

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXX

MARZO DE 2006

NÚMERO 114

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Antropología [Anthropology]		Historia de la Ciencia (History of Science)	
- Arqueología y patrimonio: Conocimiento y apropiación social [Archaeology an heritage knowledge and social appropriation].		- Gilberto Rodríguez (1929-2004): Un Gran Naturalista [Gilberto Rodríguez(1929-2004): A great naturalist].	77
<i>Ana María Groot</i>	5	<i>Héctor Suárez & Ángel L. Vilorio</i>	
Botánica [Botany]		Química (Chemistry)	
- Nueva especie colombiana de <i>Browningia</i> (Cactaceae, Cactoidaeae, Browningieae) potencialmente promisoría para el país [A new Colombian species of <i>Browningia</i> (Cactaceae, Cactoidaeae, Browningieae) potentially promising for the country].		- Thermodynamic magnitudes of mixing and solvation of acetaminophen in ethanol + water cosolvent mixtures [Estudio termodinámico de los procesos de mezcla y solvatación del Acetaminofén en mezclas cosolventes Etanol + Agua].	
<i>José Luis Fernández-Alonso</i>	19	<i>Jackson A. Jiménez & Fleming Martínez</i>	87
- <i>Sphagnum</i> (Sphagnaceae) en el Departamento de Boyacá, Colombia [<i>Sphagnum</i> (Sphagnaceae) in the Department of Boyacá, Colombia].		- Significado biológico del eje hormona de crecimiento (GH) / factor de crecimiento similar a la insulina (IGF) [Biological significance of the Growth Hormonal/Insulin like growth factor axis (IGF)].	
<i>Erika Johana Ruiz Suárez, Edgar Leonardo Linares & María Eugenia Morales-P.</i>	31	<i>Myriam Sánchez de Gómez</i>	101
Ciencias de la Tierra [Earth Sciences]		Zoología (Zoology)	
- Alteración química de los fragmentos de matriz y de los vidrios volcánicos de los suelos y paleosuelos ándicos del norte de la Cordillera Central Colombiana [Chemical alteration of matrix fragments and volcanic glass in the Andean soils and paleosols of the northern Colombian Cordillera Central].		- Información cariológica del género <i>callicebus</i> en Colombia [Karyotype data for the genus <i>Callicebus</i> in Colombia].	
<i>Flórez M. M.T., R. Zapata, D. Malagón & R. Madriñán</i>	47	<i>M.L. Bueno, C. Ramírez-Orjuela, M. Leibovici y O.M. Torres</i>	109
Ecología [Ecology]		- Anatomía comparada y evolución de las especies de <i>pseudoplatystoma</i> Bleeker 1862 (siluriformes: Pimelodidae) [Comparative anatomy and evolution of the species of <i>Pseudoplatystoma</i> Bleeker 1862 (Siluriformes: Pimelodidae)].	
- Estudio preliminar de algunos aspectos ambientales y ecológicos de las comunidades de peces y macro-invertebrados acuáticos en el río Tutunendo, Chocó, Colombia [Preliminary study of some environmental and ecological aspects of the fish and aquatic macroinvertebrate communities in the Río Tutunendo, Chocó, Colombia].		<i>Uriel Ángel Buitrago-Suárez</i>	117
<i>Yenecith Torres, Gabriel Roldán, Sonia Asprilla, Tulia Sofía Rivas</i>	67	Constitución de la Academia [Members of the Academy]	143
		Publicaciones de la Academia [Publications of the Academy]	145

ARQUEOLOGÍA Y PATRIMONIO: CONOCIMIENTO Y APROPIACIÓN SOCIAL

por

Ana María Groot*

Resumen

Groot, A.M.: Arqueología y patrimonio: conocimiento y apropiación social. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 5-17. 2006. ISSN 0370-3908.

Con el tema “Arqueología y patrimonio: conocimiento y apropiación social” busco señalar cómo una indagación sobre el pasado a través de estudios arqueológicos, tiene implicaciones presentes para una comunidad rural campesina. Esta comunidad, ubicada en la vereda Checua del municipio de Nemocón, Departamento de Cundinamarca, se ha propuesto conocer y valorar las huellas que dejaron a través del tiempo varias generaciones de seres humanos que tuvieron por morada esta región. El propósito de ello ha sido el afianzar el sentido de pertenencia con su entorno natural y con una historia construida y en construcción del paisaje cultural, el cual está hoy en día en riesgo de destrucción.

Palabras clave: Arqueología, patrimonio, paisaje cultural.

Abstract

With the topic “Archaeology and patrimony: knowledge and social appropriation” I seek to point out how an inquiry on the past through archaeological studies has current implications for a rural community. This community, located in the Checua neighborhood of the municipality of Nemocón, Department of Cundinamarca, wanted to know and to value the prints that several generations of human beings that lived in this region left them through time. The purpose of this has been to strengthen the sense of ownership with their environment and history and in construction of the cultural landscape, which is today at risk.

Key words: Archaeology, patrimony, cultural landscape.

* Profesora asistente. Departamento de Antropología, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: amgrootd@unal.edu.co

Introducción

El valle alto del río Checua fue poblado entre aproximadamente 8.500 y 3.000 años antes del presente por grupos de cazadores y recolectores que establecieron en algunos sitios viviendas estables y de allí se desplazaban por la zona en busca de sus alimentos. La temporalidad del sitio arqueológico de Checua y de algunos otros cercanos a éste da cuenta de la acumulación de experiencias culturales y de conocimiento del entorno natural de aquellos antiguos pobladores que condujo a adaptaciones fundamentales como el lograr una dieta estable en la que combinaron el consumo de carne, principalmente de venado y curí, y de plantas, cuya manipulación muy probablemente les llevo a ensayar con el cultivo de algunas especies.

El conocimiento de un espacio geográfico y su apropiación cultural como territorio en el cual nacer, vivir y morir es un aspecto que propicia entre generaciones sucesivas de seres humanos, estrechos vínculos con el entorno natural. El paisaje cultural construido a través de las relaciones de los seres humanos entre si y con su entorno, cambia con el tiempo, se transforma y se reinterpreta, pero en él quedan huellas, cicatrices que hablan de esas múltiples relaciones desde un pasado remoto hasta el presente.

En la articulación del pasado con el presente desarrollaré dos temas que hacen parte de mi proceso de investigación en la zona: el primero se refiere a la reconstrucción histórica y cultural de los pobladores tempranos del valle alto del río Checua a partir del análisis del sitio arqueológico que lleva el mismo nombre y su relación con otros sitios de la región y, el segundo, a la apropiación social de dicho conocimiento como patrimonio por los habitantes actuales.

Los pobladores tempranos del valle alto del río Checua

Las investigaciones arqueológicas en la Sabana de Bogotá sobre el holoceno temprano y medio, han permitido reconstruir las formas de vida de los grupos de cazadores y recolectores que poblaban en esta época la región.

Los hallazgos iniciales del Abra (**Correal, Van der Hammen & Lerman, 1969**) y Tequendama (**Correal & Van der Hammen, 1977**) abrieron el camino y dieron las pautas que han orientado muchos otros trabajos, que indagaron sobre los sucesos climáticos y culturales que permitieron el establecimiento de grupos humanos en la Sabana y en otras partes del país, desde una época temprana.

En un lapso comprendido entre el undécimo y el quinto milenio antes del presente se ha observado una forma de vida, fundamentada principalmente en la cacería de mamíferos medianos y pequeños (venado y curí), con un

patrón de asentamiento orientado hacia la utilización de los abrigos rocosos como lugares de paso y habitación temporal. El Abra, en el municipio de Tocancipá, y Tequendama, en el municipio de Soacha, son un buen ejemplo, y a ellos se han sumado otras evidencias como Nemocón 4 (**Correal, 1979**), el sitio de Quebraditas en el municipio de Zipaquirá (**Gutiérrez & García, 1991**, el sitio Chía III (**Ardila, 1984**) y el sitio Payará en el Páramo de Guerrero, municipio de Tausa (**Rivera, 1988**).

Por algunos años la información sobre el lapso comprendido entre 5000 y 2.500 años antes del presente fue escasa. Época caracterizada por cambios climáticos significativos, en la cual se perdía el rastro de los grupos de cazadores y recolectores y se daba un salto a un momento cercano a los 2.500 años AP. en que aparecían evidencias de grupos agrícolas sedentarios. ¿Que pasó con los grupos de cazadores y recolectores? Al respecto se tejieron diversas hipótesis que sugerían una posible migración de esta gente hacía tierras más templadas en las estribaciones de la cordillera, debido en parte a cambios climáticos, quienes esporádicamente ascendían a la sabana en busca de algunos recursos.

El interés por develar este momento histórico, sobre el cual se tejían diversas hipótesis a partir de hallazgos ocasionales, pronto empezó a ser documentado a través de las investigaciones arqueológicas realizadas en Chía I (**Ardila, 1984**), en Vistahermosa (**Correal, 1987**) y en Aguazuque (**Correal, 1990**). Los hallazgos realizados en estos sitios permitieron establecer cambios en las pautas de asentamiento y en los mecanismos de adaptación de los grupos humanos que allí vivieron. Los abrigos fueron abandonados como lugares de habitación para ser sólo utilizados temporalmente como estaciones de cacería de poca duración, y establecieron sus viviendas en lugares a cielo abierto, en terrazas y colinas con alturas por encima del nivel de inundación de la sabana de Bogotá. En estos sitios arqueológicos se registran herramientas de piedra como cantos rodados con bordes desgastados, que junto con otros artefactos como yunques, martillos y golpeadores, por citar algunos, han permitido plantear actividades relacionadas con la manipulación y experimentación de raíces y tubérculos.

De acuerdo con dichos estudios, los lugares seleccionados para vivir fueron terrazas y colinas con alturas por encima del nivel de inundación de la Sabana de Bogotá. Por el carácter de los hallazgos efectuados, se percibe un aumento en la población.

Aguazuque, en el municipio de Soacha, es el sitio más representativo de esta época y muestra un proceso cultural que ha permitido visualizar por un lado, prácticas de

subsistencia orientadas más hacia la recolección y experimentación agrícola, sin dejar de tener la caza un renglón importante en la dieta y, por otro, manifestaciones culturales que señalan niveles mayores de complejidad de estos grupos humanos, tales como costumbres rituales relacionadas con los enterramientos humanos, desarrollo de expresiones estéticas y simbólicas develadas tanto por la pintura en hueso como en la utilización del espacio con fines de habitación y de prácticas rituales. De otra parte la amplia muestra de restos humanos ha permitido conocer mejor las características físicas de los individuos que conformaron estos grupos.

Dada la importancia que adquiere esta época en cuanto a procesos de adaptación y transformaciones culturales de los grupos humanos que poblaron la Sabana, la ubicación de un yacimiento arqueológico en el municipio de Nemocón de las características antes mencionadas llamó mi atención por las posibilidades que ofrecía como otro lugar de referencia en la comprensión, a un nivel regional, de la forma de vida de la gente que vivió en tales años.

Checua, el sitio arqueológico en mención, me permitió aportar nuevos datos y acercarme a llenar un vacío de información en la historia local del municipio de Nemocón, sobre el poblamiento temprano de este rincón, (Groot, 1992). Este vacío se relacionaba con un período comprendido entre los 6.000 y los 2.210 años antes del presente, en el que evidencias de cazadores y recolectores que hacían sus viviendas junto a abrigos rocosos, como es el caso del sitio Nemocón 4, en el lugar de Piedecuesta, loma el Recogedero (Correal, 1979), se da un gran salto al registro de huellas de poblaciones sedentarias más densas, como las que son evidentes en la salina de Nemocón (Cardale, 1981) a partir de una fecha aproximada de 270 años antes de Cristo. El sitio Checua corresponde a un asentamiento de cazadores y recolectores a campo abierto, en donde pude reconstruir una secuencia cultural desde aproximadamente 8.500 años hasta 3.000 años antes del presente (figura 1).

La fisiografía de la región se caracteriza por la cuenca del río Checua, que constituye su principal arteria de drenaje. Esta cuenca hace parte de una estructura sinclinal llamada Checua-Lenguazaque, en donde se definen claramente dos sectores: la planicie fluvio-lacustre y las formas montañosas que la circundan; el primero se conoce como la cuenca inferior y el segundo como la cuenca media y superior. La cuenca inferior corresponde a la parte sur:

es un área plana formada por un gran depósito de materiales fluvio-lacustres que cubre la parte de la estructura sinclinal. La cuenca media y superior se caracteriza por geomorfos de montaña, en donde se registran tanto laderas de clima frío húmedo entre los 2.700 y los 3.200 metros sobre el nivel del mar como laderas de clima frío seco entre los 2.600 y 2.900 m. s. n. m. Hacia el oeste se presenta un monoclinal de pendiente variable, donde los suelos tienen un alto contenido de materia orgánica. En la vertiente oriental, la pendiente es más fuerte y se caracteriza por suelos con abundantes materiales arcillosos erosionados (González et al. 1988: 15).

La precipitación anual en promedio oscila entre 600 y 750 mm. con una distribución desfavorable, ya que se presentan fuertes aguaceros en cortos períodos, que tienen un efecto erosivo muy alto. En dos épocas del año (fines de marzo hasta principios de mayo y fines de septiembre hasta principios de noviembre) cae aproximadamente el 70% de las lluvias en forma de aguaceros torrenciales. Durante un episodio el río Checua aporta caudales de más de 30 metros cúbicos por segundo al valle de Nemocón, inundando campos y aportando materiales a los suelos de la planicie.

La cuenca media y superior del río Checua está fuertemente afectada por la erosión y hay sectores en donde se observan profundas cárcavas. Este problema ha sido ocasionado tanto por agentes naturales como antrópicos, pero es de señalar que en ellos las causas naturales son fuertes e inmodificables; las formaciones geológicas son inestables y susceptibles a la erosión; el clima es semiárido y se caracteriza por fuertes vientos que alcanzan velocidades aproximadas de 80 km/h, temperaturas bajas y lluvias escasas y mal distribuidas. La vegetación que predomina en la región corresponde a un bosque seco.

El sitio arqueológico se encuentra en el límite entre la planicie fluvio-lacustre y las colinas de la vertiente nor-oriental. La gente que vivió en este lugar en época prehispánica escogió para asentarse la parte alta de una colina, que se levanta cerca de 15 metros sobre el nivel de la zona plana adyacente y abarca una superficie de aproximadamente 300 m² (figura 2).

Para conocer la historia de cómo y cuándo se colonizó la colina, realicé la excavación de dos cortes en la cima de la misma, uno de 32m y otro de 24m (Groot, 1992, 2000). De acuerdo con los análisis de suelos¹ y con las comparaciones efectuadas entre la estratigrafía del corte 1 y del

1 Los análisis fueron realizados en el Instituto Geográfico Agustín Codazzi y se contó con la colaboración del doctor Pedro José Botero en las determinaciones e interpretaciones estratigráficas.

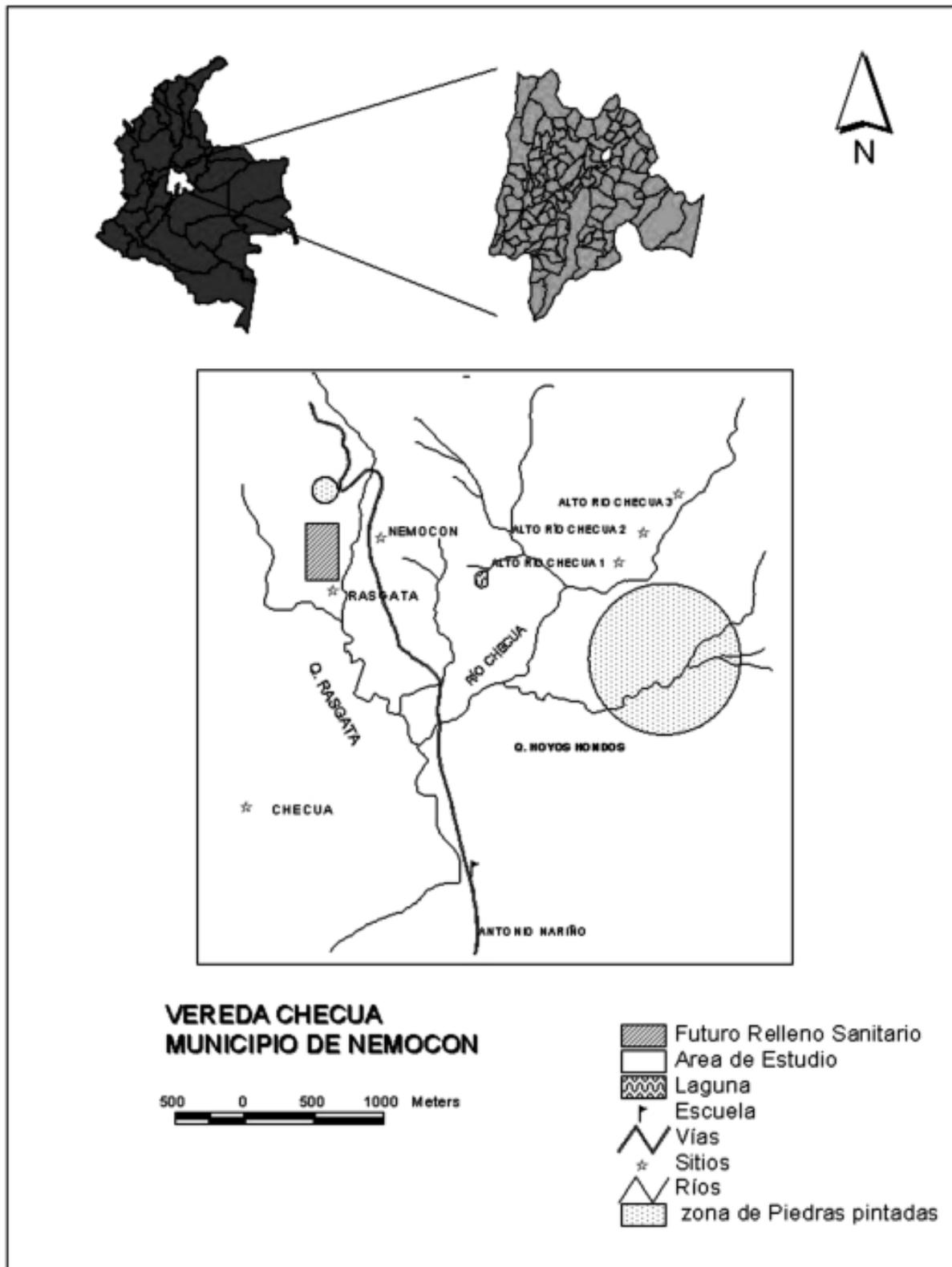


Figura 1. Mapa de localización de los sitios arqueológicos del Valle Alto del río Checua.



Figura 2. Panorámica del sitio arqueológico Checua.

corte 2, hicimos una lectura de cómo fue el proceso de formación de estos suelos en el pasado a partir de agentes tanto naturales como antrópicos. De la observación de la estratigrafía y de las huellas de actividad humana se definieron cuatro zonas de ocupación. Las huellas de actividad humana se relacionan con: pisos muy compactos con

rasgos de huecos de postes, un piso constituido por la aglomeración intencional de piedras areniscas y la distribución de evidencias culturales en el área de excavación, tales como enterramientos humanos, restos óseos de fauna y herramientas de piedra y hueso. Como referencia se presenta la estratigrafía del corte 1 para correlacionar la estratigrafía física con la cultural (ver figura 3).

Primera zona de ocupación

Se relaciona con el poblamiento inicial de la colina. Sobre un suelo viejo, que por sus características se conoce como un suelo de orden "Albic" *Paleustalf* se formó un horizonte A (unidad estratigráfica 4) que corresponde al primer suelo que recibe aportes de gente que visitaba ocasionalmente el lugar. Este estrato constituye un suelo sódico sin estructura, no apto para la agricultura².

Por la acción posterior de habitación que se dio en el lugar, el sodio migró y se depositó en la parte superior de la unidad, rasgo que permite decir que para formarse este suelo transcurrió un período largo de tiempo. De otra parte, el contenido de fósforo total de esta unidad, que seña-

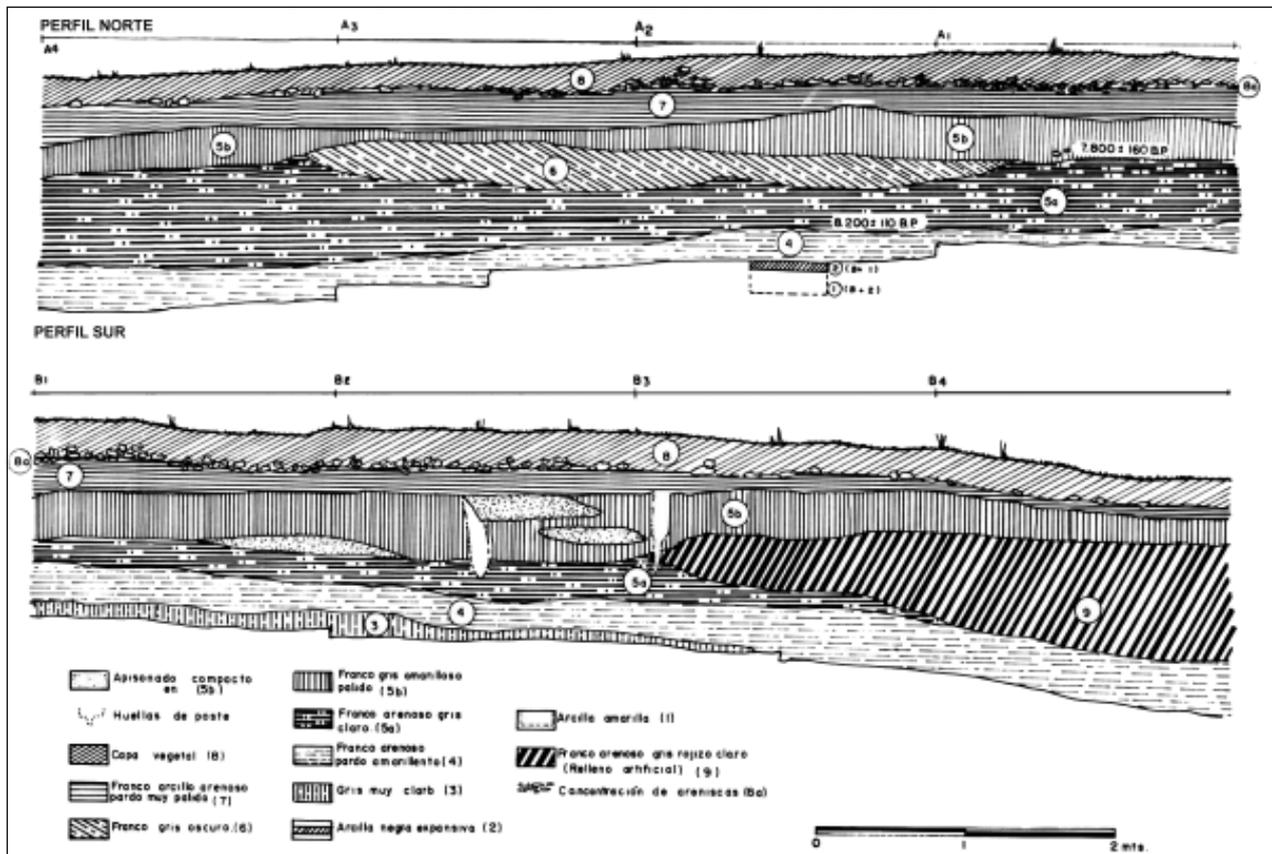


Figura 3. Estratigrafía del corte I.

la un valor de 2.650 ppm, da indicios de que la intensidad de la ocupación fue baja, pero significativa.

El registro de elementos de cultura material tales como herramientas de hueso y piedra es reducido, como también lo es el de restos óseos de fauna. Hay un predominio de instrumentos líticos cortantes tales como lascas y navajas, así como de algunos raspadores y raederas. Aunque con una baja frecuencia, también se hallaron cantos rodados con borde desgastado y percutores, cuya presencia permite sugerir labores relacionadas con la manipulación de vegetales, como el golpeado sobre semillas y trituración de tubérculos.

En cuanto a rasgos, se identificaron huellas de fogones y de postes que no delimitaban espacios definidos. De la parte superior del estrato, en el límite con la capa siguiente, se obtuvo una fecha de radiocarbono de 8.200 ± 110 años AP., lo que nos lleva a pensar que el inicio de la ocupación se proyecta varios años atrás. Esta zona de ocupación es contemporánea con la unidad 3 del sitio Nemocón 4 cuyos límites cronológicos se estiman entre 8.000 y 9.000 AP (Correal, 1979).

Las bajas frecuencias de restos de fauna y artefactos líticos en esta unidad nos señalan un poblamiento esporádico y estacionario de pequeños grupos. La gente que se asentaba temporalmente en Checua, muy probablemente era la misma que frecuentaba el abrigo rocoso del sitio Nemocón 4, en donde tenían abundantes recursos de cacería como lo demostraron los resultados de la excavación realizada en dicho sitio.

En el corte 1 se encontró tan sólo un fragmento de coxal humano parcialmente quemado, correspondiente a un joven. Por el contrario, en el corte 2 se registraron cuatro entierros humanos (6, 7, 8 y 9), los cuales representan diferentes momentos de ocupación.

Segunda zona de ocupación

En la unidad estratigráfica 5 se registra un paulatino aumento en la influencia humana sobre el sitio, que progresivamente se hace más intensa. Esta zona de ocupación la podemos manejar en dos momentos, equivalentes a las subunidades estratigráficas 5a y 5b, lo cual se refleja entre otros índices, en los valores de fósforo total. En la subunidad 5a se presenta un valor de 2.050 ppm. y en 5b de 13.250 ppm., lo que señala para la subunidad 5b una incidencia humana mayor. En la base de esta subunidad, entre 0.70 y 0.80 m. de profundidad, se analizó una muestra de carbón recolectada en el apisonado que proporcionó una fecha de 7.800 ± 160 AP.

El lapso de 400 años transcurrido entre las dos fechas señaladas, no es muy grande para que se hubiese formado

un suelo del espesor de la subunidad 5a (en promedio 50 cm.). Si este hecho no es el resultado de una tasa de sedimentación muy alta, puede estar indicando que el terreno fue transformado y que la gente debió transportar tierra de lugares vecinos para adecuarlo y volverlo habitable. Esto, de ser así implicó un esfuerzo grande.

En la unidad estratigráfica 5b se identifica el auge de esta ocupación. En el corte 1 a 0.70 m. de profundidad se registraron huellas de poste, que por el arco que forman, se puede estimar que encerraban un espacio circular de aproximadamente 7.5 m. de diámetro. El piso en casi toda el área de la excavación es compacto y duro. Las huellas de poste corresponden a palos de diferente tamaño; hay algunas que oscilan entre 10 y 28 cm. de diámetro en la

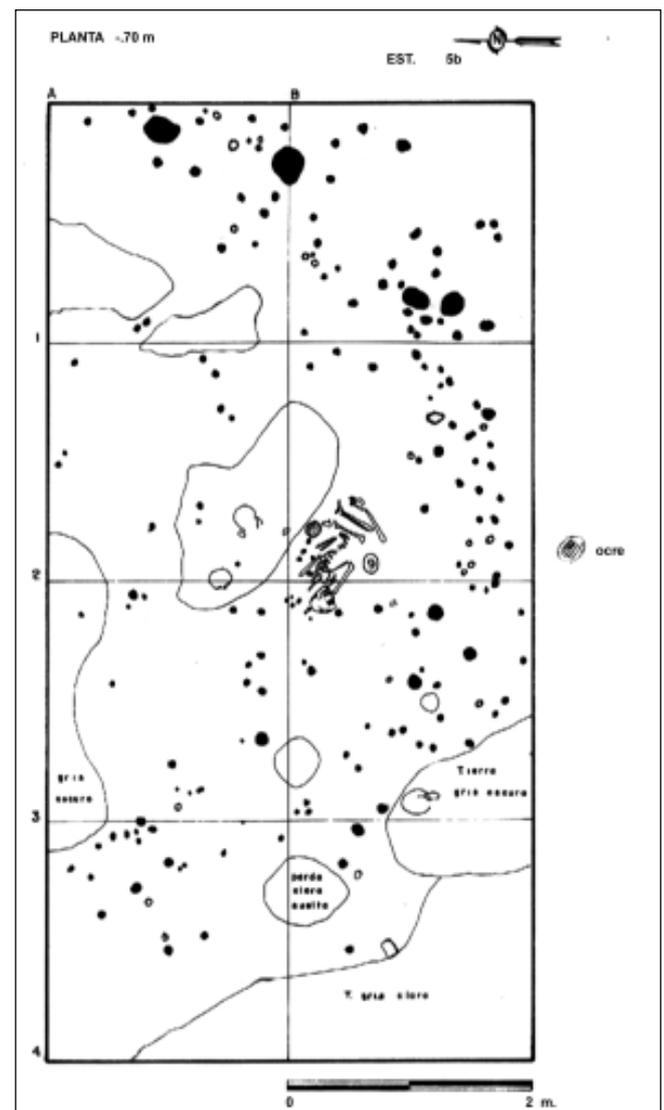


Figura 4. Corte I. Planta de la excavación a 0,70 cm de profundidad.



Figura 5. Corte I. Entierro 9 referido en la planta de la excavación a 0,70 cm de profundidad.

curvatura externa de la estructura y, hacia el interior, se observan huellas que varían entre 4 y 8 cm. (figuras 4 y 5).

En los niveles de excavación entre 0.50 y 0.80 m. de profundidad, excavados en niveles de 5 cm., se observa un patrón regular en la distribución de las huellas de poste. No obstante, es de anotar que durante el proceso de excavación y documentación de estos rasgos, se pudo registrar como desaparecían ciertas huellas y aparecían otras. Este tipo de evidencia nos está señalando procesos de reparación de la estructura, por deterioro normal o por abandono temporal según sus prácticas culturales. Asociados con esta ocupación se encontraron en el corte 1 nueve entierros humanos, y en el corte 2 tres entierros.

En cuanto a elementos de cultura material se destaca la presencia de herramientas líticas cortantes tales como cuchillos, navajas, lascas prismáticas y conoidales que nos señalan actividades de destaje y descarnado de espe-

cies animales. También se encuentran cantos rodados con bordes desgastados, fragmentos de cantos rodados relacionados con actividades de trituración de vegetales y molinos de pigmentos, que coinciden con enterramientos de ofrendas de ocre (figuras 6 y 7). En restos de fauna se observa el predominio en el consumo de venado y curí.

De otra parte, sobresale la elaboración de objetos en hueso tales como agujas, punzones y cuchillos. En este mismo material es interesante el hallazgo en el corte 1 de un instrumento musical: una flauta con cuatro agujeros en su cara anterior y uno en la cara posterior, que podemos considerar como la más antigua, hasta ahora encontrada en Colombia. La presencia de este instrumento nos lleva a pensar en el desarrollo de la música como una expresión estética, sensorial, ritual y de comunicación, entre la gente que se estableció en Checua, rasgos que indican, con otros ya señalados, niveles de organización compleja en estas poblaciones antiguas, que aún no fabricaban cerámica (figuras 8 y 9).

La fecha de radiocarbono de 7.800 años AP., obtenida de una muestra de carbón vegetal tomada en el apisonado compacto del corte 1 entre 70 y 80 cm. de profundidad, nos ubica temporalmente un momento más estable y definido de la segunda zona de ocupación, que se puede prolongar hasta cerca de 6.000 años AP., fecha que estimamos para los inicios de la tercera zona de ocupación.

Mientras esto sucedía en Checua, el abrigo rocoso de Nemocón tenía huellas inequívocas de una ocupación densa. La unidad estratigráfica 5b es contemporánea con la unidad 5 de Nemocón 4, fechada en este sitio entre 7.530±100 AP. y 6.825±40 AP. (Correal, 1979:133).

Tercera zona de ocupación

Esta zona de ocupación sólo fue identificada en el corte 1. Corresponde a la unidad estratigráfica 7, la cual se caracteriza por un apisonado compacto, que parece cementado, más duro que el anterior, en el cual se registraron huellas de poste con un diámetro promedio de 4 cm. En la distribución espacial de estas huellas se determinó una estructura circular de aproximadamente 3,5 m. de diámetro. Las huellas muy probablemente fueron dejadas por cañas o chusques, que enterraban entre 10 y 15 cm. de profundidad, con una ligera inclinación hacia el interior de la estructura. Este rasgo se puede relacionar con la primera zona de ocupación de Aguazuque (unidad estratigráfica 3) que está fechada en 5.025 ± 40 AP (Correal, 1990:256).

En esta zona de ocupación el número de herramientas de hueso aumenta, registrándose una frecuencia alta de

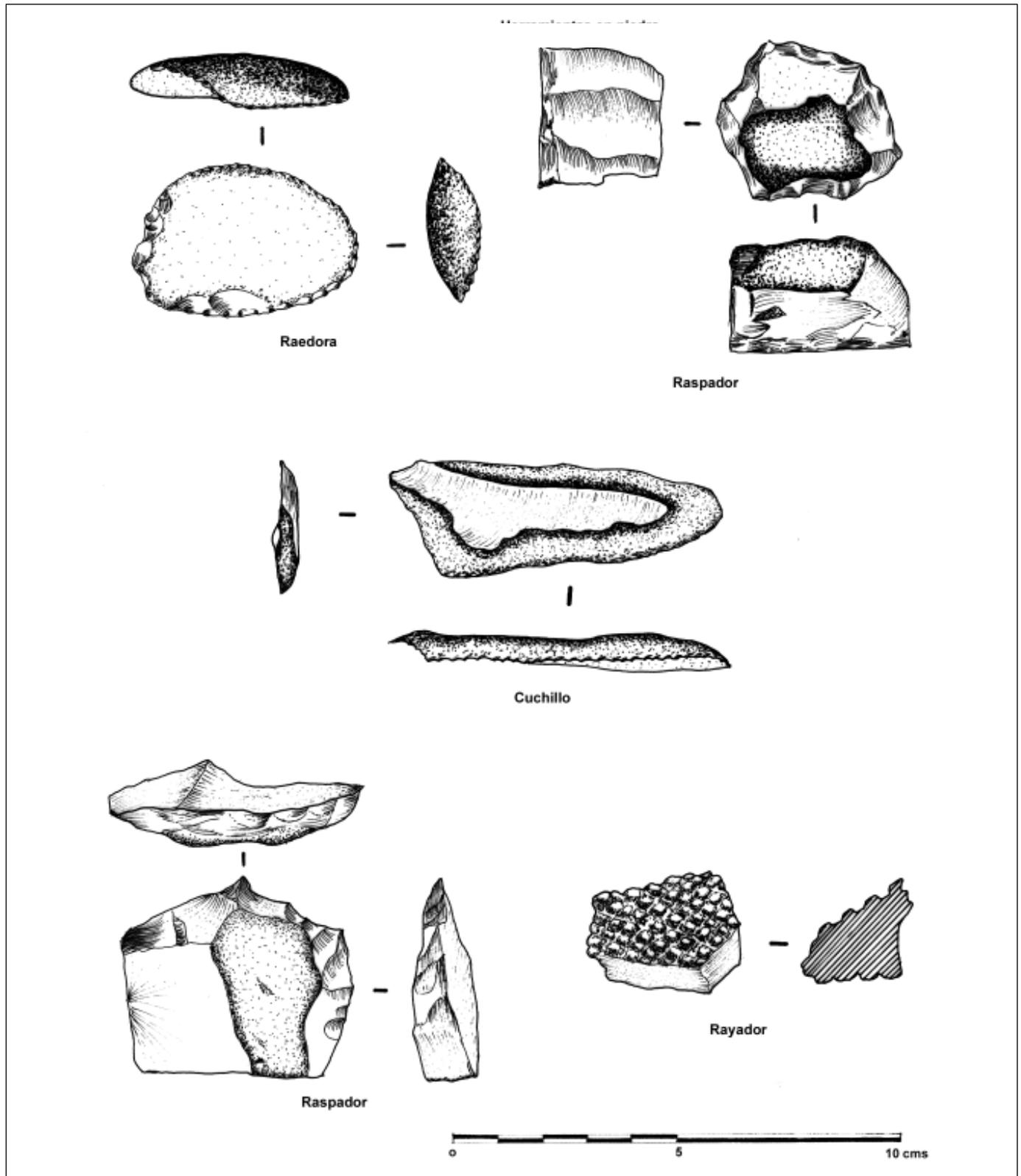


Figura 6. Artefactos en piedra.

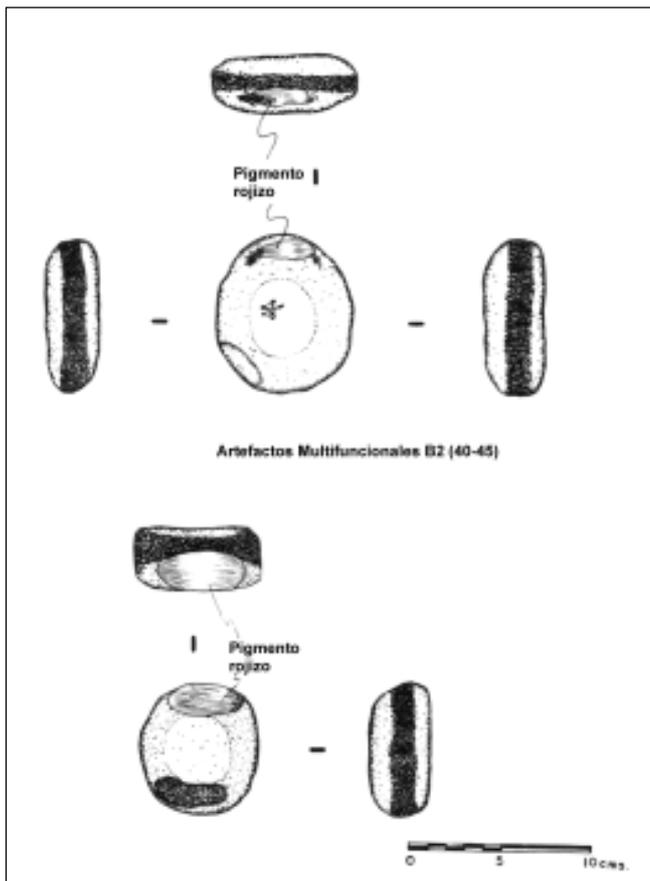


Figura 7. Artefactos en cantos rodados con bordes desgastados.

raspadores lanceolados, perforadores y punzones. En instrumentos líticos se observa un predominio de lascas y navajas. También se registra un alto índice de desechos de talla (340) así como de núcleos (29), que son evidencias de fabricación de herramientas en el sitio. Es importante señalar la presencia de artefactos multifuncionales (percutor, mano de moler y yunque en uno sólo). En relación con restos óseos de fauna es notoria la frecuencia de venado y en menor proporción curí.

De acuerdo con las evidencias arqueológicas se sugiere que esta ocupación fue intensa pero de una duración más corta que la anterior. La posición cronológica de la misma, al no disponer de datación absoluta, está planteada a partir de la correlación entre ella y la primera zona de ocupación de Aguazuque y probablemente se prolonga hasta los 4.000 años AP.

Cuarta zona de ocupación

Está integrada por la unidad estratigráfica 8, la cual según la estratigrafía y las plantas horizontales relaciona-

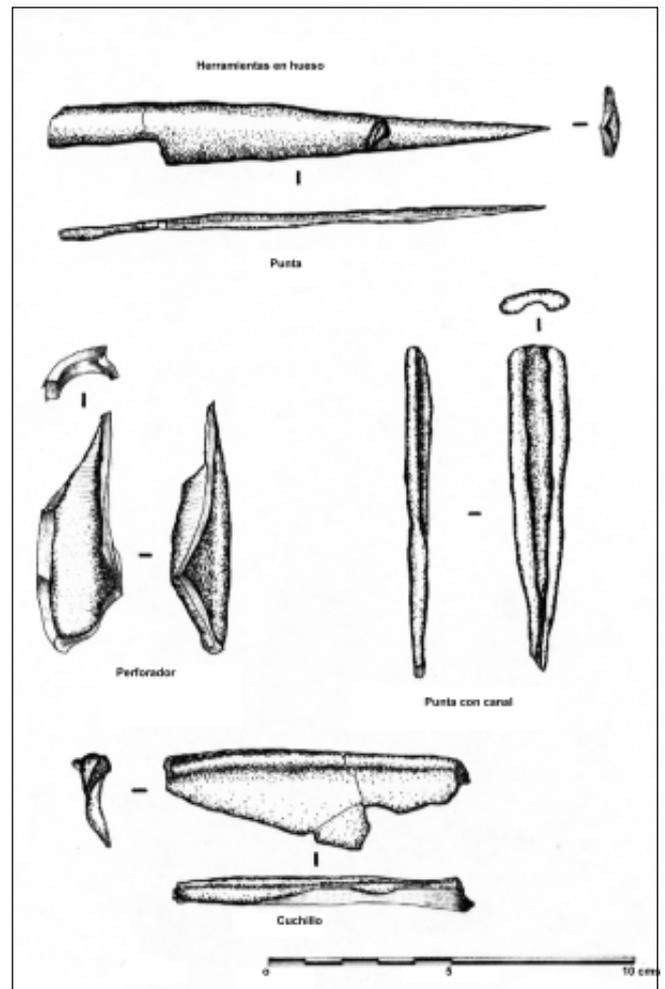


Figura 8. Artefactos en hueso.

das se puede manejar en dos momentos, equivalentes a las sub-unidades 8a y 8.

La sub-unidad 8a está definida por la presencia de un piso de piedra ubicado entre 20 y 30 cm. de profundidad, caracterizado por acumulaciones de areniscas fracturadas de tamaño muy homogéneo, muchas de ellas quemadas, que conforman un piso irregular. Entre estas acumulaciones de piedra se registraron varios entierros humanos; en el corte 1, tres de niños y uno de un adulto y en el corte 2, dos entierros de individuos adultos.

En esta unidad se registró un valor de fósforo total de 12.000 ppm. que nos señala nuevamente una ocupación muy intensa, con permanencia de los pobladores y abundantes desechos orgánicos. Los registros de restos de fauna son los más altos de todas las zonas de ocupación, en ellos predomina el venado, pero se nota un aumento con-

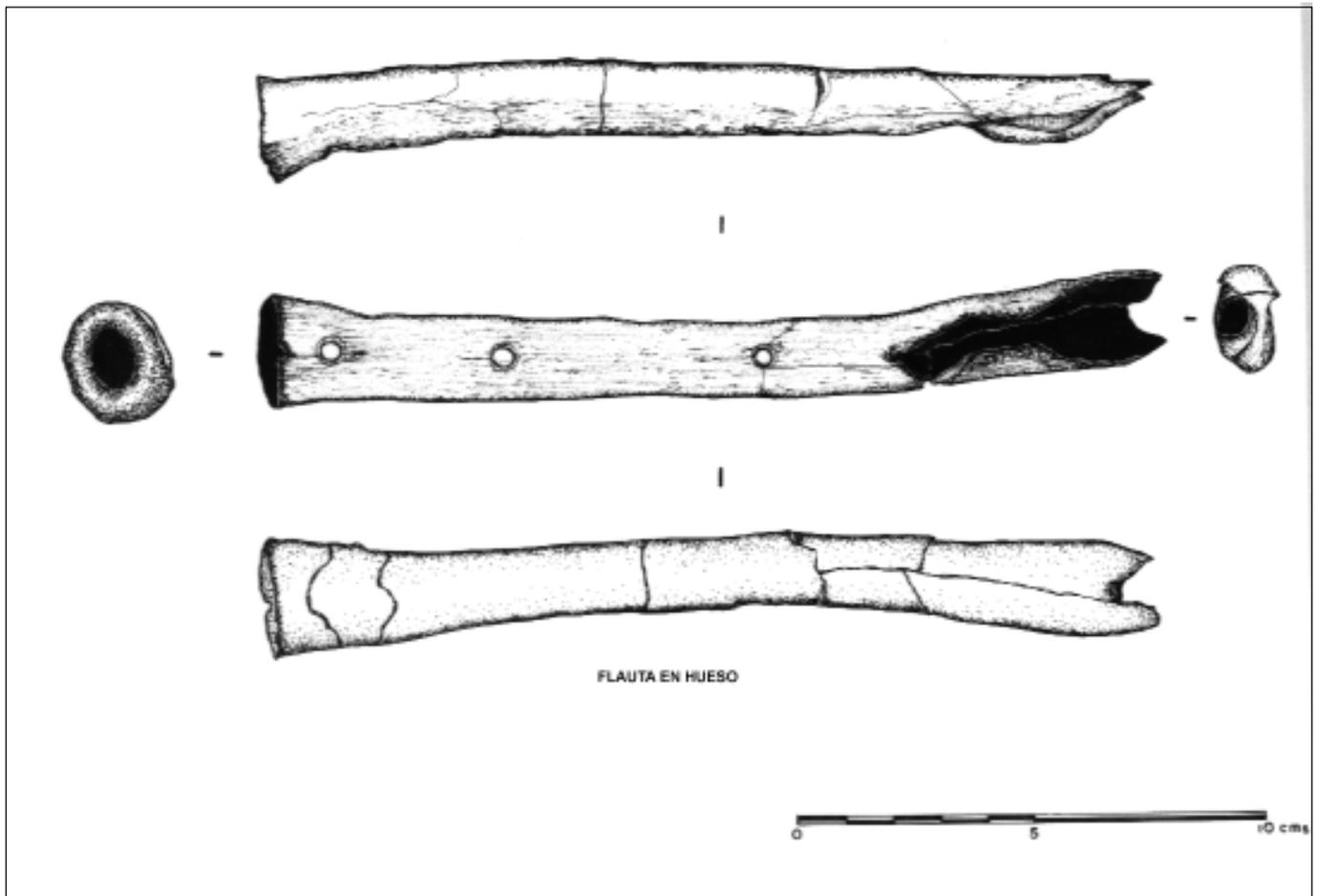


Figura 9. Instrumento musical en hueso (flauta).

siderable en el consumo de curí. En instrumentos líticos hay un predominio de desechos de talla que constituyen el 54% de los registrados en las demás zonas de ocupación; le siguen en frecuencia decreciente lascas, navajas y raspadores. Son frecuentes los cantos rodados con bordes desgastados. Los artefactos de hueso que predominan son raspadores y perforadores, probablemente utilizados en la preparación de pieles y elaboración de herramientas en hueso. En el corte 2 se encontró un hacha pulida en proceso de elaboración y un canto discoidal con perforación en el centro.

Aunque no se tienen fechas de carbono 14 para esta unidad, podemos tomar como punto de referencia el piso de piedra (subunidad estratigráfica 8a) y relacionarlo con otros sitios en donde ha sido registrado. Este rasgo ha sido descrito en el sitio Mosquera 10 (MSQ 10), cerca de la laguna de la Herrera por **Broadbent** (1971:176) quien lo interpreta como un taller precerámico. En la zona de

ocupación IV de Tequendama, **Correal & Van der Hammen** (1977:162) lo encuentran asociado con cerámica y como parte de una planta de vivienda, cuya posición cronológica se estima en 2.500 AP. En Chía I, Ardila lo registra en un yacimiento a cielo abierto, relacionado con una ocupación precerámica, con límites cronológicos estimados entre 5.000 – 3.000 AP. En Aguazuque **Correal** (1990:243) lo señala asociado a la unidad estratigráfica 52 (quinta zona de ocupación), la cual fue fechada en la parte inferior de la capa en 2.725 ± 35 AP. En Vistahermosa (Mosquera) también se identificó un piso de acumulaciones de areniscas fechado en 3.135 ± 35 AP (**Correal**, 1990:12).

En consecuencia con lo anterior, los datos proporcionados por dichos trabajos, nos permiten estimar la posición cronológica de la subunidad 8a en aproximadamente 3.000 años AP. La subunidad 8, relacionada con los primeros 20 cm. de excavación, presenta en una proporción

muy baja fragmentos pequeños de cerámica, tanto antigua como moderna, y ocasionalmente algunos pedazos de vidrio.

La colina donde está localizado el sitio Checua, debió ser un punto estratégico, por su proximidad a recursos de fauna como se ha visto a través de las excavaciones en el sitio Nemocón 4, que se encuentra a una distancia de 1.500 metros de Checua. La ubicación de la colina, por encima del nivel de inundación de la sabana, pero cerca al río Checua y sus zonas pantanosas aledañas, era favorable para la cacería de especies menores como el ratón y el curí, y posiblemente para la pesca.

La presencia en varias de las zonas de ocupación de instrumentos relacionados con molienda y trituración de vegetales es una prueba indirecta de la manipulación de estas especies y la constitución quizás, en algún momento de la historia de sus pobladores, de huertas caseras para experimentar en el cultivo de plantas. De este sitio no se tienen evidencias directas por medio del registro e identificación de restos vegetales. Al respecto es importante mencionar algunos yacimientos arqueológicos en donde sí se tienen evidencias. En Aguazuque, en la tercera zona de ocupación, ubicada temporalmente hacia 3.860 años AP, fueron identificados restos de plantas cultivadas como la calabaza y la íbia. En el abrigo rocoso de Zipacón en la ocupación correspondiente a la fecha de 3.270 años AP, se encontraron restos de aguacate, cerezo criollo, batata, totumo y tuzas calcinadas de maíz. Por análisis de isótopos estables C13 en restos óseos humanos de Aguazuque se conoce que cerca de 3000 años antes del presente la población tenía un consumo alto de maíz (**Van der Hammen, Correal & Van Klinken**, 1990).

