN DE SABANA OCASIONADOS POR LA PLANTACIÓN DE *PINUS CARIBAEA* EN VICHADA-COLOMBIA

por

Francisco Cortés-Pérez¹, Hilda del Carmen Dueñas-Gómez² & Hernán Cardozo³

Resumen

Cortés-Pérez, F., H. Dueñas, & H. Cardozo: Cambios en la vegetación de sabana ocasionados por la plantación de *Pinus caribaea* en Vichada-Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 69-84, 2005. ISSN: 0370-3908.

En el Centro Las Gaviotas, en medio de la sabana no inundable, se ha establecido una plantación de pino (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*), especie propia del Caribe y América Central. Con el fin de evaluar su efecto sobre la vegetación natural se efectuaron seis levantamientos de vegetación ubicados en la altillanura, sobre suelos de la serie Gaviotas, uno dedicado a ganadería extensiva y 5 plantados con pino de 4, 7, 10, 12 y 15 años de edad. Mediante comparaciones, análisis de variables estructurales y composición de la vegetación, se demuestra una modificación sustancial en la composición florística, fisionomía y estructura de la altillanura. Los principales cambios son: disminución en el número de especies y cobertura de gramíneas, ciperáceas y leguminosas, aumento del número de especies y cobertura de melastomátáceas, dilleniáceas, rubiáceas e hipericáceas y aparición de cuatro niveles de vegetación (herbáceo, arbustivo, arbolito y arbóreo) frente al herbáceo de sabana. En total se encontraron 186 especies; 80 en sabana y 159 en las plantaciones entre 4 y 15 años.

Palabras clave: Centro Las Gaviotas, composición florística, estructura, *Pinus caribaea*, sabana estacional.

Abstract

The savanna is a natural ecosystem of the low tropics, of character very seasonal, with a continuous level of grasses and sedges and a discontinuous level of low trees or shrubs. Over these,

¹ Profesor Asistente Escuela de Biología Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja. Grupo de Investigación: Ecología de Bosques Andinos colombianos-EBAC. E-mail: frcortes2001@yahoo.com

² Profesora Asistente Programa de Licenciatura en Educación básica con énfasis en Ciencias Naturales y Educación Ambiental, Universidad Surcolombiana, Neiva. Grupo de Investigación: Ecología de Bosques Andinos colombianos-EBAC. E-mail: hildugo@usco.edu.co/hildugo@yahoo.com

³ M.Sc. Fisiología Vegetal, E-mail: hernancardozo02@hotmail.com

in the Centro Las Gaviotas (Vichada), was established a plantation of Caribbean pine (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*), originally a species of the Caribbean and Central America. In order to evaluate the effect of the pine implantation on the natural vegetation of the savanna, six vegetation inventories were carried out in the dry lands savannas on soils of the series Gaviotas, one dedicated to extensive cattle and 5 planted with caribbean pine of 4, 7, 10, 12 and 15 years ago. With comparisons, analysis of structural variables and composition of the vegetation between the locations, a substantial change in plant composition, phisionomy and structure of the dry lands savannas is demonstrated as consequence of the plantation. The principal changes in pine plantations are: decrease of the number of species and coverage of grasses and sedges and legumes, increase of the number of species and coverage of melastomatáceas, dilleniáceas, rubiáceas and hypericáceas and appearance of four levels of vegetation (herbaceous, shrubby, subtree and tree) rather than the herbaceous one of savanna 186 species, 80 in savanna and 159 in plantations between 4 and 15 years, were found.

Key words: Centro Las Gaviotas, seasonal savanna, *Pinus caribaea*, plant composition, structure.

Introducción

En los últimos años se ha incrementado el interés por el aprovechamiento de las especies productoras de resinas. La más utilizada en nuestro país es *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barret. & Golfari, la cual presenta un rápido crecimiento y es utilizable comercialmente por su producción de resinas a los pocos años de plantada (Seforven, 1993).

En sabanas no inundables de la Orinoquia Colombiana ubicadas en el Centro Las Gaviotas, se han sembrado 10.000 hectáreas con esta especie, observándose que asociadas con el pino crece espontáneamente gran cantidad de individuos de diferentes especies.

Dado que el Centro Las Gaviotas está actualmente desarrollando el aprovechamiento industrial de resinas obtenidas del pino caribe y tiene entre sus planes a corto plazo la ampliación de su cultivo, se hizo necesaria la ejecución del presente estudio que tuvo como objetivo general establecer el efecto de la implantación del cultivo de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* sobre la vegetación natural de sabanas no inundables. Esto permitió conocer la composición de especies que crecen dentro de las parcelas sembradas con Pino y compararlas con la vegetación de sabana natural, como una primera etapa de investigación que permita precisar cual es el impacto del cultivo de esta especie sobre los diferentes componentes de los ecosistemas de sabana de la Orinoquia Colombiana.

En este estudio se presentan los resultados de los muestreos y análisis de vegetación en sabanas no inundables dedicadas a ganadería extensiva y a plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* de cinco edades

diferentes, que permitieron comprobar la existencia, al interior de las plantaciones de especies que tradicionalmente no se hallan en sabanas no inundables y la eliminación de otras, propias de estas sabanas que no resisten los cambios que introduce la plantación en estos ecosistemas.

Área de estudio

El Centro Las Gaviotas se localiza en el Corregimiento de El Viento (Departamento del Vichada), a 170 m de altitud. Comprende aproximadamente 11.000 ha (figura 1).

Geológicamente la zona se localiza sobre la altillanura plana bien drenada de los Llanos Orientales (Oppenheim, 1942 y Hubach, 1954, citados por Galvis & Valencia, 1975); según el IGAC (1974) y Alvarado *et al.* (1991) los suelos predominantes en el área pertenecen a la consociación Gaviotas, los cuales son bien a moderadamente bien drenados, de texturas finas a muy finas en todo el perfil, con evidencia notable de una gran actividad biológica ascendente y descendente, que se manifiesta por la presencia de formaciones especiales de color oscuro y formas irregulares tanto en la superficie del terreno como dentro del perfil. Las pendientes de estos suelos están comprendidas entre 0 y 3% (Cortés & León, 2003).

El clima de la región tiene poca variación en los promedios mensuales de temperatura, presentando periodos de lluvia y de sequía bien definidos. En el periodo 1991-1995 se presentaron: temperaturas máximas anuales promedias de 36.2°C y mínimas de 18.4°C, temperatura media de 27.7°C y humedad relativa del 68.5%. El periodo de lluvia se extiende de abril a noviembre con algo más del 91% (2568 mm) de precipitación, temperatura

media de 25.38°C y humedad relativa del 85.1%. El periodo seco se extiende de diciembre a marzo, con menos del 9% (250 mm) de precipitación. La precipitación total multianual es de 2818 mm (Cortés, 1997).

En el Centro Las Gaviotas se presentan tres tipos de vegetación: Bosque de Galería, sabanas y plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* con sus especies asociadas ubicadas sobre bancos de sabana.

Las sabanas presentes son de tres tipos: hiperestacionales, semiestacionales y estacionales (Sarmiento, 1990), siendo las últimas las examinadas en este trabajo; dichas sabanas, que ocupan la mayor extensión y conforman las unidades fisiográficas denominadas bancos, se caracterizan por presentar un ciclo anual en el cual se diferencia netamente una estación seca de hasta seis meses consecutivos, en que las plantas sufren un stress hídrico y una estación húmeda, el resto del año, donde disponen de humedad edáfica. Adicionalmente, se hallan sometidas a quemas recurrentes, año tras año, utilizándose tradicionalmente para el mantenimiento de una ganadería extensiva.

Materiales y métodos

Para el estudio de la vegetación se utilizó el muestreo estratificado al azar (CEOTMA, 1984), en que cada sitio estuvo conformado por la cantidad de hectáreas sembradas con *Pinus caribaea* por año; de las edades disponibles se seleccionaron plantaciones no desmalezadas de 4, 7, 10 y 12 años con densidades de siembra de 3 x 3 m, las cuales luego del proceso de entresaca quedan con densidades definitivas de 5 x 5 m, una plantación de 15 años con la última densidad de siembra, así como sabana estacional no plantada, en la cual se ubicó la unidad de muestreo mediante una tabla de números aleatorios.

Dentro de cada unidad de muestreo se realizaron inventarios florísticos comparativos utilizando el método del área mínima, definida como el área en la que la riqueza de especies de una comunidad está adecuadamente representada (Mueller-Dombois & Elleberg, 1974). El área de las parcelas fue de 0.1 ha, excepto en el pinar de cuatro años que fue de 256 m².

Dentro de éstas parcelas se realizaron los censos totales de la vegetación presente y se tomaron los siguientes datos para cada planta: diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP), altura del fuste, altura total y cobertura para las especies leñosas con diámetros superiores a 1 cm y datos de cobertura y altura de las especies herbáceas y leñosas con diámetros inferiores a 1 cm.

Mediante el estudio de la vegetación se establecieron los cambios en composición florística, estructura (distribución vertical y horizontal de las especies en el espacio) y fisionomía (aspectos globales como niveles herbáceo, arbustivo, arbolitos, arbóreo y perfil de la comunidad) de las especies que crecen dentro de las parcelas de *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. Igualmente, se determinó el Índice de Valor de Importancia (IVI) (Rangel & Velazquez, 1997), que da una medida de qué tan importante es cada una de las especies presentes en cada sitio de acuerdo con tres variables: abundancia, frecuencia y dominancia relativas y se halló la relación diámetro-altura.

Resultados

1. Descripción fisionómico estructural

a. Sabana estacional

La vegetación de la sabana estacional está caracterizada por la dominancia, tanto en cobertura como en abundancia de gramíneas tales como *Paspalum pectinatum*, *P. contractum*, *Andropogon leucostachyus*, *Leptocoriphium lanatum*, *Schizachyrium semiberbe*, *Elionurus adustus*, *Panicum rudgei* y *Axonopus aureus*; otras familias presentes e importantes son Papilionaceae (*Eriosema crinitum*, *Desmodium barbatum*, *Stylosanthes* sp., *Clitoria guianensis*), Cyperaceae (*Bulbostylis junciformis* y *Rhynchospora barbata*), Lamiaceae (*Eriope crassipes*, *Hyptis crassipes* e *Hyptis* sp.) e Iridaceae (*Cypura paludosa*).

Dentro de las especies herbáceas, gramíneas y ciperáceas presentan un crecimiento por estolones, dificultando la diferenciación de individuos; también es característico observar macollas conformadas por varias especies, es decir, se presentan asociaciones de especies como *Bulbostylis junciformis*, *Leptocoriphium lanatum* y *Paspalum pectinatum*, o *Andropogon leucostachyus*, *Elionurus adustus* y *Paspalum pectinatum*.

La mayor parte de las especies distintas a gramíneas y ciperáceas, muestran una forma de vida de hemileñosas, con estructuras de almacenamiento subterráneas en forma de tubérculos y xilopodios, como adaptación a las condiciones climáticas y quemas recurrentes. Dentro de estas se hallan todas las especies de las familias Leguminosae, Lamiaceae, Flacourtiaceae, Menispermaceae, Sterculiaceae y Acanthaceae.

Algunas especies restantes: *Curculigo scorzoneaeefolia* (Amarillydaceae), *Cypura paludosa* y *Sisyrinchium alatum* (Iridaceae), desarrollan otro tipo de estructuras de almacenamiento como los bulbos, que además les sirven para proteger la yema terminal durante las quemas y el pastoreo.

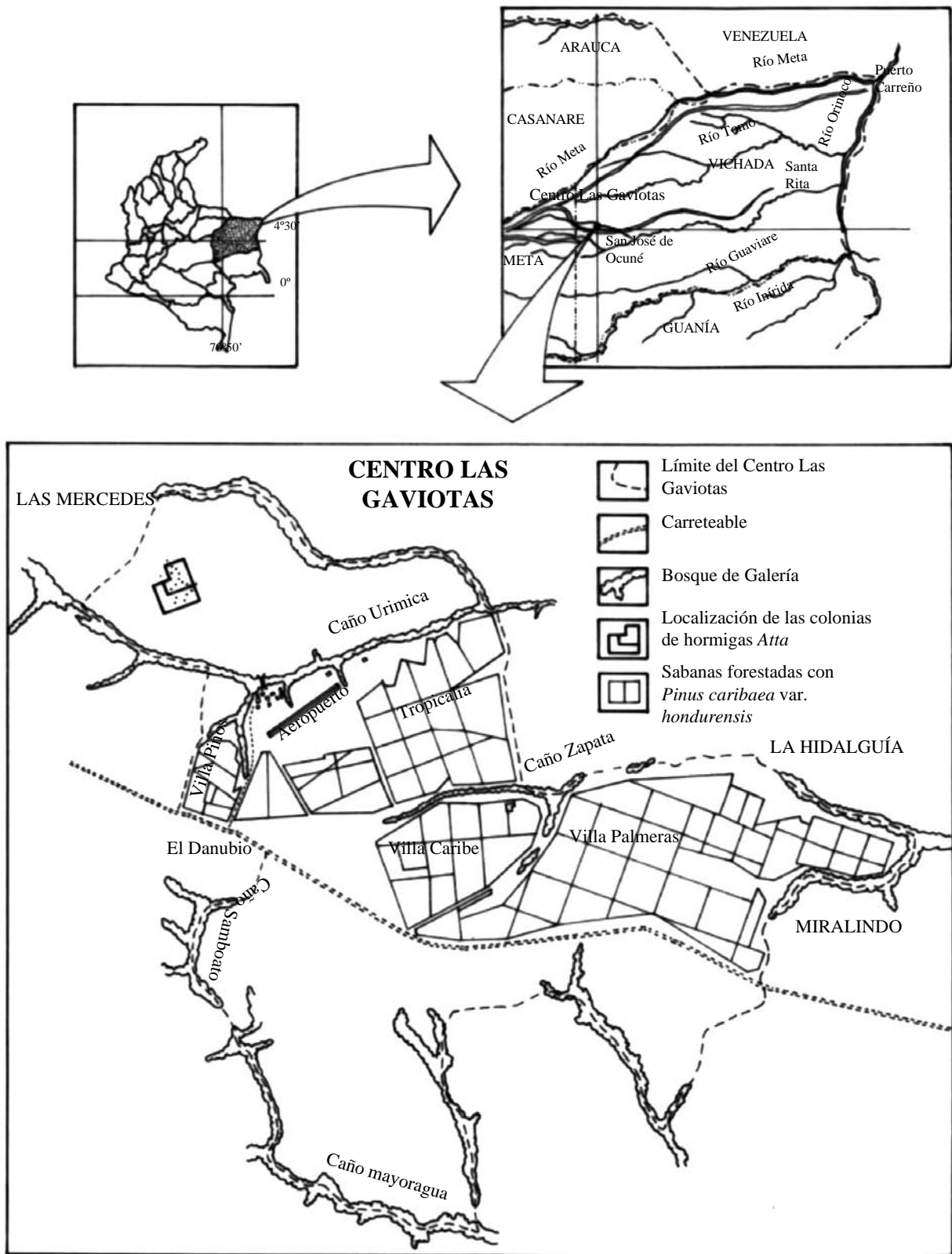


Figura 1. Mapa del Centro Las Gaviotas, Vichada (Orinoquia colombiana).

También se encuentran presentes, sobre la matriz de herbáceas, algunos arbustos que pueden alcanzar 2-3m de altura (fotografía 1) y que corresponden a las especies de chaparro (*Curatella americana*), chaparro manteco (*Byrsonima crassifolia*) y *Casearia ulmifolia*. Las principales características de estas plantas son el cubrimiento de sus tallos con capas de suber, su forma sinuosa y achaparrada, especialmente adaptadas a las quemas.

b. Pinar de cuatro años de edad

Este tipo de vegetación presenta básicamente dos niveles, uno herbáceo, con alturas de hasta 50 cm, sobre el cual se presenta un nivel compuesto únicamente por pino, con alturas de hasta 2,5 m (fotografía 2).

El nivel herbáceo muestra características muy similares a las de la sabana estacional, tanto en fisionomía como en estructura y composición florística, de tal manera que se presenta una total dominancia de especies pertenecientes a las familias Gramineae y Cyperaceae, dentro de las cuales se destacan: *Andropogon leucostachyus*, *Paspalum pectinatum*, *Leptocoriphium lanatum*, *Aristida capillacea*, *Panicum caricoides*, *Schizachyrium semiberbe*, *Paspalum pulchellum*, *Leptocoriphium* sp., *Bulbostylis junciformis*, *Rhynchospora nervosa* y *Bulbostylis lanata*, con forma de vida en macollas.

Otras especies importantes dentro del nivel herbáceo corresponden a *Hyptis dilatata*, *Hyptis* sp. (Lamiaceae), *Declieuxia fruticosa*, *Palicourea rigida*, *Borreria* sp. (Rubiaceae), *Clidemia sericea* (Melastomataceae), *Galactia glaucescens*, *G. jussiaeana*, *Eriosema crinitum* (Papilionaceae), *Ichthyothere* cf. *hirsuta* (Asteraceae) y *Lindernia difusa* (Scrophulariaceae), cuya forma de vida predominante es de hemileñosa.

Se presentan numerosas especies raras, las cuales corresponden en general a especies diferentes a las halladas en sabana; entre ellas están: *Erithroxylum orinocense* (Erithroxylaceae), *Miconia albicans*, *Paspalum plicatulum*, *Phyllanthus* sp., *Rhynchospora* sp., *Sarcostemma clausum* (Asclepidaceae), *Tibouchina aspera* y *Xyphidium caeruleum*.

El nivel arbustivo se encuentra compuesto únicamente por pinos, los cuales alcanzan alturas superiores a 2 m. Es interesante notar que sus ramas basales están a ras del suelo, lo cual permite suponer una gran competencia a ese nivel con las herbáceas.

c. Pinar de siete años de edad

La vegetación asociada con este pinar presenta tres niveles: uno herbáceo, con alturas inferiores a 60 cm, uno arbustivo con individuos de hasta 4 m de altura y uno superior entre 5 - 8 m de altura, dominado por pinos (fotografía 3).



Fotografía 1. Vista general de Sabana estacional dedicada a ganadería extensiva, sobre suelos de la consociación Gaviotas. Al fondo se puede apreciar el Bosque de Galería.



Fotografía 2. Fisionomía de la Plantación de cuatro años. Como se puede apreciar aún dominan elementos herbáceos propios de Sabana estacional.



Fotografía 3. Fisionomía de la plantación de siete años. En la foto aparecen herbáceas, arbustos y arbolitos; así mismo se aprecia la presencia de sitios sombreados e iluminados.

En el estrato herbáceo, aunque aún se encuentran numerosos individuos de gramíneas y cyperáceas domina *Clidemia sericea* (Melastomataceae) le siguen *Schizachyrium semiberbe*, *Andropogon leucostachyus*, *Aristida capillacea*, *Panicum rudgei* y *Paspalum pectinatum*; otras especies importantes en esta plantación son *Hyptis sp.*, *Eriope crassipes* (Lamiaceae), *Rhynchospora nervosa*, *Bulbostylis lanata* (Cyperaceae), *Declieuxia fruticosa*, *Sipanea aff. hispida* (Rubiaceae), *Stylosanthes sp.*, *Eriosema crinitum*, *Clitoria guianensis* (Papilionaceae), *Polygala brizoides* (Polygalaceae), *Phyllanthus sp.* (Euphorbiaceae), *Miconia albicans* (Melastomataceae) e *Irlbachia alata* (Gentianaceae).

Es importante señalar que aún es posible observar especies propias de la sabana estacional, aunque ya se encuentran especies propias de bosque o matorrales, tales como *Miconia prasina*, *M. rufescens*, *M. sp.*, *M. stenostachya*, *Tococa guianensis* (Melastomataceae), *Vigna cf. adenantha* (Papilionaceae) y *Vismia cayennensis* (Hypericaceae).

El nivel arbustivo, con diámetros menores de 5 cm, se encuentra conformado por *Palicourea rigida* (Rubiaceae), *Miconia albicans*, *M. stenostachya*, *M. prasina*, *Tibouchina aspera* y *Bellucia grossularoides* (Melastomataceae), entre otras. Trepano sobre los individuos de este nivel se halla el bejuco enredadera *Davilla nitida* (Dilleniaceae).

En el nivel de arbolitos, con alturas que fluctúan entre 3 y 8 m y DAP entre 4 y 20 cm, solo se encuentran Pinos.

d. Pinar de diez años de edad

En esta plantación se observan tres niveles: uno herbáceo, con individuos de hasta 60 cm de altura, seguido por uno arbustivo hasta los 5 m, sobre los cuales se encuentra el dosel que alcanza los 8 m de altura, dominado por el pino, aunque ya con presencia de otras especies arbóreas (fotografía 4).

El nivel herbáceo está conformado por: *Clidemia sericea*, *Miconia albicans*, *M. rufescens*, *Eriope crassipes*, *Vismia sp.*, *Tibouchina aspera*, *Vismia cayennensis*, *Hyptis sp.*, *Declieuxia fruticosa*, *Sabicea amazonensis* y *Eugenia puniceifolia*, entre otras, dentro de las cuales las cuatro primeras dominan ampliamente; Las gramíneas y cyperáceas se encuentran en menor proporción, destacándose *Paspalum pectinatum* y *Leptocoriphym lanatum*, mientras las cyperáceas pasan a ser raras, con dos especies. Las papilionaceas disminuyen tanto en número como en riqueza de especies.

En el nivel arbustivo, con DAP menores a 5 cm dominan las melastomatáceas *Miconia albicans*, *M. rufescens*,



Fotografía 4. Fisionomía de la plantación de diez años. Nótese que la vegetación leñosa asociada al pino va en incremento ocupando el nivel herbáceo, arbustivo y de arbolitos. Los sitios sombreados e iluminados se mantienen y la vegetación herbácea característica de sabana estacional va disminuyendo su presencia y cobertura.



Fotografía 5. El helecho *Polypodium sp.* epífita a 40 cm de altura sobre el tronco de *Pinus caribaea*, ilustrando la presencia de especies con requerimientos de alta humedad relativa, moderada temperatura y baja incidencia de luz solar dentro de la plantación de *P. caribaea* de 12 años.

M. prasina, *M. sp.*, y *Bellucia grossularoides*. Les siguen en importancia las hypericaceas *Vismia sp.* y *Vismia cayennensis*; en este nivel es posible apreciar individuos, que aunque no son muy numerosos son importantes por ser propios del bosque de galería, tales como: *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae), *Xylopia aromatica* (Annonaceae), *Nectandra cuspidata* (Lauraceae), *Protium sp* (Burseraceae), *Cordia sp* (Boraginaceae) y *Schefflera sp* (Araliaceae).

En el dosel se observan individuos con DAP entre 5 y 20 cm, dominando los pinos, pero con presencia de otras

especies como *Jacaranda copaia*, *Xylopia aromatica*, *Miconia sp.*, *Bellucia grossularoides* y *Phyllanthus attenuatus*, que logran alcanzar este nivel aunque sus diámetros son menores.

Sobre las ramas de arbustos y arbolitos se encuentra frecuentemente el bejuco enredadera *Davilla nitida* con cobertura bastante mayor que en las parcelas anteriores.

e. Pinar de doce años de edad

Al igual que en las plantaciones anteriores, en esta se distinguen 3 niveles de vegetación, uno inferior o herbáceo con individuos de hasta 1 m de altura, sobre el cual hay un nivel arbustivo bastante denso de hasta 5 m de altura y un nivel superior con individuos entre 5 y 16 m. de altura conformando el dosel.

En el nivel herbáceo son dominantes las melastomataceas, *Clidemia sericea*, *Miconia albicans*, *M. rufescens*, *M. stenostachya* y *Tibouchina aspera*; en menor número se encuentran *Casearia ulmifolia*, *C. sylvestris* (Flacourtiaceae), *Irlbachia alata* (Gentianaceae) y *Sipanea aff. hispida* (Rubiaceae). Gramíneas y papilionáceas disminuyen notoriamente tanto en número como en riqueza de especies, encontrándose *Axonopus aff. capillaris*, *Aristida longifolia*, *Andropogon bicornis*, *Panicum rudgei* y *Panicum cf. laxum*, (Poaceae) y *Dioclea sericea* (Fabaceae).

El nivel arbustivo de esta plantación es conspicuo, dominando varias especies de la familia Melastomataceae, tales como: *Miconia albicans*, *M. prasina*, *M. rufescens*, *M. rubiginosa*, *Miconia sp.*, *Bellucia grossularoides*, *Miconia trinervia* y *Tococa guianensis*; otras familias características son: Annonaceae (*Xylopia aromatica*), Flacourtiaceae (*Casearia ulmifolia*, y *C. grandiflora*), Lauraceae (*Nectandra cuspidata*) e Hypericaceae (*Vismia sp.*). Los individuos de este nivel tienen DAP hasta 6 cm.

El dosel presenta una mayor riqueza de especies que las plantaciones anteriores, con individuos que alcanzan DAP hasta 25 cm; aunque dominan en abundancia los pinos, otras especies, como *Jacaranda copaia*, *Simarouba amara*, *Miconia sp.* y *M. prasina* logran portes similares, mientras que otras crecen a una altura inferior como: *Bellucia grossularoides*, *Miconia prasina* y *Myrcia guianensis*.

Se encuentran tres especies de bejucos o enredaderas, las cuales forman marañas de ramas entremezcladas, bien sea a nivel del suelo como sobre las ramas de arbustos y arbolitos; las especies son en orden de importancia: *Davilla nitida*, *Doliocarpus sp.* (Dilleniaceae) y *Scleria*

cf. *secans* (Cyperaceae). Es característico de las tres especies mencionadas la agresividad de su tallo, sumamente áspero y cortante, de tal manera que rasga fácilmente la piel al rozarlas.

Como observación de interés se registra el crecimiento del helecho epifito *Polypodium sp.* sobre troncos de *Pinus caribaea* (fotografía 5).

f. Pinar de quince años de edad

La vegetación establecida en este sitio presenta cuatro niveles conspicuos: herbáceo, arbustivo, arbolitos y arbóreo. En el nivel herbáceo se presentan individuos de hasta 60 cm de altura, entre los que destacan *Clidemia sericea*, *Miconia albicans*, *M. rufescens*, *M. prasina*, *M. rubiginosa*, *Cyperus sp.*, *Axonopus aff. capillaris*, *Andropogon bicornis*, *Vismia sp.* y *Tococa guianensis*, se destaca la importancia que vuelven a tener especies de gramíneas y cyperáceas en este nivel. Así mismo es importante la presencia de helechos tales como *Adiantum spp.* (Polypodiaceae), y *Trichomanes sp* (Hymenophyllaceae).

El nivel arbustivo presenta individuos con DAP entre 1 y 17 cm y alturas de 0,6 a 5 m., siendo más abundantes las melastomataceas *Miconia albicans*, *M. prasina*, *M. rufescens*, *M. trinervia*, *M. rubiginosa*, *Bellucia grossularoides*, y *Tococa guianensis*; otras familias importantes son: Annonaceae (*Xylopia aromatica*), Hypericaceae (*Vismia cayennensis* y *Vismia sp.*), Lauraceae (*Nectandra cuspidata*) y Flacourtiaceae (*Casearia ulmifolia*).

El nivel de arbolitos tiene como individuos más abundantes a *Pinus caribaea*, *Xylopia aromatica* (Annonaceae) *Simarouba amara* (Simaroubaceae) y *Miconia rubiginosa*, *Bellucia grossularoides* y *Miconia sp.* (Melastomataceae).

En el nivel arbóreo hasta 23 m de altura y DAP de 14 a 32 cm, el pino es la especie más abundante, seguido por la Simaroubaceae *Simarouba amara*, Annonaceae *Xylopia aromatica* y la Melastomataceae *Miconia sp.*

Se encuentran los bejucos o enredaderas, *Davilla nitida*, *Doliocarpus sp* (Dilleniaceae) y *Scleria secans* (Cyperaceae), que forman marañas muy densas de ramas entremezcladas, a nivel de suelo y sobre las ramas de arbustos y arbolitos, dificultando el tránsito en algunos sectores de la parcela. Es importante destacar que en ésta plantación aumenta el número de especies arbóreas propias del bosque de galería, algunas de las cuales se encuentran aún en estado de plántula y otras en estados superiores. Entre ellas están *Ocoteheranea colombiana*, *Bellucia grossularoides*, *Nectandra cuspidata*, *Protium sp.*, *Ouratea polyantha*, Anacardiaceae, *Guarea sp.*,

Sloanea aff. *guianensis* y *Cordia* sp., que se suman a otras mencionadas anteriormente.

2. Composición florística

Se identificaron en total 186 especies, pertenecientes a 49 familias, de las cuales 80 se encuentran en la sabana estacional y 159 dentro de las diferentes parcelas de pino. Veintidos de las especies se encontraron exclusivamente en sabana estacional, 8 en pinar de cuatro años, 9 en pinar de siete años, 14 en pinar de 10 años, 7 en pinar de 12 años y 11 en pinar de 15 años. Las 115 especies restantes comparten dos o más de los sitios y 8 se encuentran en todos los sitios muestreados (tabla 1).

La Tabla 1 también muestra los valores de cobertura total por especie y por sitio muestreado, observándose que las coberturas totales de la vegetación son mayores en las plantaciones de mayor edad; la plantación de cuatro años tiene la menor cobertura debido a que los censos se realizaron sobre un área menor. La organización de la tabla permite apreciar las especies que van incrementando su importancia en plantaciones de mayor edad, las cuales se benefician de las nuevas condiciones microambientales (*Miconia albicans*, *Xylopia aromatica*, *M. rubiginosa* y *Simarouba amara*, entre otras) y también aquellas que son importantes en la sabana estacional y son afectadas, desapareciendo en plantaciones maduras (*Paspalum*

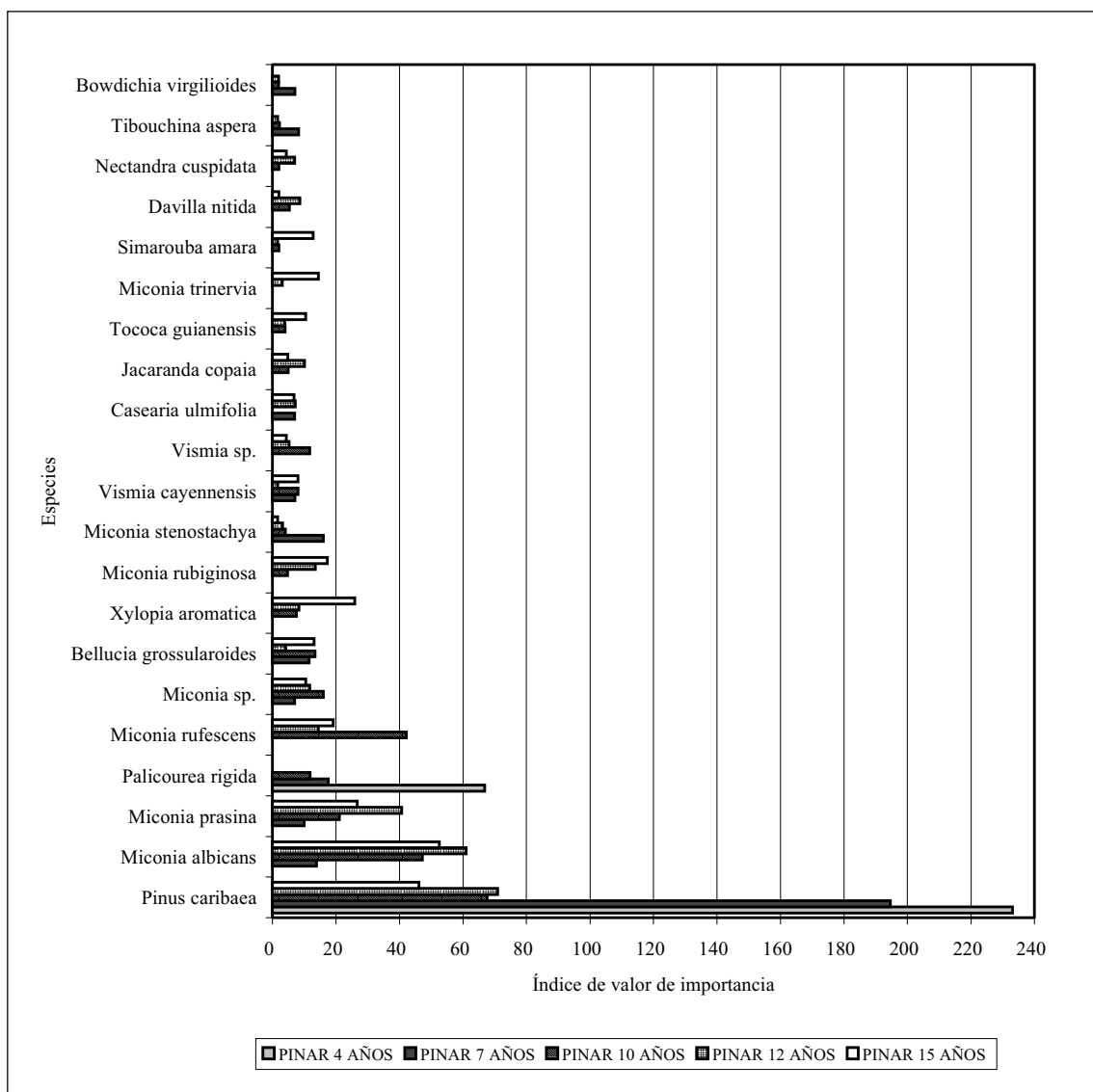


Figura 2. I.V.I. de especies presentes en pinares de diferente edad

Tabla 1. Lista, cobertura en m² y presencia-ausencia de las especies en las parcelas de *Pinus caribaea* y Sabana estacional del Centro Las Gaviotas.

Familia	Nombre científico	Sabana estacional	Pinar				
			4 años	7 años	10 años	12 años	15 años
Leguminosae	Indeterminada	0,003					
Polygalaceae	<i>Polygala</i> aff. <i>monticola</i> H.B.K.	0,01					
Leguminosae	Indeterminada	0,01					
Acanthaceae	Indeterminada	0,02					
Xyridaceae	Indeterminada	0,02					
Papilionaceae	<i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers.	0,04					
Convolvulaceae	<i>Merremia aturensis</i> (H.B.K.) Hall F.	0,04					
Melastomataceae	Indeterminada	0,04					
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i> sp. 3	0,06					
Papilionaceae	<i>Crotalaria sagittalis</i> (L.)	0,07					
Asteraceae	<i>Spilanthes</i> cf. <i>ocymifolia</i> (Lam.) A.H. Moore	0,11					
Papilionaceae	Indeterminada	0,14					
Leguminosae	Indeterminada	0,15					
Scrophulariaceae	<i>Buchnera rosea</i> H.B.K.	0,23					
Gramineae	Indeterminada	0,26					
Gramineae	<i>Paspalum gardnerianum</i> Nees	0,34					
Leguminosae	Indeterminada	0,40					
Papilionaceae	<i>Eriosema simplicifolium</i> (H.B.K.) G. Don.	0,75					
Papilionaceae	<i>Aeschynomene elegans</i> Schldl. & Cham.	0,79					
Leguminosae	Indeterminada	1,86					
Gramineae	<i>Paspalum contractum</i> Pilg.	176,90					
Gramineae	<i>Axonopus aureus</i> Beauv.	249,68					
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i> sp. 2		0,02				
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i> sp. 2		0,02				
Menispermaceae	<i>Cissampelos</i> sp.		0,03				
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp. 2		0,12				
Asteraceae	<i>Ichthyothere terminalis</i> (Spreng) Blake		0,24				
Solanaceae	<i>Schwenkia americana</i> L.		0,68				
Gramineae	<i>Paspalum pulchellum</i> H.B.K.		4,81				
Cyperaceae	<i>Bulbostylis lanata</i> DC.		12,03				
Acanthaceae	<i>Ruellia</i> sp.			0,001			
Droseraceae	<i>Drosera</i> cf. <i>rotundifolia</i> L.			0,01			
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp. 3			0,08			
Melastomataceae	Indeterminada			0,08			
Papilionaceae	<i>Stylosanthes</i> sp. 1			0,19			
Leguminosae	Indeterminada			0,22			
Papilionaceae	<i>Eriosema obovatum</i> Benth.			0,54			
Gramineae	<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees			0,83			
Euphorbiaceae	Indeterminada			3,86			
Leguminosae	Indeterminada				0,02		
Asteraceae	<i>Ayapana amygdalina</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.				0,02		
Caesalpinaceae	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip				0,04		
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i> sp.				0,05		
Rubiaceae	<i>Palicourea</i> cf. <i>crocea</i> (Sw.) R. & S.				0,17		

Familia	Nombre científico	Sabana estacional	Pinar				
			4 años	7 años	10 años	12 años	15 años
Melastomataceae	<i>Clidemia capitellata</i> var. <i>dependens</i> (Don) Mcbrid.				0,19		
Flacourtiaceae	Indeterminada				0,19		
Selaginellaceae	<i>Selaginella asperula</i> Spring.				0,20		
Polygonaceae	<i>Coccoloba acuminata</i> H.B.K.				0,25		
Monimiaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.				0,30		
Asteraceae	<i>Calea</i> sp. 2				0,33		
Asteraceae	<i>Ichthyothere</i> sp.				1,95		
Myrtaceae	<i>Myrcia sylvatica</i> (Meyer) DC.				3,34		
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus attenuatus</i> Miq.				13,17		
Polypodiaceae	<i>Polypodium</i> sp.					0,02	
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i> L.					0,09	
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O. Berg					0,29	
Melastomataceae	Indeterminada					1,14	
Flacourtiaceae	<i>Casearia grandiflora</i> Cambo.					1,86	
Melastomataceae	Indeterminada					3,90	
Bignoniaceae	<i>Jacaranda obtusifolia</i> Bonpl.					8,56	
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong.						0,12
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.						0,12
Gramineae	Indeterminada						0,24
Polypodiaceae	<i>Adiantum</i> sp. 1						0,42
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i> aff. <i>guianensis</i> (Aubl.) Benth.						0,53
Gramineae	<i>Paspalum pilosum</i> Sw.						1,43
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes</i> sp.						1,44
Anacardiaceae	Indeterminada						3,89
Ochnaceae	<i>Ouratea polyantha</i> (Tr. Et Pl.) Engler						8,38
Anacardiaceae	<i>Ochoterena colombiana</i> F. A. Barkley						9,06
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> sp.						314,04
Amaryllidaceae	<i>Curculigo scorzoneaeefolia</i> (Lam.) Baker	0,02		0,02			
Leguminosae	Indeterminada	0,02	0,02				
Acanthaceae	<i>Ruellia geminiflora</i> H.B.K.	0,02		0,01			
Gentianaceae	<i>Irbachia</i> sp.	0,09		0,02			
Papilionaceae	<i>Galactia jussiaeana</i> Kunth.	0,11	0,73				
Papilionaceae	<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Swartz	0,23		1,32			
Papilionaceae	<i>Vigna</i> cf. <i>adenantha</i> (Meyer) Marechal	0,33		0,07			
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp. 2	0,79			0,001		
Papilionaceae	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	1,04		0,01			
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i> L.	1,78					1,92
Gramineae	<i>Aristida tinctoria</i> Trin. et Rupr.	7,25		1,38			
Gramineae	<i>Paspalum plicatulum</i> Michaux	34,05	0,58				
Papilionaceae	Indeterminada		0,001	0,0004			
Cyperaceae	<i>Bulbostylis tenuifolia</i> (Rudge) Macbride		0,33		1,45		
Papilionaceae	<i>Aeschynomene</i> sp.		0,52	0,62			
Haemodoraceae	<i>Xiphidium caeruleum</i> Aubl.		0,54		0,10		
Myrtaceae	<i>Eugenia puniceifolia</i> (H.B.K.) DC.		0,58		11,98		

Familia	Nombre científico	Sabana estacional	Pinar				
			4 años	7 años	10 años	12 años	15 años
Gramineae	<i>Aristida capillacea</i> Lam.		5,04	2,77			
Lamiaceae	<i>Hyptis dilatata</i> Benth.		20,51		0,38		
Polypodiaceae	<i>Adiantum</i> sp. 2			0,02			1,94
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> aff. <i>brachyata</i> Briq.			3,23	0,97		
Annonaceae	<i>Guatteria</i> aff. <i>cestrifolia</i> Triana & Planch.				0,01	2,20	
Papilionaceae	<i>Dioclea sericea</i> Kunth				0,36	0,08	
Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.				0,61	5,28	
Melastomataceae	<i>Clidemia novemnervia</i> (DC.) Tr.				1,70	0,49	
Euphorbiaceae	<i>Cordia</i> sp.				7,93		0,48
Dilleniaceae	<i>Dolioscarpus</i> sp.					0,01	143,71
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. 1					0,50	15,30
Melastomataceae	Indeterminada					1,52	0,20
Melastomataceae	<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loud					12,39	82,36
Papilionaceae	<i>Macroptilium monophyllum</i> (Benth.) Urb.	0,003	0,04	0,01			
Iridaceae	<i>Sisyrinchium alatum</i> Hook	0,02	0,37	0,32			
Cyperaceae	<i>Bulbostilis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	0,02	1,46	0,33			
Araceae	<i>Caladium macrotites</i> Schoot.	0,03				0,03	0,67
Cyperaceae	<i>Rhynchospora</i> sp. 1	0,03	0,02	0,17			
Polygalaceae	<i>Polygala brizoides</i> St. Hil.	0,08	0,02	0,70			
Rubiaceae	<i>Borreria capitata</i> (R. & P.) DC.	0,10	0,04	0,06			
Gramineae	<i>Thrasia petrosa</i>	0,24	0,71	1,10			
Papilionaceae	<i>Stylosanthes</i> sp. 2	0,32	0,002	3,74			
Cyperaceae	<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeck	0,64	3,21	53,72			
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H.B.K.	0,80			2,30	0,29	
Lamiaceae	<i>Hyptis crassipes</i> Epl.	0,95	0,002	0,01			
Caesalpinaceae	<i>Chamaechrista diphylla</i> (L.) Greene	1,07	0,60	1,80			
Asteraceae	<i>Calea</i> sp. 1	1,59	0,16	0,05			
Cyperaceae	<i>Bulbostylis junciformis</i> (H.B.K.) Clarke	7,42	25,70	13,78			
Iridaceae	<i>Cypura paludosa</i> Aubl.	8,35	0,73	0,07			
Gramineae	Indeterminada	40,12	21,87	1,66			
Gramineae	Indeterminada	78,99	58,28	5,58			
Gramineae	<i>Panicum olyroides</i> H.B.K.	89,83	12,57	17,57			
Gramineae	<i>Schizachyrium semiberbe</i> Nees	208,60	123,84	272,03			
Gramineae	<i>Andropogon leucostachyus</i> H.B.K.	326,28	147,45	570,08			
Erythroxilaceae	<i>Erythroxilum orinocense</i>		0,04			0,004	5,14
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp. 1		0,76	0,01	0,003		
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i> sp. 1		0,78	1,12	1,50		
Rubiaceae	<i>Sabicea amazonensis</i> Wernh		2,56		1,04		0,10
Scrophulariaceae	<i>Lindernia diffusa</i> (L.) Wettst		4,31	0,01	0,03		
Gramineae	<i>Panicum caricoides</i> Nees		7,43	1,00	4,72		
Gramineae	<i>Panicum</i> cf. <i>laxum</i> Swartz			0,03		0,001	129,32
Gramineae	<i>Aristida longifolia</i> Trin.			0,53	2,58	3,52	
Cyperaceae	<i>Scleria</i> cf. <i>secans</i> (L.) Urban			0,63		4,09	68,86
Papilionaceae	<i>Bowdichia virgilioides</i> H.B.K.			1,97	1,61	14,70	

Familia	Nombre científico	Sabana estacional	Pinar				
			4 años	7 años	10 años	12 años	15 años
Araliaceae	<i>Schefflera</i> sp.				0,31	0,04	0,07
Meliaceae	<i>Guarea</i> sp.				0,48	2,34	4,53
Burseraceae	<i>Protium</i> sp.				0,99	0,06	15,99
Simaroubaceae	<i>Simarouba amara</i> Aubl.				2,09	1,93	259,21
Lauraceae	<i>Nectandra cuspidata</i> Nees & Martius				2,42	11,45	30,21
Gramineae	Indeterminada				2,54	0,14	26,10
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don.				13,17	82,27	33,61
Melastomataceae	<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.				23,85	93,58	184,66
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.				58,71	28,59	428,98
Hypericaceae	<i>Vismia</i> sp.				190,44	11,68	64,16
Rubiaceae	<i>Declieuxia fruticosa</i> (Willd) Kuntze	0,11	2,29	7,81	2,27		
Papilionaceae	<i>Galactia glaucescens</i> Kunth.	0,15	1,94	3,31	1,56		
Convolvulaceae	Indeterminada	0,19	0,16	3,54	0,38		
Papilionaceae	<i>Eriosema crinitum</i> (H.B.K.) G. Don	0,87	0,38	1,12	1,07		
Sterculiaceae	<i>Melochia villosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle	2,28	8,09	8,89	0,02		
Papilionaceae	<i>Clitoria guianensis</i> (Aubl.) Benth	4,54	0,46	4,14	1,89		
Cyperaceae	<i>Rhynchospora barbata</i> Kunth.	10,47		0,31	0,02		0,75
Gramineae	<i>Leptocoriphium</i> sp.	120,42	17,72	2,37			0,48
Gramineae	<i>Elyonurus adustus</i> (Trin.) Ekman	232,92	42,05	20,83	2,36		
Gramineae	<i>Paspalum pectinatum</i> Nees	316,73	163,64	2,65	65,26		
Asclepidaceae	<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) R. & S.		0,35	0,17	4,96		0,13
Rubiaceae	<i>Sipanea pratensis</i> Aubl.		0,43	0,002	0,04		0,05
Melastomataceae	<i>Tococa guianensis</i> Aubl.			0,63	0,50	16,74	70,05
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. 2			1,14	74,97	74,08	96,87
Melastomataceae	<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.			2,02	82,95	467,56	297,46
Hypericaceae	<i>Vismia cayennensis</i> (Jacquin) Pers.			2,84	19,26	0,95	34,37
Melastomataceae	<i>Miconia stenostachya</i> DC.			8,49	3,72	4,31	0,05
Gramineae	<i>Axonopus</i> aff. <i>capillaris</i> (Lam.) Chase			8,95	34,56	10,75	121,14
Melastomataceae	<i>Bellucia grossularoides</i> (L.) Tr.			13,60	64,74	26,76	124,20
Gramineae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	6,80		32,79	15,26	2,07	206,00
Gramineae	<i>Leptocoriphium lanatum</i> (H.B.K.) Nees	154,38	38,37	3,56	46,43		0,18
Gramineae	Indeterminada	198,83	42,22	172,27	759,64		8,50
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana		0,005	2,92	444,21	547,58	1028,53
Melastomataceae	<i>Tibouchina aspera</i> Aubl.		0,01	4,80	20,72	13,77	5,74
Rubiaceae	<i>Sipanea</i> aff. <i>hispida</i> Benth. ex. Wernh		0,18	0,24	0,14	0,24	0,36
Dilleniaceae	<i>Davilla nitida</i> (Vahl.) Kubitzki		0,63	5,32	38,61	118,92	16,00
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp. 1		2,96	94,33	0,92	0,01	0,88
Rubiaceae	<i>Palicourea rigida</i> H.B.K.		14,98	1,26	9,32	0,04	0,05
Pinaceae	<i>Pinus caribaea</i> Morelet		170,84	675,76	745,37	1488,30	1217,87
Menispermaceae	<i>Cissampelos ovalifolia</i> DC.	0,03	0,08	0,08	0,05	0,01	0,14
Flacourtiaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,04	0,12	0,01	0,46	0,17	0,82
Melastomataceae	<i>Miconia rufescens</i> (Aubl.) DC.	0,04	0,17	0,97	443,41	166,25	296,32

Familia	Nombre científico	Sabana estacional	Pinar				
			4 años	7 años	10 años	12 años	15 años
Flacourtiaceae	<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl. Ex Ventenat	0,29	0,06	1,35	0,64	7,82	31,96
Gentianaceae	<i>Irlbachia alata</i> (Aubl.) Maas	0,64	0,55	0,12	0,23	0,48	0,01
Melastomataceae	<i>Clidemia sericea</i> D. Don	1,02	2,03	100,46	215,04	71,36	72,59
Lamiaceae	<i>Eriope crassipes</i> Benth.	1,87	0,07	2,24	3,92	0,18	0,01
Gramineae	<i>Panicum rudgei</i> Roem & Schult.	373,73	0,08	40,78	17,00	3,14	1,60
Cobertura total		2669,95	970,61	2195,00	3409,40	3314,56	5470,62
Total especies	186	80	72	85	79	55	63

pectinatum, *Elyonurus adustus*, *Leptocorphyum* sp. y *Panicum rudgei*, entre otras).

Con la información proveniente de los 6 levantamientos de vegetación, se elaboró la tabla 2, que muestra los cambios en riqueza de especies por familia para la sabana y para las plantaciones estudiadas.

Lo más notable es la declinación del número de especies de poáceas, cyperáceas y leguminosas y el aumento del número de especies de melastomátáceas, dilleniáceas, hipericáceas y helechos a medida que aumenta la edad de la plantación.

3. Índice de valor de importancia (IVI)

El índice de valor de importancia se calculó para 46 especies entre arbustivas, arbolitos y árboles presentes en los muestreos efectuados. Las especies con mayor IVI aparecen registradas en la figura 2. Las más importantes son: *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, *Miconia albicans*, *M. prasina*, *M. rufescens*, *Palicourea rigida*, *M. rubiginosa*, *M. sp.*, *Bellucia grossularoides* y *Xylopiya aromatica* con índices de valor de importancia mayores de 10 y representación en tres o más unidades de muestreo. Las demás especies (13) conforman un grupo con IVI bajos y presentes en al menos 3 unidades de muestreo.

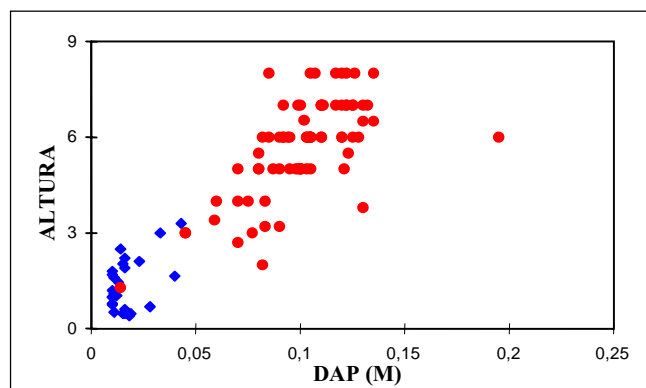


Figura 3. Relación diámetros alturas en Pinar de 7 años

4. Distribución de diámetros y alturas

En las Figuras 3, 4, 5 y 6 se aprecia una distribución de puntos en que a medida que aumenta el DAP va aumentando la altura. Los círculos corresponden al pino y los rombos a las especies asociadas dentro de las plantaciones. En general, se observa un claro dominio de esta conífera sobre su vegetación acompañante.

a. Pinar de siete años

En la plantación de 7 años de edad (Figura 3) el pino caribe, con DAP entre 4 y 19 cm y alturas hasta 8 m, conforma un nivel superior, relegando a las demás especies a un nivel inferior parcialmente sombreado. Esto demuestra el claro dominio de la conífera sobre su vegetación acompañante, la cual tiene DAP < 5 cm y alturas < 4 m.

Esta vegetación se halla conformada por especies como *Tibouchina aspera*, *Miconia stenostachya*, *M. sp.*, *M. prasina*, *Bellucia grossularoides*, *Vismia cayennensis* y *Bowdichia virgilioides*, de las cuales la primera desaparece en plantaciones de mayor edad, mientras el resto se adaptan bien a la sombra provocada por los pinos y se encuentran representadas en plantaciones de mayor edad.

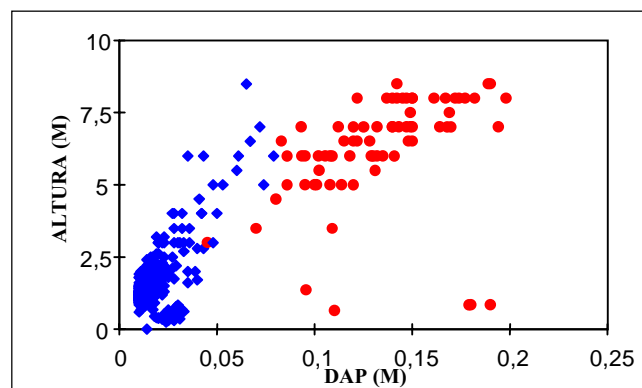


Figura 4. Relación diámetros alturas en Pinar de 10 años

b. Pinar de diez años

La plantación de 10 años (Figura 4), presenta un mayor número de ejemplares de pino entre 15 y 20 cm, sin embargo las alturas se mantienen en un tope inferior a 9 m. El dominio de los pinos sigue siendo claro en el dosel, aún cuando 11 individuos de la vegetación asociada ya lo comparten, situándose en el mismo rango de alturas del pino. Los DAP de las especies acompañantes son claramente menores que los de la conífera, pero también están aumentando en relación a los registrados en la plantación de 7 años.

Las especies de la vegetación acompañante que comparten el dosel con el pino son: *Jacaranda copaia*, *Cordia sp.*, *Bellucia grossularoides*, *Phyllanthus attenuatus*, *Miconia rubiginosa* y *Xylopia aromatica*.

c. Pinar de doce años

La Figura 5 muestra que la población de *Pinus caribaea* llega a alturas entre 5 y 17 m y diámetros entre 7 y 27 cm, mientras la vegetación asociada está conformando principalmente un nivel arbustivo con diámetro < 5 cm y altura < 5m. Los individuos restantes (16), están representados por *Jacaranda copaia* y *Miconia prasina*, que ocupan alturas entre 5 -16 m, con lo que se muestra que estas especies están presentes en el límite de alturas del pino. Algunos ejemplares presentan diámetros entre 7 y 18 cm, que se hallan en el mismo intervalo del pino caribe. El número de individuos distintos a pino se calcula en 160 X Ha en la categoría de arbolito o árbol, muy superior a la presente en sabanas estacionales dedicadas a ganadería extensiva vecinas a la plantación.

d. Pinar de quince años

La Figura 6 muestra estancamiento del crecimiento en altura de los pinos, mientras los diámetros son bastante homogéneos, presentándose un solo ejemplar con atraso

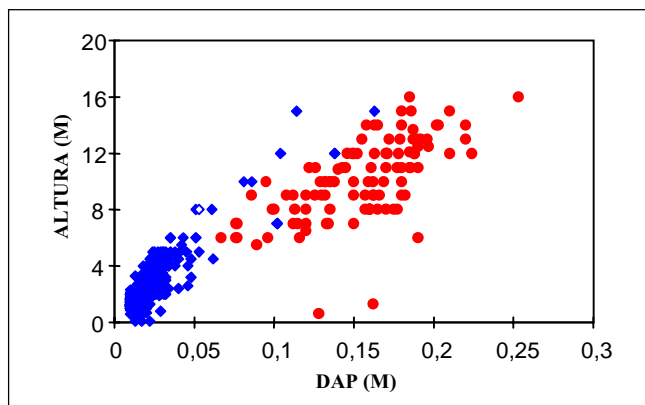


Figura 5. Relación diámetros alturas en Pinar de 12 años

considerable en DAP y altura. El crecimiento parejo se debe al proceso de selección y entresaca, que se realiza generalmente a los 9 años de edad de las plantaciones, oportunidad en que se eliminan ejemplares con tronco bifurcado, torcido, de bajo DAP o de bajo crecimiento.

Con respecto a la vegetación asociada, vemos que aún se halla concentrada en DAP < 5 cm y alturas < 5m; sin embargo, hay más de 30 individuos con DAP y/o alturas mayores, entre ellos tres de 20, 22 y 23 m de altura, *Xylopia aromatica*, *Simarouba amara* y *Miconia sp.*, respectivamente; el resto de ejemplares, están localizados en lo que correspondería al sotobosque, con alturas entre 6 y 16 m y DAP entre 5 y 12 cm, entre ellos se encuentran *Xylopia aromatica*, *Ocothe-ranea colombiana*, *Nectandra cuspidata*, *Bellucia grossularoides*, *Jacaranda copaia* y *Ouratea polyantha*.

Discusión

Los cambios en la vegetación de sabanas estacionales de la Orinoquia Colombiana, provocados cuando se introducen cultivos de pino caribe, son evidentes a medida que transcurre la edad de plantación; entre los más relevantes está el cambio de composición de especies (Tabla 2), que muestra el declive de aquellas más dependientes de la luz solar, es decir especies de plantas C4 (gramíneas, cyperaceas y leguminosas), por especies de plantas resistentes a la sombra dada por los pinos, plantas C3 (Melastomatáceas, Pteridófitas y algunas hipericaceas) (Giraldo, 1995; Meinzer, 1978).

Las características propias de las especies de sabana, es decir, el porte achaparrado, poca biomasa aérea, raíces superficiales (en el caso de gramíneas), generalmente de ciclo de vida corto (anuales o bianuales) con algunas perennes (leguminosas), favorecen su estrategia selectiva, pues son pirófilas, mueren en pie en la época de verano y sirven para la propagación del fuego, que las consume, al tiempo que elimina las especies competidoras, especialmente aquellas

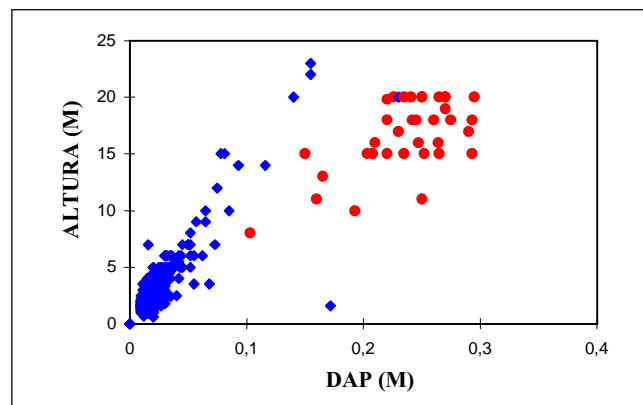


Figura 6. Relación diámetros alturas en Pinar de 15 años

Tabla 2. Cambios en riqueza de especies por familia en sabana estacional y plantaciones del Centro Las Gaviotas

Familia	Sabana estacional	Pinar 4	Pinar 7	Pinar 10	Pinar 12	Pinar 15	Total
Leguminosae	21	10	15	6	2		30
Poaceae	19	16	20	10	6	10	29
Melastomataceae	3	4	10	12	16	13	19
Rubiaceae	2	8	7	7	2	5	11
Cyperaceae	5	7	6	2	1	2	11
Euphorbiaceae	1	2	2	3		2	7
Asteraceae	2	2	1	3			6
Lamiaceae	3	4	4	5	2	2	6
Myrtaceae		1		3	2		4
Flacourtiaceae	2	2	2	3	3	2	4
Dilleniaceae	1	1	1	1	2	3	3
Acanthaceae	2		2				3
Polypodiaceae			1		1	2	3
Anacardiaceae						2	2
Annonaceae				2	2	1	2
Convolvulaceae	2	1	1	1			2
Iridaceae	2	2	2				2
Scrophulariaceae	1	1	1	1			2
Bigoniaceae				1	2	1	2
Gentianaceae	2	1	2	1	1	1	2
Hypericaceae				2	2	2	2
Menispermaceae	1	2	1	1	1	1	2
Polygalaceae	2	1	1				2
Burseraceae				1	1	1	1
Araliaceae				1	1	1	1
Lauraceae				1	1	1	1
Meliaceae				1	1	1	1
Simaroubaceae				1	1	1	1
Otras	9	7	5	9	5	8	25

que tienen partes leñosas como arbustos y arbolitos que mueren durante los incendios, facilitando así el mantenimiento de la fisionomía típica de las sabanas, vale decir, una clara dominancia del estrato herbáceo, con algunas salpicaduras de especies leñosas en las matas de monte.

En contraste, parte fundamental del manejo de las plantaciones consiste en evitar el fuego, pues las primeras plantas afectadas serían los pinos; al crecer, éstos proporcionan sombra, que va favoreciendo el establecimiento de nuevas especies de porte arbustivo en las plantaciones más jóvenes y arbóreo en las de mayor edad, consolidando así el cambio en fisionomía, el cual concluye con la aparición de varios niveles, llegando a constituir 4 estratos perfectamente definidos en el pinar de 15 años de edad.

Las especies que van apareciendo dentro de las plantaciones de menor edad *Vismia cayennensis*, *Casearia ulmifolia*, *Miconia rufescens* y *M. prasina*, constituyen elementos propios de matas de monte o borde de selvas de galería, mientras las especies encontradas dentro de las plantaciones de 12 y 15 años corresponden a aquellas propias de la selva de galería, como es el caso de *Nectandra cuspidata*, *Miconia rubiginosa*, *Bellucia grossularoides*, *Tococa guianensis*, *Ocotheranea colom-*

biana, *Protium sp.*, *Phyllanthus attenuatus*, *Ouratea polyantha*, *Guarea sp.*, *Sloanea guianensis* y *Cordia sp.* con lo cual se puede interpretar que el factor limitante que determina su ausencia en sabanas estacionales no es la falta de humedad del suelo sino el fuego.

Los valores de IVI obtenidos, (Figura 2), muestran como a pesar de que el pino es la especie más representativa o conspicua en razón a los cuidados que se le brindan, especialmente en las primeras etapas de su crecimiento en el vivero, se halla acompañada por otras especies, entre las que destacan nueve de la familia melastomataceae, algunas de ellas con IVI mayores de 50. Es el caso de *Miconia albicans*, en el estrato arbustivo y *Miconia prasina*, en el arbóreo, las cuales sin ningún tipo de cuidado se constituyen en especies codominantes y en general aumentan su importancia a medida que la plantación va madurando.

La Tabla 2 muestra como a medida que aumenta la edad de la plantación, el IVI del pino caribe disminuye de un valor de 233 (pinar de 4 años), a 46,11 en pinar de 15 años. Del mismo modo se aprecia un aumento progresivo en los IVI de especies como *Miconia albicans*, que pasan de 13,85 (pinar de 7 años) a 52,62 (pinar de 15 años), *M. prasina*, de 9,9 (pinar de 7 años) a 26,7 en pinar de 15 años; lo mismo

se presenta en términos generales con especies como *Xylopia aromatica*, *M. rubiginosa*, *M. trinervia*, *Simarouba amara* y *Tococa guianensis*, entre otras.

No obstante, se debe tener en cuenta el efecto de la densidad de siembra en la disminución del IVI en la plantación de 15 años, porque en esa oportunidad el pino se sembró a 5 X 5 m, y en las edades de plantación anterior la densidad de siembra fué de 3 X 3 m; sin embargo, las prácticas de entresaca adelantadas tienden a disminuir este efecto, al igualar las densidades de pino caribe a 400 individuos por hectárea en plantaciones de más de 9 años.

Los datos anteriores corresponden a 0,1 ha, es decir que hay aproximadamente 300 individuos acompañantes del pino por hectárea de plantación en la categoría de arbolito o árbol, lo cual es una densidad mucho mayor a la que existe en sabanas estacionales aledañas con manejo tradicional, en las que se encuentran muy dispersas las conocidas matas de monte con algunas especies, que excepcionalmente superan los 10 m de altura.

La información presentada muestra en síntesis que a la par con el aumento en DAP y altura de la plantación de *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, se presenta un aumento correspondiente en DAP y altura de un tipo de vegetación acompañante, la cual simultáneamente va aumentando sus valores de IVI, mientras el pino caribe empieza a disminuir drásticamente su IVI. Las figuras de diámetro a la altura del pecho (DAP) vs. altura demuestran que las especies acompañantes resisten al comienzo las condiciones de sombra impuestas por los pinos; únicamente es eliminada *Tibouchina aspera* en plantación de 7 años; en las plantaciones de edades mayores estas especies aumentan de DAP y llegan al dosel, destacándose en ellas *Xylopia aromatica*, *Simarouba amara* y *Miconia sp.*, que en plantaciones de 15 años logran alturas mayores de 20 m y DAP > 17 cm.

Los parámetros analizados demuestran que la vegetación acompañante resiste la presencia del pino y compete eficientemente con él, sacando provecho de las nuevas condiciones ambientales que se establecen. Igualmente se nota un aumento importante en el número de individuos de otras especies que se van incorporando a los estratos arbustivo, arbolitos y arbóreo, incluso, en la Figura 6, aparecen dos individuos emergentes, es decir que sobresalen por encima del dosel dado por los pinos. Se evidencia así el éxito de algunas especies en las nuevas condiciones existentes dentro del pinar.

Agradecimientos

Agradecemos al Centro Las Gaviotas y a Paolo Lugari Castrillón por la colaboración durante el trabajo y por la financiación parcial del mismo. A la Fundación para la pro-

moción de la investigación del Banco de la República, por la financiación parcial de esta investigación. Al Instituto de Ciencias Naturales por la determinación del material botánico. A la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia-Tunja por el apoyo en la divulgación de los resultados. A Silvio Zuluaga, Rafael Medina y Carmen Reyes por las sugerencias y comentarios sobre el trabajo.

Bibliografía

- Alvarado-M., P., C. Vásquez & M. Aponte.** 1991. Estudio semidetallado de suelos sector Carimagua-Gaviotas (Departamento del Meta y Vichada). Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección Agrológica. Santafé de Bogotá. 336 p.
- CEOTMA.** 1984. Guía para la elaboración de estudios del medio físico: Contenido y metodología. Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo. Segunda Edición. Madrid, España. 572p.
- Cortés P., F.** 1997. Efecto del cultivo de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barret & Golfari sobre la vegetación de sabanas no inundables del Centro Las Gaviotas, Orinoquía Colombiana, Tesis Magister en Ciencias Biología, línea Ecología, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cortés-Pérez, F. & T. E. León-Sicard.** 2003. Modelo conceptual del papel ecológico de la hormiga arriera (*Atta laevigata*) en los ecosistemas de sabana estacional (Vichada, Colombia). *Caldasia* 25 (2):403-417.
- Galvis, H. C. & H. Valencia Z.** 1975. Efecto edáfico de la hormiga arriera *Atta laevigata* en algunos suelos del Centro de Desarrollo Integrado las Gaviotas en la Orinoquía Colombiana, tesis de grado, Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Giraldo-C., D.** 1995. Diversidad y distribución de gramíneas C₃ y C₄ en diferentes hábitats del departamento del Guaviare, Amazonia Colombiana. Manuscrito.
- IGAC.** 1974. Estudio detallado de suelos del Centro de Desarrollo Integrado las Gaviotas Bogotá. Subdirección agrológica 238p.
- Meinzer, F. C.** 1978. Observaciones sobre la distribución taxonómica y ecológica de la fotosíntesis C₄ en la vegetación del noroeste de Centroamérica. *Revista de Biología Tropical* 26 (2): 359-369.
- Mueller-Dumbois & ElleMBERG.** 1974. Aims and methods of vegetation ecology. By John Wiley and Sons Inc.
- Mc Cune, B. & M. J. Mefford.** 1995. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Versión 2.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Rangel-Ch., J. O. & A. Velázquez.** 1997. Métodos de estudio de la vegetación. Pág. 59-87. En: Rangel-Ch., J. O., P. D. Lowy-C. & M. Aguilar-P. (Eds.). 1997. Colombia Diversidad Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, IDEAM, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia
- Sarmiento, G.** 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del sur. Las sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización. CEILAT, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 15-56.
- Seforven,** 1993. Autoecología de la especie, Pino caribe. Cartilla N° 14. Caracas, Venezuela.

Recibido el 12 de mayo de 2003.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

PRIMERA EVALUACIÓN DE LA RESPIRACIÓN DE *LYTECHINUS VARIEGATUS* (ECHINODERMATA: ECHINOIDEA) EN LA BAHÍA DE CHENGE, PARQUE NACIONAL TAYRONA, CARIBE COLOMBIANO

por

Camilo B. García¹ & María Isabel Criales²

Resumen

García, C & M.I. Criales: Primera evaluación de la respiración de *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: echinoidea) en la Bahía de Chenge, Parque Nacional Tayrona, Caribe Colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 85-88, 2005. ISSN: 0370-3908.

Se presentan por primera vez para Colombia valores de consumo de oxígeno para *Lytechinus variegatus* en un ciclo de 24 horas. No se confirmó la expectativa de un ritmo circadiano de actividad reflejado en cambios del consumo de oxígeno. El posible papel ecotrófico de *L. variegatus* se revisa y discute brevemente.

Palabras clave: Respiración, *Lytechinus variegatus*, Bahía de Chenge, Caribe Colombiano.

Abstract

Oxygen consumption values for *Lytechinus variegatus* in a 24 hour cycle are reported for the first time in the Colombian Caribbean. The expectation of a circadian rhythm of activity as reflected in oxygen consumption was not confirmed. The ecotrophic role of *L. variegatus* is briefly reviewed and discussed.

Key words: Respiration, *Lytechinus variegatus*, Chenge Bay, Colombian Caribbean.

Introducción

El equinodermo *Lytechinus variegatus* es un habitante común de praderas de pastos marinos en el mar Caribe

(por ejemplo, **Greenway**, 1995; **Montague et al.**, 1995; **Valentine & Heck**, 1991) e igual es el caso en la Bahía de Chenge, Parque Nacional Natural Tayrona (11°20N y 74°08W, aproximadamente; **Gallo**, 1985. Ver **Garzón-**

¹ Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, CECIMAR, INVEMAR, A.A. 1016, Santa Marta, cgarcia@invemar.org.co

² Posgrado de Biología, Línea de Biología Marina, Universidad Nacional de Colombia, A.A. 1016, Santa Marta, gieep@unimag.edu.co

Ferreira, 1998, para una descripción completa de la Bahía de Chenge).

L. variegatus es un consumidor directo de pastos marinos (notoria pero no solamente de *Thalassia testudinum*), si bien su comportamiento alimenticio se considera más bien oportunista, como en la mayoría de los equinoideos (**Lawrence**, 1987), aunque si es claro que el material vegetal constituye la mayor parte de la dieta (**Lawrence**, 1987). Por ejemplo, **McClintock et al.** (1982) encontraron una respuesta alimenticia igual de intensa cuando a ejemplares de *L. variegatus* se les ofreció experimentalmente la opción de escoger entre comida animal (*Donax sp*) y vegetal (*T. testudinum*). **Beddingfield & McClintock** (1998) señalan una dieta variada que incluye hojas verdes de pastos marinos, macroalgas, epibiontes de las hojas de pastos marinos y hojas de pastos marinos en descomposición, dietas que influyen su desempeño.

Como otros equinoideos (**Lawrence**, 1987) *L. variegatus* tiene la habilidad de tomar material orgánico disuelto del agua lo cual puede contribuir al mantenimiento del metabolismo aerobio, si bien esto no está aún completamente definido (**Fergusson**, 1982).

Por pastar su impacto funcional es de considerable interés para el entendimiento de los flujos e interacciones de los elementos de fauna y flora de las praderas marinas. Según **Greenway** (1995) *L. variegatus* representa un canal energético muy importante entre los pastos marinos y los detritívoros que utilizan sus desechos metabólicos en la pradera. Su acción al pastar influye también en la dinámica poblacional de las praderas y por ende en el paisaje del ecosistema. Por ejemplo, **Valentine et al.** (1997) y **McGlathery** (1995) encontraron incrementos en densidad de vastagos y productividad en praderas de *T. testudinum* atribuibles a la acción de *L. variegatus*.

Otro aspecto de sumo interés en la biología de *L. variegatus* es la existencia o no de ritmos de actividad que no parece ser un tema muy explorado en esta especie. En equinoideos se han encontrado patrones diarios de alimentación con preferencias definidas por el día o la noche, al parecer asociados en algunos casos con patrones de actividad de predadores (**Lawrence**, 1987). **Moore & McPherson** (1965) encontraron para localidades de la Florida (Estados Unidos) diferencias estacionales en tasas de consumo, excreción y respiración de *L. variegatus*, con tasas más altas de respiración en verano que en invierno y mayores para individuos pequeños que para los grandes. Si la actividad es sostenida por gasto de oxígeno es de esperarse que este refleje a aquella (**Crisp**, 1984).

En Colombia se han realizado muy pocas mediciones sobre el metabolismo de los organismos marinos y ninguna en equinoideos. Tanto a nivel de los individuos como a nivel de los ecosistemas el consumo de oxígeno o respiración, que en heterótrofos representa aquella parte de la alimentación derivada a mantenimiento metabólico y actividad de los organismos y por lo tanto, convertida en calor (**Crisp**, 1984), es uno de los compartimentos fundamentales en la elaboración de balances energéticos y estudios metabólicos.

En esta nota se registran mediciones de respiración *in situ* de *L. variegatus* como contribución al conocimiento de su papel funcional en praderas de pastos marinos en el Caribe Colombiano, y explora la pregunta sobre si existen ritmos de actividad reflejados en diferentes tasas de consumo de oxígeno en un ciclo de 24 horas.

Materiales y métodos

Un total de 24 individuos de *L. variegatus* fueron recolectados y colocados en un corral dentro de la misma pradera de *Thalassia* de la Bahía de Chenge y se dejaron imperturbados durante 12 horas antes del inicio de las mediciones de consumo de oxígeno. Los individuos fueron escogidos de tamaño similar (6.158 ± 0.899 cm, desviación estándar, ver tabla 1). Las mediciones cubren un ciclo de 24 horas por tandas de medición espaciadas para cubrir las 24 horas. Para cada tanda se tomaron tres individuos al azar que fueron colocados en sendos recipientes plásticos con cierre hermético y volumen constante (2.206 l) más un recipiente de control con solo agua. El agua de los recipientes fue tomada del mismo sitio de los individuos y filtrada con una malla de 60 μ m. Los recipientes fueron a su vez colocados en sendos valdes a los que se les recambiaba el agua con agua del sitio a intervalos regulares para asegurar la estabilidad de la temperatura. Esta se midió tanto al comienzo como al final del tiempo de cada tanda en los recipientes plásticos. La tabla 1 muestra el valor medio del cambio de temperatura al inicio y final de cada tanda, el cual no excedió en promedio 1°C (ver tabla 1).

Al comienzo de cada tanda la concentración de oxígeno fue medida mediante un oxímetro de precisión ± 0.01 mg/l. Transcurridos 90 minutos aproximadamente se repitió la medición de concentración de oxígeno (y temperatura). El tiempo actual medio de cada tanda de medición fue de $92'42'' \pm 4'57''$ (desviación estándar, Tabla 1). Luego los organismos fueron medidos (diámetro de la testa) mediante calibrador.

El oxígeno consumido por cada animal (en mg/h) se calculó así (**Koch**, 1999):

$$R = (C_i - C_{i+1} - \Delta C_c) * V * 60 / (t_{i+1} - t_i)$$

Tabla 1. Condiciones de campo y mediciones de consumo de oxígeno de *Lytechinus variegatus* en la Bahía de Chenge, Caribe Colombiano. 1= Temperatura media del agua en los valdes en °C; 2= Disminución de la concentración de O₂ en los valdes en mg/l; 3= Consumo de oxígeno en los valdes en mg/hora; 4= Longitud de los ejemplares usados en cm; 5= Tiempo entre el inicio y final de las mediciones de O₂ en minutos; 6= Diferencia de temperatura inicial y final en las mediciones de O₂ en °C; IC 95% S.= Intervalo de Confianza al 95%, límite superior; IC 95% I.= Intervalo de Confianza al 95%, límite inferior; D.E.= Desviación estándar; C.V.= Coeficiente de variación.

	1	2	3	4	5	6
Nº Casos	32	24	24	24	32	32
Mínimo	27,900	0,150	0,228	3,800	80	0,200
Máximo	30,000	2,460	3,831	7,300	101	1,300
Media	28,798	1,392	1,996	6,158	92,688	0,759
IC 95% S.	29,038	1,608	2,320	6,538	94,474	0,867
IC 95% I.	28,558	1,177	1,672	5,779	90,401	0,652
D.E.	0,666	0,510	0,766	0,899	4,454	0,298
C.V.	0,023	0,366	0,384	0,146	0,053	0,393

Donde C_i y C_{i+1} son las concentraciones de oxígeno en mg/l al comienzo y final de la tanda, ΔC_c es la diferencia de concentración del oxígeno del control al comienzo y final de la tanda, V es el volumen del contenedor en l y $t_{i+1} - t_i$ es el tiempo en minutos transcurrido entre el comienzo y el final de cada tanda.

Mediante ANOVA de una vía y considerando el tamaño de los individuos y la temperatura media del agua (medida al comienzo y al final de cada tanda) en el respectivo contenedor como covariables, se probó la hipótesis de que no existe un ritmo endógeno circadiano en el consumo de oxígeno por parte de *L. variegatus*.

Resultados

Se encontró que la temperatura del agua en la bahía de Chenge sigue un ritmo diario definido como se ve en la Figura 1 con un aumento sostenido de temperatura desde el amanecer hasta el medio día y luego un descenso sostenido hasta el amanecer del día siguiente: No obstante, el rango de temperatura es estrecho (2°C aproximadamente, tabla 1).

El consumo medio individual de oxígeno fue de 1.996 ± 0.324 mg/h (intervalo de confianza al 95%, tabla 1). La figura 2 muestra el consumo medio medido en cada tanda durante el ciclo de 24 horas. No es evidente un patrón temporal ordenado lo cual se confirma por el análisis de varianza (con tamaño de los individuos y temperatura media del agua como covariables, no obstante su falta de correlación con el consumo de oxígeno, ver abajo) que no permitió rechazar la hipótesis nula de ausencia de un ritmo endógeno en la actividad de *L. variegatus* ($p > 0,05$).

Para el rango de longitudes y temperaturas del agua en que se llevaron a cabo las mediciones no se encontró una dependencia entre estas y el consumo de oxígeno (corre-

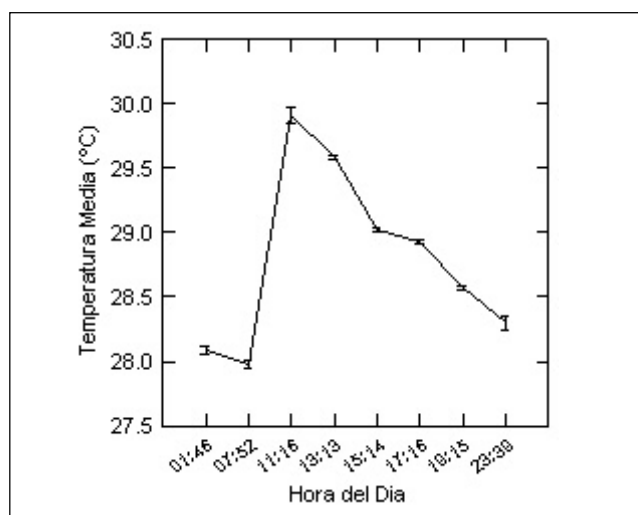


Figura 1. Ciclo diario de temperatura en aguas superficiales de la Bahía de Chenge, Caribe Colombiano, Temperatura media ± 1 error estándar.

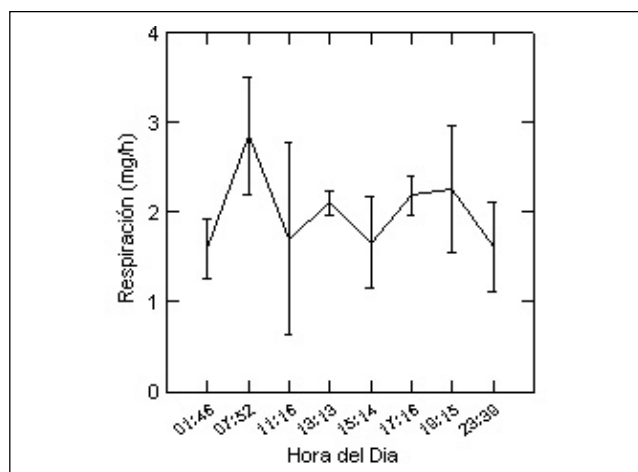


Figura 2. Tasas de respiración de *Lytechinus variegatus* en la Bahía de Chenge, Caribe Colombiano en un ciclo de 24 horas, consumo medio de oxígeno ± 1 error estándar.

lación de Pearson, $p > 0,05$). En el primer caso no es sorprendente pues los individuos son de tamaños similares en promedio. Pero si es interesante que el consumo de oxígeno de *L. variegatus* parece insensible al ritmo diario de temperatura del agua, si bien este se da en un rango estrecho de unos 2°C (ver arriba).

Discusión

El único dato de consumo de oxígeno de *L. variegatus* que se pudo localizar lo aportan **Moore & McPherson** (1965) (datos originales en ml/hora, transformados a mg/hora al multiplicar por el factor 1.4285, **Crisp** 1984): para 30°C un consumo de oxígeno de 3.63 mg/hora que es un valor mucho más alto que el encontrado aquí de (aproximando) 2 mg/hora para una temperatura media del agua (aproximando) de 29°C. Desafortunadamente **Moore & McPherson** (1965) no especifican el tamaño de sus individuos. Si usaron individuos significativamente más pequeños y con una temperatura del agua ligeramente mayor esta diferencia podría tener explicación. Otra aspecto que puede explicar la discrepancia en los consumos es el hecho de que las mediciones de **Moore & McPherson** (1965) se hicieron en un sistema con flujo de agua lo que puede estimular artificialmente el consumo de oxígeno en echinoideos (**Miller & Mann** 1973), si bien, algún movimiento del agua durante las mediciones parece deseable para, por ejemplo, alejar productos de desecho (**Lawrence**, 1987).

Para determinar la respiración poblacional de *L. variegatus* en la Bahía de Chenge se requiere aun tener una idea de la densidad de individuos y de su estructura de tamaños más la repetición de las mediciones cubriendo el rango presente de tamaños y en épocas climáticas contrastantes.

La evidencia de este trabajo sugiere la ausencia de ritmos de actividad. Ello no es concluyente, sin embargo, pues factores como las condiciones de luz (la luz fue mitigada dentro de los contenedores que son más bien opacos) y disponibilidad de alimento fueron alteradas durante las mediciones de consumo de oxígeno. Pero parece claro que si existen ritmos de actividad en *L. variegatus* en la Bahía de Chenge, estos no son sensibles al rango diario de temperaturas del agua.

Bibliografía

- Beddingfield, S.D. & J.B. McClintock.** 1998. Differential survivorship, reproduction, growth and nutrient allocation in the regular echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck) fed natural diets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 226 (2): 195-215
- Crisp, D.J.** 1984. Energy flow measurements. 284-372. En: *Methods for the study of marine benthos*. Eds. N. A. Holme y A.D. McIntyre. Blackwell Scientific Publications.
- Fergusson, J.C.** 1982. Support of metabolism of superficial structures through direct uptake of dissolved primary amines in echinoderms. 345-351. En: *Echinoderms Proc. Internat. Conf.*, Tampa Bay. Ed. J.M. Lawrence. Balkema
- Gallo, J.** 1985. Contribución al estudio de los equinodermos del PNNT: I Echinoidea. Programa de Ecosistemas Marinos, Informe Técnico Inderena-Invemar, Santa Marta, 11 pgs.
- Garzón-Ferreira, J.** 1998. Bahía de Chenge, Parque Natural Tayrona, Colombia. 115-126. En: *CARICOM Caribbean coral ref., seagrass and mangrove sites*. Unesco.
- Greenway, M.** 1995. Trophic relationships of macrofauna within a Jamaican seagrass meadow and the role of the echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck). *Bull. Mar. Sci.* 56 (3): 719-736.
- Koch, V.** 1999. Epibenthic production and energy flow in the Caete mangrove estuary, North Brazil. *ZMT Contributions* 6, 97 págs.
- Lawrence, J.M.** 1987. Echinodermata. 229-321. En: *Animal Energetics. Volume 2 Bivalvia through Reptilia*. Eds. T.J. Pandian y F.J. Vernberg. Academic Press Inc.
- McClintock, J.B., T.S. Klinger y L.M. Lawrence.** 1982. Feeding preferences of echinoids for plant and animal food models. *Bull. Mar. Sci.* 32 (1): 365-369.
- McGlathery, K.J.** 1995. Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122 (1-3): 239-252.
- Miller, R.J. & K.H. Mann** 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformation by sea urchins. *Mar. Biol.* 18: 99-114.
- Montague, J.R., J.L. Carballo, W.P. Lamas, J.A. Sánchez, E.R. Levine, M. Chacken & J.A. Aguinaga** 1995. Population ecology of the sea urchin *Lytechinus variegatus* in relation to seagrass diversity at two sites in Biscayne Bay: pre- vs. post-hurricane Andrew (1989-1992). *Fla. Sci.* 58 (2): 234-246.
- Moore, H. y B. McPherson** 1965. A contribution to the study of the productivity of the urchins *Tripneustes sculentus* and *Lytechinus variegatus*. *Bull. Mar. Sci.* 15 (4): 855-871.
- Valentine, J.F. y K.L. Heck** 1991. The role of sea urchin grazing sea in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 154 (2): 215-230
- Valentine, J.F, K.L. Heck, J. Busby y D. Webb.** 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia* 112 (2): 193-200.

Recibido el 5 de octubre de 2003.

Aceptado para su publicación el 10 de marzo de 2004.

DESARROLLOS CIENTÍFICOS DE CENICAFÉ EN LA ÚLTIMA DÉCADA*

por

Gabriel Cadena Gómez**

Resumen

Cadena, G.: Desarrollos científicos de Cenicafé en la última década. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 89-99, 2005. ISSN: 0370-3908.

El café se reconoce como el principal producto de la economía colombiana en el siglo XX. La Federación de Cafeteros creó a Cenicafé en 1938 logrando la consolidación de un equipo de científicos nacionales que han hecho destacados aportes en materia de ciencia y tecnología. Se destacan las actividades en los últimos diez años, en los cuales se fortaleció la investigación sobre resistencia genética a la roya del cafeto, la implementación del manejo integrado de la broca del café, la tecnología del beneficio ecológico, las investigaciones sobre biodiversidad y la iniciación del proyecto sobre el genoma del café, de la broca y del hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*.

Palabras clave: café, ciencia y tecnología, resistencia genética, MIP, biodiversidad, genómica, *B. bassiana*.

Abstract

Coffee is recognized as the most valuable crop for Colombia in the twentieth Century. The National Federation of Coffee Growers, founded Cenicafé in 1938. The consolidation of a Colombian team of scientists had made possible great achievements in science and technology. In the last decade, the scientific team has obtained great advances in genetic resistance to the coffee leaf rust, integrated pest management of the coffee bean borer, ecological wet processing of coffee, biodiversity studies and the initiation of a genomic research project on coffee, the coffee bean borer and the entomopathogenic fungus *B. bassiana*.

Key words: coffee, science and technology, genetic resistance, IPM, biodiversity, genomics, *B. bassiana*.

* Trabajo presentado como requisito para la posesión como Miembro Correspondiente de la Academia.

** Director del Centro Nacional de Investigaciones de Café-Cenicafé. gabriel.cadena@cafedecolombia.com

Introducción

El cultivo del café (*Coffea arabica* L.), introducido a Colombia a principios del siglo XVIII, se convirtió en el principal producto de la economía nacional en el siglo XIX y se consolidó como el mayor motor de la economía colombiana en el siglo XX. La primera exportación del grano se registró un siglo después de su introducción, en 1835, desde los jardines botánicos europeos. Casi cien años debieron transcurrir, antes de que los productores del grano se organizaran y fundaran la Federación Nacional de Cafeteros en 1927.

Quienes fundaron la Federación, fueron colombianos con una gran visión y compromiso con el futuro del país. Testimonio de esta afirmación es la composición del primer presupuesto de la institución, en el cual se destina una partida “para obtener en el pabellón de enfermedades tropicales del hospital de San Juan de Dios una sala destinada especialmente para los enfermos que se remitan de los cafetales por conducto de la Federación a dicho hospital”, demostrando su sensibilidad social; en forma especialmente destacada aprueban igualmente una partida considerable “para montar la Granja de Experimentación de cultivo y beneficio del café” y destinan recursos para la “Sección Científica” (**Federacafé**, 1928).

A partir de esta primera decisión, el gremio cafetero colombiano ha apoyado continuamente las actividades científicas al interior de la institucionalidad cafetera y a nivel nacional a través de su apoyo a otros sectores y muy especialmente el académico.

Las actividades de investigación y experimentación, se iniciaron en 1929 en la Granja Escuela de “La Esperanza” en el Departamento de Cundinamarca con el objetivo de “experimentar, investigar y demostrar todo lo que a la industria cafetera respecta, reducir en cuanto sea posible el costo de producción por árbol, mejorar la calidad del café y lograr la estabilidad de los resultados”.

En el año de 1938 por solicitud del Gerente General, don Manuel Mejía, el Noveno Congreso Nacional de Cafeteros, expidió el Acuerdo número dos del 9 de noviembre creando el “Centro Nacional de Investigaciones de Café – Cenicafé, con sede en el municipio de Chinchiná, del Departamento de Caldas.

Desde su creación, Cenicafé se convirtió en el soporte tecnológico del gremio cafetero, generando conocimiento que ha sido fundamental para el progreso de la actividad cafetera en el país (**Valenzuela**, 1990).

Las primeras investigaciones en la sede de Chinchiná se orientaron a la caracterización de los suelos y el clima

predominantes en la zona cafetera. Esos estudios dieron lugar al Manual de Conservación de Suelos de Ladera, documento basado en las investigaciones sobre la materia conducidas durante varios años por Rodríguez y Suárez de Castro y que les merecieron el Premio Nacional de Ciencias, otorgado por la Fundación Alejandro Ángel Escobar en 1956. (**Rodríguez & Suárez de Castro**, 1962).

Podríamos decir que la sostenibilidad ambiental de las zonas cafeteras de Colombia se ha logrado en gran parte merced a los conocimientos que sobre la conservación de los suelos se desarrollaron tempranamente en Cenicafé.

Posteriormente, los investigadores del Centro se enfrentaron al reto de incrementar la producción cafetera ante la creciente demanda del grano colombiano en los mercados internacionales. Fue así como las investigaciones en la agronomía del cultivo, con las variedades originales, permitieron el fomento del cultivo en distintas regiones y gracias a las recomendaciones emanadas de Cenicafé, los caficultores, le dieron un mejor manejo al cultivo, a los árboles de sombrero y a sus suelos. Sin embargo, solo a partir de 1955 se iniciaron las verdaderas investigaciones sobre el mejoramiento genético del café. La variedad *typica* fue introducida inicialmente, pero debido a su homogeneidad genética, no permitió la selección de cultivares más productivos. La introducción de la variedad *Borbón*, le permitió a los mejoradores de Cenicafé, demostrar que era hasta un 30% más productiva que la variedad *typica*. Sin embargo esta nueva variedad de porte alto, no fue adoptada por los caficultores debido al tamaño pequeño de sus granos. (**Castillo**, 1990).

A partir de 1960, los investigadores de Cenicafé, desarrollaron las tecnologías que fueron fundamentales para el impresionante progreso del cultivo en la segunda parte del siglo XX. Los elementos fundamentales fueron los estudios con la variedad *Caturra*, de porte bajo, alta productividad, buena calidad en taza, y excelente adaptación a las condiciones ecológicas de los Andes Colombianos y la generación de conocimientos sobre la nutrición del café, el efecto de la densidad de siembra, el manejo de las arvenses y los sistemas de renovación. Esta tecnología, permitió que el país pasara de tener 21.000 hectáreas de café cultivado con alguna tecnología a 210.000 en tan solo diez años y que se pasara de producir 7 millones de sacos anuales a 12 millones en los años ochenta, representando un incremento del 58% en productividad en tan solo 10 años. (**Cárdenas**, 1990).

Esta impresionante contribución al desarrollo económico y social de Colombia que constituyó el incremento de la productividad cafetera, se manifestó directamente

en el bienestar de miles de familias en todo el territorio del país, la generación de ingresos, de empleos bien remunerados y de divisas que sirvieron para jalonar el desarrollo no solo de la industria del café, sino de la infraestructura y de los servicios, así como de nuevas industrias nacionales.

A principios de la década de los años ochenta, la amenaza de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.), se hizo una realidad. La principal enfermedad que afecta al cafeto en el mundo fue diagnosticada por primera vez afectando las plantaciones del país. No obstante la naturaleza de esta enfermedad, de importancia económica debido a las pérdidas que causa en la producción y al incremento en los costos, muy rápidamente se constituyó en una “enfermedad olvidada” para los caficultores colombianos y para el país. El hecho de que la roya del cafeto, no sea una causa de pérdidas para los caficultores colombianos, se debe fundamentalmente a la visión y actitud proactiva de los investigadores de Cenicafé.

Los fitomejoradores del Centro, iniciaron con veinte años de anticipación un audaz proyecto científico que culminó con la obtención de una nueva variedad de café arábigo con excelentes características agronómicas, de calidad en taza y con resistencia durable a la roya del cafeto. Esa nueva variedad fue nombrada como variedad *Colombia* y por sus características especiales fue rápidamente adoptada por los caficultores debido a los obvios beneficios económicos. (Castillo & Moreno, 1988).

Entre los años 1985 y 1987, se sembraron mas de cien mil hectáreas con la nueva variedad y como resultado, en el año de 1991, Colombia rompió todos los records previos de producción, registrando 18 millones de sacos de café gracias a la adopción de la variedad *Colombia* en un ambiente internacional de precios favorables. La obtención de la variedad *Colombia*, ha sido reconocida a nivel nacional e internacional como un logro de la ciencia.

Los fitomejoradores de Cenicafé recibieron los galardones científicos más preciados y especialmente el reconocimiento de los caficultores colombianos: Premio Nacional de Ciencias de la Fundación Alejandro Ángel Escobar - 1986; Premio Nacional al Mérito Científico de la ACAC; Medalla al Mérito Agrícola del Ministerio de Agricultura; Premio Interamericano de Ciencias, “Bernardo Housay”; Medalla al Mérito Cafetero “Manuel Mejía”. (Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia & Granahorrar, 1993)

En 1988, un nuevo problema fitosanitario, empezó a afectar la producción cafetera nacional. La broca del café (*Hypothenemus hampei*), se encontró primero en el sur del

país y rápidamente se extendió a todas las regiones productoras del grano. Este insecto plaga, originario de África, solo afecta al cafeto y su ciclo de vida se cumple dentro del grano, causando pérdidas cuantiosas en cuanto a la cantidad y a la calidad de la cosecha. La estrategia asumida por Cenicafé para reducir los daños causados por la plaga, fue la de iniciar un programa de investigación orientado bajo la filosofía del Manejo Integrado de Plagas (MIP), con el fin de evitar que el control se realizara exclusivamente usando insecticidas químicos como ocurre en el resto de los países cafeteros del mundo donde la plaga está presente.

Rápidamente los entomólogos iniciaron estudios que condujeron a la identificación de hongos entomopatógenos nativos (*Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*), que apropiadamente cultivados y aplicados en el campo, cumplían un papel importante en la reducción de la población adulta de la plaga. Igualmente se desarrolló el concepto del control cultural, consistente en la recolección permanente de los frutos maduros, con el fin de reducir la población que se multiplica geométricamente en los frutos maduros y sobremaduros y a partir de la cual nuevos individuos salen a atacar mas frutos. No se descuidó tampoco el control químico pero utilizando productos eficientes de baja toxicidad para los humanos y la vida silvestre y doméstica. (Bustillo, 1990)

Otro reto para los caficultores colombianos, lo constituye el proceso del beneficio del café, el cual tradicionalmente se ejecuta individualmente en cada finca cafetera. La calidad del grano de exportación depende en gran medida de la calidad de la cosecha y de la forma como el fruto sea tratado posteriormente. Sin embargo, la tradición colombiana ha sido la de utilizar grandes volúmenes de agua durante dicho proceso. Esta agua se contamina con los residuos sólidos (pulpa) y líquidos (mucilago fermentado) y se constituye en un problema ambiental para las comunidades cafeteras. Por esta razón, Cenicafé consideró conveniente investigar formas de descontaminación del agua del beneficio del café, en lo cual fue muy exitoso. (proceso de biodigestión anaeróbica).

No obstante el éxito de este proceso de descontaminación, el alto volumen de agua a tratar lo hizo impracticable desde el punto de vista económico. Por esa razón los investigadores del Centro emprendieron un nuevo proyecto de investigación con el reto de, en vez de descontaminar el agua, evitar que ésta se contaminara. En una primera etapa, se logró reducir a una décima parte el volumen de agua necesario para beneficiar un kilogramo de café pergamino seco, al pasar de 40 litros a tan solo 4 litros. (Zambrano, 1993). Pero estos resultados solo sirvieron para alentar a los investigadores en la búsqueda de alter-

nativas aún más eficientes en el uso del agua para el beneficio del café.

La década 1993-2003

Antecedentes

Una situación inesperada, ocurrida en noviembre de 1985, lamentablemente afectó a Cenicafé. La erupción del Volcán Arenas en el macizo del Nevado del Ruiz, causó grandes daños a la infraestructura del Centro. Una vez más la decisión de los caficultores colombianos fue la de seguir apoyando a Cenicafé. Gracias a ello, el Centro no interrumpió sus actividades y con un plan de emergencia, salvó la biblioteca y los laboratorios y se facilitó que las actividades continuaran en distintas sedes alternas.

En 1988, se reanudaron actividades en las antiguas instalaciones a orillas del río Chinchiná y la circunstancia del aniversario número cincuenta de Cenicafé, sirvió para iniciar una reestructuración en su organización, y muy especialmente en sus actividades científicas. En 1988, se planteó el primer plan quinquenal de investigación y se señaló el camino a seguir en cuanto a procedimientos internos, organización y planes futuros que incluyeron la necesidad de construir una nueva sede, en un lugar seguro que no estuviera expuesto a los embates de la naturaleza. (Cenicafé, 1988).

Durante este quinquenio, se llevaron a cabo la mayoría de las actividades del plan, incluyendo la construcción de la nueva sede en Planalto.

Esta nueva sede, se construyó entre 1991 y 1993 y en ella se establecieron los nuevos laboratorios abiertos (sin paredes), el Centro de Documentación, el Auditorio y espacios para los investigadores y para estudiantes que empezaban a constituirse en factor fundamental de la nueva filosofía de trabajo del Centro.

Igualmente se empezó a participar en las Convocatorias de Colciencias, gracias a los instrumentos de la Ley de Ciencia y Tecnología y a la organización de Colciencias dentro del Sistema Nacional de Ciencia y Tecnología.

Las circunstancias de la industria cafetera a nivel mundial y sus repercusiones a nivel nacional fueron radicalmente diferentes a las de los años anteriores. El Pacto Internacional del café, con sus cláusulas económicas se rompió y en consecuencia las cuotas reguladoras de los volúmenes de exportación y de los precios internacionales del grano desaparecieron afectando a los caficultores y en consecuencia las actividades de la Federación.

Bajo esas nuevas circunstancias, se desarrollaron las actividades de Cenicafé en esta década. Las prioridades de investigación se adecuaron a las circunstancias de los productores. La reducción de los costos de producción fue un imperativo que señaló las acciones que Cenicafé debía emprender para contribuir a la sobrevivencia de la caficultura.

A continuación se presentan los resultados más sobresalientes de las investigaciones conducidas en Cenicafé durante el período 1993-2003.

Broca del café

Esta plaga se extendió rápidamente a todas las regiones productoras del grano. La necesidad de contar con soluciones prácticas fue imperativa y así lo entendieron el gremio y los investigadores. Se fortaleció la disciplina de entomología y se gestionaron recursos de cooperación internacional para apoyar las investigaciones y la formación de recursos humanos. En 1988, cuando la broca fue registrada por primera vez en el país, Cenicafé, contaba con dos entomólogos. A raíz de la presencia de la plaga, Cenicafé en 1993, llegó a tener un equipo conformado por 17 investigadores y más de veinte estudiantes, realizando proyectos orientados por esos investigadores. (Cadena, 1993).

Se continuaron las investigaciones sobre control biológico, incluyendo hongos nativos entomopatógenos y se introdujeron desde África, enemigos naturales que actúan como parasitoides especializados de la plaga (*Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*). La introducción de los parasitoides y los estudios conducidos en nuestro medio permitieron el desarrollo de crías masivas que a su vez facilitaron la liberación de millones de estos insectos benéficos para contribuir al control de la plaga. La industria nacional, tanto a nivel artesanal, como en facilidades con todos los requisitos para la producción de estos insumos biológicos nació en el país y hoy esta en vías de su consolidación.

Con el apoyo internacional, especialmente del Reino Unido y de entidades multilaterales como el Fondo Común de Productos Básicos, se participó en proyectos a nivel mundial (India, Ecuador, Centro América), en los cuales Cenicafé fue el líder que permitió la capacitación de investigadores y técnicos de otros países cafeteros sobre el manejo integrado de la broca del café, incluyendo proyectos de investigación participativa con caficultores. (Baker, 1999).

Seis investigadores de Cenicafé, recibieron el Premio Nacional de Ciencias –Medio Ambiente– de la Funda-

ción Alejandro Ángel Escobar en 1996 por el desarrollo del “Manejo Integrado de la Broca”. (Bustillo, Cárdenas, Villalba, Benavides, Orozco & Posada, 1998).

En el año 2002, el entomólogo Alex E. Bustillo, recibió el Premio de la Corporación Andina de Fomento – CAF en investigación tecnológica, por sus contribuciones en el manejo integrado de la broca del café.

No obstante, el éxito del manejo integrado para el control de la broca, la solución ideal para un problema de esta naturaleza es el contar con variedades resistentes. Esa búsqueda de material genético con resistencia a la broca, se inició en el Banco de Germoplasma de Cenicafe, que cuenta con más de mil introducciones, tanto de especies diploides como tetraploides pertenecientes al género *Coffea*. En ningún país cafetero se ha registrado la existencia de germoplasma con resistencia a la broca. Ante esta situación, Cenicafe, consideró necesario, teniendo en cuenta los avances científicos en biotecnología vegetal, que se debería contar con un equipo de investigadores capacitados al más alto nivel, que estuviera en capacidad de afrontar el problema de la broca, haciendo uso de los conocimientos científicos más modernos.

Formación de investigadores

En 1991 se inició el convenio con Cornell University con el objetivo de formar investigadores de Cenicafe a nivel de doctorado con énfasis en biología molecular pero realizando estudios que fueran útiles en el futuro para el café. Este convenio, totalmente financiado por la Federación Nacional de Cafeteros, permitió la formación de cuatro investigadores a nivel de doctorado (mejoramiento genético, fitopatología, entomología) y con posteriores estudios de postdoctorado tanto en Cornell University como en la Universidad de Maryland.

Simultáneamente, se formaban con el apoyo del Gobierno Británico dos investigadores en entomología en el Reino Unido. Con el apoyo de Colciencias se formaron tres investigadores en los Estados Unidos (Purdue University, University of Wisconsin en entomología, fisiología vegetal e ingeniería) un investigador en el Reino Unido en fitopatología y bioinformática y un investigador en Francia (mejoramiento genético). Dos investigadores obtuvieron su doctorado en la Universidad Nacional de Colombia en bioquímica y fisiología vegetal, con estudios parciales en universidades americanas.

En total, durante esta década, Cenicafe, logró la formación de 12 investigadores a nivel de doctorado en las áreas que se consideraron necesarias para darle bases sólidas

a las investigaciones que se deberían emprender a su regreso. Este plan de formación de investigadores, como se verá adelante, es el pilar fundamental para el futuro de las investigaciones que permitirán resolver eficientemente los problemas que afrontan los productores colombianos.

Beneficio ecológico del café

La solución parcial al problema de la contaminación del agua empleada durante el proceso de beneficio húmedo del café, constituyó un impulso importante para continuar buscando soluciones aún más radicales. Fue así como los esfuerzos continuos de cerca de diez años de investigaciones, en las cuales no se descuidó ningún aspecto, dentro de las más rigurosas pruebas científicas, los investigadores de Cenicafe, entregaron la tecnología conocida como Becolsub (Beneficio Ecológico con Manejo de Subproductos).

Esta tecnología se convirtió en una revolución tecnológica, ecológica y económica y modificó radicalmente el concepto centenario sobre el proceso de beneficio húmedo del café. Las principales características del Módulo Becolsub, consisten en la integración en un único equipo accionado por un solo motor, de las actividades relacionadas con el despulpado, desmucilaginado y lavado del café, en forma continua y que permite la mezcla del mucilago y la pulpa desprendidos para que la lombriz roja californiana (*Eisenia foetida*) realice su descomposición y la convierta en abono para los cafetales, o sirva para el cultivo de hongos comestibles. Este proceso que tradicionalmente requiere de un volumen de 40 litros de agua por cada kilogramo de café pergamino seco producido, (el país produce anualmente más de 12 millones de sacos de café), ahora se puede hacer gracias al Becolsub, con tan solo 0.6 litros de agua por kg. de café pergamino seco producido. (Reducción del 95% del volumen de agua empleado). De esta manera se controla el 92% de la contaminación orgánica que tradicionalmente, contaminaba las corrientes de agua. De otra parte, el proceso tradicional requería entre 16 y 18 horas. Con el Becolsub, todo el proceso se hace en menos de un minuto.