En un nivel regional referido a la historia del poblamiento de la Sabana de Bogotá, el registro de la secuencia cultural de Checua es importante, pues su estudio ha permitido la recuperación de nuevos datos así como reiterar los ya existentes, sobre el proceso de adaptación de la población o las poblaciones del precerámico a una forma de vida cada vez más sedentaria, dependiente de la recolección de plantas silvestres en un alto grado y de la cacería y en la cual se perciben manifestaciones de experimentación para la siembra de algunas plantas.

El asentamiento a campo abierto de Checua, junto con el abrigo rocoso de Nemocón y otros yacimientos descritos en investigaciones recientes en la región como Rasgatá (**Gutiérrez**, 2000) y alto río Checua 1,2 y 3, señalan una apropiación territorial de este rincón de la Sabana, por grupos humanos que tuvieron a Checua como un asentamiento estable por mucho tiempo, y donde en-

terraban sus muertos. Quizás lo abandonaban por momentos y retornaban de nuevo, hasta abandonarlo definitivamente hacia el año 3.000 antes del presente (ver figura 1).

En lo referente al poblamiento temprano de la Sabana de Bogotá, se observa una movilidad de las bandas de cazadores y recolectores entre el altiplano y las vertientes adyacentes entre 10.000 y 8.000 años AP. Paulatinamente entre 7.000 y 3.000 años AP. se percibe un aumento en la población, la utilización de algunos sitios como lugares de vivienda más estables y la probable apropiación de territorios como cotos de caza, de desplazamientos para adquirir recursos apetecidos y establecer contactos con otros grupos. El grado de parentesco entre los pobladores que por generaciones tuvieron como referente para vivir y enterrar a sus muertos algunos de estos sitios arqueológicos es tema de indagación.

Patrimonio y apropiación social

La historia no concluye en la época a la que acabo de referirme. Los descendientes de estos pobladores que a la par de la recolección venían experimentando con especies de plantas para su cultivo y comunicándose con grupos humanos que ya elaboraban cerámica, pasan, alrededor de 300 años antes de Cristo, a combinar para su subsistencia la agricultura y la cacería de especies menores, y se establecen algunas familias donde queda actualmente la salina de Nemocón, mientras que otros permanecen en la cuenca alta del río Checua. Allí, varias generaciones después, la parcialidad indígena de Tasgatá de la etnia muisca es registrada en los documentos escritos de la época colonial española. Estos indígenas y sus descendientes tuvieron una participación activa en la explotación maderera para la elaboración de sal en las salinas coloniales de Nemocón (**Groot**, 1998).

Los anteriores modos de vida de las varias ocupaciones humanas de la zona dieron paso a diferentes procesos culturales en intervalos de tiempo que poco a poco nos acercan al presente, un presente, en el que para los actuales moradores de la zona, los vínculos con sus remotos antecesores no son perceptibles en su memoria. No obstante, hay elementos en el paisaje como farallones, piedras pintadas y artefactos de piedra y hueso, que en algunos sitios afloran a la superficie por faenas agrícolas o por efectos erosivos del suelo, que en algunos despiertan la curiosidad y les llevan a pensar en la historia, en los valores culturales y naturales que tienen a su alrededor.

Con base en lo anterior, desarrollamos un plan de trabajo con un grupo de estudiantes de antropología y las profesoras de la escuela rural Checua que tuvo por objeto

establecer un diálogo de saberes y el establecimiento de estrategias para divulgar y compartir los conocimientos generados por la comunidad y los desarrollados a través de la arqueología. El propósito fue tender un puente entre el pasado y el presente por medio de la apropiación de la comunidad de los valores naturales, culturales e históricos de la región, que hacen parte de su vida cotidiana y para algunos tienen sentido, reinterpretados según sus vivencias y, para otros, quizás desconocidos y, por lo tanto, ignorados.

La estrategia metodológica que se implementó fue el desarrollo de talleres y jornadas pedagógicas con niños y adultos, y el registro de tradiciones orales. Parte de los resultados se reunieron en dos cuadernillos denominados “Checua: nuestro viajero cultural y ecológico” lo cual ha permitido la socialización de los mismos con la comunidad².

Al abordar este trabajo de manera conjunta con la comunidad, partimos de la noción de patrimonio como algo que está en constante interacción con las culturas del presente, con las que a diario se construye futuro. El valor del patrimonio responde no sólo a su autenticidad sino sobretudo al de reconocimiento: Que se trate de algo en lo que una colectividad concreta se reconoce y, reconoce como parte de su historia y vida cultural. Se articula con tener conciencia del derecho a incorporar a su vida colectiva el patrimonio material y espiritual, arqueológico y natural, como parte de sus bienes y valores; a tener un claro sentido de que “por antiguas que sean sus raíces, el patrimonio es algo que concierne al hoy, que se halla atravesado por las luchas a través de las cuales buscan sobrevivir como colectividad” (Martín-Barbero, 1999:14).

La repercusión de las acciones adelantadas es mensurable a través del efecto que la participación comunitaria y la acción pedagógica han tenido sobre los habitantes de la zona, en la valoración del paisaje natural y cultural, de la historia ligada a ese paisaje y la búsqueda de alternativas para conservarlo, mejorarlo y, dar sentido y vigencia a lo que es suyo.

Desafortunadamente dicho paisaje está amenazado. En una amplia zona al frente de los farallones conocidos como la loma del Recogedero se proyecta la construcción y operación de un relleno sanitario, que pronostica la disposición de residuos sólidos de más de 20 municipios de Cundinamarca (figura 10).



Figura 10. Panorámica de la zona escogida para el relleno sanitario; al fondo se observa la loma El Recogedero.



Figura 11. Loma El Recogedero. Sitio arqueológico Nemocón 4.



Figura 12. Panorámica de la loma El Recogedero vista desde el sitio arqueológico Checua.

² Checua: nuestro viajero cultural y ecológico. Revista de la escuela rural Checua. Nos. 1 y 2. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, 2003 y 2004.

La comunidad que se afectaría directamente tiene conciencia de lo que perdería en diferentes aspectos como lo natural, lo cultural y lo social. Por ello ha dirigido su mirada hacia el contexto arqueológico del valle alto del río Checua, no como la suma de sitios aislados, sino apropiando la noción de “paisaje cultural”; noción en la cual se articulan diferentes escenarios en los que se desarrolló la vida de los seres humanos que ocuparon esta zona desde época muy antigua, buscando que dicho paisaje sea reconocido como bien de interés cultural de orden municipal y nacional. El Consejo municipal de Nemocón promulgó en agosto de 2004 un Acuerdo en el que se declara una zona de la vereda Checua y la parte baja de la vereda Cerro Verde como patrimonio histórico, ecológico y cultural (Groot, 2004). Actualmente, con participación de la comunidad, se está elaborando la propuesta y el plan de manejo requerido para que la declaratoria tenga el soporte nacional a través del Ministerio de Cultura (figura 12).

En el momento, la comunidad reconoce que al salvaguardar el patrimonio arqueológico se está contribuyendo no sólo a que éste sea adecuadamente investigado, conocido y conservado, sino que éste está ligado a un entorno de características geoambientales excepcionales, que no se puede separar. El valle alto del río Checua es el único enclave seco de la sabana de Bogotá que se conserva, con la riqueza florística propia de estas zonas, que no ha sucumbido bajo el proceso acelerado de urbanización, pero que está en riesgo de convertirse en el basurero de los centros urbanos próximos. El diálogo entre el conocimiento que aporta la arqueología con el de la comunidad de la vereda Checua es un camino en la apropiación social de dicho conocimiento para la valoración y defensa de su entorno natural y cultural.

Bibliografía

- Ardila, G.** 1984. Chía un sitio precerámico en la sabana de Bogotá. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Bogotá.
- Broadbent, S.** 1970/71. Reconocimiento arqueológico en la laguna de la Herrera. *Revista Colombiana de Antropología*. vol. **XV**: 171-213.
- Cardale, M.** 1981. Las salinas de Zipaquirá: su explotación indígena. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Bogotá.
- Correal, G., Van der Hammen, T. & Lerman, J.C.** 1969. Artefactos líticos en abrigos de El Abra. *Revista Colombiana de Antropología*. vol. **XIV**: 9-46.
- Correal, G. & Van der Hammen, T.** 1977. Investigaciones arqueológicas en los abrigos del Tequendama. Banco Popular. Bogotá.
- Correal, G.** 1979. Investigaciones arqueológicas en los abrigos de Nemocón y Sueva. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Bogotá.
- _____. 1987. Excavaciones arqueológicas en Mosquera. *Arqueología*. No. **3**, *Revista de estudiantes de Antropología*. Universidad Nacional de Colombia. (1): 13-17.
- _____. 1990. Aguazuque, evidencias de cazadores y recolectores y plantadores en la altiplanicie de la cordillera Oriental. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Bogotá.
- González E. M. et al.** 1988. Estudio de la cuenca del río Checua. Facultad de Agronomía, Postgrado de Suelos, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Groot, A. M.** 1992. Checua: una secuencia cultural entre 8.500 y 3.000 años antes del presente. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Bogotá.
- _____. 1999. Los pueblos productores de sal en el altiplano de Bogotá, Nueva Granada (1537-1640). Fundación para la promoción de la investigación y la tecnología. Bogotá.
- _____. 2004. Tenemos derecho a estudiar, conservar y divulgar nuestro patrimonio cultural. CAR, Audiencia Pública Nemocón.
- Gutiérrez, J.** 2000. Adaptabilidad, reciprocidad y territorialidad como estrategia de acceso a recursos en grupos de cazadores recolectores. Trabajo de grado. Departamento de Antropología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Martín-Barbero, J.** 1999. Patrimonio: el futuro que habita la memoria. En: *Somos Patrimonio: 91 Experiencias de Apropiación Social del Patrimonio Cultural y Natural*. Convenio Andrés Bello, Bogotá.
- Rivera, S.** 1992. Neusa, 9.000 años de presencia humana en el páramo. Fundación de investigaciones Arqueológicas Nacionales. Bogotá.
- Van der Hammen, T., Correal, G. & Van Klinken, G.** 1990. Isótopos estables y dieta del hombre prehistórico de la sabana de Bogotá. *Boletín de Arqueología*. Año **5** (1).

Recibido el 14 de septiembre de 2005.

Aceptado para su publicación el 26 de enero de 2006.

NUEVA ESPECIE COLOMBIANA DE *BROWNINGIA* (CACTACEAE, CACTOIDEAE, BROWNINGIEAE) POTENCIALMENTE PROMISORIA PARA EL PAÍS

por

José Luis Fernández-Alonso*

Resumen

Fernández-Alonso, J.L.: Nueva especie colombiana de *Browningia* (Cactaceae, Cactoideae, Browningieae) potencialmente promisoría para el país. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 19-30. 2006. ISSN 0370-3908.

Se describe e ilustra una nueva especie del género *Browningia* (Cactaceae), endémica de la cuenca alta del río Chicamocha (Boyacá, Colombia), que confirma la distribución disyunta de este género, hasta ahora considerado endémico de la región centroandina. Se comentan su hábitat y distribución y su condición de especie promisoría para el país.

Palabras clave: *Browningia*, Browningieae, Cactaceae, Colombia, distribución, etnobotánica, taxonomía.

Abstract

A new species of *Browningia* (Cactaceae, Cactoideae, Browningieae) from the high valley of Chicamocha river (Boyacá, Colombia), which confirms the disjunct distribution of this genus, -to date considered endemic from the Center-Andean region-, is described and illustrated. The habitat, distribution and its condition as a promising species for Colombia are discussed.

Key words: *Browningia*, Browningieae, Cactaceae, Colombia, distribution, ethnobotany, taxonomy.

Introducción

De acuerdo con los censos mas recientes, Colombia cuenta con 27 géneros y 83 especies de Cactáceas, inclu-

yendo algunas adventicias (**Fernández-Alonso, 2004; Fernández-Alonso & Estupiñán, 2005**). Aunque hay representantes nativos de las subfamilias Pereskioideae (1 género, 3 especies) y Opuntioideae (4 géneros, 20 espe-

* Instituto de Ciencias Naturales, Apartado 7495, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. Colombia. Correo electrónico: jlfernandeza@unal.edu.co

cies), es la subfamilia Cactoideae, la que presenta mayor diversidad con 8 tribus, 22 géneros y 60 especies y subespecies. Dentro de esta última subfamilia, las tribus mejor representadas son: Cereeae (4 géneros, 23 taxones -incluyendo subespecies-) e Hylocereeae (7 géneros, 23 taxones) y los géneros más diversos: *Melocactus* Link & Otto (14 taxones) y *Cereus* P. Mill., *Epiphyllum* Haworth e *Hylocereus* (A. Berger) **Br. & Rose**, los tres con 6 taxones cada uno. Una de las tribus con escasa o dudosa representación en Colombia era Browningieae, al contar con una única especie del género *Armatocereus* Backeb., *A. humilis* (**Br. & Rose**) Backeb., con posición taxonómica incierta, cuya transferencia al género *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. (tribu Pachycereeae), ha sido recientemente propuesta (**Hunt**, 2002). Un segundo representante de esta tribu era una hipotética nueva especie colombiana del género centroandino *Browningia* **Br. & Rose**, cuya existencia había sido comentada por **J. Hernández-Camacho**, haciendo una referencia explícita a la particular distribución de este género (**Hernández et al.** 1993, 1995). Esta referencia desafortunadamente no fue sustentada por documentación de herbario conocida ni por nombres o diagnónisis botánicas publicadas.

Un reciente trabajo de campo adelantado en la región del Alto Chicamocha (departamento de Boyacá), en la vertiente occidental de la Cordillera Oriental de Colombia, en el marco de un proyecto de bioprospección (conjuntamente con los colegas químicos de la U. Nacional, Gerardo Pérez y Nohora Vega), permitió hacer una detallada observación y recolección de especímenes del género *Browningia* en un corredor de más de 70 Km, que permiten corroborar los escuetos comentarios previamente publicados sobre la presencia de este género en Colombia.

El género *Browningia*

Browningia fue descrito como género nuevo de la tribu Cereeae, subtribu Cereinae por **Britton & Rose** (1920) y ubicado cerca de los géneros *Stetsonia* Britton & Rose (de Argentina) y *Escontria* Rose (de México), ambos con hipantos (o pericarpelos) escumíferos y desprovistos de lana o espinas, al igual que *Browningia*. Cuenta en la actualidad con 10-12 especies reconocidas, en su mayoría peruanas, alcanzando dos de ellas territorio de Chile, Bolivia y Paraguay (**Gibson**, 1973; **Ritter**, 1981; **Zarucchi**, 1993, **Anderson**, 2001). A grandes rasgos podemos caracterizarlo por incluir plantas arbustivas o arborescentes de hasta 10 m, con tallos cilíndricos provistos de 6-30 ó más costillas, con areolas espinosas o muy espinosas en sus partes vegetativas y en algunas es-

pecies, con areolas inermes en los ejes fértiles. Las areolas presentan indumento algodonoso y cuando hay espinas, las centrales son generalmente más largas que las radiales. Presenta flores tubular-infundibuliformes, que se abren de noche, con tubo floral ligeramente incurvado, con hipantos recubiertos de escamas imbricadas conspicuas y con las areolas del hipanto y del tubo floral desprovistas de pelos o espinas; con pétalos (piezas petaloides) numerosos, patentes, generalmente blancos o más raramente rojizos, cortos y agudos en el ápice. Frutos relativamente pequeños, de depreso-globosos a ovoides, con frecuencia acompañados de los restos persistentes del periantio (marcescente), frutos generalmente carnosos, recubiertos por escamas carnosas, imbricadas. Semillas negras o marrones, frecuentemente reniformas, finamente tuberculadas o ruminadas.

Con posterioridad, *Browningia* fue ubicado en la tribu independiente Browningieae por F. Buxbaum, tribu que en los años 90 incluía además a los géneros *Armatocereus* Backeb. -Sudamericano-, *Calymmanthium* F. Ritter -de Perú-, *Jasminocereus* Britton & Rose -de Galápagos-Ecuador-, *Neoraimondia* Britton & Rose -de Perú- y el ya citado *Stetsonia* (**Buxbaum** 1958, 1966; **Barthlott & Hunt**, 1993). En tiempos recientes y principalmente con base en información anatómica y molecular (**Mausset**, 1996; **Mausset & Plemons-Rodríguez**, 1998; **Anderson**, 2001) el género *Calymmanthium* fue asignado a una tribu primitiva independiente -Calymmantheae R.S. Wallace-. De igual modo, los datos moleculares recientes sugieren que la tribu Browningieae es parafilética, agrupando en la actualidad a dos clados claramente diferentes, uno que incluye a *Browningia*, *Neoraimondia* y *Stetsonia* y el segundo a *Armatocereus*, *Castellanosia* Cárdenas -de Perú- y *Jasminocereus* (**Wallace**, 2002), aspecto aún no resuelto satisfactoriamente.

Browningia hernandezii Fern. Alonso sp. nov.

Figs. 1- 4.

Tipo: COLOMBIA. **Boyacá**. Mpio. de Paz de Río, Cordillera Oriental de Colombia, vertiente occidental, vía Paz de Río -Tasco, 2300 m, fr, 19 dic 2005, *J. L. Fernández-Alonso*, *G. Pérez*, & *N. Vega* 23.878 (Holotypus COL, Isotypus HUA).

Ab aliis speciebus generis *Browningiae* insequentibus combinatio characteribus differt: frutex vel arborescens usque ad 5 (7) m alta, ramosa vel profuse ramosa; caules virens, olivaceus, ramis distalis usque ad 2-2,5 m longis et 8-12 cm latis; costae (4)6-9 rare usque ad 12, 1,5-2 cm altae; inter se 2,8-3,5 cm distantis; areolae orbicularis (5)7-9(10) mm latae, inter se 1,5-2 cm distantis, indumento

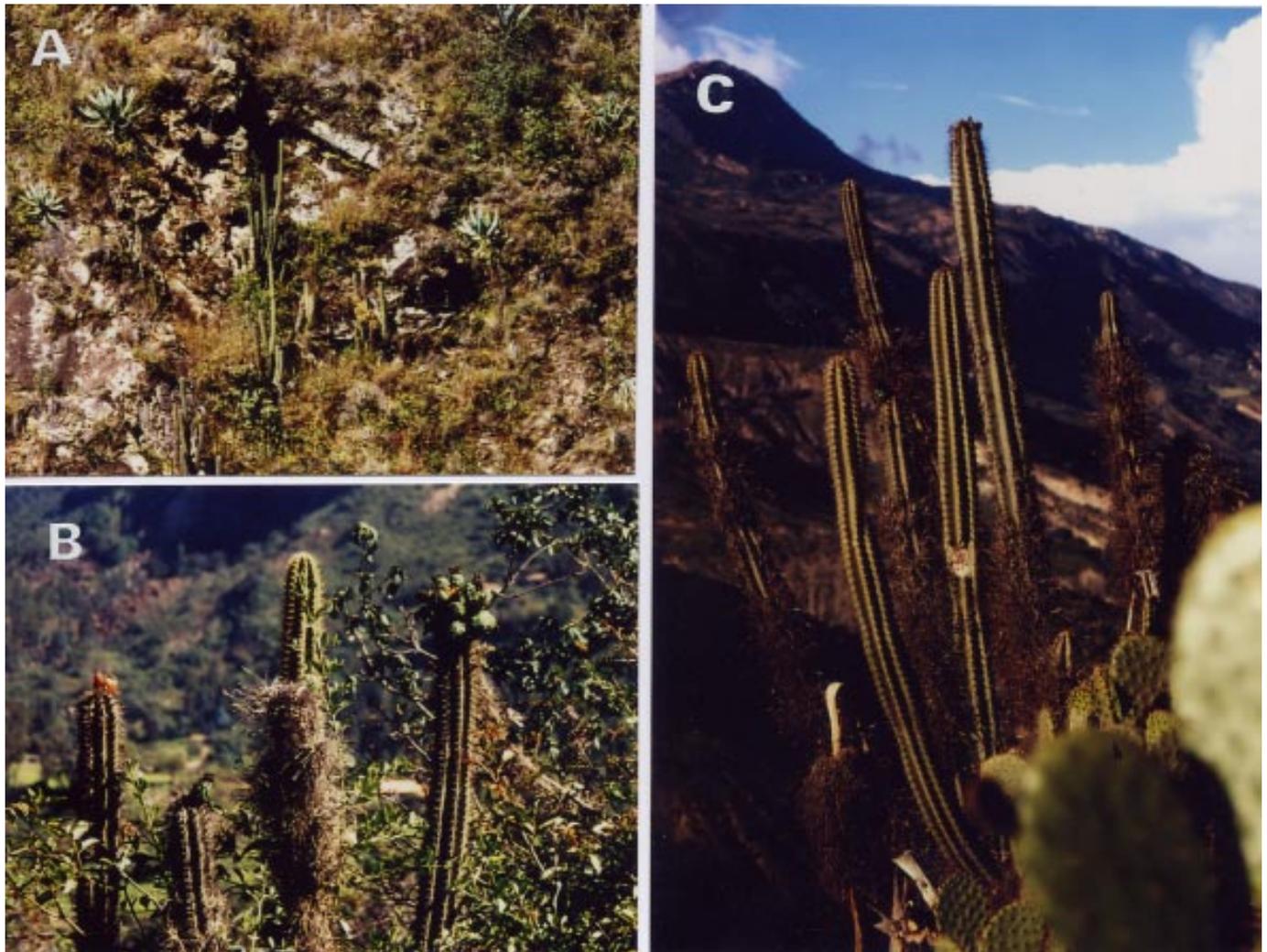


Figura 1. Hábitat y porte de *Browningia hernandezii*. **A.** En las cabeceras del Cañón del Soápaga, Boyacá, acompañado de *Agave* sp. **B.** Creciendo en bosquetes de *Caesalpinia spinosa* y *Duranta mutisii* en el Cañón del Chicamocha, entre Paz de Río y Beteitiva, a 2300 m. **C.** En Paz de Río, desembocadura del Soápaga en el Chicamocha, 2250 m, creciendo con *Opuntia* spp. y con los tallos parcialmente recubiertos por la bromeliácea *Tillandsia recurvata* L. (Fotografías J.L. Fernández).

gossypino, cremeo-fulvus vel fulvo-fuscus (demum griseus) munitas; spinae primo luteo-fulva vel cremeo-fulva, apice rubescens (demum grisea); in quaque areola, spina centralis longiore ad 2-3,5 cm longa, spinaeque radialis plurima, (13)17-27, brevior (varians in longitudine inter 5 et 25 mm longis); flores 1-3, rare usque ad 15-18 in apice caulibus aggregatas; anthesis nocturna, flores inermis, c. 4,5-6 cm longae et c. 4,5 cm latae, anguste infundibuliformis; tubus hypanthium breve, c. 1,5-2 cm longus; petaloidea 50-55, alba, petaloidea externa lanceolato-apiculata, 1,2-1,8 cm longa; petaloidea media ovato-lanceolata, 3 cm longa et petalolidea interna anguste linear-lanceolata, acuta, c. 4

cm longa, omnes margine inequaliter dentato-crenata; stamina plurima, filamenta 1,5 longae, antherae lineares c. 2,5-2,8 x 0,5 mm; fructus apice munito corollae marcescente, nigrescens; extus (pericarpo) atroviridis, nitidus, demum purpureo-rubescens; late ovoideus vel ovoideus, 4-6 x 3,5-5,5 cm, extus manifeste squamatus, squamae (40)45-55(59), imbricatae, nitidae, succulentae, apice fuscae. Pericarpo crasso, 0,8-1 cm latus, mucilaginoso; pulpa copiosa, alba, dulcis et manifeste mucilaginosa; semina plurima, inmatura fusca, demum nigra, reniformia, lateraliter compressa, 2 x 1,3 mm, testa fine alveolato-tuberculata.

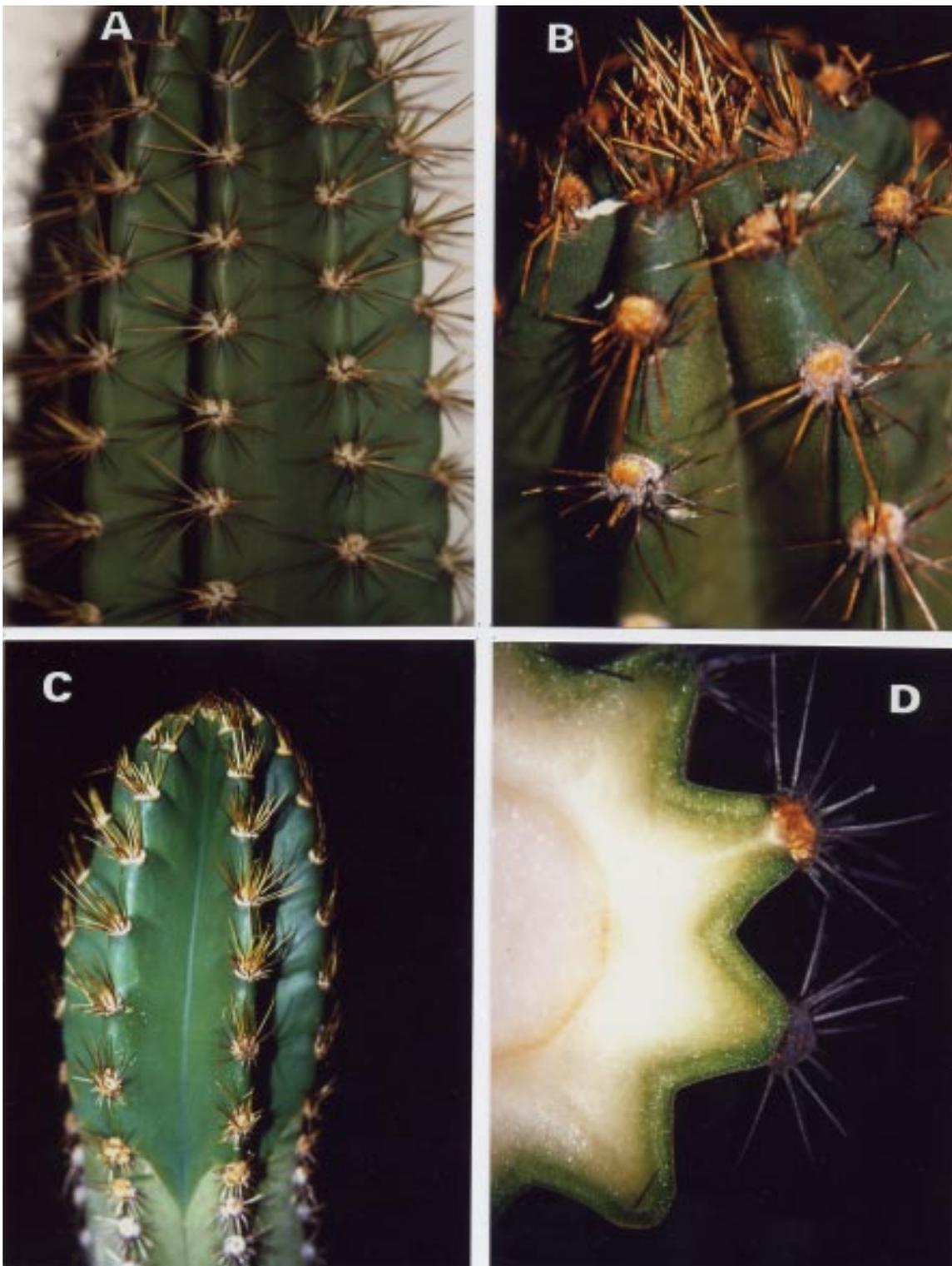


Figura 2. *Browningia hernandezii*. **A** y **B**. Detalle de las costillas, areolas y espinas en la parte apical de los ejes maduros. **C**. Detalle de una zona de crecimiento en un tallo con las espinas amarillentas. **D**. Detalle del corte de un eje con 8-9 costillas, mostrando el cilindro medular y la disposición del indumento algodonoso en las areolas. (A-B y D, a partir de J.L. Fernández *et al.* 23877 y C, de plantas procedentes del sector Paz de Río-Tasco. Fotografías J.L. Fernández).

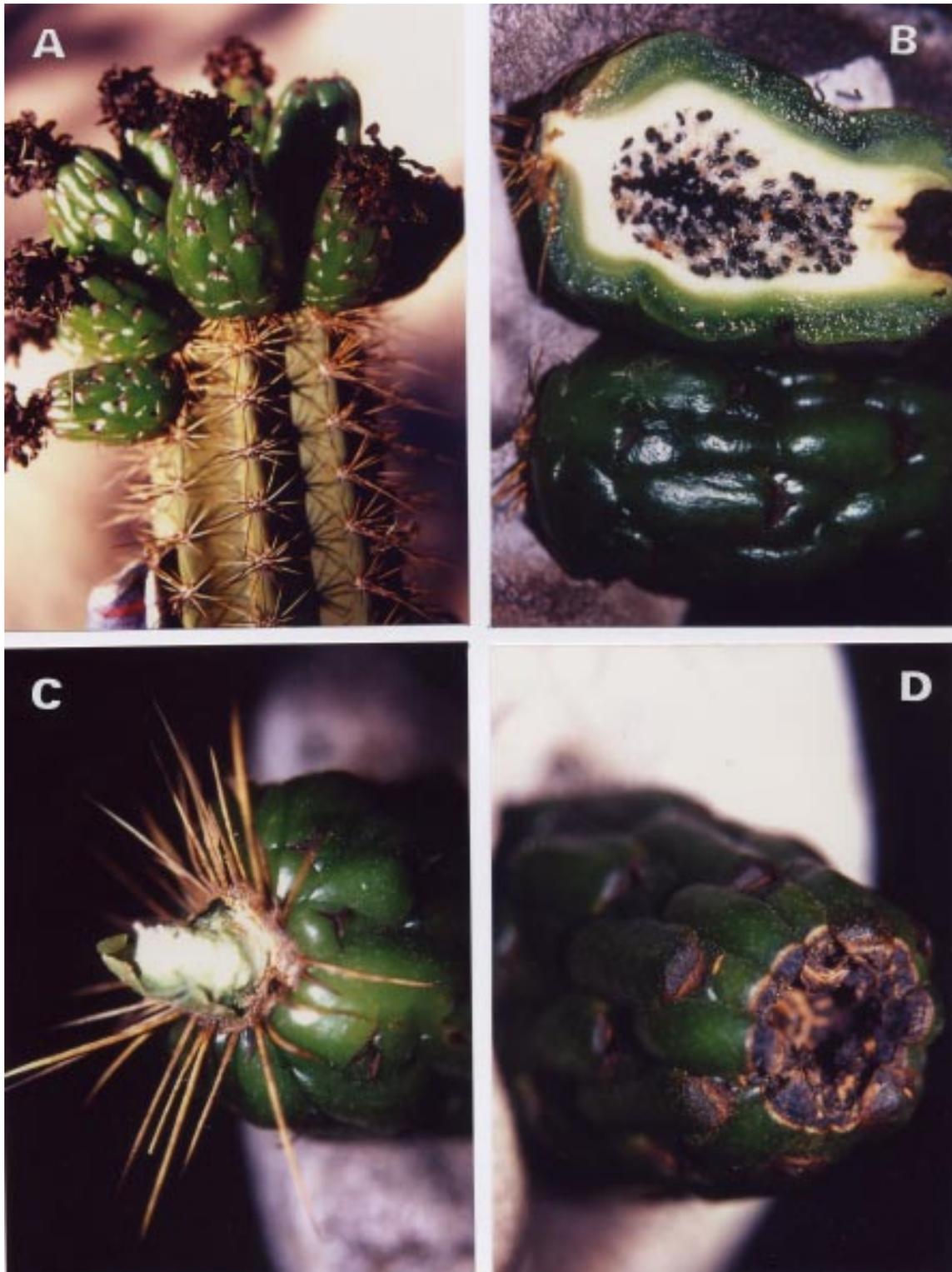


Figura 3. *Browningia hernandezii*. **A.** Grupo de frutos inmaduros en la parte apical de un tallo. **B.** Detalle de fruto inmaduro en vista lateral (abajo) y en sección sagital (arriba) mostrando la depresión apical. **C.** Detalle de la orla de espinas ubicada en la zona de inserción de fruto. **D.** Ápice del fruto después de desprendidos los restos del perianto, mostrando las escamas carnosas. (A-D, a partir del espécimen tipo *Fernández-Alonso et al.* 23.878).

Etimología: el nombre de la especie honra al gran biólogo y naturalista colombiano recientemente fallecido Jorge Hernández Camacho, quien llamó la atención hace ya más de 10 años sobre la presencia de este género de cactáceas en Colombia. El profesor Hernández –a quien recientemente dedicamos también una especie nueva del género *Melocactus* Link & Otto en esta revista (Fernández-Alonso & Xhonneux, 2002)–, fue sin duda una de las personas que mejor entendió las Cactáceas colombianas, aspecto que, en ausencia de obra botánica publicada, quedó no obstante ampliamente reflejado en sus escritos sobre biogeografía y zonas áridas de Colombia.

Planta suculenta arbustiva, a veces arborescente, de 2-5 (7) m, erecta, ramosa o muy ramosa desde cerca de la base, con ejes verde oliváceo, largos, no articulados o remotamente articulados, los de último orden hasta más de 50, largos de hasta 2-2,5 m y de 8-12 cm de diámetro (fig. 1a-c); sección transversal del tallo con cilindro central de 2,8-3 cm de diámetro, con médula amplia, blanca; con (4-)6-9(-12) costillas, de 1,5-2 cm de alto (fig. 2d), generalmente agudas, separadas entre sí 2,8-3,5 cm; areolas de (5)7-9(10) mm de diámetro, separadas entre sí 1,5-2 cm (fig. 2a-c), con indumento algodonoso crema o leonado que se torna gris en las zonas media e inferior de los tallos; con espinas jóvenes amarillas o crema con tinte rojizo en las partes distales, que se vuelven grises con las puntas marrones en las zonas medias e inferiores de los tallos; generalmente con una espina central más larga, de 2-3,5 cm longitud y (13)17-27 espinas radiales de distintos tamaños, oscilando entre 5 y 25 mm de longitud. Flores al final de los ejes, generalmente 1-2 por eje; ocasionalmente hasta 15-18 agrupadas en corona en los ápices; nocturnas, flor de c. 4,5-6 cm de longitud y 4,5 cm de diámetro, con sus partes desprovistas de espinas o pelos; pericarpelo cubierto de escamas densamente imbricadas y tubo del hipanto corto de c. 1,5-2 cm, segmentos del periantio (petaloides) en número de 50 a 55, los más externos lanceolados, agudos o apiculados, de 1,2-1,8 cm de longitud, los medios lineares en la base y ovado-lanceolados en el ápice de c. 3 cm de longitud, los más internos estrechamente linear-lanceolados, agudos, de c. 4 cm, todos con la margen irregularmente dentado-crenada; estambres numerosos, insertos en la parte superior del tubo, con filamentos de c. 1,5 cm de longitud, anteras rectangulares, de 2,5-2,8 x 0,5 mm. Frutos generalmente 1-2 por eje (ocasionalmente hasta más de 15), sésiles, los jóvenes verde oscuro con los ápices de escamas negras o pardos, los maduros rosado-rojizos o purpúreos (figs. 3-4); anchamente ovados a ovados, de 4-6 x 3,5-5,5 cm, con un anillo de espinas en la zona de inserción, con una oquedad apical de 8-10 mm de profundidad

y c. 6 mm de anchura (fig. 3c-d); restos del periantio y tubo floral, negros, marcescentes acompañando a la mayoría de los frutos; superficie externa constituida por (40)45-55(59) escamas imbricadas, carnosas, nítidas, con ápices membranosos; pared externa del fruto (en sección transversal) verde, de hasta 1 cm de grosor, carnosa; interior del fruto con la pulpa blanca, muy mucilaginoso y con numerosas semillas dispersas (fig. 4c); las jóvenes marrones, las maduras negras, sin brillo, reniformes, comprimidas lateralmente, de 2 x 1,3 mm, con testa finamente alveolado-tuberculada (fig. 4c-d).

Discusión

En las plantas colombianas estudiadas, el porte de arbolito o arbolito suculento de hasta 5-7 m, con tallos generalmente no segmentados, las flores nocturnas cortamente tubulares, con numerosas escamas del pericarpelo densamente dispuestas (fig. 3a), los elementos petaloides del periantio relativamente cortos, agudos y marcescentes; las areolas del pericarpelo y del tubo floral desnudas y los frutos recubiertos de escamas agudas y carnosas, nos llevan con claridad al género *Browningia*. No obstante, en *B. hernandezii* al igual que en varias de las especies actualmente reconocidas en el género, no se presenta la típica diferenciación entre tallos vegetativos basales con largas espinas y tallos reproductivos distales inermes o con escasas espinas en sus areolas, tal como se presenta en la especie tipo *B. candelaris* de Perú. Este carácter, que era considerado propio del género *Browningia* cuando fue descrito, se presenta ahora en solo una pequeña parte de las especies reconocidas (Britton & Rose, 1920; Anderson, 2001).

El número de costillas en los tallos en *B. hernandezii*, entre 4 y 12 ocuparía una posición intermedia dentro del rango conocido en el género que oscila entre 15-30 en especies como *B. albiceps* F. Ritter, *B. hertlingiana* (Rauh) Buxb., *B. viridis* (Rauh & Backeb.) Buxb. ó *B. candelaris* y entre 7-9 costillas el otro extremo: en *B. altissima* (F. Ritter) Buxb., *B. amstutziae* (Rauh & Backeb.) Hutch. o *B. pilleifera* (F. Ritter) Hutchinson. De este último grupo, las que pueden guardar mayor relación con *B. hernandezii* son las especies peruanas *B. altissima* y *B. amstutziae*, que presentan ramas floríferas provistas también de areolas espinosas y flores blancas de mediano tamaño. Otras dos especies con un número bajo de costillas (9-10) y con areolas espinosas en sus ejes reproductivos son *B. caineana* (Cárdenas) D.R. Hunt (de Bolivia-Paraguay) y *B. chlorocarpa* (de Perú), pero a diferencia de *B. hernandezii* ambas con flores rojo-anaranjadas. Por último, *B. pilleifera* (F. Ritter) Hutchinson, de Perú, con ejes de 7-9 costillas, presenta los reproductivos con areolas

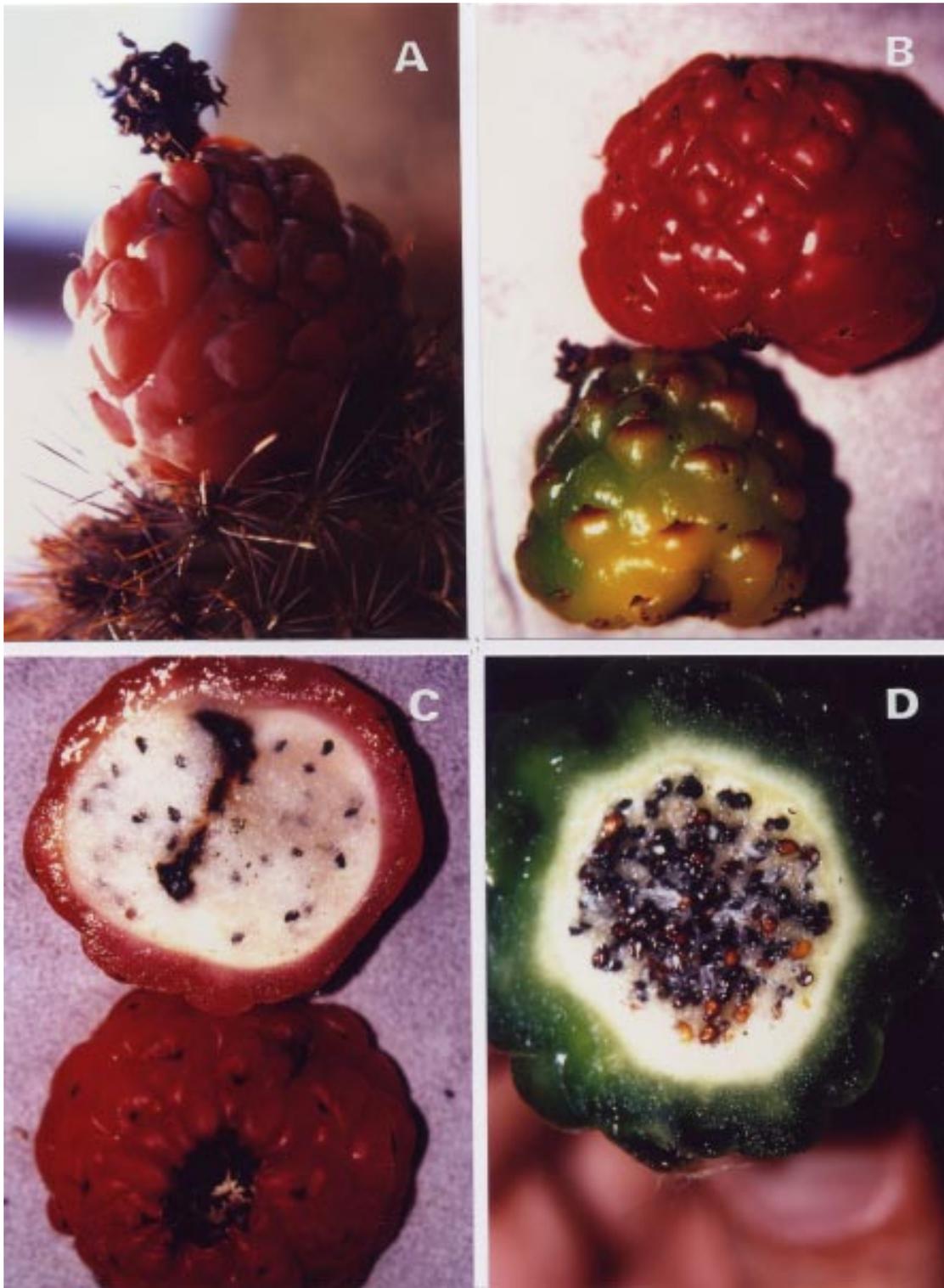


Figura 4. *Browningia hernandezii*. **A y B.** Frutos maduros comestibles o “datos” con las escamas muy engrosadas. **C.** Sección transversal de un fruto maduro, mostranado la pared gruesa y carnosa y la pulpa que acompaña a las semillas maduras). **D.** Corte transversal del fruto joven con abundantes semillas. (A-C: a partir de J.L. Fernández-Alonso & al 23877; D: a partir del espécimen tipo Fernández-Alonso et al. 23.878).

inermes y flores blancas de c. 3,5 cm de longitud, aspectos que la separan claramente de *B. hernandezii*. Las costillas, son relativamente bajas y agudas en la especie que se describe (fig. 2d).

Nombres vernáculos

El nombre vernáculo más generalizado para esta especie en la región de origen es “dato”, que aparentemente se aplica también al fruto de la planta y al de otras especies de cactáceas columnares en el alto Chicamocha. Otro fitónimo recogido en la región para esta planta, para *Stenocereus griseus* y para *Pilosocereus sp.* es el de “canelón”, citado también por **Hernández** (1995), en general para las cactáceas candelabrifórmes del Chicamocha.

Distribución y fitogeografía

La distribución conocida de *B. hernandezii* se limita a la cuenca alta del río Chicamocha, a lo largo de un importante corredor de c. 60 Km, entre los municipios de Sogamoso-Corrales en el curso superior y Socha-Jericó en el inferior, donde la planta crece entre los 2500 y los 2150 m. No obstante es muy probable que esta planta también se encuentre en algunos abrigos rocosos en zonas inferiores del cañón (hasta la región de Susacón-Soatá), con lo que no obstante, no superaría los 75 km lineales en su distribución. Hay que resaltar también la presencia de esta planta a lo largo de 20 Km en el cañón del río Soápage, tributario del Chicamocha en el término municipal de Paz de Río, donde vive entre los 2550 y 2200 m.

El género *Browningia* era considerado endémico básicamente de Perú, con una de sus especies alcanzando Bolivia-Paraguay: *B. caineana* y otra el N. de Chile: *B. candelaris*. La especie que ahora se describe constata la presencia de este género en un área disyunta del Norte de Sudamérica (fig. 5). Las expectativas de localización futura de este género en áreas intermedias de Ecuador o Venezuela son pocas si se tiene en cuenta que en ambos países se han efectuado importantes recolecciones de Cactáceas y se cuenta ya con algunos tratamientos o catálogos publicados (**Trujillo & Ponce**, 1988; **Madsen**, 1989; **Trujillo**, 1997; **Jorgensen**, 1999). Exceptuando algunas notas o trabajos publicados sobre especies o géneros concretos, la situación en Colombia en cuanto a exploración y tratamientos de la familia es bien diferente, como se puso de manifiesto recientemente (**Fernández-Alonso**, 2004), ya que la información publicada se reducía a algunas revisiones de literatura o a listados con información taxonómica muy preliminar o escasamente sustentada por pliegos de herbario (**Croizat**, 1944; **Hunt**, 1992; **Hernández**, 1995; **Lombardi**, 1997; **Ruiz et al.**, 2002).

Hábitat

Las comunidades vegetales donde vive *B. hernandezii* pueden delimitarse con cierta claridad, ya que crece básicamente en zonas rocosas con pendientes fuertes, formando parte de la vegetación xerofítica o subxerofítica de la región. En la mayoría de las poblaciones observadas, *Browningia* se encuentra entre los 2150 y 2400 m junto con *Agave sp.*, *Caesalpinia spinosa* (Molina) Kuntze, *Duranta mutisii* L.f., *Lantana canescens* Kunth, *Lippia origanoides* Kunth., *Opuntia schumanni* F.A.C.Weber & A. Bayer y *Salvia xeropapillosa* Fern. Alonso; bien en formaciones abiertas acompañada también de especies de ambientes alterados como *Escallonia pendula* (Ruiz & Pav.) Pers. y de *Dodonaea viscosa* Jacq., o bien como componente de los bosquetes conservados de *Caesalpinia* y *Duranta*, donde sobresalen o asoman las agrupaciones de tallos columnares de *Browningia*, que superan a veces los 6 m de altura (fig. 1B-C). En zonas escarpadas difícilmente accesibles y escasamente alteradas, se observan individuos aislados de porte arborescente y ramoso de hasta 6,5-7 m. de altura.

En las partes altas del cañón del Chicamocha (sector Corrales-Sogamoso), y en las cabeceras del cañón del Soápage, entre los 2450-2550 m (fig. 1A), *B. hernandezii* junto con *Agave sp.*, es de los elementos más conspicuos de los matorrales xerofíticos altoandinos en los que además son importantes *Dalea coerulea* (L.) Schinz & Thell, *Hyptis perbullata* Fern. Alonso, *Lantana boyacana* Mold., *Lantana soatensis* Mold., *Mammillaria columbiana* Salm-Dyck. var. *bogotensis* (Wederm. Ex Backeb.) Dugand, *Melocactus hernandezii* Fern. Alonso, *Opuntia schummannii*, *Salvia bogotensis* Benth. s.l. y *Salvia sphacelioides* Benth. subsp. *pax-fluminensis* Fern. Alonso, entre otras.

Conservación

Con base en la información disponible, *B. hernandezii* cuenta con un área de ocupación probablemente no mayor de 300 km cuadrados, ubicados en un estrecho rango altitudinal de 400 m (de 2150 a 2550 m). Esta reducida distribución geográfica unida al hecho de que en la región se dan en la actualidad algunos factores de alteración del medio por extracción de minerales y usos agropecuarios, permiten considerar de forma tentativa a esta especie como vulnerable (VU). No obstante, para poder delimitar el estado de conservación de *B. hernandezii* en Colombia y definir con claridad su categoría de amenaza de acuerdo con los actuales criterios de la IUCN (**Calderón et al.**, 2005), es necesario adelantar a corto o mediano plazo un detallado trabajo de campo que permita evaluar con más detalle el estado de sus poblaciones,

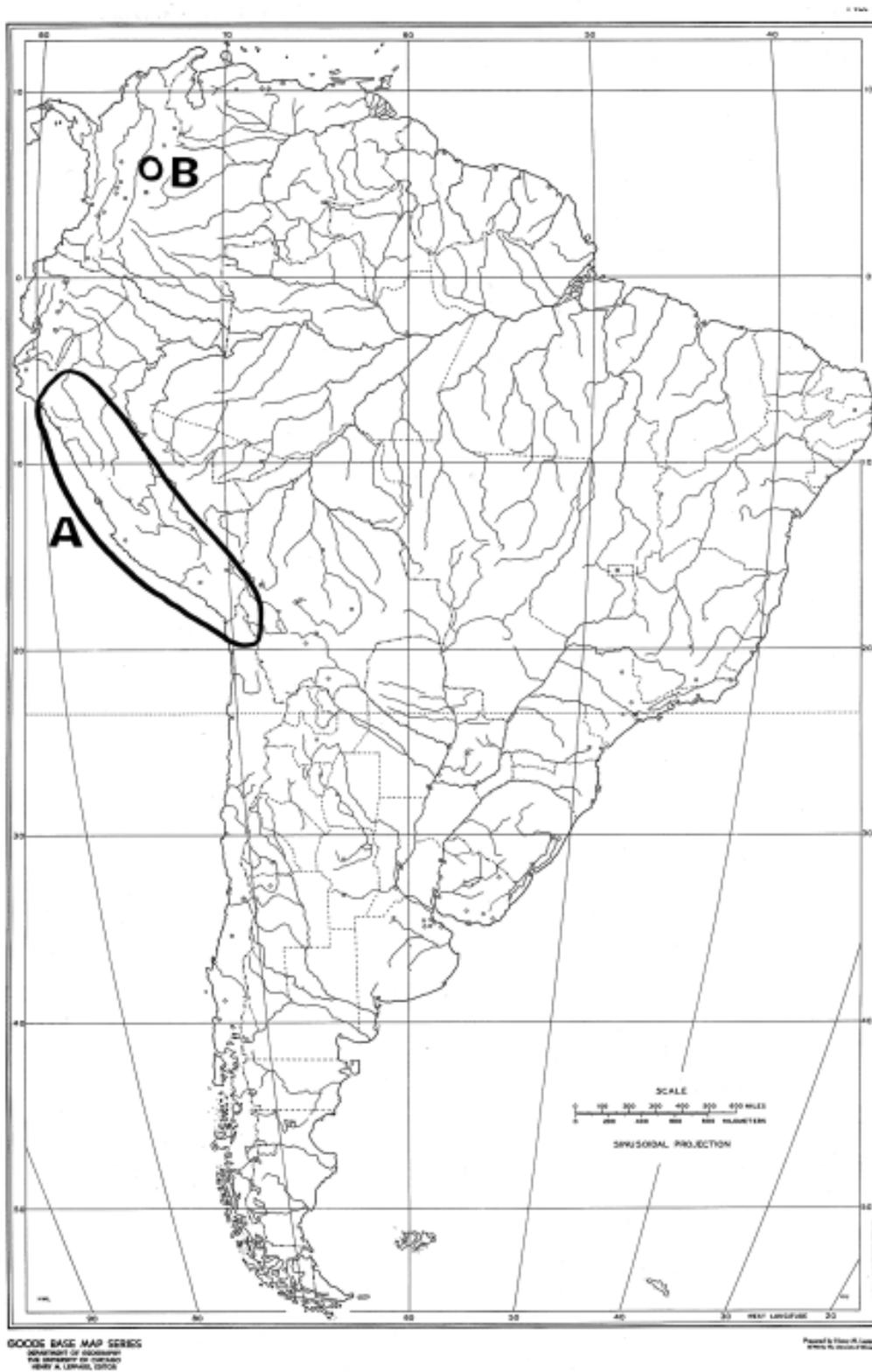


Figura 5. Distribución del género *Browningia*. **A.** Área de distribución previamente conocida (12 spp. de los Andes centrales). **B.** Localización de la nueva especie disyunta en el norte de Sudamérica, *B. hernandezii*.

los factores de disturbio o amenaza del hábitat y proponer medidas adecuadas para su conservación.

Por último, y en relación con la conservación de áreas de concentración de endemismo, cabe resaltar la coexistencia en estas comunidades xerofíticas del Alto Chicamocha de varias especies cuya distribución se limita a escasos enclaves áridos altoandinos de Boyacá como es el caso de las labiadas *Hyptis perbullata*, y *Salvia sphacelioides* subsp. *pax-fluminensis*, que presentan la misma distribución que *Browningia hernandezii*; de *Salvia xeropapillosa* que se extiende hasta cerca de los 3000 m en Santa Rosa de Viterbo y Tota y de *Melocactus hernandezii*, endémica del alto Chicamocha y de la región de Villa de Leyva- La Candelaria (Fernández-Alonso & Xhonneux, 2002; Fernández-Alonso, 2003).

Uso actual y uso potencial de *Browningia hernandezii*

Los frutos maduros rojos, inermes, muy carnosos, de sabor dulce, de entre 4,5 y 6,5 cm de longitud, son frecuentemente consumidos en la región en la época de cosecha, aunque no se tiene noticia de utilización comercial ni de cultivos organizados hasta la fecha. En su medio natural son normalmente consumidos y dispersados también por algunas aves, evidencia que se aprecia a menudo en muchos de los frutos que van tornado rojos al final de los tallos. En mi concepto *B. hernandezii* amerita un estudio más detallado de su ciclo fenológico, polinización y también de su respuesta a la propagación y cultivo en condiciones controladas. Teniendo en cuenta los criterios planteados recientemente sobre la potencialidad de uso de las Cactáceas colombianas (Fernández-Alonso, 2004); esta planta sería, como especie autóctona, buena candidata para manejar en ambientes áridos altoandinos de fuerte pendiente, para la producción de frutos y como cerca viva, como una alternativa a la transformación más frecuente de estos ambientes en predios ganaderos (cabras, ovejas) o en parcelas agrícolas marginales (cereales).

En México, donde las Cactáceas son tema de importancia estratégica nacional, se cuenta con amplia documentación sobre casos similares de especies de tallos columnares que han sufrido procesos históricos de domesticación (en algún grado) por las comunidades indígenas –más de 15 especies pertenecientes a 5 géneros–, que son utilizadas con cierta regularidad (Casas *et al.*, 1997, 1999, 2002). También hay documentación reciente sobre especies de uso conocido muy local que han pasado en las últimas décadas a ser especies más ampliamente propagadas y manejadas en cultivos comerciales, después de adelantados los estudios pertinentes de ecofisiología,

biología reproductiva y de caracterización de cultivariedades y de sistemas de producción (Pimienta, 1999; Neri-Luna *et al.* 1999; Pimienta *et al.*, 1999). Uno de los casos recientes más llamativos es el de los pitayos mejicanos del género *Stenocereus* y en especial el de *S. queretaroensis* (Weber) Buxbaum, que ha pasado a ser un importante recurso económico (cultivo y manufacturas) para algunos pequeños municipios del estado de Jalisco en México (Arreola-Nava, 1999; López, 1999; Pimienta, 1999).

Paratipos: COLOMBIA. Boyacá. Vía Sogamoso a Corrales, Cañon del Chicamocha, 2400 m, arbusto 2,5-3 m, ejes con 8-10 caras, Fernández-Alonso, J.L. & J. Farfán 22897 (COL); Mpio. de Paz de Río, Vía Paz de Río a Socha, Cañon del Chicamocha; zona rocosa con comunidades de *Caesalpinia spinosa*, 2300 m, arbusto 3,5-4 m, ejes con 7 caras, fr. 18 dic 2005, J.L. Fernández-Alonso & al 23855 (COL); ibídem, vía Belén a Paz de Río, Cañon del río Soápage, 2550-2400 m, matorral xerofítico, arbusto, ejes con 8 caras, fr. 18 dic 2005, J.L. Fernández-Alonso & al 23856 (COL, HUA, UPTC); ibídem, vía Corrales - Sogamoso, Cañon del Chicamocha, 2400 m, Matorral xerofítico, arbusto suculento 3-5 m, ejes con 8-12 costillas, fr. 19 dic 2005, J.L. Fernández-Alonso & al 23877 (COL, HUA); ibídem, vía Paz de Río a Tasco y Beteitiva, Cañon del Chicamocha, matorral xerofítico, 2300-2400 m, arbusto suculento, ejes con 6 caras, 19 dic 2005, J.L. Fernández-Alonso & al 23878A (COL, HUA); ibídem, vía Socha Viejo a Paz de Río, parte baja del cañon del Chicamocha, desde El Pozo a Tireque, 2150 m, matorral xerofítico con *Caesalpinia*, *Opuntia*, *Pilosocereus* y *Stenocereus*, arbusto suculento 3-5 m, ejes con 7 costillas, 20 dic 2005, fr. J.L. Fernández-Alonso & al 23895 (COL, HUA).

Agradecimientos

A los profesores Gerardo Pérez G. y Nohora Vega (del Laboratorio de Bioquímica, Departamento de Química de la Universidad Nacional de Colombia), con quienes se adelantó el trabajo de campo de bioprospección de lectinas de labiadas en la región del Alto Chicamocha. A Doña Clara Vega y familia por su hospitalidad, a Sofía Avellaneda por su colaboración en el trabajo de campo y la información local sobre las Cactáceas de la región. A Juan Farfán por su colaboración en la primera recolección de muestras en Sogamoso. Al Instituto de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias y a la Universidad Nacional de Colombia por haber facilitado el desarrollo de este trabajo.

Bibliografía

Anderson, E. F. 2001. The Cactus family. Timber Press, Portland, Oregon. U.S.A.

- Arreola-Nava, H. J.** 1999. Taxonomía del pitayo. (*Stenocereus* (Berger) Ricc.). Pp. 25-33, en: E. Pimienta (ed.). El pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, Guadalajara, México.
- Barthlott, W. & D. R. Hunt** 1993. Cactaceae, pp. 161-197, in: K. Kubitzky, J. G. Rohwer & V. Brittrich (eds.) The families and genera of Vascular Plants 2. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Britton, N. L. & J. N. Rose.** 1920. The Cactaceae. Descriptions and illustrations of plants of the Cactus family. Vol. 2. The Carnegie Institution of Washington, Washington. 241 pp.
- Buxbaum, F.** 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* **14**: 177-216.
- Buxbaum, F.** 1966. The origin of Tribe Browningieae. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)* **38**: 43-46.
- Calderón, E., G. Galeano & N. García** (eds.) 2005. Libro Rojo de las plantas de Colombia. Volumen 2. Palmas, Failejones y Zamias. Serie Libros Rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto A. v. Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales U. Nacional de Colombia. Min. Medio Ambiente. 454 pp.
- Casas, A., J. Caballero, & A. Valiente-Banuet.** 1999. Procesos de domesticación de cactáceas columnares de la vertiente del pacífico sur de México. pp. 147-173, en: E. Pimienta (ed.) El Pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A. C. - Guadalajara, México.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero & A. Valiente-Banuet.** 1997. Ethnobotany and the process of domestication of the xoconochli *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Bot.* **51**: 279-292.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet & J. Caballero.** 2002. Evolutionary trends in Columnar Cacti under domestication in South-Central México. pp. 137-163, en: T. H. Fleming & A. Valiente-Banuet (eds.) Columnar Cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press. Tucson.
- Croizat, L.** 1944. A Check list of Colombian and presumed Colombian Cactaceae. *Caldasia* **2**(11): 337-355.
- Fernández-Alonso, J. L.** 2003. Estudios en Labiatae de Colombia IV. Novedades en *Salvia* y sinopsis de las Secciones *Angulatae* y *Purpureae*. *Caldasia* **25** (2): 235-281.
- , 2004. Las Cactáceas de Colombia. Una familia de plantas promisorias poco estudiada. pp. 318-319, en: Ramírez-Padilla, B. et al. (eds.) Libro de Resúmenes III Congreso Colombiano de Botánica, Universidad del Cauca. Popayán, Colombia.
- Fernández-Alonso, J. L. & C. Estupiñán.** 2005. *Echinopsis pachanoi* y *Opuntia quitensis*, dos cactáceas nuevas para la Flora de Colombia. *Boletín Informativo Soc. Latinoamericana. & Caribe Cact. & Suc.* **2**(2): 3-5.
- & **G. Khonneux.** 2002. Novedades taxonómicas y sinopsis del género *Melocactus* Link & Otto (Cactaceae) en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(100): 353-365.
- Gibson, A. C.** 1973. The Peruvian *Browningias* and *Gymnanthocereus*. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)* **64**: 62-68.
- Hernández C., J. V. Rueda & H. Sánchez.** 1995. Zonas áridas y semiáridas de Colombia. pp. 111-162, en: J. Hernández C. (ed.): Desiertos, zonas áridas y semiáridas de Colombia. Banco de Occidente. Cali-Colombia.
- Hernández C., J., T. Walschburger, R. Ortiz & A. Hurtado** 1992. Origen y distribución de la biota Suramericana y colombiana, pp. 55-104, en: G. Halffter (ed.), La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Acta Zool. Mex. (volumen especial), CYTED-D. Xalapa, México.
- Hunt, D. R.** 1992. CITES Cactaceae Checklist. Kew: Royal Botanic Gardens and International Organization for Succulent Plant Study (IOS).
- , 2002. *Armatocereus*, pp. 7-11, en: D. Hunt & N. Taylor (eds.) *Notulae Systematicae Lexicon Cactacearum Spectantes II. Cactac. Syst. Initiatives* **14**: 7-19.
- Jorgensen, P. M.** 1999. Cactaceae, pp. 365-368, en: P. M. Jorgensen & S. León-Yañez (eds.) Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. *Mongraphs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **75**. St. Louis. Missouri.
- Lombardi, G.** 1997. Cactus y suculentas de Colombia. *Quepo* **11**: 86-94.
- López Pérez, J.** 1999. La pitaya marismeña (*Stenocereus thurberi*) en el estado de Sinaloa. pp. 127-132, en: E. Pimienta (ed.) El Pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A. C. - Guadalajara, México.
- Madsen, J. E.** 1989. N° 45.-Cactaceae, in G. Harling & L. Andersson (eds.) Flora of Ecuador. Univ. of Aarhus, Denmark.
- Mauseth, J. D.** 1996. Comparative anatomy of subfamilies Cereoae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* **14**: 66-81.
- Mauseth, J. D. & B. Plemons-Rodríguez.** 1998. Evolution of extreme xeromorphic charactes in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *Amer. J. Bot.* **85**: 209-218.
- Neri-Luna, C., Pimienta, E., & M. C. Arriaga** 1999. Importancia productiva y ecológica de las poblaciones silvestres de pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). Pp. 175-187, en: E. Pimienta (ed.) El Pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A. C. - Guadalajara, México.
- Pimienta Barrios, E.** 1999. El Pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A. C. - Guadalajara, México.
- Pimienta Barrios, E., P. Puente Ovalle & D. Lara Covarrubias.** 1999. Descripción de los sistemas de producción de pitayo. Pp. 91-113, en: E. Pimienta (ed.) El Pitayo en Jalisco y especies afines en México. Universidad de Guadalajara, Fundación Produce Jalisco, A. C. - Guadalajara, México.
- Ritter, F.** 1981. Kakteen in Sudamerika. Perú. Band 4: 1239-1692. F. Ritter. Selbstverlag.
- Ruiz, A., J. Cavellier, M. Santos & P. J. Soriano.** 2002. Cacti in the Dry Formations of Colombia. pp. 324-341, en: T.H. Fleming & A. Valiente-Banuet (eds.) Columnar Cacti and Their Mutualists. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press. Tucson.

Trujillo, B. 1997. Cactaceae. Pp. 732-749, en: P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych (eds.) Flora of the Venezuelan Guayana 3 Araliaceae-Cactaceae. Missouri Botanical Garden, St. Louis.

————— & **M. Ponce.** 1988. Lista-inventario de Cactáceae silvestres en Venezuela con sinonimia y otros aspectos relacionados. *Ernstia* **47**: 1-29.

Wallace, R. S. 2002. The phylogeny and systematics of columnar cacti: An Overview. pp. 42-65, in: T. H. Fleming & A. Valiente-Banuet (eds.) Columnar Cacti and Their Mutualists.

Evolution, Ecology and Conservation . The University of Arizona Press. Tucson.

Zarucchi, J. L. 1993. Cactaceae, pp. 265-309, en: L. Brako & J. L. Zarucchi (eds.) Catálogo de las Angiospermas y Gimnospermas del Perú. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. **45**. Missouri Botanical Garden.

Recibido el 13 de enero de 2006.

Aceptado para su publicación el 30 de enero de 2006.

SPHAGNUM (SPHAGNACEAE) EN EL DEPARTAMENTO DE BOYACÁ, COLOMBIA

por

Erika Johana Ruiz Suárez¹, Edgar Leonardo Linares² & María Eugenia Morales-P.^{1,2}

Resumen

Ruiz, E.J., E.L. Linares & M.E. Morales-P. *Sphagnum* (Sphagnaceae) en el departamento de Boyacá, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 31-45. 2006. ISSN 0370-3908.

Se presenta el tratamiento taxonómico, acompañado de descripciones, datos de distribución y claves taxonómicas. Se registran 18 especies del género *Sphagnum* distribuidas en 5 secciones, ubicadas en 21 localidades de Boyacá, se señalan por primera vez para el departamento las especies: *Sphagnum meridense*, *S. imperforatum*, *S. negrense*, *S. perichiatiale* y *S. flacidum*.

Palabras clave: Boyacá, musgos, Sphagnaceae, *Sphagnum*, Taxonomía.

Abstract

A taxonomic treatment is presented, accompanied by descriptions, distribution data and taxonomic keys. Eighteen species of *Sphagnum*, distributed in 21 localities of Boyaca are reported; *Sphagnum meridense*, *S. imperforatum*, *S. negrense*, *S. perichiatiale* y *S. flacidum* are registered for the first time in the department.

Key words: Boyacá, mosses, Sphagnaceae, *Sphagnum*, Taxonomy.

Introducción

La familia Sphagnaceae, con un género y cerca de 250 especies en el mundo (Crum, 1984, 2001; Queen, 1991) se encuentra representada en Colombia por 32 taxones, 11 de ellos en el departamento de Boyacá (Griffin, 1981; Churchill & Linares, 1995; Ruiz, 2003).

Los estudios taxonómicos en *Sphagnum*, se remontan a Dillenius (1741, en Isovitta, 1966) quien propuso a *Sphagnum* con dos especies, *S. palustre* y *S. nemoreum*. Más adelante Linneo (1753) describió el género *Sphagnum* y reconoció a *S. palustre* como especie tipo, a partir de caracteres macroscópicos como la forma de las ramas. Posteriormente Müller (1848, 1853) y Rabenhorst (1848,

¹ Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: ejruizs@unal.edu.co

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico elinares@unal.edu.co

^{1,2} Correo electrónico: memoralesp@unal.edu.co

en **Isovitta**, 1966) propusieron nuevos caracteres diagnósticos relacionados con la forma de las células hialinas y de las células clorofílicas.

A principios del siglo XX, **Warnostrof** (1911) describió las especies de *Sphagnum* registradas en el mundo, agrupándolas en dos secciones *Lithopholea* e *Inopholea*. *Sphagnum* se caracteriza por las diferencias que presentan las hojas del tallo con respecto a las hojas de las ramas, así como en la forma redonda y triangular que presentan las células en corte transversal y la presencia de poros, pseudoporos y poros perforados en las células hialinas. **Crum** (1984) registró 250 especies para el mundo, 50 para Norte América, con base en caracteres tales como la forma de las fibrillas, la presencia o ausencia de poros, los pseudoporos y los poros perforados, entre otros, que permiten diferenciar las secciones y las especies.

En Colombia los estudios que incluyen a *Sphagnum* son los de **Bartram** (1953) quien registra 13 especies; **Florschütz & Florschütz** (1964) quienes dan a conocer 14 especies para el país; **Robinson** (1967) señala 10 especies de *Sphagnum*; **Griffin** (1981) registra 15 taxones para los Andes de Colombia y Venezuela; **Torres** (1982), en un estudio de *Sphagnum* del páramo de Chingaza (Cundinamarca), encuentra 8 especies para esta región; **Churchill** (1989) destaca 19 especies para Colombia; en una de las obras más importantes para el país **Churchill & Linares** (1995), registran 32 especies, de las cuales 11 están en Boyacá; finalmente **Churchill et al.** (2000) da a conocer 37 especies de *Sphagnum* para Colombia.

Para el departamento de Boyacá se encuentran los trabajos de **Morales & Pérez** (1992) quienes mencionan la presencia de *Sphagnum* en el Santuario de Flora y Fauna de Iguaque; **Velandia & Zipa** (2003) registran 7 especies en el Cerro de Mamapacha. Finalmente **Ruiz et al.** (2002) mencionan 13 especies y **Ruiz** (2003) registra 18 especies para Boyacá, resaltando caracteres diagnósticos a nivel macro-microscópico, así como una breve descripción de los ambientes en que crecen.

Área de estudio

El departamento de Boyacá se encuentra localizado principalmente sobre la Cordillera Oriental colombiana, entre los 04°39'10" y los 07°03'17" de latitud Norte y los 75°57'49" y 74°41'35" de longitud Oeste y posee una superficie de 23.189 km². Tiene un área de páramos y bosques altoandinos de 629.500 ha, equivalentes al 54.44% del área total de los páramos del país. El relieve del territorio boyacense pertenece al sistema andino y se distinguen las unidades morfológicas del valle del río

Magdalena, cordillera Oriental, altiplano y piedemonte de los llanos Orientales (**IGAC**, 1996; **Roa**, 1998) (Fig. 1).

Materiales y Métodos

Se revisaron 108 ejemplares de los Herbarios Nacional Colombiano (COL) y Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC). Se tuvieron en cuenta datos como localidad, fecha de recolección, recolectores y número de colección. A partir del reconocimiento del material de herbario se escogieron áreas complementarias donde se realizó trabajo de campo que permitió un incremento en las colecciones en el departamento (Fig. 1). La actividad de campo y herbario generó un total de 233 exsiccados. Posteriormente se determinó el material con el uso de claves y bibliografía especializadas (**Crum**, 1980, 1984, 1987, 1990, 1995, 1997; **Torres**, 1982; **Churchill & Linares**, 1995). Igualmente el material estudiado se confrontó con los ejemplares depositados en COL. Para la elaboración de las descripciones al nivel de secciones y especies, se tuvieron en cuenta los caracteres diagnósticos del gametofito: número de ramas por fascículo, forma de capítulo, color de tallos y ramas, células corticales de tallo (número de capas, forma, color, fibrillas y poros) y hojas de tallos y ramas (forma, ápice, margen, base, forma de células hialinas, poros, pseudoporos, poros perforados, fibrillas, grosor de fibrillas y forma de células verdes) y del esporofito: forma de la cápsula, color, forma del pseudopodio, forma del opérculo, forma y tamaño de las esporas (el esporofito sólo fue observado en *Sphagnum magellanicum*). Los caracteres diagnósticos de cada una de las secciones se resaltan a lo largo del manuscrito con negrita.

Resultados

Se registraron 18 especies pertenecientes a 5 secciones, que representan el 56.25% del total de especies de *Sphagnum* para el país (**Churchill & Linares**, 1995; **Linares & Uribe**, 2002). *S. magellanicum* en 14 localidades, es el taxón con mayor distribución; equivale al 66.66% del área estudiada, seguido de *S. cuspidatum* en 10 localidades (46.67%). Las áreas con mayor número de especies son el páramo de Mamapacha y la Reserva Forestal La Ranchería (con 10 especies), el páramo de la Rusia (9) y Arcabuco y Vado Hondo (8) (Fig. 1).

De acuerdo con las características morfológicas examinadas se puede concluir que el color, tamaño y hábito permiten diferenciar las secciones, mientras que el número de ramas por fascículo, el color de tallo, la forma de la hoja, el ápice de las hojas, la presencia o ausencia de

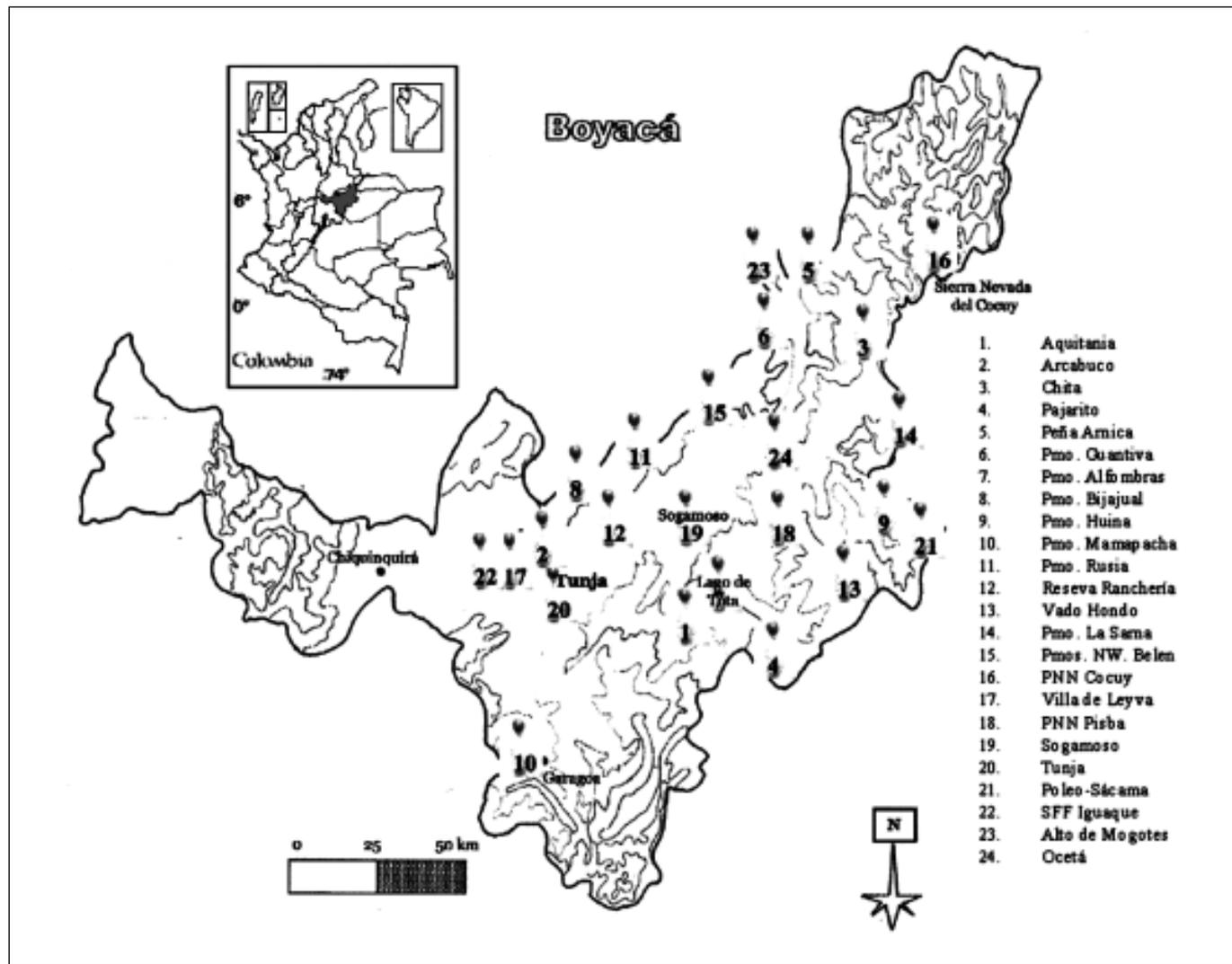


Figura 1. Mapa de distribución de *Sphagnum* en Boyacá.

fibrillas en las células corticales y la forma de la margen son diagnósticos a nivel de sección.

Las secciones *Sphagnum* y *Subsecunda* se definen más claramente, debido probablemente al crecimiento adpreso y compacto y a la forma de las hojas de las ramas, entre otros caracteres; las secciones *Rigida*, *Cuspidata* y *Acutifolia* son más complejas en su definición, debido a la superposición de caracteres entre las especies, lo que hace difícil su determinación, condición que sugiere buscar otros caracteres potencialmente informativos.

Los caracteres más notables para diferenciar las especies dentro de las secciones son el número de fibrillas en las células, la presencia de poros, pseudoporos y/o poros

perforados, la forma de los clorocistos en las hojas de las ramas y la ubicación de los clorocistos.

SPHAGNACEAE Dumortier, Anal. Fam. Pl. 68. 1829.

Plantas 3-15 cm de largo, verde pálidas a amarillas, pardas, rojas o rosadas. Tallos erectos o suberectos, solitarios o ramificados, verdes, amarillos, pardos o rojos, con células corticales rectangulares, cuadradas o elongadas, en 1 o más estratos, a veces con fibrillas y poros en la pared externa; hojas adpresas, anchamente oblongo-agudas, triangulares o liguladas, márgenes enteras o denticuladas, a veces bordeadas por surcos de absorción o células lineales, ápices agudos, redondeados, erodados u ovado-truncados, bases enteras o auriculadas. Ramas

pequeñas a grandes, 5.0-35 mm de largo, agrupadas en fascículos de pocas a muchas ramas distantes o agrupadas que terminan en manojos densos compactos o capítulos, células corticales rectangulares, cuadradas, hialinas o verdes, en 1 o más estratos, a veces con fibrillas y poros en la pared externa; hojas elípticas, ovadas u ovado-lanceoladas, cóncavas, márgenes enteras o denticuladas, bordeadas por surcos de absorción o células lineales, ápices agudos, redondeados, truncados, erodados, dentados, hojas sin costa, células de la lámina diferenciadas en células grandes, hialinas (leucocistos) y células verdes (clorocistos), leucocistos lisos o convexos, fibrilosos y a veces con poros, pseudoporos o poros perforados; clorocistos triangulares a elípticos en corte transversal. Cápsulas globosas, pardas, exsertas sobre un pseudopodio, urnas globosas, sin anillo ni peristoma, opérculos planos a levemente convexos, calíptas en forma globosa recubiertas con una membrana frágil; esporas tetraédricas, triangulares de 22-27 μm .

Clave para las secciones de *Sphagnum*

1. Plantas con 1-2 ramas por fascículo; hojas de los tallos y ramas secundas . Sect. *Subsecunda*
- 1' Plantas con 3 o más ramas por fascículo; hojas de los tallos y ramas no secundas 2
2. Ramas con células corticales uniformes rectangulares y con 1 poro en el ápice de las mismas; hojas de las ramas con ápices anchamente truncados Sect. *Rigida*
- 2' Ramas con células corticales de 2 clases rectangulares y cuadradas, con 1 o más poros a lo largo de las mismas; hojas de las ramas con ápices agudos, redondeados o erodados 3
3. Células corticales de tallo y ramas con fibrillas espirales; hojas de las ramas anchamente ovadas a cóncavo-cuculadas, márgenes enteras o denticuladas bordeadas por surcos de absorción Sect. *Sphagnum*
- 3' Células corticales del tallo y de las ramas a veces con fibrillas anulares; hojas de las ramas lanceoladas a oblongo-ovadas, márgenes enteras o recurvadas, bordeadas por células lineales 4
4. Hojas de las ramas con márgenes lisas en seco, hialocistos divididos por 5-10 fibrillas anulares en los ápices de la hojas Sect. *Acutifolia*
- 4' Hojas de las ramas con márgenes recurvadas en seco, hialocistos divididos por fibrillas anulares a lo largo de la hoja Sect. *Cuspidata*

Sphagnum sección *Acutifolia* (Russow) Schimp.

Fig. 2

Plantas 6-13 cm de largo, rojas, rosadas a veces verdes. Tallos erectos o suberectos, células corticales rectangulares, en 2-4 estratos a veces con fibrillas anulares, a veces con 1 poro elíptico en el ápice de la célula; hojas no secundas, oblongo-liguladas a triangulares, 1.2-3.5 mm de largo y 0.3-1.5 mm de ancho, márgenes enteras a veces con células lineales, ápices redondo-obtusos a agudos, hialocistos planos o convexos, univididos, 6-10 fibrillas anulares en el ápice de la hoja, a veces con **1-2 poros en las células de la hoja**, ausencia de poros perforados y pseudoporos. Ramas de 2.5-10 mm de largo, con fascículos de 3-6 ramas (2 perpendiculares al tallo y 1-3 péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato, a veces con fibrillas anulares y a veces con 1-2 poros elíp-

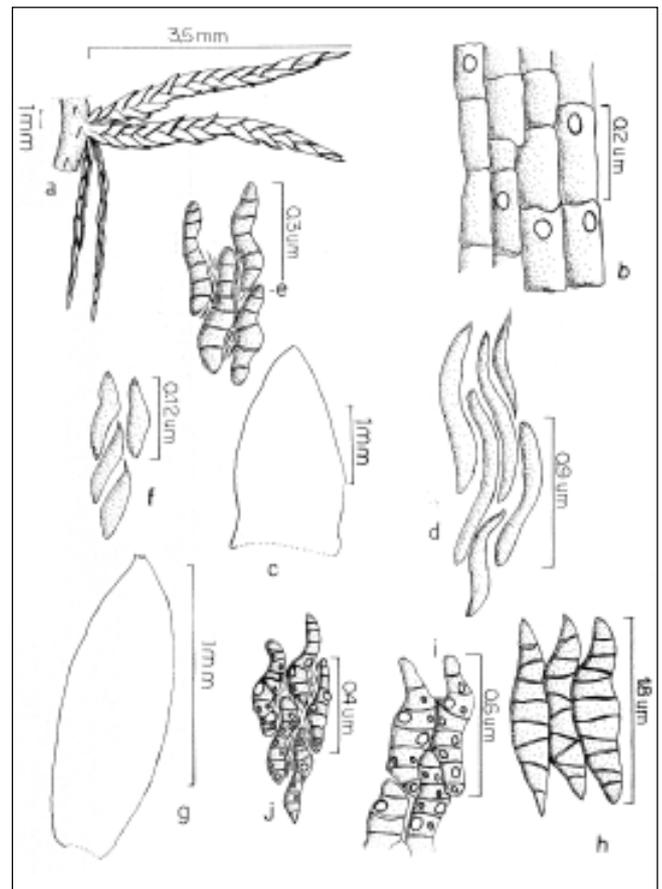


Figura 2. *Sphagnum limbatum* Mitt. **a.** Fascículo; **b.** Células corticales de tallo; **c.** Hoja del tallo; **d.** Células de la base de la hoja; **e.** Células de la parte media de la hoja; **f.** Células del ápice de la hoja; **g.** Hoja de la rama; **h.** Células de la base de la hoja; **i.** Células de la parte media de la hoja; **j.** Células del ápice de la hoja, Ruiz 103 (UPTC).

ticos en la parte apical de la célula; hojas lanceoladas a involuto-cóncavo, 0.8-2.9 mm de largo y 0.3-1.5 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por células lineales, lisas en seco, ápices truncados a agudos; **hialocistos convexos, ápices de la hojas divididos por 5-10 fibrillas anulares, parte media de la hoja 1-6 poros, 3-8 poros elípticos, a veces 5-16 pseudoporos, márgenes con 3-12 poros, bases 3-5 poros elípticos, a veces 3-8 pseudoporos**; clorocistos triangulares, lenticulares, fusiformes o trapezoidales en corte transversal.

Clave para las especies de *Sphagnum* sección *Acutifolia*

1. Células corticales del tallo sin poros; hojas de los tallos con ápices agudo-truncados, hialocistos no divididos por fibrillas anulares; hojas de las ramas con hialocistos sin pseudoporos, sin poros perforados, clorocistos lenticulares a fusiformes en corte transversal *S. meridense*
- 1' Células corticales del tallo con 1 o 2 poros; hojas de los tallos con ápices agudos y dentados, hialocistos divididos por fibrillas anulares; hojas de las ramas con hialocistos con 4-16 pseudoporos a veces 3 a 6 poros perforados, clorocistos triangulares a trapezoidales en corte transversal 2
2. Plantas con tallos suberectos; hojas de las ramas bordeadas por células lineales, hialocistos con 7 a 11 fibrillas, hialocistos de la parte media de la hoja con 11 a 15 pseudoporos, sin poros perforados
..... *S. limbatum*
- 2' Plantas con tallos erectos; hojas de las ramas sin células lineales, hialocistos con 4 a 10 fibrillas, hialocistos de la parte media de la hoja con 4 a 8 pseudoporos y 3 a 6 poros perforados ... *S. sparsum*

Sphagnum limbatum Mitt.

Fig. 2

Plantas 4-9 cm de largo, verde claras o rosadas. Tallos suberectos, células corticales rectangulares, en 2-3 estratos, ausencia de fibrillas anulares, a veces con 1 poro elíptico en el ápice de la célula; hojas anchamente oblongo-trianguulares a liguladas, 1.8-2.0 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, márgenes enteras sin células lineales, ápices agudos o dentados, hialocistos convexos, en la parte media de la lámina divididos por 5-6 fibrillas anulares, con ausencia de poros. Ramas pequeñas de 2.5-3.0 mm de largo, fascículos con 3-4 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 1-2 ramas péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato; hojas ovadas anchamente cóncavas, 0.8-1.5 mm de largo y 0.3-0.6 mm de ancho, márgenes

enteras bordeadas por células lineales y pliegues, ápices agudos; hialocistos convexos, divididos por 7-11 fibrillas anulares, parte media de la lámina con 1-3 poros redondos, 11-15 pseudoporos, ausencia de poros perforados; clorocistos triangulares en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Casanare, Cauca, Huila, Norte de Santander (**Churchill & Linares**, 1995), entre los 1680 y 3400 m. en Boyacá se desarrolla en sitios húmedos como turberas entre los 2400-4030 m.

Material examinado. COLOMBIA. **Boyacá.** Paipa, reserva La Ranchería, vereda El Rincón de Españoles, 3300m, 22 oct 2002, *Acosta 107* (UPTC); Chinavita, Mamapacha, finca Nuevo Mundo, laguna La Tarea, 3190 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán 002* (UPTC); *Buitrago & Farfán 316* (COL, UPTC); páramos al norte de Belén, cabecera de la quebrada Minas fila avisoria entre la laguna El Alcohol y la laguna Negra 4030 m, 27 feb 1972, *Cleef 1947* (COL); páramo de la Rusia, vía Peña Negra, 3600 m, 8 feb 2003, *Galvis 3002* (UPTC); Socota, ruta Libertadora, páramo de Pisba, vereda Pueblo Viejo, 3450 m, 12 abr 2003, *Morales & Ruiz 1626* (COL, UPTC); páramo de la Rusia, 3550 m, 7 may 1986, *Moreno & Méndez 57* (COL); Villa de Leyva, Santuario de Flora y Fauna de Iguaque, sector El Carrizal, 2850 m, 9 jun 2002, *Ruiz 103* (COL, UPTC); *Ruiz 103(2)* (COL, UPTC); *Ruiz 107(3)* (COL, UPTC); Paipa, reserva La Ranchería, vereda El Jazminal, 3250 m, 16 sep 2002, *Ruiz 113(2)* (COL, UPTC); 3300 m, *Ruiz 128* (UPTC, COL); *Ruiz.128(2)* (COL, UPTC); en el camino entre alto del Poleo a Sacama, 2400 m, 16 jul 1967, *van der Hammen & Jaramillo 2056* (COL); Chinavita, cerro de Mamapacha, vía La Ventana, 3350 m, 22 mar 2002, *Velandia & Zipa 218* (UPTC).

Sphagnum meridense (Hampe) Müll. Hal.

Planta 13 cm de largo, rosadas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 2-3 estratos, con fibrillas anulares, ausencia de poros; hojas oblongo-trianguulares, 1.2-1.5 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho, márgenes enteras sin células lineales, ápices agudos-truncados, hialocistos planos, no divididos, 7-9 fibrillas anulares, parte media de la lámina a veces con 1 o 2 poros, márgenes 4-6 poros. Ramas 2.5-3.0 mm de largo, con fascículos de 5-6 ramas (2 perpendiculares al tallo y 3-4 péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato, con 3-6 fibrillas anulares, ausencia de poros; hojas lanceoladas, cóncavas, 1.3-2.0 mm de largo y 0.5-0.9 mm de ancho, márgenes enteras con células lineales, ápices truncados, hialocistos convexos, divididos por 4-10 fibrillas en toda la hoja, parte media de la lámina 3-4 poros, márgenes 4-5 poros

redondos, ausencia de poros perforados y pseudoporos; clorocistos lenticulares a fusiformes en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Cauca, Cundinamarca, Magdalena, Nariño y Putumayo entre los 1200-3600 m (Churchill & Linares, 1995). Nuevo registro para Boyacá, crece en sitios muy húmedos como turberas a los 3350 m.

Material examinado. Chinavita, páramo de Mama-pacha, finca Nuevo Mundo, vía La Jarilla, 26 sep 2000, Velandia & Zipa 119 (UPTC).

Sphagnum sparsum Hampe

Plantas 1-15 cm de largo, rojas o rosadas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 3-4 estratos, con fibrillas anulares y 1-2 poros elípticos; hojas oblongo-liguladas a ovado-triangu-lares, 1.4-1.6 mm de largo y 0.6-0.8 mm de ancho, márgenes enteras bordeada por células lineales, ápices agudos a bidentados, hialocistos divi-didos en el ápice por 7-9 fibrillas anulares, ausencia de po-ros. Ramas 6.0-10 mm de largo, fascículos con 3-5 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 1-3 ramas péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1-2 estrato; hojas oblongo-lanceoladas a cóncavo-acuminadas, 1.0-1.5 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, márgenes enteras, con ausencia de células lineales, ápices agudos o bidentados; hialocistos convexos, divididos por 4-10 fibrillas anula-res, parte media 3-9 poros redondos anillados, 4-8 pseudoporos, 3-6 poros perforados; clorocistos triangula-res a trapecoidales en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Cauca, Cundinamarca, Nariño y Valle del Cauca (Churchill & Linares, 1995) entre los 1340-3750 m. Se en-cuentra en sitios muy húmedos como turberas.

Material examinado. Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, camino a la laguna La Tarea, 3190 m, 4 sep 2002, Buitrago & Farfán 300 (UPTC); Chita, arriba de la laguna Ocub Grande, 2800 m, 27 ene 1995, Churchill et al. 18979 (COL); Pajarito, 20 Jun 1988, Fo-rrero et al. 87 (COL); Sierra Nevada del Cocuy, valle an-cho Cóncavo, el plano del Palo Blanco, 3750 m, 26 ago 1982, Kuhry & Espejo 277 (COL); en el camino del alto de Poleo a Sacamá, 2000 m, 16 jul 1967, van der Hammen & Jaramillo 2054 (COL).

Sphagnum sección *Cuspidata* Lindb.

Fig. 3

Plantas 4-11 cm de largo, verde o amarillas. Tallos erectos, células corticales, rectangulares, en 1 a 3 estratos, a veces con fibrillas anulares y 1 poro redondeado en la

parte media de la célula; hojas triangulares a oblongo-ovadas, 1.4-4.0 mm de largo y 0.2-1.5 mm de ancho, már-genes enteras a veces con células lineales o surcos de absorción, ápices agudos, obtusos, dentados o erosio-erodados; hialocistos convexos, ápice y parte media divi-didos por 5-15 fibrillas anulares, a veces con poros; ausencia de pseudoporos y poros perforados. Ramas de 1.0-20 mm de largo, con fascículos de 4-5 ramas (2 per-pendiculares al tallo y 1-2 péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 o 2 estratos, ausencia de fibrillas y poros; hojas lanceoladas a oblongo-ovadas, 1.5-3.8 mm de largo y 0.8-2.3 mm de ancho, **márgenes ente-ras recurvadas en seco, bordeado por células lineales, ápices agudos o erodados**, hialocistos planos o convexos,

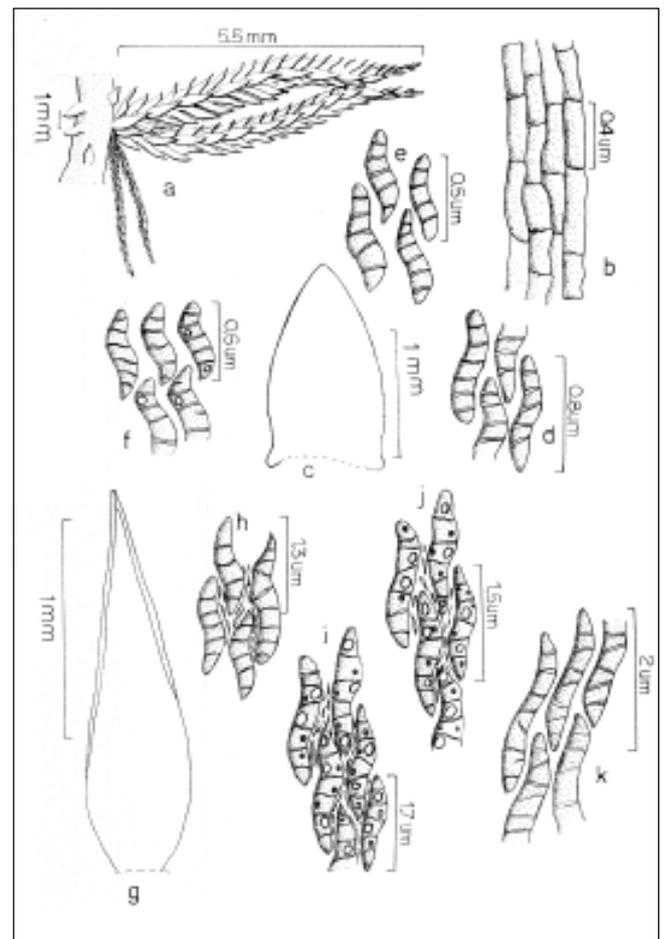


Figura 3. *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. Ex Hofm. **a.** Fascículo; **b.** Células corticales de tallo; **c.** Hoja del tallo; **d.** Células de la base de la hoja; **e.** Células de la parte media de la hoja; **f.** Células del ápice de la hoja; **g.** Hoja de la rama; **h.** Células de la base de la hoja; **i.** Células de la parte media de la hoja; **j.** Células del ápice de la hoja; **k.** Células del margen de la hoja, Barclay 7572 (COL).

divididos por 6-19 fibrillas anulares a lo largo de la hoja, ápice 3-9 poros elípticos, parte media de la lámina a veces con 0-11 poros, 2-3 pseudoporos, base 3-7 poros elípticos y anillados, ausencia de poros perforados; clorocistos triangulares a anchamente trapezoidales en corte transversal.

Clave para las especies de *Sphagnum* sección *Cuspidata*

1. Hojas de los tallos en las márgenes bordeadas por 3 a 4 capas de células lineales, hialocistos divididos por 11-15 fibrillas anulares en toda la hoja, con 1 poro en la parte apical; hojas de las ramas con hialocistos planos *S. boyacanum*
- 1' Hojas de los tallos sin capas de células lineales o con una capa que bordea el margen, sin bordes, o con 1 capa de células lineales, hialocistos no divididos por fibrillas anulares, presentes en el ápice y parte media de la hoja, sin poros; hojas de las ramas con hialocistos convexos **2**
2. Hojas de los tallos en las márgenes sin células lineales; hojas de las ramas con márgenes enteras no recurvadas en seco, ápices truncados y agudos
..... *S. cuspidatum*
- 2'. Hojas de los tallos en las márgenes bordeadas por 1 capa de células lineales; hojas de las ramas con márgenes enteras y recurvadas en seco, ápices dentados y erodados **3**
3. Hojas de los tallos con hialocistos divididos por fibrillas en el ápice y parte media de la lámina; hojas de las ramas con ápices erodados o eroso-erodados
..... *S. recurvum*
- 3' Hojas de los tallos con hialocistos divididos por fibrillas en el ápice de la lámina; hojas de las ramas con ápices agudos o dentados *S. sancto-josephense*

***Sphagnum boyacanum* Crum.**

Planta de 4-6 cm de largo, amarilla. Tallos erectos, células corticales rectangulares en 2 estratos; hojas anchamente oblongo-trianguulares, 1.7-1.8 mm de largo y 0.2-0.9 mm de ancho, márgenes enteras, bordeadas por 3-4 capas de células lineales, ápices redondos u obtusos, hialocistos convexos, divididos por 11-15 fibrillas anulares, 1 poro en la parte apical de la célula. Ramas 10-20 mm de largo, con fascículos de 4 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 1-2 péndulas al tallo), células corticales en 1 estrato; hojas oblongo-lanceoladas, 2.0-2.2 mm de

largo y 0.5-0.9 mm de ancho, márgenes enteras, ápices agudos, hialocistos planos, divididos por 7-15 fibrillas anulares, parte media de la lámina 3-4 poros; clorocistos triangulares en corte transversal.

Distribución. *S. boyacanum* crece en turberas del páramo a 3270 m., endémica para Boyacá; en este trabajo se reconoce el segundo registro.

Material examinado. Paipa, reserva La Ranchería, morro La Gotera, vía a la quebrada, 3270 m, 20 mar 2002, *Morales et al. 1050* (UPTC).

***Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex. Hoffm.**

Plantas 7-11 cm de largo, verdes a amarillas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 2 estratos, ausencia de fibrillas, con 1 poro redondo por célula; hojas ovadas a ovado deltoides, 1.4-3.5 mm de largo y 0.3-1.2 mm de ancho, márgenes enteras, células lineales, ápices agudos a ovados, hialocistos convexos con 10-14 fibrillas anulares. Ramas de 1.0-3.5 mm de largo, con fascículos de 3-4 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo 1-2 ramas péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato; hojas lanceoladas, involuto-cóncavas, 1.6-1.8 mm de largo y 0.9-2.0 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por 1 capa de células lineales, no recurvadas en seco, ápices truncados y agudos, hialocistos convexos, divididas por 12-19 fibrillas anulares, parte media de la lámina 0-3 poros, a veces 1-3 pseudoporos, márgenes 5-8 poros elípticos, ausencia de poros perforados; clorocistos anchamente trapezoidales en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Caldas, Cauca, Cundinamarca, Nariño, Santander y Valle del Cauca entre los 2700-3800 m (**Churchill & Linares, 1995**). En Boyacá, aparece sumergido en turberas y en los bordes de depósitos de agua en los bosques abiertos y páramos, entre 2860-4030 m.

Material examinado. Paipa, reserva La Ranchería, vereda El Rincón de Españoles, 3300 m, 22 oct 2002, *Acosta 107(2)* (COL, UPTC); *Acosta 107(3)* (COL, UPTC); páramo de Huina entre Belén y Susacón, 3260-3360 m, 6 may 1959, *Barclay 7572* (COL); Chinavita, finca Nuevo Mundo, camino hacia La Ventana, 3120 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán 351(1)* (UPTC); *Buitrago & Farfán 351(2)* (COL, UPTC); páramo al Norte de Belén, cabecezas de la quebrada Minas hoyo y laguna El Alcohol, 3785 m, 26 feb 1972, *Cleef 1877* (COL); 3185 m, *Cleef 2325* (COL); páramo de Pisba, carretera Socha la punta km 61.5 al E de los Pinos alto de los Granados, 3620 m, *Cleef 4512* (COL); Peña Arnical, Norte de Vado Hondo, lado del SE, 3555 m, 7 abr 1973, *Cleef 9467* (COL); Sierra Nevada

del Cocuy, quebrada Bocatoma, 500 m, al este de la laguna Pintada, 4030 m, 28 sep 1972, *Cleef & Florchütz 5617* (COL); Chita, arriba de la laguna Ocub Grande, 2860 m, 27 ene 1995, *Churchill et al. 19005* (COL); Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, 20 may 1999, *Díaz et al. 009* (UPTC); Chinavita, cerro de Mamapacha, laguna La Tarea, 3045 m, 26 sep 2002, *Velandia & Zipa 106* (UPTC); *Velandia & Zipa 220* (UPTC).