Cenicafe, desarrolló y entregó a la industria nacional y a los caficultores módulos con diferentes capacidades, de acuerdo con la producción de cada finca: 100 – 300 – 600 – 1000 ó 3000 kg de cereza por hora. Gracias a esta tecnología los caficultores colombianos que la han adoptado, no tienen que pagar tasas retributivas por contaminación y los talleres nacionales han encontrado un producto que están vendiendo tanto a nivel nacional como internacional.

Los investigadores de Cenicafé, responsables del desarrollo de esta tecnología, recibieron el Premio Nacional de Ecología Planeta Azul 1996-1997, otorgado por el Banco de Occidente. También recibieron el Premio de Ciencias - Mención de Honor- de la Fundación Alejandro Ángel Escobar en el año 2000 y el proyecto "An Environmentally Sound Method of Coffee Fruit Processing: the New Technology Becolsub", fue aceptado en la Exposición Mundial de Expo- Hannover 2000. (Roa, Oliveros, Álvarez, Ramírez, Sanz, Dávila, Álvarez, Zambrano, Puerta & Rodríguez, 1999).

Cosecha del café

En el contexto internacional, los bajos precios del café obligaron a los caficultores colombianos a buscar alternativas para reducir sus costos de producción. Es bien sabido que la producción en Colombia, es intensiva en el empleo de la mano de obra, lo cual representa el 60% de los costos totales de producción. La mano de obra empleada en la recolección de la cosecha, constituye entre el 39 al 40% de los costos totales. La cosecha se realiza en forma manual dadas las dificultades de la topografía, la falta de uniformidad en la maduración de los frutos (efecto del clima) y la carencia de tecnologías alternas.

Ante este panorama, el gremio solicitó a Cenicafé que emprendiera estudios encaminados a reducir los costos de producción, especialmente aquellos asociados con la cosecha. Fue así como se estructuró un ambicioso programa de investigación, con el objetivo fundamental de contribuir a la reducción de los costos de producción del café, mediante procesos más eficientes de cosecha.

El programa fue presentado a Colciencias y recibió de dicho Instituto un total respaldo. Gracias a este apoyo compartido, se integró un equipo interdisciplinario de investigadores liderado por los ingenieros agrícolas; el proyecto contó además con ingenieros mecánicos, eléctricos, de sistemas, diseñadores industriales y profesores y estudiantes de las universidades.

El plan de investigación se basó en cuatro campos: conocimientos básicos; cosecha manual asistida; cosecha mecanizada y estudios de tiempos y movimientos. En total se ejecutaron 34 proyectos de investigación, en campos a los cuales no se les había prestado atención con anterioridad.

Como resultado de estas investigaciones, no solo se logró la formación de un buen número de profesionales jóvenes, sino que además se lograron avances fundamentales. Por primera vez, se pudo conocer todo lo relacionado con los procesos que realizan los recolectores durante

la cosecha del café. Con base en esos estudios de desarrollo un sistema mejorado de cosecha que la hace más eficiente, eficaz y menos costosa, ya que se evita la caída de los frutos al suelo. (Vélez, Montoya, & Oliveros, 1999). También se desarrollaron sistemas de recipientes combinados con mallas para hacer más ágil la cosecha y de mejor calidad; se diseñaron máquinas manuales y con pequeños motores accionados por baterías, se progresó en el conocimiento y la aplicación de los principios de vibración al tallo y a las ramas para el desprendimiento masivo de frutos maduros; se diseñaron prototipos de máquinas autopropulsadas para la cosecha mecanizada en suelos de menos pendiente. También se diseñó un equipo autopropulsado para altas pendientes. Se aplicaron técnicas electrónicas para la identificación de los frutos maduros con el fin de lograr la cosecha selectiva (indispensable para mantener la calidad del café). (Aristizábal, Oliveros & Álvarez, 1999 a y b; Campillo, Álvarez, Oliveros & Álvarez, 2001; García, Oliveros, Álvarez & Montoya, 2001; Henao, Angulo & Oliveros, 2002; Londoño, Oliveros & Moreno, 2002; Cenicafé, 2003).

En el inmediato futuro, se espera que estas investigaciones se traduzcan en equipos, sistemas y métodos que permitan una reducción de entre un 10 al 15% en los costos de recolección. Esta será una contribución fundamental para la competitividad y la sostenibilidad de la caficultura en el país.

Mejoramiento genético del café

Una investigación conducida por la Universidad de los Andes, demostró que por cada peso invertido, la investigación generada por Cenicafé le está revirtiendo al gremio una cantidad que varía entre \$1.21 y \$1.32, solamente por concepto de la obtención de una variedad resistente. Estas afirmaciones permiten concluir que en el caso de la caficultura colombiana los recursos asignados a la investigación deben ser considerados como una inversión rentable y no como bien de consumo (Farfán 1998.)

Los resultados del estudio sobre el impacto económico de la variedad *Colombia*, mostraron como una brillante idea, con sólidas bases científicas, ha permitido a los caficultores colombianos ser competitivos y evitar costos adicionales generados en las pérdidas que causa una enfermedad, y en la aplicación de fungicidas, que son costosos y además causan contaminación ambiental.

Durante esta década la disciplina de mejoramiento genético, continuó trabajando en el mejoramiento de la variedad *Colombia*, para satisfacer los pedidos de los caficultores. Fue así como se demostró que tal variedad,

además de los genes mayores de resistencia, posee una base genética amplia que proporciona resistencia durable contra las razas fisiológicas del patógeno. Un estudio realizado en todo el país, sirvió para demostrar que las plantas de variedad *Colombia* sembradas en fincas de 27 municipios cafeteros de los departamentos de Antioquia, Caldas, Cundinamarca, Quindío, Risaralda, Tolima y Valle presentaban en un 79% de ellas resistencia completa, en un 19% resistencia incompleta y tan solo el 2% se comportaban como susceptibles a la roya, proporcionándoles después de 20 años, una protección efectiva contra la enfermedad. (Moreno & Alvarado, 2000).

De otra parte, se inició la entrega de nuevas semillas de la variedad *Colombia*, con características especiales en el tamaño del grano (83% de grano supremo) y un 15% de más productividad en comparación con las progenies que componían la variedad desde cuando se liberó en 1982. (Alvarado, 2002).

En 2002, una nueva variedad con porte alto, apta para regiones cafeteras en donde se emplea el sombrío, con resistencia durable a la roya, buena calidad en taza y buena productividad, fue entregada a los caficultores bajo el nombre TABI, que en lengua Guambiana, significa “Bueno”. (Moreno, 2002).

En los últimos diez años, Cenicafé ha distribuido 378.000 kilos de semilla de la variedad *Colombia* y 7.000 kilos de la variedad *Tabi* contribuyendo significativamente a la productividad nacional. (Cenicafé, 2003).

Productividad

La búsqueda constante de una mayor productividad en la producción cafetera, entendida como la relación existente entre una cantidad de producto obtenida (o una labor realizada) y los recursos empleados en dicha producción o labor ejecutada, ha sido tradicional en las actividades de investigación a cargo de Cenicafé.

En la última década, ese mandato ha sido aun más imperioso, debido a las condiciones de la caficultura mundial que afectan sensiblemente la rentabilidad de los caficultores colombianos.

En los últimos años, Colombia ha registrado una producción cafetera que oscila entre los 10 y los 12 millones de sacos de café verde por año. De otro lado, se registra una reducción del área sembrada equivalente a unas 300.000 hectáreas. Para mantener la producción global con una menor área, los caficultores han hecho un gran esfuerzo, al adoptar nuevas prácticas de cultivo, genera-

das por Cenicafé y divulgadas por el Servicio de Extensión de la Federación.

Muchos de los resultados correspondientes a esta década han sido fundamentales para el logro de una mayor productividad. Se destacan los siguientes:

- Renovación de mas de 300.000 hectáreas en cinco años, utilizando principalmente el sistema de zoqueo, desarrollado por Cenicafé, que recomienda la renovación anual de una quinta parte de los cafetales, para mantenerlos siempre jóvenes y en plena producción.
- Selección de un número adecuado de “chupones” por zoca, con lo cual se logra aumentar la densidad de siembra (número de tallos por ha.), sin incurrir en costos adicionales.
- Renovación por nueva siembra, utilizando las nuevas semillas de la variedad *Colombia*, con lo cual se logran incrementos de producción del 15% sin que la semilla cueste más.
- Siembra de menor número de colinos por ha., pero logrando las mismas densidades, utilizando colinos descopados, con lo cual se reducen en un 35% los costos de establecimiento de nuevos cafetales.
- Siembra de maíz, intercalado con café durante la etapa de levante (primer año) o después de la renovación por zoca, lo cual le permite al caficultor tener ingresos durante la etapa improductiva del café.
- Manejo integrado de arvenses y uso del selector de arvenses nobles, lo cual reduce sustancialmente los costos de las desyerbas y protege los suelos contra la erosión.
- Sistemas de producción de café orgánico, con lo cual el productor puede obtener mejores precios en el mercado internacional.

La adopción de estas y otras prácticas, permite al caficultor la reducción de los costos de producción y ser más competitivo por los aumentos de productividad que se logran. (Duque, 2002).

Control de enfermedades del café

Con la excepción de la roya (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.), el cultivo del café en Colombia no es afectado por patógenos que causen epidemias y reduzcan la producción o que requieran de aspersiones periódicas de fungicidas para su control.

No obstante, Cenicafé, mantiene una constante vigilancia fitosanitaria y un cronograma continuo de investi-

gación que ha permitido a los caficultores orientarse en relación con el diagnóstico y el control efectivo de las enfermedades.

Durante setenta años, la disciplina de Fitopatología de Cenicafé, ha aportado soluciones para el control de los principales patógenos buscando armonía con el medio ambiente. En 2003 con el apoyo de Colciencias, se editó un libro que recopila el conocimiento logrado en esta materia. (Gil, Castro, & Cadena, 2003).

Fisiología vegetal

Durante la última década, las contribuciones de Cenicafé en la disciplina de fisiología vegetal han sido muy importantes. Los estudios han contribuido al conocimiento del proceso fotosintético del cafeto en plantaciones bajo sombrero o en plena exposición solar; la fotosíntesis de las distintas variedades de café; la fotosíntesis en los frutos; el desarrollo y acumulación de asimilados en los diferentes órganos de la planta a través del tiempo; el desarrollo foliar de acuerdo con la disponibilidad de energía térmica; el desarrollo de la floración; el efecto del déficit hídrico sobre la floración y la producción y la captura del carbono por el cafeto, la guadua y especies forestales nativas. (Cadena & Arcila, 2000; López, Riaño & López, 2001; Gómez & Riaño, 2001).

Biodiversidad

Cenicafé empezó los estudios sobre la biodiversidad en la zona cafetera en el año 2000. Con el apoyo de instituciones internacionales, del Ministerio del Medio Ambiente y del Instituto Alexander Von Humboldt, se han adelantado investigaciones que permiten un mejor conocimiento de la riqueza biológica de las zonas cafeteras y proponer planes de recuperación y preservación de especies de importancia ecológica. Estos estudios además permiten aportar conocimientos valiosos para la promoción de sellos de certificación de café "Amigable con las Aves", Café de Sostenibilidad, café certificado por Rain Forest Alliance y cafés bajo sombra. (Botero & Baker, 2001; Cenicafé, 2003).

Iniciativa para el estudio del genoma del café, de la broca y de su agente biocontrolador, el hongo *Beauveria bassiana*.

Por contar con un equipo de investigadores capacitados al más alto nivel en biología molecular aplicada al mejoramiento genético, entomología fitopatología, bioinformática y fisiología vegetal, Cenicafé presentó un proyecto de investigación que integra el estudio del genoma del cafeto (*Coffea arabica* L.), de la broca (*Hypothenemus*

hampei) y del hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*. Dicho proyecto fue sometido a aprobación por parte del Departamento de Planeación Nacional y logró su cofinanciación de parte del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural a partir de 2003. (Cenicafé, 2003 b).

En este proyecto los investigadores de Cenicafé se integran con investigadores de Cornell University, la Universidad de Maryland y el IRD de Francia con el propósito de desarrollar nuevas variedades resistentes a plagas y enfermedades, con buenos atributos de calidad en taza, así como el desarrollo de mejores estrategias para el control de enfermedades y plagas que permitan la disminución de los costos de producción y la sostenibilidad de la caficultura colombiana.

La iniciativa sigue cinco grandes líneas de trabajo:

- Desarrollo de tecnologías de punta en genómica que serán las herramientas que permitirán conocer en detalle la estructura del genoma del café. Este conocimiento permitirá localizar los genes de importancia económica en la producción y su posterior utilización en los programas de selección de nuevas variedades.
- Estudios del genoma de la broca del cafeto con el fin de desarrollar nuevas estrategias de control.
- Estudios del controlador biológico *Beauveria bassiana*, identificando genes importantes en el genoma de este hongo para mejorar su acción parasítica sobre la broca del café.
- Capacitación de los investigadores en las Universidades de Cornell y Maryland y en el IRD en tecnologías de punta que podrán implementarse en Colombia.
- Desarrollo de herramientas de bioinformática, que permitirán construir sistemas de información y bases de datos avanzadas para los estudios de genómica.

El proyecto tiene como objetivo fundamental, generar los conocimientos y las tecnologías que permitan la obtención de variedades con resistencia genética a la broca. La broca es la principal plaga que afecta al café en el mundo. En Colombia afecta al 100% del área cultivada. Su impacto sobre la calidad del café, sobre los costos de producción y sobre el medio ambiente son incalculables. No se conocen variedades resistentes a la plaga. Para lograr la producción de dichas variedades (que sería el sistema más económico y ecológico de control), es necesario realizar los estudios propuestos en el proyecto:

1. Los estudios del genoma de *Beauveria* permitirán a corto plazo que se incremente su patogenicidad y permanencia en condiciones de campo, utilizando genes derivados de los estudios genómicos de este y de otros controladores biológicos. Estos materiales presentarían menos efectos en el medio ambiente y más aceptación en los mercados que aquellos transformados con genes de otros organismos.
2. Los estudios del genoma de la broca permitirán a mediano plazo identificar características que hagan posible su control mediante alternativas distintas al empleo de insecticidas químicos. Esta plaga es muy especializada ya que sólo se reproduce en el cafeto y se alimenta de él. El uso de insecticidas no es alternativa de control a largo plazo debido a que se han encontrado poblaciones de broca con resistencia a los insecticidas.
3. Los estudios del genoma del café permitirán a largo plazo la identificación de genes de resistencia dentro del mismo germoplasma que serían usados para el mejoramiento de variedades pertenecientes a la especie *Coffea arabica*, que es reconocida por el mercado como la de mejor calidad.

Los estudios propuestos permitirán el eficiente desarrollo de variedades resistentes a enfermedades y plagas y obtener variedades que combinen alta productividad y mejor calidad. Los resultados esperados, contribuirán significativamente a la competitividad del café colombiano a la preservación de su calidad, al incremento de la productividad y a la reducción de los costos de producción, todo esto dentro de un ambiente respetuoso de la biodiversidad y del medio ambiente. La utilización de tecnología avanzada permitirá mantener competitiva la caficultura colombiana durante el siglo XXI, con base en criterios de calidad, sostenibilidad y preservación del medio ambiente para las generaciones futuras y en consecuencia una mejor calidad de vida para las familias cafeteras. El alto nivel tecnológico alcanzado por Colombia a través de este proyecto permitirá extender los alcances logrados a otros cultivos tropicales importantes para el país con lo cual se revolucionarán las prácticas agrícolas asegurando el liderazgo que ha destacado al país en este sector.

El gran flujo de información que se está generando en los proyectos de genómica del café, la broca y *Beauveria*, ha hecho necesario crear sistemas de bases de datos que permitan el análisis comparativo de las secuencias con las de otros organismos. Las secuencias del genoma y de proteínas están siendo analizadas en bases de datos estructuradas para facilitar su almacenamiento, manipu-

lación, análisis comparativo, actualización y recuperación a través de un ambiente Web. Por el momento se han desarrollado bases de datos de secuencias de ESTs, Microsatélites y STSs de café.

Calidad y cafés especiales

Otra de las estrategias para enfrentar la situación económica de la caficultura que la Federación Nacional de Cafeteros ha considerado como prioritaria, es la de darle mayor valor agregado al producto de exportación. En los últimos años, tanto en Estados Unidos como en Europa y el Japón, se ha venido desarrollando de manera acelerada el mercado de los cafés especiales. Son cafés que por sus características especiales de calidad y de origen obtienen un mejor reconocimiento del mercado y mayor precio de parte de los consumidores.

Dentro de la categoría de los cafés especiales, Colombia participa con diferentes ofertas que incluyen el café orgánico, el café amigable con las aves, el café de comercio justo, el café de origen y el café sostenible. Cenicafé participa desde el punto de vista de la investigación y la experimentación con proyectos orientados a generar una tecnología de producción que facilite la producción de dichos tipos. El Centro ha contribuido especialmente en la generación de alternativas para la producción de café orgánico, que es uno de los segmentos con mayor mercado. (Farfán, 2000). Los estudios también están orientados a generar conocimientos sobre la biodiversidad, los sistemas de producción sostenibles y muy especialmente sobre cómo preservar y mejorar la calidad del café.

Con el apoyo de la FAO, se participa en un proyecto internacional orientado a poner en práctica las buenas prácticas agrícolas y de manufactura, con el fin de controlar el proceso productivo en todas sus etapas y prevenir acciones que deterioren la calidad física, la organoléptica o las condiciones de inocuidad del producto, de acuerdo con los requerimientos del mercado. (Puerta, 1999; Puerta, 2000). Fundamentales para la definición de las áreas óptimas de producción de los cafés especiales y para asegurar su trazabilidad son los estudios sobre zonificación climatológica conducidos por los investigadores de la disciplina de agroclimatología del Centro. Producto fundamental de tales estudios ha sido la caracterización climática de los ecotopos cafeteros. (Buenaventura & Castaño, 2002)

Formación de recursos humanos

Por medio de la vinculación de estudiantes universitarios a nivel de pregrado y posgrado, Cenicafé contribu-

yó durante esta década a la formación de 338 estudiantes pertenecientes a las diferentes universidades del país. También se formaron 29 jóvenes investigadores cofinanciados por Colciencias.

Publicaciones

La Revista Cenicafé, se publica trimestralmente desde hace 54 años. Durante la década, se publicaron 218 artículos originales. Igualmente se publicaron 120 "Avances Técnicos" publicación dirigida fundamentalmente a apoyar el Servicio de Extensión de la Federación para lograr la transferencia de tecnología a los caficultores. Se publicaron 21 libros. En total se distribuyeron más de dos millones de ejemplares de las publicaciones de Cenicafé.

Los investigadores de Cenicafé participan anualmente en numerosos congresos científicos en los cuales presentan ponencias tanto a nivel nacional como internacional. (Cenicafé, 2003 a).

Patentes

Como un producto de las investigaciones conducidas en Cenicafé, durante la década se presentaron 12 solicitudes de patentes a nivel nacional e internacional, (dos de ellas en Estados Unidos).

Nota final

La industria cafetera colombiana a través de los años ha sido factor fundamental del desarrollo económico y social del país. Los dirigentes cafeteros de todas las épocas han demostrado su compromiso con la Nación y no han escatimado esfuerzos para hacer del café el principal producto, y además su mejor embajador y representante ante las naciones del mundo. El café y Colombia son sinónimos reconocidos en todas las latitudes. Esto se ha logrado gracias a la visión de la dirigencia cafetera que siempre ha pensado en función de un desarrollo humano integral y en bien del país como un todo.

Esa visión creativa, incluye la permanente preocupación por las actividades intelectuales y dentro de ella su apoyo constante a la investigación científica, materializada a través de su Centro Nacional de Investigaciones de Café – Cenicafé.

Ese apoyo de la institucionalidad cafetera, ha permitido que científicos colombianos tengan la oportunidad de hacer sus aportes, basados en resultados obtenidos a través del método científico, transformados en prácticas sencillas, fáciles de ser adoptadas por los caficultores y de esta manera contribuyendo al éxito de la producción de

café, a pesar de las nuevas enfermedades o plagas o las exigencias del mercado.

El futuro de la caficultura en gran parte dependerá de las nuevas soluciones que resulten de la investigación y muy seguramente provendrán de proyectos como el de mejoramiento genético, sobre la cosecha, sobre la broca del café e indudablemente de los estudios genómicos.

El cafeto por ser una planta perenne y de tardía maduración productiva requiere de tecnologías que den seguridad al productor acerca de los resultados futuros. Por eso es importante que las investigaciones se hagan en forma sostenida y con todo el rigor científico, ya que los caficultores no pueden cambiar de variedades cada año, como si se puede hacer en el caso de los cultivos anuales (maíz, trigo, cebada, avena, arroz, fríjol, papa, tomate, etc.).

El equipo de investigadores de Cenicafé, ha sido reconocido individual y colectivamente por sus contribuciones en favor de los caficultores. Colciencias reconoce la excelencia científica de Cenicafé y de sus grupos de investigadores y lo mismo han hecho instituciones nacionales como la Fundación Alejandro Ángel Escobar entre otras e internacionales como la OEA y la CAF.

Pero el principal reconocimiento es el que los mismos caficultores colombianos han hecho a través de los años, dando su respaldo a Cenicafé y adoptando sus tecnologías para ser más competitivos y sostenibles y para lograr el bienestar social de las 600.000 familias de productores.

Bibliografía

- Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia & Granahorrar.** 1993. Premio Nacional Al Mérito Científico. 1992. Jaime Castillo Zapata. Puntos Gráficos Ltda. Bogotá. 145 p.
- Alvarado, A.G.** 2002. Mejoramiento de las características de la variedad Colombia mediante la variación de su composición. *Avances Técnicos Cenicafé*. N° 304, Octubre de 2002. 8p.
- Aristizábal, T. I.D., C.E. Oliveros, T. & F. Álvarez, M.** 1999 a. Cosecha mecánica del café mediante vibraciones multidireccionales. *Cenicafé* **50** (3): 173-182.
- Aristizábal, T. I.D., C.E. Oliveros, T. & F. Álvarez, M.** 1999 b. Propiedades físico-mecánicas del árbol de café y su relación con la mecanización de la cosecha. *Cenicafé* **50** (4): 313-326.
- Baker, P. S.** 1990. La broca del café en Colombia. Informe final del proyecto MIP para el café. DFID-Cenicafé-CABI Bioscience. Feriva S.A. Cali. 148 p.
- Botero, J.E. & P.S. Baker.** 2001. Coffee and Biodiversity a Producer-Country Perspective. In: *Coffee Futures*. Federacafe-USDA-ICO. CABI Commodities. The Commodities Press. Editorial Feriva Cali. p. 94-103.

- Buenaventura, C. E. & J.J. Castaño, C.** 2002. Influencia de la altitud en la calidad de la bebida de muestras de café procedentes del ecotopo 206B en Colombia. *Cenicafé* **53** (2):119-131.
- Bustillo, P. A.** 1990. Perspectivas de manejo integrado de la broca del café *Hypothenemus hampei* en Colombia. In: Seminario sobre la broca del café. Medellín, Mayo 21 de 1990. Medellín. Socolen. p. 91-105.
- Bustillo, P. A., R. Cárdenas M., D.A. Villalba G., P. Benavides M., J. Orozco H. & J. Posada. F. F.** 1998. Desarrollo de un Programa de Manejo Integrado de la Broca del Café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. Presentado por los autores en 1996 a la Fundación Alejandro Ángel Escobar. 134 p.
- Cadena, G.G.** 1993. Políticas de la Federación Nacional de Cafeteros para el control de la broca del café. In: Memorias XX Congreso de Socolen. Cali. p. 110.
- Cadena, R. M.E. & J. Arcila, P.** 2000. Actividad foliar de nitrato reductasa (aNR), como indicador de la concentración de Mg²⁺, K⁺ y Ca²⁺ en hojas de café. *Cenicafé* **51** (2): 85-96.
- Campillo, O. P.I., J. R. Álvarez, H., C.E. Oliveros, T. & F. Álvarez, M.** 2001. Cosecha de café utilizando un equipo de aspiración. *Cenicafé* **52** (3): 185-194.
- Cárdenas, G. J.** 1990. En: Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. 50 años de Cenicafé. Conferencias Conmemorativas. Edit. Colorgráficas, Manizales. p. 238-242.
- Castillo, Z. J. & G. Moreno, R.** 1988. La variedad Colombia: Selección de un cultivar compuesto resistente a la roya del café. Editolaser. Bogotá. 171 p.
- Castillo, Z. J.** 1990. Mejoramiento genético del café en Colombia. En: Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. 50 años de Cenicafé. Conferencias Conmemorativas. Edit. Colorgráficas, Manizales. p. 46-52.
- Centro Nacional de Investigaciones de Café Cenicafé.** 1988. Plan Quinquenal de Cenicafé, (1988-1992). Chinchiná, Agosto 8 de 1988. 177 hojas
- _____. 1996. Análisis y Evaluación de Resultados del Plan Quinquenal de Investigaciones 1992 – 1996. Editorial Feriva, Cali. 76 p.
- _____. 2003 a. Análisis y Evaluación de Resultados del Plan Quinquenal de Investigaciones- 1997 – 2002. Editorial Feriva, Cali. 220 p.
- _____. 2003 b. Resumen del Informe Anual de Actividades Cenicafé 2002 – 2003. Edit. Blanecolor Ltda. Manizales. 173 p.
- Duque, O.H.** 2002. Cómo reducir los costos de producción en la finca cafetera. *Cenicafé*. Chinchiná. 85 p.
- Farfán, C.M.I.** 1998. Impacto económico de la investigación en café; el caso de la variedad Colombia. Tesis MSc. Economía Universidad de los Andes, Bogotá. Ensayos Sobre Economía Cafetera **11** (14): 21-41.
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia.** 1928. Presupuesto de la Federación Nacional de Cafeteros. Revista Cafetera de Colombia. **1** (1): 35-36.
- García, G. E.A., C.E. Oliveros, T., F. Álvarez, M. & E.C. Montoya, R.** 2001. Cosecha de café mediante impacto a las ramas. *Cenicafé* **52** (4): 231-248.
- Gil, V. L. F., B.L. Castro C. & G. Cadena G.(eds.).** 2003. Enfermedades del café en Colombia. Especial Impresores. Medellín. 224 p.
- Gómez, G. L.F. & N.M. Riaño, H.** 2001. Diseño, construcción y evaluación de un sistema de intercambio gaseoso en plantas completas. *Cenicafé* **52** (3): 195-204.
- Londoño, H. D., C.E. Oliveros, T. & M. A. Moreno, S.** 2002. Desarrollo de una herramienta manual para asistir la recolección del café en Colombia. *Cenicafé* **53** (2): 93-105.
- López, R. J.C.; N.M. Riaño, H. & Y. López, F.** 2001. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. *Cenicafé* **52** (3): 161-169.
- Moreno, R. L.G. & G. Alvarado A.** 2000. La variedad Colombia. Veinte años de adopción y comportamiento frente a nuevas razas de la roya del café. Boletín Técnico Cenicafé No. 22. 32 p.
- Moreno, R. L. G.** 2002. Tabi: variedad de café de porte alto con resistencia a la roya. Avances Técnicos Cenicafé. Junio de 2002. 8 p.
- Puerta, Q. G.I.** 1999. Influencia del proceso de beneficio en la calidad del café. *Cenicafé* **50** (1): 78-88.
- _____. 2000. Calidad en taza de algunas mezclas de variedades de café de la especie *Coffea arabica* L. *Cenicafé* **51** (1): 5-19.
- Roa, M. G., C. E. Oliveros T., J. Alvarez G., C.A. Ramírez G., J.R. Sanz. U., M.T. Dávila A., J.R. Alvarez H., D.A. Zambrano, F., G.I. Puerta Q. & N. Rodríguez V.** 1999. Beneficio Ecológico del Café. Cenicafé, Chinchiná. 273 p.
- Suárez de Castro, F. & A. Rodríguez, G.** 1962. Investigaciones sobre la erosión y la conservación de los suelos en Colombia. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Antares, Ltda. Bogotá. 473 p.
- Valenzuela, S. G.** 1990. Investigación y desarrollo cafetero. En: Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. 50 años de Cenicafé. Conferencias Conmemorativas. Edit. Colorgráficas, Manizales. p. 3-8.
- Vélez, Z. J.C., Montoya, R. E.C. & Oliveros, T. C.E.** 1999. Estudio de tiempos y movimientos para el mejoramiento de la cosecha manual del café. Boletín Técnico No. 21. Cenicafé. Chinchiná. 91 p.
- Zambrano, F. D.A.** 1993. Fermente y lave su café en el tanque tina. Avances Técnicos Cenicafé No. 197. 8 p.

Recibido el 29 de abril de 2004.

Aceptado para su publicación el 12 de mayo de 2004.

BREVE HISTORIA DE LA TAXONOMÍA DE LEPIDOPTERA EN MÉXICO DURANTE EL SIGLO XX

por

Layla Michán*, Jorge Llorente Bousquets*, Armando Luis Martínez*, Diana Jimena Castro*

Resumen

Michán, L., J. Llorente, A.L. Martínez, D.J. Castro: Breve historia de la taxonomía de lepidoptera en México durante el siglo XX. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 101-132, 2005. ISSN: 0370-3908.

Se presenta un panorama general, aunque sucinto, de la lepidopterología en México durante el siglo XX y en particular de Papilionoidea, con base en fuentes bibliográficas, datos inéditos y en la información capturada en la base de datos "TaXMeXX", la cual contiene el análisis de los artículos taxonómicos publicados en las revistas mexicanas en el siglo XX. Se dan los resultados de la compilación de 329 artículos sobre taxonomía de Lepidoptera, contenidos en 14 revistas mexicanas, escritos por 78 investigadores, pertenecientes a 22 instituciones nacionales y ocho países distintos. Fueron tratadas 40 familias y se muestran los datos sobre el taxón estudiado, la región y el tipo de trabajo taxonómico por mencionar los más importantes, además de la cita bibliográfica de cada uno. Se hacen varias síntesis en listas y cuadros de distintos aspectos y publicaciones de Lepidoptera de México durante el siglo XX. También se resumen cifras de la base de datos de Papilionoidea de México que contiene datos de más de 475.000 ejemplares. Tal base es el resultado del examen de las principales colecciones norteamericanas y mexicanas de Papilionoidea. En un apéndice se enumeran los taxones endémicos de los Rhopalocera de México.

Entre los acontecimientos principales acaecidos durante el siglo XX se citan: la fundación del Instituto de Biología de la UNAM, la creación, desarrollo y debilitamiento de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología y de sus publicaciones, así como la creación de otras revistas que contienen artículos sobre lepidópteros. Se tratan los autores, las colecciones, las instituciones y las publicaciones más significativas haciendo énfasis en las mexicanas, se presentan las condiciones generales de la disciplina en México el fin de siglo y se hacen comentarios y perspectivas al respecto. Como complemento comparativo se presenta una síntesis de los *curricula vitarum* de algunos de los taxónomos de Lepidoptera en México.

Palabras clave: Lepidoptera, taxonomía, investigadores, colecciones institucionales, publicación, endemismos.

* Museo de Zoología "Alonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. postal 70-399, 04510 México DF. México. jlb@hp.fciencias.unam.mx alm@hp.fciencias.unam.mx

Abstract

A general but succinct panorama is presented of the lepidopterology in Mexico during the 20th century and in particular of Papilionoidea based on bibliographic sources, unpublished data and information captured in the data base "TaxMexXX". This database contains the analyses of taxonomic articles published in Mexican journals during the 20th century.

We show the results of the compilation of 329 articles about Lepidoptera taxonomy contained in 14 Mexican journals, written by 78 researchers from 22 national institutions and eight different countries. In this summary, 40 families are explored and data from the studied taxon, region, kind of the taxonomic work and reference are shown. Different aspects and publications of Lepidoptera in Mexico during the 20th century are resumed in lists and tables. In the same way the abstract of 475, 000 samples of Papilionoidea from Mexico contained in the database are presented. Such base resulted from the analyses of the Northamerican and Mexican collections. In the end there is an appendix which contains the endemic taxa of Mexican Rhopalocera.

The most important happenings during the 20th century are mentioned: the establishment of the Instituto de Biología de la UNAM, the creation, development, and debilitation of the Sociedad Mexicana de Lepidopterología and its publications, thus as the creation of other journals containing articles of Lepidoptera. Authors, collections, institutions, and the most important publications are analyzed emphasizing those that are Mexican.

The general conditions of the discipline in our country during the end of the century and commentaries and perspectives related with it are presented. As comparative complement we show a synthesis of the *curricula vitae* of some Mexican taxonomists of Lepidoptera.

Key words: Lepidoptera, taxonomy, National Investigators, institutional collections, publications, endemism.

Introducción

El propósito de este ensayo es presentar un panorama general, aunque sucinto, de la lepidopterología en México durante el siglo XX, en el cual se hace énfasis en los Papilionoidea y el endemismo en Rhopalocera. El trabajo es resultado de un proyecto de investigación instrumentado en el Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera' de la Facultad de Ciencias de la UNAM, orientado al estudio de la historia de la taxonomía y la biogeografía, particularmente en México. Como ayuda a esta información se adicionan datos sintéticos sobre los ejemplares depositados en colecciones institucionales.

Dada la trascendencia que poseen los estudios históricos para el desarrollo, análisis, planificación y conformación de una disciplina, surge la necesidad de llevar a cabo proyectos encaminados a presentar de manera formal su desarrollo en nuestro país. Por ello, se inició la línea de investigación denominada "Teorías, métodos y conceptos de la taxonomía y la biogeografía en México"; en la que actualmente se analiza la historia de estas disciplinas, a partir de sus publicaciones, la práctica taxonómica o biogeográfica y la formación de instituciones. La prin-

cipal fuente de información, en esta primera fase son, para el caso de la taxonomía en el siglo XX, los artículos taxonómicos producidos por los taxónomos nacionales y aquellos publicados en México, así como las colecciones científicas producidas de material mexicano. Se mostrarán en orden cronológico los principales acontecimientos de la lepidopterología, tomando en cuenta la institucionalización (formación de instituciones de investigación, escuelas, sociedades, colecciones, publicaciones y otros aspectos), los autores, los taxones, el estado de los estudios y el tipo de trabajo taxonómico, entre otros. En cuadros y gráficas se sintetizan diversos aspectos de la productividad institucional, y también por investigador, periodo o revista, para ilustrar esta historia.

El caso de la historia de la taxonomía entomológica en México, como un marco más amplio, ha sido abordada únicamente por entomólogos, como complemento de sus tareas científicas y no como un programa de investigación específico (Michán & Llorente, 2002). En lo que respecta a la lepidopterología mexicana se han hecho síntesis importantes que abordan algunos aspectos históricos y otros que resumen -directa o indirectamente- diversos pasajes, aspectos o periodos de la historia de los

estudios de las mariposas mexicanas, tales como los de **Lamas** (1981, 1986, 1992), **Beutelspacher** (1989, 1992), **Luis & Llorente** (1990), **Llorente & Luis** (1992), **De la Maza & De la Maza** (1993), **Llorente** (1993), **Llorente et al.** (1996b, 1998) y **Luis et al.** (2000, 2003), por mencionar algunos de los más conocidos.

Según **Llorente et al.** (1996b), la historia de la lepidopterología en México se puede dividir en siete periodos, con base en el esquema propuesto por **Lamas** (1992) para la historia de la lepidopterología latinoamericana, pero modificada considerando el contexto histórico y las características de la entomología mexicana (**Barrera**, 1955; **Michán & Llorente**, 2002): 1) Las mariposas entre las culturas mexicanas antiguas (Época Prehispánica; 200-1520 d.C.); 2) La Época Colonial temprana o prelinneana (1521-1750); 3) La Época Colonial tardía (1750-1820) donde la influencia de Linneo, Buffon y la Ilustración es claramente manifiesta; 4) El México Independiente y la influencia europea (periodo decimonónico), cuando se hacen las primeras recolecciones por naturalistas alemanes, franceses, austríacos e ingleses, que culminan con la magna obra publicada entre 1879 y 1915 *Biologia Centrali Americana* de **Frederick Du Cane Godman** (1834-1919) & **Osbert Salvin** (1835-1898); 5) La obra enciclopédica *The Macrolepidopera of the World* de Seitz (1906-1924) y su efecto en décadas posteriores, que coincide con la primera etapa del proceso postrevolucionario mexicano (1921-1942) y termina con la aparición del Catálogo de Hoffmann (1940-1942); 6) La influencia de Carlos Hoffmann, el inicio de la institucionalización del estudio académico de las mariposas en México, la influencia norteamericana temprana y los avances que se iniciaron desde principio de siglo por aficionados, grandes coleccionistas y comerciantes como Roberto Müller, Tarsicio Escalante y otros, y que abarca el período 1943-1973; y 7) La época contemporánea hace énfasis en este estudio, y con la que se cierra el siglo: (a) creación, desarrollo y debilitamiento de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología, y (b) consolidación y avatares de dos grupos de investigación en la Universidad Nacional Autónoma de México: Instituto de Biología y Facultad de Ciencias.

Materiales y métodos

Con la finalidad de sistematizar la información contenida en las fuentes primarias de la investigación (los artículos taxonómicos), específicamente se diseñó en Access (Microsoft Office, 2000) una base de datos relacional para esta investigación, atendiendo a las necesidades que planteaba el proyecto. La base de datos y el índice bibliográ-

fico de la información que ésta contiene en un futuro se presentarán impresos, en discos y/o en línea por Internet. Se está estudiando la forma de mostrar y consultar la base en la página del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

La base de datos TaXMeXX (completa) en la actualidad registra 63 revistas, 8100 artículos y 2460 autores, de los cuales se analizaron 28 revistas formadas por un conjunto de 893 volúmenes, 1698 números, 6101 artículos, 173.397 páginas, escritos por 2329 autores de 163 instituciones o dependencias mexicanas y 46 países diferentes, para el total de publicaciones taxonómicas editadas en México durante el siglo XX.

Selección de las revistas analizadas. A partir de libros de historia de la biología, bibliografías, índices de bibliotecas, *curricula vitarum* de taxónomos mexicanos y bases de datos, entre otros, se eligieron las revistas nacionales e institucionales a analizar, de acuerdo con los siguientes criterios: (1) que hubieran publicado artículos relacionados con taxonomía, (2) que fueran publicaciones periódicas editadas en México, (3) que la comunidad científica tuviera acceso a ella, (4) que se hubieran publicado entre el 1 de enero de 1901 y el 31 de diciembre de 2000, (5) que representaran a sociedades e instituciones científicas de México durante ese periodo, y (6) que estuvieran nombradas en el índice de alguna biblioteca o publicación.

Hay varias revistas o series que publicaron muy pocos artículos de lepidopterología taxonómica no consideradas en la base de datos y, por lo tanto, no reseñadas aquí, como el *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología* (1968-1973, 1985), el *Boletín de Parasitología Agrícola* (1900-1908), los *Cuadernos del Instituto de Biología UNAM* (1989), la *Revista del Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales* (1939-1977), entre otras.

A partir de las revistas que podían tener algún artículo taxonómico, se hizo una selección, para determinar cuáles serían sometidas al análisis, de acuerdo con los siguientes criterios: (1) las que aportaran mayor cantidad de información, porque tenían más números o cubrían una época mayor, (2) las que tuvieran o hubieran tenido mayor difusión (impacto), (3) las que tuvieran disponibles la gran mayoría de los números de cada revista, (4) las que tuvieran representadas las subdisciplinas taxonómicas (*sensu lato*) como microbiología, ficología, micología, entomología, lepidopterología, ictiología, herpetología, ornitología, mastozoología, etc. estudiadas en México, y (5) las que representaran a las instituciones y sociedades más relevantes por su producción, número de taxónomos

y líneas de investigación. De todas éstas, se tomó el subconjunto de Lepidoptera y en particular (Papilionoidea), para su análisis en este artículo.

De cada publicación se capturó la siguiente información: (1) nombre, (2) abreviatura, (3) editor, (4) época, (5) SNI, (6) número de volúmenes y números totales, y (7) tiraje; y para cada volumen: (1) revista, (2) año, (3) página inicial y final, (4) páginas totales, (5) fecha de publicación o impresión, (6) número de artículos taxonómicos, y (7) biblioteca en la que se obtuvo.

Análisis de los artículos. Para realizar esta tarea, que constituye una parte fundamental de la investigación, se siguieron varios pasos. Primero se realizó una revisión cuidadosa de cada colección de revistas, volumen y/o número, y artículo. Cada artículo se revisó siguiendo el orden de sus elementos: (1) título, (2) palabras clave, (3) resumen, (4) material y métodos, y (5) discusión y/o conclusiones.

Definimos como artículo taxonómico aquel que en su contenido presenta evidencia clara de que ha sido hecho con un propósito taxonómico. Es decir, se trata de una publicación que hace referencia explícita a alguna de las tareas taxonómicas, tales como: descripción, identificación, determinación, clasificación o establecimiento de relaciones taxonómicas, desde un punto de vista práctico o teórico (**Blackwelder, 1967; Papavero & Llorente, 1999**).

En cuanto a la extensión del artículo, se hizo una división entre las notas (dos o menos páginas) y los trabajos con tres o más páginas. Puesto que el propósito de la investigación es analizar el desarrollo de la taxonomía de Lepidoptera, el análisis se centró en la producción fundamental de los taxónomos mexicanos: los artículos en las publicaciones periódicas. Para ello se analizó y clasificó el contenido de éstas, de acuerdo con la definición del tipo de trabajo que se realizó, considerando dos categorías principales: (1) los artículos que proporcionan resultados de una investigación original, es decir los taxonómicos *sensu stricto*, y (2) los que tratan información adicional sobre la disciplina, denominados complementarios. Con base en esto se hizo la clasificación respectiva siguiendo estos criterios:

1. En el título y en el contenido tuvieran algunos de los elementos taxonómicos siguientes (orden alfabético): Algunas consideraciones sobre el taxón...; Bibliografía de... (taxón, autor); Catálogo del taxón...; Descripción del taxón...; Historia de la entomología...; Las colecciones...; Monografía del

taxón...; Notas sobre el taxón...; Nueva especie del taxón ...; Nuevo registro del taxón ...; Obituario de un taxónomo.....; Redescipción del taxón ...; Revisión del taxón; Sinopsis del taxón; Taxón de (lugar).....

2. En el caso de artículos que no tuvieron este tipo de títulos, pero con ideas relacionadas que tienen un propósito taxonómico como: biología, caracteres y distribución.
3. Entonces se pasó al análisis de las secciones siguientes, para determinar si el propósito del artículo era taxonómico; si esto era confirmado entonces se capturaba y se clasificó como artículo taxonómico; si no lo era se desechó, aunque presentara títulos que lo sugirieran, como fue el caso de artículos meramente faunísticos, entre otros.
4. Si el título sugería que el propósito estaba enfocado a otra disciplina, aunque tuviera algún elemento taxonómico en alguna sección (lista de taxones, nuevo registro, caracteres) se eliminó, tal fue el caso de trabajos ecológicos, de distribución (de cualquier tipo) o aplicados, fisiológicos, de comportamiento, densidad, genéticos y bioquímicos, entre otros.

Puesto que los resultados del análisis de esta base de datos pueden constituir trabajos históricos y considerando que los taxónomos no escriben únicamente artículos taxonómicos *sensu stricto*, también se tomaron en cuenta aquellos artículos complementarios que contribuyen al conocimiento de la taxonomía en México. Entre ellos, están los trabajos bibliográficos, históricos, índices, ensayos, obituarios y reseñas o reseñas o reseñas.

Captura y clasificación de la información obtenida de los artículos. Después del análisis de cada artículo se capturó la siguiente información: revista, año, volumen, número, página en la que empieza y termina el artículo, número de páginas totales, autor, institución del autor, orden de autores en la cita, título, idioma, tipo de artículo (nota, extenso, artículo científico o ensayo), tipo de trabajo, complemento de tipo de trabajo, disciplina, subdisciplina, taxón(es) en estudio, región (estado) y notas.

El tipo de trabajo se determinó con base en el contenido de todo el artículo, para establecer la clasificación se utilizaron como base los criterios utilizados por **Blackwelder (1967), Mayr (1969), Papavero & Llorente (1999)**, a partir de los cuales se realizaron las definiciones para cada categoría. A cada artículo se le asignó el/los

tipo(s) de trabajo correspondiente(s), siguiendo el criterio más incluyente (la mayor cantidad de información posible) para describir el artículo, de tal manera que en general más de un tipo de trabajo corresponde a cada artículo.

Es necesario aclarar que no todos los artículos deben tener todos los campos capturados, pues la información obtenida depende del tipo de trabajo, y ésta no siempre aparece o no es necesaria. Sin embargo, se trató de llenar todos los campos a partir de la información implícita o explícita proporcionada en el texto, los cuadros o las figuras del artículo.

Para este trabajo se utilizó el subconjunto de la base de datos denominado 'Orden-Lepidoptera' del campo categoría-taxón, el cual está constituido por todos aquellos artículos que tratan 'únicamente' organismos pertenecientes a este orden. Se desecharon los que además de lepidópteros estudiaban otros órdenes, clasificándose estos otros artículos en la siguiente categoría taxonómica (clase-Insecta), para discernir adecuadamente los conjuntos y no crear intersecciones que provocaran variables en el resultado estadístico.

Además se obtuvo información a partir de bibliografías e índices, entre los que están: *Gaceta de Medicina* (Fernández del Castillo 1956, 1959), *Materia Médica* (Guerra, 1950), los índices de los *Anales del Instituto de Biología* en sus versiones impresa (Butanda & Ramírez, 1997) y electrónica (<http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/>); del *Boletín de la Sociedad Botánica de México* (Butanda, 1990); *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* (1978); de las *Memorias de la Sociedad Científica Antonio Alzate* (Aguilar, Santillán & Mendizábal, 1934); de la *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (Gio-Argáez & Rivas, 1993; Imernar, 1999); de la *Naturaleza* (Smith, 1942; Beltrán, 1948 & Gio-Argáez & Rivas, 1993); y de la *Revista Mexicana de Biología* (Beltrán, 1951b), entre otros.

Todos los datos se procesaron utilizando los programas Access y Excel de Microsoft Office (2000).

También se examinaron las listas de publicaciones de 11 investigadores representativos de la taxonomía mexicana de lepidópteros del siglo XX, con la intención de tener representada la tendencia de los trabajos taxonómicos publicados dentro y fuera del país (Michán & Gorbea, en prensa; Michán & Morrone, 2002). Además de las listas de publicaciones de lepidopterólogos mexicanos activos, también se obtuvieron listas de publicaciones de taxónomos fallecidos o inactivos, como fueron

los casos de Carlos Christian Hoffmann (Hoffmann, 1992) y Leonila Vázquez García (Beutelspacher, 1985; Zaragoza-Caballero & Beutelspacher, 1995).

Base de datos de Papilionoidea de México. Las colecciones examinadas para la formación de la base de datos y los campos que contiene, se pueden consultar en los trabajos de Llorente *et al.* (1996b, 1998) & Luis *et al.* (2000, 2003). Esta base contiene datos de cerca de 475,000 ejemplares de las colecciones mexicanas y norteamericanas institucionales más importantes, así como los datos de ejemplares citados en la literatura científica. La base se ejecuta en el programa Biótica 4.1 de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad de México.

Resultados y discusión

Publicaciones. Las publicaciones periódicas más importantes para el conocimiento moderno de la taxonomía sobre Lepidoptera de México se señalan en el cuadro 1; estas revistas (más otras seis norteamericanas), las publicaciones especiales y los noticieros o boletines informativos de sociedades e instituciones (cuadro 2), contienen más del 70% de los trabajos originales relevantes para la lepidopterología (Papilionoidea) mexicana de las últimas tres décadas (Llorente *et al.*, 1996b). Los libros más significativos que se han escrito en nuestro país sobre el tema se citan en el cuadro 3.

La literatura taxonómica sobre mariposas mexicanas se encuentra bien representada en el Instituto de Biología

Cuadro 1. Publicaciones periódicas más importantes sobre los Papilionoidea de México (Llorente, 1996b)

Revista	Fundación
<i>Entomological News</i>	1890
<i>Journal of the New York Entomological Society</i>	1893
<i>Annals of the Carnegie Museum</i>	1901
<i>Journal of the Lepidopterists' Society</i>	1959
<i>Journal of Research on the Lepidoptera</i>	1962
<i>Smithsonian Contributions to Zoology</i>	1969
<i>Bulletin of the Allyn Museum</i>	1971
<i>Anales del Instituto de Biología</i>	1930
<i>Folia Entomológica Mexicana</i>	1955
<i>Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología</i>	1975
<i>Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología</i>	1975
<i>Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Fac. Ciencias, UNAM</i>	1990

En negritas las revistas mexicanas.

Cuadro 2. Revistas analizadas

Título	Abreviatura utilizada	Revista
<i>Acta Zoológica Mexicana</i>	<i>Acta Zool.</i>	<i>Acta Zool.*</i>
<i>Acta Zoológica Mexicana Nueva Serie</i>	<i>Acta Zool. (ns)</i>	<i>Acta Zool.*</i>
<i>Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas</i>	<i>An. ENCB</i>	
<i>Anales del Instituto de Biología</i>	<i>An. IB</i>	<i>An. IB*</i>
<i>Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología</i>	<i>Bol. Inf. Soc. Mex. Lep.</i>	
<i>Ciencia</i>	<i>Ciencia</i>	
<i>Dugesiana</i>	<i>Dugesiana</i>	
<i>Folia Entomológica Mexicana</i>	<i>Folia Entomol. Mex.</i>	
<i>La Naturaleza</i>	<i>Naturaleza</i>	
<i>Memorias de la Sociedad Científica Antonio Alzate</i>	<i>Alzate</i>	
<i>Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Fac. Ciencias. UNAM</i>	<i>Pub. Esp. Mus. Zool.</i>	
<i>Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural</i>	<i>RSMHN</i>	
<i>Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología</i>	<i>Rev. Soc. Mex. Lep.</i>	
<i>Revista Mexicana de Biología</i>	<i>Rev. Mex. Biol.</i>	

* Revista con más de dos títulos. El nombre abreviado fue asignado para este trabajo, no es el autorizado o legal.

Cuadro 3. Libros y monografías sobre lepidoptera publicados en México

Autor (es)	Obra	Año publicación	Nº páginas
Hoffmann, C. C.	<i>Catálogo Sistemático y Zoogeográfico de los Lepidópteros Mexicanos</i>	1940-1942 (reedición)	242 p
Beutelspacher, C. R.	<i>Como hacer una colección de mariposas</i>	1972	81 p
Beutelspacher, C. R. y W. Howe	<i>Mariposas de México: I Papilionidae</i>	1984	128 p + 20 láminas
De la Maza, R. E. y R. Turrent	<i>Mexican Lepidoptera: Eurytelinae I</i>	1985	44 p + 43 mapas + 12 láminas
De la Maza, R. R.	<i>Mariposas Mexicanas</i>	1987	302 p
Beutelspacher, C. R.	<i>Las mariposas entre los antiguos mexicanos</i>	1989	102 p
Beutelspacher, C. R.	<i>Catálogo de la colección Roberto Müller (Lepidoptera: Heterocera) del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México</i>	1992	465 p
De la Maza, R. E. y J. E. De la Maza.	<i>Mariposas de Chiapas</i>	1993	223 p
Pescador, A.	<i>Manual de Identificación de mariposas de la familia Sphingidae (Lepidoptera) de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México</i>	1994	103 p
Llorente, J., L. Oñate, A. Luis e I. Vargas.	<i>Papilionidae y Pieridae de México: Distribución e Ilustración.</i>	1998	170 p + 28 láminas

de la UNAM y en la colección De la Maza; pero la hemeroteca más completa está en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Unam, mientras que las de los aficionados son relativamente pequeñas y carecen de las obras más básicas como descripciones originales, revisiones taxonómicas y libros o revistas fundamentales (Llorente *et al.*, 1996b).