***Sphagnum recurvum* P. Beauv.**

Plantas 6-10 cm de largo, verde claras o amarillas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 1 o 2 estratos a veces con fibrillas anulares; hojas liguladas a anchamente triangulares, 3.4-3.8 mm de largo y 0.3-0.5 mm de ancho, márgenes enteras, ausencia de células lineales, ápices obtusos o eroso-erodado, hialocistos convexos divididos en el ápice y parte media de la lámina divididas por 5-7 fibrillas anulares, sin poros. Ramas pequeñas de 5.0-8.5 mm de largo, con fascículos de 4-5 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 2-3 ramas péndulas al tallo) células corticales rectangulares, en 1 o 2 estratos; hojas lanceoladas, 1.5-1.8 mm de largo y 2.0-2.3 mm de ancho, márgenes enteras, bordeadas por células lineales, recurvadas en seco, ápices erodados a eroso-erodados; hialocistos convexos, divididos por 6-10 fibrillas anulares, parte media de la lámina 5-11 poros elípticos, base 3-5 poros elípticos; clorocistos triangulares en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Cauca y Cundinamarca entre los 1725-3800 m (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá, se encuentra sumergida en borde de charcos, lagunas y turberas de páramos y bosques abiertos, entre 2850-3750 m.

Material examinado. Paipa, reserva La Ranchería, vereda El Jazminal, 3300 m, 29 oct 2002, *Acosta 103* (UPTC); Chinavita, finca Nuevo Mundo, camino hacia La Cuchilla, 3350 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán 1* (UPTC); 3320 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán 350* (UPTC); 3 sep 2002, *Buitrago & Farfán 350 (1)* (UPTC); *Castellanos et al. 028* (UPTC); páramo de Pisba, carretera Socha-La Punta km 61.6 al SE de Los Pinos, 3580 m, 11 jun 1972, *Cleef 4407* (COL); páramo de la Rusia Norte de Duitama, 3515 m, 9 dic 1972, *Cleef 6889* (COL); *Cleef 7145* (COL); Vado Hondo, fondo del río Cusiana 1 km al E de Vado Hondo, 2880 m, 31 mar 1973, *Cleef et al. 9236* (COL); Chita, arriba de la laguna Ocub Grande, 27 ene 1995, *Churchill et al. 19003* (COL); Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, *Díaz et al. 011* (UPTC); 20 may 1999, *Morales 1057* (UPTC); Socota,

páramo de Pisba, 3350 m, 12 abr 2003, *Morales & Ruiz 1575* (COL, UPTC); alto del Almorzadero, 3200 m, 12 abr 2003, *Morales & Ruiz 1629* (COL, UPTC); Sierra Nevada del Cocuy, valle Cóncavo, 3750 m, 15 abr 1982, *Kuhry & Gómez 191* (COL); Arcabuco, 2850 m, 13 may 2002, *Ruiz 100* (UPTC); *Ruiz 102* (UPTC); Chinavita, cerro de Mamapacha, vía La Ventana, 3350 m, 25 sep 2002, *Velandia & Zipa 112* (UPTC); *Velandia & Zipa 115* (UPTC); 3260 m, *Velandia & Zipa 198* (UPTC); *Velandia & Zipa 238* (UPTC).

***Sphagnum sancto-josephense* Crum & Crosby**

Plantas 7-12 cm de largo, verde claro o amarillo. Tallos erectos, células corticales rectangulares, 1-2 estratos a veces con poros redondos; hojas de los tallos liguladas a oblongo-ovadas, cóncavas, 1.3-1.5 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, márgenes enteras, ápices agudos a agudo-redondeados, hialocistos convexos, divididos en el ápice por 5-8 por fibrillas anulares, a veces 1-4 poros. Ramas 3.0-8.0 mm de largo, fascículos con 3-4 ramas (2 perpendiculares al tallo y 1-2 péndulas al tallo), células corticales rectangulares, 2 estratos, hojas oblongo-ovadas, 1.5-1.9 mm de largo y 0.7-0.9 mm de ancho, márgenes enteras, bordeado por células lineales, ápices agudos a redondeados; hialocistos convexos, divididos por 9-11 fibrillas, ápices con 11-18 poros, parte media de la lámina con 0-4 poros por célula; clorocistos triangulares en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Cauca, Cundinamarca, Nariño, Santander y Valle del Cauca entre los 2600-4020 m (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá, prospera en las lagunas y charcos de páramos y bosques abiertos, entre 3320-4100 m.

Material examinado. Arcabuco, vereda Las Delicias, hacienda Peñas Blancas, 2550-2600 m, 12 may 1996, *Aguirre et al. 11535* (COL); *Aguirre et al. 11553* (COL); Aquitania, camino al Boquerón del Tino y el cerro de Pitasa, 3350 m, 6 abr 1976, *Aguirre & Rangel 268* (COL); Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, vía La Jarilla, 20 may 1999, *Alfonso et al. 042* (UPTC); *Buitrago & Farfán 354* (UPTC); *Buitrago & Farfán 354(2)* (UPTC); páramo de la Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 3340 m, 5 abr 1973, *Cleef 1979* (COL); Páramo de la Rusia, Norte de Duitama, 3555 m, 6 dic 1972, *Cleef 6764* (COL); 3560 m, 7 dic 1972, *Cleef 6790* (COL); páramo de la Rusia, norte de Duitama, 3505 m, 9 dic 1972, *Cleef 6881* (COL); páramo de la Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 3425 m, 3 abr 1973, *Cleef 6931b* (COL); páramo de la Rusia, norte de Duitama, 3745 m, 15 dic 1972, *Cleef 7276* (COL); 5 dic 1972, *Cleef 7297* (COL); 15 dic 1972,

Cleef 7299 (COL); 7 dic 1972, *Cleef 7338* (COL); Vado Hondo, Sibería, páramo entre Peña Arnical y alto de Mogotes, 3320 m, 1 abr 1978, *Cleef 9262* (COL); *Cleef 9262c* (COL); páramo de la Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 3425 m, 3 abr 1973, *Cleef 9316* (COL); Monguít, páramo al oriente del pueblo, alto de Oceta, 3715 m, 5 abr 1979, *Cleef 9384* (COL); páramo Cóncavo, 3770 m, 6 jun 1973, *Cleef 10013* (COL); 4010 m, 29 sep 1972, *Cleef & Florchütz 5643* (COL); Arcabuco, bosque de robles, 2850 m, 13 may 2002, *Ruiz 98* (COL, UPTC).

Sphagnum sección *Rigida* Lindb.

Fig. 4

Plantas 4-9 cm de largo, verde pálidas a amarillas. Tallos suberectos, células corticales rectangulares uniformes, en 1 a 3 estratos, a veces con fibrillas verticales, con 1 poro redondo en el ápice de la célula; hojas oblongo-

triangulares a liguladas, 4-7 mm de largo y 2-3 mm de ancho, márgenes enteras, ápices ovado-redondeados; hialocistos convexos, no divididos a veces con 5-6 fibrillas anulares, ausencia de poros, poros perforados y pseudoporos. Ramas de 30-35 mm de largo, fascículos de 4-5 ramas (2 perpendiculares al tallo y 2-3 péndulas al tallo); **células corticales rectangulares en 1 estrato, a veces con fibrillas anulares, con 1 poro en el ápice de la célula**; hojas elípticas a oblongo-ovadas, 1.0-1.5 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, márgenes enteras con células de absorción, ápices anchamente truncados, hialocistos cóncavos, divididos por 6-8 fibrillas anulares en toda la lámina, márgenes con 11-15 poros redondos, bases con 1-5 poros elípticos, a veces 10-15 pseudoporos, ausencia de poros perforados; clorocistos elípticos a redondos en corte transversal.

Sphagnum compactum Lam. & DC.

Plantas 4-9 cm de largo, verde pálidas a amarillas. Tallos suberectos, células corticales rectangulares uniformes, en 1 a 3 estratos, a veces con fibrillas verticales, con 1 poro redondo en el ápice de la célula; hojas oblongo-triangulars a liguladas, 4-7 mm de largo y 2-3 mm de ancho, márgenes enteras, ápices ovado-redondeados; hialocistos convexos, no divididos a veces con 5-6 fibrillas anulares, ausencia de poros, poros perforados y pseudoporos. Ramas de 30-35 mm de largo, fascículos de 4-5 ramas (2 perpendiculares al tallo y 2-3 péndulas al tallo); células corticales rectangulares en 1 estrato, a veces con fibrillas anulares, con 1 poro en el ápice de la célula; hojas elípticas a oblongo-ovadas, 1.0-1.5 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, márgenes enteras con células de absorción, ápices anchamente truncados, hialocistos cóncavos, divididos por 6-8 fibrillas anulares en toda la lámina, márgenes con 11-15 poros redondos, bases con 1-5 poros elípticos, a veces 10-15 pseudoporos, ausencia de poros perforados; clorocistos elípticos a redondos en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Cundinamarca (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá, aparece formando colchones en la base de vegetación en los páramos, entre los 3285-3570m.

Material examinado. Paipa, reserva La Ranchería, 3265-3365 m, 20 mar 2002, *Avendaño et al. 32* (UPTC); páramo de la Rusia, norte de Duitama, 3575 m, 6 dic 1972, *Cleef 6755* (COL); 3560 m, *Cleef 6795* (COL); *Cleef 7147* (COL); *Cleef 7408* (COL); páramo de La Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 5 km al NE de la laguna de Tota, 3510 m, *Cleef et al. 9219* (COL); carretera Vado Hondo, Labranzagrande, alto de Mogotes 1.5 km SW del

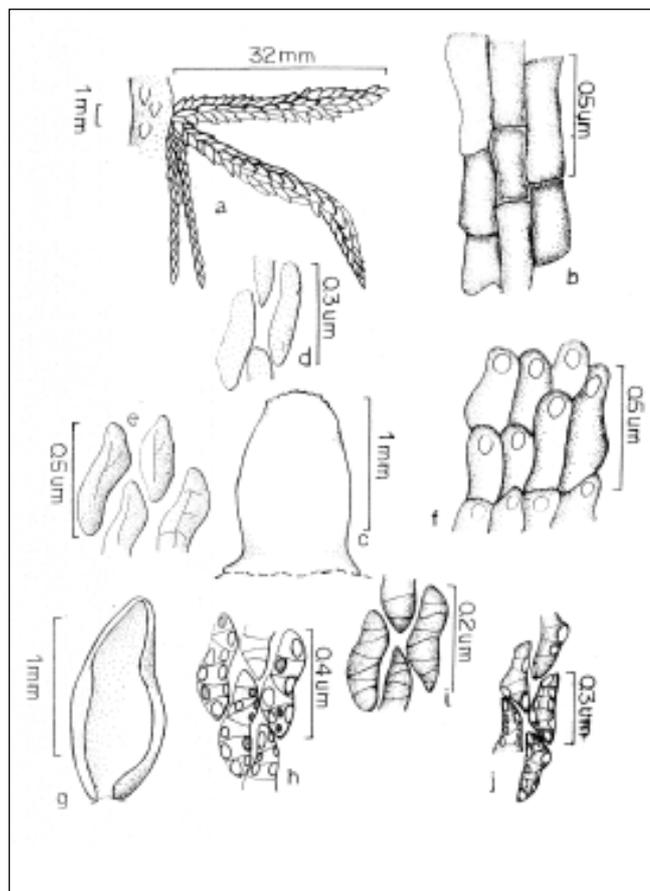


Figura 4. *Sphagnum compactum* DC. a. Fascículo; b. Células corticales de tallo; c. Hoja del tallo; d. Células de la parte media de la hoja; e. Células del ápice de la hoja; f. Células corticales de la rama; g. Hoja de la rama; h. Células del apice de la hoja; i. Células de la parte media de la hoja; j. Células de la base de la hoja, *Cleef 7408* (COL).

alto, 3070 m, 2 abr 1973, *Cleef 9511* (COL); *Cleef 9523* (COL); Arcabuco, 2950 m, 13 may 2002, *Ruiz 96(2)* (UPTC); *Ruiz 97* (UPTC); Paipa, reserva La Ranchería, vereda El Jazminal, 3250 m, 16 sep 2002, *Ruiz 250* (COL, UPTC).

Sphagnum sección *Sphagnum* L.

Fig. 5

Plantas 6-15 cm de largo, verdes, amarillas, rojas o rosadas. Tallos erectos, **células corticales rectangulares o elongadas, en 2 a 4 estratos reforzadas por fibrillas espirales**, 1-5 poros por célula; **hojas oblongas a liguladas**, 0.7-6.0 mm de largo y 0.3-3.0 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas a veces por 1 surco de absorción, ápices agudos o redondeados, hialocistos convexos o romboidales, divididos a veces por 7-10 fibrillas espirales en el ápice, a

veces con poros, pseudoporos y poros perforados. Ramas de 20-50 mm de largo, con fascículos de 3-5 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 1-3 ramas péndulas al tallo), células corticales rectangulares o elongadas, en 1 estrato, divididas por fibrillas espirales, a veces con 1 poro; **hojas anchamente ovadas a cóncavas-cuculadas, 0.8-1.5 mm de largo y 0.4-1.0 mm de ancho, márgenes enteras o denticuladas bordeadas por surcos de absorción, ápices agudos o redondeados, hialocistos planos o convexos, divididos por 4-20 fibrillas espirales, en el ápice 5-8 poros elípticos anillados; a veces 3-10 pseudoporos, parte media de la lámina 0-5 poros redondos y anillados, a veces 0-5 pseudoporos, base 0-8 poros, a veces formando duplas o triadas en los ángulos de las células**; clorocistos desde triangulares a elípticos en corte transversal. Cápsula globosa, parda, sobre un pseudopodio, sin anillo, opérculo convexo; esporas triangulares de 22-27µm.

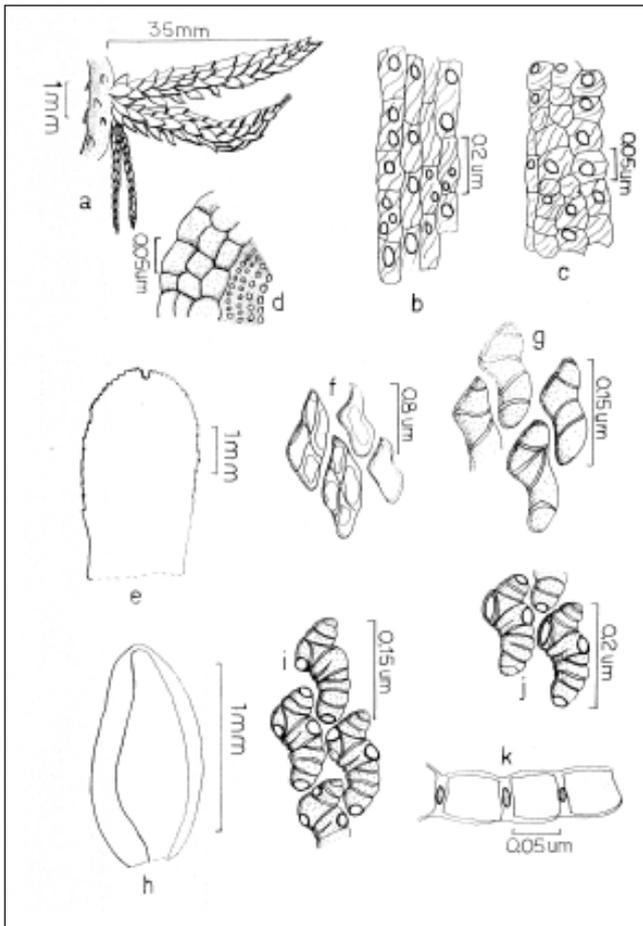


Figura 5. *Sphagnum perichaetiale* Hampe, **a.** Fascículo; **b.** Células corticales de tallo; **c.** Células corticales de la rama; **d.** Corte transversal de tallo; **e.** Hoja de tallo; **f.** Células del ápice de la hoja; **g.** Células de la parte media de la hoja; **h.** Hoja de la rama; **i.** Células del ápice de la hoja; **j.** Células de la parte media de la hoja; **k.** Corte transversal de la hoja, *Ruiz 93* (COL, UPTC).

Clave para las especies de *Sphagnum* Sección *Sphagnum*

1. Plantas pardas, rojas o rosadas; hojas de las ramas con hialocistos planos o casi planos *S. magellanicum*
- 1' Plantas verdes, amarillas; hojas de las ramas con hialocistos convexos **2**
2. Células corticales del tallo en 2 estratos; hojas de tallos con hialocistos divididos por 3 a 6 fibrillas, con 4 a 8 poros en la parte media y apical de la lámina; hojas de las ramas con hialocistos con 4 a 8 pseudoporos *S. imperforatum*
- 2' Células corticales de tallo en 3 a 4 estratos; hojas de tallos con hialocistos a veces divididos por 7 a 9 fibrillas, sin poros; hojas de las ramas con hialocistos sin pseudoporos **3**
3. Hojas de las ramas con hialocistos con poros dispuestos en duplas o triadas en los ángulos de las células, clorocistos triangulares en corte transversal *S. perichaetiale*
- 3' Hojas de las ramas con hialocistos con 10 a 14 poros dispuestos en toda la célula, clorocistos elípticos en corte transversal **4**
4. Hojas de los tallos con márgenes enteras sin surcos de absorción, ápices agudos o erodados *S. negrense*
- 4' Hojas de los tallos con márgenes enteras con surcos de absorción, ápices cuculados *S. cundinamarcanum*

***Sphagnum cundinamarcanum* Crum**

Planta 8-10 cm de largo, verde. Tallos erectos, células corticales elongadas, en 3 a 4 estratos divididas por 3 a 4 fibrillas espirales, con 1 o 2 poros; hojas liguladas o cuculadas, 1.7-1.9 mm de largo y 0.5-0.8 mm de ancho, márgenes enteras con surco de absorción, ápices cuculados, hialocistos convexos divididos por 7 a 9 fibrillas espirales, ausencia de poros, poros perforados, pseudoporos. Ramas de 20-30 mm de largo, con fascículos de 3-4 ramas (2 perpendiculares al tallo y 1-2 péndulas al tallo); hojas anchamente ovadas, 1.8-1.2 mm de largo y 0.5-0.78 mm de ancho, márgenes enteras con surcos de absorción, ápices agudo-dentados, hialocistos convexos, divididos por 15 a 20 fibrillas espirales, 10 a 14 poros redondos en toda la célula, ausencia de poros perforados y pseudoporos; clorocistos elípticos en corte transversal.

Distribución. *Sphagnum cundinamarcanum* crece en sitios húmedos, como zonas de escorrentía entre 3020-3250 m; este es el segundo registro para Boyacá.

Material examinado. Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, llegando a La Ventana, 3020 m, 4 sep 2002, *Buitrago & Farfán 365* (UPTC).

***Sphagnum imperforatum* Crum.**

Plantas 8-10 cm de largo. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 2 estratos, con fibrillas, a veces con 1 poro redondeado; hojas anchamente ovadas, cuculadas, 1.2-1.5 mm de largo y 0.3-0.5 mm de ancho, márgenes dentadas, sin surcos de absorción, ápices agudo-redondeados dentados, hialocistos divididos por 3 a 6 fibrillas espirales, ápices y parte media de la lámina 4 a 8 poros. Ramas de 25-30 mm de largo, con fascículos de 3 ramas (2 perpendiculares al tallo y una péndula al tallo), células corticales rectangulares en 1 estrato, a veces con 1 poro; hojas de las ramas anchamente ovadas, márgenes dentadas con surcos de absorción, ápices cuculados; hialocistos convexos, divididos por 8 a 10 fibrillas espirales, márgenes con 5 o 6 poros elípticos anillados, parte media de la lámina con 8 a 10 poros redondos anillados con 5 a 8 pseudoporos; clorocistos elípticos en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia entre los 2400-2600 m; (*Churchill & Linares*, 1995). En Boyacá, aparece en turberas en los páramos a los 3745 m. *Sphagnum imperforatum* es un nuevo registro para Boyacá.

Material examinado. Páramo de la Rusia, norte del Duitama 1 km al SE de laguna Negra 3745 m, 15 dic 1972, *Cleef 7244* (COL).

***Sphagnum magellanicum* Brid.**

Plantas 8-15 cm de largo, pardas, rojas o rosadas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 2 o 4 estratos con fibrillas espirales, a veces con 1 o 2 poros elípticos o redondos; hojas oblongas a liguladas, 3.0-6.0 mm de largo y 1.0-3.0 mm de ancho, márgenes enteras bordeados por 1 surco de absorción, ápices agudos a redondeados, hialocistos convexos, divididos por 7 a 9 fibrillas en el ápice. Ramas 20-35 mm de largo, con fascículos de 4 o 5 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 2-3 ramas péndulas al tallo), células corticales rectangulares divididas por fibrillas espirales y 1 poro, en 1 estrato; hojas anchamente ovadas, cóncavas, 0.8-1.5 mm de largo y 0.4-0.8 mm de ancho, márgenes enteras o denticuladas, bordeadas por surcos de absorción, ápices agudos a redondeados; hialocistos planos o casi planos, divididos por 4-10 fibrillas espirales, parte media de la lámina de 0 a 3 poros, 3 a 10 pseudoporos, márgenes con 2 a 5 poros elípticos anillados (hialinas y verdes), base con 0 a 5 poros elípticos, 5 a 8 poros perforados, a veces 2 a 5 pseudoporos; clorocistos elípticas o redondas en corte transversal. Cápsula globosa, parda, sobre 1 pseudopodio, sin anillo, opérculo convexo; esporas triangulares de 22-27µm.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Arauca, Caldas, Cauca, Cundinamarca, Huila, Magdalena, Meta, Nariño, Norte de Santander, Putumayo, Quindío y Valle del Cauca entre los 1500-3800 m (*Churchill & Linares*, 1995). En Boyacá, prospera formando colchones en turberas o zonas de escorrentía de páramos y bosques abiertos entre 2058-4025 m.

Material examinado. Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, 20 may 1999, *Alfonso et al. 001* (UPTC); quebrada San Paulino, 3650 m, 3 may 1959, *Barclay 7494* (COL); Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, camino entre la laguna La Tarea y La Jarilla, 3120 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán 2(1)* (UPTC); *Buitrago & Farfán 352* (UPTC); Sierra Nevada del Cocuy, salto de San Pablino, 3950 m, 9 jun 1959, *Bischler 2960 m* (COL); Páramo de la Rusia, 3480 m, 12 nov 1981, *Caro et al. 96* (COL); entre Sogamoso y Pajarito km 80, hacienda Camijoque, 2100 m, 14 mar 1980, *Chavarro et al. 047* (COL); Chita arriba de la laguna Oclub Grande, 2860 m, 27 ene 1995, *Churchill 19009* (COL); páramos al Norte de Belén subida al alto de las Cruces hacia San José de la Montaña, 3145 m, 7 mar 1972, *Cleef 2325b* (COL); páramo de la Rusia, Norte de Duitama aislada del filo 1 km al NE de la estación de la Televisora Nacional, 3650 m, 13 dic 1972, *Cleef 7173* (COL); 3745 m, 14 dic 1972, *Cleef 7224* (COL); 15 dic 1972, *Cleef*

7272 (COL); *Cleef 7294* (COL); páramo de la Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 3425 m, 3 abr 1973, *Cleef 9315* (COL); 3570 m, *Cleef 9327* (COL); *Cleef 9327b* (COL); 3375 m, *Cleef 9391* (COL); Vado Hondo, Sibería páramo entre peña de Arnical y Alto de Mogotes 1 km al norte del alto, el Tembladal, 3250 m, 10 abr 1973, *Cleef 9565* (COL); páramo de Guantiva, Ciénaga del Visitador, carretera Santa Rosita-Onzaga, 4 km al Norte de Santa Rosita, 3290 m, 8 may 1973, *Cleef 9868* (COL); Sierra Nevada del Cocuy, quebrada El Playón plan de San José, 3625 m, 9 jun 1973, *Cleef 10069* (COL); Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, vía La Jarilla, 20 may 1999, *Díaz et al. 013*; (UPTC); Páramo de Bijajual, 3000 m, 16 oct 1963, *Espinal & Montenegro 1378* (COL); Sierra Nevada del Cocuy, valle de Lagunillas, vertiente este de La Parada, 4025 m, 19 ago 1982, *Kuhry & Reyes 293* (COL); Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, 20 may 1999, *Morales & Perico 1030* (UPTC); Socotá, Páramo de Pisba, Pozo del Soldado, 3150 m, 13 abr 2003, *Morales & Ruiz 1613(2)* (COL, UPTC); sector el Santuario, 3200 m, 12 abr 2003, *Morales & Ruiz 1639* (COL, UPTC); *Morales & Ruiz 1654* (COL, UPTC); *Morales & Ruiz 1660* (COL, UPTC); *Morales & Ruiz 1661* (COL, UPTC); Arcabuco y Villa de Leyva, quebrada La Colorada, arriba del Carrizal, 3500 m, *van der Hammen et al. 2058* (COL); *van der Hammen 2062* (COL); 31 jul 1967, *van der Hammen 2082* (COL); Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, vía La Jarilla, 3130 m, 25 sep 2000, *Velandia & Zipa 099* (UPTC); *Velandia & Zipa 101* (UPTC); *Velandia & Zipa 102* (UPTC); *Velandia & Zipa 122* (UPTC); *Velandia & Zipa 290b* (UPTC); *Velandia & Zipa 584* (UPTC); *Velandia & Zipa 584(1)* (UPTC).

Sphagnum negrense Mitt.

Planta 3-6 cm de largo, amarilla. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 3 o 4 estratos con fibrillas espirales y a veces con 1 poro elíptico; hojas liguladas, 0.7-1.0 mm de largo y 0.3-0.5 mm de ancho, márgenes enteras sin surcos de absorción, ápices agudos a erodados, hialocistos romboidales, divididos a veces por 10 a 12 fibrillas espirales. Ramas de 35-45 mm de largo, con fascículos de 3 o 4 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 1-3 péndulas al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato, divididas por fibrillas espirales, ausencia de poros; hojas ovado-lanceoladas anchamente cóncavas, 0.1-1.8 mm de largo y 0.4-1.0 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas con surcos de absorción, ápices agudos o dentados, hialocistos convexos, divididos por 7 a 9 fibrillas espirales, ápices 5 a 8 poros, parte media de la lámina 6 a 9 poros; clorocistos elípticos en corte transversal.

Distribución. Se encuentran en bordes de vegetación en ambientes semihúmedos a los 3420 m. *Sphagnum negrense* se registra por primera vez para Boyacá, se conoce también en el Amazonas entre los 246-260 m; permite inferir que dicho taxón probablemente tiene un mayor rango de distribución tanto altitudinal como a lo largo del país, apoyado en que, *S. negrense* pertenece a la sect. *Sphagnum*, junto a taxones neotropicales y de amplia distribución; sin embargo, la baja presencia de especímenes en colecciones no permite dar un mayor acercamiento a dicha hipótesis; igualmente la información disponible sobre esta especie, es incipiente y está restringida a la descripción original.

Material examinado. Arcabuco y Villa de Leyva, quebrada La Colorada, El Carrizal, 3420 m, 31 ago 1967, *van der Hammen et al. 2063* (COL).

Sphagnum perichaetiale Hampe

Plantas 8-15 cm de largo, verdes, amarillas, rojas o rosadas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 3 o 4 estratos, con pocas fibrillas espirales delgadas, 1 a 3 poros elípticos; hojas oblongas a liguladas, 1.2-2.0 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas con surcos de absorción, ápices redondeados, hialocistos convexos, a veces divididas por 7 a 9 fibrillas espirales en el ápice de la hoja. Ramas de 25-35 mm de largo, con fascículos de 4 o 5 ramas (2 ramas perpendiculares al tallo y 2-3 ramas péndulas al tallo), células corticales elongadas, en 1 estrato; hojas cruzadas, imbricadas, cuspidadas, cóncavo-cuculadas, 0.6-1.3 mm de largo y 0.3-0.6 mm de ancho, márgenes enteras o denticuladas, bordeadas por surcos de absorción, ápices agudos o redondeados; hialocistos convexos, divididos por 6 a 11 fibrillas espirales, márgenes 4 a 6 poros elípticos, anillados (hialinos y verdes), parte media de la lámina 3 a 5 poros formando duplas o triadas en los ángulos de la célula, base 4 a 7 poros elípticos, clorocistos anchamente triangulares en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Amazonas, Antioquia y Vaúpes entre 200 y 3000 m (**Churchill & Linares**, 1995). Es un nuevo registro para Boyacá, donde crece formando colchones en turberas o zonas de escorrentía de los páramos y bosques abiertos.

Material examinado. Chinavita, cerro de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, camino a la laguna La Jarilla, 3150 m, 1 sep 2002, *Buitrago & Farfán s.n.* (UPTC); entre Sogamoso y Pajarito km 80, hacienda Camijoque, 2100 m, 9 mar 1980, *Chavarro et al. 041* (COL); Villa de Leyva, Santuario de Flora y Fauna de Iguaque, sector el Carrizal,

2100-2900 m, 9 jun 2002, Ruiz 93 (COL, UPTC); Paipa, reserva La Ranchería, vereda Rincón de Españoles, 3250 m, 16 sep 2002, Ruiz 128(3) (UPTC).

Sphagnum sección *Subsecunda* Lindb.

Fig 6

Plantas 6-10 cm de largo, verdes a pardas. Tallos suberectos o erectos, células corticales en 1 a 4 estratos; hojas secundas, oblongas a oblongo-ovadas, 0.5-1.3 mm de largo y 0.3-0.8 mm de ancho, márgenes enteras a veces bordeada por células lineales, ápices truncados a agudos, hialocistos convexos, divididos por 5 a 10 fibrillas anulares, ápices 8 a 10 poros. **Ramas de 3.5-8.0 mm de largo, no agrupadas en fascículos o agrupadas en 2 ramas por fascículo (1 perpendicular al tallo y 1 péndula al tallo), células corticales rectangulares, en 1 estrato a veces con fibrillas anulares; a veces hojas similares a las hojas del tallo, a veces diferenciadas, secundas, oblongas, a**

oblongo-ovadas, de 0.5-1.3 mm de largo y 0.3-1.0 mm de ancho, márgenes enteras, a veces bordeadas por células lineales, ápices truncados a agudos hialocistos convexos, divididos por fibrillas anulares, ápices con 5-8 poros elípticos y anillados, en la parte media 8-10 poros, a veces 5-7 pseudoporos, 3-10 poros perforados; clorocistos elípticos a rectangulares en corte transversal.

Clave para las especies de *Sphagnum* sección *Subsecunda*

1. Tallos con ramas fasciculadas; hojas de los tallos y de las ramas diferenciadas **2**
- 1' Tallos con ramas no fasciculadas; hojas de los tallos y de ramas similares **3**
2. Tallos suberectos, células corticales con 1 pseudoporo; hojas de los tallos sin células lineales en los márgenes, hialocistos planos, no divididos por fibrillas, sin poros *S. subsecundum*
- 2' Tallos erectos, células corticales sin pseudoporos; hojas de los tallos con células lineales en los márgenes, hialocistos convexos, divididos por 8 a 10 fibrillas, con 1 a 3 poros en la parte media de la hoja *S. flacidum*
3. Hojas de los tallos y ramas triangulares a liguladas, 7.0 a 9.0 mm de largo y 3.0 a 4.0 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por surcos de absorción, hialocistos convexos, sin pseudoporos en la parte media de la hoja *S. oxyphyllum*
- 3' Hojas de los tallos y ramas cóncavas anchamente elípticas, 3.0 a 4.0 mm de largo y 0.5 a 0.9 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por células lineales, hialocistos planos, con 5 a 10 pseudoporos en la parte media de la hoja *S. cyclophyllum*

Sphagnum cyclophyllum Sull. & Lesq.

Plantas 3-8 cm de largo, verdes, amarillas y pardas. Tallos suberectos, células corticales rectangulares, en 1 estrato; hojas de ramas y de tallos similares, cóncavas, anchamente elípticas, 3.0-4.0 mm de largo y 0.5-0.9 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por células lineales, ápices redondeados a truncados, hialocistos de las márgenes convexos, hialocistos de la parte media de la hoja planos, divididos por fibrillas anulares o romboidales, ápices de las hojas con 4 a 7 fibrillas, 9 a 15 poros, parte media de la lámina con 9 a 11 fibrillas, 15 a 20 poros, 5 a 10 pseudoporos, 3 a 6 poros perforados; clorocistos triangulares en corte transversal.

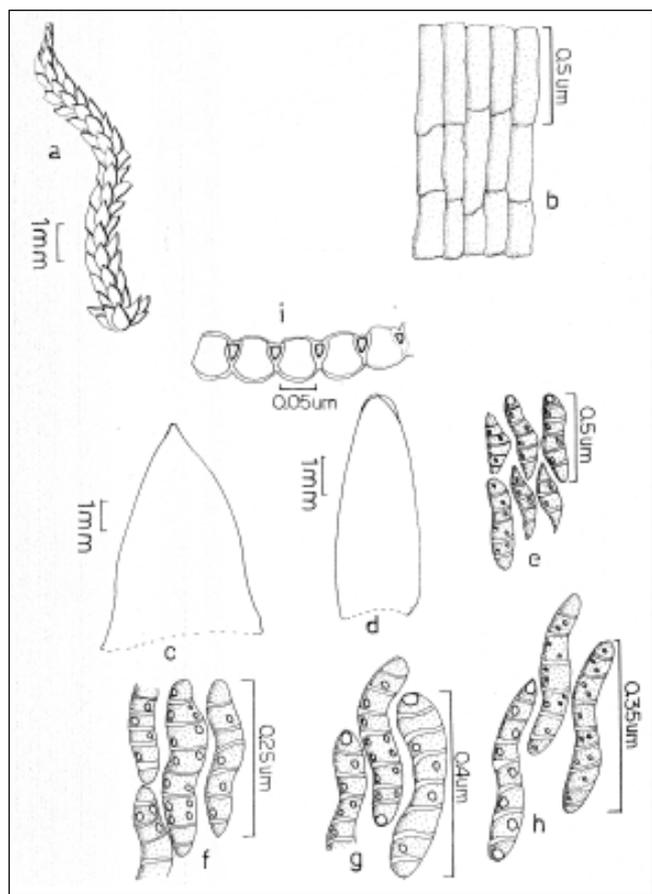


Figura 6. *Sphagnum oxyphyllum* Warnst. **a.** Hábito; **b.** Células corticales de tallo; **c, d.** Hojas de tallo y rama; **e.** Células del ápice de la hoja; **f.** Células de la parte media de la hoja; **g.** Células de la base de la hoja; **h.** Células de la margen de la hoja, Cleef 9229 (COL).

Distribución. En Colombia se encuentra en Arauca, Cundinamarca y Meta entre los 3375-3650 m de altitud (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá, crece formando tepes en zonas de escorrentía en páramos entre 2340-4335 m.

Material examinado. Páramo al Norte de Belén, cabeceras quebradas Minas aprox. 600 m al NE de la Laguna El Alcohol, 3850 m, 26 feb 1972 *Cleef 1900* (COL); 29 feb 1972, *Cleef 2063* (COL); páramo de la Rusia, Norte de Duitama, 3575 m, 6 dic 1972, *Cleef 6745* (COL); 3490 m, 8 dic 1972, *Cleef 6847* (COL); 3745 m, 14 dic 1972, *Cleef 7227* (COL); *Cleef 7308* (COL); Sierra Nevada del Cocuy, páramo Cóncavo 3.5 km al Norte del Morro del Pulpito del Diablo, 4335 m, 26 feb 1973, *Cleef 8557* (COL); Vado Hondo, Siberia entre Peña Arnical y Alto de Mogotes 11 km al SE de la Laguna Grande, 3340 m, 1 abr 1973, *Cleef 9275* (COL); páramo de La Sarna entre Sogamoso y Vado Hondo, 3390 m, 5 abr 1973, *Cleef 9404* (COL); *Cleef 9405* (COL); 3405 m, 5 abr 1973, *Cleef 9412* (COL); 3390 m, 5 abr 1973, *Cleef 9457* (COL).

***Sphagnum flaccidum* Besch.**

Plantas 3-9 cm de largo, verde pálidas o amarillas. Tallos erectos, células corticales rectangulares, en 1 estrato, a veces con 1 o 2 poros, ausencia de poros perforados y pseudoporos; hojas elípticas a oblongas, 1.2-1.8 mm de largo y 0.3-0.8 mm de ancho, márgenes enteras con células lineales, ápices oblongos a redondos, hialocistos convexos, divididos por 8 a 10 fibrillas anulares en el ápice y parte media de la lámina con 1 a 3 poros redondos, pequeños. Ramas de 9.5-11. mm de largo; células corticales rectangulares, en 1 a 2 estratos, con fascículos de 2 ramas (una perpendicular al tallo y la otra péndula al tallo); hojas de las ramas diferentes a las hojas del tallo, ovadas a elípticas, 1.0-1.4 mm de largo y 0.4-0.9 mm de ancho, márgenes enteras bordeadas por células lineales, ápices truncados o redondeados, hialocistos convexos, divididas por 10 a 12 fibrillas, ápices y parte media de la lámina 11 a 15 poros, ausencia de poros perforados y pseudoporos; clorocistos rectangulares a trapecoidales en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia a los 1840 m de altitud (**Churchill & Linares**, 1995). Es un nuevo registro para Boyacá, crece en sitios húmedos como turberas entre 2300-3300 m.

Material examinado. Sacamá, alto del Poleo, 2300 m, 16 jul 1967, *van der Hammen & Jaramillo 2053* (COL); Paipa, reserva de La Ranchería, el Morro, 3250-3300 m, 23 abr 2001, *Morales 1322* (UPTC).

***Sphagnum oxyphyllum* Warnst.**

Plantas 6-12 cm de largo, verdes a amarillas. Tallos erectos, células corticales en 1 estrato, ausencia de fibrillas y poros, hojas de los tallos y de las ramas similares, triangulares a liguladas, 7.0-9.0 mm de largo y 3.0-4.0 mm de ancho, márgenes enteras con surcos de absorción, ápices bidentados u obtusos; hialocistos convexos, divididos por fibrillas anulares, ápices con 5-10 fibrillas, parte media de la lámina con 5-13 fibrillas, células de la hoja con 12-15 poros; clorocistos triangulares en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Cauca, Cundinamarca, Huila, Magdalena, y Meta entre los 2700-3340 m de altitud (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá, se desarrolla en la base de vegetación y en turberas, entre 2915-3915 m.

Material examinado. Chita, cabeceras del río Casanare, km 93, carretera la Punta cerca de Cacaos, 3080 m, 20 jun 1972, *Cleef 4765* (COL); Vado Hondo 2880 m, 31 mar 1973, *Cleef 9229* (COL); 1 abr 1973, *Cleef 9265b* (COL); *Cleef 9329* (COL); Peña Arnical, N de Vado Hondo lajas de areniscas del lado SE, 3550 m, 7 abr 1973, *Cleef 9468* (COL); Vado Hondo, páramo de Chita, Laguna Chorros Blancos, 2 km nort-east of Peñón de Bisques 3340 m, 24 may 1973, *Cleef 9936* (COL); Sierra Nevada del Cocuy, páramo Cóncavo, 3370 m, 6 jun 1973, *Cleef 10014* (COL); Monguí, Alto de Oceta, 3715 m, 23 oct 1967, *van der Hammen 2066* (COL).

***Sphagnum subsecundum* Nees**

Plantas 6-9 cm de largo, rojas, rosadas o amarillas. Tallos suberectos, células corticales 1 estrato, con 1 pseudoporo; hojas de los tallos anchamente oblongo-triangulares, 5-7 mm de largo y 3-4 mm de ancho, márgenes enteras sin células lineales, ápices truncados o redondeados, hialocistos planos no divididos por fibrillas, ausencia de poros. Ramas 17-21 mm de largo, fascículos con 2 ramas (una perpendicular y la otra péndula al tallo), células corticales en 1 estrato; hojas de las ramas diferentes a las hojas del tallo, ovadas a ovado-lanceoladas, 7-18 mm de largo y 3-9 mm de ancho, márgenes enteras, ápices redondos o truncados, hialocistos convexos, divididos por 16 a 20 fibrillas anulares, 17 a 25 poros; clorocistos elípticos a trapecoidales en corte transversal.

Distribución. En Colombia se encuentra en Antioquia, Cundinamarca y Santander entre los 2300-3000 m de altitud (**Churchill & Linares**, 1995). En Boyacá aparece en turberas y zonas de escorrentía, en páramos y bosques cerrados, entre 2810-3510 m.

Material examinado. Chinavita, páramo de Mamapacha, finca Nuevo Mundo, 20 may 1999, *Alfonso et al.* 64 (UPTC); páramo de la Rusia, Norte de Duitama, 3510 m, 8 dic 1972, *Cleef 6866* (COL); Vado Hondo, río Cusiana, 1 km al E de Vado Hondo, 2870 m, 31 mar 1973, *Cleef 9224* (COL); Chinavita, cerro de Mamapacha, vía la laguna La Tarea, 3350 m, 22 mar 2002, *Velandia & Zipa 209* (UPTC); *Velandia & Zipa 218b* (UPTC).

Agradecimientos

El presente trabajo hace parte de la línea de investigación en briófitos y líquenes de sistemas altoandinos de la cordillera Oriental colombiana del Herbario UPTC de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Expresamos nuestros agradecimientos al Herbario de la UPTC, a la Escuela de Ciencias Biológicas, a la Dirección de Investigación (DIN) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, al Herbario Nacional Colombiano (COL) y al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Igualmente al Pr. F. González por las correcciones al manuscrito.

Bibliografía

- Bartram, E.** 1953. Paramo mosses of Venezuela and Colombia. Collected by A.H.G. Alston. *Bryologist* . **56**: 165-168.
- Churchill, S.** 1989. *Bryologia Novo-Granatensis*. Estudios de los musgos de Colombia IV. Catálogo nuevo de los musgos de Colombia. *Trop. Bryol.* **1**: 95-132.
- _____ & **E. Linares.** 1995. *Prodromus Briologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la flora de musgos de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana. 12. Parte 1. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Churchill, S., D. Griffin & J. Muñoz.** 2000. A checklist of the mosses of the Tropical Andean countries. *Ruizia* **17**: 1-203.
- Crum, H.** 1980. A guide to the identification of the Mexican Sphagna. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* **14**: 25-52.
- _____, 1984. Sphagnopsida. Sphagnaceae. *North American Flora. Series II. Part 11*: 1-180.
- _____, 1987. New species of *Sphagnum* from South America. *Journ. Hattori Bot. Lab.* **63**: 77-97.
- _____, 1990. Coments on *Sphagnum*. sect. *Sphagnum* in South America. *Contr. Univ. Mich. Herb.* **17**: 71-81.
- _____, 1995. Miscellaneous notes on the genus *Sphagnum*. 6. *Contr. Univ. Mich. Herb.* **20**: 29-140.
- _____, 1997. Miscellaneous notes on the genus *Sphagnum*. 10. *Contr. Univ. Mich. Herb.* **21**: 147-159.
- _____, 2001. Structural diversity of Bryophytes. *The Univesity of Michigan Herbarium United States of America.* 377 pp.
- Florchütz, W. & P. A. Florchütz.** 1964. Estudios sobre criptógamas colombianas III; lista comentadas de los musgos de Colombia. *The Bryologist* **82** (2): 215-159.
- Griffin III, D.** 1981. El género *Sphagnum* en los Andes de Colombia y Venezuela. *Bryology. Lichenol.* **2** (2): 201-211.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC.** 1996. Diccionario geográfico de Colombia. Tomo 1. Bogotá. Colombia.
- Isoviita, P.** 1966. Studies on *Sphagnum* L.; Nomenclatural revision os the European taxa. *Ann. Bot. Fennici* **3**: 199-262.
- Linares, E. & J. Uribe.** 2002. Libro rojo de briófitas de Colombia. Libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- Linneo, C.** 1753. *Species Plantarum. Impensis Laurentii Salvia.* Estocolmo, Suecia. 1200 pp.
- Morales, M. E. & A. S. Pérez.** 1992. Introducción al estudio de la brioflora del Santuario de Flora y Fauna de Iguaque, Arcabuco, Boyacá, Colombia. Tesis de grado. Departamento de Biología. Universidad Pedagógica Nacional. 172 pp.
- Queen, M. C.** 1991. Niche breadth and overlap of four Species of *Sphagnum* in southern Ecuador. *The Bryologist* **94** (1): 39-43.
- Robinson, H.** 1967. Preliminary studies on the bryophytes of Colombia. *The Bryologist* **70** (1): 1-61.
- Roa, J.** 1998. Estudio sobre ecosistemas estratégicos Andinos. CORPOBOYACÁ. 350 pp.
- Ruiz, E. J., J.C. Zabala & M. E. Morales-P.** 2002. Aspectos preliminares taxonómicos-ecológicos de *Sphagnum* (Sphagnaceae) en Boyacá, Colombia. En: Rangel-Ch., J.O., J. Aguirre-C. & M.G. Andrade-C. (eds.). 2002. Libro de resúmenes VIII Congreso Latinoamericano y II Colombiano de Botánica, Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Ruiz, E. J.** 2003. Estudio taxonómico del género *Sphagnum* (Sphagnaceae) en el departamento de Boyacá, Colombia. Trabajo de grado. Escuela de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. 145 pp.
- Torres, M.** 1982. Contribución al estudio taxonómico y ecológico del género *Sphagnum* en el páramo de Chingaza, Cundinamarca, Colombia. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá. D.C. 183 pp.
- Velandia, G. & M. Zipa.** 2003. Distribución y diversidad de briófitos en parches de bosques y paramos en el cerro de Mamapacha, Chinavita, Boyacá. Trabajo de grado. Escuela de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. 150 pp.
- Warnostorf, P.** 1911. Sphangales-Sphagnaceae (Sphagnologia Universalis). En: A. Engler (ed.). *Das Pflanzenreich* 51. IV. Leipzig. 546 pp.

Recibido el 15 de diciembre de 2004.

Aceptado para su publicación el 10 de octubre de 2005.

ALTERACIÓN QUÍMICA DE LOS FRAGMENTOS DE MATRIZ Y DE LOS VIDRIOS VOLCÁNICOS DE LOS SUELOS Y PALEOSUELOS ÁNDICOS DEL NORTE DE LA CORDILLERA CENTRAL COLOMBIANA

por

Flórez M. M.T.¹, R. Zapata², D. Malagón³ & R. Madriñán⁴

Resumen

Flórez M. M.T., R. Zapata, D. Malagón & R. Madriñán: Alteración química de los fragmentos de matriz y de los vidrios volcánicos de los suelos y paleosuelos ándicos del norte de la Cordillera Central colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 47-66. 2006. ISSN 0370-3908.

Los diferentes componentes de las cenizas volcánicas no tienen igual susceptibilidad a meteorizarse, ello es evidente por los resultados obtenidos en esta investigación. Se tomaron fragmentos de matriz (FM), vidrios volcánicos coloreados (VVC) y vidrios volcánicos incoloros (VVI) y se sometieron a disolución durante 625 días en ácido húmico (AH), en agua acidulada (AA) y en ácido oxálico (AO). Se observó que los FM presentan mayor superficie específica, mayor superficie de reacción, mayor número de rasgos de alteración superficial y producen mayores cantidades de iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , por ende, son los más susceptibles de ser meteorizados, siguen a estos los VVC y luego los VVI. Durante la experimentación (625 días), la mayor disolución se produce a un rango de pH entre 6.0-7.2; de los tres reactivos, el AH es el que más disuelve a los materiales seguido por el AA o el AO que se comportan de manera diferente, durante el primer y tercer ciclo la relación es: AH>AA>AO, en el segundo ciclo la relación es: AH>>AO>AA.

La mayoría de los valores experimentales obtenidos de la disolución se ubican dentro del campo de estabilidad de la imogolita. Al disminuir la actividad del H_4SiO_4 y el pH, se posibilita en algunos casos, la formación de gibsita y el sistema se acidifica. Cuando disminuye la actividad del H_4SiO_4 y

¹ Ingeniera Geóloga, Magíster en Geom. y Suelos, Ph. D. en Suelos. Correo electrónico: mtflorez@udea.edu.co

² Químico, Ph. D., Docente U. Nal. Medellín. Correo electrónico: rdzapata@unalmed.edu.co

³ Agrólogo Ph. D., Correo electrónico: dimas3210@yahoo.es

⁴ Físico de Suelos, Ph. D., Docente U. Nal. Palmira. Correo electrónico: rmadriñan@andinet.com

aumenta la del Al^{3+} , unos pocos valores se mueven hacia los valores teóricos de la actividad de la haloisita. A medida que aumenta la actividad del H_4SiO_4 y disminuye la del Al^{3+} los valores se acercan hacia los valores teóricos de la actividad de la imogolita, mineral que presenta la menor relación de actividades, es el más estable, el que menos se disuelve y presenta menor energía libre. Los diversos reactivos tienen un efecto particular sobre las velocidades de disolución de los FM, los VVC y los VVI y en la producción de los iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} . En los tres ciclos, los FM liberan iones de Al^{3+} y Si^{4+} a una velocidad mayor que la de los VVC y la velocidad de éste es mayor que la de los VVI. Las velocidades para liberar Fe^{3+} son más altas en los VVI y en los VVC que en los FM.

Palabras clave: Cenizas volcánicas, fragmentos de matriz, vidrios volcánicos, aluminio, silicio, hierro.

Abstract

The results found in this research evidence a different weathering susceptibility of three volcanic ash components in the Andean soils and paleosoils of the Colombian Central Mountain Range. The matrix fragments (FM), the colored volcanic glasses (VVC) and the colorless volcanic glasses (VVI) components were subject to solution in humic acid (AH), acid water (AA) and in oxalic acid (AO) during 625 days. At the end of this period it was found that the FM components are the most susceptible to be chemically weathered because they presented the largest specific surface and reaction surface as well as the largest number of superficial alteration features, and the largest Al^{3+} , Si^{4+} and Fe^{3+} ion quantities; they were followed by the VVC and then the VVI.

During the time of experimental dissolution (625 days), the largest dissolution takes place at a pH range of 6.0-7.2. The AH is the most powerful of the three reagents, depending on the cycle it will be followed either by the AA or the AO: during the first and third cycles the relationship is $AH > AA > AO$, in the second one is $AH \gg AO > AA$.

During the component dissolution, most of the experimental values took place in the Imogolite stability field. When the H_4SiO_4 activity and the pH were diminished, the formation of Gibbsite could occur, and the system was acidified. If the H_4SiO_4 activity diminishes and the Al^{3+} one increases, some values shifted towards the Haloisite activity theoretical values. When the activity of the H_4SiO_4 increases and the Al^{3+} diminishes, the values came closer to the Imogolite activity theoretical values; this last mineral exhibits the smallest activity relationship, therefore it is the most stable, less dissolved and with the smaller free energy. The reagents used have a particular effect on the speed of the FM, VVC and VVI dissolution rates and on the Al^{3+} , Si^{4+} and Fe^{3+} ion production. In the three cycles, the Al^{3+} and Si^{4+} ion production was higher in the FM component followed by the VVC and by the VVI. The production speed of Fe^{3+} is higher in the VVI and in the VVC than in the FM component.

Key words: Volcanic ash, matrix fragments, volcanic glass, aluminium, silicon, iron.

Introducción

“La meteorización del vidrio volcánico, tiende a producir compuestos amorfos entre los productos de meteorización, los cuales están influenciados por la calidad de los vidrios (ácidos y básicos), el régimen de temperatura y humedad, la pendiente y el drenaje, Figura 1.

Los vidrios volcánicos han sido considerados en su conjunto, aceptando la condición de que, aunque su calidad impone diferencias en el grado de meteorización,

los productos (materiales amorfos) tienden a ser iguales”. Pese a esta consideración, los autores de esta investigación consideran que:

“Los fragmentos de matriz, provenientes de los materiales volcánicos de la Cordillera Central colombiana son más influyentes en la formación de materiales no cristalinos ($n.SiO_2.Al_2O_3.n.H_2O^+$) ya que aportan mayores cantidades de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} que el vidrio volcánico”.

La composición química de los FM, de los VVC y de los VVI, indica que los tres materiales contienen con-

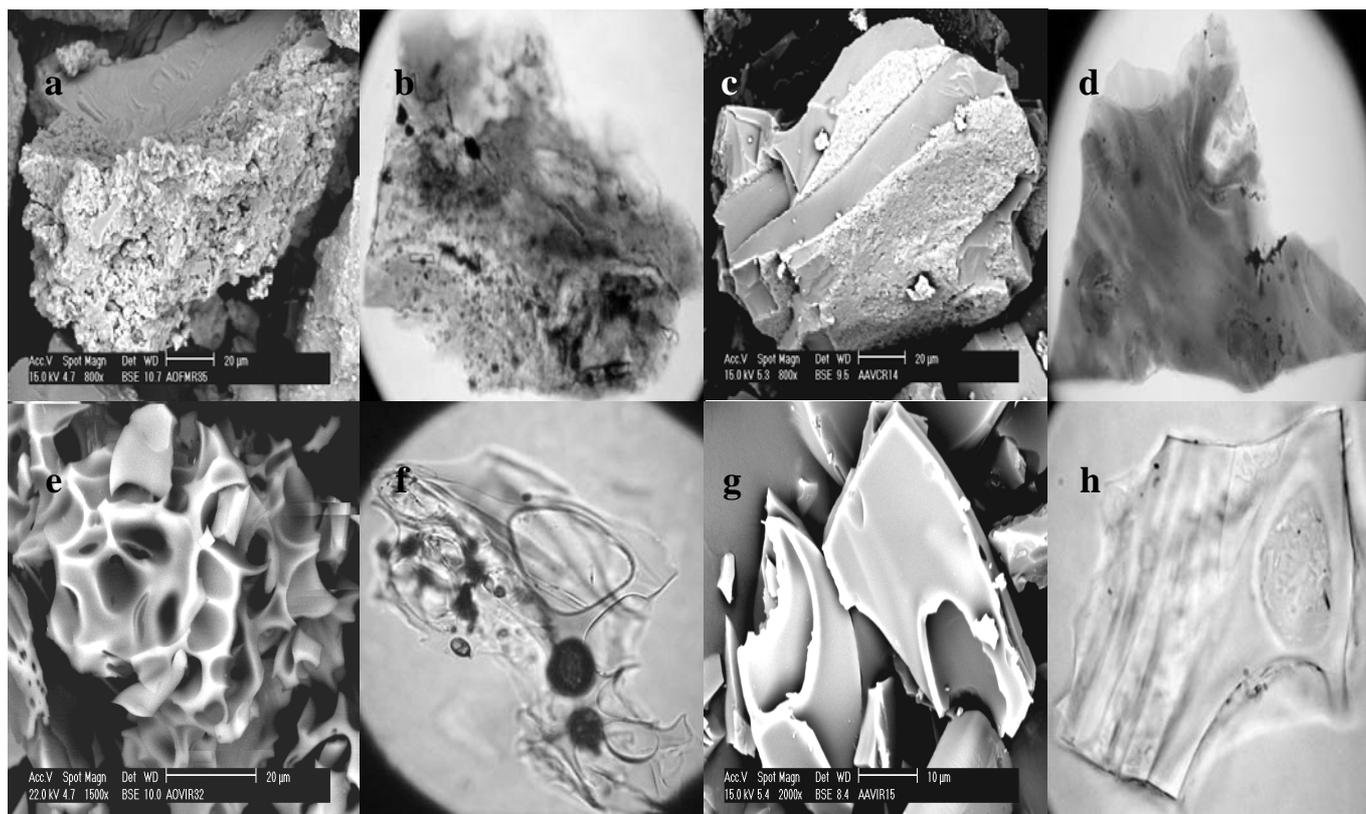


Figura 1. Materiales volcánicos en microscopía electrónica y óptica respectivamente: a y b: Fragmentos de matriz (FM) c y d: Vidrios volcánicos coloreados (VVC), e y f: Vidrios volcánicos incoloros escoriáceos (VVI) y, g y h: Vidrios volcánicos incoloros no escoriáceos (VVI).

centraciones apreciables de Si y Al, hecho que los coloca dentro del grupo de materiales aluminosilicatados. Un análisis químico inicial realizado a estos tres materiales arrojó que los VVI presentan el mayor porcentaje de Si (31.62%) y el menor porcentaje de Al (6.84%), por el contrario, los FM presentan el mayor porcentaje de Al (8.17%) y el menor porcentaje de Si (24.11%). Los VVC se ubican en la parte media tanto por el contenido de Al como por el contenido de Si (7.8% y 25.75%, respectivamente).

Los VVI contienen concentraciones apreciables de potasio (K) y sodio (Na) (3.61% y 3.42%, respectivamente) y en tal sentido, son seguidos de los FM en los contenidos de K (2.18%) y de los VVC en los contenidos de Na (3.29%). De estos tres materiales, los VVC son los que más porcentaje de hierro (Fe) (1.92%), seguidos de los FM (1.42%) y de los VVI (0.78%); los FM contienen altos porcentajes de Ca (2.18%), este elemento, en los VVC y en los VVI solo está presente en porcentajes muy inferiores al 1% (0.67% y 0.06%, respectivamente); igualmente, el Cu, Zn, Mg y Mn son reportados en concentraciones menores al 1%.

En cuanto a los contenidos de óxidos totales, éstos materiales contienen altos porcentajes de SiO_2 y Al_2O_3 , hecho que permite clasificarlos dentro del grupo de los aluminosilicatos. Las concentraciones de Al_2O_3 con respecto al SiO_2 se presentan en una relación 1 a 5 en los VVI (12.92% y 67.64%, respectivamente) y, de 1 a 3 en los FM y en los VVC (15.43%, 51.57% y 14.73%, 55.08%, respectivamente).

El Na_2O y el K_2O es relativamente bajo, las proporciones para el Na_2O son las siguientes: los VVI tienen el de mayor porcentaje (4.61%), luego están los VVC (4.43%), y por último, los FM (3.22%). Para el K_2O el mayor porcentaje lo presentan los VVI (4.60%), luego los FM (2.62%) y, por último, los VVC (2.09%). Los VVC y los FM presentan porcentajes muy cercanos de Fe_2O_3 (2.74% y 2.03%, respectivamente) y ligeramente mayores que las reportadas para los VVI (1.11). Los demás óxidos tienen porcentajes relativamente bajos, pero mayores en los FM, luego en los VVC y, por último, en los VVI.

La mayoría de las rocas magmáticas de la tierra están constituidas, en más de 90% del peso, por silicatos; en

poco porcentaje de peso pueden participar óxidos de Fe y de Ti, en menor porcentaje, se presentan fosfatos de calcio y otros materiales. En general, la composición de dichas rocas es SiO_2 , TiO_2 , Al_2O_3 , Fe^{2+}O , Fe^{2+}O , MnO , CaO , Na_2O , K_2O , P_2O_5 , CO_2 , SO_3 y H_2O . En tal sentido, **Harker** (1909), distingue dos grandes grupos de rocas uno de composición netamente alcalina y otro de composición netamente subalcalina. Para **Holmes** (1921), las rocas calcoalcalinas se caracterizan porque durante todo el proceso de evolución magmática el contenido en Mg y Fe va disminuyendo progresivamente. **Fenner** (1929), dice que existen series subalcalinas en las que en los primeros momentos de evolución magmática el contenido en Fe aumenta, mientras el contenido en Mg disminuye, para después incrementar en álcalis y disminuir en Fe y Mg, denominándose serie toleítica.

En la actualidad, la clasificación de las rocas volcánicas se establece, en primer lugar, atendiendo al contenido de SiO_2 , y en este caso se divide en: Ultrabásicas: con contenidos de $\text{SiO}_2 < 45\%$, Básicas: SiO_2 45% al 52%, Intermedias: SiO_2 , 52% al 66%, Ácidas: SiO_2 66%. Sin embargo, esta clasificación es demasiado simple y tiene el inconveniente de englobar con un mismo nombre a rocas de significado petrológico y tectónico muy distinto. Para evitar esto se clasifican de acuerdo con el contenido en SiO_2 en relación al contenido de minerales alcalinos ($\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$), **Fenner** (1929). Normalmente SiO_2 es el componente dominante en las rocas mencionadas, dichos óxidos se representan en diversos diagramas con el objetivo de ubicar la roca a la que pertenecen y obtener su clasificación, uno de estos diagramas de las rocas volcánicas que se basa en criterios químicos es el de **Le Maitre** (1984), en el cual se expresa la suma del $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ en la ordenada versus el contenido en SiO_2 en la abscisa, permite establecer las categorías principales y diferenciar las rocas volcánicas de sodio ($\text{Na}_2\text{O} - 1,5 > \text{K}_2\text{O}$) y rocas volcánicas de potasio ($\text{Na}_2\text{O} - 1,5 < \text{K}_2\text{O}$). De acuerdo con esta clasificación todas las rocas volcánicas con menos de 1,5% de elementos alcalinos pertenecen a las rocas volcánicas de potasio. Teniendo como referente esta clasificación se ubican los valores de óxidos totales obtenidos experimentalmente para clasificar los materiales de interés. La suma de $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ versus SiO_2 , en los VVI fue de 8.96% y 67.64%, respectivamente, lo que permite ubicarlos dentro del campo de los traqui-dacíticos, muy cercano al campo riolítico, muy ácidos tal como se puede observar en la Figura 2. En los VVC la suma de $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ es igual a 6.52% y el SiO_2 de 55.08%, lo que permite ubicarlos dentro del campo de los basaltos traqui-andesíticos. En los FM, la suma de $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ es de 5.84% y el SiO_2 de 51.57%, permitiendo ubicarlos como traqui-basaltos, los materia-

les tienen contenidos de sílice superiores al 50%, lo que hace que sean considerados desde todo punto de vista como rocas intermedias a ácidas, clasificación que concuerda con los índices de refracción medidos en los VVI y en los VVC por **Flórez** (2001), como VVI riolíticos con índices de refracción entre 1.48 y 1.51 y como VVC andesíticos con índice de refracción entre 1.51 y 1.53. Los contenidos de $\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$ para los tres materiales mayores del 5% les da un ubicación preferente en el diagrama. La composición del VVC es muy cercana a la composición de los FM y la composición de estos dos se aleja bastante de la del VVI.

Materiales y métodos

La solubilidad de los FM, de los VVC y de los VVI, se evalúa a través de la medida de dos variables maestras: pH y conductividad eléctrica y tres variables de control: aluminio (Al), silicio (Si) y hierro (Fe) que se constituyen en las variables respuestas. Para ello se modeló un diseño experimental completamente al azar de efectos fijos y de arreglo factorial 3^2 .

Previamente se requirió montar un experimento prueba de disolución con reemplazos, con los tres materiales (FM, VVI y VVC) y los tres reactivos (AH, AA y AO), durante 30 días, con el objetivo de observar diariamente el comportamiento del pH y de la (CE) y los cambios que permitieran definir estados de equilibrio, precipitación o disolución. Con los datos obtenidos de pH y CE, se realizaron dos gráficas: pH vs Tiempo y CE vs Tiempo; en estas gráficas se encontraron dos cambios importantes en la pendiente de las curvas, los cuales coincidían entre sí para los tres minerales. Estos cambios permitieron definir tres zonas con comportamientos diferentes, la primera, con una pendiente del 50% definida con los datos tomados entre el día 1 y 11; la segunda, con una pendiente del 30%, definida con los datos tomados entre el día 12 y 21 y la tercera, con una pendiente del 12%, definida con los datos tomados entre los días 22 y 30. Con base en la pendiente observada en cada zona en el experimento prueba, se definieron tres ciclos en la periodicidad de muestreo. Para la zona de mayor pendiente (la primera) se adjudicó el mayor número de muestreo, en este caso muestreos cada cinco días, para la segunda zona, un muestreo menor, cada 10 días y, para la menos pendiente el menor número de muestreo, cada 15 días. Estos muestreos se relacionaron con dos aspectos importantes, el primero tenía que ver con la periodicidad de las lluvias en el trópico, con lo cual se quiso simular el efecto de la lluvia bajo tres escenarios: 1) una lluvia intensa y abundante en un periodo de máxima precipitación (lluvias con igual intensidad y fre-

cuencia durante el invierno simulado por muestreos cada cinco días). El segundo tuvo que ver con la residencia en el suelos de un catión o de un anión producido por la meteorización in situ de los minerales del suelo y bajo lavado permanente (los muestreos indican máximos y mínimos de precipitación y su influencia sobre el lavado de los nutrientes del suelo) la permanencia de un fertilizante, por ejemplo, en el suelo sometido a lavado El muestreo del experimento completo se realizó durante 625 días, definidos así:

El primer ciclo: Tuvo una duración de 225 días, en él se muestreo cada 5 días, obteniendo 45 muestras. *El segundo ciclo:* Para este ciclo la duración fue de 220 días, en él se muestreo cada 10 días, obteniéndose 22 muestras. *El tercer ciclo:* Fue de 180 días, en él se muestreó cada 15 días, obteniendo 12 muestras. La idea de utilizar diferentes días de muestreo (5, 10 y 15) obedece al interés de determinar el efecto de disolución en el tiempo y asegurar que el sistema siempre esté en desequilibrio como; se utilizaron soluciones no amortiguadas de pH, se buscaba que los protones no fueran el reactivo límite para asegurar la presencia de suficiente acidez y de agentes complejantes para que la reacción de disolución siempre ocurra.

Para la obtención de los FM, de los VVI y de los VVC, se tomaron 100 kilos de una pumita del volcán Cerro Bravo en el norte del departamento de Caldas y 100 kilos de una ignimbrita de la Formación Combia, al suroeste del departamento de Antioquia. Los VVC obtenidos de la ignimbrita, representan una fusión de piroclastos, que es lo que se obtendría si se cogiesen todos los componentes de un piroclasto y se fundiese (fiame: fusión de un volumen de piroclastos que luego se enfrían rápidamente). Los VVI obtenidos de la pumita representan la escoria de una lava; los fragmentos de matriz son como la parte recristalizada de un magma. La razón por la cual se extrajeron los FM y los VV de estas rocas y no de los suelos se debe a que se pensó realizar el experimento con materiales que no hubiesen estado sometidos a procesos de alteración y/o pedogénesis previos (aunque esto es prácticamente inevitable); tales procesos dejan marcas de alteración que pueden ocasionar confusión sobre el efecto de los reactivos (AH, AA y AO) en estos minerales dificultando evaluar correctamente el proceso de disolución ocurrido en ellos. Con los materiales frescos es posible identificar física y químicamente la acción de las soluciones sobre ellos.

Los 100 kilos de las rocas pumítica e ignimbítica fueron sometidas a un baño de limpieza con agua y un detergente líquido a fin de eliminar óxidos superficiales, suciedad y materiales extraños adheridos, después nue-

vamente con agua para eliminar residuos de detergente. Se trituraron hasta obtener una fracción de tamaño arena gruesa, luego, por selección granulométrica se obtuvieron 350 g de la fracción entre 0.106 y 0.05 mm (arena fina), fracción similar al tamaño promedio de las cenizas volcánicas (Fisher y Schmincke, 1984) encontrada en los suelos.

Los 350 g de material molido de cada una de las rocas se llevaron al Isodinámico (separador magnético) donde se obtuvieron dos fracciones: 1) una “pesada” que se descartó por contener, en mayor proporción, ferromagnesianos, zircones y magnetitas y no ser de interés para esta investigación y, 2) una fracción “liviana” que contenía los VVI, los VVC, los FM, cuarzos y feldespatos de manera dominante; esta fracción fue de 250 g, aproximadamente. Para separar los FM y los VV de la fracción liviana en cada una de las rocas, se empleo el método densimétrico a través de un embudo de separación utilizando bromoetano ($G=2.46$) y bromoformo ($G=2.44$). Después de estos tratamientos, de la fracción liviana, se obtuvieron 120 g de VVI, 115 g de VVC y 125 g de FM. La pureza de estos materiales se evaluó por recuento de granos en un microscopio óptico. Los FM y los VVC presentaron una contaminación con ferromagnesianos, cuarzo, feldespatos, zeolitas en un 10% y, los VVI con cuarzo y feldespato en un 5%.

Para la disolución de los FM y de los VV se prepararon tres reactivos: Agua Acidulada (AA) en una concentración 0.03 mN con su respectivo blanco a una concentración 0.003mM. Acido Oxálico (AO) a una concentración de 0.33mM llevado con HCl a un pH de 5.0, para evaluar el efecto de un quelato bidentado. El blanco es agua. El Acido Húmico (AH) a una concentración de 30 ppm como AH. A la solución se le agregaron dos gotas de Formaldehído al 37% para evitar la formación de hongos. El blanco de este reactivo se preparó de igual forma excepto que no se le agregaron 0.15 g de ácido húmico.

El efecto de la disolución de los FM, los VVC y los VVI, se evaluó mediante la medición del efecto que los reactivos ejercen sobre los materiales (FM, VVC y VVI), a través de dos procedimientos: 1) midiendo los cambios en cantidades totales de elementos antes y después de los tratamientos y 2) mediante el procedimiento de disolución. Para ello, se efectúa una “disolución selectiva” o “disolución creciente” que consiste en colocar 10 g de material con un solvente y someterlos a agitación permanente con el objeto de que no se produzcan películas o recubrimientos en las interfase del mineral y la solución, impidiendo que este se disuelva; en esta disolución se muestrea periódicamente (cada 5, 10 ó 15 días) y se hace

reposición de la solución para mantener un volumen constante. El procedimiento se realiza de la siguiente forma:

- 1) En sendos erlenmeyer de nalgene, previamente rotulados, se colocan 10 g de mineral (FM, VVI y VVC) y se le adiciona 200 ml de solución (AH, AA, AO y el blanco);
- 2) Estos erlenmeyer con los materiales sumergidos en las soluciones y sus respectivos blancos, se colocan sobre una mesa agitadora a 100 rpm, a fin de garantizar la agitación permanente;
- 3) Cada vez que se realiza un muestreo de los erlenmeyer se extraen 100 ml de solución y se vacían a un envase de plástico debidamente rotulado. En esta alícuota se analiza once variables: CE, pH, Al, Si, Fe, Ca, K, Mg, bicarbonatos, cloruros y sulfatos. Al erlenmeyer, se le agregan, 100 ml de la respectiva solución para reponer los 100 ml extraídos y mantener el volumen inicial constante (200 ml), se tapa y se coloca nuevamente en la plancha agitadora hasta el siguiente muestreo y; 4) La solución extraída se lleva al laboratorio para determinar bicarbonatos, cloruros, sulfatos, Ca, Mg, K, las variables maestras: pH y CE y las variables de control: Al, Si y Fe.

El experimento realizado de esta forma crea una independencia en todas las medidas, el valor que se obtiene en cada muestreo es único porque al sacar 100 ml de solución y agregar 100 ml de solución fresca se crean nuevas condiciones, constituyéndose cada muestreo como un experimento particular. Cada muestreo plantea un equilibrio por sí mismo. No hay dependencia de un muestreo con respecto al anterior o al siguiente. Cada vez que se agrega reactivo el sistema vuelve a comenzar un nuevo estado de equilibrio. Cada perturbación puede ser entendida como un rejuvenecimiento de la solución en la que algunos componentes se destruyen y otros se forman. La perturbación borra la memoria del estado anterior, lo saca del estado que tenía y lo lleva a un nuevo estado. Se espera con este procedimiento poder evaluar las diferentes capacidades de disolución de los materiales utilizados. Todos los protocolos seguidos para abordar las metodologías indicadas se describen en **Motta** (1990).

Las lecturas obtenidas de las variables en los diversos tratamientos se expresan en ppm, luego, éstas se transforman a moles/l. Con estos datos se construyen las diversas matrices para el tratamiento químico, de ellas, se conserva una matriz con todos los cálculos y otra, con los valores de molaridad. Las concentraciones de cada una de las soluciones muestreadas se utilizan para determinar las actividades del Al, del Si y del Fe. Estas actividades se hallaron con el

modelo "Visual MINTEQ". Con las actividades de los iones se calculan las ecuaciones para hacer los diagramas de predominancia, relación de actividades y logPAI.

Las **cinéticas de disolución** se calculan para cada uno de los órdenes de la manera siguiente: para el orden cero, se representó en gráfico la concentración versus el tiempo, C vs. T, para la de orden 1, el logaritmo natural de la concentración versus el tiempo, $\ln C$ vs T; para la de orden 2, se hizo el gráfico del inverso de la concentración versus el tiempo, $1/C$ vs T, de ellas se selecciona la que mayor "r" presente y se elige como la ecuación de velocidad. De las ecuaciones determinadas se obtiene la constante de velocidad (K), la concentración inicial (Co) y el tiempo de vida media ($T^{1/2}$).

Finalmente, se realiza el análisis estadístico descriptivo de cada variable (promedio, valor mínimo, valor máximo, desviación estándar, coeficiente de variación, la asimetría y la kurtosis) y el análisis de la varianza, con lo que se obtienen la anava y sus respectivas pruebas.

Resultados y discusión

Los tres materiales FM, VVC y VVI, durante los tres ciclos de disolución bajo el efecto de los reactivos y con los blancos, presentan diferencias significativas de los promedios de la CE en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1, excepto en los VVC con AA y con AO en donde no hay diferencias en los promedios de la CE en el primer y tercer ciclo bajo el efecto de los reactivos; con el blanco, no hay diferencias significativas en el primer y tercer ciclo en los VVI con AA y en los VVC en el primer y segundo ciclo con AO. Bajo el efecto de los reactivos, éstos y sus interacciones tienen un efecto significativo sobre la CE, a un intervalo de confianza del 95%, los materiales no. Con los blancos, éstos tienen un efecto altamente significativo sobre la CE, en un intervalo de confianza del 99%, los materiales y las interacciones no, en un intervalo de confianza del 95%.

Para los tres reactivos, durante los tres ciclos de disolución el pH se incrementa para los tres materiales (con respecto al valor inicial de partida pH=5.0) y dentro de cada ciclo, indicando un consumo de H^+ . En cada ciclo, los FM, los VVI y los VVC presentan comportamientos variables, aumento o disminución, dependiendo del reactivo y del ciclo, aunque los valores son relativamente cercanos. Los tres materiales, en los tres ciclos y con los tres reactivos presentan diferencias significativas en los valores promedios de pH en un intervalo de confianza del 95%. Los valores de pH entre 6.2 y 7.2 son los que en promedio, permiten una mayor disolución de los iones

Al, Fe y Si, y el AH es el reactivo que más se ajusta a estos valores de pH en los tres ciclos de disolución. Los valores más bajos en la concentración de estos iones se presentan con AO en el primer y tercer ciclo y AA en el segundo. Bajo el efecto de los reactivos, los materiales (los FM, los VVC o los VVI), los reactivos (AH, AA o AO) y sus interacciones son altamente significativos sobre el pH, en un intervalo de confianza del 99%, Tabla 1. En los blancos, los materiales y las interacciones son altamente significativos en un intervalo de confianza del 95%.

Bajo el efecto de los reactivos en los tres ciclos y en los tres materiales, los valores de la concentración de los iones Al, Si y Fe, son más altos que los registrados con los blancos, Figura 2. Los valores más altos con los reactivos se observan con AH en los tres ciclos, este seguido de AA en el primer ciclo, de AO en el segundo ciclo y nuevamente de AA en el tercer ciclo. Los materiales, los reactivos y sus interacciones tienen un efecto altamente significativo sobre el Al, en un intervalo de confianza del 99%. Con los blancos, los materiales tienen un efecto altamente significativo sobre el Al, los reactivos, no así las interacciones en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1.

De los tres iones de interés, Si es el que tiene los valores más altos y generalmente provienen de los FM y de los VVC (Figura 2) con diferencias poco significativas entre estos pero, altamente significativas con respecto a los VVI. Bajo el efecto de los reactivos, los materiales tienen un efecto altamente significativo sobre el Si, en un intervalo de confianza del 99%, Tabla 1, los reactivos tienen un efecto significativo y las interacciones no, en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1. Con los blancos, los materiales tienen un efecto significativo sobre el Si, los reactivos (blancos) y las interacciones no, en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1.

El Fe presenta los valores más bajos, Figura 2, y muestra diferencias altamente significativas, al igual que el Al. Bajo la acción de los reactivos tanto estos como los materiales tienen un efecto altamente significativo sobre el Fe en un intervalo de confianza del 99%, no así las interacciones, ni en un intervalo de confianza del 99 y del 95%, Tabla 1. Con los blancos, los materiales, los reactivos y las interacciones no tienen un efecto significativo sobre el Fe, en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1.

Tabla 1. Masa total disuelta en mg de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , extraídos de los FM, de los VVC y de los VVI con los tres reactivos (AH, AA y AO), durante los tres ciclos de disolución

Masa Total de los iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} en mg							
Reactivo	Material	Bajo el efecto de los reactivos			Con los blancos,		
		1er. CICLO	2do. CICLO	3er. CICLO	1er. CICLO	2do. CICLO	3er. CICLO
AH	VVI	47.40c*	21.60c	12.30c	11.54c	3.51c	1.80b
	VVC	66.40b	22.90b	12.80b	27.33b	6.39b	3.77a
	FM	71.10a	28.70a	13.30a	27.63a	7.04a	3.37b
	Total	184.90A	73.20A	38.40A	74.96C	16.94C	8.94B
AA	VVI	20.66c	7.27c	3.74c	11.42c	2.29c	2.47c
	VVC	59.10b	17.25b	9.11a	35.10b	7.92b	4.60b
	FM	65.10a	17.55a	8.95b	37.70a	11.00a	4.93a
	Total	144.86B	42.07C	21.80B	84.22A	21.21B	12.00A
AO	VVI	16.23c	17.51c	4.00b	8.59c	2.57c	3.36c
	VVC	47.71b	35.50b	8.10a	33.77a	7.84b	5.24a
	FM	51.34a	41.40a	3.54c	31.44b	11.44a	3.41b
	Total	117.28C	53.0B	15.64C	73.8B	21.85A	12.01A

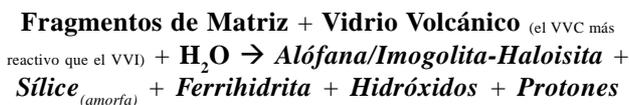
* El análisis se efectúa para cada reactivo y dentro de éste, se comparan los tres materiales, en ellos, valores seguidos por una letra igual no representan diferencias significativas en un intervalo de confianza del 95% y valores seguidos por una letra diferente representan diferencias significativas en un intervalo de confianza del 95%. Aquí se utilizan las letras minúsculas para las comparaciones entre las masas de los materiales y las letras mayúsculas para las comparaciones entre los totales de las masas extraídas con los reactivos elegidos.

El poder de disolución de los tres reactivos es el siguiente: Bajo el efecto de éstos, en el primer ciclo: AH>AA>AO, en el segundo ciclo: AH>AO>AA y, en el tercer ciclo: AH>AA>AO; sin el efecto de éstos la relación es la siguiente: AA>AH>AO en el primer ciclo, AO>AA>AH en el segundo ciclo y AO>AA>AH en el tercer ciclo. Con los blancos el comportamiento es el siguiente: AO es el que más extrae Al, Si y Fe, le sigue AA y AH. En general, se extraen más iones de Al, Si y Fe de los FM y de los VVC. Los VVI son los materiales de los que menos se extraen estos iones; solo en el tercer ciclo con AA extrajo más Al y en el tercer ciclo con AA y AO extrajo concentraciones de Fe similares a las obtenidas de los FM y de los VVC.

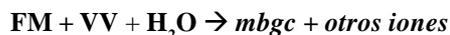
La velocidad de disolución de los materiales es la siguiente: FM>VVC>VVI. El AH es el reactivo más eficiente en la extracción de Al, Si y Fe en los tres materiales y en los tres ciclos, según la siguiente relación: FM>VVI>VVC; el AA le sigue en eficiencia solo en el segundo y tercer ciclos y AO lo hace en el segundo ciclo. Con AA y AO se cumple la siguiente relación: FM>VVC>VVI. La extracción de Si no tiene un patrón de disolución definido, en el primer ciclo se extrae más Si con AA, en el segundo ciclo con AO y en el tercero con AH, pero siempre se cumple la relación: FM>VVC>VVI, solo en el tercer ciclo con

AO la relación se invierte de la siguiente forma: FM>VVI>VVC. El Fe se extrae más en todos los tres ciclos del AH, luego del AO y por último del AA, con AH se da la siguiente relación: FM>VVC>VVI, del AO la relación es: VVI>FM>VVC y del AA: FM>VVC>VVI.

De acuerdo con lo anterior el modelo de reacción propuesto para los FM y los VV en los tres medios: AH, AA y AO es el siguiente:



simplificando:



Este modelo de reacción es una aproximación a la reactividad de los componentes primarios de las cenizas volcánicas; no obstante, considera los principales procesos observados experimentalmente: alteración física y química de los FM, los VVC, los VVI y el incremento de la concentración de Al³⁺, Si⁴⁺ y Fe³⁺.

Las reacciones de disolución de los FM y de los VV son reacciones irreversibles en condiciones ácidas cerca-

nas a la neutralidad. La extensión del proceso desde las condiciones iniciales de desequilibrio hasta el estado final se evalúa en función del tiempo que está a su vez, relacionado con el grado de avance de la reacción; en este caso, en función de la cantidad de moles disueltos del material de partida.

El análisis termodinámico del sistema formado por los FM, los VVC y los VVI en AH, AO y AA, predice que la reacción de transformación de éstos materiales en mbgc, es posible en las condiciones experimentales dadas. Sin embargo, la espontaneidad del proceso no significa que suceda con una velocidad apreciable. En los sistemas experimentales de esta investigación se mantiene el volumen constante, entonces la variación de la cantidad de los reactivos corresponde a la variación de la concentración de los mismos reactivos.

En los tres ciclos de disolución predominan las reacciones de primer orden, indicando una dependencia de la concentración. Con los blancos, predominan las reacciones de orden cero, indicando la no dependencia de la concentración y reacciones catalíticas. Las velocidades de reacción son más altas en el primer ciclo y van disminuyendo en el segundo y tercer ciclo. Las velocidades de reacción son más bajas que las señaladas con el efecto del reactivo pero, en este caso, contrariamente a lo observado con el efecto del reactivo, la velocidad de la reacción es baja en el primer ciclo, disminuye notoriamente en el segundo ciclo hasta una pseudo estabilización y luego, se incrementan levemente en el tercer ciclo y empieza a manifestarse una dependencia clara de la concentración, aparecen reacciones de orden 1 y 2 y muy pocas de orden cero.

Los diversos reactivos tienen un efecto particular sobre las constantes de velocidad de disolución de los FM, los VVC y los VVI y en la producción de los iones Al³⁺, Si⁴⁺ y Fe³⁺, no siempre es la misma. En los tres ciclos, los FM liberan iones de Al³⁺ y Si⁴⁺ a una velocidad mayor que la de los VVC y la velocidad de éste es mayor que la de los VVI. Las velocidades para liberar Fe³⁺ son más altas en los VVI y en los VVC que en los FM.

Bajo el efecto de los reactivos se requiere mayor tiempo para extraer la mitad de la concentración de Al, Si o Fe de los VVI, los VVC y los FM; este tiempo de vida media aumenta en la medida que transcurren los tres ciclos de disolución. El tiempo de vida medio requerido para extraer la mitad del Al, la mitad del Si y la mitad del Fe es la siguiente: AH>AO>>AA. Sin el efecto de los tres reactivos, pasa lo contrario, el tiempo de vida media para extraer la mitad de la concentración de Al, Si o Fe, disminuye a

medida que aumenta el ciclo de disolución; en la mayoría de los casos solo se registra para el tercer ciclo, pero la relación es la misma que se planteó con los reactivos. Esta apreciación solo se realiza con respecto de los valores de tiempo señalados para el mismo ciclo bajo el efecto de los reactivos, que es prácticamente, con la única que puede compararse. Con los blancos, se requiere de menos tiempo para extraer Al, Si y Fe, lo que indica que el reactivo se agota más fácilmente, no permanece en la solución y por ende es menos efectivo.

La reacción de disolución de los FM y de los VV son irreversibles en condiciones ácidas cercanas a la neutralidad. La extensión del proceso desde las condiciones iniciales de desequilibrio hasta el estado final se evalúa en función de una coordenada temporal relacionada con el grado de avance de la reacción en este caso en función de la cantidad de moles disueltos del material de partida. En la Tabla 1, se presentan los resultados de las masas totales para el Al, el Si y el Fe en miligramos, a partir de los FM, los VVC y los VVI por la disolución en AH, AO y AA. Algunas observaciones realizadas a partir de esta tabla, son las siguientes:

En el primer ciclo, la mayor disolución de los tres materiales se produce con AH, luego con AA y por último, con AO; esto lleva a plantear dos relaciones, una en cuanto al efecto de los reactivos sobre los materiales, de la siguiente forma: AH>AA>AO y otra en cuanto a la respuesta de los materiales frente a la acción de los reactivos, de la siguiente forma: FM>VVC>VVI. *En el segundo ciclo*, AH sigue siendo el reactivo que más disuelve los materiales pero seguido del AO; se conserva la relación de alteración. *En el tercer ciclo*, vuelve y se invierte la relación en cuanto al efecto de disolución. AH es el que más disuelve pero, en este caso, es seguido nuevamente de AA y la relación de alteración se mantiene igual. Con los blancos, el del AH tiene un efecto muy bajo mientras que el del AA (agua) y el del AO, alternan su efecto en los dos primeros ciclos, y en el tercer ciclo su reactividad es muy similar y casi se igualan. Bajo el efecto de los reactivos hay diferencias significativas entre las medias de los tratamientos para el Al y el Si, principalmente con AH; con AA y AO son menos frecuentes las diferencias entre las medias.

El Fe es la variable que menos diferencias tiene entre las medias, tanto como con los blancos; hay mayores diferencias en el primer ciclo y paulatinamente disminuyen en el segundo y en el tercer ciclo. Durante los tres ciclos la mayor extracción de iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} se obtuvo de los FM (en un 72%), seguida de los VVC (en un 23%) y, de los VVI (en un 5%).

Los VVI son los materiales menos solubles pero, en la medida en que aumenta el tiempo de disolución van siendo más reactivos. El AH es el reactivo que más extrae Al, luego lo hace el AO y por último, el AA. El Si se extrae más con AH, luego con AA y por último, con AO, y el Fe se extrae más con el AH, luego con el AO y por último con el AA. Con los blancos, el comportamiento es el siguiente: AO es el que más extrae Al, Si y Fe, le sigue AA y por último AH.

Los diferentes componentes de las cenizas volcánicas no tienen igual susceptibilidad a meteorizarse, ello lo muestran los resultados obtenidos acá con tres de estos componentes, FM, VVC y VVI, los cuales, después de haber estado sometidos a disolución durante casi dos años en AH, en AA y en AO, permite mostrar que, de ellos los FM son los que presentan mayor superficie específica, mayor superficie de reacción, mayor número de rasgos de alteración superficial y son los que producen mayores cantidades de iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , por ende, son los más susceptibles de ser meteorizados; siguen a estos los VVC y luego los VVI.

Algunas investigaciones sobre mineralogía de Andisoles están orientadas a determinar la meteorización de los minerales procedentes de las cenizas volcánicas y, en detalle, estudian los materiales de neoformación como las alofanas e imogolitas, a las cuales, se les atribuye como precursores los VV; algunas de estas investigaciones han sido realizadas, entre otros, por **Fieldes** (1955), **Swindale** (1965), **Besoain** (1969), **Yamada & Shoji** (1983), **Shoji et al.**, (1993), quienes aseguran que el vidrio volcánico tiene más baja resistencia a la meteorización que los fenocristales y una rápida disolución que favorece la producción de una solución sobresaturada de Al y Si que al precipitar conjuntamente forman materiales de bajo grado de cristalinidad (mbgc). Como bien se sabe para la formación de los mbgc se requieren cantidades relativas de Al y Si pero, estas no solo se obtienen a partir de los VV, sino también, de los fenocristales que se encuentran en las cenizas volcánicas, entre ellos, de los feldespatos, ferromagnesianos y de los FM. Si, como se expresó atrás, los FM aportan cantidades altas de estos iones, mayores que las aportadas por los VV, entonces podría afirmarse que quien aporta más contribuye más a la neoformación, en este caso a la de los mbgc y, bajo esta condición, los FM serían los materiales más susceptibles de formar dichos componentes.

En investigaciones anteriores sobre suelos derivados de ceniza volcánica realizadas por **Flórez & Parra** (1997, 2000, 2004), conjuntamente con el Grupo de Génesis de

Suelos Andicos de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, en las cuales se trabajaron varias secuencias de paleosuelos ándicos localizados al Norte de la cordillera Central colombiana, con edades entre 3.000 y 27.000 años AP, en los estudios mineralógicos se pudo observar que los VVI de estos suelos no presentan signos de alteración, solo algunos rasgos visibles en microscopia óptica, según lo comentó Parra* ...“estos vidrios parecen haber caído hoy”... . Posteriormente, en el trabajo realizado por Flórez (2000), donde se trabaja detalladamente con los pedocomponentes de los suelos y paleosuelos ándicos, entre ellos, los FM y los VVI, se comprueba y reafirma esta observación señalando que los fenocristales y los FM que acompañaban a los VVI si presentan huellas de alteración, en algunos casos bastante avanzadas, los VVI no las tienen. Dichos suelos se encuentran en condiciones ambientales caracterizadas por la alta precipitación, buen drenaje, adecuada lixiviación y abundante carbón orgánico, además de estar ubicados topográficamente en relieves adecuados y muestran en todos sus componentes los diversos procesos pedogénéticos ocurridos durante su evolución.

Como consecuencia de lo anterior, los VV si se alteran, pero no a la velocidad que lo hacen los demás componentes de las cenizas; sin embargo, como al momento de evaluar la mineralogía en un Andisol, lo que se ve son los VV, a ellos, se les atribuye la formación de los mbgc. Los FM no se diferencian en estos estudios porque su reactividad es tal alta que prácticamente desaparecen en las primeras etapas de formación del Andisol, o por que una vez empiezan a disolverse, sus mismos productos (iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , principalmente) los acorazan ante la lentitud del proceso de formación del suelo para asimilarlos.

Los resultados obtenidos permiten comprobar que de los tres materiales son los FM los que más fácilmente se disuelven y, por lo tanto, los que más aportan y a mayor velocidad iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} . De los dos tipos de vidrios volcánicos, los VVC son más susceptibles a los procesos de alteración/disolución que los vidrios incoloros. La diferencia de disolución entre los tres materiales es altamente significativa. En muchos suelos volcánicos, los VVI son prácticamente inactivos, ya que su velocidad de disolución es tan baja que podrían ser considerados como un material inerte. El hecho de que sean más reactivos los FM que los VVI obedece, parcialmente, a que son sólidos altamente inestables desde el punto de vista molecular y al hacer parte del sistema magmático que fue rápidamente

enfriado, se producen numerosos sitios de nucleación de cristales limitados por el tamaño que producen numerosos microlitos y crisolitos (embriones de minerales) que tienen una interfase eléctricamente muy activa, muy heterogéneas y muy inestable, que permite la desestabilización de la estructura molecular del FM y facilita la alteración; los bordes de éstos y las superficies de los FM, altamente inestables, rugosas y muy reactivas, favorecen fuertemente la disolución de los FM. En los VV, sobre todo en los VVI, a pesar de que también son sólidos amorfos e inestables, no se presentan estos microlitos, las superficies son lisas y la meteorización es producida más por un lavado superficial y arrastre que por corrosión como ocurre en los FM.

Las evidencias más contundentes que permiten afirmar esta alteración en los FM, ocasionada por la meteorización experimental, están relacionadas con cuatro aspectos fundamentales: 1) alteración física de las superficies, 2) incremento del área superficial específica, 3) solubilidad de los materiales y, 4) la cinética.

1. Alteración física de las superficies: En cuanto al avance en la alteración superficial de los FM, los VVC y los VVI, ocurrida por la disolución experimental durante 15000 horas y con base en el estado inicial de referencia, se observa que en la medida en que transcurre el tiempo, los tres reactivos, actuando independientemente sobre los materiales, van teniendo un efecto muy agresivo sobre las superficies, formas y bordes de estos; tales efectos se miden por el tipo de marcas o huellas, la intensidad y la abundancia de ellas. En algunos granos llega a ser tan fuerte la alteración que en las superficies se desarrollan estructuras particulares que parecen corresponder a “minerales de neoformación” difícilmente identificables por su tamaño en el microscopio electrónico. En los FM se evidencian mayores marcas o rasgos de alteración; los VVC son los más afectados y en los VVI solo se manifiestan a partir del segundo ciclo y son, por lo general, leves, comparadas con las observadas en los FM y en los VVI.

2. Incremento del área superficial específica: En cuanto a la evolución del área superficial y con base en el área inicial medida en los tres materiales esta ha aumentado notoriamente durante los tres ciclos de disolución. El área superficial inicial, medida en los FM fue de $22.6225 \pm 0.622 \text{ m}^2/\text{g}$, en los VVC de $14.1725 \pm 0.2693 \text{ m}^2/\text{g}$ y en los VVI de $1.6741 \pm 0.3261 \text{ m}^2/\text{g}$. Teniendo en cuenta estos datos, de entrada puede verse que son los FM los de ma-

* Parra S. LN (1990). Grupo de Investigación en Génesis de Andisoles, UNAL, Medellín.

yor área inicial y por ende los de mayor superficie de reacción (mayor reactividad), de los VV, los VVI son los de menor área inicial, menor superficie de reacción; por tanto son menos reactivos.

3. Solubilidad de los materiales: En esta investigación se encontró que un 90% de los datos obtenidos experimentalmente de los FM, de los VVC y de los VVI, durante los tres ciclos de disolución, bajo el efecto de los tres reactivos y con sus respectivos blancos, se localizan dentro del campo de estabilidad de la imogolita en valores de pH entre 6.0-7.0, con los reactivos y, entre 5.7-7.0, con los blancos; y en valores de la actividad del H_4SiO_4 entre $10^{-3.2}$ y $10^{-4.8}$, para ambos casos, valores que están muy cercanos a los teóricos. Un 7% de los datos se localiza en el campo de estabilidad de la haloisita cuando el pH disminuye y la actividad del H_4SiO_4 aumenta y, un 3% lo hace en el de la gibsita, cuando disminuye la actividad del H_4SiO_4 . Esto significa que en todos los casos, para los tres materiales, están dadas las condiciones para que se forme imogolita (alofana-imogolita).

Los datos experimentales de esta investigación (Figura 3), se acercan bastante a los valores de la actividad del H_4SiO_4 de la imogolita. En los FM, los VVC y los VVI, bajo el efecto de los reactivos, cuando disminuye la actividad del H_4SiO_4 y aumenta la del Al^{3+} , los valores se mueven hacia los valores teóricos de la actividad de la haloisita. A medida que aumenta la actividad del H_4SiO_4 y disminuye la del Al^{3+} , los valores se acercan hacia los valores teóricos de la actividad de la imogolita como ocurre en un 85% de los datos obtenidos experimentalmente, lo que reafirma lo dicho en el sentido de que las condiciones están dadas para que se forme alofana e imogolita, es decir, el sistema tiene suficiente Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} para que se formen mbgc pero, requiere de mayor tiempo y condiciones de precipitación.

Durante los tres ciclos, la mayor disolución de los materiales, y por ende, las mayores concentraciones de los iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} se da a un rango de pH entre 6.0-7.2. Los FM son los materiales que más fácil y más rápido se disuelven, seguidos de los VVC y de los VVI; esto permite establecer la siguiente relación: FM>VVC>VVI. De los tres reactivos, el AH es el que más disuelve los materiales siendo seguido por el AA o el AO que se comportan de manera diferente; durante el primer y tercer ciclo la relación es: AH>AA>AO; en el segundo ciclo la relación es: AH>>AO>AA. En los blancos se mantiene la misma relación para los materiales pero los reactivos se comportan de forma diferente; en el primer ciclo el blanco del AA (agua) es el reactivo que más disuelve y es seguido de AH

y del AO y la relación se establece así: AA>AH>AO; en el segundo y tercero el AO es el reactivo que más disuelve y es seguido del AA; el AH es el reactivo que menos disuelve y para los dos ciclos se cumple la relación: AO>AA>AH.

De acuerdo con la Tabla 1, y bajo el efecto de los reactivos, las concentraciones más altas de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} se obtuvieron de los FM en el primer y segundo ciclos con los tres reactivos; estos valores en todos los casos estaban seguidos de los valores señalados para los VVC y estos a su vez seguidos de los de los VVI. En el tercer ciclo, las concentraciones más altas corresponden a los FM con AH y los VVC con AA y AO; las concentraciones más bajas las presentaron los VVI. Sin el efecto de los reactivos los FM siguen siendo el material que más disuelve iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} con AH en el primer y segundo ciclos; con AA en los tres ciclos y con AO solo en el segundo ciclo; siempre los FM son relevados por los VVC y al igual que bajo el efecto de los reactivos, los VVI son los que menos disuelven estos iones. En todos los ciclos se cumple que hay diferencias significativas en las concentraciones totales de los iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} entre los tres materiales y con los tres reactivos en un intervalo de confianza del 95%, Tabla 1. Las concentraciones de estos iones disminuyen con el tiempo de disolución, tanto bajo el efecto de los reactivos como con sus blancos, lo que podría indicar que: 1) los materiales se han ido agotando y ha disminuido su capacidad de disolución, 2) las especies químicas nuevas hayan sobresaturado el sistema e impidan que los materiales se disuelvan, 3) algunos de ellos se encuentren acorazados y se inactiven, 4) se haya formado una interfase entre los reactivos y la superficie de los materiales que impida su disolución, 5) el espaciado en el muestreo retarda la reactivación del sistema y, 6) pueden estar primando las reacciones de complejación y han disminuido las de hidrólisis.

Durante los tres ciclos la mayor extracción de iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} se obtuvo de los FM (en un 72%), seguida de los VVC (en un 23%) y de los vidrios incoloros (en un 5%). Los vidrios incoloros son los materiales menos solubles pero, en la medida en que aumenta el tiempo de disolución van siendo más reactivos. El AH es el reactivo que más extrae Al, luego lo hace el AO y por último, el AA. El Si se extrae más con AH, luego con AA y por último, con AO y, el Fe se extrae más con el AH, luego con el AO y por último con el AA.