Análisis de la taxonomía de Lepidoptera en las revistas mexicanas. Esta información se obtuvo a partir de la base de datos TaXMeXX (Michán, 2001). De los 6141 artículos taxonómicos capturados en esa base de datos, 337 (5%) son de taxonomía general, 3104 (50%) de taxonomía zoológica, 2720 (44%) de taxonomía botánica y 52 (1%) de taxonomía microbiológica. La entomología *sensu lato*

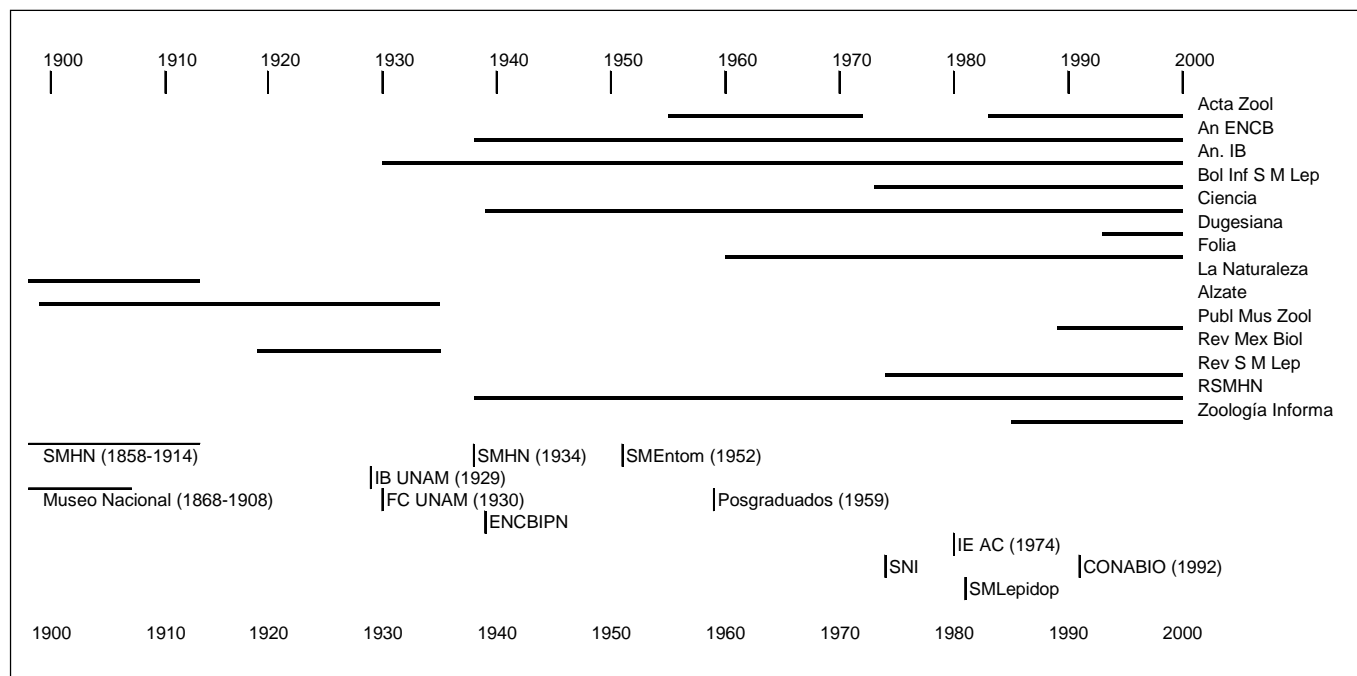


Figura 1. Revistas mexicanas del siglo XX con artículos sobre Lepidoptera analizadas, su distribución en el tiempo y las instituciones que han tenido mayor influencia en la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX. CONABIO: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; ENCBIPN: Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN; FC.: Facultad de Ciencias UNAM; I. B: Instituto de Biología, UNAM; I.E: Instituto de Ecología, A. C; SMCEntom: Sociedad Mexicana de Entomología; SMHN: Sociedad Mexicana de Historia Natural; Posgraduados: Colegio de Posgraduados; y SNI: Sistema Nacional de Investigadores

corresponde al 24% del total de los artículos analizados y representa la subdisciplina zoológica con mayor cantidad de trabajos taxonómicos en México durante el siglo XX. Los Coleoptera son los más trabajados de este conjunto (Michán & Morrone, 2002), les siguen los Lepidoptera con 321 (22%) y los Hemiptera con 166 (12%); para contextualizar parte de los resultados que se presentan a continuación dentro de la entomología mexicana, se puede consultar el trabajo de Michán & Lorente (2002).

De las 79.274 páginas que abarcan los artículos taxonómicos en las revistas mexicanas, 4044 (5%) corresponden a lepidópteros. Un total de 14 revistas mexicanas contienen 321 artículos sobre taxonomía de Lepidoptera (cuadro 2, fig. 1). Los libros publicados a la fecha comprenden 1860 páginas (cuadro 3).

Del total de los artículos de Lepidoptera publicados en México, los *Anales del Instituto de Biología de la UNAM* publicaron 146 (45%) artículos, la *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 85 (26%) y el *Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 52 (16%), estas tres publicaciones contienen cerca del 88% de los artículos totales sobre el tema. El número de artícu-

los publicados es proporcional a la cantidad de páginas que abarca en cada una de las revistas en la mayoría de los casos (fig. 2). Las excepciones fueron *Folia Entomológica Mexicana* (fig. 3) y las *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM*, donde se

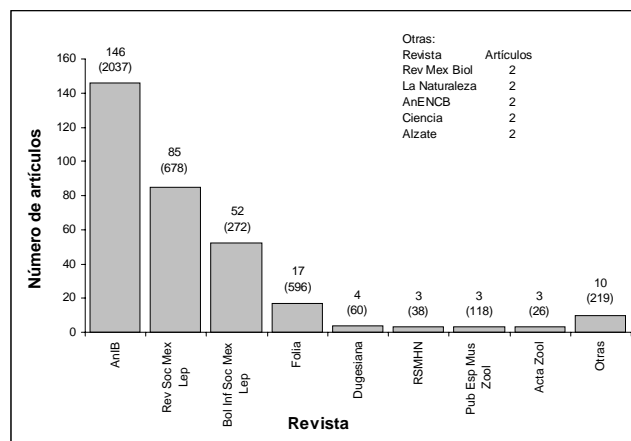


Figura 2. Número de artículos taxonómicos sobre Lepidoptera publicados en las revistas de México durante el siglo XX, entre paréntesis número de páginas que abarcan.

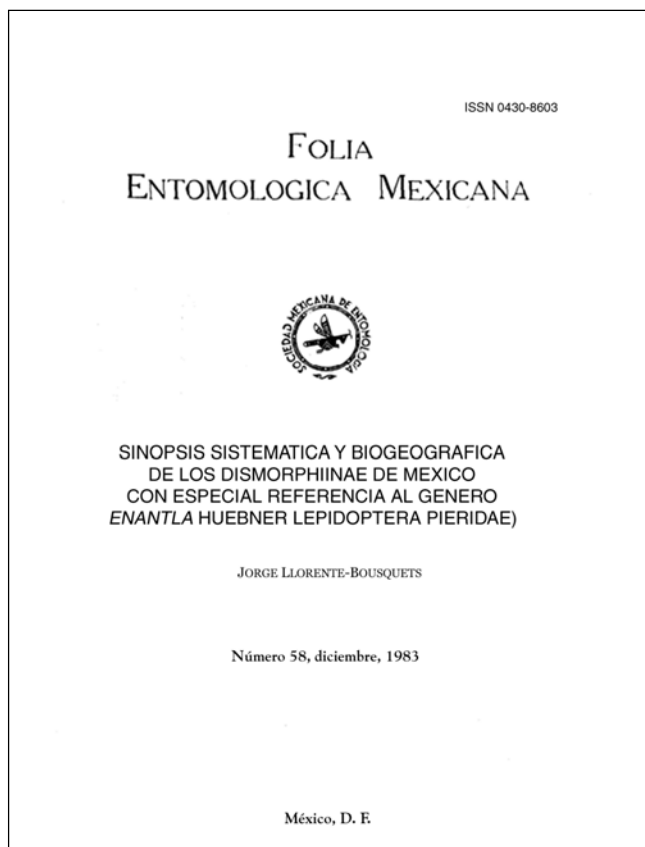


Figura 3. Folia Entomológica Mexicana.

publicaron artículos más extensos: sinopsis, catálogos, trabajos faunísticos y revisiones.

Anales del Instituto de Biología (ISSN 0076-7174). Se originaron en 1930, como el órgano de difusión científica del Instituto de Biología de la UNAM. En 1967 se dividió en cuatro series, según la especialidad: Botánica (ISSN 0374-551), Zoología (ISSN 0368-8720), Ciencias del Mar y Limnología (ISSN 0368-8305) y Biología Experimental (ISSN, 0368-8267), continúan hasta nuestros días solo las dos primeras. Esta revista (formada por los títulos anteriores) contiene el 30% de los artículos taxonómicos contenidos en la base de datos 'TaXMeXX' (Michán, 2001), lo que la convierte en una revista especializada en publicaciones taxonómicas en México, entre otras especialidades que aborda. Publicó dos números al año, con tirajes de 1000 y 1500 ejemplares, y recibe artículos que son el resultado de investigaciones científicas, originales e inéditas, preferentemente de México y América. Hasta ahora consta de 71 volúmenes, 171 números con 33,979 páginas totales; el número de páginas de cada volumen varía de un mínimo de 11 a un máximo de 790, con un promedio de 167.

Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología (fig. 4) es la única revista existente sobre lepidopterología en México, fue editada a partir de 1975 por la Sociedad Mexicana de Lepidopterología (ISSN 01870-22X), constituyó una de las primeras en su tipo en el mundo después de *Journal of the Lepidopterists Society*, el *Journal of Research of the Lepidoptera* y otras más, y también de las primeras en español con *SHILAP Revista de Lepidopterología*, que se fundó desde 1972 por la Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterología (Beutelspacher, 1975b). Hasta 2000 se publicaron 17 volúmenes, 33 números y 682 páginas en total. El número de páginas de cada volumen varía de un mínimo de 16 a un máximo de 64, con un promedio de 20. Aparecieron dos números al año, los nombres de los editores sucesivos se pueden ver en el cuadro 4.

El *Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* (fig. 5) apareció entre 1975 y 1981, contiene reseñas de libros, información sobre actividades de la sociedad, recolección de material, revisiones taxonómicas, claves de identificación, avisos de excursiones y congresos, resúmenes de las reuniones, publicaciones recibidas, exposiciones, ciclos de vida, trabajos faunísticos e informes de actividades, entre otros. Los editores fueron: volumen 1 (1) al 1(3) Javier de la Maza; 1 (4) al 3 (1) Carlos Velásquez M.; 3 (2) al 4 (5) Roberto de la Maza R., y hasta esa época fue bimestral; del 4 (6) al 6 (4) (1979-1980) Jorge Llorente Bousquets, convirtiéndose en una edición trimestral; y a partir del volumen 7 número 1 (1981) estuvo a cargo de Javier de la Maza Elvira y desconocemos si continuó publicándose.

Cuadro 4. Editores de la *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*

Período	Editor	Comité editorial
1975-1977	Carlos R. Beutelspacher	Rafael Martín del Campo Ma. Guadalupe L. de Beutelspacher Javier De la Maza E.
1978-1980	Roberto De la Maza Elvira	Agustín L. Arroyo Luis López del Paso Roberto De la Maza Ramírez
1980-1985	Roberto De la Maza Elvira	Luis López del Paso Roberto De la Maza Ramírez
1986-1988	Roberto De la Maza Elvira	Gerardo Lamas Müller Adolfo White López Beatriz Carriles Turrent Luis López del Paso
1989-1990	Roberto De la Maza Elvira	Gerardo Lamas Müller Francisco González Medrano Adolfo White López
1991-1999	Roberto De la Maza Elvira	Gerardo Lamas Müller Francisco González Medrano Adolfo White López Arcadio Ojeda Capela John W. Brown

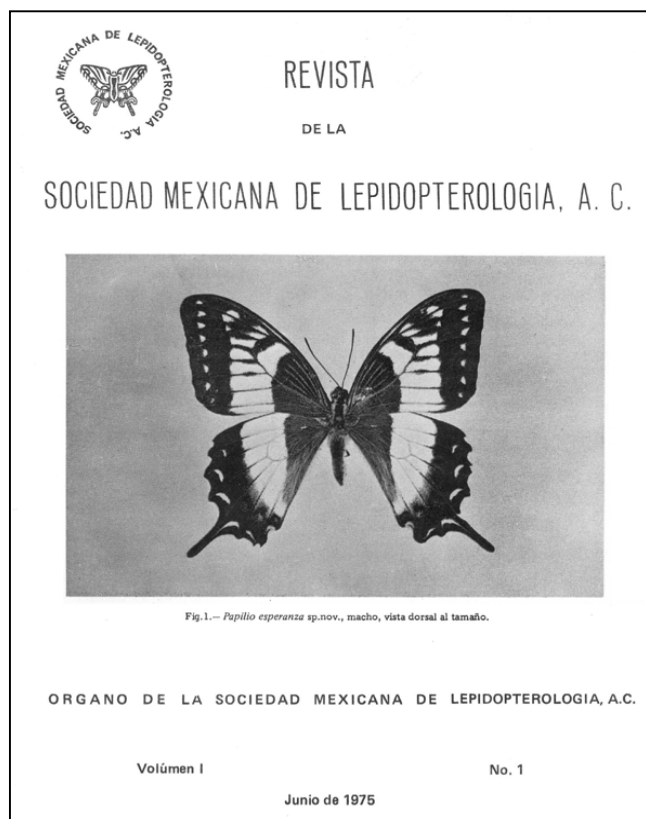


Figura 4. Revista de la Soc. Mex. Lep.

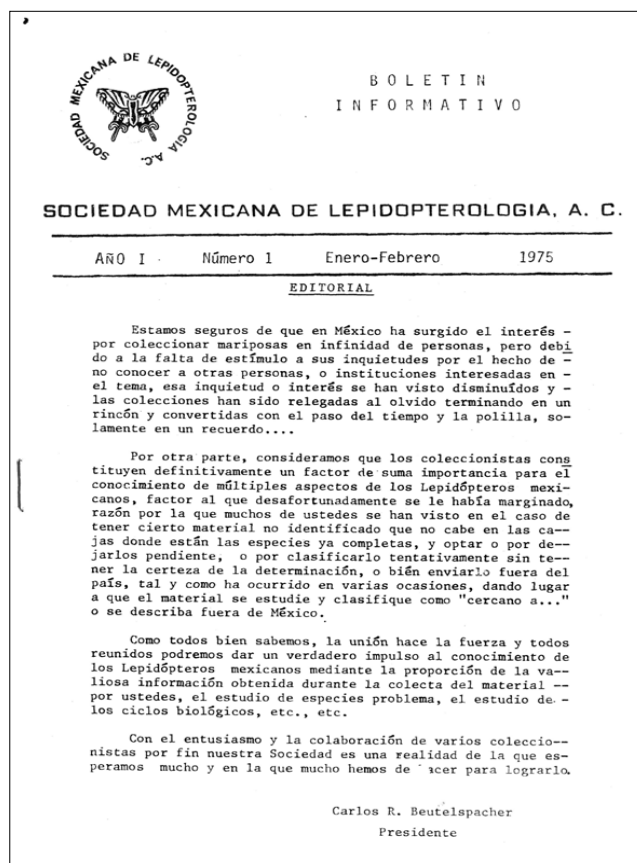


Figura 5. Bol. Inf. Soc. Mex. Lep.

Los primeros artículos sobre Lepidoptera se publicaron en 1914 por Samuel Macías Valdez (1914a,b) en las *Memorias de la Sociedad Científica Antonio Alzate*, de esa fecha hasta 1974 se publicó sobre el tema de forma intermitente en las revistas mexicanas analizadas, en particular en los *Anales del Instituto de Biología*, donde Carlos Hoffmann publicó algunos de los trabajos más importantes en la lepidopterología mexicana del siglo XX y que aún hoy son de los más citados en el *Science Citation Index* y en revistas lepidopterológicas. La publicación continua se dio a partir de 1974 (fig. 6), cuando se produjo un aumento considerable de artículos, por la fundación de la *Revista* y el *Boletín* de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología, así como la creación de instituciones en las que se investigó y publicó sobre el tema (ver la sección de instituciones). Posteriormente, a mediados de los 80's, hubo una considerable disminución debido en parte a la desaparición del "Boletín" ya mencionado, y a posibles problemas en la edición de la "Revista". No obstante, ambas publicaciones y los *Anales del Instituto de Biología* son las que publicaron mayor cantidad de artículos. Pero debe advertirse que en las décadas

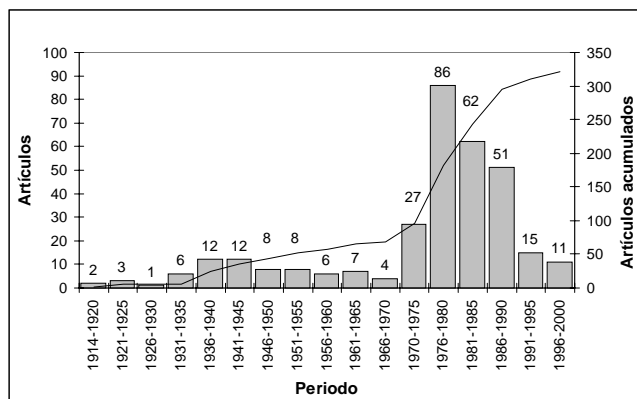


Figura 6. Comportamiento en el tiempo de los artículos taxonómicos sobre Lepidoptera y la tendencia logarítmica.

de 1980 y 1990 se publicaron varios libros o monografías que en conjunto tienen más de 1.800 páginas (cuadro 3, figs. 7-9).

La disminución a finales del siglo, en la publicación de artículos sobre el tema en nuestro país, fue producida principalmente por la crisis que sufrieron la Sociedad

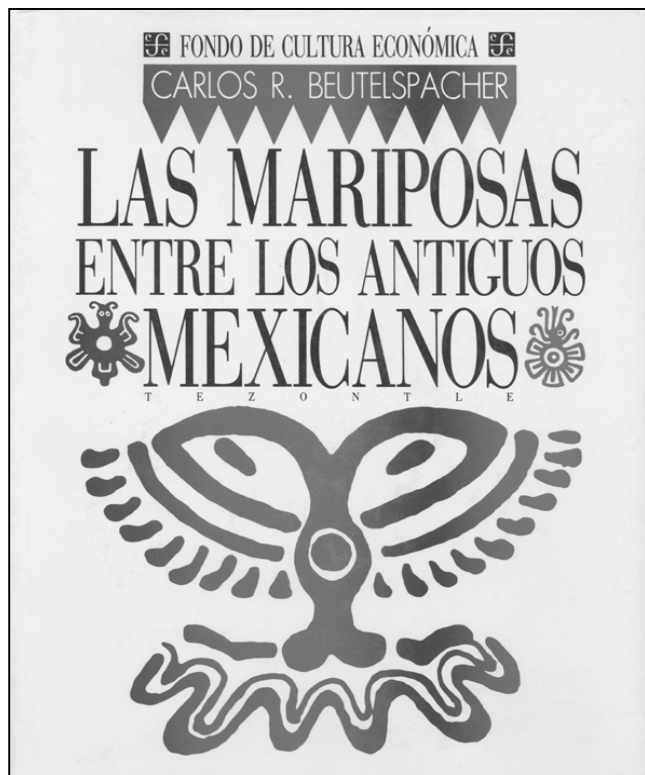


Figura 7. Las mariposas entre los antiguos mexicanos.

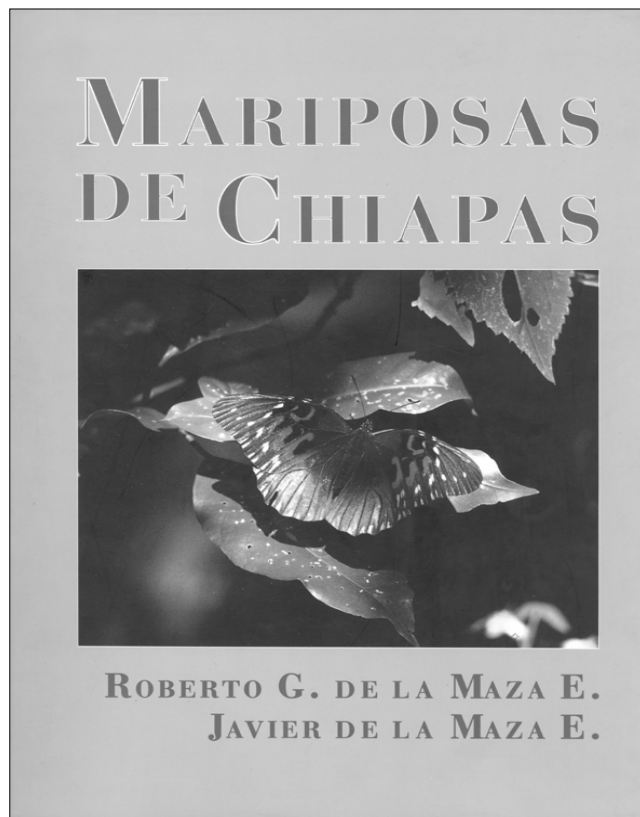


Figura 8. Mariposas de Chiapas.

Mexicana de Lepidopterología y sus publicaciones, únicos órganos de difusión especializados en la materia, aunque no con una calidad significativa en cuanto a los métodos, bases teóricas y contenidos publicados. También se debe considerar que algunas revistas estuvieron atrasadas en sus ediciones (v. gr. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*) o bien su publicación no fue regular (v. gr. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM*), fenómenos que inciden en la curva de acumulación.

En este fenómeno también influyó la tendencia a publicar en el extranjero, fomentada por el Sistema Nacional de Investigadores (SNI), así como el aumento en la formación de posgrados, las estancias de investigación y la colaboración de lepidopterólogos mexicanos con grupos extranjeros, además del fallecimiento, jubilación y otras actividades de los investigadores, que pudieran ser razones de tal disminución a fines de siglo. El sentido de prestigio y calidad de las investigaciones, generado y fomentado por las agencias de financiamiento en México, obligaron a que los lepidopterólogos publicasen con mayor frecuencia en el extranjero, como se advirtió en los *curricula vitarum* de Manuel Balcázar, Armando Luis, Isa-

bel Vargas y Jorge Llorente, los lepidopterólogos más jóvenes a finales del siglo XX.

Autores. De 2.331 autores que han participado en al menos un trabajo taxonómico del total de la base TaXMeXX, 78 investigadores (3.3%) lo han hecho sobre lepidópteros. De ellos, 58 (74%) son varones, 15 (19%) mujeres y de 5 (7%) no se pudo determinar el género. De los 78 autores, 11 (14%) han producido el 71% de los artículos (cuadro 5, fig. 10), mientras que los restantes 67 (86%) han escrito el 29% de los artículos.

Con respecto a la cantidad de autores que participan en los artículos, el número máximo es de cuatro para un solo artículo, hay cuatro artículos con cuatro autores, 16 (12%) con tres autores, 60 (19%) con dos autores y 235 (75%) con un solo autor, y dos anónimos. Los taxónomos lepidopterólogos con mayor producción se presentan en la figura 10 y en el cuadro 5, los seis autores más productivos de esta disciplina (Beutelspacher, J. de la Maza, etc.) corresponden a las posiciones 6°, 29°, 26°, 37°, 34°, 83° y 44° respectivamente, del total de los taxónomos mexicanos que han publicado en México. Considérese que en estas cifras y lugares no se toman en cuenta libros (cuadro

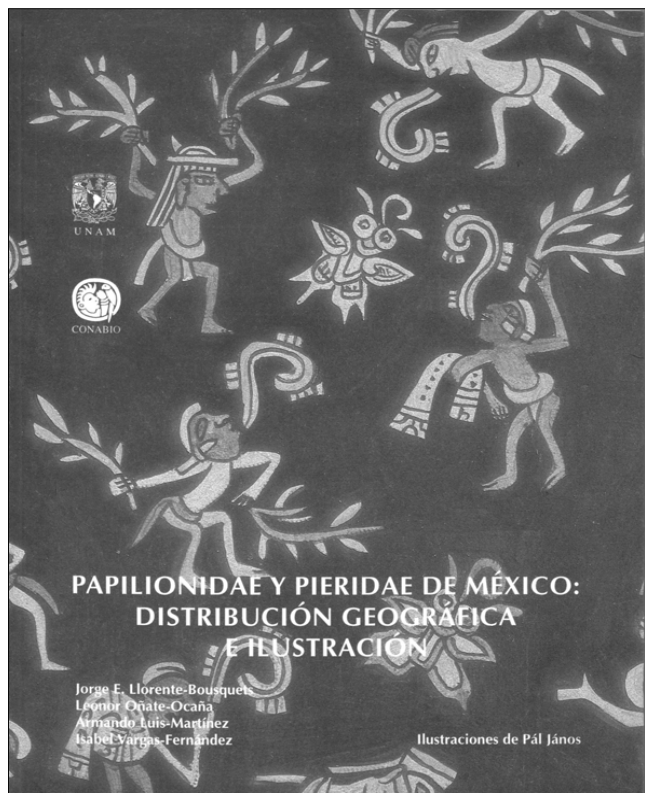


Figura 9. Papilionidae y Pieridae de México.

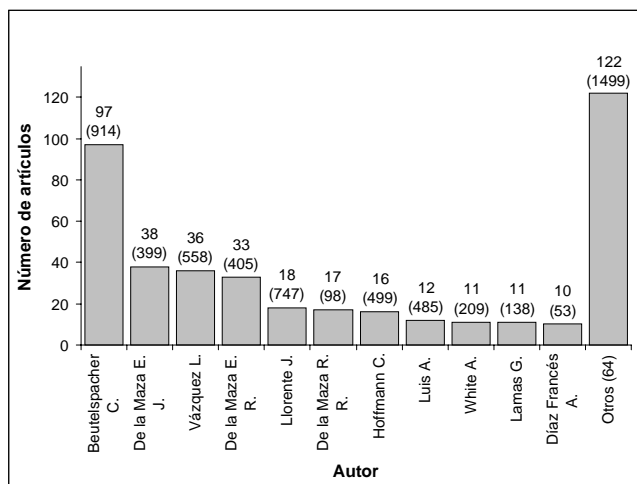


Figura 10. Cantidad de artículos por autor considerando a los más productivos en la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX.

4), ni el total de la producción taxonómica en artículos, sino solo la base TaxMeXX.

En el período de 1914 a 1930 se detectan dos autores en promedio; posteriormente, el número de autores que

Cuadro 5. Autores con trabajos de taxonomía de Lepidoptera en revistas mexicanas durante el siglo XX

Autor	Artículos
Beutelspacher Baigts Carlos Rommel	97
De la Maza Elvira Javier	38
Vázquez García Leonila	36
De la Maza Elvira Roberto G.	33
Llorente Bousquets Jorge Enrique	18
De la Maza Ramírez Roberto F.	17
Hoffmann Carlos Christian	16
Luis Martínez Armando	12
White López Adolfo	11
Lamas Müller Gerardo	11
Díaz Francés Alberto	10
White López Jorge	7
Vargas Fernández Isabel	7
Turrent Díaz Rafael	6
González Cota Luis Lamberto	5
López Torres María Guadalupe	5
Beutelspacher M. Guadalupe L. de	5
Mooser Barendun Oswaldo	4
Delfín González Hugo	4
Díaz Batres María Eugenia	3
Pérez Ruiz Héctor	3
Warren, D. Andrew	3
Guzmán Escudero Porfirio	2
Morón Ríos Miguel Ángel	2
López del Paso Luis G.	2
Comstock John Adams	2
Macías Valadez Samuel	2
Callaghan Curtis J.	2
Bastida U. Lúdia	2
Gómez y Gómez Benigno	2
Small Gordon B. Jr.	2
Anónimo	2
Ancona H. Leopoldo	2
Velázquez M. Carlos A.	2
Velázquez Noemi V. De	2
White O. Laura	2
Hayward Kenneth J.	2

Autores con un solo artículo: Agnew Charles W., Almeida Cristina R. De, Angulo Andrés O., Báez-Szelepka Ignacio, Balcázar Lara Manuel, Barbero Enrico, Bell Enest Layton, Camino Lavín Mario, Castrejón, Gómez Victor Rogelio, Cibrián Tovar Juan, Clarke Gates J. F., Coronado Gutiérrez Luz, D'Almeida Ferreira, Dampf Alfonso, De la Maza Regina H., Descimon Henri, Escalante Tania, Hernández Baz Fernando, Hogue Charles L., Lemaire Claude, Lichy René, Mast de Maeght James, Morrone Lupi Juan José, Olaya Ernesto, Oñate Ocaña Leonor, Pozo de la Tijera Carmen, Ramírez Alonso, Rivera T. Lucio, Rodríguez Del Bosque Luis A., Rotger Bernardo, Saldaña Martínez Jesús, Sánchez Sarabia Rosa, Shapiro Arthur M., Smith J. W. Jr., Soberón Mainero Jorge Luciano, Torres Bauza Jorge A., Valdés Jorge, Velázquez Márquez C., Wolfe Kirby L.

tratan lepidópteros en las décadas de 1930 a 1970 es de un promedio de nueve, para aumentar ocho veces en el periodo 1970-1990 con un promedio de 72 autores y llegar a su máximo en los años 1976-1980, con 112; de 1990 a 2000 disminuye para llegar a 30 en promedio por quinquenio (fig. 11).

En lo que respecta a las familias que estudia cada autor, el 17% de los autores estudian o se especializan en una sola familia, mientras que 9% lo hace en dos, 7% en tres, 15% en cuatro, 21% en cinco, 13% en siete, 5% en diez y 12% en 14. Para la relación existente entre los autores y los estados del país, se puede decir que el 43% de los autores han estudiado o se han orientado a un solo estado de la república, 11% en tres y con 7% en dos o cuatro estados. Si se consideraran trabajos faunísticos con propósitos ecológicos y biogeográficos estas cifras pueden variar en varios casos.

Los obituarios y listas de publicaciones sobre lepidopterólogos nacionales escritos en revistas mexicanas fueron: cinco sobre Carlos C. Hoffmann (**Ochoterena**, 1942; **Hoffmann**, 1962; **Vargas**, 1962; **Vázquez**, 1962; **A. Hoffmann**, 1992), uno de Roberto Müller (**C. Hoffmann**, 1932) y cuatro de Leonila Vázquez (**Beutelspacher**, 1985; **A. Hoffmann**, 1995 a, b; **Zaragoza-Caballero & Beutelspacher**, 1995).

Durante el siglo XX en la lepidopterología taxonómica mexicana sobresalieron autores como Carlos Hoffmann (1876-1942) (fig. 12) (**Vargas**, 1962), Leonila Vázquez (1911-1995) y Carlos Beutelspacher (1945-) (fig. 13); tampoco podemos dejar de mencionar a Roberto Müller (1859-1932) y el papel de los 'aficionados' como Tarsicio



Figura 12. Carlos Hoffmann.



Figura 13. Beutelspacher.

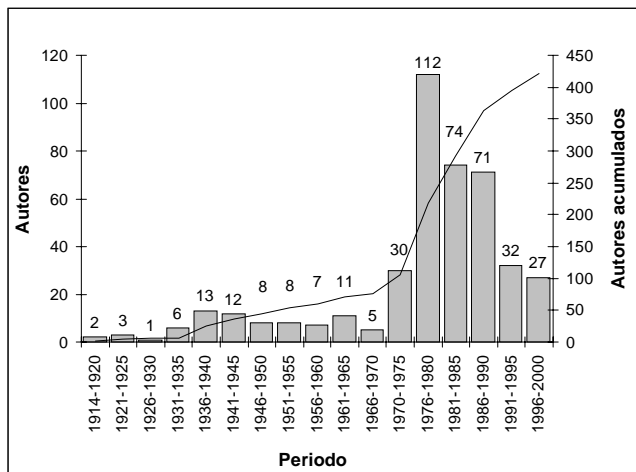


Figura 11. Cantidad de autores en el tiempo que han publicado sobre taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX.

Escalante, Javier de la Maza, Roberto de la Maza y Adolfo White, lo cual coincide con las apreciaciones cualitativas de **Llorente et al.** (1996b). Algunos de ellos en realidad, sin pertenecer a institución alguna, trabajaron con calidad profesional reconocida en medios internacionales (v. gr. *Lepidopterists Society*).

A diferencia del siglo XIX, cuando prevalecieron los estudios y las expediciones realizadas por europeos, especialmente alemanes, franceses, austríacos e ingleses, el siglo XX se caracterizó por la influencia de autores, instituciones y publicaciones de Norteamérica, cuyo trabajo se efectuó en grandes colecciones y museos. Pero también se caracteriza por el establecimiento y consolidación de la recolección y de las colecciones sobre mariposas en instituciones mexicanas.

En las últimas décadas varios investigadores extranjeros destacaron por sus trabajos sobre taxonomía de lepidópteros mexicanos, entre los principales están: F. Martin Brown, Hugh A. Freeman, Gerardo Lamas (fig. 14), Lee D. Miller, Andrew Warren, John Burns, Claude Lemaire, Robert K. Robbins, Curtis Callaghan y algunos otros; una lista más completa se puede obtener en la obra de Lamas *et al.* (1995).

Instituciones. De las instituciones a las que representaron los autores que han publicado sobre mariposas en México, los resultados indican que 77% son nacionales, 7% son extranjeras, 3% a mexicanas y extranjeras, y aproximadamente 13% no se pudo determinar (cuadro 6). En nuestro país las instituciones mejor representadas son: el Instituto de Biología de la UNAM con 45% y la Facultad de Ciencias de la UNAM aportó 11%; el 24% fueron de particulares. Las tres categorías conforman cerca del 80% a las que se afiliaron los taxónomos de Lepidoptera de México (fig. 15), el 20% restante está constituido por 22 instituciones. Se debe decir que a la categoría particular se agregan todos aquellos autores que ponen su dirección privada al firmar el artículo, y no refieren ninguna institución, tal fue el caso de la mayoría de los artículos publicados en la *Revista* y el *Boletín* de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología.

Cuadro 6. Instituciones a las que pertenecen los autores (base de datos TaXMeXX)

Lugar	Artículos	%
Extranjero	21	6.65
México	246	77.60
México y Extranjero	8	2.50
ND	42	13.25



Figura 14. Gerardo Lamas y Jorge Llorente Bousquets.

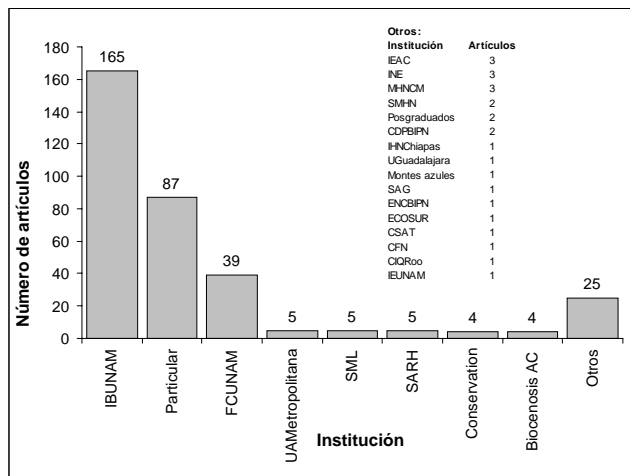


Figura 15. Instituciones mexicanas en las que se han realizado investigaciones sobre taxonomía de Lepidoptera en México.

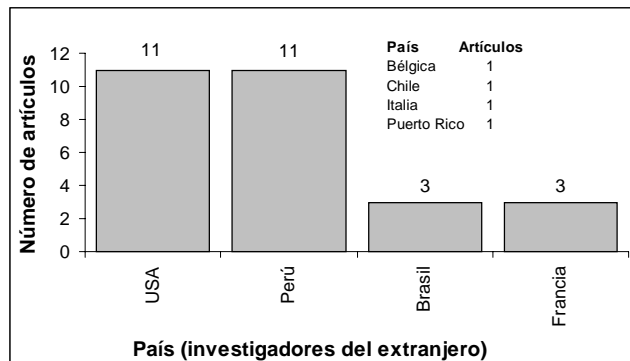


Figura 16. Otros países en los que se han realizado investigaciones sobre taxonomía de Lepidoptera presentes en revistas mexicanas del siglo XX. Otros.

Los investigadores del extranjero que han publicado en las revistas mexicanas son de ocho países. Los más mencionados son E.U.A y Perú, cada uno con el 34%; seguidos de Brasil y Francia, cada uno con el 10% (fig. 16).

Durante el último tercio del siglo XX, con la madurez y el fortalecimiento de instituciones como el Instituto de Biología (1930), la Facultad de Ciencias de la UNAM (1939) y la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (1933), se inició una nueva etapa, en la que aumentó notablemente el número de autores y artículos sobre taxonomía de Lepidoptera. Algunas otras instituciones no tenían como objetivo primordial realizar investigación básica, sino más bien aplicada a los problemas de plagas y enfermedades producidas por insectos, razón que principalmente permitió el desarrollo de la entomología aplicada a la medicina y la agricultura (Martínez Báez, 1961). Debe tomarse en cuenta que la investigación en la Facul-

tad de Ciencias comenzó a finales de los 60's y en entomología hasta 1974 con Alfredo Barrera.

El Instituto de Biología, UNAM, se consolidó a finales del siglo XX como la institución más importante de investigación en botánica y zoología en el país (**Beltrán**, 1969b; **Ortega et al.**, 1996), formando la mayor cantidad de investigadores, colecciones y publicaciones sobre estos temas (**López-Ochoterena & Ramírez-Pulido**, 1999; SNI, 2001), y en lo que respecta a la lepidopterología (**Luis et al.**, 2000, 2003) no fue la excepción pues esta institución aportó la mayor cantidad de artículos sobre el tema (figs. 2 y 15).

La década de 1970 marca una etapa en que se iniciaron organizaciones de investigación y docencia superior como el Instituto de Ecología (1974), el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (1978) y la Universidad Autónoma Metropolitana (**Llorente et al.**, 1984; **Hoffmann et al.**, 1993; **León et al.**, 1994; **Halfpter & Halfpter**, 1998; **Halfpter**, 2001), este período también se caracteriza por el fomento y los incentivos del CONACyT, el SNI y la Conabio (**Soberón & Llorente**, 1993), que entran en escena y dan un nuevo impulso a este tipo de trabajos. Varios de los investigadores pertenecieron al SNI y recibieron recursos para proyectos, viajes y publicaciones; la *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* obtuvo apoyo de CONACyT y los *Anales del Instituto de Biología* fueron calificados como revista de excelencia por las comisiones de CONACyT. Fue una época caracterizada por el aumento significativo de los autores y los artículos, la edición de revistas que tratan el tema, y el aumento de la publicación en el extranjero, así como por una preocupación más evidente en cuanto a los aportes metodológicos y aplicados de la disciplina. La segunda posición en importancia de producción científica sobre el tópico lo ocupó la Facultad de Ciencias, representada por las publicaciones y colecciones del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", institución única en su género en el país (**López-Ochoterena & Ramírez-Pulido**, 1999); su contribución ha sido importante para la integración y organización de la información lepidopterológica, ya que comprenden la base de datos de mariposas más grande de Latinoamérica, aproximadamente 475.000 ejemplares, y una sistematización electrónica de las publicaciones que se refieren a México (más de 1500) respecto a Rhopalocera.

Hay dos obras monográficas publicadas durante los 90's en los *Cuadernos* del Instituto de Biología que es importante destacar: las obras de **Beutelspacher** (1992) y de **Pescador** (1994). La primera de ellas constituye el catálogo más completo de lepidópteros mexicanos publicado a la fecha, con 3176 especies de heteróceros (fig. 17); el segundo es una clave ilustrada de esfingidos (cuadro 3).

Tipo de artículo. El 82.5% de los artículos tiene tres o más páginas y el 17.5% está constituido por notas (dos o menos páginas), el promedio de páginas por artículo fue de 13. Hubo 300 (93%) artículos científicos y 21 (7%) correspondieron a ensayos. Del total de los artículos analizados, 314 (98%) son taxonómicos y 7 (2%) son complementarios (recensiones de libros o históricos).

Idioma del artículo. 312 (97%) estuvieron escritos en español, nueve en inglés y uno en portugués.

Tipo de trabajo taxonómico. De los 321 artículos analizados sobre el tema, 218 (68%) se refieren al estudio de caracteres y rasgos (Fig. 18); de éstos 89% hacen referencia a morfológicos, 24% ecológicos y el 4% está constituido por caracteres etológicos, microscópicos, de formas inmaduras u ontogenia, histológicos y citológicos (en orden decreciente). La primera vez que se aplicaron caracteres citogenéticos a la taxonomía de Lepidoptera en México fue en 1931 (Ancona). El 37% describe nuevos taxones, el 22% es faunístico de interés taxonómico, el 16.5% trata sobre nuevos registros de distribución y el 16% versa sobre áreas de distribución. Los demás traba-

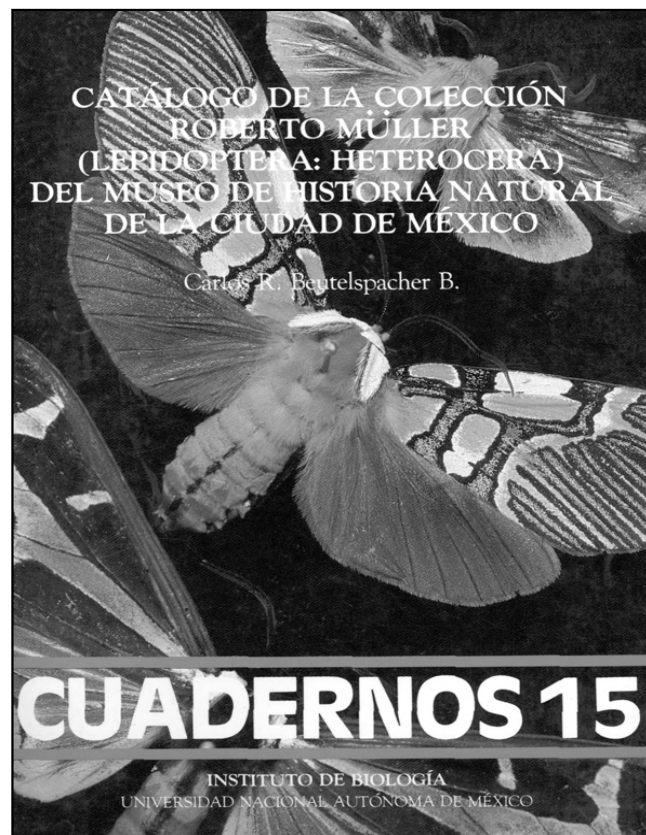


Figura 17. Catálogo de Hemeroteca.

jos están representados en 10% o menos de los artículos (fig. 18). Debe comprenderse que estos resultados son dependientes de la clasificación adoptada y de la definición de trabajo taxonómico consideradas aquí, ya que algunos trabajos faunísticos, por ejemplo, no son incluidos, pues sus propósitos son ecológicos o biogeográficos.

En lo que se refiere a los trabajos de síntesis de conocimiento, seis son sinopsis, ocho revisiones taxonómicas y tres son artículos monográficos. Solo en siete de los 321 trabajos analizados se hizo referencia a relaciones, afinidades o cercanía evolutiva. Con estos resultados se hace evidente que durante el siglo XX en México principalmente se hizo taxonomía alfa (*sensu* Mayr, 1969).

Aunque hasta el momento no se tiene un panorama completo sobre el estudio de las mariposas mexicanas que incluya las publicaciones extranjeras, por la falta de análisis bibliográficos e históricos sobre la materia, sin embargo, se conocen datos para los Papilionoidea, un recuento preliminar de las citas bibliográficas que comentan o se refieren a aspectos de este taxón en México es cercano a los 1500 trabajos (Luis *et al.*, 2000). Hasta 1970, las publicaciones principalmente se refieren a morfología y taxonomía, en los últimos treinta años se incrementaron los temas ecológicos, conductuales, biogeográficos, genéticos y otros más (Llorente *et al.*, 1996b; Luis *et al.*, 2000, 2003). Estas afirmaciones también se pueden cotejar en *Zoological Records* a nivel mundial.

Familias. Los lepidópteros están integrados por 27 superfamilias, de éstas los Papilionoidea solo constituyen el 13.1% del total de las especies del orden; se calcula que hay cerca de 25,000 especies de Lepidoptera en México. De Papilionoidea para el país se estiman 2000

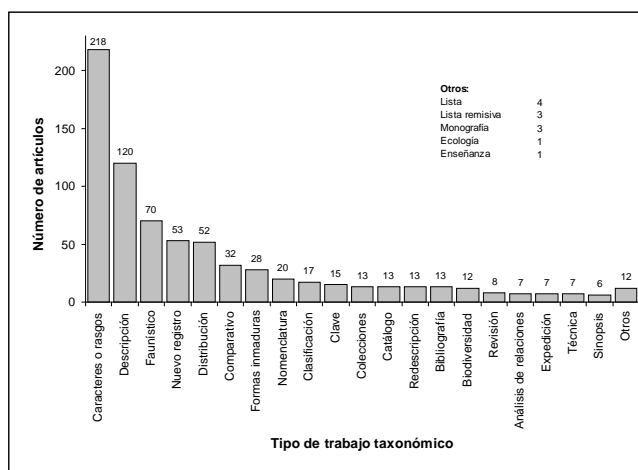


Figura 18. Tipos de trabajos taxonómicos realizados sobre Lepidoptera en México durante el siglo XX.

especies (Luis *et al.*, 2000; 2003); de las cinco familias de Papilionoidea, las Hesperidae cuentan con el mayor número de especies conocidas y estimadas (aprox. 800; Warren, 2000), les siguen Lycaenidae y Nymphalidae, ambas con un número similar, y finalmente están Pieridae y Papilionidae (Llorente *et al.*, 1998). Entonces, México cuenta con alrededor del 10% de la riqueza mundial de especies de Papilionoidea (Llorente *et al.*, 1996b; Luis *et al.*, 2000), que se calcula en cerca de 20,000 especies.

Las familias de Lepidoptera registradas en TaXMeXX fueron 40 (Fig. 19). La más citada fue Nymphalidae con 46 trabajos (16%), Papilionidae con 39 (14%), y les siguieron en orden decreciente: Pieridae con 31 (11%), Arctiidae con 25 (8%), Sphingidae con 24 (8%) y Saturniidae con 22 (8%) artículos cada una. Estas seis familias juntas suman el 65% de las publicaciones de Lepidoptera (Fig. 19). De la combinación familia-región se puede concluir que las Nymphalidae del extranjero son el conjunto más estudiado, con el 4.5% del total entre las familias representadas; seguido muy de cerca por las Pieridae estudiadas en el país con casi el 4.5% y, en tercera posición, las Nymphalidae de Veracruz y Oaxaca, ambas con 3%; el quinto lugar lo compartieron las Arctiidae de Chiapas con 3% y las Pieridae del extranjero con 3%.

Llorente *et al.* (1998) mencionaron que en México hay 129 especies, 50 géneros y cinco subfamilias de papiliónidos y piéridos, los que han sido descritos por 56 autores, de los cuales 50 (90%) son extranjeros y seis (10%) son mexicanos; los lepidopterólogos extranjeros han descrito y denominado el 88% de los taxones, mientras que los mexicanos han descrito el 12% restante (cua-

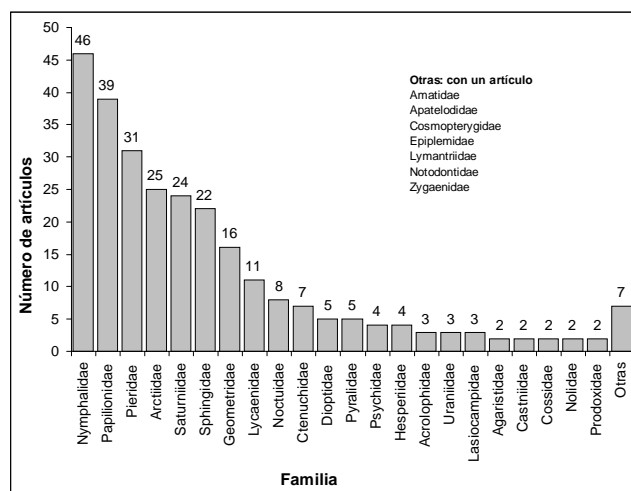


Figura 19. Familias de Lepidoptera más estudiadas en México durante el siglo XX.

dro, 7). Es posible que el número mayor de especies de Papilionoidea (excepto Hesperioidea) descubiertas en los últimos 15 años para México, particularmente provenientes de la mitad del sur de México, se deba a la labor de tres miembros de la familia De la Maza (Roberto Sr. y Jr. y Javier). Los resultados se encuentran, en su mayor parte, en los volúmenes de la *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, así como en las publicaciones especiales y el boletín que editó la misma Sociedad (Llorente *et al.*, 1996b; Luis *et al.*, 2000, 2003).

Con base en la revisión de la literatura taxonómica y de las colecciones norteamericanas, Llorente *et al.* (1996b) registraron que los estados mejor recolectados y con mayor número de publicaciones sobre Papilionoidea son Veracruz, Chiapas, Guerrero y ambas Baja California. Las colecciones particulares y las colecciones institucionales en México también presentan un patrón similar al descrito, lo que tal vez se debe a que por más de 400 años, la ruta hacia México por tierra era desde los puertos de Veracruz y Acapulco (Luis & Llorente, 1990), por lo que las localidades clásicas se encuentran en estos dos

Cuadro 7. Número de Papilionidae y Pieridae descritos por autor

Autor	taxones
Boisduval	23
W. Bates	11
Godman & Salvin	10
Rothschild & Jordan	9
Doubleday	9
Edwards	7
Cramer	7
Linnaeus	6
Lucas	6
Beutelspacher	6
Reakirt	6
Butler	6
Gray	5
C. Felder & R. Felder	5
Fabricius	4
J. Maza & R. G. Maza	4
Llorente	4
Vázquez	3
Hopffer	3
Schaus	3
Lamas	3
Llorente & Luis	3
Godart	3
Westwood	3
R. G. Maza	2
Joicey & Talbot	2
Frühstorfer	2
R. Felder	2
Salvin & Godman	2

estados (Godman & Salvin 1879-1915; Selander & Vaurie, 1962) y así mismo las recolecciones principales.

La descripción de las especies de Papilionoidea de México posiblemente se tenga en un 90 a 92%, pero las familias mejor conocidas son Papilionidae y Pieridae, y las menos conocidas son Lycaenidae y Hesperidae (Llorente *et al.*, 1996b; Warren, 2000) (fig. 19). Warren (com. pers.) está describiendo 25 taxones específicos nuevos provenientes de México.

Regiones de estudio y recolecciones. En cuanto a las regiones geográficas en las que se realizó el artículo taxonómico según TaXMeXX, el 85% pertenece al país, 9% se hizo o se refiere al extranjero, y 2% no se pudo determinar (cuadro, 8). El 4% considera tanto a México como al extranjero. Del total de los artículos referidos a México, 19% se alude al país en general, seguido de los estados de Veracruz con el 11%, Chiapas con el 11%, Oaxaca con el 9% y el Distrito Federal y Guerrero con el 6% cada uno (fig. 20). Estas seis categorías contienen el 62% de los artículos.

Del conjunto de los artículos cuyo estudio o taxón se hicieron en el extranjero, los países más mencionados son Guatemala con el 13%, Costa Rica y Perú con el 8% cada uno, y Salvador con Panamá cada uno con el 7.6% (fig. 21).

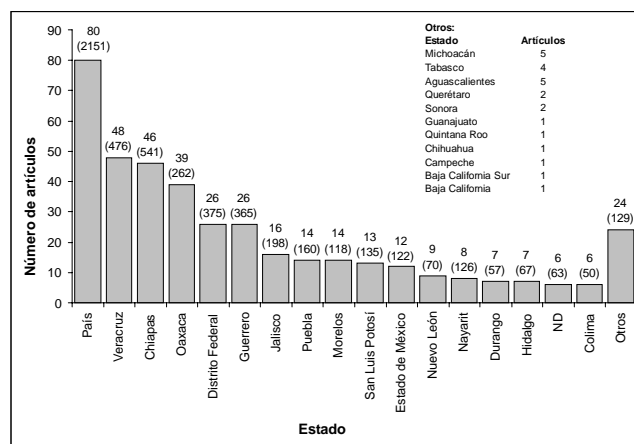


Figura 20. Regiones de estudio de México de los trabajos sobre Lepidoptera representados en las revistas mexicanas durante el siglo XX.

Cuadro 8. Región geográfica del artículo

Categoría	Artículos	%
Extranjero	31	9.45
México	277	84.50
ND	14	4.30
México y extranjero	6	1.80

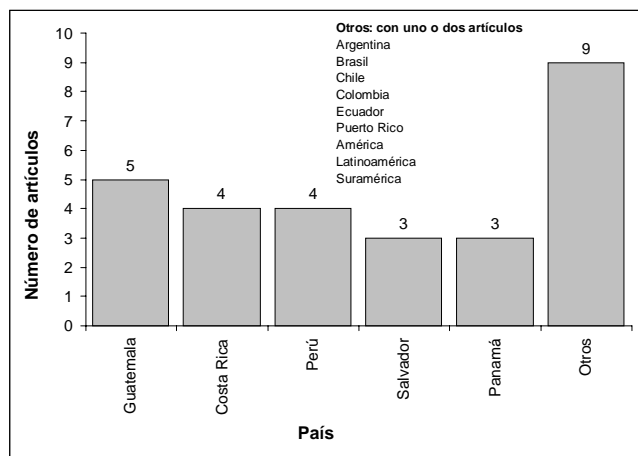


Figura 21. Regiones de estudio del extranjero de los trabajos sobre Lepidoptera representados en las revistas mexicanas durante el siglo XX.