Se extraen más iones de Al, Si y Fe de los FM y de los VVC. Los VVI son los materiales de los que menos se extraen estos iones; solo en el tercer ciclo con AA se extrajeron más Al y en el tercer ciclo con AA y AO se extrajeron canti-

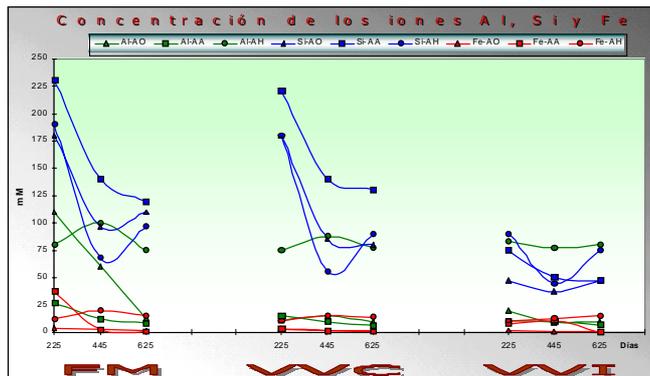


Figura 2. Concentración de los iones Al, Si y Fe extraídos de los FM, los VVC y los VVI a los 225, 445 y 625 días bajo el efecto de los AH, el AA y el AO.

dades similares de Fe a las obtenidas de los FM y de los VVC. Comparando estos resultados con los señalados en investigaciones similares como las realizadas por Besoain (1969), quien indica que a medida que aumenta el tiempo de disolución se incrementan al doble los iones disueltos principalmente de Al, Si y Fe, en esta investigación se encontró, que con el tiempo se disminuyen las concentraciones de estos iones, en el primer ciclo, cuando el sistema estuvo muy activado por la frecuencia de muestreo (cada 5 días), la masa total disuelta fue alta; en el segundo ciclo (muestreos cada 10 días), la masa total disuelta disminuyó casi a la mitad o menos y, en el tercer ciclo (muestreos cada 15 días), la cantidad de masa total disuelta se disminuyó casi a una tercera parte. Cuando el sistema se reactiva con

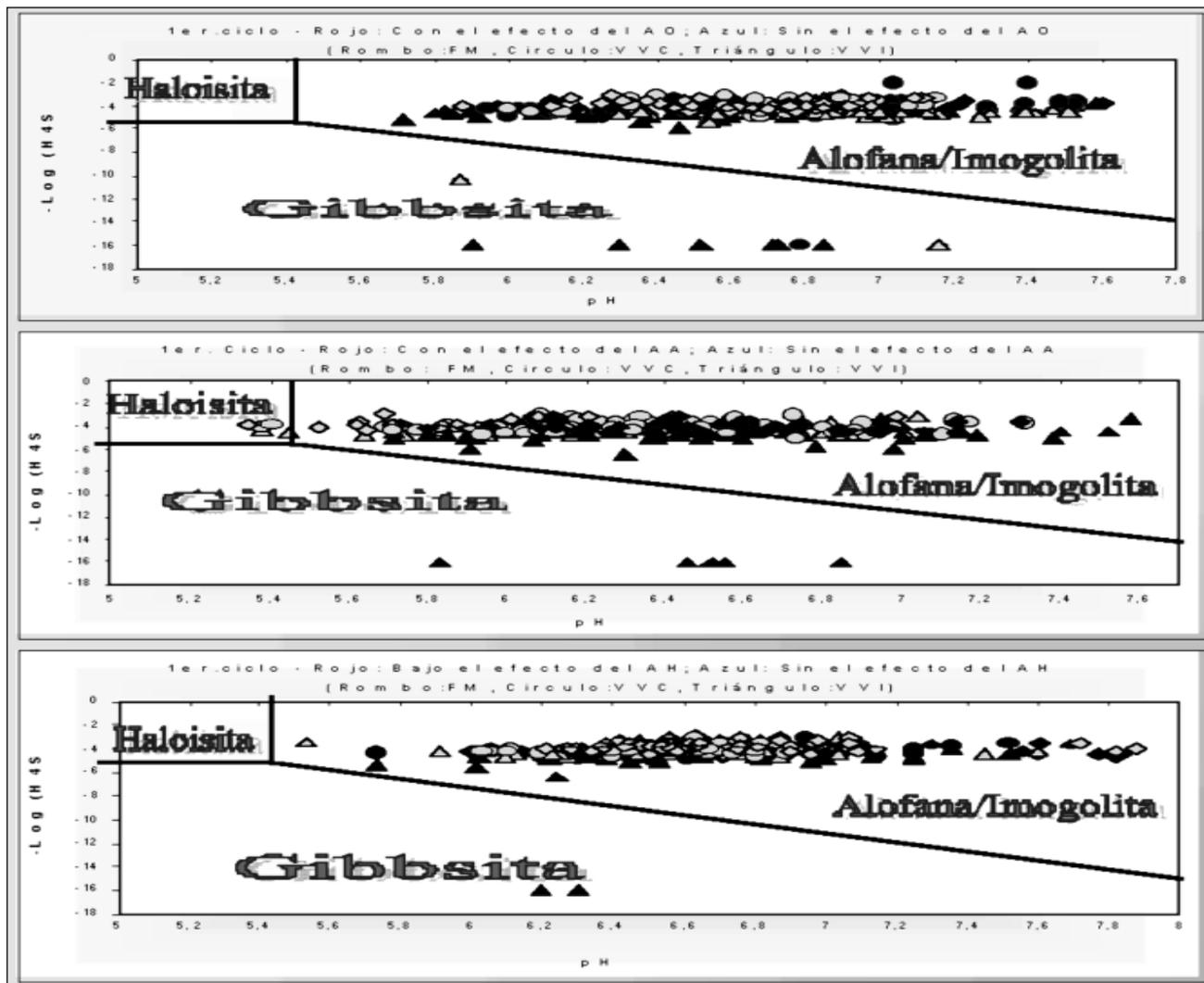


Figura 3. Diagramas de estabilidad de las actividades de los logaritmos del ácido silícico obtenidos durante la disolución en el primer ciclo (225 días) de los FM, los VVC y los VVI en AA, AH y AO.

entradas y salidas periódicas puede garantizarse una alta disolución de los materiales, como ocurrió en la CE medida en los tres materiales, bajo y sin el efecto de los reactivos, donde el comportamiento general demostró un sistema muy activo en el primer ciclo, un sistema atenuado en el segundo ciclo y un sistema atenuado al principio del tercer ciclo y ligeramente activado al final de este.

Bajo estas consideraciones puede decirse que los resultados obtenidos, en cuanto a la alteración que experimentaron los FM, los VVC y los VVI por efecto de los tres reactivos, son contundentes y acertados en cuanto a que de estos tres materiales son los FM los que responden mejor y más fácilmente a la disolución, y por ende estarán en mayor capacidad de producir mbgc.

4. La Cinética: Los diversos reactivos tienen un efecto particular sobre las constantes de velocidad de disolución de los FM, los VVC y los VVI y en la producción de los iones Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} y, no siempre es la misma. En los tres ciclos, los FM liberan iones de Al^{3+} y Si^{4+} a una velocidad mayor que la de los VVC y la velocidad de éstos es mayor que la de los VVI. Las velocidades para liberar Fe^{3+} son más altas en los VVI y en los VVC que en los FM.

De acuerdo con Zapata (2002), quien en un trabajo inédito, plantea que la formación preferencial en el suelo de los mbgc sucede, en parte, por la rápida meteorización del VV, el cual muestra menos resistencia a la meteorización química que otros minerales cristalinos (en esta investigación se observó que esta rápida meteorización se da en el primer ciclo de disolución). La forma como se meteoriza, libera sus elementos a una velocidad mayor de la que se necesita para la formación de minerales cristalinos. Como resultado, la solución del suelo se sobresatura con respecto a varios sólidos minerales pobremente ordenados. Las altas cinéticas de precipitación favorecen la formación de estas fases metaestables; con el paso del tiempo, el VV es reducido y las actividades de sus iones en la solución del suelo, producto de la meteorización, también son disminuidas; esto conlleva a la transformación de fases sólidas metaestables pobremente ordenadas a formas más estables de minerales cristalinos. En contra con la afirmación de este investigador, las tasas de disolución del VV, principalmente del VVI, son relativamente bajas y las cinéticas extremadamente lentas, y por lo general, en los VV las soluciones se encuentran insaturadas impidiendo que las fases metaestables evolucionen a formas más ordenadas.

En ninguna de las reacciones experimentales realizadas los sistemas alcanzan el equilibrio, ya que las reacciones

son energéticamente desfavorables y muy lentas; además, son sistemas abiertos en los cuales entra y sale energía constantemente, hecho que impide la precipitación. Los procesos de disolución de los FM, los VVC y los VVI, están gobernadas durante el primer ciclo por reacciones de primer orden, y de segundo orden en el segundo y tercer ciclos, lo que implica que no dependen de la concentración o que están gobernadas por procesos de difusión.

Como se pudo observar, los FM influyen más en la formación de materiales no cristalinos ($n.SiO_2Al_2O_3.n.H_2O^+$) ya que aportan mayores cantidades de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , que el VV; esto trae varias implicaciones; visibles desde los puntos de vista: 1) mineralógico y 2) genético.

1) Implicaciones mineralógicas

Las implicaciones mineralógicas están orientadas a considerar a los FM como un componente particular de las cenizas volcánicas, de acuerdo con lo que Flórez (2000), define como: fenocristales, fragmentos líticos, vidrios volcánicos y FM; éstos, al igual que los vidrios volcánicos constituyen los materiales primarios y más importantes en la formación de los materiales de bajo grado de cristalinidad, como la alofana y la imogolita. El hecho de que en los suelos ándicos los FM se presenten acorazados, no los excluye de ser considerados como uno de los componentes más importantes. Es posible que en investigaciones previas hayan sido considerados como agregados vítreos y en este caso se deberá revisar los estudios mineralógicos realizados en los casos en los que dicha apreciación haya sido tenida en cuenta para detallar estudios taxonómicos a nivel de familia.

Las razones por las cuales los fragmentos de matriz (FM) no fueron diferenciados anteriormente obedece, posiblemente, a que en los suelos derivados de cenizas volcánicas y con buen desarrollo, éstos materiales se encuentran acorazados por óxidos e hidróxidos principalmente de Fe y Mn (los FM una vez caen al suelo empiezan su proceso de alteración en la cual aportan iones al suelo, principalmente de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} pero, llega un momento en el cual esta producción es más alta que la que el sistema suelo puede asimilar; entonces empiezan a redepositarse en las superficies del fragmento hasta acorazarlo, haciéndolo inactivo e impidiendo su clasificación.

Conocer la composición de las cenizas volcánicas es crucial en la génesis de los Andisoles porque a través de ella se pueden diferenciar las dinámicas de alteración de los constituyentes y establecer cuales son los más influyentes en la formación de los mbgc.

2) *Implicaciones genéticas*

Cuando ha sido plenamente identificado un componente dentro de la parte inorgánica del suelo y se han comprobado su reactividad y su protagonismo en la formación de mbgc, resulta difícil ignorarlo. El experimento planeado en tres ciclos, con diferencias en el tiempo de muestreo, pretende estudiar la reactividad de los FM, los VVC y los VVI mediante la acción de tres reactivos AA, AH y AO. Con el objeto de explicar en forma más amplia el efecto de estos reactivos sobre la disolución de los FM, los VVC y los VVI, se compara la meteorización experimental con la que se presentaría en un suelo derivado de cenizas volcánicas, a partir de un tiempo cero (t_0) de la siguiente forma:

En la meteorización experimental se colocan 10 g de material (FM, VVC o VVI) en 200 ml de reactivo (AH, AA o AO); luego de someterlos a agitación permanente durante "5, 10 o 15 días", se extraen 100 ml para determinaciones químicas; a los 100 ml que quedan con el material se les agregan 100 ml de reactante fresco, hasta completar el volumen inicial de 200 ml de solución. El valor que se obtiene en cada muestreo no depende de los valores que anteceden o de los que se siguen las muestras independientes (en termodinámica lo que interesa es el estado inicial y el estado final; en cinética lo que interesa es el tiempo y la velocidad a la que ocurren las reacciones). Cada muestreo es una intervención de doble vía con una salida y una entrada; la salida representa una sustracción de la mitad del volumen total y de algunos de los productos de meteorización del sistema; la entrada simula, por ejemplo, el fenómeno de lluvia sobre el suelo; en este caso, una lluvia de composición, periodicidad y cantidad constante. El sistema responde a esta intervención convirtiéndola en un pulso periódico que se manifiesta como una señal visible en las diversas variables; para cada intervención periódica hay una respuesta periódica que se observa como una señal. En este caso la meteorización de los FM, los VVC o la de los VVI se mide a través de la solubilidad del Al, del Si y del Fe, del área superficial específica, de la alteración superficial de los materiales y de la medida del pH y la CE que proporcionan las condiciones ambientales o indican del ambiente en el cual se produce esta meteorización.

Para el caso de un suelo derivado de la ceniza volcánica en un tiempo cero, la meteorización de los FM y los VV estaría ayudada por varias condiciones como son: 1) alta precipitación, 2) buen drenaje que asegure un buen lavado, 3) alto contenido de materia orgánica y, 4) un relieve adecuado. Bajo estas condiciones los materiales comien-

zan a meteorizarse; en este caso el AA podría asimilarse a los aportes de lluvia, el AH podría asimilarse a los aportes de materia orgánica y el AO podría asimilarse a los aportes que hacen los microorganismos; bajo este esquema se plantea el siguiente análisis.

El primer ciclo, con muestreos espaciados cada cinco días (sistema renovado cada cinco días), podría equivaler a un suelo sometido a un clima tropical con lluvias periódicas y de igual intensidad; el resultado final, es una alta tasa de meteorización de los componentes, favorecida por una alta producción de materia orgánica que facilita los procesos de descomposición y, en menor grado por la acción de los organismos cuya actividad es relativamente baja, con respecto al efecto que tendrían los reactivos. La relación será: $AH=AA>AO$, lo que indica que bajo estas condiciones es más fuerte o ligeramente igual la acción de la materia orgánica y la del agua sobre la meteorización de los componentes de la ceniza.

El segundo ciclo, con periodos de muestreo cada 10 días, también podría equivaler a un clima tropical con lluvias frecuentes e intensas espaciadas con periodos secos; en este caso el sistema suelo estaría "atenuado"; esto permite que tanto la materia orgánica, como el agua y los organismos tengan una acción más equilibrada; al menos, los organismos pueden tener una participación más influyente en la meteorización de los minerales porque las condiciones favorecen su acción. Relacionando esto con lo observado bajo el efecto de los reactivos, este es: $AH>AO>AA$; durante este ciclo disminuye la disolución mineral porque se da una competencia entre estos (AO), el agua (AA) y la materia orgánica (AH) y los producidos por la meteorización tardan en llegar porque la competencia los vuelve lentos para disolver.

En el tercer ciclo, el muestro se da cada 15 días y podría asimilarse con un mejoramiento climático con lluvias frecuentes, intensas pero espaciadas por periodos más secos y prolongados; el sistema se comporta similar al señalado en el segundo ciclo; la participación de la vegetación (AH) sigue siendo de crucial importancia, los microorganismos, ya más adaptados (AO), disuelven componentes pero a tasas más lentas y el agua (AA) disminuye y no alcanza a ser tan agresiva como en el primer ciclo; sin embargo, durante el ciclo el efecto de los reactivos sigue la relación: $AH>AA>AO$. Es posible que el sistema haya formado minerales (de neoformación) que tengan otros requerimientos iónicos y que retracen la meteorización de los componentes primarios, o que éstos se acoracen o inactiven por la presencia de iones complejos, porque el pH no sea el

más adecuado para la disolución, o porque los agentes de meteorización hayan disminuido su poder de alteración/disolución.

Como resultado de esta analogía se plantea la siguiente consideración: a mayor número de muestreos, mayor reactivación del sistema (por el hecho de agregarle solución fresca) y a mayor reactivación del sistema, mayor disolución de los materiales. En el suelo esto se observa de la siguiente forma: a mayor precipitación (el sistema se enriquece), mayor lavado (el sistema se empobrece) y mayor meteorización. En ambos casos lo que indica el resultado es que es más eficiente la frecuencia de la intervención que la fuerza con la que esta se hace. Si esta se mantiene constante, pero se aumenta la frecuencia, se aumenta la meteorización.

Los resultados de esta investigación motivan un cambio en los planteamientos sobre los procesos de andolización, en el cual, se aprovecha el esquema presentado en el marco teórico, corregido y mostrado en la Figura 4. En este caso se considera como material parental de los Andisoles, únicamente a las cenizas volcánicas, y dentro de ellas, a los VV y a los FM. Estos materiales comparten rasgos comunes y exclusivos como el tamaño, la alta superficie específica y su estado de meteorización previo, características que los hacen muy vulnerables a la meteorización posterior, una vez son depositados. En este aspecto, para el **Soil Taxonomy** (USDA, 1988) o el Sistema **FAO** (FAO, UNESCO, 1988) hay coincidencia en cuanto a que son suelos relativamente jóvenes con propiedades únicas que los distinguen, pero hay contradicción en cuanto a lo que afirman: “...no siempre se desarrollan a partir de piroclastos como ceniza volcánica...”; dentro de la definición del Andisol involucran a las pómez, tufitas, cinders, lahar y otros que por su tamaño o forma de deposición deben soportar una fragmentación para dar paso a la meteorización, a través de la cual se producen los iones Al, Si y Fe que luego forman los mbgc; en este sentido todos los suelos que se producen a partir de otras rocas volcánicas como las ignimbritas, las andesitas, los basaltos, también serían Andisoles. Las cenizas volcánicas ayudadas por las altas precipitaciones, el buen drenaje, que asegura el lavado de bases y la presencia de carbón orgánico, se meteorizan y forman suelos bajo dos situaciones.

A $\text{pH} < 5.0$, los FM, y los VV, se meteorizan y producen cantidades apreciables de Al, Si y Fe; la materia orgánica compleja, el Al y el Fe forman complejos Al-humus y Fe-humus, y el Si, se precipita y forma ópalos o se lixivian en

condiciones de máximo lavado. Si el pH es demasiado ácido predomina la forma protonada. Esta situación se considera como antialófanica ya que impide la formación de la alofana y la imogolita.

En desarrollo de esta investigación no fue posible comprobar el citado efecto debido a que en ninguno de los sistemas establecidos, con los tres materiales y los tres reactivos, el pH fue inferior a 5.0; solo en algunas reacciones al analizar los productos de actividad iónica cuando los sistemas estaban insaturados, fue posible establecer un efecto antialófanico.

A $\text{pH} > 5.0$ estos materiales se meteorizan pero la presencia de materia orgánica no alcanza a afectar el Al ni el Fe; entonces el Al y el Si se unen y forman aluminosilicatos y el Fe forma ferrihidrita. Se pudo comprobar que debido a la meteorización de los FM y de los VV en rangos de pH entre 6.0 y 7.2, se producen cantidades suficientes de Al, Si y Fe requeridas para la formación de mbgc; de estos iones, las concentraciones más altas las presenta el Si, hecho que permitiría, si fuera el caso, que se produjeran alófanos ricos en Si (imogolitas); sin embargo, se requiere de otros factores con cambio de algunas condiciones experimentales para que se formen estos materiales.

En ambas situaciones los VV no alcanzan a disolverse totalmente y quedan en el suelo como depósitos de iones de Al, Si y Fe, esencialmente.

Aunque se trabajó con materiales volcánicos del complejo Ruiz-Tolima y del volcanismo del Combia, se considera que pertenecen a una misma provincia volcánica, que es idéntica a la que se encuentra en Sudamérica y que está genéticamente interrelacionada por conocidos procesos de diferenciación, tal como lo señalan **Harker** (1909), **Holmes** (1921) y **Fenner** (1929). Estos materiales pueden ser clasificados como traqui-dacíticos (vidrio incoloro), basaltos traqui-andesíticos (vidrio coloreado) y traqui-basaltos (FM) de acuerdo con **Le Maitre** (1984). Por tanto, los resultados obtenidos a partir de la meteorización experimental son válidos y extrapolables a todos los Andisoles que se encuentran en los Andes de América; sin embargo esta afirmación amerita una comprobación.

Conclusiones

Los FM son los materiales que presentan mayor superficie específica, mayor superficie de reacción, mayor número de rasgos de alteración superficial, como consecuencia de la disolución en AH, AA y AO, y son los que producen

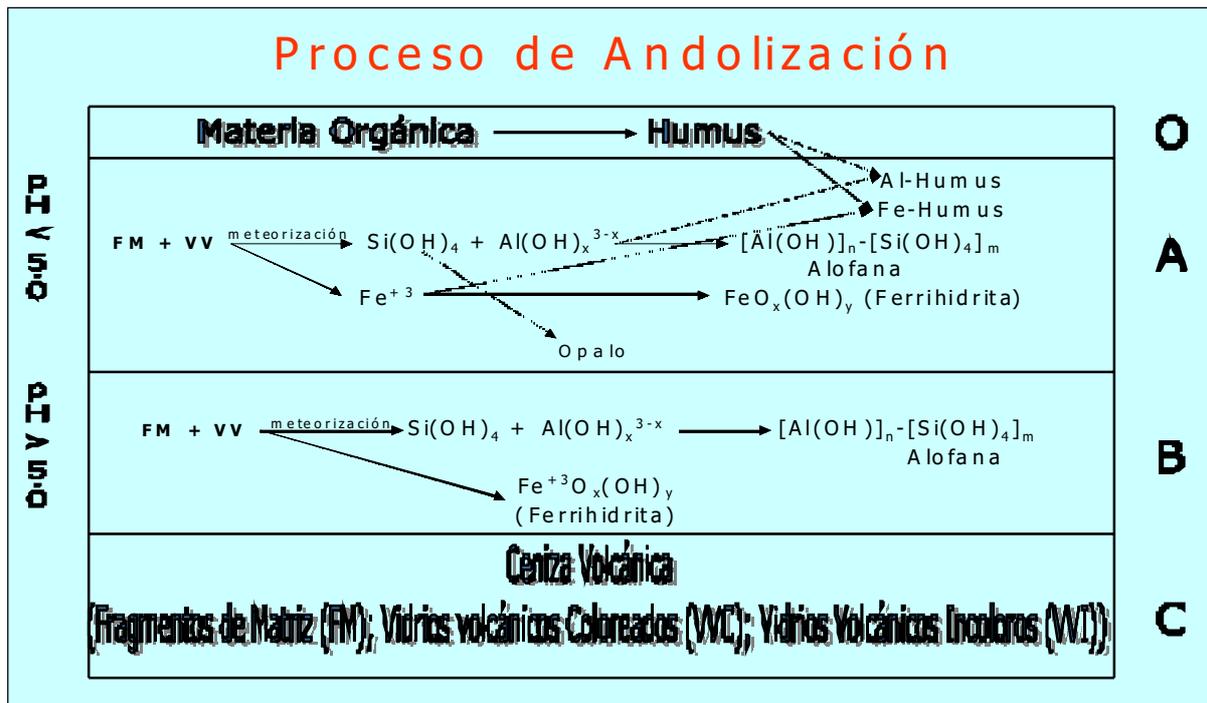


Figura 4. Proceso de andolización en los suelos derivados de ceniza volcánica.

mayores cantidades de iones de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} ; por ende, son los más susceptibles de ser meteorizados; siguen a estos los vidrios volcánicos.

Dentro de los vidrios volcánicos se diferencian los VVC y los VVI; de estos, son más susceptibles de meteorizarse los primeros y las velocidades de disolución entre ellos son bastante diferentes; en los vidrios incoloros son extremadamente lentas, por lo que son considerados como un material inerte frente a los procesos de disolución, por lo menos, en la meteorización experimental con AA, AO y AH, durante dos años.

Con el tiempo de disolución se observa un incremento en la alteración de tales materiales; muchos rasgos se multiplican y se acentúan fuertemente. En los FM se evidencian mayores marcas o rasgos de alteración y de los vidrios son más afectados los VVC que los VVI; en éstos, solo se manifiestan a partir del segundo ciclo y son, por lo general, leves, comparadas con las observadas en los FM y en los VVI. Esta meteorización se ratifica en el incremento del área superficial específica medida en los tres materiales, en los cuales aumenta notoriamente a medida que avanza el tiempo de disolución, siendo mucho mayor en los FM, luego en los VVC y por último, en los VVI.

Durante el tiempo de disolución los tres materiales presentan diferencias significativas en los promedios de la CE a un intervalo de confianza del 95%, excepto en los VVC con AA y con AO, donde no hay diferencias en los promedios de la CE en el primer y tercer ciclos bajo el efecto de los reactivos; sin dicho efecto, no hay diferencias significativas en el primer y tercer ciclos en los VVI con AA y en los VVC en el primer y segundo ciclos con AO.

El pH se incrementa para los tres materiales, que tienen diferencias significativas en los valores promedios de pH a un intervalo de confianza del 95%. Los valores de pH entre 6.2 y 7.2 son los que permiten una mayor disolución de los iones Al, Fe y Si; el AH es el reactivo que más se ajusta a estos valores de pH en los tres ciclos.

De los tres iones el Si es el de mayor concentración y generalmente proviene de los FM y de los VVC con diferencias poco significativas entre estos, pero altamente significativas con respecto a los VVI. El Al sigue en cantidad con diferencias altamente significativas entre los reactivos los materiales y los ciclos. El Fe presenta las concentraciones más bajas y también presenta diferencias altamente significativas, al igual que el Al. Las concentraciones más altas de Al, Si y Fe se observan con AH en los tres

ciclos, seguido de AA en el primer ciclo, de AO en el segundo ciclo y nuevamente de AA en el tercer ciclo.

En los tres ciclos de disolución predominan las reacciones de primer orden que indican una dependencia de la concentración y muestran que el sistema es muy activo por el tipo de muestreo, cada vez que el sistema se renueva, se aumenta la actividad del sistema y aumenta, por ende, la velocidad de disolución. Las velocidades de reacción son más altas en el primer ciclo y van disminuyendo en el segundo y tercer ciclos.

La velocidad de disolución de los materiales es: FM>VVC>VVI. El AH es el reactivo más eficiente en la extracción de Al, Si y Fe en los tres materiales, y en los tres ciclos, según la siguiente relación: FM>VVI>VVC; el AA le sigue en eficiencia solo en el segundo y tercer ciclos y AO lo hace en el segundo ciclo. Con AA y AO se cumple la siguiente relación: FM>VVC>VVI.

La extracción de Si no tiene un patrón de disolución definido; en el primer ciclo se extrae más Si con AA, en el segundo ciclo con AO y en el tercero con AH, pero siempre se cumple la relación: FM>VVC>VVI; solo en el tercer ciclo, con AO, la relación se invierte de la siguiente forma: FM>VVI>VVC. El Fe se extrae más en todos los ciclos del AH, luego del AO y por último del AA; con el AH se presenta la relación: FM>VVC>VVI; con el AO la relación es: VVI>FM>VVC y con el AA la relación es: FM>VVC>VVI. En los blancos el comportamiento es: El AO es el que más extrae Al, Si y Fe; le sigue el AA y por último, el AH; en general se extraen más iones de Al, Si y Fe de los FM y de los VVC. Los VVI son los materiales de los que menos se extraen estos iones; solo en el tercer ciclo con AA extrajo más Al y en el tercer ciclo con AA y AO extrajo cantidades similares de Fe a las obtenidas de los FM y de los VVC.

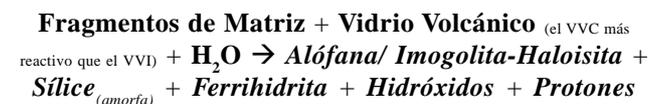
El efecto de disolución de los tres reactivos es el siguiente: en el primer ciclo: AH>AA>AO, en el segundo: AH>AO>AA y, en el tercero: AH>AA>AO; en los blancos de los reactivos la relación es la siguiente: AA>AH>AO en el primer ciclo, AO>AA>AH en el segundo y AO>AA>AH en el tercero.

La mayoría de los valores experimentales obtenidos de la disolución de los FM, de los VVC y de los VVI, se ubican dentro del campo de estabilidad de la imogolita. Cuando disminuye la actividad del H_4SiO_4 y aumenta la del Al^{3+} , los valores se mueven hacia los valores teóricos de la actividad de la haloisita. En la medida en que aumenta la actividad del H_4SiO_4 y disminuye la del Al^{3+} , los valores se acercan hacia los valores teóricos de la actividad de la imogolita, que es el mineral que presenta la menor relación

de actividades; por tanto, es el más estable, menos disuelto y con menor energía libre. La formación de la imogolita, la haloisita y la gibsita, está más controlada por la actividad del H_4SiO_4 que por la actividad del Al^{3+} . Cuando se presenta saturación, el efecto dominante es el alófanico; cuando el sistema está insaturado, el efecto dominante es el antialófanico. En todos los sistemas descritos para los tres materiales, bajo el efecto de los tres reactivos, durante el primer y segundo ciclos, se presenta alternancia de los dos efectos: alófanico y antialófanico.

En las fases acuosas, con la disolución en AH se observa un incremento relativo del índice de disolución de los materiales en los tres ciclos, seguida de AA en el primer y tercer ciclo y de AO en el segundo ciclo, bajo los efectos de los reactivos.

El modelo de reacción propuesto para los FM y los VV en los tres medios: AH, AA y AO es el siguiente:



simplificando:



Este modelo de reacción es una aproximación a la reactividad de los componentes primarios de las cenizas volcánicas; no obstante, considera los principales procesos observados experimentalmente: alteración física y química de los FM, los VVC, los VVI e incremento de la concentración de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} . La reacción de disolución de los FM y de los VV son reacciones irreversibles en condiciones ácidas cercanas a la neutralidad. La extensión del proceso, desde las condiciones iniciales de desequilibrio hasta el estado final, se evalúa en función de una coordenada temporal relacionada con el grado de avance de la reacción, en este caso, en función de la cantidad de moles disueltos del material original.

Finalmente, se acepta la hipótesis planteada que dice:

“...Los FM, provenientes de los materiales volcánicos de la Cordillera – Central colombiana son más influyentes en la formación de materiales no cristalinos ($n.SiO_2.Al_2O_3.n.H_2O^+$) ya que aportan mayores cantidades de Al^{3+} , Si^{4+} y Fe^{3+} , que el vidrio volcánico...”

Bibliografía

Alcalá de J.M., C.A. Ortiz & C.C. Gutiérrez, 2001. Clasificación de los suelos de la meseta Tarasca, Michoacán, México. En: Internet: www.chapingo.mx/terra.art227-239.pdf

- Alexander A. J. & W. Dreybrodt.**, 2002. Dissolution rates of minerals and their relation to surface morphology. In: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **66**(17): 3055-3062, 2002.
- Berrío, A.** 1997. Secuencia de meteorización química en un Andisol del Oriente Antioqueño. Trabajo de Grado, Ingeniero Químico. Universidad de Antioquia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 115 pp.
- _____, & **R. Zapata**, 2001. Estudio de la Secuencia de Meteorización Química de un Andisol. II Saturación relativa en equilibrio de disolución. *Revista ICNE. Univ. Nacional, Medellín*.
- Besoain, M. E.**, 1969. Imogolite in volcanic Soil of Chile. In: *Geoderma* **2**(2):151-169.
- _____, 1972. Mineralogía de las arcillas de los suelos derivados de ceniza volcánica. En: Panel sobre suelos derivados de cenizas volcánicas de América Latina; Turrialba, Costa Rica, 6-13 de Junio, p B1.1-B1.13.
- _____, **P., M. Peralta & M. S. Massaro**, 2002. Mineralogía y génesis de algunos suelos de cenizas volcánicas de Chiloe Continental, Chile. *Agric. Tec.* **60**(2): 127-153. <http://www.scielo.cl/scielo.php>
- Birkeland, P. W.**, 1974. *Pedology, weathering and geomorphological research.* Oxford University Press, New York.
- _____, 1980. *Weathering and Geomorphology Research.* Oxford University Press Inc. New York. 285 pp.
- Bleeker, P. & R. L. Parfitt**, 1974. Volcanic ash and its clay mineralogy at Cape Hoskins, New Britain, Papua New Guinea. *Geoderma* **11**: 123-135.
- Branauer, D. G.; P. H. Emmett & E. Teller**, 1938. Adsorption of gases in multimolecular layer. In: *Journal of the American Chemical Society.* **60**:309-319.
- Dahlgren, R. A., et al.**, 1991. Soil-forming processes in Alic Melanudands under Japanese pampas grass and oak. In: *Soil Science Society of American Journal.* **55** (1991): 1049-1056.
- _____, **F. C. Ugolini, & W. H. Casey**, 1999. Field weathering rates of Mt St. Helens tephra. In: *Geochimica et cosmochimica Acta.* **63**(65): 587-598.
- Daux, V., et al.**, 1997. Kinetic aspects of basaltic glass dissolution at 90°C: role of aqueous silicon and aluminium. In: *Chemical Geology* **142**: 109-126.
- Dietznel, M.**, 2000. Dissolution of silicates and the stability of polysilicic acid. In: *Geochimica et cosmochimica Acta.* **64**(19): 3275-3281.
- _____, & **E. Usdowski**, 1995. Depolymerization of soluble silicate in dilute aqueous solutions. In: *Colloid Polym. Steinkopff. Verlag. Sci.* **273**: 590-597.
- Eric H. O., & R. G. Sigurdur**, 2001. The mechanism, rates and consequences of basaltic glass dissolution: I. An experimental study of the dissolution rates of basaltic glass as a function of aqueous Al, Si and oxalic acid concentration at 25°C and pH 3 and 11. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **65**(21): 3671-3681.
- Eswaran H.**, 1972: Morphology of allophane, imogolite and halloysite. In: *Clay minerals* **9**: 2281-285.
- Farmer, V. C., & J. D. Russell**, 1990. The structure and genesis of allophanes and imogolite: their distribution in nonvolcanic soils. In: M.F. DeBoot, M.H.B. Hayes and A. Herbillon (Editors), *Soil Colloids and their Association in Soil Aggregates.* Proc. NATO Advances.
- Fieldes, M. & K. W. Perrott**, 1966. The nature of allophane in soils. III. Rapid field and laboratory test for allophane. *New Zealand J. of Sci.* **9**: 599-607.
- Fisher, R. V. & H. U. Schmincke**, 1984. *Pyroclastic Rocks.* Springer Verlag. Berlin. 472 pp.
- Flórez M. M. T.**, 2004. Meteorización experimental de los fragmentos de matriz y los vidrios volcánicos. Tesis Ph. D. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. 300 pp.
- _____, 2000. Génesis de suelos y paleosuelos ándicos a partir del estudio de pedocomponentes. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 190 pp.
- _____, 1987: Suelos derivados de Ceniza Volcánica, Sonsón, La Unión y San Diego. Trabajo de Grado. Ingeniera Geóloga. Facultad de Minas. Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 287 pp.
- _____, & **L. N. Parra.**, 1992. Características texturales en los componentes de las tefras del Norte de la Cordillera Central de Colombia In: *Boletín Ciencias de la Tierra* **11**: 81-104.
- González, S. L., L. N. Parra & M. T. Flórez**, 1991. Lito y pedostratigrafía preliminar para las tefras del Norte de la Cordillera Central Colombiana. In: *Boletín de Ciencias de la Tierra.* **10**: 41-75.
- _____, 1993: Andisoles fósiles en el Norte de Colombia. In: *Revista Suelos Ecuatoriales.* **23**(1-2): 31-44.
- Gustafsson, J. P.** 2001. Modeling the acid-base properties and metal complexation of humic substances with the Stockholm Humic Model. *J. Colloid Interface Sci* **244**: 102-112.
- Hamilton J. P., C. G. Pantano, & S.L. Brantley**, 2000. Dissolution of albite glass and crystal. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **64**(15): 2603-2615.
- Harker A., 1909**, citado por W. E. Stephens, & A.N. Halliday, 1979. Compositional variation in the Galloway plutons. In: Atherton, M. P. and Tarney, J., "*The origin of granite batholiths: Geochemical evidence*", Shiva Geology Series, Nantwich England, 9-17.
- Heiken G., & K. Wohletz.**, 1985. Volcanic ash. Univ. of California. Press, Berkeley. C.C. In: *Encyclopedia of volcanoes.* Ed. Haraldur Sigurdsson. Wiley N.Y. p. 1155.
- Henmi, T. & K. Wada.**, 1976. Morphology and composition of allophane. *Am. Miner.* **61**: 379-390.
- Hermelín, M.**, 1980. Clasificación de algunos minerales con base en su resistencia a la meteorización química en condiciones tropicales húmedas. Inédito. Medellín 117 pp.
- Holmes.**, 1921. Citado por E. E. Stephens, and A. N. Halliday., 1979: Compositional variation in the Galloway plutons. In: Atherton, M. P. and Tarney, J., "*The origin of granite batholiths: Geochemical evidence*", Shiva Geology Series, Nantwich England, 9-17.

- Hodson M. E.**, 1999. Micropore surface area variation with grain size in weathered alkali feldspars: Implications for surface roughness and dissolution studies. In: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **62**(21/22): 3429-3435.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC**, 1991. *Genésis y taxonomía de los Andisoles Colombianos*. Investigaciones. Vol. 3. No.1. Santafé de Bogotá. 118 pp.
- Jackson, M. L.**, 1968. Weathering of primary and secondary minerals in soils. *Trans. Ins. Congr. Soil Sci.* 9th, 2, 445-455.
- Jaramillo D. F.**, 2001. *Introducción a la Ciencia del Suelo*. Libro. Facultad de Ciencias, ICNE, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- _____, 2000. Efecto del secado de las muestras sobre la extracción selectiva de Fe y Al activos en un Andisol del Norte de la Cordillera Central colombiana. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*. Medellín. **53**(2): 1077-1091.
- _____, 1995. Andisoles del Oriente Antioqueño. Caracterización química y fertilidad. Folleto. Universidad Nacional, Medellín. 35 pp.
- _____, **R. Zapata y A. Arias**, 1998. Los suelos derivados de los materiales piroclásticos de la Secuencia El Cedral, en el altiplano de San Félix, Salamina, Caldas. 22 pp. En Internet.
- Jeschke A. A., & W. Dreybrodt**, 2002. Dissolution rates of minerals and their relation to surface morphology. In: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **66**(17): 3055-3062.
- Jongmans A.**, 1994a. Inheritance of 2:1 phyllosilicates in Costa Rican Andisols. In: *Soil Sci. Soc. Am. J.* **58**: 494-501.
- Kanno, I.**, 1959. Clay minerals of volcanic ash soils and pumice in Japan. *Advance clay Sci.* Tokyo 1: 213-233.
- Kawasaki, H. & S. Aomine**, 1966. So-called 14A clay minerals in some Ando soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **12**: 144-150.
- Le Maitre, R.W.**, 1984. A proposal by the IUGS Subcommittee on the Systematics of Igneous Rock for a chemical classification of volcanic rocks based on the total alkali silica (TAS) diagram. -Austral. *Journal Earth. Sci.*, Bd. **31**: 243-255.
- Leturq G., et al.**, 1999. Initial and long-term dissolution rates of aluminosilicate glasses enriched with Ti, Ar and Nd. In: *Chemical Geology* **160**: 39-62.
- Meyer, J. D.**, 1971. Glass crust on intratelluric phenocrysts in volcanic ash as a measure of eruptive violence. *Bull. Volcanologique*, **34**: 358-368.
- Motta M.**, 1990. *Métodos analíticos del Laboratorio de suelos*. IGAC. Bogotá 502 pp.
- Nagasawa, K.**, 1978. Weathering of volcanic ash and other pyroclastic materials. In: T. Sudo and S. Shimoda (Editors), *Clays and Clay Minerals of Japan*. pp. 105-125.
- Nanzyo, M., R. Dahlgren & S. Shoji**, 1993. Chemical characteristics of volcanic ash soils. In: *Volcanic ash soils: Genesis, properties and utilization*. *Developments in Soil Science* **21**: 145-187.
- Neall, V.E.**, 1977. Genesis and weathering of Andisols in Taranaki, New Zealand. *Soil Sci.* **123**:400-409.
- Nieuwenhuys, Jongmans & Breemen**, 1994. Citados por Besoain, M. E. 1969: En: Panel sobre suelos derivados de cenizas volcánicas de América Latina; Turrialba, Costa Rica, 6-13 de Junio, p. B1.1-B1.13.
- Oelkers E. H., & S. R. Gislason**, 2001. The mechanism, rates and consequences of basaltic glass dissolution: I. An experimental study of the dissolution rates of basaltic glass as a function of aqueous Al, Si and oxalic acid concentration at 25°C and pH=3 and 11. In: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **65**(21): 3671-3681.
- Parfitt, R. L., & T. Henmi**, 1980. Structure of some allophane from New Zealand. In: *Clays and Clays Minerals*. **28**(4): 285-294.
- Parra, L. N.; L. H. González, & M. T., Flórez**, 1991. Lito y pedostratigrafía preliminar para las tefras del norte de la Cordillera Central colombiana. En: *Boletín de Ciencias de la Tierra*. No. 10; 41-73.
- Shoji, S.**, 1983. Mineralogical properties of volcanic ash soils. In: N. Yoshinaga (Editor), *Volcanic ash soil. Genesis, Properties, Classification*. Hakuyusha, Tokyo, pp. 31-72.
- _____, 1986. Mineralogical characteristics. I. Primary minerals. In: K. Wada (Editor). *Ando Soils in Japan*, Kyushu University Press, Fukuoka, Japan, pp.21-40.
- _____, **et al.**, 1963. *Ando soil in Japan*. Ed. K. Wada. Publ. Kyushu Univ. Press. Japan. 276 pp.
- _____, **R. Dahlgren & M. Nanzyo**, 1993. Genesis of volcanic ash soils. In: *Volcanic ash soils: Genesis, properties and utilization*. *Developments in Soil Science* **21**: 37-71.
- Soil Survey Staff (USDA)**, 1998. *Keys to soil taxonomy*. 8ª. Ed. Usda. Washington D. C. 326 pp.
- Sparks R. S., et al.**, 1977. Volcanic plumes. In: *Encyclopedia of volcanoes*. Ed. Haraldur Sigurdsson. Wiley N.Y. pp 916-918.
- Sposito, G.**, 1994. *Chemical equilibria and kinetics in soils*. University of California at Berkeley. N.Y. Oxford. 268 pp.
- _____, 1981. *The thermodynamics of soil solutions*. Oxford Clarendon press. 223 pp.
- Swindale, L. D.**, 1965. The properties of soils derived from volcanic ash. Meeting on class, and corr of soils from volcanics ash. *FAO. Report, Rome* **14**: 53-55.
- Szymanski H. A.**, 1964. *Progress in Infrared spectroscopy*. **1-2**. Plenum Press. N. Y. 446 y 498 p, respectivamente.
- _____, 1977. The distinctive properties of Andosols. In: *Advances in soil science*. Edited by B.A. Stewart. Springer-Verlag. New York.
- Tadashi Yokoyama, & J. F. Banfield**, 2002. Direct determinations of the rates of rhyolite dissolution and clay formation over 52,000 years and comparison with laboratory measurements. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **66**(15): 2665-2681.
- Tippling E., C. Rey-Castro, S.E. Bryan & J. Hamilton**, 2002. Al(III) and Fe(III) binding by humic substances in freshwaters, and implications for trace metal speciation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, Elsevier Science Ltd. **66**(18): 33211-33224.
- Turner, F. J.; & J. Verhogen**, 1978. *Petrología ígnea y metamórfica*. Ed. Omega. 726 pp.
- Wada, K.**, 1980. Mineralogical characteristics of Andisols. In: *Soils with variable charge*. Edited by B.F.G. Theng. New Zealand Society of Soil Science. Lower Hutt. pp. 87-101.

- Walker, G. P.**, 1971. Grain-size characteristics of pyroclastic deposits. *J. Geol.* 79: 696-714.
- Yamada I., & S. Shoji**, 1982. Alteration of volcanic glass of recent Towada ash in different soil environments of Northeastern Japan. In: *Soil Science*. **135**(5): 316-321.
- _____, **et al.**, 2002. Speciation of aluminum in soil extracts using cation and anion exchangers followed by a flow-injection system with fluorescence detection using lumogallion. In: *Analytical Science* **18**: 788-791. The Japan Society for Analytical Chemistry.
- Yoshinaga N.**, 1962. Imogolite in some Ando Soil. In: *Soil Sci. Plant Nutri. (Japan)* **8**(3): 22-29.
- Zapata, H. R.**, 2002. Química de los procesos pedogenéticos del suelo. Escuela de Geociencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. 282 pp.
- _____, 2002. *La Solución del suelo*. Sin editar.
- _____, 2000. *La acidez del suelo*. Medellín (Colombia), Universidad Nacional de Colombia. 82 pp.

Recibido el 3 de junio de 2004.

Aceptado para su publicación el 2 de noviembre de 2005.

ESTUDIO PRELIMINAR DE ALGUNOS ASPECTOS AMBIENTALES Y ECOLÓGICOS DE LAS COMUNIDADES DE PECES Y MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN EL RÍO TUTUNENDO, CHOCÓ, COLOMBIA

por

Yenecith Torres¹, Gabriel Roldán², Sonia Asprilla³, Tulia Sofía Rivas⁴

Resumen

Torres Y., G. Roldán, S. Asprilla, T. S. Rivas: Estudio preliminar de algunos aspectos ambientales y ecológicos de las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en el río Tutunendo, Chocó, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **30** (114): 67-76. 2006. ISSN 0370-3908.

Entre junio y octubre de 2003 se llevaron a cabo estudios relacionados con aspectos ambientales y ecológicos de las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos en tres estaciones del río Tutunendo, Departamento del Chocó, Colombia. Se estudiaron algunas características y variables fisicoquímicas como conductividad, pH, oxígeno disuelto y temperatura. Se capturaron 181 individuos distribuidos en tres órdenes, siete familias y doce especies, en su orden Siluriformes [3 familias, 7 especies y 128 especímenes (70.72%)]; Characiformes [3 familias, 3 especies y 43 individuos (23.53 %)]. Los muestreos permitieron recolectar 1211 macroinvertebrados acuáticos distribuidos en los órdenes Ephemeroptera (50.28%), Odonata (11.40%), Coleoptera (8.67%), Hemiptera (8.42%), Trichoptera (7.30%), Plecoptera (5.7%), Megaloptera (3.3%), Lepidoptera (2.31%), Diptera (0.37%) y Haplotaxida (0.08%); las familias Leptophlebiidae (37.24%), Naucoridae (8.42%) y Baetidae (8%) son las más representativas en número de individuos. Se estudió la relación de macroinvertebrados acuáticos y peces mediante la abundancia de presas encontradas en

1 Auxiliar de Investigación, Trabajo de Grado Ingeniería Ambiental, Universidad Católica de Oriente, Rionegro. Correo electrónico: yene8025@yahoo.com

2 Director Sistema de Investigación y Desarrollo, Universidad Católica de Oriente. Correo electrónico: grolan@uco.edu.co

3 Vicerrectora de Investigación, Universidad Tecnológica del Chocó. Correo electrónico: saspri@hotmail.com

4 Vicerrectora Académica, Universidad Tecnológica del Chocó. Correo electrónico: tuliasofia@yahoo.com

los estómagos de las especies *Geophagus pellegrini* y *Astyanax fasciatus*; *G. pellegrini*, demostró ser zooplanctófaga con preferencia por Baetidae, Leptohiphidae, Hydrobiopsidae, Leptoceridae y Naucoridae. En el Corregimiento de Tutunendo no existen pescadores potenciales; la economía se sustenta en sistemas productivos tradicionales, basados en la agricultura.

Palabras clave: Peces, macroinvertebrados acuáticos, bioindicadores, relaciones tróficas, río Tutunendo.

Abstract

From June to October 2003 studies related to environmental and ecological aspects of fishes and macroinvertebrates in three sampling stations of Tutunendo river located in the Department of Chocó, Colombia, were carried out. Abiotic factors like conductivity, pH, oxygen and temperature were also measured. Eighty one hundred fish specimens, belonging to three orders, seven families and twelve species were collected. The order Siluriformes presented the greatest abundance (70.72%) with three families, seven species and 128 specimens, followed by Characiformes with three families, three species and 43 specimens (23.53%). At the same time 1.211 aquatic macroinvertebrates were collected represented by the orders Ephemeroptera (50.28%), Odonata (11.40%), Coleoptera (8.67%), Hemiptera (8.42%), Trichoptera (7.30%), Plecoptera (5.7%), Megaloptera (3.3%), Lepidoptera (2.31%), Diptera (0.37%) and Haplotaxida (0.08%). The families Leptophlebiidae (37.24%), followed by Naucoridae (8.42%) and Baetidae (8%) were the most represented. Relationship between fishes and macroinvertebrates as food items in *Geophagus pellegrini* and *Astyanax fasciatus* were also studied. *G. pellegrini* was zooplanktophage with preference for Baetidae, Leptohiphidae, Hydrobiosidae, Leptoceridae and Naucoridae. Finally, the present work indicated that Tutunendo town does not have potential fishery; the economy is supported in productive traditional systems based in the agriculture, complemented with fishery and extractive activities.

Key words: Fishes, aquatic macroinvertebrates, trophic relations, bioindication, Tutunendo river.

Introducción

Los ecosistemas tropicales presentan mayor diversidad que los subtropicales; en parte gracias a su mayor estabilidad climática, que ha permitido una mayor especialización trófica de las especies. Allí, el clima juega un papel importante en los procesos de dispersión y factores como la cantidad de precipitación y la reproducción, alimentación, crecimiento y temperatura, ligada con la altitud, se constituyen en los principales componentes que enmarcan los ecosistemas dulceacuícolas tropicales (Ramírez & Viña, 1998).

El estudio ecológico de los sistemas lóticos tiene como objetivo principal entender los mecanismos y procesos responsables de las diferencias y/o similitudes entre las comunidades y la relación con las características fisicoquímicas del agua donde se desarrollan (Machado & Roldán, 1981). Las principales comunidades bióticas zoológicas que se desarrollan en las aguas continentales son las de macroinvertebrados acuáticos y peces (Roldán, 1992). Estas comunidades han adquirido una creciente

importancia en los estudios de los ecosistemas acuáticos debido a que las variables fisicoquímicas sólo dan una idea puntual sobre la calidad del agua y no informan sobre las variaciones en el tiempo (Alba-Tercedor, 1996). Las comunidades acuáticas actúan como testigos del nivel de deterioro ambiental de las corrientes superficiales; en especial los macroinvertebrados fueron propuestos desde hace ya varias décadas como indicadores de calidad de aguas (Hynes, 1962; Mylinsky & Ginsburg, 1977; Hawkes, 1979). Estos organismos viven en ecosistemas lóticos o lénticos de agua dulce, adheridos a piedras, troncos y hojarascas, o enterrados en el fondo (Roldán, 1992).

Los peces de agua dulce, se adaptan mejor en aguas eutróficas y profundas (Ramírez & Viña, 1998) y sitios con variedad de hábitats, donde se presenta mayor diversidad de especies y menor grado de dominancia (Barrela *et al.*, 1994). En estos hábitats se desarrollan importantes variedades morfológicas que explotan de diversos biotopos en el área (Machado-Allison & Moreno, 1993); esta dinámica podría verse afectada por las actividades

antrópicas insostenibles sobre la ictiofauna (Dahl, 1960 a).

A través de este trabajo se conoce la composición y estructura de la fauna íctica y de macroinvertebrados acuáticos, así como la calidad del agua y las relaciones tróficas de las comunidades de estudio en tres ambientes del Río Tutunendo. Con esta investigación se da inicio a una base de datos que permitirá conocer la diversidad, en el área y desarrollar futuros programas de conservación.

1. Métodos

1.1 Área de estudio

El río Tutunendo se enmarca dentro del sistema hídrico del medio Atrato. Hace parte del corregimiento del mismo nombre, el cual se encuentra ubicado a 19 km, dirección nordeste de la Ciudad de Quibdó, capital del Departamento del Chocó, sobre la vía que conduce a la Ciudad de Medellín entre los $5^{\circ} 45' N$ y $76^{\circ} 33' W$, a una altitud de 54 msnm. Se ubica en la región fitogeográfica selva pluvial central, donde se concentran la mayor pluviosidad del Departamento y una de las mayores riquezas en especies de flora a nivel mundial (Gentry, 1986). Para la realización de este trabajo se establecieron tres estaciones de muestreo localizadas en la parte media del río Tutunendo (Figura 1).

Estación I: Se localiza entre los $5^{\circ} 45' 44'' N$ y $76^{\circ} 32' 21' W$, en la desembocadura de la Quebrada Cacho de Oro. Se caracteriza por presentar abundante hojarasca, aguas muy claras y rápidas, con pocas áreas de remanso, lecho principalmente rocoso. Las riberas se encuentran ampliamente protegidas de un bosque denso. No existe una comunidad perifítica de importancia.

Estación II: Situada en la zona habitacional del corregimiento se localiza entre los $5^{\circ} 45' 45'' N$ y $76^{\circ} 33' 35'' W$, Se caracteriza por presentar aguas claras y ligeramente rápidas, lecho rocoso-arenoso y abundante hojarasca. No existe una comunidad perifítica de importancia. Cerca de la ribera en la margen izquierda crecen abundantes zingiberáceas, gramíneas, ciperáceas y marantháceas. En la margen derecha se observan asentamientos humanos, de donde se vierten aguas residuales y domésticas al río, debido a la falta de alcantarillado público.

Estación III: Situada a 20 minutos río abajo de la zona habitacional del Corregimiento de Tutunendo, se localiza entre los $5^{\circ} 45' 45'' N$ y $76^{\circ} 33' 40'' W$, en la desembocadura de la Quebrada Catugadó, curso por el que se vierten al río aguas producto del aprovechamiento minero a mediana escala. En esta zona, el río retiene en su

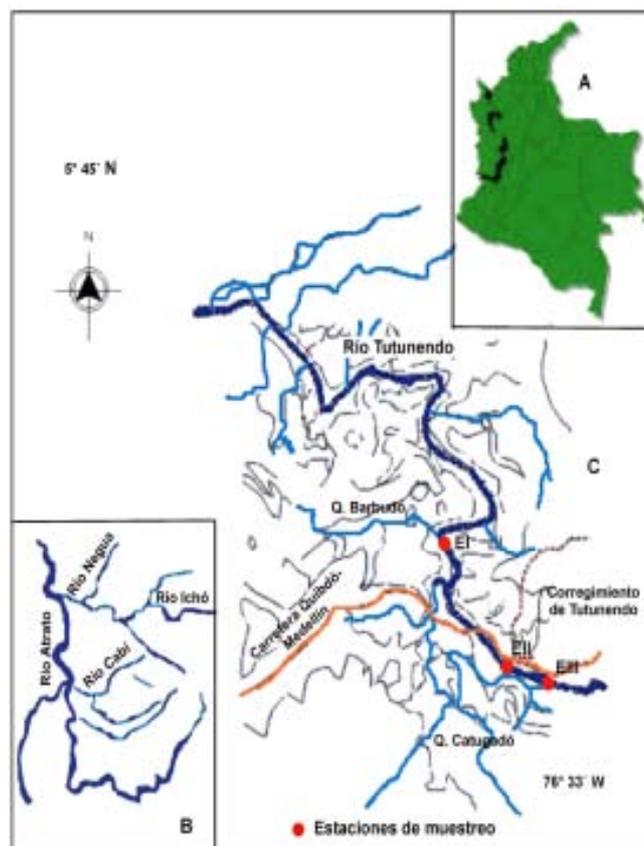


Figura 1. Localización del área de estudio. A. República de Colombia, Departamento del Chocó. B. Detalle del sistema hídrico del Medio Atrato; ríos Atrato, Neguá, Ichó y Tutunendo. C. Microcuenca del río Tutunendo y estaciones de muestreo: I. Cacho de Oro, II. Piedra del Diablo, III. Catugadó.

lecho roca, arena y grava, por la cual presenta aguas medianamente turbias.

1.2 Toma de datos

1.2.1 Características fisicoquímicas: Se registraron *in situ* el pH, la conductividad, la temperatura y el oxígeno disuelto, mediante la utilización de un Horiba multiparámetro. Además se tuvieron en cuenta los registros de pluviosidad del IDEAM para los meses del estudio.

1.2.2 Muestreo e identificación de peces: Se utilizaron atarrayas con ojo de maya de 2.3 cm; se realizaron faenas de pesca diurnas o nocturnas, dependiendo de las condiciones climáticas de la zona, con arrastres a favor y en contra de la corriente en un recorrido de 300 m de longitud. Adicionalmente se observaron algunas características del hábitat de las especies más abundantes. Los especímenes capturados se fijaron *in situ* en frascos de

vidrio con formol al 10% y fueron trasladados al Laboratorio de Zoología de la Universidad Tecnológica del Chocó (UTCH).

Al finalizar la fase de campo los peces se fijaron en alcohol al 70% y se determinaron, con el apoyo de claves, listas y descripciones (Eigenmann, 1922; Dahl, 1971; Castillo, 1981; Rivas, 1993; Galvis & Camargo, 1997).

1.2.3 Muestreo identificación de macroinvertebrados acuáticos: La recolección de macroinvertebrados acuáticos se realizó mediante una red de pantalla con ojo de malla de 1 mm aplicada a un área de 1.2 m² y con frecuencia de tres arrastres en corrientes y/o remansos. Para que las muestras fueran representativas, la recolección se complementó tomando manualmente piedras, hojas y demás sustratos para separar de ellos los organismos que presentan ganchos u otros órganos que les permiten adherirse. Las muestras recolectadas se fijaron *in situ* en frascos de plástico de 30 mm con alcohol al 70% y se trasladaron al Laboratorio de Limnología de la Universidad Tecnológica del Chocó, donde fueron identificados con la ayuda de diferentes claves taxonómicas (Novelo & González, 1986; Roldán, 1988; Merritt & Cummins, 1996). Posteriormente se trasladaron al laboratorio de Limnología de la UCO para su corroboración taxonómica.

1.2.4 Hábitos alimentarios de peces: Para conocer la relación entre los peces y los macroinvertebrados acuáticos, se seleccionaron individuos de dos especies, con hábitos alimenticios carnívoros (Dahl, 1971; Machado-Allison & Moreno, 1993; Román-Valencia, 1998; Valtierra & Schmitter, 2000; Román-Valencia & Muñoz, 2001), y que presentan importancia sociocultural para los habitantes aledaños al río. Las especies seleccionadas fueron *Geophagus pellegrini* y *Astyanax fasciatus*; de acuerdo con algunos métodos citados por Prejs & Colomine (1981) se extrajeron de los estómagos los macroinvertebrados acuáticos ingeridos como alimento. Estos organismos se almacenaron en frascos de plástico con alcohol al 70% y fueron identificados por especialistas.

1.3 Tratamiento estadístico

Se utilizó la técnica de análisis de múltiples variables para identificar asociaciones posibles entre los datos de variables fisicoquímicas, utilizando la media (m) como medida de tendencia central, la desviación estándar (S) como medida de dispersión absoluta y el coeficiente de variación de Pearson (CV) como medida de dispersión relativa. Para determinar la similitud entre las estaciones y los posibles conjuntos ictiofaunísticos y de macroinvertebrados, se procedió a realizar un Análisis de Agrupa-

miento jerárquico, utilizando el método Ward's y la Distancia Euclidiana simple en el programa Statgraphics plus versión 5.0. Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (1949), dominancia de Simpson (1945), riqueza de Margalef (1951) y equidad de Pielou (1966) para evaluar la estructura numérica de las comunidades de peces y macroinvertebrados acuáticos. La constancia de ocurrencia de peces se determinó mediante la utilización de la ecuación de Dajoz (1972). Posteriormente utilizando el análisis de componentes principales y correlación simple se determinó la dependencia o independencia lineal de cada una de las comunidades muestreadas con los factores fisicoquímicos registrados. Este análisis se realizó con la ayuda del programa Statgraphics plus versión 5.0. Finalmente se aplicó el BMWP (Biological Monitoring Working Party Store System), utilizando la adaptación de este índice para Colombia Roldán (2003), con el objeto de evaluar la calidad de las aguas de cada una de las estaciones muestreadas.

2. Resultados

2.1 Variables fisicoquímicas: ninguna de las variables presentó variaciones significativas durante los meses de estudio (Tabla 1).

El oxígeno disuelto alcanzó valores que oscilaron entre 6.3 y 7.65 mg/l. El pH registró su máximo valor en la estación III (7.67) y el mínimo en la estación I (7.08). La conductividad fue baja; se registraron los máximos valores (30 $\mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$) para las estaciones III y I y el mínimo para la estación II (20 $\mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$). Los niveles de temperatura se mantuvieron entre 24°C y 26°C y se obtuvo el mayor coeficiente de variación para la estación II (CV = 3.58) seguida de las estaciones I (CV = 3.41) y III (CV = 2.04). La variable climática pluviosidad registró un total de 12.874 mm para el año 2003 y de 6.803 mm para los meses de estudio, donde se presentan las pluviosidades más altas en octubre y julio con 1.814 mm y 1.699 mm respectivamente (IDEAM, 2003).

2.2 Fauna íctica: se capturaron 181 individuos, distribuidos en tres órdenes, cinco familias, y doce especies; el grupo más abundante lo constituyeron los peces del orden Siluriformes (seis spp, 72.93%), seguido del orden Characiformes (tres spp, 23.19%) y de los peces del orden Perciformes (dos spp, 3.31%). *Chaetostoma leucomelas* con un total de 103 individuos, fue la especie con mayor número de capturas (56.91%), siendo constante para las estaciones I y III. *Astyanax fasciatus* con treinta y cuatro individuos capturados fue accesoria para la estación II y accidental para las estaciones I y III, *Lasiancistrus caucanus* fue acci-

dental para las tres estaciones (Figura 2). En cuanto a la diversidad, la estación II con un índice de 1.47 registró la mayor diversidad de especies ícticas para el río, seguida de las estaciones I con 1.09 y III con 1.08.

En el Análisis de Componentes Principales (ACP), la primera y segunda componente explican la totalidad de

la variabilidad de los datos (CP1 = 64.25 y CP2 = 35.75). En la figura 3 se observa como la CP1 agrupa a la derecha los parámetros fisicoquímicos oxígeno disuelto, pH, temperatura y el índice de equidad y a la izquierda los índices riqueza y dominancia. La CP2 por su parte, relaciona el parámetro conductividad y el índice de diversidad y los parámetros fisicoquímicos pH, oxígeno disuelto

Tabla 1. Coeficientes de variación, medias y desviación estándar de parámetros fisicoquímicos por estaciones de muestreo en el río Tutunendo.

Variables	Estación I				Estación II				Estación III			
	Rango	% C.V	\bar{X}	Desviación estándar	Rango	% C.V	\bar{X}	Desviación estándar	Rango	% C.V	\bar{X}	Desviación estándar
pH (unidades)	7,08-7,65	2.58	7.45	0.19	7,20-7,55	1.8	7.48	0.13	7,09-7,67	2.61	7.5	0.19
Conductividad eléctrica $us.cm^{-1}$	19,1-30	18.79	20	4.1	20-23	6.02	20.5	1.26	19-30	20.03	20	4.27
Oxígeno disuelto (mg/l)	6,4-7,64	7.12	7.15	0.5	6,3-7,64	7.45	7.2	0.52	6,4-7,65	6.84	7.25	0.49
Temperatura del agua (°C)	27-26	3.41	24	0.84	24-26	3.58	25	0.89	25-26	2.04	25.3	0.52

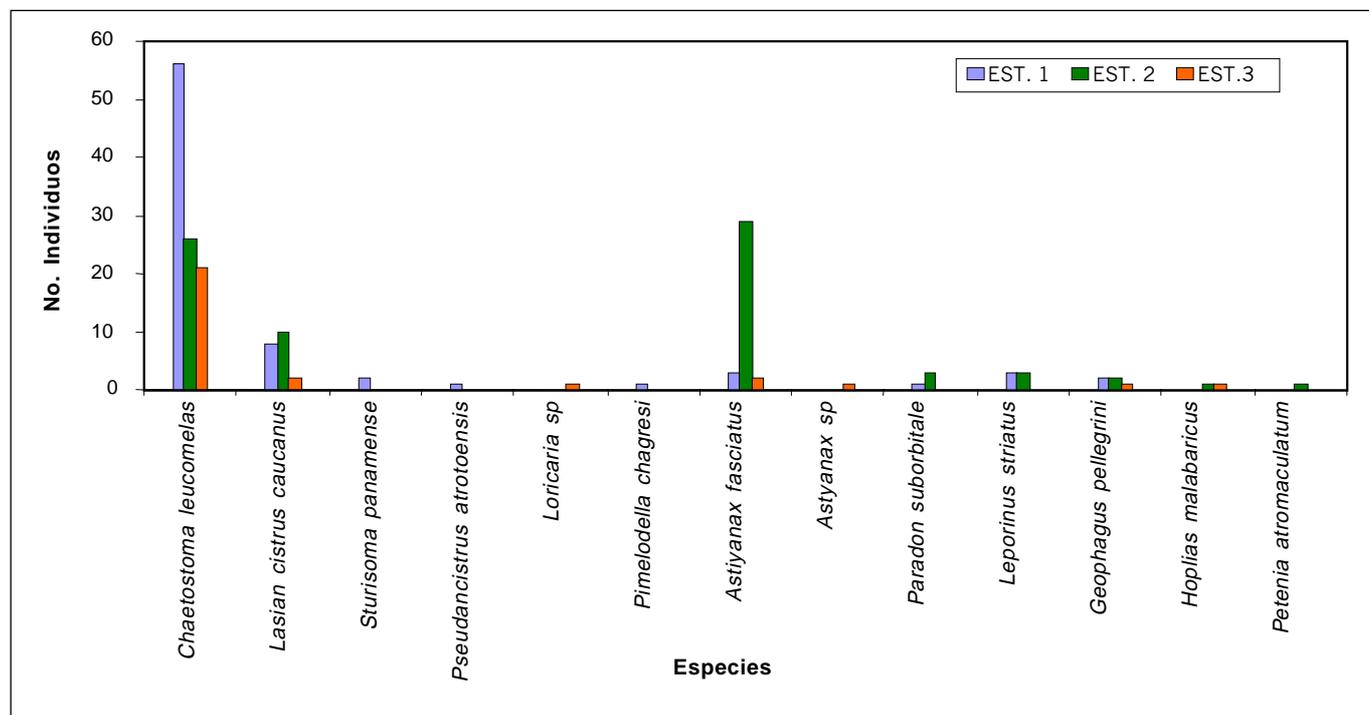


Figura 2. Abundancia de las especies ícticas recolectadas en las estaciones de muestreo en el río Tutunendo entre junio y octubre de 2003.

y temperatura. Existe relación significativa entre conductividad y diversidad ($r= 0.9998$; $p= 0.0140$) y conductividad y dominancia ($r= -1.000$; $p= 0.0$). De esta forma se expresa que un aumento en la temperatura, oxígeno disuelto y pH aumenta la equidad mientras disminuye la dominancia y riqueza y viceversa; una disminución en la conductividad disminuye la diversidad de especies ícticas mientras aumenta su riqueza y dominancia y viceversa.

Las estaciones I y II fueron similares en cuanto al coeficiente de 22.34; presentaron seis especies en común, correspondientes al 50% de las registradas en este estudio. Las estaciones I y III y las estaciones II y III con solo cuatro especies en común correspondientes al 33.33%, presentaron coeficientes de 25.53. Se determinaron además los conjuntos ictiofaunísticos entre las diferentes estaciones muestreadas (Figura 4). Las especies más representativas fueron *Astyanax sp.* y *Loricaria sp.*; *Pimelodella chagresi*, *Pseudancistrus atratoensis* y *Sturisoma panamense*. Otro conjunto ictiofaunístico de importancia, lo forman las especies *Petenia atomaculatum*, *Astyanax fasciatus* y *Lasiancistrus caucanus*. Las especies menos relacionadas entre sí, en las estaciones de estudio fueron *A. fasciatus* y *Chaetostoma leucomelas*.

2.3 Macroinvertebrados acuáticos: se recolectaron 1.211 individuos distribuidos en los órdenes Ephemeroptera, Odonata, Coleoptera, Hemiptera, Trichoptera,

Plecoptera, Megaloptera, Lepidoptera y Haplotoxida (Tabla 2). Leptophebiidae fue la familia más representativa (451 individuos, 37.24%). Todas estas familias se pueden encontrar levantando piedras, ramas, hojas, troncos o mediante el empleo de mayas; los individuos de la familia Pyralidae, solo se encontraron adheridos a piedras sobre las cuales forman una tela sedosa. En cuanto a la diversidad, la estación I con un índice de 2.39 registra la mayor diversidad de macroinvertebrados para el río Tutunendo, seguida de la estación III con 2.16 y de la estación II con 2.15 de diversidad.

En el Análisis de Componentes Principales (ACP) la primera y segunda componente explican la totalidad de la variabilidad de los datos ($CP1 = 76.34$ Y $CP2 = 23.66$). La CP1 agrupa a la derecha los parámetros fisicoquímicos oxígeno disuelto, pH, temperatura y los índices de dominancia y riqueza y a la izquierda los índices equidad y diversidad. La CP2 relaciona a la derecha el parámetro oxígeno disuelto con los índices de riqueza y diversidad y el parámetro conductividad con el índice de dominancia (Figura 5). Se observa una relación significativa entre pH y equidad ($r = -0.9998$; $p = 0.0140$); y oxígeno y equidad ($r = -0.9979$; $p = 0.0408$). De esta forma se nota que un aumento en la temperatura, pH y oxígeno disuelto aumenta la dominancia de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos, mientras disminuye su equidad y diversidad y viceversa; un aumento en la

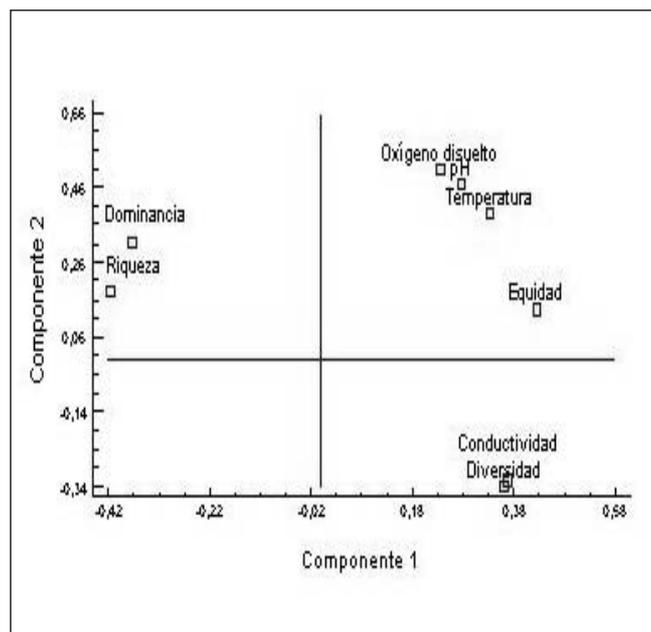


Figura 3. Análisis de componentes principales entre variables fisicoquímicas y especies ícticas.

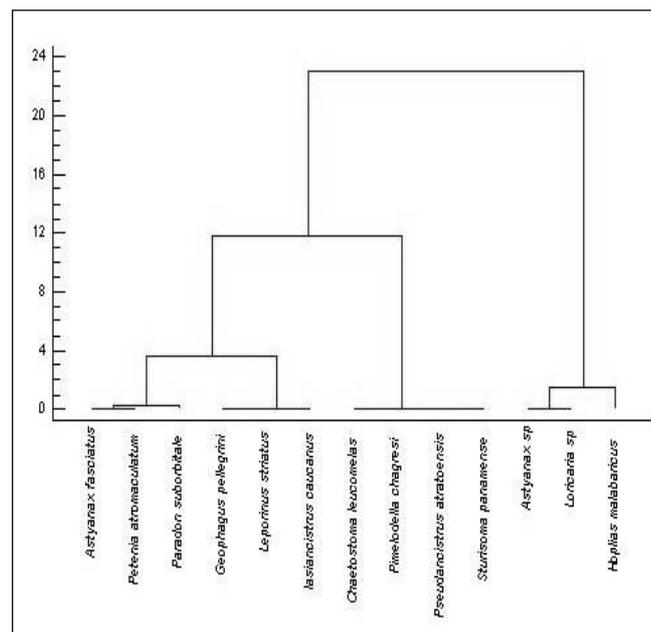


Figura 4. Dendrograma de agrupamiento. Conjuntos ictiofaunísticos por estaciones de muestreo en el río Tutunendo.

Tabla 2. Lista de macroinvertebrados acuáticos recolectados en el río Tutunendo.

Órdenes	Familias	Muestras																		Total
		M1			M2			M3			M4			M5			M6			
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Coleoptera	Elmidae	2	3	6	12	2	2	2	1	1	4	3	5	10	2	4	4	5		68
	Psephenidae	1		2	8	1	1	3			1	3	2	4		2	4			32
	Hidrophilidae																1			1
	Pyloodactylidae						2	2												4
Ephemeroptera	Baetidae	5	3	7	46	3		7		3	1	18	2	2						97
	Euthyplociidae						1													1
	Leptohyphidae	9	5	5	2	5		3		5		9	14			3				60
	Leptophlebiidae		15	11	28	8	41	70	42	18	21	72	39	66	5	15				451
Trichoptera	Hydrobiosidae		2	2		1			6			3		5	1			2		22
	Calamoceratidae	5	5		2				4	1				2						19
	Leptoceridae	9	3	1		1			2	2							1			19
	Odontoceridae				3	2	5		1		2	1		4		1		8		27
	Polycentropodidae			1																1
	Philopotamidae	1		8	9							1	2	4				2		27
Odonata	Coenagrionidae	3		3	4	10	10	4	2		5	4	2			1				48
	Platystictidae	10	3		8			1	1				1	22				8		54
	Calopterygidae						1													1
	Megapodagrionidae	3			1		13	9					1	2	2			3		34
	Gomphidae																	1		1
Megaloptera	Corydalidae			2	7	1	3	2	2	1	1	4	4	7				6		40
Hemiptera	Naucoridae	14	1	3	14	3		6	6	3	11	5	4	15	1	1	9	4	2	102
Plecoptera	Perlidae	5	2	1		1			15	1		9	5	9		4	9	8		69
Diptera	Tipulidae						1											1		2
	Chironomidae									1										1
	Ceratopogonidae							1												1
Lepidoptera	Pyralidae	2						7	1			2		16						28
Haplotaaxida			1																	1
Total		69	43	52	144	38	80	117	83	36	46	134	81	168	11	32	45	30	2	1211

conductividad disminuye la riqueza y diversidad de macroinvertebrados acuáticos.

Las estaciones II y III fueron similares, con un coeficiente de 42.89, le sigue la similitud entre las estaciones I y II con 50.62, ambas relaciones con 16 especies en común. La figura 5 muestra los conjuntos de macroinvertebrados acuáticos entre las estaciones muestreadas. Las familias más representativas fueron Calopterygidae, Chironomidae, Euthyplociidae y Polycentropodidae, las cuales se capturaron sólo en la estación III. Perlidae y Odontoceridae se presentaron en todas las estaciones pero con mayor abundancia en la estación II. Las familias menos agrupadas fueron Baetidae Calopterygidae y Calamoceratidae.

2.4 Evaluación de la calidad del agua: de las familias registradas, 37,02% presentaron valores de bioindicación BMWP entre 10 y 9; 33.8% presentan valores entre 8 y 6 y solo 22.22% puntuaciones entre 5 y 1. La estación III con 166 puntos, obtuvo el puntaje más alto, seguida de la estación I con 157 y la II con 134.

2.5 Macroinvertebrados acuáticos en la cadena trófica de *Geophagus pellegrini* y *Astyanax fasciatus*: para *Geophagus pellegrini* se analizaron cinco estómagos de los cuales se lograron extraer once macroinvertebrados acuáticos. Los resultados se muestran en la figura 7, donde se destacan las larvas de efemerópteros (familias Baetidae y Leptohyphidae) y Tricópteros (familias Hidropsychidae y

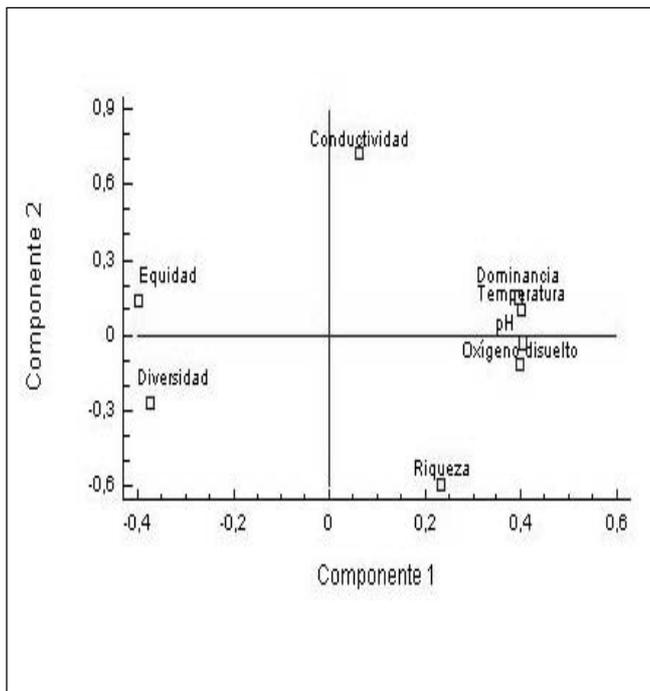


Figura 5. Análisis de componentes principales entre variables fisicoquímicas y macroinvertebrados acuáticos.

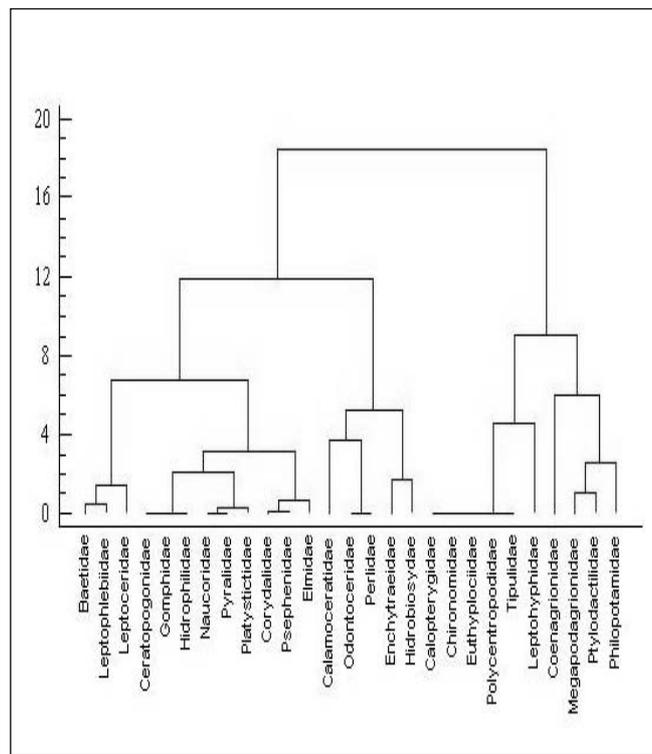


Figura 6. Dendrograma de agrupamiento. Conjuntos de macroinvertebrados acuáticos por estaciones de muestreo en el río Tutunendo.

Leptoceridae). En cuento a *Astyanax fasciatus*, se analizaron 26 estómagos, donde se encontraron pupas de dípteros.

2.6 Aspectos socioeconómicos: la agricultura y la minería son las actividades de mayor importancia en el corregimiento. Los cultivos agrícolas de caña de azúcar, arroz, plátano, banano y otras musaceas se siembran en las orillas del río Tutunendo o en los bordes de las carreteras; adicionalmente la mayoría de los habitantes tienen en sus casas huertos mixtos, donde siembran principalmente legumbres (albahaca, cebolla de rama), frutales (borojó, guanábana) y musaceas (plátano, banano). Con respecto a la minería, practican la tradicional bajo el sistema de mazamorreo; el sistema de retroexcavadora es poco utilizado. Los aparejos de pesca que más se utilizan son la atarraya, el chinchorro, el anzuelo, la flecha y el buceo; los dos primeros son utilizados en todas las épocas y estados del río. Los peces capturados son para el consumo, muy pocas veces venden el producto.

3. Discusión

Las variables pH, conductividad, oxígeno disuelto y temperatura son a menudo los parámetros a los cuales son más sensibles los organismos (Roldán, 1992). El río Tutunendo, teniendo en cuenta sus características fisicoquímicas y biológicas, posee aguas oligotróficas.

La ictiofauna en su conjunto se acomoda mejor en aguas eutróficas, donde su diversidad y abundancia aumenta. De los factores fisicoquímicos el oxígeno es la variable de mayor limitación para el desarrollo de estas especies (Ramírez & Viña, 1998); Lehmann (1999) afirma que variables como temperatura y pH influyen notablemente en la diversidad de estas comunidades. El número de especies ícticas capturadas en el río Tutunendo representan el 12.93% de las señaladas por Román-Valencia (1991) para la cuenca del río Atrato y al 42.85% de las

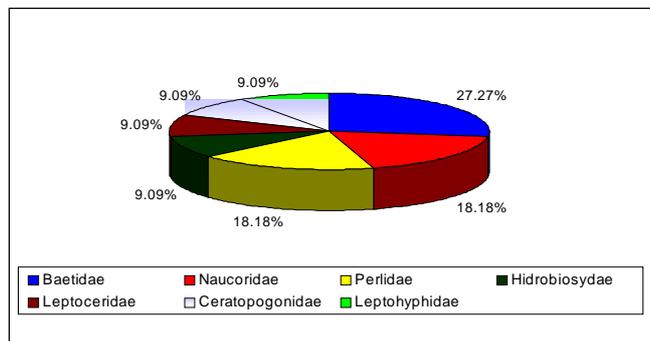


Figura 7. Frecuencia de macroinvertebrados acuáticos en el espectro trófico de la especie íctica *Geophagus pellegrini*.

registradas para el río Chajeradó, sistema del medio Atrato (**Sánchez-Botero et al.**, 2002). La dominancia de especies como *Chaetostoma leucomelas* y *Astyanax fasciatus*, se debe a que *C. leucomelas* habita fundamentalmente en ambientes lóticos (**Román-Valencia**, 1990) y está asociada a fondos rocosos de aguas poco profundas y rápidas (**Dahl**, 1971); los individuos de *A. fasciatus* pueden estar maduros durante todo el año y en invierno se da la mayor actividad reproductiva (**Mora-Jamet, et al.**, 1997); mientras que especies de la familia Pimelodidae se encuentran asociadas a fondos pero en aguas poco profundas y remansos donde la constitución es arenosa-fangosa (**Machado-Allison & Moreno**, 1993); las del género *Petenia* habitan sistemas lénticos y su presencia en aguas lóticas es temporal (**Sánchez-Botero et al.**, 2002).

Trabajos llevados a cabo por **Roldán** (1992) demuestran que los bajos valores de diversidad de macroinvertebrados acuáticos están dados por los niveles de contaminación de un cauce, pero pueden deberse también a la condición natural del mismo. **Quiñones et al.** (1998), aseguran que la diversidad depende de la pluviosidad de la zona muestreada, la cual ocasiona un aumento del río y arrastre o lavado de sustratos, siendo los Macroinvertebrados llevados río abajo. Dada la estabilidad y niveles normales de las características fisicoquímicas de las aguas del río Tutunendo durante el tiempo de muestreo, la poca intervención antrópica en el ecosistema, las características propias del lecho del río y ratificado por **Roldán et al.** (2001), que los efemerópteros y plecópteros son en general buenos indicadores de aguas limpias, se sobreentiende la dominancia de familias como Leptophlebiidae, Baetidae y Perlidae en las tres estaciones de estudio.

La economía en el corregimiento de Tutunendo se sustenta en sistemas productivos tradicionales (**Biopacífico**, 1998) basados en la agricultura, la cual se combina y complementa con actividades pecuarias y extractivas de bajo impacto, para el sustento de las familias.

Agradecimientos

Este estudio se llevó a cabo gracias a los aportes del Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico (IIAP) y la Universidad Católica de Oriente (sistema de investigación y desarrollo). Los autores agradecemos a la Universidad Tecnológica del Chocó y al Concejo Comunitario de Tutunendo por la colaboración y asistencia.

Bibliografía

Alba-Tercedor, J. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos. IV Simposio del agua en Andalucía (SIAGA) 2: 203-213.

Barrela, W. C. Beaumord & M. Petrere. 1994. Comparación de la comunidad de peces de los ríos Manso (MT) y Jacaré Pepira (Sp), Brasil. Acta Biol Venez 15 (2): 11-20.

Biopacífico, 1998. Informe final general: Los sistemas productivos tradicionales. Una opción propia de desarrollo sostenible. Tomo IV. Bogotá. MINAMBIENTE. 122 pp.

Castillo, C. L. 1981. Citas bibliográficas de los peces de las principales cuencas hidrográficas del departamento del Chocó. Anexo. Breve inventario Taxonómico de los peces del bajo San Juan. Trabajo de Grado (Biólogo) Universidad del Valle. Departamento de Biología

Dajoz, Z. Ecología General. Vozese e EDUSP, Sao Paulo. 1972.

Dahl, G. 1960a. Los peces de los ríos Colombianos. El estudio y la defensa de una gran riqueza natural. Revista Nacional de Agricultura. Bogotá. 22-24 p.

———. 1971. Los peces del Norte de Colombia. INDERENA. 66-81p. DAJOZ, Z. Ecología General. Vozese e EDUSP, Sao Paulo. 1972.

Eigenmann, C. H. 1922. C.H. The Fishes of the North Western South American. Part 1: The fresh – water fishes of northwestern South America including Colombia, Panamá, and the Pacific slopes of Ecuador and Perú, together with an appendix upon the fishes of the Río Meta in Colombia. Men Carnegie Mus., 9: 346 pp., 38 pls.

Gentry, A. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. Caldasia 15(71/75): 71-92.

Galvis, G. & J. Camargo. 1997. Peces del Catatumbo. Asociación Cravo Norte. 118 pp.

Hawekes, H. A. Invertebrates as indicators of river water quality. 1979. James A, Evison L. (Eds). Biological indicator of water quality. New York. 2-37pp.

Hynes, H. B. N. 1962. The significance of macroinvertebrates in the study of mild river pollution. Robert A (ed). Biological problems in water pollution. New York.

Ideam-Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2003. Valores totales diarios de precipitación (mm). Estación Tutunendo (Chocó).

Lehmann, P. 1999. Composición y estructura de las comunidades de peces de dos tributarios en la parte alta del río Cauca, Colombia. Cespadesia 23(73-74): 9-45.

Machado-Allison, A. & Moreno, H. 1993. Estudio sobre la comunidad de peces del río Orituco, estado Guarico, Venezuela. Parte I. Inventario, abundancia relativa y diversidad. Acta Biol. Venez. 14(4): 77-94.

Machado, T & G. Roldán. 1981. Estudio de las características fisicoquímicas y biológicas del río Anorí y sus principales afluentes. Actual Biol 10 (35): 3-19.

Margalef, R. 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. Inst. Biol. Appl. 9: 15-27.

Merritt, R. & K. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insect of North America. Third edition Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company. 441 pp.

Mora-Jamet, M., J. Cabrera, W. Alvarado. 1997. Crecimiento y maduración sexual de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae)

- en el embalse arenal, Guanacaste, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. **45**: 855-859.
- Mylistky, E. & W. Ginsburg**. 1977. Macroinvertebrates as indicators of pollution JAMER Water WKS Assoc. **69**: 538-544.
- Novelo, R. & E. González**. 1986. Descripción de las náyades de *Palaemnema desiderata* y *Palaemnema paulitayaca* (Odonata: Platystictidae). *Folio Entomológica Mexicana*. **67**: 13-24.
- Pielou, E.** 1966. *Ecological diversity*. Wiley New York. 165 pp.
- Prejs, A. & G. Colomine**. 1981. Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces. Caracas-Venezuela. 129 pp.
- Quiñones, M. L., J. J. Ramírez & A. Díaz**. 1998. Estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos derivados en la zona del ritral del río Medellín. *Actual Biol* **20**(69): 75-86.
- Ramírez, A. & G. Viña**. 1998. *Limnología Colombiana. Aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis*. Colombia. Bogotá. Editorial Panamericana. 292 pp.
- Rivas, T.** 1993. La ictiofauna de la cuenca alta del río Atrato y su estado taxonómico. Tesis (Msc Biología). Santafé de Bogotá D.C. Universidad Nacional de Colombia.
- Roldán, G.** 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Fondo FEN Colombia, Colciencias. Universidad de Antioquia. Medellín, 217 pp.
- _____. 1992. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. Universidad de Antioquia. Medellín, 529 pp.
- _____. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Propuesta para el uso del método BMWP/. Universidad de Antioquia. Medellín, 165 pp.
- Román-Valencia, C.** 1990. Hidrobiología sistema del medio Atrato. Informe Final. Lista y distribución de peces en la cuenca media del río Atrato. CODECHOCÓ, Fondo Colombiano de Investigaciones y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas". COLCIENCIAS. 187 pp.
- _____. 1991. Estudio de Algunos aspectos sociales de la pesca en la cuenca media del río Atrato, Chocó, Colombia. *Revista de Ciencias*. **5**: 97-110.
- _____. 1998. Alimentación y reproducción de *Creagrutus brevipinnis* (Pisces: Characidae) en el alto Cauca, Colombia. *Revista Biología Tropical*. **46**(3): 78-789.
- Román-Valencia, C. & A. M. Muñoz**. 2001. Alimentación y reproducción de *Bryconamericus galvisi* (Pisces: Characidae) en el alto Putumayo, Amazonía Colombiana. *Boletín Ecotrópica : Ecosistemas Tropicales*. **35**: 37-50.
- Sánchez-Botero, J.; D. Sequeira & J. Palacio**. 2002. Ictiofauna y actividad pesquera en la microcuenca del río Chajeradó, Atrato medio (Colombia). *Actual Biol* **24** (77): 157-161.
- Shannon, C & Weaver, W.** 1949. *The Mathematical theory of communication*, The University of Illinois press. Urbana . 19-27.
- Simpson, E. H.** 1945. Mesurment of diversity. *Nature*. **163** (4148): 688.
- Valtierra, T. & J. Schmitter**. 2000. Hábitos alimenticios de las mojarra (Perciformes: Cichlidae) de las lagunas Caobas, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*. **48**(2/3): 503-508.

Recibido el 3 de febrero de 2005.

Aceptado para su publicación el 6 de octubre de 2005.

GILBERTO RODRÍGUEZ (1929-2004): UN GRAN NATURALISTA

por

Héctor Suárez¹ & Ángel L. Vioria^{2,3}

Resumen

Suárez, H. & Ángel L. Vioria: Gilberto Rodríguez (1929-2004): Un gran naturalista. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 77-85. 2006. ISSN 0370-3908.

Se presenta una síntesis biográfica de Gilberto Rodríguez (1929-2004), científico venezolano que se destacó de manera protagónica en el desarrollo de las ciencias ambientales y de la carcinología, en Venezuela y América. Se incluye una lista de sus publicaciones científicas.

Palabras clave: Biografía, ciencias ambientales, Gilberto Rodríguez, historia de la carcinología.

Abstract

A biographical synthesis of the Venezuelan scientist Gilberto Rodríguez (1929-2004) is presented. He stands as a main actor in the development of the environmental sciences and carcinology in Venezuela and America. A list of his scientific publications is included.

Key words: Biography, environmental sciences, Gilberto Rodríguez, history of carcinology.

Introducción

Bien entrado el siglo XX las ciencias biológicas en Venezuela se hallaban todavía en un estado decimonónico, que se debía a las deficiencias educativas, a la inestabilidad política y al bajo nivel económico general de la población. Sólo existían tres institutos de educación superior en el país, cuyos esfuerzos se dirigían hacia la salud pública, la ingeniería y la arquitectura. Los estu-

dios biológicos y sistemáticos de la flora y la fauna nacional eran escasos y prácticamente desvinculados de las instituciones. En su gran mayoría habían estado a cargo de investigadores foráneos que, muchas veces, andaban de paso por la región.

En este escenario científico nació en Caracas Gilberto Domingo Rodríguez Ramírez, el 12 de mayo de 1929. Sus primeros años transcurrieron en la residencia familiar ca-

1 Correo electrónico: hsuarez@oikos.ivic.ve. Dirección: pie de página 3.

2 Correo electrónico: avioria@oikos.ivic.ve. Dirección: pie de página 3.

3 Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado 21827, Caracas 1020A, Venezuela. IVIC, Venezuela.

raqueña, en la postrimería del gobierno de Juan Vicente Gómez. Junto a los jóvenes de su generación presencié los avatares de la agitada vida política venezolana, y protagonizó con el resto de sus contemporáneos el ingreso tardío de la nación al estilo de vida moderno.

Rodríguez cursó estudios de educación primaria en el colegio La Salle de Caracas, donde además inició la secundaria; se graduó de Bachiller en el Liceo Andrés Bello. En 1955 optó el título de Licenciado en Ciencias en la Universidad Central de Venezuela. Antes de titularse comenzó a realizar investigaciones bajo la dirección del Dr. Diego A. Texera. Como resultado de estas primeras experiencias, publicó dos trabajos en sistemática botánica sobre las musáceas del género *Heliconia*, con la descripción de una especie de la Cordillera de La Costa (1954), y tres artículos sobre hongos mixomicetos venezolanos (1955-1957).

El salto a la biología marina

Al concluir su licenciatura optó por una beca en los Estados Unidos que le permitió realizar una maestría en biología marina en la Universidad de Miami (1957-1958). Como estudiante de maestría recibe entrenamientos como visitante en los laboratorios de la Asociación Biológica Marina del Reino Unido, en Plymouth; en la Estación Marina de la Asociación Biológica Marina Escocesa (Millport) y en el Laboratorio Marino de la Universidad de Copenhague en Dinamarca. Su tesis de maestría, titulada "The marine communities of Margarita Island", que originó la publicación homónima de 1959, es considerada el primer estudio moderno de biología marina en Venezuela. En esta Universidad actuó como científico encargado de la Expedición al Pacífico Sur (Chile).

La labor fundadora

En 1958 G. Rodríguez regresó a Venezuela y en 1959 participó en la fundación del Instituto Oceanográfico de La Universidad de Oriente, en Cumaná, donde fue designado subdirector hasta 1960.

Ese mismo año se trasladó a Caracas, donde comenzó a trabajar con Raimundo Villegas en el Departamento de Bioquímica y Biofísica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. La iniciación como investigador del IVIC fue difícil y de esto dejó constancia, así: "(...) El IVIC había sido creado con un fuerte acento en las investigaciones médicas y las ciencias que le sirven de base. Su predecesor había sido el Instituto de Investigaciones Neurológicas y Cerebrales, creado por Humberto

Fernández Morán en 1953. En 1958 este instituto había sido reorientado, con la entrada de un grupo numeroso de investigadores procedentes del Instituto de Investigaciones Médicas Luis Roche, que también traían un énfasis en la investigación médica y en el trabajo circunscrito en el laboratorio, con pequeñas excursiones fuera de él, para procurarse el material experimental. Dentro de este concepto estructural, proponer investigaciones basadas en el trabajo de campo, con las consiguientes complicaciones de excursiones, estaciones de campo, vehículos, embarcaciones, etc., era una anomalía".

Con gran empeño académico convenció a sus colegas con hechos que le permitieron ganar adeptos e instituir en Venezuela los estudios ambientales. Hacia 1963 creó un Departamento de Hidrobiología, dedicado principalmente a estudios ecológicos en el Lago de Maracaibo, con un macroproyecto financiado por el Instituto Nacional de Canalizaciones.

Las investigaciones en aquel enorme estuario se cuentan entre las grandes pasiones de su vida profesional. El esfuerzo de Gilberto Rodríguez y de sus compañeros de campo (Eduardo Ormeño y Andrés Esteves) –al recoger datos físicos, químicos y biológicos in situ, organizarlos, analizarlos, integrarlos y finalmente entenderlos como sistema ecológico– dio origen a la obra "El sistema de Maracaibo" (1973, 2000). Este es el primer estudio integral de un ecosistema regional en Venezuela, ya que hasta entonces no existían investigaciones comparables en escala, que ligaran funcionalmente la totalidad de la estructura física de una región con sus recursos biológicos. En este contexto, se puede afirmar que Rodríguez hizo aportes a escala mundial sobre el entendimiento de la ecología de estuarios.

Gilberto Rodríguez mantuvo siempre un espíritu de superación intelectual. En 1968 viajó con su familia al Reino Unido para proseguir estudios de doctorado. Poco antes había concedido las siguientes reflexiones a una revista caraqueña: "(...) ahora somos una generación sándwich, comprimida entre la generación del 28 y las nuevas generaciones juveniles que nos vienen pisando los talones (...) es extraordinario el aceleramiento de la inteligencia juvenil que se observa en Venezuela (...) contamos con jóvenes investigadores de una capacidad de trabajo y una dedicación que estimula a los profesores más antiguos (...) y esto está pasando a todos los niveles venezolanos (...). Por todo ello quiero irme a Europa este año, a ponerme al día, a refrescarme la mente con toda la nueva información científica. No quiero quedarme atrás a los muchachos (...)".

En 1970 Rodríguez recibió el título “Philosophiae Doctor” en Prifysgol Cymru University of Wales, con el trabajo titulado “Behavioural rythms in littoral prawns”. Al retornar al IVIC, él transforma el Departamento de Hidrobiología en el actual Centro de Ecología. Asumió con entusiasmo su dirección y se dedicó a reclutar un número significativo de investigadores destacados en diversos campos de las ciencias ambientales. Su objetivo fue el de conformar un grupo multidisciplinario capaz de estudiar el medio ambiente venezolano. Pocos años después, su equipo de investigadores se convertiría en referencia internacional en lo concerniente a estudios de ecología en la región neotropical.

Su pasión por el desarrollo de las ciencias ambientales en Venezuela y por la proyección internacional del Centro de Ecología del IVIC lo llevaron a asumir otros “riesgos calculados”. Es así como en 1973 promovió con ahínco ante la UNESCO la creación de un Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), con sede en el IVIC. En julio de 1973 envió desde Ginebra al Director del IVIC una comunicación en los siguientes términos: “Preliminarmente quiero hacer los siguientes comentarios. 1. El futuro Centro de Ecología Tropical, ha sido presentado por las autoridades venezolanas a la UNESCO, como un Centro Latinoamericano. Este es un error grave que debe ser corregido a la brevedad posible. Nosotros hemos hablado, y así lo ha entendido UNESCO, de un Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), que comprendería todos los países de la región tropical, incluyendo África y Asia. 2. La UNESCO tiene un intenso interés en que este centro esté en Venezuela, tanto por la solidez fiscal del país, como por la estructura científica que posee, en comparación con otros países tropicales. Se podría tomar una decisión sobre esta materia en una reunión de expertos que tendría lugar en Brasil a principios de 1974. Sin embargo, insistí en que la reunión sea antes de finalizar este año y que se realice en Venezuela...”

A finales de los noventa el Centro de Ecología se había consolidado, pero una parte importante de sus fundadores estaban jubilados o próximos a jubilarse. En aquellos momentos Rodríguez visualizó la necesidad de vincular a dos jóvenes biólogos moleculares: Ananías Escalante y Richard von Sternberg. La incorporación de estos profesionales conmocionó la institución, pues no se comprendía el papel que jugarían estos especialistas en un centro de ecología. El transcurrir del tiempo demostró que la decisión fue acertada: hoy en día el laboratorio del Dr. Escalante se destaca por una excelente producción científica y por la implementación de nuevas tecnologías y técnicas de investigación en ecología y disciplinas ambientales conexas.



Figura 1. Gilberto Rodríguez (1929-2004): un gran naturalista.