Las áreas geográficas más ricas para las mariposas en México coinciden con lo descubierto para otros grupos de vertebrados (Flores & Gerez, 1989) y fanerógamas (Rzedowski, 1991); éstas se encuentran en el sur y sureste, específicamente en la Lacandona en Chiapas, Los Tuxtlas en Veracruz y la Sierra de Juárez en Oaxaca, donde cada una de estas regiones comprende poco más del 40% de la riqueza total del país (De la Maza & De la Maza, 1985a,b; Raguso & Llorente, 1991; Llorente & Luis, 1992; Luis *et al.*, 1991, 2000, 2003). Por lo tanto, es bastante comprensible que el 50% de los artículos analizados haga referencia a estos tres estados del país, solo siendo superados por la categoría 'país' que comprende a todos aquellos trabajos que se refieren a organismos incluidos en México o a una región no especificada pero ubicada dentro del territorio nacional. Los estados que siguen en orden de importancia son el D. F. y Guerrero, el primero es el centro geográfico y económico del país en donde se localizaron más del 90% de los institutos y autores, y cerca del 92% de las colecciones. Guerrero es muy cercano al D. F. y de importancia histórica en el estudio de las mariposas mexicanas, ya que probablemente fue uno de los primeros lugares de México donde se realizó recolección de mariposas de zonas montañas (finales del siglo XVIII), además de que era ruta obligada de viajeros (Chilpancingo, Acahuzotla, Omitelmi, Taxco) entre la capital y Acapulco. Desde esa época hasta finales del siglo XX los estudios sobre esa región aumentaron (Luis & Llorente, 1993; Vargas *et al.*, 1994).

Los estados que fueron objeto de estudios faunísticos estatales importantes, todos realizados principalmente por mexicanos fueron: Colima (Warren *et al.*, 1998), Guerrero (Vargas *et al.*, 1991, 1994; Luis & Llorente, 1993; Llorente

et al., 1996;), Jalisco (Warren *et al.*, 1996) y Veracruz (Luis *et al.*, 1996). Otros trabajos faunísticos no considerados en este análisis tienen interés biogeográfico más que taxonómico, o bien son para un sitio o una región menor.

En México actualmente se reconocen 2103 taxones de nivel específico (especies y subespecies) de Papilionoidea, descritos desde Linneo (1758); 97 de ellos están reconocidos, pero aún innominados. Desde mediados del siglo XVIII hasta finales del XIX, se describió el 58.8% de los taxones y durante el siglo XX el 36.5% (765 especies-subespecies) (Cuadro 9). Para la descripción de los taxones denominados en el siglo XX, participaron 139 autores, 13 de los cuales son mexicanos. William Harry Evans fue el investigador que más taxones nominó en este periodo (84), siguiendo Hugh Avery Freeman (71), ambos describieron básicamente hespéridos. Los 57 taxones descritos por Frederick DuCane Godman corresponden a los años 1900-1901, la fase final de la obra *Biologia Centrali-Americana*; en el Apéndice 1, se señalan 423 taxones de Papilionoidea endémicos a México, lo que representa el 20% a nivel de especie-subespecie.

Cuadro 9. Autores de Papilionoidea del siglo XX de México

Autores	Taxones
W.H. Evans	84
H.A. Freeman	71
F.D. Godman	57
H.G. Dyar	33
E.L. Bell	29
L.D. Miller	27
W. Schaus	25
H. Fruhstorfer	25
S.R. Steinhauser	22
McAlpine	21
C. Beutelspacher	16
H.K. Clench	15
H.F.E.J. Stichel	15
A. Hall	11
D. Stallings & Turner	10
G. Austin	9
H. Skinner	9
R.G. Maza & J. Maza	8
L.W. Rothschild & H.E.K. Jordan	8
J. Llorente	8
J. Burns	8
4 autores c/u	7
4 autores c/u	6
4 autores c/u	5
4 autores c/u	4
12 autores c/u	3
27 autores c/u	2
76 autores c/u	1
139 autores	765

Nota: R. y J. de la Maza aparecen también como coautores en otras publicaciones.

Lee Denmark Miller describió 27 taxones de forma individual, pero sumando los descritos en coautoría, esta cantidad se incrementa a 38. Los autores mexicanos que describieron más especies y subespecies fueron Roberto Jr. y Javier de la Maza Elvira, con un total de 26 y 25 taxones respectivamente, 6 y 3 de forma individual y 15 entre ambos, que los ubica entre los diez primeros más prolíficos en taxonomía de mariposas para este período.

La figura 22 presenta la curva de acumulación de taxones descritos a lo largo del siglo. En la primera década se describió el mayor número de taxones: 128 (18%), en gran parte producto de la tendencia producida por la obra de **Godman & Salvin** (1879-1915) (figs. 23 y 24). Las décadas de los 50's y 70's son las que siguen en cuanto al número de especies descritos por década con 113 y 115 respectivamente, lo cual se puede apreciar en la curva de la figura 22. En la figura 25 se observa el incremento de los autores en función al tiempo.

Para los Papilionoidea, el número de localidades registradas en la base de datos apenas rebasa las 6300 (**Luis et al.**, 2003), al considerar los 475.000 ejemplares provenientes de las principales colecciones institucionales y de los registros de la literatura; muchas de estas localidades al estar próximas reducen la cobertura sobre el conocimiento de su distribución geográfica. Esto se debe a que desde el siglo pasado los investigadores, los aficionados y los comerciantes de insectos basaron sus recolecciones en un conjunto de localidades repetidas que se caracterizan por su gran diversidad y por la existencia de especies raras con gran demanda en el mercado internacional (**Llorente & Luis**, 1992, 1998; **Llorente et al.**, 1996b); además, según **Luis et al.** (2000) y **Escalante et al.** (2000), los síndromes de apiñamiento de puntos en un mapa por las vías de acceso, localidades clásicas y proximidad a instituciones biológicas, determinan el aglutinamiento de las localidades en unas cuantas regiones. No obstante, esta cantidad de localidades registradas (6321) constituye casi quince veces más que las citadas en *Biología Centrali Americana* (**Selander & Vaurie**, 1962). Después de la *Biología*, para encontrar más especies nuevas, se tienen que buscar más sitios y recolectar bastante más.

El número de localidades muestreadas por entidad federativa y el esfuerzo de recolección en cada una es heterogéneo; sin embargo, de tal forma se pueden considerar seis grandes grupos de acuerdo con el Cuadro 10: (1) comprende al estado de Veracruz, tomando en cuenta que es el único que rebasa las 700 localidades; (2) Chiapas, Oaxaca y Baja California Sur con más de 500 localidades registradas, tanto en la literatura como en las colecciones nacionales y extranjeras, para cada estado; (3) Baja California y

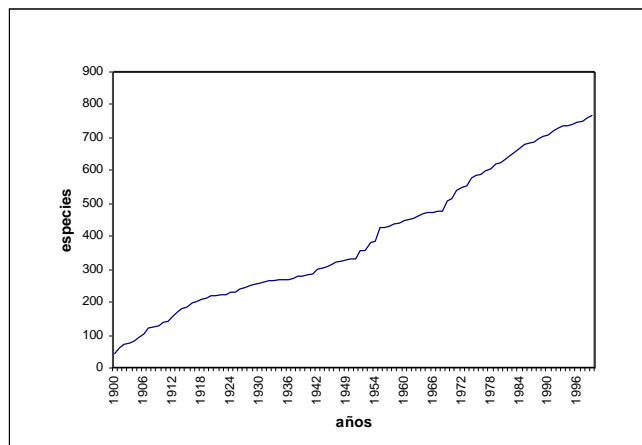


Figura 22. Descripción de taxones de Papilionoidea durante el siglo XX.



Figura 23. Salvin.

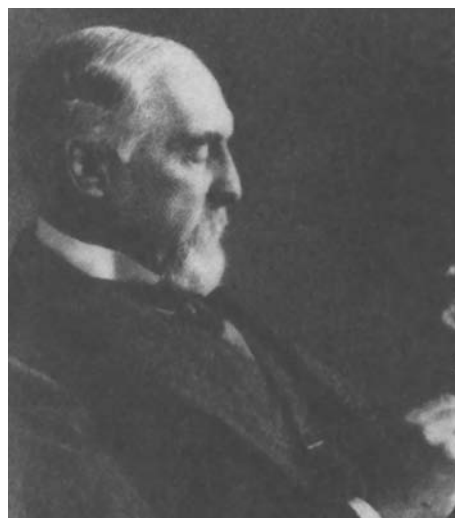


Figura 24. Godman.

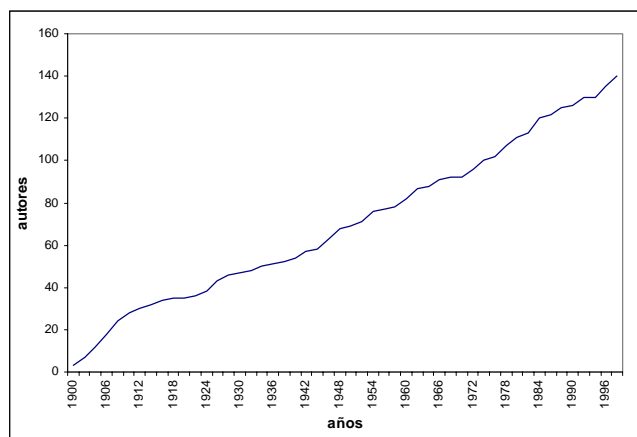


Figura 25. Incremento de autores durante el siglo XX.

Cuadro 10. Localidades por Estado

Estado	Localidades
VERACRUZ	735
CHIAPAS	521
OAXACA	517
BAJA CALIFORNIA SUR	502
BAJA CALIFORNIA	494
MICHOACÁN	319
GUERRERO	274
SONORA	256
SINALOA	237
JALISCO	207
SAN LUIS POTOSÍ	192
DURANGO	175
NAYARIT	169
NUEVO LEÓN	168
HIDALGO	156
CHIHUAHUA	156
TAMAULIPAS	149
PUEBLA	145
Sin estado definido	144
MORELOS	123
COLIMA	105
ESTADO DE MÉXICO	90
QUINTANA ROO	85
DISTRITO FEDERAL	82
YUCATÁN	72
CAMPECHE	56
TABASCO	49
COAHUILA	46
ZACATECAS	29
QUERÉTARO	21
AGUASCALIENTES	19
GUANAJUATO	18
TLAXCALA	10
Total	6321

Michoacán con más de 300 localidades; (4) cuatro estados se encuentran entre las 207 y 274 localidades: Guerrero, Sonora, Sinaloa y Jalisco; (5) diez estados tienen registrados más de 100 sitios; (6) doce estados con menos de 91 lugares georreferidos, cinco de éstos con menos de 30 sitios (Zacatecas, Querétaro, Aguascalientes, Guanajuato y Tlaxcala). Esto significa que cinco estados contienen el 50% de los sitios visitados en México sobre Papilionoidea (Llorente *et al.*, 1996b; Luis *et al.*, 2000, 2003).

Veracruz, aun con el mayor número de localidades (cuadro 10) y el segundo lugar en cuanto el número de ejemplares registrados con 87,291 (cuadro 11), no se puede considerar el estado con la mejor representación geográfica, a pesar del esfuerzo que se ha realizado en función de trabajos faunísticos, ya que más de la mitad de los registros se sitúan en tres regiones del estado: a) la región de los Tuxtlas, b) la zona de Orizaba-Cordoba-Presidio, y c) Xalapa-Teocelo-Coatepec (Luis *et al.*, 1996), lo que contrasta con los estados de la Península de Baja California en la cual no se han realizado trabajos sistemáticos para una región o área determinada, pero tiene mayor representación y heterogeneidad de las localidades, aunque apenas se alcanzan los 7000 ejemplares, aunque debe tomarse en cuenta que Veracruz tiene más de cinco veces el número de especies que toda la Península de Baja California (Llorente *et al.*, en prep.). También el esfuerzo de recolección es bastante variado para cada estado, si se considera que una localidad puede significar un muestreo sistemático a través de un tiempo prolongado, o bien puede representar una recolección ocasional y fortuita de un ejemplar o de varios, en uno o pocos días.

De acuerdo con el número de registros obtenidos por estado, tenemos que Michoacán con cerca de 177.000 tiene el número mayor (cuadro 11), los registros se reparten en 319 localidades (Cuadro 10), siendo cerca del 40% de los ejemplares registrados en la base de datos del Museo de Zoología. El 90% de los ejemplares de Michoacán provienen de la década de los 90's. Veracruz, que es el estado con mayor número de localidades, ocupa el segundo lugar con 15.9% de los ejemplares. Los últimos 24 estados del Cuadro 11 suman 52,536 ejemplares, lo cual equivale al 13% del total. Los estados de Campeche, Querétaro, Coahuila, Zacatecas, Guanajuato, Aguascalientes y Tlaxcala juntos hacen aproximadamente el 0.6% de los registros.

De acuerdo con la base de datos de Papilionoidea, cerca del 78% de los registros proviene de las últimas dos décadas del siglo XX (Cuadro 12), debido a la implementación de los estudios faunísticos de forma sistemática y con diversas técnicas, principalmente por parte de los miembros del Museo de Zoología en diferentes estados (v.

Cuadro 11. Ejemplares por Estado.

Estado	Registros	*Individuos
MICHOACÁN	176902	181878
VERACRUZ	80186	87291
OAXACA	25137	26994
GUERRERO	24044	25174
CHIAPAS	19147	21395
JALISCO	17795	18629
PUEBLA	13340	13590
MORELOS	11684	12219
NAYARIT	8357	8764
DISTRITO FEDERAL	6703	6909
BAJA CALIFORNIA SUR	4098	6436
COLIMA	5746	6426
YUCATÁN	3455	5672
TABASCO	5105	5656
SAN LUIS POTOSÍ	4718	5579
HIDALGO	4219	4503
BAJA CALIFORNIA	2179	4008
TAMAULIPAS	2188	2971
SINALOA	1904	2767
SONORA	1905	2474
NUEVO LEÓN	1979	2311
Estado no disponible	1526	1924
DURANGO	1165	1578
CHIHUAHUA	1049	1470
QUINTANA ROO	1027	1187
ESTADO DE MÉXICO	929	989
CAMPECHE	652	685
QUERÉTARO	450	464
COAHUILA	259	386
ZACATECAS	131	204
GUANAJUATO	136	145
AGUASCALIENTES	83	101
TLAXCALA	20	20
Total	428218	460799

Cuadro 12. Ejemplares por década.

Década	Registros	Ejemplares
<1900	580	702
1900-1909	1211	2208
1910-1919	461	576
1920-1929	1088	1546
1930-1939	2054	2822
1940-1949	4034	5574
1950-1959	10830	14002
1960-1969	18575	23395
1970-1979	35673	40037
1980-1989	116921	120383
1990-1999	219126	223950
>2000	389	389
s/año	17276	25215
Total	428218	460799

No están incluidos datos de la literatura.

gr. Guerrero, Jalisco, Colima, Distrito Federal, Oaxaca, entre otros) y del C. D. Lamberto González Cota que, en colaboración con esta Institución y la CONABIO, realizó más de una decena de estudios faunísticos en el estado de Michoacán. Esto contrasta claramente con los 80 años anteriores, en los cuales era más frecuente que se realizaran exploraciones con base en recolecciones esporádicas. El número de ejemplares recolectados por persona se advierte en el Cuadro 13; en éste destaca González Cota, con aproximadamente el 40% de los registros; sin embargo, se debe considerar lo que han indicado algunos lepidopterólogos

Cuadro 13. Principales colectores del siglo XX.

Colector	Nº ejemplares
Luis Lamberto González Cota*	161105
Máximo Martínez*	49323
Moisés Armando Luis Martínez*	44612
Jorge Llorente Bousquets*	25899
Alma Garcés Medina*	14134
Jorge David González González*	13887
Luis Guillermo González González*	13753
Isabel Vargas Fernández*	13406
Tarsicio Escalante**	10044
John Kemner**	7645
Eduardo Cecilio Welling	7441
Valentín Maldonado	6971
Rogelio Maldonado	6965
Jesús Saldaña Martínez**	6832
José Luis Salinas Gutiérrez*	6160
Alberto Díaz Francés**	5357
Linda Arteaga Garibay*	4842
Adolfo Ibarra Vázquez	4488
Inés Villegas*	3635
Odalis Robert Montes de Oca*	3397
UMSP	3209
E.C. Olson	2881
William H. Howe	2767
David K. Faulkner	2767
Mauro Omar Vences Blanco*	2567
Roberto de la Maza Elvira	2440
William Schaus	2152
John W. Brown	2150
Carlos Rommel Beutelspacher B.	1945
Robert G. Wind**	1651
Silva Valencia Garduño*	1571
Carlos Christian Hoffmann	1553
Lee Denmar Miller	1515
Paul Spade	1428
Peter Hubbell	1368
Héctor Pérez R.	1295
George T. Austin	1155
Leonila Vázquez García	1080
Harry Kendon Clench	1055

*: Realizaron recolecciones sistemáticas.

** : Basaron sus recolecciones en colectores locales.

con respecto a la gran cantidad de ejemplares que fueron capturados en México a lo largo del siglo XX y del cual no existe registro alguno. Continuamente se menciona la contratación de comunidades rurales para la captura exhaustiva de mariposas de una región dada (v. gr., sierras de Juárez y de Miahuatlán en Oaxaca), entre los que se destacaban Tarsicio Escalante, Alberto Díaz Francés, Eduardo Welling y otros. Cuando se comparan los números de ejemplares que están registrados en la literatura y las colecciones, parece no existir concordancia con los métodos empleados, ya que el número de ejemplares depositados, al menos en las colecciones institucionales, es muy reducido en relación con los años que recolectaron o les recolectaron en México. Seguramente sus fines fueron más bien para la industria del ornato que con propósitos científicos.

Curricula vitarum. Este análisis permitió comparar los resultados obtenidos a partir de los datos de “TaXMeXX” y contrastar su representatividad en el contexto general. De los 25 *curricula* analizados (taxónomos mexicanos), 15 están en el conjunto de los autores más productivos (i. e. son parte de los primeros 44 autores en orden de productividad, según TaXMeXX, con más de 30 artículos cada uno y 1/3 de la producción en el total), y 10 autores pertenecen al conjunto restante; todos éstos practicaron las subdisciplinas más frecuentes de la biología orgánica en nuestro país (botánica, entomología, helmintología, micología y vertebrados terrestres).

Los 25 autores analizados suman una producción de 3095 artículos, de los cuales 722 (23.3%) no son taxonómicos y 2373 (76.7%) son taxonómicos, lo que corrobora que los autores contenidos en la base principalmente se dedican a la práctica taxonómica. De estos últimos, 1761 (74.2%) se publicaron en revistas mexicanas y 612 (34.8%) en revistas extranjeras. Esto permite concluir que cerca del 70% de la producción taxonómica nacional se ha publicado en revistas mexicanas; entonces, dos de cada tres trabajos de taxónomos mexicanos se publicaron en revistas de instituciones nacionales, sea de institutos de investigación o de sociedades científicas.

De los 25 *curricula* revisados, solo cuatro corresponden a autores que han producido trabajos sobre Lepidoptera. El total de artículos de estos cuatro taxónomos de Lepidoptera suma 637, de los cuales 44% son no taxonómicos (trabajos ecológicos y biogeográficos principalmente) y 56% fueron taxonómicos, lo que hace evidente que los investigadores en su mayor parte hicieron trabajos taxonómicos. De estos trabajos 64% son en revistas mexicanas y 36% en extranjeras (fig. 26); esto es, de nuevo: uno de cada tres trabajos de los lepidopterólogos se publicó en el extranjero.

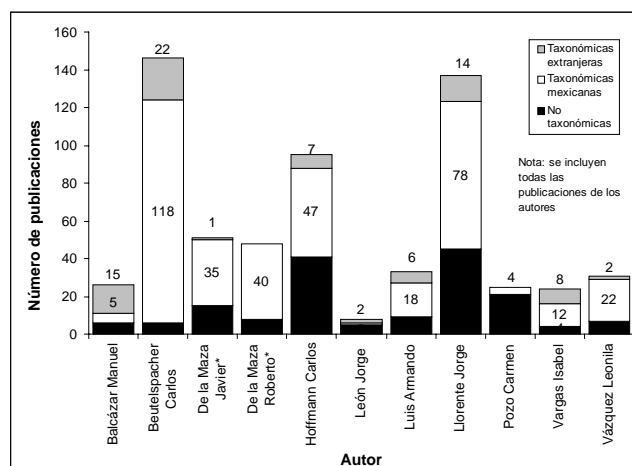


Figura 26. Análisis de los *curricula vitarum* analizados de algunos autores que han escrito sobre Lepidoptera en México. Se analizaron únicamente los artículos referentes a los Lepidoptera.

Colecciones. Las colecciones científicas en México durante el periodo decimonónico y las primeras décadas de este siglo tuvieron una historia accidentada (Navarro & Llorente, 1994), resultado de la propia historia social, estado de desarrollo (Barrera, 1974; Reyes Castillo, 1980) y de la discontinuidad existente en las instituciones producida por el cambio de nombres e instalaciones, la falta de recursos y del poco interés de las autoridades políticas por el desarrollo de este tipo de acervos (Herrera, 1921; Beltrán, 1971, 1977), a pesar de su importancia (Halfpter, 1980). Hasta el momento, principios del siglo XXI, todavía no existe en nuestro país el proyecto de un museo o institución nacional que albergue las colecciones biológicas mexicanas con un servicio nacional y moderno; pero durante el último medio siglo las colecciones han crecido de modo significativo, principalmente a partir de 1975 con el establecimiento de instituciones de investigación que han producido colecciones propias. Tal vez la única institución, con ese sentido nacional que se requiere, sea la Universidad Nacional Autónoma de México, con gran tradición en sus investigaciones y colecciones, además de un grupo sólido de investigadores e instalaciones modernas aunque aún insuficientes, especialmente en zoología.

Las colecciones más importantes de Lepidoptera de México son (Luis *et al.*, 2000, 2003):

1. Colección de lepidópteros del Instituto de Biología UNAM
2. Colección de lepidópteros del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM.
3. Colección Familia de la Maza (México, D.F.)

4. Colección de lepidópteros del Museo de Zoología del Colegio de la Frontera Sur (Chetumal, Quintana Roo)
5. Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, Pennsylvania)
6. American Museum of Natural History (Nueva York)
7. Allyn Museum of Entomology (Sarasota, Florida)
8. Smithsonian Institution (Washington)
9. Museum of Natural History from San Diego
10. Science Academy of San Francisco
11. County Museum from Los Angeles
12. Essig collection del Departamento de Ciencias Entomológicas de la Universidad de California
13. British Museum of Natural History

En los museos de los Estados Unidos hay más de 75.000 especímenes (en nueve de las diez colecciones más importantes) de mariposas mexicanas (*Papilionoidea sensu stricto*) disponibles para consulta (**Luis et al.**, 2000, 2003); de acuerdo con John Rawlins, en el Museo Carnegie también se encuentran más de 10.000 especímenes mexicanos por preparar. El caso del Instituto de Biología, UNAM, aún es más significativo pues cuenta con cerca de 150.000 en esas condiciones (**Balcázar**, com. pers.). En esas colecciones de instituciones extranjeras se hallan ejemplares de gran valor, porque hay casos que constituyen los vestigios de poblaciones que en la actualidad están severamente diezmadas o extintas. En el caso de las colecciones norteamericanas, los ejemplares principalmente fueron recolectados durante las décadas de 1960 y 1970, en la mitad sur de México, por Robert Wind, Eduardo Welling y Peter Hubbell, recolectores profesionales que de acuerdo con los métodos empleados de reclutamiento de comunidades, se estima debieron superar los 50.000 ejemplares cada uno; sin embargo, los datos en museos dicen lo contrario, pero es probable que en otros museos y colecciones privadas norteamericanas o europeas se aloje mucho más de lo citado. En esas colecciones norteamericanas se registra gran cantidad de localidades que sirvieron para la recolección de muchos otros grupos de animales, en algunas de ellas hubo sitios considerados clásicos, pero en otros casos fueron pioneros en áreas completamente desconocidas a la lepidopterología mexicana (**Llorente et al.**, 1996b).

Además de los recolectores profesionales, desde los años cuarenta hasta la fecha, varios grupos de investigadores norteamericanos incursionaron en territorio mexi-

cano, con el propósito de explorar, recolectar y estudiar las mariposas como: F. Martin Brown, Lee & Jackie Miller, John Brown, Gary Ross, Richard Holland, Paul Spade y muchos otros, quienes obtuvieron gran cantidad de ejemplares que se integraron a las colecciones referidas, además de otras en Los Angeles, Louisiana, Austin (Texas) y otras colecciones de los Estados Unidos.

Los recolectores de *Papilionoidea* de México más importantes en las colecciones de Estados Unidos a finales del siglo XX fueron: Clench, H.K., Darrow, Díaz Fránces A., Edwards, Flint, Freeman H. A., Hertsch, Hevel, Hoffmann C. C., Howe, Hubbell P., Johnson F., Escalante T., Gibson, Kendall, King, McGuire, McInnis, Miller L., Müller, Neumögen, Owen, Rindge, Townsend, Schaus, Welling y Wind (**Llorente et al.**, 1996b).

Las colecciones de Roberto Müller, Carlos Hoffmann y Tarsicio Escalante fueron las mayores producidas en México durante la primera mitad del siglo XX, pero hoy forman parte de los museos americanos y europeos. La colección Hoffmann se encuentra en Nueva York; la Colección Müller se encuentra dispersa en museos europeos, en el Museo Nacional de los Estados Unidos (Smithsonian) y otra parte aún queda en el Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. La Colección Escalante, cuando menos la última que formó (la más completa y reconocida) es parte del Museo Allyn, que se integró recientemente a las colecciones de la Universidad de Florida; cerca de 3000 ejemplares fueron donados póstumamente por su heredero, junto con gran parte de la literatura taxonómica que poseía, al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (**Llorente et al.**, 1996b).

Existen notas históricas dispersas acerca de las colecciones, e intercambios de ejemplares, recolectores y sitios o regiones estudiadas por Roberto Müller; está haciendo falta una biografía de tan importante lepidopterólogo de principios del siglo XX (**Díaz & Barrera**, 1981; **Beutelspacher**, 1992; **De la Maza & De la Maza**, 1993). Lo mismo puede aplicarse al caso de Carlos C. Hoffmann, quien merece un tratamiento biográfico más detallado.

Según **Llorente et al.** (2000), en las colecciones institucionales mexicanas hay cerca de 57,554 (dos tipos primarios y ningún tipo secundario, pero esto seguramente está subestimado) de *Nymphalidae*, 43,397 de *Pieridae* (10 tipos primarios y ningún tipo secundario), 23,124 *Papilionidae* (sin tipos primarios ni secundarios) y 21,609 *Lycaenidae* (sin tipos primarios ni secundarios); las cuatro familias acumulan 145,684 ejemplares. Estas familias ocupan el segundo, cuarto, noveno y décimo lugar entre

las mejor representadas en las colecciones zoológicas institucionales mexicanas.

En México las colecciones institucionales más importantes de Lepidoptera durante el siglo XX fueron: 1) la Colección del Instituto de Biología, 2) la Colección del Museo de Zoología (ambas suman más de 100.000 especímenes preparados y alrededor de 300.000 depositados en sobres), 3) la Colección de la Familia de la Maza, con 35.000 ejemplares aproximadamente, y 4) el Museo de Historia Natural de la Ciudad de México que cuenta con una parte de la colección Müller (**Díaz & Barrera**, 1981; **Beutelspacher**, 1992) y una colección propia, ambas relativamente pequeñas (**Luis et al.**, 2000, 2003). En algunas universidades de la provincia que mantienen licenciaturas en Biología también se hallan colecciones de mariposas, al igual que en varias instituciones agrícolas, pero en todas éstas las colecciones son de poca importancia (**Llorente et al.**, 1996b). Sin duda la colección privada más importante en Lepidoptera de México es la de la familia De la Maza, no solo por el número de ejemplares de óptima calidad y estado de conservación, sino por las decenas de paratipos y topotipos que alberga.

La colección del Instituto de Biología de la UNAM es una de las más antiguas y activas de Latinoamérica, su origen se puede ubicar en el transcurso de la segunda mitad del siglo XIX. Aunque con gran discontinuidad y escaso acervo heredado; Carlos C. Hoffmann reinició la colección en 1929; luego sería substituido en su tarea, a partir de 1942, por Leonila Vázquez para más tarde proseguir con la ayuda de Carlos Rommel Beutelspacher Baigts y Héctor Pérez Ruiz, quienes contaron con cuatro técnicos colaboradores en las tareas curatoriales y de campo (v. gr. Adolfo Ibarra, María Guadalupe López, Sra. Pérez Ruiz y Lucio Rivera).

La colección de la Facultad de Ciencias, Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', ha sido de importancia porque guarda la mayor colección de Papilionoidea de México, la hemerobiblioteca más completa y las bases de datos relacionales con la información de cerca de los 475.000 ejemplares que la componen (**León et al.**, 1994; **Luis et al.**, 2000, 2003). Esta colección se inició con Jorge Llorente Bousquets y Alma Garcés, más tarde se integraron Armando Luis Martínez e Isabel Vargas Fernández. Se sabe que se han ofrecido dos cursos especializados en la Facultad de Ciencias impartidos por extranjeros en la década de 1980 (**Arthur M. Shapiro & Gerardo Lamas**), además de otros cursos sobre faunística y mimetismo impartidos por Jorge Llorente, Alma Garcés y Armando Luis entre 1978 y 1983.

La colección de ECOSUR, Chetumal, a cargo de Carmen Pozo, es una de las más recientes y activas, especializada en la Península de Yucatán, hasta la fecha cuenta con cerca de 50.000 ejemplares y poco más de 500 especies; con una bibliohemeroteca aceptable e instalaciones nuevas y adecuadas.

Las colecciones de varios lepidopterólogos 'aficionados' también fueron importantes, como la de Alberto Díaz Francés, Jesús Saldaña y Luis Lamberto González Cota; las dos primeras se integraron al Instituto de Biología y la última al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias entre 1993 y 1995, con el apoyo de la UNAM y la CONABIO para su adquisición. La importancia de tales colecciones radica en la cantidad de ejemplares y especies, así como por el número de localidades, especialmente del sur y sureste de México (**Llorente et al.**, 1996b).

Las sociedades. El papel de las sociedades fue de trascendencia en el desarrollo de la historia natural mexicana (**Maldonado Koerdell**, 1943), la primera sociedad entomológica fue la Sociedad Entomológica Mexicana, A. C. (SME), fundada el 29 de enero de 1952, con origen en la Sociedad Mexicana de Historia Natural (**Halffter**, 1996). Más adelante, 22 años después, el martes 17 de diciembre de 1974 se formó el acta constitutiva de lo "*que constituye la culminación del esfuerzo por agrupar en un organismo a todas aquellas personas interesadas en algún aspecto del estudio de las mariposas*" (**Beutelspacher**, 1975). El Sr. Claudio Beltrán tomó protesta a la primera mesa directiva (1975-1976) de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología A. C. (SML) conformada por nueve socios lepidopterólogos (Cuadro 14), en el primer directorio publicado en el *Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* (**Beutelspacher**, 1975a) había un total de 29 socios (Cuadro 15), todos ellos residían en el Distrito Federal y en el Estado de México. A partir de ese momento se realizaron sesiones mensuales en las que se presentaban temas relacionados con la publicación de la revista, recolección de material, revisiones taxonómicas, diapositivas e intercambio de opiniones (**Beutelspacher**, 1975b). En los Cuadros 14 a 16 se pueden ver las mesas directivas, el número de socios y los presidentes de la SML desde su formación.

Entre los objetivos principales de esta asociación, de acuerdo con sus estatutos, están: 1) el estudio de los lepidópteros mexicanos; 2) la difusión de estos conocimientos por todos los medios a su alcance; 3) incrementar las colecciones científicas de consulta y las de los propios miembros de ésta; 4) la protección de especies de importancia faunística; 5) reuniones culturales y científicas; 6)

Cuadro 14. Mesas Directivas de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología.

Período	Puesto	Persona	Período	Puesto	Persona	
1975-1976	Presidente	Carlos R. Beutelspacher		Primer Vocal	Adolfo White López	
	Vicepresidente	Roberto De la Maza Ramírez		Segundo Vocal	Sergio Hernández Tobías	
	Secretario	Javier De la Maza Elvira		Tercer Vocal	Rafael Turrent Díaz	
	Tesorero	Alberto Díaz Francés		Cuarto Vocal	Enrique Fuentes	
	Primer Vocal	Luis E. Castillo Alarcón		Quinto Vocal	Antonio Martínez Conde	
	Segundo Vocal	Adolfo White López		1988-1989	Presidente	Javier De la Maza Elvira
	Tercer Vocal	Jorge White López			Vicepresidente	Lee D. Miller
	Cuarto Vocal	Carlos Velásquez Márquez			Secretario	Adolfo White López
	Quinto Vocal	Jorge Llorente Bousquets			Tesorero	Alberto Díaz Francés
1977-1978	Presidente	Roberto De la Maza Elvira	Primer Vocal		Luis López del Paso	
	Vicepresidente	Jorge Llorente Bousquets	Segundo Vocal	Sergio Hernández Tobías		
	Secretario	Javier De la Maza Elvira	Tercer Vocal	Rafael Turrent Díaz		
	Tesorero	Alberto Díaz Francés	Cuarto Vocal	Roberto De la Maza Elvira		
	Primer Vocal	Rafael Turrent Díaz	Quinto Vocal	Jorge White López		
	Segundo Vocal	Luis G. López del Paso	1990-1991	Presidente	Javier De la Maza Elvira	
	Tercer Vocal	Carlos Velásquez Márquez		Vicepresidente	Lee D. Miller	
	Cuarto Vocal	Marco A. Sorcini Gaona		Secretario	Adolfo White López	
	Quinto Vocal	Jorge White López		Tesorero	Alberto Díaz Francés	
1979-1980	Presidente	Roberto De la Maza Elvira		Primer Vocal	Luis López del Paso	
	Vicepresidente	Gerardo Lamas Müller	Segundo Vocal	Sergio Hernández Tobías		
	Secretario	Javier De la Maza Elvira	Tercer Vocal	Rafael Turrent Díaz		
	Tesorero	Alberto Díaz Francés	Cuarto Vocal	Roberto De la Maza Elvira		
	Primer Vocal	Jorge Soberón Mainero	Quinto Vocal	Jorge White López		
	Segundo Vocal	Rafael Turrent Díaz	1993-1995	Presidente	Adolfo White López	
	Tercer Vocal	Agustín Arroyo		Vicepresidente	Olaf H. H. Mielke	
	Cuarto Vocal	Luis López del Paso		Secretario	Rafael Turrent	
	Quinto Vocal	Antonio Martínez Conde		Tesorero	Alberto Díaz Francés	
1981-1982	no esta en la rev			Primer Vocal	Jesús Saldaña Martínez	
	1982-1983	Presidente	Javier De la Maza Elvira	Segundo Vocal	Fernando Hernández Baz	
		Vicepresidente	Gerardo Lamas Müller	Tercer Vocal	Jorge White López	
		Secretario	Luis López del Paso	Cuarto Vocal	Roberto De la Maza Ramírez	
		Tesorero	Alberto Díaz Francés	Quinto Vocal	Luis López del Paso	
		Primer Vocal	Adolfo White López	1996-1997	Presidente	Adolfo White López
		Segundo Vocal	Rafael Turrent Díaz		Vicepresidente	Olaf H. H. Mielke
		Tercer Vocal	Luis L. González Cota		Secretario	Luis López del Paso
		Cuarto Vocal	Enrique Fuentes		Tesorero	Roberto De la Maza Elvira
Quinto Vocal		Antonio Martínez Conde	Primer Vocal		Roberto De la Maza Ramírez	
1984-1985	Presidente	Javier De la Maza Elvira	Segundo Vocal	Rafael Turrent Díaz		
	Vicepresidente	Gerardo Lamas Müller	Tercer Vocal	Ma. Eugenia Díaz Batres		
	Secretario	Luis López del Paso	Cuarto Vocal	Jorge White López		
	Tesorero	Alberto Díaz Francés	Quinto Vocal	Jesús Saldaña Martínez		
	Primer Vocal	Adolfo White López	1998-2000	Presidente	Adolfo White López	
	Segundo Vocal	Rafael Turrent Díaz		Vicepresidente	Olaf H. H. Mielke	
	Tercer Vocal	Sin información		Secretario	Rafael Turrent Díaz	
	Cuarto Vocal	Enrique Fuentes		Tesorero	Roberto De la Maza Elvira	
	Quinto Vocal	Antonio Martínez Conde		Primer Vocal	Jesús Saldaña Martínez	
1986-1987	Presidente	Javier De la Maza Elvira	Segundo Vocal	Fernando Hernández Baz		
	Vicepresidente	Gerardo Lamas Müller	Tercer Vocal	Jorge White López		
	Secretario	Luis López del Paso	Cuarto Vocal	Roberto De la Maza Ramírez		
	Tesorero	Alberto Díaz Francés	Quinto Vocal	Luis López del Paso		

Cuadro 15. Número de socios por año de la Sociedad Mexicana de lepidopterología A. C.

Año	Número de socios
1975	71 (incluye 9 fundadores)
1976	99
1977	91
1978	81
1979	94
1980	109
1981-2000	No fue publicado

Información obtenida a partir de los directorios de socios aparecidos en el *Boletín Informativo de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*

Cuadro 16. Presidentes de la Sociedad Mexicana de lepidopterología A. C.

Presidente	Período
Carlos R. Beutelspacher	1975-1977
Roberto de la Maza Elvira	1977-1981
Javier de la Maza Elvira	1982-1992
Adolfo White López	1993-2000

Información obtenida a partir de los directorios de socios aparecidos en el *Boletín Informativo* y de la *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*

publicación de un boletín, etc. El principal promotor de la SML fue Carlos Beutelspacher, en aquel tiempo investigador del Instituto de Biología de la UNAM y que figuró como primer presidente (Cuadro 16); entre sus miembros fundadores estuvieron Roberto de la Maza Ramírez, Alberto Díaz Francés, Jorge Llorente Bousquets y otros que conformaron la primera mesa directiva (Cuadro 14). Desde su inicio esta sociedad publicó una revista, un boletín, además de cuatro números especiales, y años más tarde (1981) organizó una reunión internacional de lepidopterólogos en conjunto con la reunión anual de *Lepidopterists' Society*, en Cocoyoc, Morelos.

La sociedad formó una biblioteca y reeditó el *Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos* de Hoffmann, en 1976; *Catálogos y listas regionales de mariposas de América Latina (Rhopalocera)* de Lamas (1978); *Guía ilustrada de las mariposas mexicanas* (Parte I: Papilionidae) de Díaz Francés y De la Maza (1978), entre otras publicaciones.

En cuanto a los lepidopterólogos mexicanos en sociedades internacionales podemos decir que han perteneci-

do a los cuerpos directivos de la "International Society of Lepidopterology" Leonila Vázquez, Carlos Beutelspacher, Jorge Llorente (en dos ocasiones), Javier De la Maza y Manuel Balcázar, quienes han fungido en puestos de presidente o vicepresidente. Han sido miembros del comité de *Tropical Lepidoptera* Jorge Llorente y Manuel Balcázar. Y de la Sociedad Hispano-Luso-Americana (SHILAP), Carlos Beutelspacher es miembro honorario. Varios de ellos también han fungido como árbitros de las publicaciones de esas asociaciones científicas y con frecuencia publicaron en éstas.

Consideraciones finales. De acuerdo con las etapas propuestas por Llorente *et al.* (1996b) para la lepidopterología mexicana, y a partir de los elementos analizados, se puede concluir que la institucionalización y profesionalización formal acaecida en esta disciplina data del siglo XX. Aunque a finales del siglo XIX se iniciaron los estudios formales de entomología en nuestro país, y se vislumbró su profesionalización, se fundaron centros de enseñanza e investigación, museos, colecciones, sociedades y publicaciones periódicas que trataron del tema; entre las más significativas estuvieron: el Museo Nacional (1868-1908), la Sociedad Científica Antonio Alzate (1884-1932), la Sociedad Mexicana de Historia Natural (1868-1914), *La Naturaleza* (1869-1914) y las *Memorias de la Sociedad Científica Antonio Alzate* (1887-1932). Sin embargo, esta estructura institucional se perdió, se produjo una ruptura como resultado de la discontinuidad producida por la Revolución y fue hasta después de 1921 cuando, con una nueva estructura, política, social y educativa, se generaron las bases para la instauración y consolidación de la institucionalización de la entomología y la taxonomía en nuestro país; es claro que ninguna de las instituciones y publicaciones antecesoras (Fig. 1) participó directamente en la formación de las nuevas, aunque supuestamente hayan sido su inspiración (Barrera, 1955; Beltrán, 1971). Por lo tanto podemos decir que la taxonomía mexicana (al igual que la biología) del siglo XX fue independiente de la que se desarrolló en el siglo XIX, en especial de su segunda mitad (1950-2000), lo cual se aplica a la lepidopterología. Tal vez la labor de diletantes haya sido algo distinta, pero ésta casi siempre estuvo ligada a la actividad de los profesionales, fueran extranjeros o nacionales.

Fue con la revolución mexicana, las dos guerras mundiales y la guerra civil española, como antecedente y contexto, que se constituyó la entomología nacional, y con mayor formalidad a partir de los 50's, culminando en la estructura institucional actual. En la primera mitad del siglo XX la situación de la entomología en México, como en general la de la biología, era limitada, existía un ejercicio

profesional en el área, pero la enseñanza y la investigación se cultivaban en pocos centros, por muy pocos individuos y con escasa interrelación. La existencia de algunos hombres ilustres no cambió lo restringido del ámbito; quizás la rama más desarrollada fue la entomología agrícola (**Barre-ra**, 1955; **Ortega et al.**, 1965; **Halffter**, 1997).

Puede decirse con seguridad que fue durante la segunda mitad del siglo XX que se estableció el estudio sistematizado e institucionalizado de la taxonomía mexicana, que la principal tarea de los taxónomos fue realizar el inventario y caracterizar a las especies (caracteres, descripciones y faunística principalmente), pero hubo intentos importantes de hacer estudios evolutivos y aportes teóricos, resultado congruente con el contexto histórico que vivió el país en las últimas dos décadas.

Si se considera que en México se estima la existencia de aproximadamente 25,000 especies de lepidópteros y se han registrado cerca de 20.000 (**Heppner**, com. pers.), entonces es clara la necesidad de impulsar y fomentar la formación de lepidopterólogos así como las colecciones y estudios sobre el tópico. Una de las ventajas de conocer nuestra historia es utilizarla para no cometer los mismos errores del pasado y analizarla para establecer perspectivas, planificar estrategias y aplicar acciones que nos permitan abordar el futuro de una manera más consciente.

Agradecimientos

Al Instituto de Biología de la UNAM por permitirnos la consulta del acervo bibliográfico y en especial al personal de la Biblioteca por su apoyo. A todos aquellos investigadores que nos facilitaron material bibliográfico, en especial a Anita Hoffmann, Juan José Morrone y José Palacios. También a Manuel Balcázar, Carlos Beutelspacher, Jorge León, Carmen Pozo e Isabel Vargas Fernández, por facilitarnos sus *curricula vitarum*. A Juan J. Morrone y Ana Barahona por su asesoría, así como a Gerardo Lamas por sus opiniones. Los resultados de este proyecto se obtuvieron gracias al apoyo del proyecto PAEP-101315, DGEP y CONACYT becaria 130009; así también a los proyectos de CONACYT 32002 y 36488, y DGAPA-IN 218502.

Bibliografía

- Anónimo**. 1975. Directorio. *Bol. Inf. Soc. Mex. Lep.*, 1(1): 6-7.
- Aguilar y Santillán, R & C. Mendizábal**, 1934. *Índice general por autores y materias de los tomos 1-52 (1887-1931) de las memorias y de la revista de la Sociedad Científica Antonio Alzate*. Academia Nacional de Ciencias Antonio Alzate, México, 179 p.
- Barrera, A.** 1955. Ensayo sobre el desarrollo histórico de la entomología en México. *Rev. Soc. Mex. Ent.*, 1 (1-2): 23-38.
- Barrera, A.** 1974. Las colecciones científicas y su problemática en un país subdesarrollado: México. *Biología*, 4 (1): 12-19.
- Beltrán, E.** 1948. *La Naturaleza*. Periódico científico de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. 1869-1914. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 9: 145-174.
- _____. 1951b. La Revista Mexicana de Biología (1920-1935). Nota bibliográfica e índice de sus diez y siete tomos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 12: 375-392.
- _____. 1969b. La Dirección de Estudios Biológicos de la Secretaría de Fomento y el Instituto de Biología de la Unam. *An. Soc. Mex. Hist. Cien. Tec.*, 1: 105-141.
- _____. 1977. Medio siglo de recuerdos de un biólogo mexicano. Sociedad Mexicana de Historia Natural. 493 p.
- Beutelspacher, C. R. B.** 1972. *Como hacer una colección de mariposas*. UNAM, México.
- _____. 1975a. Editorial. *Bol. Inf. Soc. Mex. Lep.*, 1(1): 1
- _____. 1975b. Editorial. *Bol. Inf. Soc. Mex. Lep.*, 1(2): 1
- _____. 1985. Trayectoria docente y científica de la Doctora Leonila Vázquez García. *An. Inst. Biol., UNAM Serie Zoolo-gía*, 56(1): 1-10.
- _____. & W. HOWE. 1984. *Mariposas de México. Fascículo I: Papilionidae* La Prensa Médica Mexicana, México, D.F. 128 p.
- _____. 1992. Catálogo de la colección Roberto Müller (Lepidoptera: Heterocera) del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. *Cuadernos* 15: 1-465. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Blackwelder R. E.** 1967. *Taxonomy*. John Wiley & Sons, Inc. USA, 698 p.
- Brailovsky, H.** 1993. Colecciones Nacionales del Instituto de Biología. Entomología, pp. 67-110. En: Brailovsky H. & B. Gómez. 1993. *Las colecciones del Instituto de Biología*. Instituto de Biología UNAM,
- Butanda, A & P. Ramírez.** 1997. *Índice acumulativo de los anales del instituto de biología*. Volúmenes 1 a 67, 1930-1996. Instituto de Biología, UNAM, 235 p.
- De La Maza, J. & R. G. De La Maza.** 1985a. La fauna de mariposas de Boca del Chajul, Chiapas, México. I. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, 9: 23-44.
- _____. 1985b. La fauna de mariposas de Boca del Chajul, Chiapas, México. II. *Rev. Soc. Mex. Lep.*, 10:1-24.
- De La Maza, R. E. & J. E. De La Maza.** 1993. *Mariposas de Chiapas*. Espejo de Obsidiana, México 223 p.
- _____. & **R. D. Turrent.** 1985. *Mexican Lepidoptera: Eurytelinae I*. Publicaciones Especiales 4. Sociedad Mexicana de Lepidopterología. México. 44 p + 43 mapas + 12 láminas.
- De La Maza, R. R.** 1987. *Mariposas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, S.A. de C.V., México, D.F. 302 p.
- De La Maza, R. P.** 1976. La mariposa y sus estilizaciones en las culturas Teotihuacana (200 a 750 d.C.) y Azteca (1325 a 1521 d.C.). *Rev. Soc. Mex. Lep.*, 2 (1): 39-48.
- Díaz, A. F. & J. De La Maza.** 1978. Guía ilustrada de las mariposas de México (Parte I: Papilionidae). Sociedad Mexicana de Lepidopterología, Publicaciones especiales, 3: 1-15. México.
- Díaz, M. E. B. & A. Barrera.** 1981. La colección Müller de Lepidoptera en el Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. *Folia Entomol. Mex.*, 49: 35-40.

- Escalante, T., J. Llorente, D. Espinosa & J. M. Soberón.** 2000. Bases de datos y sistemas de información. Aplicaciones en biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **24**(92): 325-341.
- Fernández del Castillo, F.** 1956. *Historia de la Academia Nacional de Medicina de México*. Fournier, México, 227 p.
1959. *Bibliografía de la Academia Nacional de Medicina 1936-1956*. Fournier, México, 397 p.
- Flores, O & P. Gerez.** 1989. *Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo*. Inireb-Conservation International. México.
- Gío Argáez R. & Rivas G.** 1993. Contribución de la Sociedad Mexicana de Historia Natural al estudio de la Biodiversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, **44**: 19-49.
- Godman, F.D. & O. Salvin.** 1879-1901. *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. London, Dulach & Co., B. Quaritch.
- Guerra, F.** 1950. *Bibliografía de la materia médica mexicana*. Fournier, México. 423 p.
- Halffter, G. & V. Halffter.** 1998. Instituto de Ecología, pp. 45-81. En: *Historia de las instituciones SEP-CONACyT*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Halffter, G.** 1980. Los museos de historia natural: alternativas de nuestros días. *Folia Entomol. Mex.*, **46**: 7-17.
- _____. 1996. Una visión de la Sociedad Mexicana de entomología en su XLIV Aniversario. *Folia Entomol. Mex.*, **96**: 1-13.
- _____. 1997. La Sociedad Mexicana de Entomología a 44 años de su fundación, pp. 69-76. En: C. Deloya. *La Sociedad Mexicana de entomología: pasado, presente y futuro*. Sociedad Mexicana de Entomología, México.
- _____. 2001. El Instituto de Ecología. Crónica de su fundación y desarrollo. *Acta Zool. Mex. (nueva serie)*, **82**: 137-149.
- Herrera, A. L.** 1921. La biología en México durante un siglo, pp. 488-504. En: Herrera, A. L. *Biología y plasmogenia*, Secretaría de Fomento, México.
- Hoffmann, A.** 1992. Carlos Cristian Hoffmann (1866-1942). *Anales Inst. Biol., UNAM*, **63** (1): 169-171.
- _____. 1995a. Leonila Vázquez García. *Dugesiana*, **2**(2): 1-2.
- _____. 1995b. In Memoriam. Leonila Vázquez García (1911-1995). *Folia Entomol. Mex.*, **93**: 1-6.
- _____; **J. L. Cifuentes & J. Llorente.** 1993. *Historia del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la UNAM*. Prensa Ciencias, UNAM, 469 p.
- Hoffmann, C. C.** 1932. Roberto Müller y su importancia en el conocimiento de los lepidópteros de México. *Anales Inst. Biol., UNAM*, **3**: 133-148.
- _____. 1976. *Catálogo Sistemático y Zoogeográfico de los Lepidópteros Mexicanos*. Reimpreso por la Sociedad Mexicana de Lepidopterología, Publicaciones especiales 1: 1-214.
- Imernar.** 1999. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. Versión en CD del texto completo de la revista (1938-1999).
- Lamas, G.** 1978. *Catálogos y listas regionales de mariposas de América Latina (Rhopalocera)*. Sociedad Mexicana de Lepidopterología. Publicaciones Especiales, **2**: 1-44. México.
- _____. 1986. Ilustraciones Inéditas de Lepidópteros Mexicanos de la Expedición de Sesse y Moziño (1787-1803). *Rev. Soc. Mex. Lep.*, **10**(2): 27-34.
- _____. 1992. Síntesis histórica de la lepidopterología en Latinoamérica. *Publ. Esp. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM*, **5**: 75-97.
- Lamas, G., R. G. Robbins & W. D. Field.** 1995. *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. (J. B. Heppner, Ed.) Vol. 124. *Bibliography of Butterflies: An Annotated Bibliography of the Neotropical Butterflies and Skippers (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperoidea)*. Scientific Publishers, Inc. 463 p.
- León, L. J. Llorente, H. Benítez, A. Navarro, O. Flores & A. Luis.** 1994. *El Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", 15 años de trayectoria académica*. Facultad de Ciencias UNAM, 81 p.
- Llorente, J., P. Koleff & H. Benítez.** 2000. *Síntesis del estado de las colecciones biológicas mexicanas. Resultados de la encuesta «inventario y diagnóstico de la actividad taxonómica en México 1996-1998»*. Conabio, México, 143 p.
- _____ & **A. Luis.** 1992. Conservation-oriented analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea). En *Biological Diversity of Mexico: origins and distributions*. (T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa eds.) Oxford University Press.
- _____. 1998. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea), pp. 149-178. En *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM.
- Llorente, J. B., A. M. Luis, I. F. Vargas & J. Soberón.** 1996b. Papilionoidea (Lepidoptera), pp. 531-548. En *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. (J. Llorente, A. García & E. González eds.). Instituto de Biología, UNAM. México,
- _____ & **A. D. Warren.** 1996c. Lista de las mariposas del estado de Jalisco, México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, **46**: 35-48.
- Llorente, J., P. Escalante, R. Ayala, O. Flores, A. Garcés, T. Jiménez, J. Juárez, L. León, A.M. Luis, A. Navarro, L. Pérez, D. Pinzón, E. Romo & R. López.** 1984. *Las colecciones zoológicas de la Facultad de Ciencias: acervo del Museo de Zoología «Alfonso L. Herrera»*. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 48 p.
- Llorente, J. B., A. M. García, E. González & C. Cordero.** 1996a. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México, pp. 3-14. En *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. (J. Llorente, A. García & E. González eds.). Instituto de Biología, UNAM. México.
- Llorente, J., L. Oñate, A. Luis & I. Vargas.** 1998. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución Geográfica e Ilustración*. UNAM, 235 p.
- López-Ochoterena, E & J. Ramírez-Pulido.** 1999. La Zoología en México. Contribuciones, estado actual y perspectivas, pp. 212-254. En: *Las ciencias naturales en México*. FCE, México. Aréchiga, H. & C. Beyer. (Coord.)
- Lot H. A.** 1994. Las colecciones biológicas nacionales de México: Colecciones del Instituto de Biología UNAM. *Inst. Symp & Fidt World Congress on Preserv. and Conserv. of Nat Hist. Col.*, **2**: 3-15.
- Luis A. M. & J. B. Llorente.** 1990. Mariposas en el Valle de México: Introducción e Historia. 1. Distribución local y estacional de

- los Papilionoidea de la Cañada de los Dínamos, Magdalena Contreras, D. F., México. *Folia Entomol. Mex.*, 78: 95-198.
- _____. 1993. Mariposas, pp 307-385. En: Luna y Llorente (Comps.) *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- _____; **I. F. Vargas & A. L. Gutiérrez**. 2000. Síntesis preliminar del conocimiento de los Papilionoidea (Lepidoptera: Insecta) de México, pp. 275-285. En *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000* (Martín-Piera, F. J. J. Morrone & A. Melic (Eds.). Vol. 1, SEA, Zaragoza, 2000.
- ____; **A. D. Warren**. (2003). Biodiversity and biogeography of mexican butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 105(1): 209-224.
- Luis, A. M., I. F. Vargas & J. B. Llorente**. 1991. Lepidoptero fauna de Oaxaca I. Distribución y Fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publ. Esp. Mus. Zool. UNAM*, 3: 1-121.
- _____. 1996. Síntesis de los Papilionoidea (Rhopalocera: Lepidoptera) del estado de Veracruz. *Folia Entomol. Mex.*, 93: 91-133.
- Macías, S.** 1914a. Nota breve sobre la clasificación del gusano blanco de maguey, usado como alimento en la ciudad de México. *La Naturaleza*, 3(1): 180-182.
- _____. 1914b. Nota acerca de la Llamadora. *Papilio daunus*, Boisid., del Valle de México. *La Naturaleza*, 3(1): 182-184.
- Maldonado-Koerdell, M.** 1943. Las sociedades científicas en el desarrollo de las ciencias naturales mexicanas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 5: 171-190.
- Martínez Báez, M.** 1961. La Biología Médica en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 22: 185-215.
- Mayr, E.** 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc. Graw-Hill. Nueva York.
- Michán, L.** 2001. Base de Datos TaxMeXX. (estructurada en Microsoft Access). Inéd.
- _____. 2003. Teorías Métodos y conceptos de la taxonomía en México durante el siglo XX. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Museo de Zoología «Alfonso L. Herrera», Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM.
- ____; **S. Gorbea**. (en prensa). Análisis de la dispersión bibliográfica de la taxonomía en México durante el siglo XX. *Revista Española de Documentación Científica*.
- ____; **J. Llorente-Bousquets**. (Comps.). 1999. La taxonomía en México en la segunda mitad del siglo XX, autores y revistas nacionales. *Publ. Doc. Mus. Zool.*, Fac. Ciencias, UNAM, 3:1-349.
- _____. (2002). Hacia una historia de la entomología en México, pp. 1-52. En J. Llorente & J. J. Morrone (Eds.) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Volumen III. México.
- ____; **J. J. Morrone**. 2002. La historia de la taxonomía de Coleoptera en México. Una primera aproximación. *Folia Entomol. Mex.*, 86:.
- Microsoft Office**. 2000. Access, Excel. Microsoft Corporation 1983-1999.
- Navarro, A. S. & J. B. Llorente**. 1994. Museos y la conservación de la biodiversidad, pp 229-257. En: *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica-UNAM. México.
- Ochoterena, I.** 1942. Don Carlos C. Hoffmann 1866-1942. *Anales Inst. Biol., UNAM*, 13 (2): 722-723.
- Ortega, A., G. Halffter y D. Enkerlin**. 1965. Problemas actuales de la entomología en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 26: 249-262.
- Ortega, M., J. L. Godínez y G. Vilaclara**. 1996. *Relación Histórica de los antecedentes y orígenes del Instituto de Biología*. IBUNAM, México, 97p.
- Papavero, N. & J. Llorente (Comps.)** 1999. *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica* (Colecciones, Bibliografía, Ilustración y Nomenclatura). Fondo de Cultura Económica, 320 p.
- Pescador, A.** 1994. Manual de Identificación de mariposas de la familia Sphingidae (Lepidoptera) de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Cuadernos* 22: 1-103. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Raguso, R. & J. Llorente**. 1997. Papilionoidea, pp 257-291. En: González, E. S, R. Dirzo & R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Reyes-Castillo, P.** 1980. Problemas de las colecciones científicas en los países en desarrollo. *Folia Entomol. Mex.*, 46: 19-27.
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.*, 14:3-21.
- Seitz, A. (Ed.)**. 1924. *The Macrolepidoptera of the World. The American Rhopalocera*. Stuttgart, Alfred Kernem.
- Smith H. M.** 1942. The publication dates of "La Naturaleza". *Lloydia*, 5: 95-96.
- Selander, R. B. & P. Vaurie**. 1962. A gazeteer to accompany the "Insecta" volumes of the "Biología Centrali-Americana". *Amer. Mus. Novit.*, 2099: 1-70.
- SNI**. 2001. Estadísticas básicas del SNI. En: <http://www.conacyt.mx/sni/index.html>.
- Soberón, J. & J. Llorente**. 1993. La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad de México (CONABIO). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 44: 3-17.
- Vargas, I., J. Llorente y A. Luis**. 1991. Lepidoptero fauna de Guerrero I: distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Atoyac. *Publ. Esp. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM*, 2: 1-127.
- Vargas, I. F., J. B. Llorente & A. M. Luis**. 1994. Listado Lepidoptero faunístico de la Sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). *Folia Entomol. Mex.*, 86: 41-178.
- Vargas, I., A. Luis, J. Llorente & A. D. Warren**. 1996. Mariposas diurnas de Jalisco. *Dugesiana*, 3(1): 1-20.
- Vargas, L.** 1962. Carlos C. Hoffmann en la parasitología mexicana. *An. Inst. Biol., UNAM*, 33(1-2): 403-406.
- Warren, A. D.** 2000. Hesperioidea (Lepidoptera), pp. 535-580. En *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. II. Fac. Ciencias, UNAM.
- I. Vargas, A. Luis & J. Llorente**. 1998. Butterflies of the state of Colima, México. *Jour. Lep. Soc.*, 52(1): 40-72.
- Zaragoza-Caballero, S. & C. R. B. Beutelspacher**. 1995. Doctora Leonila Vázquez García. *In memoriam. An. Inst. Biol., UNAM, Serie Zoológica*, 66(1); 137-145.

Recibido el 15 de junio de 2003.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

APÉNDICE 1

Endemismo en México de Papilionoidea y Hesperioidea (tomado de Luis *et al.*, 2003)

Géneros Endémicos a México: *Baronia* (Papilionidae), *Prestonia*, *Eucheira* (Pieridae), *Zobera*, *Aegiale*, y *Turnerina* (Hesperiidae).

Las especies en negritas son endémicas a México;
sin negritas solo las subespecies son endémicas

PAPILIONIDAE

Baroniinae

- Baronia brevicornis brevicornis* Salvin, 1893
Baronia brevicornis rufodiscalis J. Maza & J. White, 1987

Papilioninae

- Battus philenor orsua* (Godman & Salvin, 1889)
Battus philenor acauda (Oberthür, 1880)
Battus laodamas iopas (Godman & Salvin, 1897)
Battus eracon (Godman & Salvin, 1897)
Parides alopis (Godman & Salvin, 1890)
Parides erithalion trichopus (Rothschild & Jordan, 1906)
Parides panares panares (Gray, [1853])
Protographium agesilaus fortis (Rothschild & Jordan, 1906)
Protographium epidaus tepicus (Rothschild & Jordan, 1906)
Protographium epidaus fenochionis (Salvin & Godman, 1868)
Protographium thyastes occidentalis (R. G. Maza, 1982)
Mimoides ilus occiduus (Vázquez, 1956)
Mimoides thymbraeus aconophos (Gray, [1853])
Heraclides erostratus erostratinus (Vázquez, 1947)
Heraclides erostratus vazquezae (Beutelspacher, 1986)
Heraclides rogeri rogeri (Boisduval, 1836)
Heraclides torquatus mazai (Beutelspacher, 1974)
Heraclides astyalus bajaensis (J. W. Brown & Faulkner, 1992)
Pterourus esperanza (Beutelspacher, 1975)
Pterourus glaucus alexiades (Hopffer, 1865)
Pterourus glaucus garcia (Rothschild & Jordan, 1906)
Pterourus palamedes leontis (Rothschild & Jordan, 1906)
Pterourus abderus abderus (Hopffer, 1856)
Pterourus abderus baroni (Rothschild & Jordan, 1906)
Pterourus garamas (Geyer, [1829])
Pterourus menatius morelius (Rothschild & Jordan, 1906)

PIERIDAE

Dismorphiinae

- Enantia mazai mazai* Llorente, 1984
Enantia mazai diazi Llorente, 1984
Lieinix lala turrenti J. Maza & R. G. Maza, 1984
Lieinix neblina J. Maza & R. G. Maza, 1984
Lieinix nemesis nayaritensis Llorente, 1984
Dismorphia amphione lupita Lamas, 1979
Dismorphia amphione isolda Llorente, 1984
Dismorphia crisis alvarezi J. Maza & R. G. Maza, 1984
Dismorphia eunoe eunoe (Doubleday, 1844)
Dismorphia eunoe popoluca Llorente & Luis, 1988
Dismorphia eunoe chamula Llorente & Luis, 1988

Coliadinae

- Phoebis agarithe fisheri* (H. Edwards, 1883)
Prestonia clarki Schaus, 1920
Eurema agave millerorum Llorente & Luis, 1987

Pierinae

- Anthocharis cethura bajacalifornia* J. Emmel, T. Emmel & Mattoon, 1998
Paramidea limonea (Butler, 1871)
Euclioe guaymasensis Opler, 1987
Hesperocharis crocea jaliscana (Schaus, 1898)
Hesperocharis graphites avivolans (Butler, 1865)
Eucheira socialis socialis Westwood, 1834
Eucheira socialis westwoodi Beutelspacher, 1984
Catantacta flisa oaxaca Beutelspacher, 1986
Catantacta nueva especie
Catantacta nimbice nimbice (Boisduval, 1836)
Catantacta teutila flavifaciata Beutelspacher, 1986
Catantacta teutila teutila (Doubleday, 1847)
Pereute charops charops (Boisduval, 1836)
Pereute charops leonilae Llorente, 1986
Pereute charops sphocra Draudt, 1931
Melete polyhymnia serrana R. G. Maza, 1984
Perrhybris pamela chajulensis J. Maza & R. G. Maza, 1989
Perrhybris pamela mapa J. Maza & R. G. Maza, 1989
Ascia monuste raza Klots, 1930
Ganyra howarthi (Dixey, 1915)

NYMPHALIDAE

Heliconiinae

- Actinote stratonice oaxaca* (L. Miller & J. Miller, 1979)
Actinote guatemalena guerrerensis J. Maza, 1982
Actinote guatemalena veraecrucis Jordan, 1913
Eueides isabella nigricornis R. G. Maza, 1989
Heliconius erato cruentus Lamas, 1998
Speyeria nokomis wenona dos Passos & Grey, 1945
Speyeria nokomis melaena Mooser & García, 1979
Speyeria nokomis coerulea (Holland, 1900)

Nymphalinae

- Nymphalis cyanomelas* (Doubleday, [1848])
Polygonia g-argenteum (Doubleday, 1848)
Polygonia haroldii (Dewitz, 1877)
Anartia amathea colima Lamas, 1995
Chlosyne kendallorum Opler, 1999
Chlosyne ehrenbergii (Geyer, [1833])
Chlosyne definita anastasia (Hemming, 1934)
Chlosyne definita schausi (Godman, 1901)
Chlosyne endeis endeis (Godman & Salvin, 1894)
Chlosyne gaudialis wellingi L. Miller & Rotger, 1979
Chlosyne eumeda (Godman & Salvin, 1894)
Chlosyne marina (Geyer, 1837)
Chlosyne melitaeoides (R. Felder 1867)
Chlosyne janais gloriosa Bauer, 1960
Chlosyne janais marianna Röber, [1914]
Chlosyne rosita mazarum L. Miller & Rotger, 1979
Chlosyne rosita riobalsensis Bauer, 1961

Thessalia cyneas cynisca (Godman & Salvin, 1882)
Thessalia leanira austrima Austin & M. J. Smith, 1998
Thessalia theona brocki Austin & M. J. Smith, 1998
Thessalia theona mullinsi Austin & M. J. Smith, 1998
Texola anomalus (Godman & Salvin, 1897)
Texola coracara (Dyar, 1912)
Texola elada elada (Hewitson, 1868)
Phyciodes pallescens (R. Felder, 1869)
Phyciodes mylitta mexicanus Hall, 1928
Anthanassa alexon (Godman & Salvin, 1889)
Anthanassa ptolyca amator (Hall, 1929)
Anthanassa sitalces cortesi (Hall, 1917)
Anthanassa otanes cyno (Godman & Salvin, 1889)
Anthanassa otanes oaxaca Beutelspacher, 1990
Castilia chinantlensis (R. R. Maza, 1978)

Limenitidinae

Myscelia cyananthe diaziana R. G. Maza & J. Maza, 1985
Myscelia cyananthe skinneri Mengel, 1894
Myscelia cyananthe streckeri Skinner, 1889
Myscelia cyaniris alvaradia R. G. Maza & Díaz, 1982
Catonephele cortesi R. G. Maza, 1982
Eunica malvina almae Vargas, Llorente & Luis, 1998
Hamadryas amphinome mazai Jenkins, 1983
Hamadryas atlantis lelaps Godman & Salvin, 1883
Hamadryas glauconome grisea Jenkins, 1983
Hamadryas guatemalena marmarice (Frühstorfer, 1916)
Hamadryas honorina (Frühstorfer, 1916)
Pyrrhogyra edocla paradisea R. G. Maza & J. Maza, 1985
Temenis laothoe quilapayunia R. G. Maza & Turrent, 1985
Epiphile adrasta escalantei Descimon & Mast, 1979
Bolboneura sylphis beatrix R. G. Maza, 1985
Bolboneura sylphis lacandona R. G. Maza & J. Maza, 1985
Bolboneura sylphis veracruzana Draudt, 1931
Diaethria astala asteroidea R. G. Maza & R. R. Maza, 1985
Diaethria asteria (Godman & Salvin, 1894)
Diaethria salvadorensis mixteca J. Maza, 1977
Callicore astarte casta (Salvin, 1869)
Callicore texa grijalva R. G. Maza & J. Maza, 1983
Callicore texa loxicha R. G. Maza & J. Maza, 1983
Callicore tolima tehuana R. G. Maza & J. Maza, 1983
Adelpha milleri Beutelspacher, 1976
Adelpha boeotia oberthurii (Boisduval, 1870)
Adelpha diazi Beutelspacher, 1975
Adelpha diocles creton Godman, 1901
Adelpha leucerioides leucerioides Beutelspacher, 1975
Basilarchia archippus hoffmanni (Chermock, 1947)

Charaxinae

Archaeoprepona amphimachus baroni J. Maza, 1982
Archaeoprepona demophon occidentalis Stoffel & Descimon, 1974
Archaeoprepona demophoon mexicana Llorente, Descimon & Johnson, 1993
Archaeoprepona phaedra aelia (Godman & Salvin, 1889)
Prepona deiphile brooksiana Godman & Salvin, 1889
Prepona deiphile diaziana L. Miller & J. Miller, 1976
Prepona deiphile escalantiana Stoffel & Mast, 1973
Prepona deiphile ibarra Beutelspacher, 1982
Prepona deiphile lambertoana Llorente, Luis & González, 1992
Hypna clytemnestra mexicana Hall, 1917
Consul electra undescribed subspecies
Fountainea euryppyle glanzi (Rotger, Escalante & Coronado, 1965)
Fountainea halice martinezi (J. Maza & Díaz, 1978)

Fountainea halice maya (Witt, 1980)
Fountainea halice tehuana (Hall, 1917)
Fountainea nobilis rayoensis (J. Maza & Díaz, 1978)
Memphis schausiana (Godman & Salvin, 1894)
Memphis wellingi L. Miller & J. Miller, 1976

Morphiinae

Morpho achilles guerrenensis Le Moult & Réal, 1962
Morpho achilles montezuma Guenée, 1859
Iphimedeia telemachus oaxacensis Le Moult & Réal, 1962

Satyrinae

Cissia cleophes (Godman & Salvin, 1889)
Cyllopsis caballeroi Beutelspacher, 1982
Cyllopsis clinas (Godman & Salvin, 1889)
Cyllopsis diazi L. Miller, 1974
Cyllopsis dospassosi L. Miller, 1969
Cyllopsis hedemanni tamaulipensis L. Miller, 1974
Cyllopsis henshawi hoffmanni L. Miller, 1974
Cyllopsis jacquelineae L. Miller, 1974
Cyllopsis nayarit Chermock, 1947
Cyllopsis parvimaculata L. Miller, 1974
Cyllopsis perplexa L. Miller, 1974
Cyllopsis pertepida pertepida (Dyar, 1912)
Cyllopsis pertepida intermedia L. Miller, 1974
Cyllopsis pseudopephredo Chermock, 1947
Cyllopsis suivalens suivalens (Dyar, 1914)
Cyllopsis whiteorum L. Miller & J. Maza, 1984
Cyllopsis windi L. Miller, 1974
Euptychia fetna Butler, 1870
Euptychia rubrofasciata L. Miller & J. Miller, 1988
"Megisto" pellationia (Godman, 1901)
Megisto rubricata pseudoceophes L. Miller, 1976
Paramacera chinanteca L. Miller, 1972
Paramacera copiosa L. Miller, 1972
Paramacera xicaque rubrosuffusa L. Miller, 1972
Paramacera xicaque xicaque (Reakirt, [1867])
Splendeuptychia kendalli L. Miller, 1976
Taygetis mermeria griseomarginata L. Miller 1978
Taygetis uncinata Weymer, 1907
Taygetis weymeri Draudt, 1912
Pedaliodes nueva especie

Ithomiinae

Melinaea ethra flavicans Hoffmann, 1924
Oleria zea diazi J. Maza & Lamas, 1978
Callithomia hezia wellingi Fox, 1968
Episcada salvinia portilla J. Maza & Lamas, 1978
Pteronymia artena praedicta J. Maza & Lamas, 1982
Pteronymia rufocincta (Salvin, 1869)
Pteronymia simplex timagenes Godman & Salvin, 1889
Greta annette moschion (Godman, 1901)

LYCAENIDAE

Theclinae

Habrodais poodiae J. W. Brown & Faulkner, 1982

Eumaeinae

Micandra tongida Clench, 1971
Laothus erybathis (Hewitson, 1867)
Callophrys dospassosi Clench, 1981
Callophrys estela Clench, 1981
Symbiopsis nueva especie

Ministrymon nueva especie
Erora nueva especie
Thecla semones (Godman & Salvin, 1887)
Ipidecla miadora Dyar, 1916

Polyommatainae

Everes nueva especie
Euphilotes bernardino garthi Mattoni, 1989
Lycaeides melissa mexicana (Clench, 1965)

Riodininae

Euselasia catalaeca (R. Felder, 1869)
Euselasia hypophaea mexicana Lathy, 1926
Euselasia nueva especie
Mesosemia gemina J. Maza & R. G. Maza, 1980
Napaea danforthi A. Warren & Opler, 1999
Rhetus arcus beutelspacheri Llorente, 1987
Calephelis acapulcoensis McAlpine, 1971
Calephelis azteca McAlpine, 1971
Calephelis dreisbachi McAlpine, 1971
Calephelis huasteca McAlpine, 1971
Calephelis nemesis bajaensis McAlpine, 1971
Calephelis matheri McAlpine, 1971
Calephelis mexicana McAlpine, 1971
Calephelis montezuma McAlpine, 1971
Calephelis perditalis donahuei McAlpine, 1971
Calephelis sinaloensis sinaloensis McAlpine, 1971
Calephelis sinaloensis nuevoleon McAlpine, 1971
Calephelis yautepequensis R. G. Maza & Turrent, 1971
Caria melino Dyar, 1912
Caria stillaticia Dyar, 1912
Exoplisia nueva especie
Melanis cephise huasteca J. White & A. White, 1989
Melanis cephise acroleuca (R. Felder, 1869)
Emesis poeas Godman & Salvin, 1901
Emesis zela zela Butler, 1870
Apodemia hepburni remota Austin, 1991
Apodemia mormo dialeuca Opler & Powell, 1962
Apodemia mormo maxima A.G. Weeks, 1891
Apodemia murphyi Austin, 1988
Apodemia palmerii australis Austin, 1988
Apodemia phyciodoides Barnes & Benjamin, 1924
Apodemia hypoglaucia wellingi Ferris, 1985
Adelotypa eudocia (Godman & Salvin, 1897)
Theope villai Beutelspacher, 1981

HESPERIIDAE

Pyrrhopyginae

Pyrrhopyge chalybea chalybea (Scudder, 1872)
Pyrrhopyge tzotzili H. A. Freeman, 1969
Pyrrhopyge mulleri (Bell, 1934)
Pyrrhopyge araxes araxes (Hewitson, 1867)
Mysoria wilsoni H. A. Freeman, 1969

Pyrginae

Entheus crux Steinhauser, 1989
Epargyreus brodkorbi H. A. Freeman, 1966
Epargyreus deleoni H. A. Freeman, 1977
Typhedanus salas H. A. Freeman, 1977
Typhedanus nueva especie
Zestusa elwesi (Godman & Salvin, 1893)
Zestusa nueva especie
Codatractus cyledis (Dyar, 1912)

Codatractus uvydixa (Dyar, 1914)
Codatractus yucatanus H. A. Freeman, 1977
Ridens mercedes Steinhauser, 1983
Urbanus nueva especie #1
Urbanus dorantes calafia (R. C. Williams, 1926)
Urbanus nueva especie #2
Urbanus viridis H. A. Freeman, 1970
^a*Autochton pseudocellus* (Coolidge & Clemence, [1910])
Autochton siernador Burns, 1984
Thorybes nueva especie
Cephise mexicanus Austin & Mielke, 2000
Cogia aventinus (Godman & Salvin, 1894)
Cogia hippalus peninsularis L. Miller & MacNeill, 1969
Telemiades choricus (Schaus, 1902)
Mimia chiapaensis H. A. Freeman, 1969
Polyctor nueva especie
Myrinia raymundo H. A. Freeman, 1979
Bolla cybele Evans, 1953
Bolla fenestra Steinhauser, 1991
Bolla guerra Evans, 1953
Bolla litus (Dyar, 1912)
Bolla oriza Evans, 1953
Bolla solitaria Steinhauser, 1991
Staphylus nueva especie
Staphylus tepeca (Bell, 1942)
Staphylus tierra Evans, 1953
Zera eboneus (Bell, 1947)
Quadrus francesius H. A. Freeman, 1969
Pythonides mundo H. A. Freeman, 1979
Pythonides rosa Steinhauser, 1989
Zobera albopunctata H. A. Freeman, 1970
Zobera marginata H. A. Freeman, 1979
Zobera oaxaquena Steinhauser, 1991
Antigonus emorsa (R. Felder, 1869)
Antigonus funebris (R. Felder, 1869)
Systasea microsticta Dyar, 1923
Doberes hewitsonius (Reakirt, [1867])
Doberes sobrinus Godman & Salvin, 1895
Anastrus luctuosus Godman & Salvin, 1894
Camptopleura oaxaca H. A. Freeman, 1969
Chiomara georgina pelagica (Weeks, 1891)
Erynnis brizo mulleri (Draudt, 1923)
Erynnis mercurius (Dyar, 1926)
Erynnis meridianus fieldi Burns, 1964
Erynnis tristis pattersoni Burns, 1964
Heliopyrgus sublinea Schaus, 1902
Celotes nueva especie

Heteropterinae

Piruna ceracates (Hewitson, 1874)
Piruna cyclosticta (Dyar, 1920)
Piruna dampfi (Bell, 1942)
Piruna gyrans (Plotz, 1884)
Piruna jonka Steinhauser, 1991
Piruna kemneri H. A. Freeman, 1990
Piruna maculata H. A. Freeman, 1970
Piruna microsticta (Godman, 1900)
Piruna millerorum Steinhauser, 1991
Piruna mullinsi H. A. Freeman, 1991
Piruna purepecha A. Warren & Gonzalez, 1998
Piruna roeveri (L. Miller & J. Miller, 1972)
Piruna nueva especie #1
Piruna sina H. A. Freeman, 1970
Piruna nueva especie #2

Dalla bubobon (Dyar, 1921)
Dalla dividuum (Dyar, 1913)
Dalla faula (Godman, 1900)
Dalla kemneri Steinhauser, 1991
Dalla nueva especie
Dalla mentor Evans, 1955
Dalla nubes Steinhauser, 1991
Dalla steinhauseri H. A. Freeman, 1991

Hesperiinae

Synapte silna Evans, 1955
Synapte syracas (Godman, 1901)
Zariaspes mytheus Godman, 1900
Anihoptus macalpinei H. A. Freeman, 1969
Pheraeus covadonga covadonga H. A. Freeman, 1969
Pheraeus covadonga loxicha Steinhauser, 1991
Virga clenchi L. Miller, 1970
Monca jera Godman, 1900
Remella nueva especie
Cobalopsis zetus (Bell, 1942)
Turesis tabascoensis H. A. Freeman, 1979
Thoon wellingi H. A. Freeman, 1969
Enosis matheri H. A. Freeman, 1969
Ebusus ebusus nigrrior L. Miller, 1985
Carystoides escalantei H. A. Freeman, 1969
Carystoides abrahami H. A. Freeman, 1969
Carystoides floresi H. A. Freeman, 1969
Carystoides mexicana H. A. Freeman, 1969
Cynea nigricola H. A. Freeman, 1969
Decinea rindgei H. A. Freeman, 1968
Decinea mustea H. A. Freeman, 1979
Oeonus pyste Godman, 1900
Oarisma era Dyar, 1927
Adopaeodes bistriata Godman, 1900
Stinga nueva especie
Hesperia uncas gilberti MacNeill, 1964
Polites norae MacNeill, 1993
Polites pupillus (Plotz, 1883)
Polites puxillus (Mabille, 1891)
Polites sabuleti margaretae L. Miller & MacNeill, 1969
Ochlodes samenta Dyar, 1914
Poanes monticola (Godman, 1900)
"Poanes" benito H. A. Freeman, 1979
Paratrytone aphractioia Dyar, 1914
Paratrytone decepta L. Miller & J. Miller, 1972
Paratrytone kemneri Steinhauser, 1996
Paratrytone nueva especie #1
Paratrytone miahua Steinhauser, 1996
Paratrytone nueva especie #2
Paratrytone omiltemensis Steinhauser, 1996
Paratrytone nueva especie #3
Paratrytone pilza Evans, 1955
Paratrytone polyclea Godman, 1900
Paratrytone rhexenor Godman, 1900
Paratrytone nueva especie #4
Quasimellana sibilina Burns, 1994
Quasimellana agnesae (Bell, 1959)
Quasimellana mulleri (Bell, 1942)

"Mellana" gala (Godman, 1900)
Librita heras (Godman, 1900)
Euphyes chamuli H. A. Freeman, 1969
Euphyes canda Steinhauser & Warren, [2002]
Atrytonopsis frappenda (Dyar, 1920)
Atrytonopsis zweifeli H. A. Freeman, 1969
Atrytonopsis nueva especie
Amblyscirtes anubis (Godman, 1900)
Amblyscirtes brocki H. A. Freeman, 1992
Amblyscirtes fimbriata pallida H. A. Freeman, 1993
Amblyscirtes fluonia Godman, 1900
Amblyscirtes folia Godman, 1900
Amblyscirtes novimaculatus A. Warren, 1998
Amblyscirtes raphaeli H. A. Freeman, 1973
Lerodea similea Bell, 1942
Vacerra nueva especie #1
Vacerra gayra (Dyar, 1918)
Vacerra nueva especie #2
Vacerra nueva especie #3
Niconiades comitana H. A. Freeman, 1969
Halotus jonaveriorum Burns, 1992
Aides nueva especie

Megathyminae

Stallingsia smithi (H. H. Druce, 1896)
Stallingsia nueva especie
Stallingsia jacki D. Stallings, Turner, & V. Stallings, 1963
Megathymus beulahae beulahae D. Stallings & Turner, 1958
Megathymus beulahae gayleae D. Stallings, Turner & V. Stallings, 1963
Aegiale hesperiaris (Walker, 1856)
Turnerina mejicanus (Bell, 1938)
Turnerina hazelae (D. Stallings & Turner, 1958)
Agathymus belli (H. A. Freeman, 1955)
Agathymus comstocki (Harbison, 1957)
Agathymus dawsoni Harbison, 1963
Agathymus nueva especie #1
Agathymus nueva especie #2
Agathymus nueva especie #3
Agathymus nueva especie #4
Agathymus escalantei D. Stallings, Turner & V. Stallings, 1966
Agathymus remingtoni (D. Stallings & Turner, 1958)
Agathymus fieldi H. A. Freeman, 1960
Agathymus hoffmanni (H. A. Freeman, 1952)
Agathymus juliae (D. Stallings & Turner, 1958)
Agathymus nueva especie #5
Agathymus nueva especie #6
Agathymus nueva especie #7
Agathymus nueva especie #8
Agathymus micheneri D. Stallings, Turner & V. Stallings, 1961
Agathymus nueva especie #9
Agathymus nueva especie #10
Agathymus nueva especie #11
Agathymus nueva especie #12
Agathymus nueva especie #13
Agathymus rethon (Dyar, 1913)
Agathymus ricei D. Stallings, Turner & V. Stallings, 1966

MODELOS DINÁMICOS DE GUERRA: EL CONFLICTO COLOMBIANO

por

José Fernando Isaza D.¹ & Diógenes Campos R.^{2,3}

Resumen

José Fernando Isaza D. & Diógenes Campos R.: Modelos dinámicos de guerra: El conflicto colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 133–148, 2005. ISSN 0370-3908.

Se proponen algunos modelos de sistemas dinámicos deterministas que tienen como propósito describir conflictos armados, regulares e irregulares. Se hace énfasis especial en el caso de Colombia, en la que el conflicto involucra tres actores armados: Ejército, guerrilla y paramilitares. Se sugiere un modelo que relaciona el número de efectivos ilegales (guerrilla y paramilitares) con el tamaño de la población susceptible de ingresar a grupos armados. Se concluye que es posible lograr un decrecimiento real del número de ilegales actuando política y económicamente en las zonas más vulnerables del país.

Palabras clave: Sistemas dinámicos, modelos matemáticos, conflictos armados.

Abstract

Some models of deterministic dynamical systems are introduced for describing regular or irregular armed conflicts. The Colombian case is considered in which three armed groups are involved: the regular army, guerillas and paramilitaries. A model is also suggested for giving an account of the relation between the number of irregular troops (guerilla and paramilitaries) and the size of the susceptible population to join the armed groups. This model implies that the amount of illegal troops can be decreased by acting politically and economically upon the worse areas of the country.

Key words: Dynamical systems, mathematical models, armed conflicts.

¹Compañía Colombiana Automotriz, Bogotá. E-mail: jfisaza@mazda.com.co

²Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. E-mail: dcamposr@unal.edu.co

³Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá.

1. Introducción

En diferentes áreas de la ciencia se usan modelos matemáticos con el propósito de entender procesos que se presentan en el estudio de sistemas dinámicos. A título de ejemplo, podemos citar [17]: sistemas de Lotka - Volterra para describir la competencia entre diferentes especies, control ecológico de pesticidas, poblaciones en interacción, osciladores biológicos, modelos en neurobiología como el de Hodgkin y Huxley o el de FitzHugh - Nagumo, análisis de oscilaciones cíclicas de reacciones químicas como la de Belousov - Zhabotinskii, propagación de epidemias o evolución de enfermedades [6, 5].

El propósito del presente artículo es la formulación de algunos modelos de sistemas dinámicos para el estudio de conflictos armados, diferenciando conflictos regulares e irregulares. Estos últimos son de especial interés debido a su aplicación al caso colombiano. La idea consiste en construir modelos sencillos fundamentados en ecuaciones diferenciales, que permitan deducir un conjunto razonable de *comportamientos cualitativos*; es decir, extraer conclusiones que orienten conceptualmente en la selección de alternativas para el tratamiento del conflicto armado, representado por la confrontación entre las fuerzas del Estado (que denominaremos ejército), la guerrilla y los paramilitares.

El modelo general que se considera es de la forma

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \phi_1(x, y) + r_1(t) \psi_1(x, y), \\ \frac{dy}{dt} &= \phi_2(x, y) + r_2(t) \psi_2(x, y), \end{aligned} \quad (1)$$

donde t es el tiempo; $x(t)$ y $y(t)$ designan el número de efectivos del ejército X y del ejército Y , respectivamente; $r_1(t)$ y $r_2(t)$ son las tasas de remplazo de los combatientes; las funciones $\phi_1(x, y)$, $\phi_2(x, y)$, $\psi_1(x, y)$ y $\psi_2(x, y)$ caracterizan el tipo de conflicto (regular o irregular). Las ecuaciones (1) se extenderán al caso de tres variables de estado, debido a que el conflicto colombiano presenta características especiales por la presencia de 3 actores armados (x, y, z): Ejército X , guerrilla Y y paramilitares Z .

Aunque en repetidas ocasiones el ejército ha insistido que no se le debe calificar como "actor armado", en el mismo nivel que los otros dos, por razones metodológicas (y no ideológicas) los modelos no discriminan entre actores legales e ilegales, y solo diferencian entre ejércitos regulares e irregulares.

La estructura del trabajo es la siguiente: En las secciones 2 y 3 se construyen, de manera respectiva, los modelos que describen la confrontación entre ejército y guerrilla, y entre ejército, guerrilla y paramilitares. En la sección 4 se fija, para el caso del conflicto colombiano, los valores de los

parámetros que intervienen en los modelos, para lo cual se hace uso de estadísticas oficiales. En las secciones 5 y 6 se construyen y estudian varios escenarios con el propósito de buscar alternativas para el tratamiento del conflicto. Finalmente, el aspecto económico de la guerra se desarrolla en la sección 7. Los resultados, aunque evidentes –a posteriori–, pueden ayudar a mostrar un camino que permita reducir sufrimientos y costos de la confrontación armada.

2. Ejército y guerrilla

Queremos construir un sistema dinámico que describa el combate entre un ejército regular X y uno irregular Y . Las características distintivas que queremos tener en cuenta en este tipo de enfrentamientos son las siguientes:

1. El ejército regular X actúa bajo el esquema de *guerra de posiciones* mientras que el ejército Y actúa como *guerrilla*; es decir, con acciones de hostigamiento.
2. Al actuar bajo el esquema de guerra de posiciones, la vulnerabilidad del ejército regular X es proporcional al número x de sus propios combatientes, a la efectividad en el combate del ejército irregular ($a > 0$) y al número y de guerrilleros.
3. Al actuar bajo el esquema de acciones de hostigamiento, la vulnerabilidad del ejército irregular es proporcional a la efectividad en el combate del ejército regular ($b > 0$) multiplicado por el número x de combatientes del ejército regular.
4. La guerrilla, por razones logísticas, trata de crecer pero sin superar un cierto umbral N de combatientes, que se estima en $N = 25000$. Esta cifra se le atribuye a Fidel Castro, quien se mostró sorprendido del número de efectivos de las FARC.
5. El ejército busca que el número de sus efectivos en combate, sea un múltiplo de los de la guerrilla $x \approx \alpha y$ y se supone $\alpha = 10$. Esta cifra se ha convertido en un "dogma" en la lucha antiguerrillera en muchas partes del mundo, aunque sin mucha base empírica.
6. El ejército X y la guerrilla Y se ven obligados a reemplazar sus combatientes por diversas razones. Entre otras: algunos efectivos caen en combate, envejecen, se desmovilizan, se retiran.

En el caso del ejército regular puede asumirse una alta tasa de remplazo de los soldados abatidos o licenciados, debido al poder de convocar el servicio militar obligatorio. En la guerrilla la capacidad de remplazo es

alta por el reclutamiento que se hace en zonas deprimidas, a jóvenes que encuentran en las armas un modo de vida y lo más importante una posibilidad de reconocimiento. Consideran que el arma les da la reivindicación frente a los maltratos y a los rechazos familiares y sociales.

El PNUD (Programa Naciones Unidas para el Desarrollo), en el foro Retorno a la Patria, corrobora la última apreciación con unas cifras aterradoras: “Sobre un aspecto tan crucial como la participación de menores en el conflicto armado, Jorge Vallés, de UNICEF, contó que en los procesos de reincorporación de menores a la vida civil han encontrado que las principales causas de su ingreso incorporación a los grupos armados han sido la pobreza, la inequidad y la existencia misma del conflicto. La mayoría dice haber ingresado entre los 11 y 14 años, el 83 % en forma voluntaria y 14 % de forma forzada. En una encuesta realizada con menores desvinculados, el 78 % manifestó haber visto cadáveres mutilados, 8 % admitió haber matado; 60 % haber visto matar y 18 % haber visto torturar” [19].

Bajo las anteriores consideraciones, suponemos que la evolución de los efectivos x del ejército X y de los efectivos y de la guerrilla Y está gobernada por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ($y \neq 0$):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -axy + r_1x \left(1 - \frac{x}{\alpha y}\right), \\ \frac{dy}{dt} &= -bx + r_2y \left(1 - \frac{y}{N}\right). \end{aligned} \quad (2)$$

Las funciones de reemplazo de combatientes las adoptamos como expresiones logísticas. Obsérvese que si los efectivos del ejército X son menores que αy , el reemplazo sube en proporción a esa diferencia. De igual forma si la guerrilla está lejos del número de efectivos de “saturación” N , el reemplazo crece proporcional a la diferencia. En el apéndice A se presenta la solución analítica del sistema anterior de ecuaciones en el caso en que no hay reemplazo de combatientes ($r_1 = r_2 = 0$). En el apéndice B consideramos el caso en el que se enfrentan dos ejércitos regulares, lo cual ayuda a entender la diferencia entre conflictos regulares e irregulares.

3. Ejército, guerrilla, paras

En el “caótico” conflicto colombiano intervienen al menos tres actores armados: Ejército, guerrilla y paramilitares. La política explícita de los combatientes se orienta por las siguientes directrices que sirven como base conceptual para la construcción del modelo que se propone:

1. El ejército combate la guerrilla y en menor escala a los paramilitares. Esta menor intensidad de ataque a

los paramilitares se explica porque éstos no atacan al ejército.

2. La guerrilla combate a los paramilitares y al ejército.
3. Los paramilitares combaten a la guerrilla y no atacan al ejército.

Intuitivamente podría pensarse que la desmovilización de los paramilitares debería permitir la reducción del número de efectivos del ejército, pues hay un enemigo menos para combatir. Sin embargo, declaraciones de un anterior comandante del ejército hacen explícita la política que en algunas zonas del país, de manera deliberada o no, la contención de la guerrilla ha sido dejada en manos de los paramilitares. Las palabras del alto oficial fueron las siguientes: si se desmovilizan 10000 paramilitares el ejército requiere ampliar su pie de fuerza al menos en 20000 hombres pues se requieren dos soldados para controlar la guerrilla con la misma efectividad que lo hace un paramilitar.

Bajo las suposiciones anteriores y llamando x , y y z los efectivos del ejército X , la guerrilla Y y los paramilitares Z , respectivamente, se propone el siguiente modelo dinámico que describe un conflicto entre tres actores armados ($y \neq 0$):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -axy + r_1x \left(1 - \frac{x + \beta z}{\alpha y}\right), \\ \frac{dy}{dt} &= -bx - cz + r_2y \left(1 - \frac{y}{N}\right), \\ \frac{dz}{dt} &= -ex - fy + r_3z \left(1 - \frac{z}{y}\right). \end{aligned} \quad (3)$$

El parámetro β mide la razón de efectividad de un paramilitar en el combate contra la guerrilla en relación a un militar en el mismo combate; de acuerdo con las declaraciones del ejército $\beta \geq 2$. La contribución $x + \beta z$ en el numerador de la primera ecuación (3) es un equivalente en términos de efectividad, más no de legitimidad, a un ejército de $x + \beta z$ efectivos (compárese con (2)).

En la última ecuación (3), la expresión $r_3z(1 - z/y)$ de reemplazo de los paramilitares sigue una función logística en la cual la saturación es igual al número de efectivos guerrilleros, y . Los términos cz y fy miden las bajas de la guerrilla por enfrentamiento con los paramilitares y las bajas de éstos por enfrentamiento con aquellos, respectivamente. Si guerrilla y paramilitares estuvieran en una guerra de posiciones, podrían considerarse otras expresiones alternativas, por ejemplo c_1zy y f_1zy .

4. Estimación de los valores de los parámetros

El propósito de esta sección es estimar los valores de los parámetros $\{a, r_1, \alpha, b, r_2\}$ que intervienen en el modelo (2)

Cuadro 1: Número de guerrilleros capturados por año. Fuente: Contraloría General de la República.

1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001
1233	1786	1333	1217	1236	1556	1766

y de los parámetros $\{a, r_1, \alpha, \beta, b, c, r_2, e, f, r_3\}$ que participan en el modelo (3), con el fin de aplicar éstos a la situación colombiana.

En lo que sigue, para simplificar los cálculos hacemos $N = 1$, con la consiguiente redefinición de las variables (x, y, z) y de los parámetros a y b . En esta forma, para obtener el número real de efectivos hay que multiplicar los resultados de la integración de las ecuaciones (2) y (3) por 25000. Igualmente, para sencillez de los modelos se supone que r_1 , r_2 y r_3 no dependen del tiempo t . En los cálculos, el tiempo t se mide en años.

Los valores de los parámetros se estimarán teniendo en cuenta las estadísticas oficiales disponibles. Sin embargo, es de anotar la siguiente dificultad: Las estadísticas oficiales anteriores al año 2002 y sus proyecciones difieren no solo cuantitativa, sino cualitativamente de las correspondientes a los años 2002 y siguientes.

4.1. Parámetros para el modelo (2)

Guerrilleros abatidos. El número de guerrilleros abatidos en el período 1986-1999 son en promedio 760 [18]. En el período 1999-2001, el promedio sube a 995 [10]. En los años 2002-2003 dicha cifra es 1804 [20]. La oficina de comunicaciones de la Presidencia, para realzar más la efectividad de la lucha, separa el período agosto 2002 - febrero 2004 y el número de abatidos alcanza la cifra promedio de 1982 por año. Para hacer énfasis aún más en el “éxito” de la política de *seguridad democrática*, el gobierno anunció que en los primeros cinco meses del año 2004, el número de miembros de los grupos armados ilegales puestos fuera de combate ascendió a 5859 [7].

Guerrilleros capturados. Una dificultad mayor se presenta con el número de guerrilleros capturados. Las estadísticas oficiales dan una cifra de 10221, en el período agosto 2002 - febrero 2004; es decir, un equivalente anual de 6450. El crecimiento de la *efectividad* en capturas quedaría representado por comparación con las siguientes cifras: Año 2002, 3763 y año 2003, 6967 guerrilleros capturados. Si se comparan las cifras anteriores con las correspondientes al período 1995 - 2001 (ver cuadro 1), el crecimiento es más que sorprendente: En este período el promedio anual es de 1447.

Incertidumbre en los valores de los parámetros. Es bien

posible que las cifras oficiales, que conducen al promedio anual de 6450 capturados, reflejen las capturas masivas de simples sospechosos, las llamadas “pescas milagrosas” y no las detenciones de personas pertenecientes realmente a grupos armados fuera de la ley.

El problema con la *efectividad* de las estadísticas es que no hay cárcel para tanto detenido. El mencionado estudio de la Contraloría [10] proyecta que si las capturas en el período 2002 - 2006 se intensifican a niveles de 1792 (2050 anuales) se requeriría duplicar la capacidad carcelaria, suponiendo también “éxitos” similares en la captura de paramilitares.

A simple título de curiosidad puede observarse que se estima que al iniciarse la actual administración del Presidente Alvaro Uribe, en agosto del 2002, las FARC tenían 17000 efectivos y el ELN unos 4000 y que, de acuerdo con las cifras oficiales, en los años 2002 - 2003 el número de capturados abatidos y desmovilizados asciende a 17592. Se concluye que las cifras son inconsistentes o que la capacidad de recuperación de la guerrilla es asombrosa. En este último caso, si a esto se agregan los 5859 de los 5 meses del año 2004, se concluye que la guerrilla se recompuso totalmente.

Lo que se ha expuesto sugiere la existencia de una incertidumbre en los datos oficiales, lo que tiene consecuencias en la confiabilidad de los valores de los parámetros que intervienen en los modelos (2) y (3).

No obstante esta dificultad, procedamos ahora a estimar los valores de los parámetros (a, b, r_1, r_2) del modelo (2). Para la *composición del ejército en el lapso* 1995 - 2001 adoptamos los siguientes datos [10]: Efectivos, 160000; soldados regulares, 56 %; soldados profesionales, 42 %; bachilleres, 2 %.

Si se supone que anualmente se retiran el total de los bachilleres, el 5 % de los regulares y el 10 % de los profesionales, entonces el ejército requiere reemplazar 12500 soldados cada año. Si además se tiene en cuenta que el promedio de bajas en el período considerado es de 640 y que existe un promedio de 100 capturas anuales por parte de la guerrilla, el total anual de soldados que el ejército debe *reemplazar* es de 13240. Estímese el número de guerrilleros (FARC+ELN) en 21000 y recuérdese que el parámetro α lo elegimos como $\alpha = 10$.

Componente de reemplazo en el ejército. Con los datos anteriores y bajo el supuesto de que el ejército reemplaza al menos el 90 % de los 13240 soldados a que se ha hecho referencia, entonces el término de reemplazo en la primera ecuación (2) conduce al siguiente estimativo:

$$r_1 x \left(1 - \frac{x}{\alpha y}\right) \approx 0,9 \times \frac{13240}{25000},$$

$$\text{con } x = \frac{160000}{25000}, \quad y = \frac{21000}{25000}; \quad (4)$$

es decir, $r_1 = 0,31$.

Componente de reemplazo en la guerrilla. Supóngase que la guerrilla reemplaza los efectivos dados de baja y los prisioneros, y que crece en cerca de 800 combatientes anualmente (datos del período 1998 - 2002); es decir, que en total existe anualmente un reclutamiento de 3000 guerrilleros. Si se supone además que la guerrilla reemplaza al menos el 70 % de esta cifra entonces el término de reemplazo en la segunda ecuación (2) conduce a:

$$r_2 y (1 - y) \approx 0,7 \times \frac{3000}{25000},$$

$$\text{con } x = \frac{160000}{25000}, \quad y = \frac{21000}{25000}; \quad (5)$$

es decir, $r_2 = 0,63$.

Parámetros a y b de efectividad en el combate de la guerrilla Y y el ejército X, respectivamente. Éstos se estiman así: Sea axy = número de (bajas + detenidos + retirados) y bx idem. Entonces con los valores de x y y empleados previamente se obtiene $a = 0,1$ y $b = 0,019$.

En resumen, si se acepta que las ecuaciones (2) constituyen una descripción razonable del conflicto colombiano en el caso de los combates ejército-guerrilla, las estadísticas oficiales gubernamentales conducen a los valores de los parámetros que se coleccionan en el cuadro 3, bajo el rótulo de escenario (E0). Estos valores los denominaremos *parámetros pre-Uribe*.

4.2. Parámetros para el modelo (3)

El estimativo de los parámetros c y f , se hace “ad-hoc” pues los autores no disponen de cifras que permitan su deducción empírica. La hipótesis $c = f$ es razonable. Las cifras de y_0 y z_0 son [9]: $y_0 = 22000$, $z_0 = 12000$. Aceptando que los paramilitares dan de baja anualmente 300 guerrilleros, entonces $c = 300/12000 = 0,025$.

Nótese además que las estadísticas de paramilitares capturados muestra un crecimiento en el período 2002 - 2003, comparado con el período 1995 - 2001 (ver cuadro 2). A título ilustrativo puede mencionarse que las capturas de la guerrilla y de los paramilitares en el año 2003, ascendieron a 10142, es decir más de la cuarta parte de la totalidad de la población carcelaria.

Parámetros Uribe. Éstos se calculan con los datos de los años 2002 y 2003 (ver cuadro 2). La tasa de reemplazo de los paramilitares compensa las bajas que sufren por enfrentamiento con el ejército, con la guerrilla, las capturas y los desmovilizados. Además les permitió crecer de 2800 en 1995 a 12000 en el año 2002, lo cual da un crecimiento anual promedio de 1314 durante los 7 años. Con base en el cuadro 2, el

Cuadro 2: Pamilitares capturados por año. Fuente: Contraloría General de la República 1995-2001, Presidencia de la República 2002-2003.

Año	Capturados	Abatidos	Desmovilizados
1995	18		
1996	6		
1997	100		
1998	300		
1999	286		
2000	327		
2001	992		
2002	1356	187	
2003	3166	346	697

promedio anual de paramilitares fuera de combate por cualquier razón, durante los años 2002 y 2003, es de 2876. Bajo la hipótesis $c = f$, el número de paramilitares dados de baja por la guerrilla es $f \times 22000 = 550$. Con la anterior información y bajo el supuesto de que los paramilitares reemplazan el 100 % de los combatientes que pierden, r_3 se calcula así:

$$r_3 z \left(1 - \frac{z}{y}\right) = \frac{1314 + 550 + 2876}{25000},$$

$$\text{con } y = \frac{22000}{25000}, \quad z = \frac{12000}{25000}; \quad (6)$$

es decir, $r_3 = 0,87$.

La determinación del parámetro r_2 se hace teniendo en cuenta que durante los años 2002 - 2003 el número de capturados abatidos y desmovilizados ascendió a 17592 (ver sección 4), lo cual da un promedio anual de 8796. Supóngase además que sólo el 78,5 % de combatientes son reemplazados, de tal manera que

$$r_2 y (1 - y) = 0,785 \times \frac{8796}{25000},$$

$$\text{con } y = \frac{22000}{25000}, \quad z = \frac{12000}{25000}; \quad (7)$$

es decir, $r_2 = 2,62$. En realidad, r_2 podría ser mayor que el valor antes anotado para tener en cuenta las bajas que los paramilitares producen en la guerrilla.

Finalmente, el parámetro e se determina de la razón $(\Delta z / \Delta t) / x$ que compara el cambio anual del número de paramilitares con relación al tamaño del ejército; adoptamos el valor $e = 4490/249000 = 0,018$, donde el tamaño del ejército corresponde al período 2002 - 2004.

En conclusión, si se acepta que las ecuaciones (3) constituyen una descripción razonable del conflicto colombiano

Cuadro 3: Varios *escenarios* (E) para los valores de los parámetros: *pre-Uribe* (E0), *Uribe* (E1) y *realista* (E2). En todos los casos $\alpha = 10$, $N = 1$ (equivalente a 25000 combatientes) y $a = 0,1$.

E	b	$c = f$	e	β	r_1	r_2	r_3
(E0)	0,019				0,31	0,63	
(E1)	0,055	0,025	0,018	2	0,31	2,62	0,87
(E2)	0,055	0,025	0,018	4	0,31	0,87	0,87
(E3)	0,055				0,31	2,62	
(E4)	0,037				0,4	0,8	

en el caso ejército-guerrilla-paramilitares, las estadísticas oficiales gubernamentales conducen a los valores de los parámetros que se coleccionan en el cuadro 3, bajo el rótulo de escenario (E1). Estos valores los denominaremos *parámetros Uribe*.

La modificación de los parámetros básicos (E0 y E1) permite la construcción y el análisis de diferentes escenarios, en búsqueda de alternativas al tratamiento del conflicto colombiano. Así, en el cuadro 3 se incorporan parámetros (E2) que describen, en opinión de los autores, una situación realista; es decir, que se ajusta más a las observaciones que los valores (E1) que se deducen de las políticas explícitas y de las cifras oficiales. El cuadro incluye también otros escenarios (E3 y E4) que se utilizarán posteriormente en el análisis del conflicto, en lo que se refiere al ejército y a la guerrilla.

5. Resultados y análisis

5.1. Modelo (2, E0): Ejército-guerrilla

Los puntos de equilibrio (x_e, y_e) del sistema dinámico (2) son aquellos puntos del espacio de fase para los cuales el lado derecho de las ecuaciones (2) es igual a cero. Por conveniencia multiplicamos la primera de ellas por αy (con $y \neq 0$), de tal manera que el sistema a resolver es

$$\begin{aligned} -\alpha \alpha x y^2 + r_1 x (\alpha y - x) &= 0, \\ -bx + r_2 y \left(1 - \frac{y}{N}\right) &= 0. \end{aligned} \quad (8)$$

Evidentemente $(0, 0)$ es una solución de (8), pero con ayuda de *Mathematica* [22] encontramos⁴:

$$\begin{aligned} (x_e, y_e)_0 &= (0, 0), \\ (x_e, y_e)_1 &= (0, N), \end{aligned}$$

⁴El punto $(x_e, y_e)_1 = (0, 0)$ no es en sí un punto de equilibrio del sistema (2) debido a que contradice la hipótesis de $y \neq 0$.

$$(x_e, y_e)_2 = \left(\frac{(aN - r_1)(b\alpha - r_2)N\alpha r_1 r_2}{(abN\alpha - r_1 r_2)^2}, \frac{(b\alpha - r_2)N r_1}{abN\alpha - r_1 r_2} \right). \quad (9)$$

Es decir, con los valores de los parámetros asignados en el cuadro 3 para el escenario (E0), los puntos de equilibrio son:

$$\begin{aligned} (x_e, y_e)_0 &= (0, 0), \quad (x_e, y_e)_1 = (0, 1), \\ (x_e, y_e)_2 &= (5,79, 0,77). \end{aligned} \quad (10)$$

El punto $(x_e, y_e)_2$ es equivalente a un ejército de 144750 soldados y 19250 guerrilleros.

Estabilidad de los puntos de equilibrio

Escríbanse (2) como $dx/dt = F(x, y)$ y $dy/dt = G(x, y)$, donde $F(x, y)$ y $G(x, y)$ son las funciones del lado derecho de (2). La matriz del jacobiano es ($y \neq 0$)

$$\begin{aligned} \mathbf{J}(x, y) &:= \begin{bmatrix} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{\partial G}{\partial y} \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} -ay + r_1 \left(1 - \frac{2x}{\alpha y}\right) & x \left(-a + \frac{r_1 x}{\alpha y^2}\right) \\ -b & \frac{r_2}{N} (N - 2y) \end{bmatrix}. \end{aligned} \quad (11)$$

Punto de equilibrio $(x_e, y_e)_0 = (0, 0)$. Si bien la matriz (11) no está definida en $(0, 0)$, los puntos (x, y) en la vecindad del origen indican la existencia de un conflicto con un reducido número de combatientes. Entonces parece lícita la suposición de que los términos de reemplazo de combatientes en las ecuaciones (2) son pequeñas *perturbaciones* del sistema que se generaría haciendo $r_1 = r_2 = 0$, el cual describiría el conflicto sin reemplazo de combatientes (ver apéndice A). La integración del sistema resultante sugiere que y se aproxima al origen en la forma $x = ay^2/(2b)$. En consecuencia, al evaluar (11) en el origen se obtiene

$$\mathbf{J}_0 := \lim_{x \rightarrow 0^+} \mathbf{J}(x, ay^2/(2b)) = \begin{bmatrix} r_1 & 0 \\ -b & r_2 \end{bmatrix}. \quad (12)$$

Los valores propios de \mathbf{J}_0 son $\lambda_1 = r_1 > 0$ y $\lambda_2 = r_2 > 0$. En conclusión, el estado de equilibrio $(0, 0)$ representa una situación en la cual no hay ejército y no hay guerrilla, pero este estado es inestable si la capacidad de reemplazo de combatientes es positiva.

Una verificación empírica de este hecho se produjo a principios de 1980, cuando el número de efectivo del ELN fue cercano a cero, pero la financiación que obtuvieron de la explotación petrolera de Caño Limón les permitió recuperarse e incrementar el número de combatientes.

Punto de equilibrio $(x_e, y_e)_1 = (0, 1)$. En este caso la guerrilla alcanza su meta y el ejército es derrotado, como es

el caso de la revolución cubana o de la sandinista. La evaluación de (11) en el punto (0, 1) da como resultado

$$J_1 := J(0, 1) = \begin{bmatrix} -a + r_1 & 0 \\ -b & -r_2 \end{bmatrix}. \quad (13)$$

Los valores propios de J_1 son $\lambda_1 = r_1 - a$ y $\lambda_2 = -r_2$. Si la efectividad a de la guerrilla es mayor que la tasa de reemplazo r_1 del ejército, entonces ambos valores propios son negativos y como consecuencia del teorema de Routh-Hurwitz el punto de equilibrio (0, 1) es estable [3, pg 137]. En el caso colombiano, con los valores $a = 0,1$ y $r_1 = 0,31$ usados en este trabajo, se tiene $\lambda_1 = 0,21$, resultado que indica que el punto de equilibrio (0, 1) es inestable pues $\lambda_1 > 0$.

Punto de equilibrio $(x_e, y_e)_2 = (5,79, 0,77)$. Con los valores numéricos del cuadro 3, la matriz del jacobiano evaluada en el punto de equilibrio $(x_e, y_e)_2$ conduce a

$$J_1 := J((x_e, y_e)_2) = \begin{bmatrix} -0,2330 & 1,2146 \\ -0,019 & -0,3343 \end{bmatrix}. \quad (14)$$

Los valores propios $\lambda_{\pm} = -0,2837 \pm 0,1405i$ tienen parte real negativa, lo que implica que el punto de equilibrio $(x_e, y_e)_2$ es estable.

Obsérvese que los valores hallados no difieren sustancialmente de la actual situación y que, por lo tanto y de no modificarse los parámetros, el conflicto tiende a prolongarse. En una próxima sección se verá, mediante simulaciones numéricas, que *la forma más eficiente y menos costosa en vidas y sufrimientos es reducir la tasa de recuperación de la guerrilla*.

5.2. Modelo (3, E1 y E2): Ejército - guerrilla - paramilitares

Para el análisis del sistema dinámico (3), usamos los parámetros del cuadro 3, calculamos los puntos de equilibrio, para cada punto de equilibrio $(x_e, y_e, z_e)_n$ se calcula la matriz del jacobiano y se determinan los valores propios. Si todos los valores propios tienen parte real negativa, el punto de equilibrio es estable; en caso contrario, él es inestable. En $(x_e, y_e, z_e)_n$, el subíndice n rotula diferentes puntos de equilibrio.

El cuadro 4 resume los resultados concernientes al escenario (E1). Los puntos de equilibrio 3 y 4 son los de interés desde el punto de vista de una política de Estado, pero sólo el punto 4 es estable, ya que se caracteriza por valores propios negativos: $-1,93319$, $-0,6153$ y $-0,1636$.

El escenario realista (E2) difiere del escenario (E1) en los valores de β y de r_2 . Los puntos de equilibrio y su estabilidad se muestran en el cuadro 5. Los puntos son hiperbólicos, los

Cuadro 4: Estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema dinámico (3). Abreviaciones: hiperbólico (H), atractivo (A), repulsivo (R), inestable (IN), estable (ES). El punto estable equivale a un ejército de 120900 soldados, 21900 guerrilleros y 18100 paramilitares.

Escenario E1	x_e	y_e	z_e	
$(x_e, y_e, z_e)_1$	0	0,9997	0,02960	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_2$	0	0,9907	0,9614	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_3$	5,8216	0,8550	0,2000	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_4$	4,836	0,8763	0,7249	ES, HA

Cuadro 5: Estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema dinámico (3). El punto estable equivale a un ejército de 75200 soldados, 17600 guerrilleros y 15200 paramilitares.

Escenario E2	x_e	y_e	z_e	
$(x_e, y_e, z_e)_1$	0	0,9991	0,0296	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_2$	0	0,9721	0,9433	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_3$	3,8846	0,5287	0,1252	IN, HR
$(x_e, y_e, z_e)_4$	3,0092	0,7055	0,6100	ES, HA

tres primeros son puntos de silla y el último es un sumidero en espiral [3, pg. 133].

6. Evolución temporal de las fuerzas en conflicto

En esta sección se usan los modelos (2) y (3) con el propósito de visualizar la manera como cambiarán el número de combatientes en el transcurso de los próximos años. Conviene, sin embargo hacer precisiones:

1. Los modelos son altamente simplificados, en particular los parámetros se consideran constantes a través del tiempo.
2. Los modelos son de tipo determinístico y no consideran “feed-back”. En el mundo real las estrategias van ajustándose con el tiempo.
3. Los parámetros se han estimado con las cifras publicadas pero no se ajustaron a “máxima verosimilitud” pues el objetivo es mirar las tendencias y no las cifras exactas de la evolución.
4. Los modelos propuestos hay que entenderlos como una descripción simplificada de elementos de la realidad colombiana, que es de por sí compleja y multifacética.

Para cada escenario, los parámetros son los que se especifican en el cuadro 3 y las condiciones iniciales se fijan así: $x_0 = 6,4$, $y_0 = 0,84$ y $z_0 = 0,48$.

6.1. Dos fuerzas: Ejército - guerrilla

Precaución con respecto a las figuras que se muestran en esta sección: el eje horizontal del tiempo t no pasa por el punto $(0, 0)$, ya que este punto está ubicado muy por debajo de los rangos de x , y o z que se muestran.

Escenario E0: Pre-Uribe

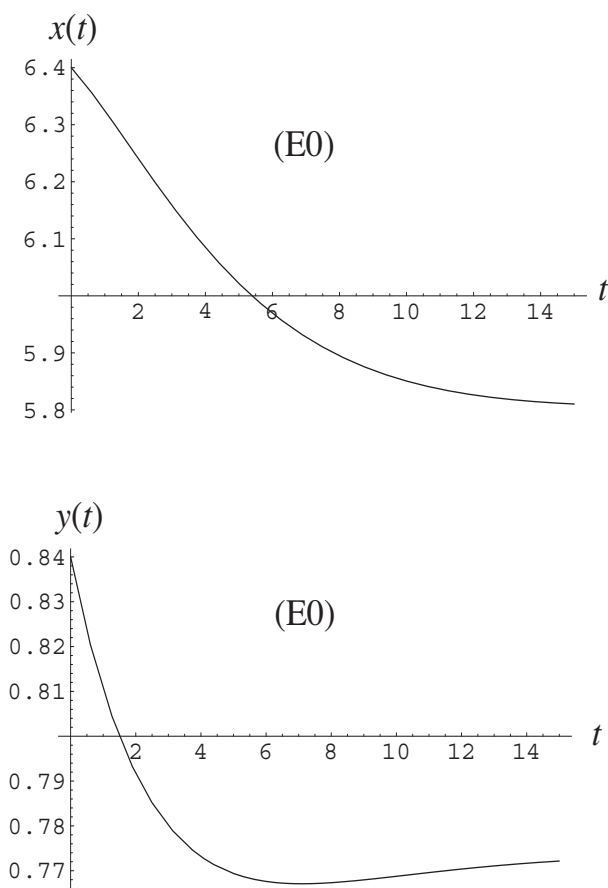


Figura 1: Evolución en el tiempo del número de combatientes del ejército $x(t)$ y de la guerrilla $y(t)$ usando el escenario (E0) del cuadro 3.

Los resultados se representan en la figura 1. La disminución de efectivos ilegales debería conducir a una tendencia similar en el ejército. Sin embargo esto no se da, demostrando que la relación ejército/guerrilla no es un parámetro fijo (α) sino que se ajusta para poder incrementar el pie de fuerza, aún si la guerrilla disminuye, como lo confirman las cifras de ilegales fuera de combate. Es posible que la capacidad de

recuperación de la guerrilla sea mayor que el 63 % que se ha estimado.

En el escenario (E0) el ejército no derrota a la guerrilla, pero llega al punto de equilibrio estable $(x_e, y_e)_2 = (5,79, 0,77)$, con menos efectivos que los actuales y con menores costos. Como se anotó después de la ecuación (10), $(x_e, y_e)_2$ es equivalente a un ejército de 144750 soldados y 19250 guerrilleros.

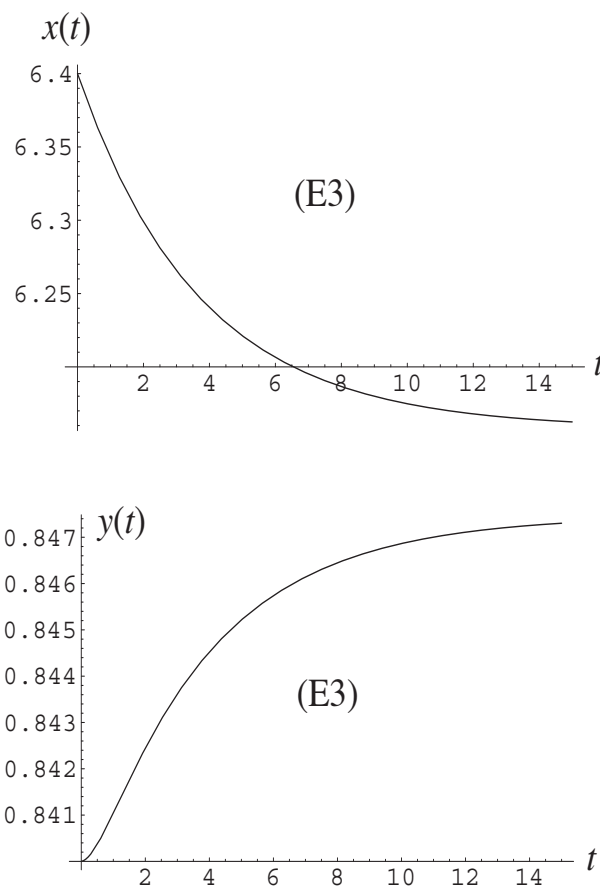


Figura 2: Evolución en el tiempo del número de combatientes del ejército $x(t)$ y de la guerrilla $y(t)$ usando el escenario (E3) del cuadro 3.

Escenario E3: Época post-Uribe

Los parámetros reflejan una más que asombrosa recuperación de los efectivos irregulares (figura 2). Al igual que en el caso anterior, la guerrilla permanece, pero con un resultado paradójico, con mayores efectivos. Este resultado se explica por la increíble recuperación de efectivos ilegales que se

deduce de las cifras oficiales ($r_2 = 2,62$).

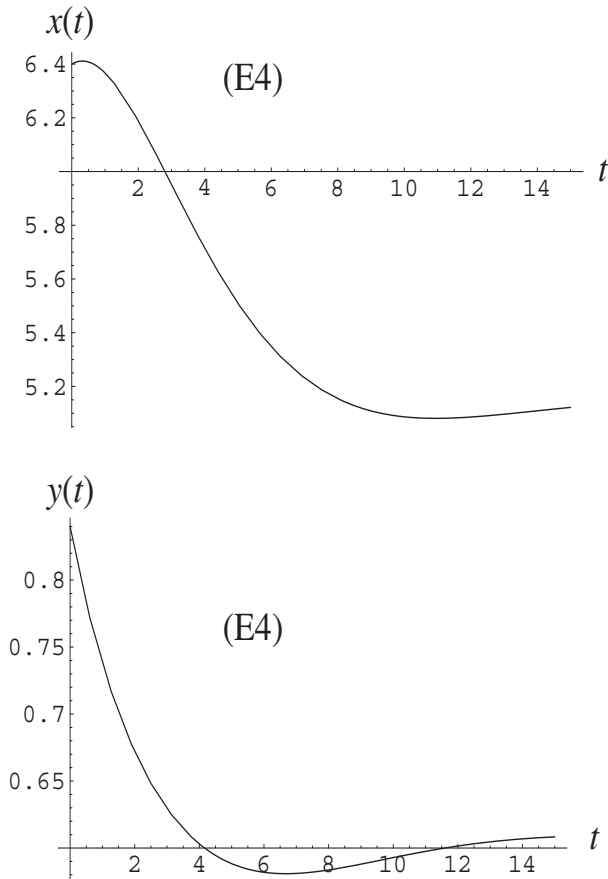


Figura 3: Evolución en el tiempo del número de combatientes del ejército $x(t)$ y de la guerrilla $y(t)$ usando el escenario (E4) del cuadro 3.

Escenario E4: Mezcla de parámetros

La hipótesis de la alta tasa de recuperación de la guerrilla no es sostenible, a menos que sea un argumento para incrementar el pie de fuerza del ejército. La siguiente simulación (E4) combina los parámetros anteriores, en particular asume una tasa ad-hoc de recuperación de la guerrilla ($r_2 = 0,8$), que es menor a la deducida de los datos posteriores al año 2002. Los resultados se muestran en la figura 3.

6.2. Tres fuerzas en conflicto

En esta sección hacemos uso de las ecuaciones (3), pero reiterando que los parámetros de efectividad guerrilla-paramilitares

son asignados ad-hoc pues no se dispone de cifras para su estimación empírica. Los parámetros a considerar son los (E1) y (E2) del cuadro 3.

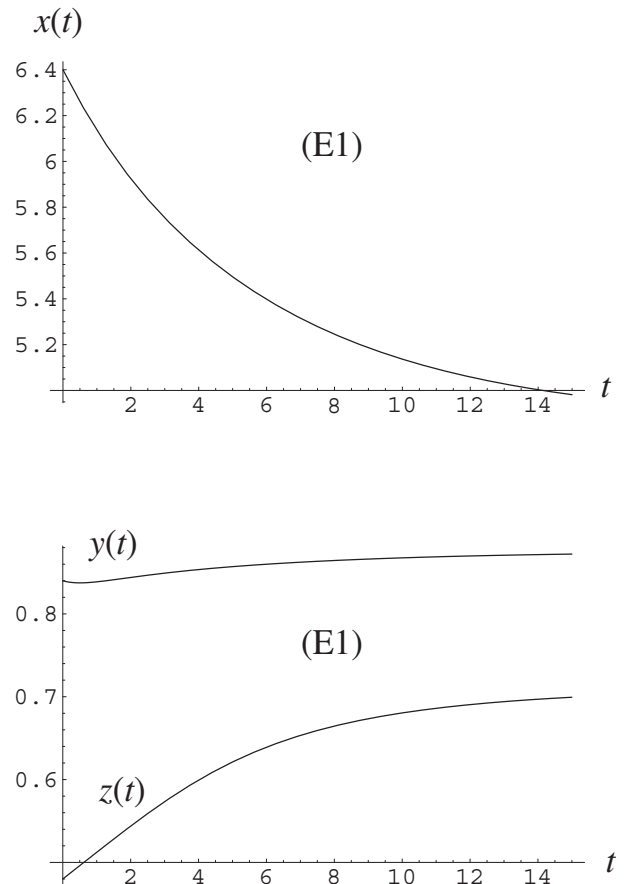


Figura 4: Evolución temporal del número de combatientes del ejército $x(t)$, de la guerrilla $y(t)$ y de los paramilitares $z(t)$ usando el escenario (E1) del cuadro 3.

La evolución temporal del número de combatientes del ejército $x(t)$, de la guerrilla $y(t)$ y de los paramilitares $z(t)$ se muestra en las figuras 4 y 5.

Se recuerda que el parámetro β mide la efectividad de los paramilitares en combatir la guerrilla en relación con la efectividad del control del ejército sobre la guerrilla. De acuerdo a declaraciones militares tomamos $\beta = 2$. Igualmente, no se consideran ataques de los paramilitares al ejército, pero si de éstos a aquel.

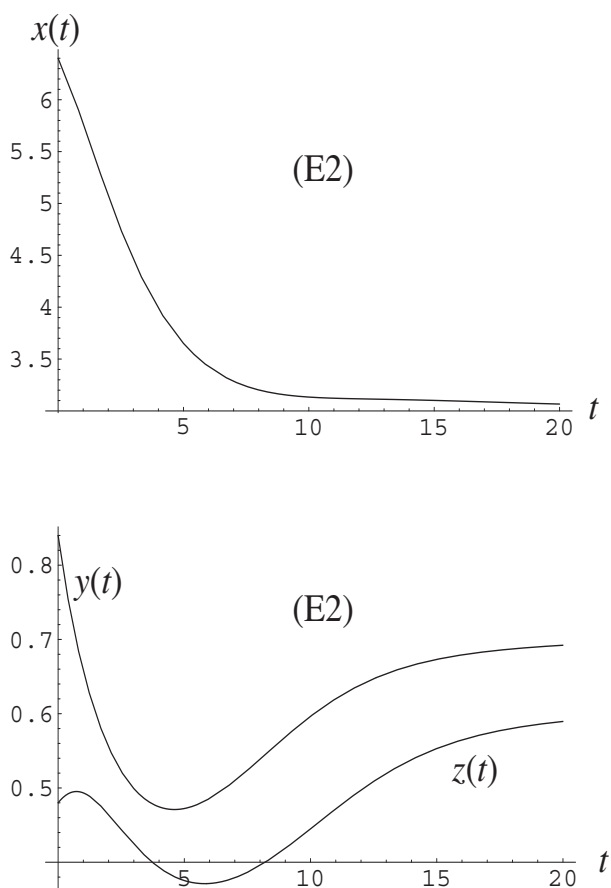


Figura 5: Evolución temporal del número de combatientes del ejército $x(t)$, de la guerrilla $y(t)$ y de los paramilitares $z(t)$ usando el escenario (E2) del cuadro 3.

Escenario E1: Uribe

En el caso (E1), figura 4, se observa lo siguiente: El número de efectivos del ejército disminuye por efecto de la presencia y crecimiento de los paramilitares; la guerrilla tiene una alta tasa de recuperación que le permite crecer en una etapa inicial; las tres fuerzas tienden a estabilizarse en el punto de equilibrio $(x_e, y_e, z_e)_4 = (4,836, 0,8763, 0,7249)$, que es el que se presentó en el cuadro 4.

Escenario E2: parámetros ajustados

En el caso (E2), figura 5, se considera una tasa de recuperación de la guerrilla más factible ($r_2 = 0,87$) e igualmente se ajusta el factor β al valor $\beta = 4$, lo que equivale a que la efectividad de un paramilitar en el combate con la guerrilla

es 4 veces la de un combatiente legal.

En la figura 5 se observa lo siguiente: Inicialmente las tres fuerzas disminuyen y el ejército se estabiliza en un valor cercano al 40% de los efectivos iniciales. Sin embargo, la guerrilla se recupera, a pesar de r_2 ser inferior al valor deducido de la época Uribe (E1), pero como r_2 sigue siendo alto, entonces al cabo de unos cinco años se recupera. Un comportamiento similar representan los paramilitares. No obstante lo anterior, a largo plazo, las tres fuerzas tienden a estabilizarse en el punto de equilibrio $(x_e, y_e, z_e)_4 = (3,0092, 0,7055, 0,6100)$, que se presentó en el cuadro 5.

Síntesis

Como resultado del análisis realizado en esta sección se puede concluir lo siguiente:

- Los diferentes modelos muestran que la variable más sensible es la tasa de recuperación de la guerrilla (r_2).
- El resultado anterior sugiere que actuar sobre esta tasa con el propósito de disminuirla, es más humano y menos costoso que tratar sólo mediante el combate de reducir el número de integrantes de los grupos ilegales.
- Los modelos explican la “tentación” antidemocrática y desestabilizadora de la sociedad de hacer uso de grupos ilegales, en virtud de su mayor “eficiencia”, como apoyo a la lucha antiguerrillera.

7. Conclusiones y reflexiones

7.1. Estrategias de inversión

La historia muestra que el resultado de la guerra no solo está determinado por el tamaño y la efectividad de los ejércitos combatientes sino por la capacidad de mantener el costo de la guerra y, en particular, las posibilidades logísticas de abastecer los combatientes.

Desígnense, de manera respectiva, por x y y el total de recursos bélicos (armas, combatientes, suministros, etc) de los ejércitos X y Y y supóngase que la evolución de los recursos está dada por el acumulado de ellos y por la capacidad bélica del contrincante. Si existe una cierta “racionalidad” de inversión, el gasto debe disminuir si el acumulado es alto; además, si una de las partes percibe que su oponente está con un alto nivel de recursos bélicos entonces invertirá más de acuerdo al grado de “terror” que el otro le inspire. Estas ideas se pueden describir mediante un modelo determinista lineal que se rige por las siguientes ecuaciones:

$$\frac{dx}{dt} = -ax + by + c, \quad \frac{dy}{dt} = -ey + fx + g. \quad (15)$$

Los parámetros a y e miden la tasa de consumo de los recursos bélicos de X y de Y ; c y g son una medida de la inversión inercial; b y f miden la tasa de armamentismo de X y de Y , que es una respuesta al grado de riesgo que un ejército percibe ante el armamento del contricante.

El caso del desenlace de la *guerra fría* es ilustrativo. Durante la segunda guerra mundial, Rusia (y) fue uno de los países con mayor nivel de destrucción y sufrimiento, pero en los Estados Unidos (x) no ocurrió algo similar. Ante la amenaza de una nueva confrontación el “terror” de Rusia, expresado por el parámetro f , pudo haber sido mayor que el correspondiente a los Estados Unidos, expresado por el parámetro b . Por otra parte es posible que aún teniendo un alto nivel de armamento, Rusia invirtiera para acrecentarlo, mediante una inversión inercial favorable ($g > 0$) y reduciendo la degradación de los recursos disponibles (e muy pequeño).

En los años de guerra fría los enfrentamientos militares indirectos entre los Estados Unidos y la Unión Soviética fueron casi en todos los casos ganados por esta última. Basta recordar Vietnam, China, Corea, Africa Occidental. En los años 1980, Estados Unidos anuncia su programa de “sombrija antibalística”, llamada popularmente “guerra de las galaxias”. Aunque desde el punto de vista tecnológico tiene dificultades aún no superadas, la Unión Soviética sintió su seguridad amenazada (por la dificultad de realizar un ataque retaliatorio) y, en consecuencia, incrementó su gasto militar por encima de las posibilidades económicas; vino el colapso económico, y el resto de la historia es ya conocido. Las dificultades tecnológicas son corroboradas por el físico Lawrence Krauss, quien en reciente entrevista para Scientific American (2004) afirma “cuando se ensayó el sistema propuesto de defensa contra los misiles y se demostró que no era efectivo, la respuesta del Pentágono fue mas o menos lo siguiente: -No mas ensayos antes de que lo construyamos-”.

En el *caso colombiano* es interesante analizar las estrategias de inversión y de limitación de inversión de los ejércitos enfrentados. Cada una de las partes conoce que lo más eficiente es atacar las bases económicas de la otra. En este sentido la política de interdicción aérea del gobierno, para limitar el ingreso de recursos a la guerrilla por efectos del narcotráfico, va en la dirección correcta. Por su parte, y esta situación es compleja, la guerrilla trata de debilitar económicamente al gobierno; desde su punto de vista, es eficiente golpearlo donde ponga en mayor riesgo el flujo de recursos, es decir, atacando los oleoductos, la explotación de carbón, las minas de oro, los puentes, las torres de energía.

Aunque estamos entre los que creemos que deben buscarse de manera prioritaria alternativas que permitan salir del conflicto, la realidad es que la guerra se hace como quieren los guerreros y no como quieren los no combatientes. Desde

el punto de vista de la insurgencia, ellos creen que su accionar es eficiente al debilitar económicamente al gobierno y a la sociedad. En reacción, la contraparte exagera con frecuencia el daño económico hecho por la guerrilla; pero, posiblemente este proceder puede tener el efecto propagandístico contrario al deseado, pues si bien les debilita su escaso apoyo político les magnifica los resultados económicos de su acción.

Volvamos a las ecuaciones (15) y supóngase que los parámetros a , b , f y e son números reales positivos. El punto de equilibrio (x_e, y_e) está dado por

$$x_e = \frac{ce + bg}{ae - bf}, \quad y_e = \frac{cf + ag}{ae - bf}, \quad (16)$$

y la matriz del jacobiano es

$$\mathbf{J} := \begin{bmatrix} -a & b \\ f & -e \end{bmatrix}. \quad (17)$$

Los dos valores propios de \mathbf{J} tienen parte real negativa si $-\text{tr}(\mathbf{J}) = (a + e) > 0$ y $\det(\mathbf{J}) = ae - bf > 0$; es decir, el estado de equilibrio (x_e, y_e) es estable [3, pg. 137].

Los parámetros a y e miden en cierta forma la racionalidad del gasto militar, mientras que b y f expresan el incremento en armamentismo, que es reflejo del grado de terror mutuo. Es decir, la condición de estabilidad $\det(\mathbf{J}) = ae - bf > 0$ requiere que la “racionalidad” en el gasto militar supere el “terror”, pues, en caso contrario, una parte (o ambas) harán crecer el gasto en forma exponencial, la economía no resistirá y vendrá el colapso. En otras palabras, una simple política de incrementar el gasto militar no conduce necesariamente a la victoria, por el contrario puede estrangular la economía y producir un efecto contrario al deseado.

Con base en los resultados de los modelos analizados conviene hacer explícita una *hipótesis* que se fundamenta en las siguientes consideraciones: (i) La guerrilla, debido a la limitación de recursos por efecto de la interdicción aérea y por los rendimientos decrecientes de los secuestros, está orientada a buscar una mayor racionalidad en su gasto. (ii) El gobierno piensa que la sociedad o la ayuda externa (la cual en el punto máximo llegó al 0,7 % del PIB) le permiten aumentar el gasto en forma casi ilimitada. (iii) El gasto militar crece más que el gasto de la guerrilla ($b > f$) y se complementa por el efecto político de un temor más que real a la amenaza guerrillera. Entonces, puede generarse un colapso fiscal y económico, y crearse un campo abonado para un aumento de la intensidad del conflicto por parte de una guerrilla, ya que ésta es más “austera” en su gasto en armamentos.

Dada la elevada tendencia a aumentar el gasto militar con relación al incremento de efectivos de la guerrilla, ésta puede fomentar una aceleración de este gasto, con las implicaciones fiscales que conlleva, mediante la difusión de un cambio de

política en el sentido de aumentar su reclutamiento y por lo tanto su pie de fuerza.

7.2. Reclutamiento

La política de derrotar a la guerrilla priorizando la actividad militar es costosa y puede conducir a resultados no apropiados. Como la guerrilla tiene gran capacidad de recuperación de sus efectivos puestos fuera de combate, se requiere una *política más apropiada* que podría estar formada por la combinación del accionar militar con un “encarecimiento” del reclutamiento de la guerrilla.

Como se verá más adelante, el simple costo económico de reducir un efectivo a las Autodefensas Unidas de Colombia y a la guerrilla supera los 450 millones de pesos, aún aceptando una hipótesis muy conservadora sobre la magnitud del gasto militar dirigido a la guerra contra insurgentes.

Por su parte el costo marginal para la guerrilla de reemplazar un combatiente es bajo, pues en gran parte se limita al costo del entrenamiento que puede ser 100 veces menor que el costo en que la sociedad incurre para retirarlo como combatiente de la insurgencia. Naturalmente esta hipótesis es cierta bajo el supuesto de que la guerrilla y los paramilitares encuentren un terreno favorable para sus reclutamientos.

Desafortunadamente, el terreno favorable al reclutamiento parece existir, aunque está limitado fundamentalmente a 63 municipios [11]. En estos municipios los adolescentes tienen pocas esperanzas de hallar un “destino” que los entusiasme. La guerrilla y los paramilitares les ofrecen reconocimiento, pertenencia y un salario. El reclutamiento se realiza aún entre los jóvenes menores de 18 años; pero para ellos, como lo muestran diferentes investigaciones [4, 12, 14], la razón de tomar las armas no es ideológica. A lo anterior se agrega la propaganda oficial que realza como un valor el uniforme militar y las armas, de tal manera que para muchos adolescentes no es clara la diferencia entre estar en alguno de los grupos armados ilegales o alistarse en el ejército regular.

Puede afirmarse que la propaganda oficial de valorar el uniforme y el arma sirve igualmente a los grupos ilegales para el reclutamiento, ya que realiza el papel de publicidad genérica. Los estudios referidos muestran también que la motivación para enrolarse en el ejército está lejos de ideales patrióticos o defensa del Estado, los anima la posibilidad de encontrar un quehacer. La necesidad de reconocimiento es tal vez la más importante motivación para quien ha sufrido humillaciones, desprecio, maltrato, el arma confiere seguridad y poder.

Para complicar la situación, el enrolamiento a asociaciones de delincuencia común es también una forma de tener reconocimiento y vislumbrar un horizonte, aunque esto sea

sólo un espejismo [16].

A la luz de lo expuesto: Qué es más sensato, retirar a un ilegal alzado en armas, o evitar que ingrese a los grupos insurreccionales? Los programas de guardabosques, la eliminación manual de las hojas de coca o las plantas de amapola, la remodelación de los cascos urbanos, son actividades que apuntan en la dirección correcta en la medida en que se realizan en las áreas susceptibles de proveer los nuevos efectivos a los armados ilegales y crean oportunidades para un trabajo lícito.

En opinión de Javier Fernández, otra forma efectiva de desestimular el reclutamiento ilegal y propiciar el legal, es mediante la expansión de los programas de soldados campesinos. En esta forma se les brinda protección o autoprotección contra los armados ilegales, no obstante que éstos podrían atacar militarmente a quienes realicen labores pagadas por el Estado.

7.3. ¿Cuánto cuesta capturar o dar de baja a un guerrillero?

Para el año 2003 el gasto militar total se estima en el 4,25 % del PIB. Puede avanzarse la hipótesis que solo el 30 % de ese gasto se dedica a la lucha contra los ilegales armados (excluyendo la delincuencia común); en el mismo año el PIB era de $2,23 \times 10^{14}$ pesos corrientes.

En el período pre-Uribe, 1995 - 2003, la captura anual promedio fue de 2318 guerrilleros y de 1192 bajas; el promedio anual de bajas de las autodefensas en el mismo período fueron 285 y las capturas de paramilitares ascendieron en promedio anual a 726. Es decir, por efecto del accionar de las autoridades, en promedio se retiran anualmente 4521 combatientes. En consecuencia, el costo promedio de retirar a un ilegal armado es de 629 millones.

Tomando únicamente el período Uribe, 2002 - 2003, en el que, de acuerdo a las cifras oficiales se ha tenido un resultado más efectivo que en el pasado, el promedio de retiros de ilegales es 9700; es decir, el costo unitario es 293 millones.

Emplear una fracción de las anteriores cifras para desestimular el ingreso a los grupos ilegales es tan sensato como prevenir las epidemias con la vacunación o controlar, mediante el uso del toldillo, la malaria antes de que se presente.

7.4. Un modelo de reclutamiento

Sea G el número de efectivos de la guerrilla y paramilitares y C la población susceptible de ingresar a los grupos armados ilegales, que corresponde en general a sectores sociales altamente frágiles. Un modelo simple para describir el reclu-

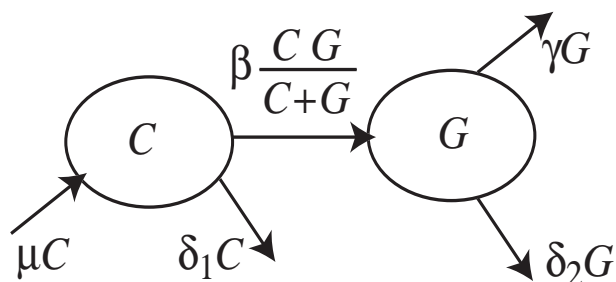


Figura 6: Diagrama para ilustrar el modelo de reclutamiento que se describe por las ecuaciones (18). C se refiere a la población susceptible de ser reclutada por los grupos ilegales (guerrilla y paramilitares).

tamiento es [1]:

$$\begin{aligned} \frac{dC}{dt} &= \mu C - \delta_1 C - \beta \frac{CG}{C+G}, \\ \frac{dG}{dt} &= \beta \frac{CG}{C+G} - \gamma G - \delta_2 G. \end{aligned} \quad (18)$$

Con base en la figura 6 asignamos a los parámetros el siguiente significado: μ mide la tasa de crecimiento de la población susceptible por nacimientos o inmigración, o por deterioro social; δ_1 es la tasa de muerte, emigración, o retiro de población susceptible; β es la tasa de reclutamiento expresado como contactos por unidad de tiempo y probabilidad de éxito; δ_2 es la tasa de retiros de la guerrilla por muerte natural o acción de las autoridades; γ es la tasa de desertión, o reinserción, se asume que los reinsercidos no ingresan a la población susceptible.

La primera ecuación (18),

$$\frac{dC}{dt} = \left(\mu - \delta_1 - \beta \frac{G}{C+G} \right) C, \quad (19)$$

indica que la población susceptible C tiende a desaparecer si se cumple la condición

$$\left(\mu - \delta_1 - \beta \frac{G}{C+G} \right) < 0; \quad (20)$$

es decir,

$$\delta_1 > \mu - \beta \frac{G}{C+G}. \quad (21)$$

Por otra parte, si el número de los efectivos irregulares es estacionario, $dG/dt = 0$, se debe satisfacer

$$\beta \frac{C}{C+G} = \gamma + \delta_2. \quad (22)$$

En consecuencia, de la combinación de (21) y (22),

$$\delta_1 > \mu - \frac{G}{C}(\gamma + \delta_2). \quad (23)$$

El cumplimiento de esta desigualdad se facilita si δ_1 crece, lo cual se logra si los programas de disminución de población susceptible tienen éxito; es decir, mediante la presencia del Estado generando por ejemplo fuentes de empleo y seguridad alimentaria y en salud. Alternativamente, (23) se satisface logrando que la tasa μ de población susceptible disminuya o que γ aumente. Estas acciones alternativas o complementarias, al incremento de δ_2 , contribuyen a reducir la intensidad del conflicto.

Unos comentarios adicionales son pertinentes. De la segunda ecuación (18) se concluye que la guerrilla empieza a decrecer si la capacidad de reclutamiento no supera los reinsercidos (desmovilizados) y los dados de baja (incluyendo los prisioneros):

$$\frac{\beta C}{C+G} < \gamma + \delta_2, \quad \text{es decir, si } C < \frac{G(\gamma + \delta_2)}{\beta - \gamma - \delta_2}. \quad (24)$$

Para fines numéricos supóngase que $G = 21000$, $C = 2 \times 10^6$ (cifra arbitraria), que hay 3510 bajas y capturas anuales y que el número anual de desmovilizados es 1200. Entonces:

$$\begin{aligned} \gamma &= \frac{1200}{21000} = 0,0571, & \delta_2 &= \frac{3510}{21000} = 0,1671, \\ C &< \frac{21000 \times 0,2242}{\beta - 0,2242}. \end{aligned} \quad (25)$$

Por ejemplo, si la tasa de reclutamiento es $\beta = 0,266$ entonces la población susceptible de ingresar a los grupos ilegales debe ser inferior a $C \approx 1,96 \times 10^6$; es decir, bajo esta condición la guerrilla no está en capacidad de reclutar suficiente gente para su recuperación. Para valores mayores de β la condición (25) se torna más exigente, por ejemplo $\beta = 0,3$ conlleva $C < 62114$. Por el contrario, si se logra que β se aproxime por la derecha a 0,2242 entonces pueden coexistir una población susceptible C alta sin que ello implique que la guerrilla pueda recuperarse.

En *conclusión*, es posible producir un decrecimiento real de la guerrilla actuando política y económicamente en las zonas más vulnerables del país, en particular del país rural. En esta forma se pueden crear las condiciones para una paz política que no implica -en palabras de Hernando Gómez- una negociación, sino un equivale a “asfixiar” la insurrección con más democracia.

Agradecimientos

Los autores agradecen los comentarios de José Nieto y los artículos de Roberto Burgos Cantor, Javier Fernández Riva y Juan Manuel López Caballero [2, 8, 15].

Roberto Burgos escribe [2]: “Quizás lo primero que se destaca en el interesante ensayo de Isaza-Campos es la capacidad de meter un tema tan sensible en el laboratorio y despojarlo de su esencia dramática. Una realidad implacable con cifras y conjeturas, modelos y combinaciones, ilumina verdades difuminadas por la ilusión, el interés o la propaganda”.

Javier Fernández anota [8]: “En mi opinión, desde el punto de vista de las perspectivas del Estado de ganar la guerra la verdadera implicación del trabajo de Isaza y Campos no es que convenga crear más empleos civiles en las zonas de reclutamiento de la subversión sino que la estrategia más eficiente sería quitarle a los subversivos la posibilidad de reclutar jóvenes aptos porque el Ejército los recluta antes como soldados campesinos”.

Por su lado, Juan Manuel López comenta [15]: “Este trabajo confirma la lógica de que orientar el gasto a eliminar las causas del enrolamiento en la guerrilla sería infinitamente más eficiente que el gasto militar. La novedad consistiría en que la razón y el propósito de optar por esta alternativa no sería eliminar los motivos de la guerra, sino situarse en mejores condiciones para ganarla. Tal vez al presidente le suene esto y también sin cambiar de propósito cambie de estrategia, ...”.

Historial de este trabajo

Este artículo tiene su origen cuando uno de los autores (JFI) presentó a sus alumnos del curso *Formulación lagrangiana de los sistemas electromecánicos* un ejemplo de aplicación de la dinámica no lineal a la comprensión (mas no a la justificación) de los conflictos armados.

El modelo sobre las estrategias de inversión de ejércitos en conflicto fue esbozado también por JFI a la cúpula militar, en el marco de las conferencias auspiciadas por la Universidad de Oslo y el gobierno noruego que se realizaron en Cartagena en enero de 2003.

El presente trabajo fue presentado en la Universidad Sergio Arboleda con motivo del Primer Encuentro Internacional de Matemáticas (Bogotá, agosto 2004).

Apéndices

A. Ejércitos: regular e irregular

Si no hay reemplazo de combatientes ($r_1 = r_2 = 0$), el sistema de ecuaciones (2) se reduce a la forma

$$\frac{dx}{dt} = -axy, \quad \frac{dy}{dt} = -bx. \quad (\text{A-1})$$

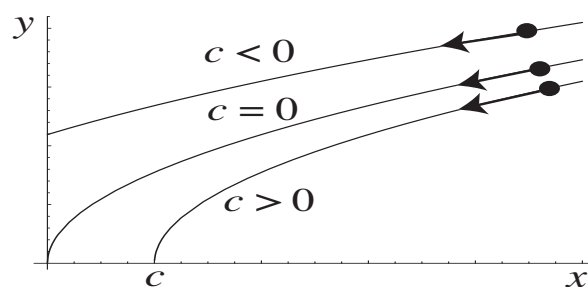


Figura 7: Trayectorias en el espacio de fase para el modelo (A-1); es decir, $y = \sqrt{2b/a} \sqrt{x - c}$. Las trayectorias están determinadas por la condición inicial (x_0, y_0) y por la constante $c = x_0 - ay_0^2/(2b)$.

Al dividir entre sí las ecuaciones (A-1), se obtiene la relación $dx/dy = (a/b)y$. En consecuencia, la trayectoria en el espacio de fase (x, y) está dada por

$$x = \frac{a}{2b}y^2 + c, \quad c = x_0 - \frac{a}{2b}y_0^2, \quad (\text{A-2})$$

donde (x_0, y_0) es el estado inicial en $t = 0$. La figura 7 muestra $y = \sqrt{2b/a} \sqrt{x - c}$, para varios valores de la constante c , en la cual se distinguen tres casos:

- Si $c > 0$, el ejército regular X derrota al ejército irregular Y . Esta situación se obtiene cuando $x_0 > ay_0^2/(2b)$, para lo cual se requiere no sólo consideraciones de efectividades apropiadas a y b , sino la necesidad de iniciar con un número de fuerzas regulares x_0 que supere en proporción cuadrática el número inicial de irregulares y_0 .
- Si $c < 0$, el ejército irregular Y (es decir, la guerrilla) derrota al ejército regular X , bajo la hipótesis de que no hay reemplazo de combatientes.
- Si $c = 0$, el ejército regular y la guerrilla se aniquilan mutuamente.

A pesar de su carácter no lineal, el sistema (A-1) tiene solución analítica:

$$x(t) = \frac{a}{2b}y^2(t) + c, \\ y(t) = \sqrt{\frac{2bc}{a}} \tan\left(\sqrt{2abc}(k - t)\right),$$

donde

$$k := \sqrt{\frac{2}{abc}} \arctan\left(y_0 \sqrt{\frac{a}{2bc}}\right).$$

En efecto, al combinar (A-1) y (A-2), se tiene $dy/dt = -bx = -(a/2)y^2 - bc$, que se reescribe en la forma

$$\frac{dy}{(a/2)y^2 + bc} = -dt.$$

Al hacer uso de la identidad

$$\int \frac{dy}{\alpha y^2 + \beta} = \frac{1}{\sqrt{\alpha\beta}} \arctan\left(y\sqrt{\frac{\alpha}{\beta}}\right)$$

obtenemos, con $\alpha = a/2$ y $\beta = bc$,

$$\sqrt{\frac{2}{abc}} \left[\arctan\left(y\sqrt{\frac{a}{2bc}}\right) - \arctan\left(y_0\sqrt{\frac{a}{2bc}}\right) \right] = -t.$$

De esta expresión se despeja $y(t)$, se usa la definición de k arriba mencionada, y se tiene el resultado final ya citado para $y(t)$.

B. Dos ejércitos regulares

En este caso se parte de la hipótesis de que las bajas de cada grupo combatiente son proporcionales a la *efectividad* del grupo contricante y al número de efectivos de cada ejército. Las ecuaciones que describen esta situación son (con $a > 0$ y $b > 0$):

$$\frac{dx}{dt} = -axy, \quad \frac{dy}{dt} = -bxy. \quad (B-1)$$

La trayectoria en el espacio de fase es elemental pues $dy/dx = b/a$ implica que

$$y = \frac{b}{a}x + c, \quad c = y_0 - \frac{b}{a}x_0, \quad (B-2)$$

donde (x_0, y_0) es el estado inicial en $t = 0$.

Tal como se ilustra en la figura 8, el resultado (B-2) conduce a la distinción entre tres casos:

- Si $c > 0$, el ejército Y derrota al ejército X . Esta situación se obtiene cuando $y_0/x_0 > b/a$. En particular, si x_0 es mayor que y_0 , se requiere que este desbalance en efectivos sea compensado por una mayor efectividad a del ejército Y con respecto a la efectividad b del ejército X .
- Si $c < 0$, el ejército X derrota al ejército Y . Esta situación es el caso simétrico al previamente comentado de $c > 0$.

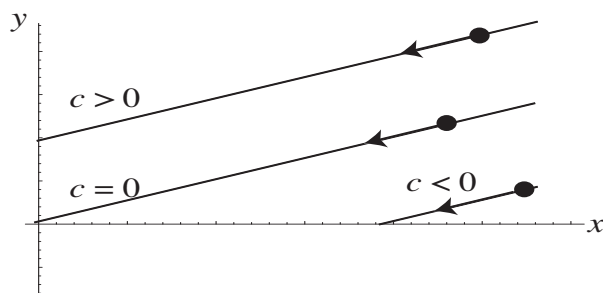


Figura 8: El modelo que se describe por las ecuaciones (B-1), conduce a trayectorias rectilíneas en el espacio de fase. Su comportamiento está determinado por las condición inicial (x_0, y_0) y por la constante $c = y_0 - (b/a)x_0$.

- El caso $c = 0$ representa la aniquilación mutua de los dos ejércitos.

A pesar de su carácter no lineal, el sistema (B-1) tiene solución analítica

$$x(t) = \frac{ack}{\exp(ack) - kb}, \quad y(t) = \frac{b}{a}x(t) + c, \quad (B-3)$$

con parámetros c y k dados por

$$c = y_0 - \frac{b}{a}x_0, \quad k := \frac{x_0}{ac + bx_0} = \frac{x_0}{ay_0}. \quad (B-4)$$

En efecto, considérense las ecuaciones (B-1) y (B-2). Como $y = (b/a)x + c$, entonces $dx/dt = -axy = -bx^2 - acx = -x(ac + bx)$. En consecuencia,

$$\frac{dx}{x(ac + bx)} = -dt.$$

La fracción parcial

$$\frac{1}{x(ac + bx)} = \frac{1}{ac} \left[\frac{1}{x} - \frac{b}{ac + bx} \right]$$

permite hacer la integración, para obtener

$$\frac{1}{ac} \left[\ln\left(\frac{x}{ac + bx}\right) - \ln\left(\frac{x_0}{ac + bx_0}\right) \right] = -t,$$

donde, con base en (B-2), $ac + bx_0 = ay_0$. De esta relación despejamos $x(t)$, usamos la definición del parámetro k y se tiene finalmente el resultado ya indicado.

Referencias

- [1] Banks, H. T. & C. Castillo-Chávez, 2003. *Bioterrorism: Mathematical Modeling Applications in Homeland Security*,

- Society for Industrial and Applied Mathematic. La idea se sugiere en este libro.
- [2] **Burgos–Cantor, R.**, 21 de agosto de 2004. El Universal, “Aquellos y estos tiempos”. Edit. Cartagena de Indias.
- [3] **Campos, D. & J. F. Isaza**, 2002. Prolegómenos a los sistemas dinámicos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- [4] **Castro–Caicedo G.**, 2004. *Más allá de la noche*, Edit. Planeta, Bogotá.
- [5] **Culshaw R. V., V. Rebecca, S. Ruan & J. S. Raymond**, 2004. Optimal HIV treatment by maximising immune response, *J. Math. Biol.* **48** : 545.
- [6] **Estrada, H. & I. Mantilla**, 1994. Estudio de un modelo matemático para la propagación del SIDA, *Rev. Acad. Col. Cienc.* **19** (72): 107.
- [7] El Tiempo, junio de 2004.
- [8] **Fernández–Riva, J.**, agosto 6 de 2004. Dinero, “La economía de la guerra”, Bogotá.
- [9] **Fernández–Riva, J.**, 2004. Prospectiva económica y financiera, Bogotá.
- [10] **Garay, L. J.**, 2002. *Colombia entre la exclusión y el Desarrollo*, Contraloría General de la República, Bogotá.
- [11] **Gómez–Buendía, H.** Comunicación verbal.
- [12] **González, G.**, 2002. *Los niños de la guerra*, Edit. Planeta, Bogotá.
- [13] **Kosko, B.**, 2000. El futuro borroso o el cielo en un chip, Edit. Crítica, Barcelona. Error tipográfico en las notas de pie de página, en la página 369, donde se mencionan los modelos.
- [14] **Lara, P.**, 2000. *Las mujeres en la guerra*, Edit. Planeta, Bogotá.
- [15] **López–Caballero, J. M.**, Dinero, septiembre 1 de 2004. “Lógica y Matemática”, Bogotá.
- [16] **Molano, A.**, 2004. *De penas y condenas*, Edit. Planeta, Bogotá.
- [17] **Murray, J. D.**, 1993. *Mathematical Biology*, Springer, Berlin.
- [18] **Nazih, R.**, 2003. *Sistemas de Guerra*, Universidad Nacional de Colombia, I.E.PRI, Bogotá.
- [19] **PNUD**, 2004. Foro Retorno a la Patria, por una política pública de reinserción.
- [20] **Presidencia de la República de Colombia**, Oficina de Comunicaciones, Resultados de Seguridad Democrática. Datos de esta Oficina.
- [21] **Procuraduría General de la Nación**, Mayo, 2004. Estado de Excepción. Delegado Preventiva en Materia de Derechos Humanos y Asuntos Étnicos.
- [22] **Wolfram, S.**, 1999. *The Mathematica Book*, Wolfram Media, Cambridge University Press, Champaign.

Recibido el 30 de agosto de 2004.

Aceptado para su publicación el 14 de octubre de 2004.

NONEMBEDDABILITY OF THE KLEIN BOTTLE IN \mathbf{RP}^3 AND LAWSON'S CONJECTURE

por

Oscar Perdomo¹

Resumen

Perdomo O.: Nonembedability of the Klein Bottle in \mathbf{RP}^3 and Lawson's Conjecture. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (110): 149-156, 2005. ISSN 0370-3908.

En 1985 Montiel & Ros demostraron que los únicos toros mínimos en S^3 , cuyo primer valor propio del laplaciano es 2, son los toros de Clifford. En este artículo demostraremos que es imposible encajar una botella de Klein en el espacio proyectivo 3-dimensional \mathbf{RP}^3 . Más aún, demostraremos que las únicas superficies cerradas no-orientables que pueden encajarse en \mathbf{RP}^3 son aquellas con característica de Euler impar. Después de esto, daremos otra demostración del resultado de Montiel & Ros mencionado arriba, esta vez bajo el supuesto de que el toro en consideración tiene simetría antipodal.

Palabras clave: Botella de Klein, toro de Clifford, espacios proyectivos, superficies mínimas.

Abstract

In 1985 Montiel & Ros showed that the only minimal torus in S^3 , for which the first eigenvalue of the Laplacian is 2, is the Clifford torus. Here, we will show first the non-existence of an embedded Klein bottle in \mathbf{RP}^3 . Indeed we will prove that the only non orientable closed surfaces that can be embedded in \mathbf{RP}^3 are those with odd Euler characteristic. Later on, we will give another proof of Montiel & Ros' result, assuming that the minimal torus has $\{x, -x\}$ symmetry. We will also point out that our proof of the non-existence of embedded closed non-orientable surfaces with even Euler characteristic in \mathbf{RP}^3 , still holds true when we replace \mathbf{RP}^3 with a 3-dimensional manifold K constructed in the following way: Let N be any simply connected 3-dimensional manifold. Let $f : S^2 = \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbf{R}^3\} \rightarrow N$ be an embedding. Let U and V be the two connected components of $N \setminus f(S^2)$. K is the manifold obtained by taking U , and identifying the points in ∂U so that $f(x) = f(-x)$.

Key words: Klein bottle, Clifford torus, projective spaces, minimal surfaces.

¹ Universidad del Valle, Cali, Colombia. E-mail: osperdom@univalle.edu.co

Introduction

It is well known that it is impossible to embed a non-orientable closed surface in \mathbf{R}^3 (see [5]). However it is possible to embed a projective plane, \mathbf{RP}^2 , in \mathbf{RP}^3 . Notice that \mathbf{RP}^2 is a non-orientable surface while \mathbf{RP}^3 is orientable. In the first part of this paper we prove, in a constructive and simple way, that we cannot embed either the Klein bottle or a Klein bottle with a finite number of handles attached in \mathbf{RP}^3 .

Minimal hypersurfaces of spheres have been a subject of great importance. They represent critical points of a variational problem, and the study of these hypersurfaces is related to the regularity of the Plateau problem. A first step in this study was to consider surfaces in S^3 . The simplest examples of minimal surfaces are the equators, which are surfaces isometric to the set

$$\{(x, y, z, w) \in \mathbf{R}^4 : w = 0 \text{ and } x^2 + y^2 + z^2 = 1\}$$

and the Clifford torus, which are surfaces isometric to the set

$$\left\{ (x, y, z, w) \in \mathbf{R}^4 : z^2 + w^2 = \frac{1}{2} \text{ and } x^2 + y^2 = \frac{1}{2} \right\}.$$

In 1966, **Almgren** showed that the only immersed minimal spheres in S^3 are the equators [1]. Even though there are infinitely many ways to minimally immerse a torus in S^3 , the only known example that is embedded is the Clifford torus. The conjecture that asserts that the Clifford torus is the only embedded minimal torus in S^3 is known as *Lawson's conjecture*. It is not difficult to prove that, for every immersed closed minimal surface in S^3 , 2 is an eigenvalue of the Laplacian operator.

One of the well known conjectures in the study of minimal hypersurfaces of spheres is *Yau's conjecture*. This conjecture, in the case of surfaces, states that if a closed surface in S^3 is embedded and minimal, then 2 is the first eigenvalue of the Laplacian. **Montiel & Ros** showed that for minimal torus in S^3 , Yau's conjecture implies Lawson's conjecture [4].

In the second part of this paper, we will use the main theorem of the first part to prove **Montiel & Ros'** result in a shorter way under the additional hypothesis that the minimal torus has antipodal symmetry.

Preliminaries

In this section we will establish some results that we will use to prove our main theorems. Let us start

with transversality theory. From linear algebra it is well known that, in general, the intersection of two 2-dimensional subspaces in \mathbf{R}^3 is a 1-dimensional space. When we have two surfaces, M_1 and M_2 , in a 3-dimensional manifold N , we have, by the implicit function theorem, that if these surfaces satisfy

$$T_m M_1 \cap T_m M_2 \subset T_m N \quad (1)$$

is 1-dimensional for every $m \in M_1 \cap M_2$

then the set $M_1 \cap M_2$ is either empty or it is a 1-dimensional submanifold of N . When the condition (1) holds true, we say that M_1 intersects M_2 transversally.

A theorem in transversality theory gives us,

Theorem 2.1. *Given two smooth surfaces S_1 and M_2 in a 3-dimensional manifold N , it is possible to find a smooth surface $M_1 \subset N$ such that S_1 is homeomorphic to M_1 and $M_1 \cap M_2$ is either empty or a 1-dimensional manifold in N .*

Let us state the following theorem on quotient manifold,

Theorem 2.2. *Let $G \times M \rightarrow M$ be a properly discontinuous action of a group G on a differentiable manifold M . The manifold M/G is orientable if and only if there is an orientation of M that is preserved by all the diffeomorphisms of G .*

As a consequence of this theorem we have the following examples: Let us denote by $S^n = \{x \in \mathbf{R}^{n+1} : |x| = 1\}$

Example 2.1. Let $G = \{-1, 1\}$ act on S^n by $(-1, x) \rightarrow -x$ and $(1, x) \rightarrow x$. Clearly this action is properly discontinuous. The diffeomorphism -1 sends the basis $\{v_1, \dots, v_n\}$ of $T_m S^n$ to the basis $\{-v_1, \dots, -v_n\}$ of $T_{-m} S^n$. Let us assume that we are taking the orientation on S^n given by the unit normal vector field $\nu(m) = m$. Using this orientation, we have that if $\{v_1, \dots, v_n\}$ is an oriented basis of $T_m S^n$, then the same basis does not provide an oriented basis of $T_{-m} M$. Therefore, the diffeomorphism -1 , which sends the orientation given by a basis $\{v_1, \dots, v_n\}$ of $T_m S^n$ to the orientation given by the basis $\{-v_1, \dots, -v_n\}$ of $T_{-m} M$, reverses the orientation on S^n if and only if n is even. Hence $\mathbf{RP}^n = S^n / \{-1, 1\}$ is orientable if and only if n is odd.

Example 2.2. Let M be an embedded torus in S^3 such that if $m \in M$ then $-m \in M$. Let $\nu : M \rightarrow S^3$ be a unit normal vector field of M as a submanifold of S^3 , i.e. $\nu(m)$ is perpendicular to $T_m M$ and $\nu(m)$ is

a vector in $T_m S^3$. Since M has antipodal symmetry, then $T_m M = T_{-m} M$ for every $m \in M$. Therefore we have that either $\nu(m) = \nu(-m)$ for all $m \in M$ or $\nu(-m) = -\nu(m)$ for all $m \in M$. As we pointed out before, the vector spaces $T_m S^3$ and $T_{-m} S^3$ are the same but they have different orientations; this implies that if $\nu(m) = \nu(-m)$ then the orientations induced by M on $T_m M$ and $T_{-m} M$ are also different. Since the bases $\{v_1, v_2\}$ and $\{-v_1, -v_2\}$ induce the same orientation on the vector space $\{rv_1 + sv_2 : r, s \in \mathbf{R}\}$, we have that if $\nu(m) = \nu(-m)$, then the manifold $S = M/\{-1, 1\}$ is not orientable. Since the Euler characteristic of M , $\chi(M)$, is twice the Euler characteristic of $S = M/\{-1, 1\}$ and $\chi(M)$ is zero, $S = M/\{-1, 1\}$ is a Klein bottle. The same argument shows that if $\nu(-m) = -\nu(m)$ then $S = M/\{-1, 1\}$ is again a torus.

Nonembeddability of the Klein bottle in \mathbf{RP}^3

In this section, we will prove that it is impossible to embed a Klein bottle or a Klein bottle with a finite number of handles attached in the 3-dimensional projective space \mathbf{RP}^3 . We will achieve this by using some basic criteria to decide when a surface is orientable and by making some constructions in order to estimate the Euler characteristic of any embedded surface in \mathbf{RP}^3 .

Let us identify \mathbf{RP}^3 with the set N of points in \mathbf{R}^3 with norm less than or equal to 1 where each point in the *boundary* is identified with its opposite, i.e. if

$$\begin{aligned} B &= \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbf{R}^3 : x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 \leq 1\} \\ \partial B &= \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbf{R}^3 : x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 = 1\} \\ \tau : \partial B &\longrightarrow \partial B, \quad \tau(m) = -m, \end{aligned}$$

then $N = B/\{id, \tau\}$.

We may think that we are identifying N with \mathbf{RP}^3 using the map $\phi : N \rightarrow \mathbf{RP}^3$ given by

$$\phi(x_1, x_2, x_3) = [(x_1, x_2, x_3, \sqrt{1 - x_1^2 - x_2^2 - x_3^2})].$$

Clearly ϕ is well-defined and bijective because antipodal points on the boundary of B are identified.

Notice that under this identification, \mathbf{RP}^2 is identified with $\partial B/\{id, \tau\} \subset N$.

Let us denote by $\pi : B \rightarrow N$ the natural projection, i.e. $\pi(x) = x$ if $|x| < 1$ and $\pi(x) = [x] = \{x, -x\}$ if $|x| = 1$.

Lemma 3.1. *If $M \subset N$ is an embedded surface that intersects transversally \mathbf{RP}^2 , then the set $C_1 = \pi^{-1}(M \cap \mathbf{RP}^2) \subset S^2 = \partial B$ has one of the following forms $C_1 = \{\alpha_0, \alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\}$*

$$\text{or } C_1 = \{\alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\},$$

where each α_i and $\bar{\alpha}_i$ is homeomorphic to a circle and $\tau(\alpha_i) = \bar{\alpha}_i$

Proof. Let $M_1 = \pi^{-1}(M) \subset B$. Notice that C_1 is a collection of smooth disjoint closed embedded curves in ∂B because $(M \cap \mathbf{RP}^2)$ is a collection of smooth closed disjoint curves and the map $\pi|_{S^2} : S^2 = \partial B \rightarrow \mathbf{RP}^2$ is a covering map. Notice also that M_1 is an embedded surface with boundary in \mathbf{R}^3 and $\partial M_1 = C_1$. By the identification made on ∂B we have that if $x \in C_1$ then $-x \in C_1$.

Let us prove by contradiction that there is at most one closed curve contained in C_1 that has antipodal symmetry. Let α_0 and α'_0 be two disjoint closed curves contained in C_1 , since α_0 is an embedded curve in S^2 , it divides S^2 in two simply connected parts U and V ; since α_0 has antipodal symmetry, then $\tau(U) = V$, therefore the area of U is the same as the area of V and both area are equal to 2π because the area of the S^2 is 4π ; now, since α_0 and α'_0 are disjoint, then one of the connected components of $S^2 - \alpha'_0$, let us call it W , is contained in either U or V , this is a contradiction because the area of W is 2π . Since there can only be one closed curve with antipodal symmetry in C_1 we have that there are two possibilities for the set C_1

Case 1: If C_1 contains a circle α_0 which is invariant under τ , then

$$C_1 = \{\alpha_0, \alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\},$$

where the α_i 's are closed curves, $\tau(\alpha_0) = \alpha_0$ and $\tau(\alpha_i) = \bar{\alpha}_i$, for $i = 1, 2, \dots, k$.

Case 2: If C_1 does not contain a circle which is invariant under τ , then

$$C_1 = \{\alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\},$$

where the α_i 's are closed curves, and $\tau(\alpha_i) = \bar{\alpha}_i$ for $i = 1, 2, \dots, k$. ■

Theorem 3.1. *If M is a closed surface in \mathbf{RP}^3 that intersects transversally \mathbf{RP}^2 and $C_1 = \pi^{-1}(M \cap \mathbf{RP}^2) \subset S^2 = \partial B$ contains a closed curve which is invariant under the antipodal map, then the Euler characteristic of M is odd.*

Proof. In the same way we did before, let us identify \mathbf{RP}^3 with $N = B/\{id, \tau\}$ and \mathbf{RP}^2 with $\partial B/\{id, \tau\}$.

Since there is a closed curve in C_1 invariant under the antipodal map, we have, by Lemma 3.1, that

$$C_1 = \{\alpha_0, \alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\} = \{\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_{2k}\}$$

with $\tau(\alpha_i) = \bar{\alpha}_i$.

For $i = 1, \dots, 2k$, let B_i be the connected component with smaller area of $S^2 \setminus \beta_i$. Let M_2 be the manifold that is obtained by gluing $2k + 1$ disks to M_1 , one along each β_i . It is not difficult to see that we can embed M_2 in \mathbf{R}^3 , e.g. we can make this gluing in \mathbf{R}^3 by choosing disks of the form

$$\{rx : 1 \leq r \leq r_i \text{ and } x \in \beta_i\} \cup \{r_ix : x \in B_i\},$$

for $i = 1, \dots, 2k$, and the last disk of the form

$$\{rx : 1 \leq r \leq r_0 \text{ and } x \in \beta_0\} \cup \{r_0x : x \in V\},$$

where V is one of the connected components of $S^2 \setminus \alpha_0$.

Let us denote by $\chi(S)$ the Euler characteristic of a surface S . Let us take a triangulation of M such that each circle $\pi(\alpha_i) \subset M$ contains exactly 3 edges of the triangulation. Let F be the number of faces, E the number of edges and V the number of vertices of the triangulation. Clearly this triangulation induces a triangulation on $M_1 = \pi^{-1}(M)$, the number of faces, edges and vertices for this triangulation on M_1 is $F, E + 3k + 3$ and $V + 3k + 3$, respectively. This happens because the circle α_0 contains now 6 edges and 6 vertices instead of the 3 edges and 3 vertices of $\pi(\alpha_0)$ and, for $i = 1, \dots, k$, the 3 edges and 3 vertices of $\pi(\alpha_i)$ give us 3 edges and 3 vertices in α_i and $\bar{\alpha}_i$. Therefore, $\chi(M) = \chi(M_1)$. Now taking this triangulation on M_1 , we define a new triangulation on M_2 by adding $6 + 2k$ new triangles to the triangulation defined on M_1 in this way:

(i) The disk attached to the circle α_0 is thought as 6 triangles with 6 vertices in the boundary and one vertex in the interior of the disk. The gluing is taken so that vertices on the boundary of the glued disk are identified with the 6 vertices of α_0 .

(ii) Each disk attached to an α_i (or $\bar{\alpha}_i$) is considered as a single triangle and the gluing is taken so that the 3

vertices of the boundary of the glued disk are identified with the 3 vertices of α_i (or $\bar{\alpha}_i$).

Having made these considerations, it is not difficult to see that the new triangulation is going to have $6 + 2k$ more faces, 6 more edges and 1 more vertex than the triangulation on M_1 . Therefore,

$$\chi(M_2) = \chi(M_1) + 2k + 1 = \chi(M) + 2k + 1.$$

Since M_2 is closed and can be embedded in \mathbf{R}^3 , we have that M_2 is orientable. Thus, its Euler characteristic is even. This observation, together with the equation above, implies that the Euler characteristic of M must be odd. ■

Theorem 3.2. *If M is a closed surface in \mathbf{RP}^3 that intersects transversally \mathbf{RP}^2 and $C_1 = \pi^{-1}(M \cap \mathbf{RP}^2)$ does not contain a circle which is invariant under the antipodal map, then M is orientable.*

Proof. Since none of the closed curves in C_1 is invariant under τ , then

$$C_1 = \{\alpha_1, \bar{\alpha}_1, \dots, \alpha_k, \bar{\alpha}_k\}$$

with $\tau(\alpha_i) = \bar{\alpha}_i$. Let us assume that $k = 1$. Let K_1^ϵ be the set of points in $M_1 = \pi^{-1}(M)$ that are within a distance ϵ of α_1 and let K_2^ϵ be the set of points in M_1 that are within a distance ϵ of $\bar{\alpha}_1$, we will assume that ϵ has been chosen so that K_i^ϵ are smooth surfaces homeomorphic to cylinders. Let M_2 be the closed surface obtained by gluing to M_1 a cylinder Σ embedded in $\mathbf{R}^3 \setminus B$, the boundary of this glued cylinder is $\alpha_1 \cup \bar{\alpha}_1$. Let $\phi : [0, 1] \rightarrow \alpha_1$ be a regular parametrization of α_1 . Notice that the map ϕ is homotopic to the map $\tau \circ \phi$ in Σ (this is the key observation in this proof). Therefore we can define a parametrization

$$\psi : [0, 1] \times [0, 1] \rightarrow \Sigma$$

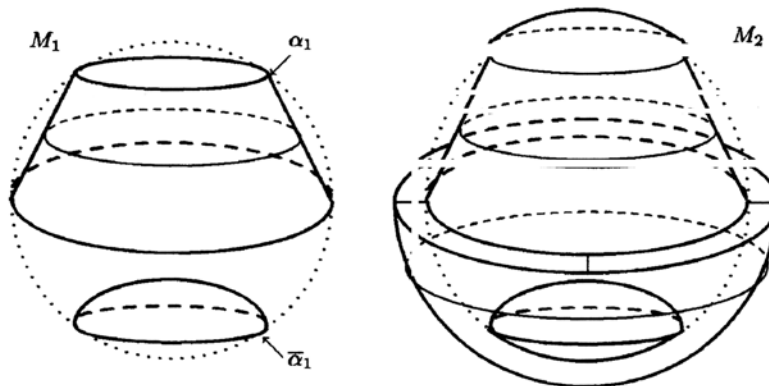


Figure 1

In this figure $M \subset \mathbf{RP}^3$ is homeomorphic to \mathbf{RP}^2 and it intersects $\partial B / \{-1, 1\}$ in two circles. The inverse image of these circles under $\pi : B \rightarrow \mathbf{RP}^3$ is the union of three circles. One of them, the equator, is invariant under the antipodal map. $M_1 = \pi^{-1}(M)$ is the union of a cylinder and a disk; M_2 is the union of two spheres. In this case $r_1 = r_2 = 1, r_0 > 1$ and V is the south hemisphere.

such that

$$\psi(0, v) = \psi(1, v), \psi(u, 0) = \phi(u) \text{ and } \psi(u, 1) = \tau \circ \phi(u).$$

We will prove that M is homeomorphic to M_2 . This would imply that M is orientable because M_2 is orientable. Recall that a closed surface can be embedded in \mathbb{R}^3 only if it is orientable. Let $\Sigma_1 = \psi([0, 1] \times [0, 1/2])$ and $\Sigma_2 = \psi([0, 1] \times [1/2, 1])$. Let γ_i $i = 1, 2$ be two closed curves in M_1 such that $\partial K_1^\epsilon = \alpha_1 \cup \gamma_1$ and $\partial K_2^\epsilon = \bar{\alpha}_1 \cup \gamma_2$. Since Σ_i is homeomorphic to K_i^ϵ , then, we can define two homeomorphisms φ_1 and φ_2 such that

$$\begin{aligned} \varphi_1 : \Sigma_1 &\rightarrow K_1^\epsilon, & \varphi_1(\psi(u, 1/2)) &= \psi(u, 0) = \phi(u), \\ & & \varphi_1(\psi(u, 0)) &\in \gamma_1, \\ \varphi_2 : \Sigma_2 &\rightarrow K_2^\epsilon, & \varphi_2(\psi(u, 1/2)) &= \psi(u, 1) = \tau \circ \phi(u), \\ & & \varphi_2(\psi(u, 1)) &\in \gamma_2. \end{aligned}$$

Since the manifolds M_1 and $M_1 \setminus K_1^\epsilon \cup K_2^\epsilon$ are homeomorphic we can define a homeomorphism φ_3 such that

$$\varphi_3 : M_1 \rightarrow M_1 \setminus K_1^\epsilon \cup K_2^\epsilon$$

such that

$$\varphi_3(\psi(u, 0)) = \varphi_1(\psi(u, 0)) \text{ and } \varphi_3(\psi(u, 1)) = \varphi_2(\psi(u, 1)).$$

Using the maps φ_1 , φ_2 and φ_3 , we can define our homeomorphism ξ from M_2 to M in the following way:

$$\begin{aligned} \xi(m) &= [\varphi_1(m)] & \text{if } m \in \Sigma_1, \\ \xi(m) &= [\varphi_2(m)] & \text{if } m \in \Sigma_2, \\ \xi(m) &= [\varphi_3(m)] & \text{if } m \in M_1. \end{aligned}$$

The map ξ is a continuous well defined map because of the conditions imposed on the maps φ_i , $i = 1, 2, 3$ on the boundary. Therefore M is homeomorphic to M_2 which is orientable. When $k > 1$, let B_i be the connected component with smaller area of $S^2 \setminus \alpha_i$ for $i = 1, \dots, k$. In the case the sets B_1, \dots, B_k are disjoint, let us take k disjoint curves, $\omega_1, \dots, \omega_k$, contained in the closure of the set $\mathbb{R}^3 \setminus B$ such that each ω_i connects a point $p_i \in B_i$ with the point $-p_i$. Let M_2 be the surface obtained by gluing to $M_1 = \pi^{-1}(M)$ k cylinders $\Sigma_1, \dots, \Sigma_k$. These cylinders are chosen so that the boundary of each Σ_i is the union of α_i with $\bar{\alpha}_i$ and the bounded component of the closed surface $\Sigma_i \cup B_i \cup \tau(B_i)$ contains the curve ω_i , in other words, Σ_i is the cylindrical part of the boundary of the solid obtained after thickening the curve ω_i . The same procedure that we did in the case $k = 1$ shows that the surface M is homeomorphic to the surface M_2 , since M_2 is embedded in \mathbb{R}^3 , then M_2 is orientable, hence M is also orientable. The proof in the general case is essentially the same, we glue $\Sigma_1, \dots, \Sigma_k$ cylinders to the surface M_1 to obtain an orientable surface that is homeomorphic to M . In

this general case, the cylinders can be chosen so that every time $B_i \subset B_j$ then, Σ_i is contained in the bounded component of the closed surface $\Sigma_j \cup B_j \cup \tau(B_j)$.

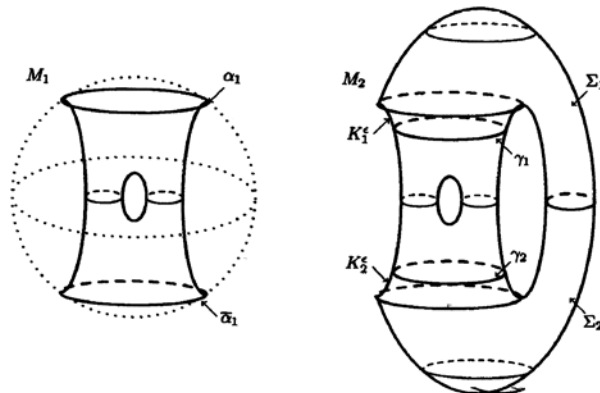


Figure 2

In this figure $M \subset \mathbb{R}P^3$ is homeomorphic to a double torus and it intersects $\partial B/\{-1, 1\}$ in one circle. The inverse image of this circle under $\pi : B \rightarrow \mathbb{R}P^3$ is the union of two circles. $M_1 = \pi^{-1}(M)$ is a cylinder with a handle attached. M_2 is again homeomorphic to a double torus.

Theorem 3.3. *A closed non-orientable surface M can be embedded in $\mathbb{R}P^3$ if and only if the Euler characteristic of M is odd.*

Proof. The set $M = \{(x, y, 0) : x^2 + y^2 \leq 1\} \subset N = B/\{id, \tau\} = \mathbb{R}P^3$ shows an embedding of $\mathbb{R}P^2$ in $\mathbb{R}P^3$, clearly we can attach as many handles as we want in an embedded fashion to M in a neighborhood of the point $(0, 0, 0)$. This shows that every non-orientable closed surface with odd Euler characteristic can be embedded in $\mathbb{R}P^3$.

Now, let S be a non-orientable surface embedded in $\mathbb{R}P^3$. By Theorem 2.1, there exists an embedded surface $M \subset \mathbb{R}P^3$ homeomorphic to S , that intersects transversally $\mathbb{R}P^2 = \partial B/\{-1, 1\}$, by Lemma 3.1, Theorem 3.1 and Theorem 3.2, we have that the Euler characteristic of M must be odd, therefore the Euler characteristic of S must be also odd. ■

Corollary 3.1. *It is impossible to embed a Klein bottle, or any closed non-orientable closed surface with even Euler characteristic, in $\mathbb{R}P^3$.*

Using the same method that we used to prove Theorem 3.3, we can prove the slightly more general result:

Theorem 3.4. *Let N be any simply connected 3 dimensional manifold. Let*

$$f : S^2 = \{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}^3 : x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 = 1\} \rightarrow N$$

be an embedding. Let U and V be the two connect components of $N \setminus f(S^2)$. If K is the manifold obtained by taking U , and identifying the points in ∂U so

that $f(x) = f(-x)$, then a closed non-orientable surface M can be embedded in K if and only if the Euler characteristic of M is odd.

Proof. Let K_1 be the manifold obtained by gluing the unit ball B in \mathbf{R}^3 to U using the map f . All the arguments made to prove Theorem 3.1 to Theorem 3.3 work by replacing \mathbf{R}^3 by the simply connected manifold K_1 , and $\mathbf{R}^3 \setminus B$ by the set B view as a subset of K_1 . Notice also that every non orientable surface embedded in K must intersect the surface $\mathbf{RP}^2 = f(S^2)/\{1, \tau\}$ where τ , in this case, is the map from $f(S^2)$ to $f(S^2)$ defined by $\tau(p) = f(-f^{-1}(p))$. ■

A partial result on Lawson’s conjecture

Let us start this section with some well known facts about minimal surfaces in S^3 . If $\psi : M \rightarrow S^3$ is an immersed minimal surface in S^3 and $\psi(m) = (x_1(m), x_2(m), x_3(m), x_4(m))$ then the minimality of M is equivalent to the condition $\Delta x_i = -2x_i$ on the functions $x_i : M \rightarrow S^3, i = 1, \dots, 4$.

Let us denote by $\nu : M \rightarrow S^3$, and

$$\nu(m) = (\nu_1(m), \nu_2(m), \nu_3(m), \nu_4(m)) ,$$

be the unit normal vector field on M as a submanifold of S^3 . The shape operator at $m \in M$ is the symmetric linear operator $A_m : T_m M \rightarrow T_m M$ defined by $A_m(v) = -d\nu_m(v)$.

By the Codazzi equations and the minimality of M , we have that the functions $\nu_i : M \rightarrow S^3$ satisfy the equation $\Delta \nu_i = -|A|^2 \nu_i$ for $i = 1, \dots, 4$. Here $|A|^2(m) = |A_m(e_1)|^2 + |A_m(e_2)|^2$, where $\{e_1, e_2\}$ is any orthonormal basis of $T_m M$. Notice that,

$$\begin{aligned} |A|^2(m) &= |A_m(e_1)|^2 + |A_m(e_2)|^2 = |d\nu_m(e_1)|^2 + |d\nu_m(e_2)|^2 \\ &= |(d(\nu_1)_m(e_1), d(\nu_2)_m(e_1), d(\nu_3)_m(e_1), d(\nu_4)_m(e_1))|^2 + \\ &\quad |(d(\nu_1)_m(e_2), d(\nu_2)_m(e_2), d(\nu_3)_m(e_2), d(\nu_4)_m(e_2))|^2 \\ &= \sum_{i=1}^4 (d(\nu_i)_m(e_1)^2 + d(\nu_i)_m(e_2)^2) = \sum_{i=1}^4 |\nabla \nu_i|^2(m) . \end{aligned}$$

The eigenvalues $\kappa_1(m), \kappa_2(m)$ of A_m are known as the principal curvatures of M at $m \in M$. The Gauss equation applied to surfaces in \mathbf{R}^3 gives us that the Gauss curvature is the product of the principal curvatures.

For surfaces in S^3 the Gauss equation gives us that the Gauss curvature is the product of the principal curvatures plus 1, i.e. if $K(m)$ is the Gauss curvature of $M \subset S^3$ at $m \in M$, we have

$$K(m) = 1 + \kappa_1(m)\kappa_2(m) \tag{2} .$$

Since M is minimal, $\kappa_1(m) + \kappa_2(m) = 0$. Thus

$$|A|^2(m) = \kappa_1^2(m) + \kappa_2^2(m) = 2\kappa_1^2(m) ,$$

and therefore the equation (2) can be written as

$$K(m) = 1 - \frac{|A|^2}{2} .$$

In the case that M is topologically a torus, the Gauss Bonnet formula gives us that $\int_M K = 0$ or equivalently

$$\int_M |A|^2 = \int_M 2 = 2 \text{ times the area of } M \tag{3} .$$

Now we are ready to prove the main theorem in this section.

Theorem 4.1. *If M is an embedded minimal surface in S^3 which is invariant under the antipodal map and such that the first eigenvalue of the Laplacian is 2, then M is the Clifford torus.*

Proof. Let $\nu = (\nu_1, \nu_2, \nu_3, \nu_4)$ be the unit normal vector. By Corollary 3.1 and Example 2.2 we have that $\nu(-m) = -\nu(m)$ for all $m \in M$ otherwise $M/\{-1, 1\}$ will define an embedded Klein bottle in \mathbf{RP}^3 . Therefore the function $\nu_i : M \rightarrow \mathbf{R}, i = 1, \dots, 4$ are odd functions and $\int_M \nu_i = 0$ i.e. they are functions perpendicular to the constant function $f \equiv 1$ viewed as elements of the Hilbert space $L^2(M)$. Now, since we are assuming that the first eigenvalue of the Laplacian is 2, we have

$$\int |\nabla \nu_i|^2 \geq 2 \int_M \nu_i , \quad i = 1, 2, 3, 4 , \tag{4}$$

with equality if and only if $\Delta \nu_i = -|A|^2 \nu_i = -2\nu_i$. (5)

Notice that if the equation (5) holds true for $i = 1, \dots, 4$, then $|A|^2(m) = 2$ for all $m \in M$. Summing up the inequalities in (4) above from $i = 1$ to $i = 4$ we get

$$\int |A|^2 \geq \int_M 2 \tag{6}$$

but the equation (3) gives us that we have an equality in the equation (6) instead of an inequality, therefore, we have an equality in each of the equations in (4), hence, $|A|(m) = 2$ for all $m \in M$. This last equation implies that M must be a Clifford torus by the main result in [2]. ■

References

- [1] **F. Almgren**, *Some interior regularity theorems for minimal surfaces and an extension of Bernstein theorem*, Ann. of Math. **85** (1966), 277–292
- [2] **S.S. Chern, M. Do Carmo, and S. Kobayashi**, *Minimal submanifolds of a sphere with second fundamental form of constant length*. In *Functional Analysis and Related Fields. Proc. Conf. M. Stone*. Springer: Berlin, 1970, 59–75.
- [3] **M. Do Carmo**, *Riemannian Geometry*. Birkhäuser: Boston, Second edition, 1993.
- [4] **S. Montiel & A. Ros**, *Minimal immersion of surfaces by the first eigenfunctions and conformal area*. Invent. Math. **83** (1986), 153–166.
- [5] **H. Samelson**, *Orientability of Hypersurfaces in \mathbf{R}^n* . Proc. A.M.S. **22** (1969), 301–302.

Recibido el 5 de julio de 2004

Aceptado para su publicación el 9 de febrero de 2005

CONSTITUCIÓN DE LA ACADEMIA

JUNTA DIRECTIVA

Período 2004 - 2006

Presidente	: Moisés Wasserman Lerner	Tesorero	: Inés Bernal de Ramírez
Vicepresidente	: Jaime Rodríguez Lara	Bibliotecario	: Diógenes Campos Romero
Secretario	: José A. Lozano-Iriarte	Vocal	: Jorge Arias de Greiff

Director de la Revista : Santiago Díaz-Piedrahita

MIEMBROS HONORARIOS

Hernando Groot Liévano Thomas van der Hammen
Mohamed H. Hassan Rodolfo R. Llinás

MIEMBROS DE NÚMERO

Sucesión de las sillas. Se distingue con asteriscos (*) a los miembros fundadores y con un círculo (○) a los académicos que han pasado a la situación de extranumerarios.

- † Jorge Acosta Villaveces - 1936*.
† Leopoldo Guerra Portocarrero - 1954.
† Eduardo Acevedo Latorre - 1970.
Eduardo Calderón Gómez - 1984.
- † Jorge Álvarez Lleras - 1936*
† Alfonso Tribín Piedrahita - 1967.
Xavier Caicedo Ferrer - 2001
- † Antonio María Barriga Villalba - 1936*.
† Kalman C. Mezey - 1957.
Lorenzo Panizzo Durán - 1984.
- † Alberto Borda Tanco - 1936*.
† Hernando Franco Sánchez - 1960.
Manuel del Llano Buenaventura - 1986.
- † Julio Carrizosa Valenzuela - 1936*.
† Eduardo Caro Caycedo - 1976.
Jairo Mojica Corzo - 1997.
- † Víctor E. Caro - 1936*.
Jorge Arias de Greiff - 1966.
- † Luis Cuervo Márquez - 1936*.
† Daniel Mesa Bernal - 1960.
Jesús A. Eslava Ramírez - 1995.
- † Federico Lleras Acosta - 1936*
† Andrés Soriano Lleras - 1957.
Gabriel Toro González - 1976.
- † Ricardo Lleras Codazzi - 1936*
† Luis Duque Gómez - 1960
Guillermo Páramo Rocha - 2001
- † Rafael Torres Mariño - 1936*.
Hernando Groot Liévano - 1966 (H).
José María Rincón - 2001
- † César Uribe Piedrahita - 1936*.
† Clemente Garavito Baraya - 1970.
Jaime Lesmes Camacho - 2002
- † Darío Roza Martínez - 1936*.
† Luis Guillermo Durán Solano - 1970.
† Jairo Charris Castañeda - 2002
Vacante
- † Calixto Torres Umaña - 1936*.
† José María Garavito Baraya - 1970.
Humberto Rodríguez Murcia - 1993.
- † Luis María Murillo Quinche - 1936*
† Hno. Daniel González Patiño - 1976.
Víctor Samuil Albis González - 1992.
- † Enrique Pérez Arbeláez - 1936*.
† Gerardo Reichel Dolmatoff - 1973.
Alicia Dussan de Reichel - 1994.
- † Luis López de Mesa - 1937.
† Luis Eduardo Mora Osejo - 1970.
Vacante
- † Luis Patiño Camargo - 1937.
† Guillermo Castillo Torres - 1983.
Diógenes Campos Romero - 2001.
- † Daniel Ortega Ricaurte - 1938.
Alberto Morales Alarcón - 1970.
- † Julio Garzón Nieto - 1939.
† Gustavo Perry Zubieta - 1970.
Hernando Dueñas Jiménez - 1989.
- † Ernesto Osorno Mesa - 1939.
Luis E. Gaviria Salazar - 1981.
- † Armando Dugand Gneco - 1941.
† Álvaro Fernández Pérez - 1973.
Enrique Forero González - 1997
- † Alfonso Esguerra Gómez - 1944.
† Carlos Páez Pérez - 1970.
Santiago Díaz-Piedrahita - 1988.
- † Jesús Emilio Ramírez - 1944.
Julio Carrizosa Umaña - 1983.
- † Luis H. Osorio - 1944.
† Antonio Olivares - 1966.
† José Rafael Arboleda C. - 1982.
Carlos Corredor Pereira - 1996.
- † Fabio González Tavera - 1945.
† Eduardo Rico Pulido - 1970.
† Carlos E. Acosta Arteaga - 1973.
Dimas Malagón Castro - 2002.
- † Eduardo Lleras Codazzi - 1945.
† Sven Zethelius Peñalosa - 1966.
Augusto Rivera Umaña - 1996.
- † Marcelino de Castellví - 1945.
† Francisco Lleras Lleras - 1970.
† Álvaro Torres Barreto - 1990.
Margarita Perea Dallos - 1996.
- † Manuel José Casas Manrique - 1945.
María Teresa Murillo Pulido - 1975.
- † Belisario Ruiz Wilches - 1946.
Moisés Wasserman Lerner - 1992.
- † Guillermo Muñoz Rivas - 1950.
Paulina Muñoz Vila - 1994.
- † Jorge Ancízar Sordo 1951.
Eduardo Posada - 1993.
- † Alfredo Bateman 1951
Carlos E. Vasco Uribe - 1992.
- † Jorge Bejarano - 1951.
† Gabriel Sanín Villa - 1970.
○ Jaime Ayala Ramírez - 1973.
† Polidoro Pinto Escobar - 2001.
Vacante
- † Vicente Pizano Restrepo - 1952.
José A. Lozano Iriarte - 1992.
- † Luis Augusto Cuervo - 1952.
† Santiago Triana C. - 1970.
Gonzalo Correal Urrego - 1984.
- † José Ignacio Ruiz - 1952.
Gerardo Pérez Gómez - 1995.
- † Lorenzo Uribe Uribe - 1952.
Inés Bernal de Ramírez - 1986.
- † Carlos Ortiz Restrepo - 1956.
Eduardo Brieva Bustillo - 1980.
- † Augusto Gast Galvis - 1957.
José Luis Villaveces Cardoso - 1988.
- Hernando J. Ordóñez - 1957.
Jaime Rodríguez Lara - 2003.

MIEMBROS CORRESPONDIENTES ACTIVOS

Andrade Amaya, Carlos Alberto – Cartagena
Andrade M., Gonzalo - Bogotá
Arboleda, Luis Carlos - Cali
Ardila Robayo, María Cristina – Bogotá
Ariza Calderón, Hernando – Armenia
Barrera, Luis Alejandro – Bogotá
Buriticá Céspedes, Pablo – Medellín
Bustillo Pardey, Alex Enrique - Chinchiná, Caldas
Cadena García, Alberto – Bogotá
Cadena Gómez, Gabriel – Chinchiná, Caldas
Cala Cala, Plutarco - Bogotá
Camacho Beltrán, Ángela – Bogotá
Cantera Kintz, Jaime Ricardo – Cali
Caraballo, Luis – Cartagena
Castañeda del Gordo, Elizabeth – Bogotá
Castaño Zapata, Jairo – Manizales
Castillo Córdoba, Rodolfo A. – Barranquilla
Castro, Alfonso – Texas, USA
Chacón de Ulloa, Patricia – Cali
Chamorro Bello, Clara – Bogotá
Cossio Betancur, Jorge Iván – Medellín
Díaz Merlano, Juan Manuel – Santa Marta
Duque Beltrán, Carmenza – Bogotá
Echeverri López, Luis Fernando – Medellín
Egea Bermejo, Eduardo – Barranquilla
Espinosa, Armando – Armenia
Fernández Alonso, José Luis – Bogotá
Gaviria, Santiago – Viena
Gómez, Moreno, Bernardo – Bogotá
Groot de Mahecha, Ana María – Bogotá (e)
Guhl Nannetti, Felipe – Bogotá (e)
Hermelín, Michel – Medellín
Herrera Valencia, Sócrates – Cali

Hodson de Jaramillo, Elizabeth – Bogotá
Jaramillo Gómez, Luz Marina – Cali
Jaramillo Robledo, Álvaro – Manizales
López Reina, Alfonso – Armenia
Lynch, John D. – Bogotá
Lleras Pérez, Eduardo – Brasilia
Martínez Collantes, Jorge – Bogotá
Martínez Martínez, Roberto – Bogotá
Martínez Valderrama, Juan C. – Bogotá
Morales Aramburo, Álvaro - Medellín
Moreno Ruiz, Luis Germán – Bogotá
Moreno, Carlos Julio – New York
Moreno, Luis Enrique – México
Nieto, José Ignacio – Montreal
Olivero Verbel, Jesús – Cartagena
Pérez Alcázar, Germán Antonio – Cali
Ponce Gutiérrez, William A. – Medellín
Poveda Jaramillo, Germán – Medellín
Poveda Ramos, Gabriel – Medellín
Prieto, Pedro Antonio – Cali
Puerta Llerena, Leonardo – Cartagena
Quijano Rico, Marco – Nobsa, Boyacá
Quiroga Puello, Luis – Bogotá
Rangel Churio, Orlando – Bogotá
Restrepo Moreno, Ángela – Medellín
Reynolds Pombo, Jorge – Bogotá
Rocha de Campos, Martha H. – Bogotá
Roldán Pérez, Gabriel – Medellín
Stashenko Elena E. – Bucaramanga
Vargas Zapata, Rubén Antonio – Cali
Zea, Sven E. – Santa Marta
Zuluaga Corrales, Héctor Fabio – Cali

MIEMBROS CORRESPONDIENTES EXTRANJEROS

ARGENTINA

Sahade, Jorge - Buenos Aires

ALEMANIA

Schnetter, Marie-Luise - Giessen
Schnetter, Reinhard - Giessen
Weber, Hans - Mainz
Sturm, Helmut - Hildesheim
Hagemann, Wolfgang - Haldelberg

AUSTRIA

Flamm, Dieter - Institut für Theoretische Physic, Viena.
Sheidegger Adrian - Institut für Theoretische Geodäsie und Geophysik - Viena

ESPAÑA

Bermejo Barrera, Jaime - Tenerife
De Porta Vernet, Jaime - Barcelona

ESTADOS UNIDOS

Horvath, John (e) 1301 Mathematics Building
College Park, Maryland 20742-4015.
Pipoly, John James - Fairchild Tropical Garden
Coral Gables. Florida
Krikorian, Abraham D.-The New York State University, N.Y.

HOLANDA

Cleef, Antoine M. - Amsterdam

MÉXICO

Guzmán Huerta, Gastón - Instituto de Ecología,
Depto. de Hongos, Xalapá, Veracruz.
Joseph-Nathan, Pedro. Centro de Estudios Avanzados.
Depto. de Química. Instituto Politécnico - México

SUECIA

Wassén, Henry S. - Gotemburgo

PUBLICACIONES DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

COLECCIÓN JORGE ÁLVAREZ LLERAS

- Volumen 1 - **Mora-Osejo, L.E.** 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.
- Volumen 2 - **Murillo, M.T. & M.A. Harker.** 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.
- Volumen 3 - **Lozano-Contreras, G.** 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16, 148 pp, 46 figs.
- Volumen 4 - **Eslava Ramírez, J.A.** 1994. Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16, 174 pp, 46 figs.
- Volumen 5 - **Rocha de Campos, M.** 1994. Diversidad en Colombia de los cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 iv + 144 pp, 47 figs.
- Volumen 6 - **Mora-Osejo, L. E. & H. Sturm.** 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomos 1 y 2, 1/16, 716 pp, 190 figs.
- Volumen 7 - **Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea.** 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia, estado actual y perspectivas para su conservación. 1/16, 152 pp, 15 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 8 - **Eslava Ramírez, J.A.** 1995. Régimen de la presión atmosférica en Colombia. 1/16, 152 pp, 94 figs, 59 tablas.
- Volumen 9 - **Donato, J.Ch., L. E. González & C. L. Rodríguez.** 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. 1/16, 168 pp, 53 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 10 - **Andrade-C. M., G. Amat & F. Fernández.** (eds.) 1996. Insectos de Colombia - Estudios escogidos. 1/16, 544 pp, 145 figs, tablas y mapas.
- Volumen 11 - **González, F.** 1998. Inventario preliminar de gases de efecto invernadero en Colombia, 1990, Fuentes y sumideros. 1/16, xiv + 174 pp, 108 figs, tablas y gráficas.
- Volumen 12 - **Díaz-Piedrahita, S. & J. Cuatrecasas.** 1999. Asteráceas de la flora de Colombia, Senecioneae I, géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. 1/16, 392 pp, 110 figs, 24 mapas.
- Volumen 13 - **Amat, G., M. C. Andrade, M. G. & F. Fernández** (eds.) 1999. Insectos de Colombia. 1/16, 438 pp. + tablas, figuras y mapas.
- Volumen 14 - **Rodríguez, H. & F. González.** Opciones para la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en Colombia. 1/16 (262 pp.)
- Volumen 15 - **Rodríguez, H. & González, F.** 2000. Portafolio colombiano de proyectos para el MDL –sector en energía–. 1/16 (164 pp.)
- Volumen 16 - **Espinosa, Baquero A.** 2000. Erupciones históricas de los volcanes colombianos, 1/16. (292 pp.)
- Volumen 17 - **Mora Osejo, L. E.** 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo. 1/16. xii + 282.
- Volumen 18 - **Roldán, G., J. A. Posada & J. C. Gutiérrez.** 2001. Estudio Limnológico de los Recursos Hídricos del Parque de Piedras Blancas. 1/16. x + 146.
- Volumen 19 - **Donato-Rondón, J. Ch..** 2001. Fitoplancton de los Lagos Andinos del Norte de Sudamérica (Colombia). 1/16, xii+222.
- Volumen 20 - **Aristizábal García, H.** 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. 1/16. xv+242, 331 figs.
- Volumen 21 - **Pinto, M.** 2002. Estudio sistémico del género *Cavia*. 1/16. 216 pp. 38 figs. 31 láminas, 59 tablas.
- Volumen 22 - **Orozco Pardo, C. I.** 2003. Evolutionary biology of *Brunellia* Ruiz & Pavón (Brunelliaceae, Oxalidales). 1/16, 198 pp. + tablas, figuras y mapas.
- Volumen 23 - **Vargas Jiménez, C.A.** 2004. Propagación de ondas sísmicas y atenuación de ondas de Coda en el territorio colombiano. 1/16, 240 pp. + anexos. Tablas, figuras y mapas.
- Volumen 24 - **Campos, M.R.** 2005. Fresh water crabs from Colombia: a taxonomic and distributional study. 1/16, 364 pp. + tablas, figuras.

COLECCIÓN ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

- Volumen 1 - Memorias del seminario en conmemoración del centenario de Erwin Schrödinger. 1987, 1/16, 221 pp.
- Volumen 2 - **Díaz-Piedrahita, S. & A. Lourteig.** 1989. Génesis de una flora. 1/16, vii. + 362 pp, 35 figs.
- Volumen 3 - **Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces.** 1989. Historia epistemológica de la Química. 1/16, 128 pp.
- Volumen 4 - **Hernández de Alba, G. & A. Espinosa.** 1991. Tratados de minería y estudios geológicos de la época colonial, 1616-1803, 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.
- Volumen 5 - **Díaz-Piedrahita, S.** (ed.) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16, viii + 188 pp, 73 figs.
- Volumen 6 - **Díaz-Piedrahita, S.** 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16, x + 126 pp. 30 figs, (reimpreso 1997).
- Volumen 7 - **Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahita.** 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16, xv + 284, 14 figs. (reimpreso 1995).
- Volumen 8 - **Arias de Greiff, J.** 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16, 200 pp, 32 figs.
- Volumen 9 - **Lértora Mendoza, C.** 1995. Fuentes para el estudio de las ciencias exactas en Colombia. 1/16, 316 pp.
- Volumen 10 - **Gauss, C. F.** 1995. Disquisitiones Arithmeticae. Traductores: H. Barrantes, M. Josephy & A. Ruiz Zúñiga. 1/16, 540 pp.
- Volumen 11 - **Murillo Quínche, L.M.** 1997. Obra selecta. 1/16, x + 188 pp, 29 figs, 4 mapas.
- Volumen 12 - **Romero Beltrán, A.** 1997. La investigación de las dolencias infecciosas en la historia. 1/16, xiv + 540 pp.
- Volumen 13 - **Barrantes, H. & A. Ruiz.** 1998. La historia del Comité Interamericano de Educación Matemática. 1/16, x + 198 pp. (español e inglés). Edición electrónica paralela.
- Volumen 14 - **Díaz-Piedrahita, S.** 2000. Matís y los dos Mutis, 1/16, x 346 pp, 41 figs.

COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA

- Volumen 1 - **Castillo, G.** 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo I, 1/16, xxxii + 410, 77 figs.
Volumen 2 - **Bernal de Ramírez, I.** 1993. Análisis de alimentos. 1/16, xviii + 314 pp, 28 figs. (reimpreso 1998).
Volumen 3 - **Castillo, G.** 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo II. 1/16, xx + 406 pp., 49 figs.
Volumen 4 - **Cáceres, D.** (ed.). 1995. Creando ciencia crean docencia. 1/16, 140 pp, 38 figs.
Volumen 5 - **Romero, C.M. & L.H. Blanco.** 1996. Tópicos de Química Básica. 1/16, 240 pp, 56 figs.
Volumen 6 - **Peña, G. & M. Pinto.** 1996. Mamíferos más comunes en sitios precerámicos de la sabana de Bogotá. 1/16, 98 pp, 1 mapa, 6 dibujos a color, 18 láminas y 48 gráficos.
Volumen 7 - **López, C.** 1998. Mecánica Newtoniana. 1/16, 280 pp, 69 figs.
Volumen 8 - **Charris, C. J., De Castro K. & J. Varela B.** 2000. Fundamentos del análisis complejo de una variable. 1/16, 384 pp.
Volumen 9 - **Varela, J. de D.** 2000. Principios de Cristalografía. 1/16, xx + 250 pp., 141 figs.
Volumen 10 - **Kairuz de Civetta, A.** 2002. Introducción al estudio de la composición de los alimentos. 1/16. xx + 166 pp. 16 figs., 30 tablas.
Volumen 11 - **Muñoz Quevedo, José M.** 2003. Topología Básica. 1/16, VIII +236 pp.
Volumen 12 - **Romero de Pérez, G.** 2003. Microscopia electrónica. 1/16, XX + 290 pp. 105 figs.

COLECCIÓN MEMORIAS

- Volumen 1 - (1994) Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista. 1/16, viii + 184 pp.
Volumen 2 - (1994) Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16, iv + 38 pp.
Volumen 3 - (1995) Memorias del Seminario-taller sobre Alta Montaña Colombiana. 1/16, 116 pp.
Volumen 4 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de Neurocomputación. 1/16, xiv + 184 pp.
Volumen 5 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de sobre Cambio Climático. 1/16, 138 pp, 9 figs.
Volumen 6 - (1996) Memorias del Coloquio "Ciencia, tecnología y cultura". 1/16, xii + 198 pp.
Volumen 7 - (1996) Memorias de la III Escuela de verano en Geometría Diferencial, ecuaciones diferenciales parciales y análisis numérico. 1/16, xiv + 174 pp.
Volumen 8 - (1996) Memorias del Seminario de Ciencia Teórica. 1/16, xv + 170 pp.
Volumen 9 - (1997) Memorias del Seminario en conmemoración de los 440 años del nacimiento de René Descartes. 1/16, xii + 174 pp.
Volumen 10 - (2001) Memorias del Simposio Pueblos y Ambientes del pasado precolombino 1/16, viii + 312 pp.
Volumen 11 - (2001) Reflexiones sobre la ciencia y la tecnología: Colombia al iniciarse el siglo XXI, 1/16, x+166 pp.

COLECCIÓN LUIS DUQUE GÓMEZ

- Volumen 1 - **Bueno Hernández, A. & J. Llorente Bousquets.** 2003. El pensamiento biogeográfico en Alfred Russel Wallace. 14x21, 196 pp, 29 figs.

EDICIONES ESPECIALES

- Francisco José de Caldas, su vida, su personalidad, su obra y el descubrimiento de la hipsometría. 1958. 1/16 refilado. 94 pp.
- Alexander von Humboldt en Colombia. Extractos de sus diarios. 1982. Arias de Greiff, J. (ed.). 1/8 refilado. 286 pp., 20 figs.
- Status and problems of Science in Latin America and the Caribbean. 1990. Guardiola, M.L., J.L. Villaveces & G. Violini (eds.). 1/16, 542 pp.
- Science in Latin America and the Caribbean and its role in regional development. 1992. Hamende, A., M.H. Hassan, J.L. Villaveces & G. Violini (eds.) 1/16, 2 vols. 824 pp.
- El cambio global, ciencia para entender el mañana. 1998. Lozano, J. (ed.), carta, 322 pp. Figs., mapas y gráficos.
- Tradición Académica. Diccionario Biográfico y Bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 1/16, x + 434 pp.
- **Díaz Piedrahita, S. & L.C. Mantilla R.** 2001. La terapéutica en el Nuevo Reino de Granada. Un recetario franciscano del siglo XVIII. Publicación especial No. 7 208 pp. 502 figs.

EDICIONES ALTERNATIVAS

- Memorias del VII Encuentro Nacional de Óptica. (Edición en CD-ROM)
- Historia Sísmica de Colombia (1550-1830). (Edición en CD-ROM).

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia,
Apartado **44763**, Bogotá, D.C., Fax (571) 2443186 Tel. (571) 3414805
Trans. 27 No. 39A - 63/67 – Correo electrónico: accefyn@org.co
Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares.
Mayor información a través de Internet: URL: <http://www.accefyn.org.co>