Poco tiempo después, Rodríguez consideró que la especialidad de la Biología Marina restringía los alcances del laboratorio que dirigía y, en consecuencia, comenzó la ampliación de éste con la organización de un “Laboratorio de Biología de Organismos”. Con el ingreso de cinco investigadores, se iniciaron seis líneas de investigación: comportamiento animal, biología de la conservación, ecofisiología animal, interacciones planta-animal, biología de la reproducción de plantas con flores y entomología. Su apoyo incondicional y su éxito en las gestiones administrativas, su deferencia con los jóvenes colegas, y el proporcionar ayuda en los momentos necesarios constituyen aspectos importantes que serán mejor valorados en el futuro.

Su papel en la carcinología del siglo XX

Durante su carrera en el IVIC, Rodríguez desarrolló a plenitud otra de sus pasiones profesionales: la carcinología. En esta disciplina realizó de manera genuina su vocación de taxonomo, actividad que lo llevó a convertirse en una autoridad mundial en el campo.

Inició sus estudios sobre los cangrejos de agua dulce de la región neotropical en 1965. En 1966 ya había publicado dos artículos sobre las especies de Pseudothelphusidae de Venezuela. En aquel momento la sistemática de

estos cangrejos era todavía incipiente, y se basaba principalmente en las obras de **Rathbun** (1904-1906) **Smalley** (1964) y **Bott** (1956). La contribución de Rodríguez a la sistemática carcinológica fue fundamental para los cambios de los siguientes treinta y cinco años. Propuso una nueva tribu de Pseudothelphusidae (Strengerianini, 1982), estableció nueve géneros y describió 82 nuevas especies para la ciencia, de las cuales seis son de la familia Trichodactylidae, 74 son Pseudothelphusidae, y dos son camarones de la familia Palaemonidae. Simplificó la proliferación de géneros y especies de cangrejos dulceacuícolas neotropicales, mediante el establecimiento de criterios taxonómicos y biogeográficos de mayor solidez, logrando así el compendio de la fauna continental en sus dos monografías (1982, 1992). En un trabajo sobre los centros de radiación de estos cangrejos (1986), estableció el límite norte de su distribución y planteó una hipótesis sobre la distribución geográfica de los distintos taxones hacia Las Antillas y hacia el sur del continente. En uno de sus últimos trabajos sobre los cangrejos del Perú (2004), estableció el límite sur de la distribución de los Pseudothelphusidae, cerrando de esta forma su análisis sobre esta familia. Participó con **H. Díaz** (1977) en un estudio anatómico y fisiológico que reveló por primera vez la presencia de estructuras respiratorias especializadas “pseudopulmones” en los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae.

Otro aporte importante y novedoso de la obra carcinológica de Rodríguez, fue su controversial incursión en los análisis filogenéticos. Sus propuestas fueron debatidas en revistas de altísimo impacto por detractores y defensores. Sin embargo, él prefirió mantenerse al margen, atendiendo al sabio llamado de la cautela. Gilberto Rodríguez fue siempre un profesional íntegro y caballero, apreciado por sus méritos académicos en el medio carcinológico, lo cual se ejemplifica inequívocamente en las palabras de L.B. Holthuis (en carta al director del IVIC en 1972): “(...) I have come to appreciate Dr. Rodríguez as a scientist of outstanding merit, whose work is greatly appreciated by his colleagues all over the world (...)”.

En su obra existen indicios fugaces de otros intereses intelectuales de Gilberto Rodríguez: por ejemplo, en 1993 publicó un extenso y minucioso trabajo sobre la historia de la carcinología de la región neotropical, desde 1535 a 1937, dejando inédita también una cronología de la ciencia venezolana en colaboración con A. L. Vilorio. Estos escritos representan más que una afición pasajera por la historia.

Rodríguez fue miembro permanente del consejo editorial de la revista *Crustaceana* (Leiden, Holanda) y Go-

bernador para Suramérica de “The Crustacean Society of Washington” entre 1982 y 1995. También hizo parte del comité evaluador de numerosas revistas, entre otras: *Acta Biológica Venezolana*, *Acta Científica Venezolana*, *Amazoniana*, *Anais da Academia de Ciências de Brasil*, *Aquaculture*, *Boletín del Instituto Oceanográfico (UDO-Venezuela)*, *Bulletin of The Raffles Museum*, *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*; *Inter-ciencia*; *Journal of Crustacean Biology*; *Journal of Natural History*, *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, *Proceedings of The Biological Society of Washington*, *Revista de Biología (Costa Rica)*, *Revista del Museo de Ciencias Naturales (Caracas-Venezuela)*, *Revista Técnica de Ingeniería (Universidad del Zulia, Venezuela)*.

El docente

Gilberto Rodríguez dejó profunda huella como docente y tutor. Fue profesor en la Universidad de Oriente (UDO) y docente libre; fundador de la cátedra de Biología Marina de la Universidad Central de Venezuela (UCV), a la cual se vinculó desde 1959 hasta 1978.

En las últimas décadas se dedicó a enseñar biología de estuarios y biogeografía en el postgrado en ecología del IVIC. La preparación de estos últimos cursos era un “pandemonium” para él y su asistente, pues se exigía la revisión de toda la bibliografía sobre el tema y siempre intentaba adaptar el programa a las necesidades profesionales de cada estudiante. Sostenía que en las discusiones de postgrado lo importante era tener una visión ecléctica del problema y enseñar a pensar a la gente. En su gestión educadora dirigió más de quince tesis de pre y postgrado, y fue maestro de por lo menos dos generaciones de biólogos.

Su discípula, y posteriormente colega y carcinóloga de la Universidad Nacional de Colombia, Martha Rocha Campos, se expresó de él en los siguientes términos:

Nunca olvidaré la generosidad del Dr. Rodríguez, que fue una constante a través de los años en que tuve la oportunidad de conocerlo (...). Cuando lo visité por primera vez en 1983, llevé material de Colombia y algunos especímenes resultaron ser nuevas especies. Al preparar la versión del manuscrito para su publicación le sugerí que el orden de los autores debería ser Rodríguez & Campos, pero él de manera generosa y contundente me respondió que no, que debería ser Campos & Rodríguez, por la importancia de empezar a hacerme conocer en el ámbito científico. En conjunto con sus orientaciones y enseñanzas, este hecho marcó el punto de partida para iniciarme en el área de investigación de los cangrejos de agua dulce (...).

Su labor extra-académica

Además de ser protagonista de la ciencia moderna venezolana, Rodríguez realizó actividades de gestión administrativa y labores diplomáticas. Fue miembro del Consejo Nacional de Investigaciones Agrícolas (1968-1969), representante del Ministerio de Educación ante la Junta Superior de la Universidad de Oriente (1970-1971), representante del Consejo de Desarrollo Científico de la Universidad Central de Venezuela ante el Consejo del Instituto de Zoología Tropical (1983-1985), asesor de la Gerencia de Ecología y Ambiente del Instituto Venezolano de Tecnología Petrolera (INTEVEP) (1991-1995), miembro de la Comisión re-estructuradora del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (1998), y coordinador de la Comisión de Seguimiento de Petróleos de Venezuela (PDVSA) del “Estudio integral para el rescate y saneamiento del Lago de Maracaibo” (1998). Igualmente representó a Venezuela ante las Naciones Unidas, como miembro de la delegación venezolana ante la Conferencia de los Derechos del Mar (1971-1979), donde no sólo abogó por el respeto a la soberanía nacional y a los derechos territoriales primigenios de nuestro país, sino también por un lugar digno para la investigación científica en el escenario geopolítico del mar: “... No podemos terminar, señor Presidente, sin manifestar nuestra preocupación porque un futuro acuerdo sobre el Derecho del Mar sea consistente en todas sus partes. En este sentido deseamos recordar la preocupación que diversas delegaciones, entre ellas las de China y varias naciones latinoamericanas, han manifestado al referirse a la investigación científica en la zona bajo jurisdicción del estado ribereño y en las cuales se requería la entrega de datos y muestras, la colocación a bordo de técnicos y otros mecanismos que permitieran al país ribereño la adquisición de conocimientos sobre sus aguas adyacentes. Igualmente es importante, señor Presidente, considerar las modalidades y la forma como la Autoridad que se ha de crear para los Fondos Marinos Internacionales favorecerá y promoverá el intercambio de tecnología entre los estados” (conferencia en Ginebra, 1973).

Gilberto Rodríguez falleció el 16 de mayo de 2004, en Caracas. Le sobreviven su esposa, cinco hijas, un hijo, diez nietos y numerosos profesionales que agradecidos crecieron bajo su sombra.

Contribuciones de G. Rodríguez

Se excluyen artículos de divulgación científica e informes técnicos.

Libros

- Rodríguez, G.**, 1973. El sistema de Maracaibo. Biología y ambiente. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 1-395.
- _____, 1980. Los crustáceos decápodos de Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 1-494.
- Hurlbert, S. H., Rodríguez, G. & N. Días dos Santos** 1981. Aquatic biota of Tropical South America, San Diego State University Press, San Diego, **XI**: 1-298, **XII**: 1-323.
- Rodríguez, G.**, 1982. Les crabes deau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. *Fauna Tropicale*, **22**: 1-223.
- _____, 1992. The freshwater crabs of America. Family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. *Fauna Tropicale*, **31**: 1-189.
- _____, 1996. Centro de Ecología 1970-1995. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Ed. Gráficas Armitano, Caracas, 1-88.
- Miranda Rodríguez, D.; J. Rodríguez Grau; R. Restrepo M. & G. Rodríguez**, 1996. Monitoreo biológico y químico de la cuenca del río Catatumbo. *ECOPETROL*, Intevep, PDVSA, Caracas / Bogotá, 1-216.
- _____, 2000. El sistema de Maracaibo. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 1-264.
- ### Capítulos de libros
- Rodríguez, G.** 1965. Physical parameters of Maracaibo estuary and their ecological implications. In: *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute 17th Annual Session*, 42-50.
- _____, 1967. Las comunidades bentónicas. En: *Fundación La Salle de Ciencias Naturales* (ed.). *Ecología marina*. Monografía No. 14. Editorial Dossat / Talleres Gráficos Iberoamericanos, S. A., Caracas / Barcelona, 563-600.
- _____, 1969. Seasonal fluctuation and penetration of the zooplankton in the Maracaibo estuary, Venezuela. En: *Memorias del Simposio Internacional sobre Lagunas Costeras*. UNAM-UNESCO, México, D. F., 591-600.
- _____, 1970. Exposure to air of the intertidal zone in the Maracaibo estuary. In: *Proceedings of the Second International Congress on Marine Corrosion and Fouling*, Athens, 245-250.
- _____, 1972. Producción primaria. En: Gines, H. (ed.). *Carta pesquera de Venezuela. I reas del Nororiente y Guayana*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, 61-67.
- _____, 1973. Mecanismos de acción para la protección de estuarios tropicales. En: *Memoria del Simposio Internacional sobre la Protección del Medio Ambiente y los Recursos Naturales*. Instituto Italo-Latino Americano, Roma, 395-406.
- _____, 1973. The living resources of the Caribbean and the Gulf of Mexico. In: *Caribbean Study Project Working Papers. Pacem in Maribus IV*. International Ocean Institute at the Royal University of Malta, Malta, 43-66.
- _____, 1975. Some aspects of the ecology of tropical estuaries. In: Golley, F. B. & E. Medina (eds.). *Tropical ecological systems*.

- Trends in terrestrial and aquatic research. *Ecological Studies* 11. Springer-Verlag, Berlin / Heidelberg / New York, 313-333.
- _____, 1981. Decapoda. In: Hurlbert, S. H.; G. Rodríguez & N. Dias dos Santos (eds.). *Aquatic biota of Tropical South America*. San Diego State University Press, San Diego, **1**: 41-51.
- _____, 1986. Centers of radiation of freshwater crabs in the Neotropics. In: Gore, R. H. & K. L. Heck (eds.). *Biogeography of the Crustacea*. Crustacean Issues, 3. A. A. Balkema, Rotterdam / Brookfield, 51-67.
- _____, 1993. From Oviedo to Rathbun: the development of brachyuran crab taxonomy in the Neotropics (1535-1937). In: Truesdale, F. (ed.). *History of carcinology*. Crustacean Issues, 5. A. A. Balkema, Rotterdam / Brookfield, 41-73.
- _____, 1997. Trichodactylid crabs. In: Kay, R. F.; R. H. Madden; R. L. Cifelly & J. J. Flynn (eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. & London, 63-66.
- Conde, J. E. & G. Rodríguez**, 1999. Integrated coastal zone management in Venezuela: the Maracaibo system. In: Salomons, W.; R. K. Turner; L. D. Lacerda & S. Ramachandram (eds.). *Perspectives on Integrated coastal zone management*. Environmental Science Series. Springer Verlag, Berlín, 297-312.
- Rodríguez, G.** 1999. The Maracaibo system: a physical profile. In: Perillo, G.; M. Piccolo & M. Pino-Quivira (eds.). *Estuaries of South America. Their geomorphology and dynamics*. Environmental Sciences Series. Springer Verlag, Berlín, 15-34.
- _____ & **G. Febres**, 2000. Introducción. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 1-6.
- Rodríguez, G.** 2000. Fisiografía del Sistema de Maracaibo. In: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 7-19.
- _____, 2000. El plancton del Sistema de Maracaibo. In: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 61-73.
- _____ & **F. Morales**, 2000. Las comunidades bentónicas del Sistema de Maracaibo. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 75-85.
- Rodríguez, G.** 2000. Las relaciones biogeográficas del Sistema de Maracaibo. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 87-89.
- _____, 2000. El manejo de los recursos naturales del Sistema de Maracaibo. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 91-109.
- _____, 2000. El agua como recurso económico en la cuenca de Maracaibo. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 111-123.
- _____, 2000. La vegetación estuarina: algas. En: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 191-197.
- Severeyn, H. J. & G. Rodríguez**, 2000. La fauna estuarina: invertebrados. In: Rodríguez, G. (ed.). *El sistema de Maracaibo*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, 199-224.
- Rodríguez, G.** 2001. The Maracaibo system, Venezuela. In: Rodríguez, G. (ed.). *Ecological Studies* Springer-Verlag, Berlin / Heidelberg, **144**: 47-60.
- Rodríguez, G. & H. Suárez**, 2003. Crustáceos. En: Aguilera M.; A. Azocar & E. González Jiménez (eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Caracas, 288-311.
- Artículos en revistas científicas**
- Rodríguez, G.** 1954. Sobre *Heliconia latispatha* Benthams y una especie no descrita confundida con ella. *Acta Biológica Venezuelica*, Caracas, **1(12)**: 209-212.
- _____, 1954. Revisión del género *Heliconia* en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, Caracas, **15(81)**: 117-130.
- _____, 1955. Adiciones a los Myxomycetes de Venezuela. *Boletín del Museo de Ciencias Naturales*, Caracas, **1(1)**: 83-88.
- _____, 1955. Revisión del género *Isoetes* en Venezuela. *Boletín del Museo de Ciencias Naturales*, Caracas, **1(2)**: 53-59.
- _____, 1957. Nuevas adiciones a los Myxomycetes de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, Caracas, **2(13)**: 135-138.
- _____, 1959. The marine communities of Margarita Island, Venezuela. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, Coral Gables, FL, **9(3)**: 237-280.
- _____, 1963. The intertidal estuarine communities of Lake Maracaibo. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, Coral Gables, FL, **13(2)**: 197-218.
- _____, 1966a. The freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* from northern Venezuela and Trinidad. *Zoologische Mededelingen*, Leiden, **41(6)**: 111-135.
- _____, 1966b. Three new species of *Pseudothelphusa* from Venezuela. *Zoologische Mededelingen*, Leiden, **41(19)**: 259-267.
- _____, 1967a. New species of *Pseudothelphusa* from the Venezuelan Andes. *Zoologische Mededelingen*, Leiden, **42(2)**: 5-10.
- _____, 1967b. Investigaciones ecológicas sobre el estuario de Maracaibo. *Acta Científica Venezolana*, Caracas, supl. **3**: 201-212.
- Rodríguez, G. & F. Manrique**, 1967. El género *Trichodactylus* en México (Brachyura, Potamonidae). *Anales del Instituto de Biología*, UNAM, México, **37(1-2)**: 183-185.
- _____ & **A. E. Smalley**, 1969. Los cangrejos de agua de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea, Brachyura). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie ciencias del mar y limnología*, México, D. F., **1**: 69-112.

- Rodríguez, G.** 1972. Ritmos y migración en los crustáceos. Acta Científica Venezolana, Caracas, **23(3)**: 84-88.
- & **E. Naylor**, 1972. Behavioural rhythms in littoral prawns. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Cambridge, **52**: 81-95.
- & **A. E. Esteves**, 1972. Una nueva especie de cangrejo de agua dulce (Decapoda, Pseudothelphusidae) del centro de Venezuela. Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas, **32(92)**: 133-137.
- Smalley, A. E. & G. Rodríguez**, 1972. Trichodactylidae from Venezuela, Colombia and Ecuador (Crustacea: Brachyura). Tulane Studies in Zoology and Botany, New Orleans, **17(3)**: 41-55.
- Rodríguez, G.** 1975. A review of Ecology of Halophytes. Scientific American, New York, **63(1)**: 111.
- & **H. Díaz**, 1977. Note sur quelques restes de crabes deau douce (Pseudothelphusidae) provenant dun Kjoekken-Moedding du Venézuéla. Crustaceana, Leiden, **33(1)**: 107-108.
- Díaz, H. & Rodríguez, G.** 1977. The branchial chamber in terrestrial crabs: a comparative study. Biological Bulletin, Woods Hole, Mass., **153**: 485-504.
- Rodríguez, G. & M. Türkay**, 1978. Die generische Status einer kolumbianischer Susswasserkrabben mit Beschreibung einer neuen Art *Neostrengeria botti* n. sp. (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). Senckenbergiana Biologica, Frankfurt a. M., **59(3/4)**: 297-306.
- Rodríguez, G.** 1980. Description préliminaire de quelques especes et genres nouveaux de Crabes deau douce de l'Amérique tropicale. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4e sér., **2**: 889-894.
- & **H. Díaz**, 1981. New species of freshwater crabs from the Andes (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). Senckenbergiana Biologica, Frankfurt a. M., **61(3/4)**: 305-312.
- Rodríguez, G.** 1982. Fresh-water shrimps (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Orinoco Basin and the Venezuelan Guayana. Journal of Crustacean Biology, Washington, D. C., **2(3)**: 378-391.
- , 1984. Ecological control of engineering works in the Maracaibo system. Water Science and Technology, Rotterdam, **16(1-4)**: 417-424.
- Campos, M. R. & G. Rodríguez**, 1984. New species of freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Colombia. Proceedings of the Biological Society of Washington, **97(3)**: 543-583.
- Rodríguez, G.** 1985. A new cavernicolous crab (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from Colombia. Bioloski Vestnik, Ljubljana, **33(2)**: 73-80.
- Campos, M. R. & G. Rodríguez**, 1985. A new species of *Neostrengeria* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) with notes on geographical distribution of the genus. Proceedings of the Biological Society of Washington, **98(3)**: 718-727.
- Ng, P. K. L. & G. Rodríguez**, 1986. New records of *Mimilambrus wileyi* Williams, 1979 (Crustacea: Decapoda: Brachyura) with notes on the systematics of the Mimilambridae Williams, 1979, and Parthenopidae MacLeay, 1838, sensu Guinot, 1978. Proceedings of the Biological Society of Washington, **99(1)**: 88-99.
- Rodríguez, G.** 1987. Structure and production in Neotropical mangroves. Trends in Ecology and Evolution, Amsterdam, **2(9)**: 264-267.
- Gamba, A. L. & G. Rodríguez**, 1987. Migratory behavior of postlarval white, *Penaeus schmitti*, and river shrimps, *Macrobrachium olfersi* and *Macrobrachium acanthurus*, in their zone of overlap in a tropical lagoon. Bulletin of Marine Science, Miami **40(3)**: 454-463.
- Campos, M. R. & G. Rodríguez**, 1988. Notes on the freshwater crabs of the genus *Moritschus* Pretzmann, 1965 (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) with description of *M. Narinnesis* from southern Colombia. Proceedings of the Biological Society of Washington, **101(3)**: 640-643.
- Rodríguez, G. & Campos, M. R.**, 1989. Cladistic relationships of freshwater crabs of the tribe Strengerianini (Decapoda: Pseudothelphusidae) from the northern Andes, with comments on their biogeography and descriptions of new species. Journal of Crustacean Biology, Washington, D. C., **9(1)**: 141-156.
- Rodríguez, G. & H. H. Hobbs, Jr**, 1989a. Freshwater crabs associated with caves in southern Mexico and Belize, with descriptions of three new species. Proceedings of the Biological Society of Washington, **102(2)**: 394-400.
- , 1989b. A new cavernicolous crab, *Zilchia falcata*, from Guatemala, with notes on the genera of Potamocarcinini (Crustacea Decapoda, Pseudothelphusidae). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4e ser, **11 (sect. A, 1)**: 183-192.
- Conde, J. E., H. Díaz & G. Rodríguez**, 1989. Crecimiento reducido en el cangrejo de mangle *Aratus pisonii* (H. Milne-Edwards) (Brachyura: Grapsidae). Acta Científica Venezolana, Caracas, **40(2)**: 159-160.
- Rodríguez, G. & J. E. Conde**, 1989. Producción primaria en dos estuarios tropicales de la costa caribeña de Venezuela. Revista de Biología Tropical, San José, Costa Rica, **37(2)**: 213-216.
- Penczak, T. & G. Rodríguez**, 1990. The use of electrofishing to estimate population densities of freshwater shrimps (Decapoda, Natantia) in a small tropical river, Venezuela. Archiv für Hydrobiologie, Stuttgart, **118(4)**: 501-509.
- Rodríguez, G. & C. Bosque**, 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n. sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni* Rodríguez, 1980, (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from a cave in the Cordillera de Perijá, Venezuela. Mémoires de Biospéologie, Moulis, **17**: 127-134.
- Scelzo, M. & G. Rodríguez**, 1991. Nuevo registro de la langosta *Enoplometopus antillensis* Lütken (Crustacea, Decapoda, Enoplometopidae) en aguas marinas venezolanas, con notas sobre la coloración del animal en vivo. Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas, **51(135-136)**: 225-233.
- Rodríguez, G. & A. L. Viloria**, 1992. *Chaceus cesarensis*, a new species of fresh-water crab (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Colombia with a key to the genus. Proceedings of the Biological Society of Washington, **105(1)**: 77-80.

- _____ & G. Pereira, 1992. New species, cladistic relationships, and biogeography of the genus *Fredius* (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from South America. *Journal of Crustacean Biology*, Washington, D. C., **12**(2): 298-311.
- Rodríguez, G. 1993. Homenaje a Ramón Margalef o el cómo y por qué de la escuela de ecología de Barcelona. *Interciencia*, Caracas, **18**: 270-271.
- Campos, M. R. & G. Rodríguez, 1993. Three new species of *Strengeriana* from Colombia (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **106**(3): 508-513.
- Rodríguez, G. 1994. A revision of the type material of some species of *Hypolobocera* and *Ptychophallus* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) in the National Museum of Natural History, Washington, D. C., with descriptions of a new species and a new subspecies. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **107**(2): 296-307.
- _____ & F. Herrera, 1994. A new troglophilic crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the stygobiont crab *Chaceus caecus* Rodríguez and Bosque, 1990 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Memoires de Biospéologie*, Moulis, **21**: 121-126.
- Rodríguez, G. & H. Suárez, 1994. *Fredius stenolobus*, a new species of freshwater crab (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from the Venezuelan Guiana. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **107**(1): 132-136.
- _____ & A. B. Williams, 1995. *Epilobocera wetherbeei*, a new species of freshwater crab (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Hispaniola. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **108**(1): 76-83.
- Ng, P. K. L. & G. Rodríguez, 1995. Freshwater crabs as poor zoogeographical indicators. *Crustaceana*, Leiden, **68**(5): 636-645.
- Campos, M. R. & G. Rodríguez, 1995. Two new species of freshwater crabs of the genus *Hypolobocera* from Colombia (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **108**(4): 649-655.
- Rodríguez, G. 1996. In Memoriam. Carlos Schubert. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos*, Caracas, **21**(2): 13-22.
- _____ & J. F. Fitzpatrick, Jr., 1996. Alfred Evans Smalley (29 February 1928-29 March 1994). *Journal of Crustacean Biology*, Washington, D. C., **16**(1): 214-215.
- Rodríguez, G. & M. R. Campos, 1998. A cladistic revision of the genus *Fredius* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowlands of South America. *Journal of Natural History*, London, **32**: 763-775.
- _____ & R. von Sternberg, 1998. A revision of the freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura) from Ecuador. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **111**(1): 110-139.
- Sternberg, R. von, N. Cumberlidge & G. Rodríguez, 1999. On the marine sister groups of the freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, Frankfurt a. M., **37**: 19-38.
- Rodríguez, G. & M. R. Campos, 2000. *Microthelphusa sucrensis*, a new species of Pseudothelphusidae (Decapoda), with notes on abnormalities in the sexual appendages of fresh-water crabs. *Journal of Crustacean Biology*, Washington, D. C., **20** (special number 2): 332-336.
- Rodríguez, G. & I. Hedstrom, 2000. The freshwater crabs of the Barquilla National Park, Costa Rica (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae), with notes on the evolution of structures for spermatophore retention. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **113**(2): 420-425.
- Rodríguez, G. 2001a. El Lago de Maracaibo como cuenca anaeróbica natural: uso de líneas de base históricas en estudios de impacto ambiental. *Interciencia*, Caracas, **26**(10): 450-456.
- _____, 2001b. New species and records of pseudothelphusid crabs (Crustacea: Brachyura) from Central America in the Museum of Natural History of Tulane University. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **114**(2): 435-443.
- Rodríguez, G. & H. Suárez, 2001. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments. *Interciencia*, Caracas, **26**(7): 282-288.
- Rodríguez, G., 2002. El naturalista Antoine Rouhaire (Hermano Nicéforo María) y el desarrollo de la zoología sistemática en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Bogotá, **26**(99): 229-237.
- Campos, M. R., C. Magalhães & G. Rodríguez, 2002. The freshwater crabs of southern Colombia and their biogeographical affinities (Brachyura: Pseudothelphusidae). *Nauplius*, Rio Grande do Sul, **10**(1): 15-25.
- Rodríguez, G., M. R. Campos & B. López, 2002. New species and new records of pseudothelphusid crabs (Crustacea: Brachyura) from Colombia. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, New Orleans, **31**(2): 1-17.
- Magalhães, C. & G. Rodríguez, 2002. The systematic and biogeographical status of *Fredius reflexifrons* (Ortman, 1897) and *Fredius fittkaui* (Bott, 1967) (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from the Amazon and Atlantic Guianas river basins. *Acta Amazonica*, Manaus, **32**(4): 677-689.
- Rodríguez, G. & B. López, 2003. Insular species of Neotropical freshwater crabs (Crustacea: Brachyura). *Journal of Natural History*, London, **37**: 2599-2614.
- _____ & H. Suárez, 2004. A revision of the freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura) from Peru with notes on the southern limits of the family. *Amazoniana*, Kiel, **18**(1/2): 11-28.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Egidio Romano, Director del IVIC, las autorizaciones necesarias para investigar el expediente académico de G. Rodríguez. Igualmente estamos muy agradecidos por la desinteresada ayuda de Jafet Nassar del centro de Ecología del IVIC, y de Martha Ro-

cha Campos de la Universidad Nacional de Colombia, quienes dieron lectura crítica a este trabajo y contribuyeron a su mejoramiento y edición final. El Departamento de Fotografía Científica del IVIC, nos permitió consultar, seleccionar y usar imágenes de su archivo histórico.

Bibliografía

- Bott, R.** 1975. Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 3. Süßwasserkrabben (Pseudothelphusa). *Senckenbergiana Biologica*, **36**(3/4): 229-242.
- Díaz, H. & G. Rodríguez** 1977. The branchial chamber of some terrestrial and semi terrestrial crabs. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **153**: 485-504.
- Rathbun, M.** 1904. Les Crabes deau douce (Potamoninidae). *Nouvelles Archives Du Muséum d'Histoire Naturelle*, **(4)6**: 225-312.
- _____, 1905. Les Crabes deau douce (Potamoninidae). *Nouvelles Archives Du Muséum d'Histoire Naturelle*, **(4)7**: 159-321.
- _____, 1906. Les Crabes deau douce (Potamoninidae). *Nouvelles Archives Du Muséum d'Histoire Naturelle*, **(4)8**: 33-72.
- Smalley, A. E.** 1964. A terminology for the gonopods of the american river crabs. *Systematic Zoology*, **13**: 8-31.

Recibido el 20 de abril de 2005.

Aceptado para su publicación el 15 de octubre de 2005.

THERMODYNAMIC MAGNITUDES OF MIXING AND SOLVATION OF ACETAMINOPHEN IN ETHANOL + WATER COSOLVENT MIXTURES

por

Jackson A. Jiménez & Fleming Martínez*

Resumen

Jiménez, J. & F. Martínez: Thermodynamic magnitudes of mixing and solvation of acetaminophen in ethanol + water cosolvent mixtures. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **30** (114): 87-99, 2006. ISSN 0370-3908.

A partir de valores de solubilidad a diferentes temperaturas mediante las ecuaciones de Gibbs y van't Hoff se calcularon las funciones termodinámicas, energía libre, entalpía y entropía, para los procesos de solución, mezcla y solvatación de acetaminofén (ACF) en mezclas cosolventes etanol + agua (EtOH + W). La solubilidad fue más alta en mezclas del 90% de EtOH a todas las temperaturas estudiadas, lo que demuestra la importancia del efecto cosolvente en este sistema. La solvatación del fármaco es mayor en la medida que se incrementa la proporción de EtOH en las mezclas. Mediante análisis de compensación entálpica-entrópica se obtuvo un comportamiento más complejo que el descrito previamente en la literatura. Desde el agua pura hasta el 10% m/m de EtOH y desde el 90% de EtOH hasta el etanol puro se encontró una conducción entrópica, mientras que en las otras mezclas se encontró conducción entálpica. Estos hechos podrían explicarse en términos de la pérdida de estructura del agua y en una disminución de la energía de cavidad en el solvente al incrementar la proporción de EtOH. Sin embargo, en las mezclas ricas en EtOH los mecanismos intermoleculares involucrados en el proceso de solución deben ser más complejos involucrando a otras propiedades fisicoquímicas.

Palabras clave: Acetaminofén, solubilidad, termodinámica de soluciones, solvatación.

Abstract

Based on van't Hoff and Gibbs equations the thermodynamic functions free energy, enthalpy, and entropy of solution, mixing and solvation of acetaminophen in ethanol + water cosolvent mixtures, were evaluated from solubility data determined at several temperatures. The solubility was greater at 90% m/m of ethanol at all temperatures studied. This result shows clearly the cosolvent

* Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Farmacia, A.A. 14490, Bogotá D.C., Colombia. Correo electrónico: fmartinezr@unal.edu.co

effect present in this system. The solvation of this drug in the mixtures increases as the ethanol proportion is also increased. By means of enthalpy-entropy compensation analysis, a more complex behavior for solution was found with respect to that exposed previously in literature. From 0% up to 10% m/m of ethanol and from 90% up to 100% of ethanol, entropy driving was found, while from 20% up to 60% of ethanol, enthalpy driving was found. These facts would be explained in terms of a losing of water-structure in addition to a diminishing in the energy required for cavity formation in the solvent for mixtures from 20% up to 60% of ethanol. Nevertheless in the ethanol-rich mixtures the intermolecular mechanisms involved in the solution process should be more complex including other physicochemical considerations.

Key words: Acetaminophen, solubility, solution thermodynamics, solvation.

Introduction

Acetaminophen is an analgesic and antipyretic drug widely used in modern therapeutics. This drug is specially indicated in the treatment of several minor diseases presented by pediatric patients (**Lund W.**, 1994; **Roberts II LJ & Morrow JD**, 2001). In the Colombian market it is commercially available as tablets, syrups and concentrates, but it is not available as parenteral products (**Rosenstein-Ster, E.**, 2004). The later products recently have been asked for by physicians and other care practitioners. Injectable homogeneous liquid formulations supply relatively high doses of drug in small volumes. For this reason, some physicochemical properties such as the solubility and the occupied volumes by the drugs and other components in the solution are very important because they facilitate the design process of pharmaceutical dosage forms (**Lund W.**, 1994; **Pérez, C. et al.**, 2003).

The solubility behavior of drugs in cosolvent mixtures is very important because cosolvent blends are frequently used in purification methods, preformulation studies, and pharmaceutical dosage forms design, among other applications (**Rubino JC.**, 1988; **Yalkowsky SH.**, 1999). Although several methods of calculating the solubility are available nowadays, these methods do not explain fully the mechanism of cosolvent action in mixtures. On the other hand, almost all of these methods in general do not consider the effect of temperature on this fundamental property. For these reasons it is important to determine systematically the solubility of drugs, in order to obtain complete information about physicochemical data for pharmaceutical systems. This information facilitates widely the labor of pharmacists associated to research and development of new products in pharmaceutical industry (**Jiménez F. & Martínez F.**, 1995). Temperature-solubility dependence permits to realize the respective thermodynamic analysis, which, at its time, permits inside the molecular mechanisms, involved toward the solution processes (**Garzón LC. & Martínez F.**, 2004).

The main objective of this study was to evaluate the effect of the cosolvent composition on solubility and solution thermodynamics of acetaminophen in ethanol + water cosolvent mixtures based on van't Hoff method, including the respective contributions by mixing and solvation of this drug toward the solution processes. Ethanol and propylene glycol are the cosolvents more widely used in the development of liquid pharmaceutical dosage forms (**Rubino, JC.**, 1988). The present investigation is a continuation and expansion of those developed with this drug by **Grant, DJW. et al.** (1984), **Etman MA. & Nagggar VF.** (1990), **Bustamante P. et al.** (1995, 1998), and **Pérez DC. et al.** (2003), among others.

Experimental

Materials

Acetaminophen USP (ACP) (**US Pharmacopeia**, 1994); absolute ethanol A.R., Merck (EtOH); distilled water (W), conductivity < 2 μ S, Laboratory of Pharmaceutics of the Universidad Nacional de Colombia; molecular sieve Merck (numbers 3 and 4); Millipore Corp. Swinnex®-13 filter units.

Solubility determinations

An excess of ACP was added to 20 mL of each cosolvent mixture evaluated in glass flasks. The cosolvent mixtures were prepared by mass in quantities close to 100.0 g varying in 10.00% m/m (Mettler Toledo PB302, sensitivity \pm 0.01 g). The solid-liquid mixtures were then stirred in a (Wrist Action, Burrel, model 75) mechanical shaker for 1 hour. Samples were then allowed to stand in (Magni Whirl Blue M. Electric Company) water baths kept at the appropriate temperature \pm 0.05°C. All samples were maintained at least for 48 hours to reach the equilibrium.

After this time the supernatant solutions were filtered (at isothermal conditions) to ensure that they were free of particulate matter before sampling. Drug concentrations

were determined by measuring refractive indexes (Abbe Carlzeiss Jena refractive meter) after appropriate dilution and interpolation from previously constructed calibration curves for ACP in each cosolvent mixture (Pérez DC., *et al.* 2003).

All the solubility experiments were repeated at least three times and the results were averaged. In order to permit conversion between molarity and mole fraction concentration scales, the density of the saturated solutions was determined with a digital density meter (DMA 4 Anton Paar, precision $\pm 0.0001 \text{ g cm}^{-3}$).

Results and discussion

In Table 1, the molecular structure of ACP and some of their physicochemical properties are summarized. The melting point and enthalpy of fusion were reported by Bustamante P. *et al.* (1995) while the enthalpy of sublimation was reported by Williams D. *et al.* (2004). Accordingly to Romero S. *et al.* (1996) this drug act in solution mainly as a Lewis acid in order to establish hydrogen bonds with proton-acceptor functional groups in the solvents (oxygen in -OH groups). Dearden JC. (1972) demonstrated that both functional groups of this drug (-NH and -OH) were involved in complex formation with the carbonyl group of antipyrine. On the other hand, ACP could also act as a proton-acceptor compound by means of its carbonyl and -OH moieties.

Ideal and Experimental Solubility of ACP

The ideal solubility of a crystalline solute in a liquid solvent can be calculated by Eq. (1):

$$\ln X_2^{\text{id}} = -\frac{\Delta H_{\text{fus}}(T_{\text{fus}} - T)}{RT_{\text{fus}}T} + \left(\frac{\Delta C_p}{R}\right) \left[\frac{(T_{\text{fus}} - T)}{T} + \ln\left(\frac{T}{T_{\text{fus}}}\right)\right] \quad (1)$$

where X_2^{id} is the ideal solubility of the solute as mole fraction, ΔH_{fus} is the molar enthalpy of fusion of the pure solute (at the melting point), T_{fus} is the absolute melting point, T is the absolute solution temperature, R is the gas constant ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), and ΔC_p is the difference between the molar heat capacity of the crystalline form and the molar heat capacity of the hypothetical supercooled liquid form, both at the solution temperature (Hildebrand JH. *et al.* 1970). Since ΔC_p cannot be easily determined experimentally, one of the following assumptions has to be made: (a) ΔC_p is negligible and can

be considered zero or (b) ΔC_p may be approximated to the entropy of fusion, ΔS_{fus} . In this investigation the latter consideration is assumed.

Table 2 summarizes the experimental solubilities of ACP, expressed in molarity and mole fraction, in addition to the ideal solubilities calculated by means of Eq. (1) from ΔH_{fus} , and T_{fus} presented in Table 1. In all cases the coefficients of variation for solubility were smaller than 2.0 %. On the other hand, Fig. 1 shows the solubility expressed in mole fraction at all temperatures evaluated. It can be seen the cosolvent effect on solubility since a maximum is obtained at 90 % m/m of EtOH at all temperatures.

The tendency obtained in mole fraction solubilities is in good agreement with that presented by Bustamante P. *et al.* (1995). It should be considered that these authors used volumetric fractions in the preparation of cosolvent mixtures while in the present work only mass fractions were used, obtaining different compositions in both investigations. It may be observed that the highest solubility value in mole fraction for ACP was obtained in the 90% m/m of EtOH mixture at 40.0°C, while the lowest value was found in water at 20.0°C.

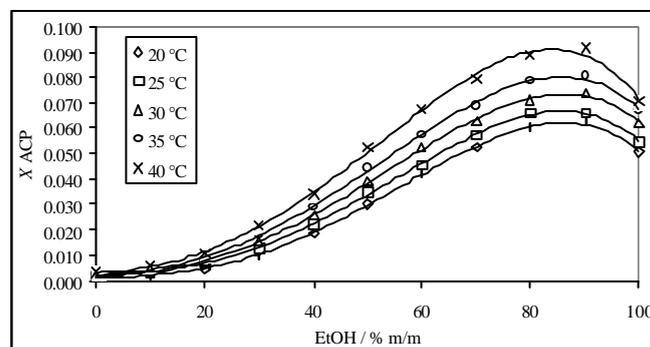


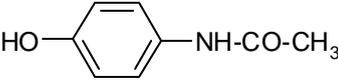
Figure 1. Solubility of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures expressed in mole fraction at several temperatures.

Thermodynamic Functions of Solution

It is well known that the making of weighted graphs based on the logarithm of solubility as a function of reciprocal absolute temperature permits to obtain the apparent enthalpic change of solution ($\Delta H_{\text{soln}}^{\text{app}}$) by means of van't Hoff equation (Eq. 2):

$$\left(\frac{\partial \ln X_2}{\partial (1/T)}\right)_p = -\frac{\Delta H_{\text{soln}}^{\text{app}}}{R} \quad (2)$$

Table 1. Some physicochemical properties of ACP.

Molecular structure (a)	Molar mass / g mol ⁻¹ (a)	Melting point / K (b)	$\Delta H_{\text{fus}} /$ kJ mol ⁻¹ (b)	$\Delta H_{\text{subl}} /$ kJ mol ⁻¹ (c)
	151.16	442.3	26.25	238.85

(a) Taken from **Budavari** et al. (2001).(b) Taken from **Bustamante** et al. (1995).(c) Taken from **Williams** et al. (2004).**Table 2.** Experimental solubility of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures expressed in molarity and mole fraction including ideal solubility at several temperatures.

EtOH / % m/m	Mol L ⁻¹ (a)				
	20.0 °C	25.0 °C	30.0 °C	35.0 °C	40.0 °C
0	0.0837	0.1015	0.1141	0.1390	0.1701
10	0.1226	0.1640	0.1909	0.2199	0.2812
20	0.2170	0.3127	0.3406	0.3914	0.474
30	0.434	0.539	0.620	0.718	0.852
40	0.685	0.795	0.903	1.019	1.174
50	0.968	1.092	1.219	1.351	1.545
60	1.178	1.262	1.415	1.537	1.750
70	1.291	1.389	1.496	1.622	1.816
80	1.297	1.401	1.494	1.618	1.797
90	1.177	1.234	1.362	1.465	1.623
100	0.826	0.886	0.993	1.062	1.115
EtOH / % m/m	Mole fraction x 10 ² (a)				
	20.0 °C	25.0 °C	30.0 °C	35.0 °C	40.0 °C
0	0.152	0.185	0.209	0.256	0.315
10	0.243	0.327	0.382	0.442	0.570
20	0.470	0.687	0.751	0.870	1.065
30	1.049	1.323	1.540	1.81	2.18
40	1.87	2.22	2.54	2.91	3.42
50	3.02	3.47	3.94	4.45	5.21
60	4.19	4.55	5.20	5.75	6.74
70	5.24	5.72	6.25	6.88	7.91
80	6.00	6.58	7.10	7.81	8.88
90	6.25	6.61	7.41	8.09	9.13
100	5.04	5.46	6.20	6.68	7.05
ideal	5.308	5.989	6.744	7.580	8.503

(a) In all cases the coefficients of variation (CV) were smaller than 2.0 %.

Nevertheless, in more recent treatments some corrections have been introduced in order to diminish the propagation of errors, and therefore, to separate the chemical effects from those due only to statistical treatments used in compensation plots. For this reason, the mean harmonic temperature (T_{hm}) is used in van' Hoff analysis. T_{hm} is calculated as (Krug RR *et al.*, 1976):

$$T_{hm} = \frac{n}{\sum_i^n (1/T)} \quad (3)$$

where n is the number of temperatures studied. In our case the T_{hm} value obtained is just 303 K. The corrected expression more widely used (Bustamante P. *et al.* 1998) is the following:

$$\left(\frac{\partial \ln X_2}{\partial (1/T - 1/T_{hm})} \right)_P = -\frac{\Delta H_{soln}^{0app}}{R} \quad (4)$$

As an example, Fig. 2 shows the modified van't Hoff plot for ACP in mixtures having 30% and 40% m/m of EtOH. In general, linear models with good correlation coefficients were obtained in all cases studied.

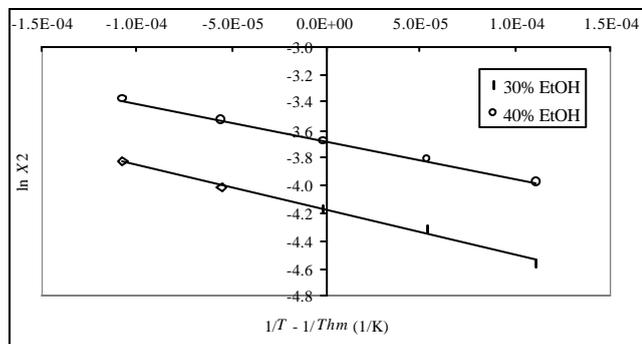


Figure 2. Temperature dependence for solubility of ACP in some EtOH + W cosolvent mixtures expressed in mole fraction.

For non-ideal solutions, the slope obtained in Eq. (4) does not give directly the heat of solution. For this reason it is necessary to consider the variation of solute thermodynamic activity (a_2) with concentration at constant temperature and pressure (Hollenbeck RG., 1980; Bustamante P. *et al.* 1998). Then, the enthalpic change of solution is calculated from:

$$\Delta H_{soln}^0 = \Delta H_{soln}^{0app} \left(\frac{\partial \ln a_2}{\partial \ln X_2} \right)_{T,P} \quad (5)$$

in which, the second term of the right side (Manzo RH & Ahumada AA., 1990; Bustamante P *et al.* 1998), is calculated by means of:

$$\left(\frac{\partial \ln a_2}{\partial \ln X_2} \right)_{T,P} = 1 - \frac{2f_2}{X_1} \ln \left(\frac{a_2^{sat}}{X_2^{sat}} \right) \quad (6)$$

The term "sat" indicates the saturation. Since in the previous equation the solute volumetric fraction (f_2) is required, then this property would be calculated from the apparent specific volume of solute (ASV_2) at saturation, and the mixture composition. ASV_2 is calculated by means of:

$$ASV_2 = \frac{m_2 + m_1(1 - SV_1 \tilde{n})}{m_2 \tilde{n}} \quad (7)$$

where, m_2 and m_1 are the masses of solute and solvent at saturation, respectively, SV_1 is the specific volume of solvent, and ρ is the solution density. Although in a more refined treatment, the partial specific volume of solute instead of ASV_2 should be used, the procedure proposed here is also adequate.

Since ACP is solid, then the thermodynamic activity at saturation is equal to ideal solubility (X_2^{id}) (Yalkowsky SH., 1999), and therefore it follows that:

$$\left(\frac{\partial \ln a_2}{\partial \ln X_2} \right)_{T,P} = 1 - \frac{2f_2}{X_1} \ln \left(\frac{X_2^{id}}{X_2^{sat}} \right) \quad (8)$$

The term (X_2^{id} / X_2) in Eq. (8) is equal to the solute activity coefficient in the solution (g) and it is an indication of the deviation presented by this one in front to ideal behavior. Table 3 shows the experimental % m/v solubilities, saturated solution densities, cosolvent mixtures densities, solute volume fractions, solute activity coefficients, and correction factors at 30.0°C. This temperature is nearest to 303 K. In order to calculate the g and ($\partial \ln a_2 / \partial \ln X_2$) values some propagation of errors methods were used (Schoemaker DP. & Garland GW., 1968; Bevington, PR 1969).

From the g values presented in Table 3 a rough estimate of solute-solvent intermolecular interactions can be made by considering the following expression:

$$\ln g_2 = (w_{11} + w_{22} - 2w_{12}) \frac{V_2 f_1^2}{RT} \quad (9)$$

where w_{11} , w_{22} y w_{12} represent the solvent-solvent, solute-solute and solvent-solute interaction energies, respectively; V_2 is the molar volume of the supercooled liquid solute, and finally, f_1 is the volume fraction of the solvent. In a first approach the term $(V_2 f_1^2 / RT)$ may be considered approximately constant at the same temperature, and then g depends almost exclusively on w_{11} , w_{22} and w_{12} (Martínez F. & Gómez A., 2001). The w_{11} and w_{22} terms are unfavorable for solubility, while the w_{12} term favors the solution process.

It can be seen in Eq. (9) that the contribution of w_{22} represents the work necessary to take molecules from solid state to the vapor state and therefore it is constant in all mixtures. On the other hand, Romero S. *et al.* (2004) have demonstrate recently by using calorimetric, spectroscopic, and crystallographic techniques that ACP solid phase in excess keeps its original crystalline properties in saturated solutions in several cosolvent mixtures varying in polarity and Lewis acid-base character. Although an increase of 8 °C in the melting point has been reported for ACP solid phase at equilibrium with saturated solutions having cosolvent proportions greater than 50 % v/v (Bustamante P. *et al.* 1995), according to these authors, for practical purposes it may be considered that the contribution of the solid phase toward the overall process is constant for this drug in the different saturated solutions studied.

The term w_{11} is highest in water (Hildebrand solubility parameter $\delta = 23.0 \text{ cal}^{1/2} \text{ cm}^{-3/2}$) while it is comparatively smaller in EtOH ($\delta = 13.0 \text{ cal}^{1/2} \text{ cm}^{-3/2}$) (Martín A. *et al.* 1993). The pure water and water-rich mixtures having larger g values imply high w_{11} and low w_{12} values. On the other hand, in EtOH-rich mixtures (having g values close to 1.0), the w_{11} values are relatively low but the w_{12} values are higher. According to this fact, the solvation of ACP is higher in EtOH-rich mixtures.

The apparent standard free energy change for the solution process ($\Delta G_{\text{soln}}^{\text{app}}$) has been traditionally calculated in literature as:

$$\Delta G_{\text{soln}}^{\text{app}} = -RT \ln X_2 \quad (10)$$

Nevertheless considering the approach proposed by Krug RR. *et al.* (1976), this property is more appropriately calculated by means of:

$$\Delta G_{\text{soln}}^{\text{app}} = -RT_{\text{hm}} \text{ intercept} \quad (11)$$

in which, the intercept used is that one obtained in the analysis by treatment of $\ln X_2$ as a function of $1/T - 1/T_{\text{hm}}$ (Eq. 4). This thermodynamic function is also corrected using the factor $(\partial \ln a_2 / \partial \ln X_2)_{T,P}$ in order to express it in terms of solute thermodynamic activity instead of solute concentration.

The standard entropic change for solution process (ΔS_{soln}^0) is obtained from the respective ΔG_{soln}^0 values by using:

$$\Delta S_{\text{soln}}^0 = \frac{(\Delta H_{\text{soln}}^0 - \Delta G_{\text{soln}}^0)}{T_{\text{hm}}} \quad (12)$$

Table 4 summarizes the corrected standard thermodynamic functions for experimental solution process of ACP in all cosolvent mixtures including those functions for the ideal process. In order to calculate the thermodynamic magnitudes of experimental solution some propagation of errors methods were used (Schoemaker DP. & Garland GW., 1968; Bevington PR., 1969). It is found that the standard free energy of solution is positive in all cases; *i.e.*, the solution process apparently is not spontaneous, which may be explained in terms of the concentration scale used (mole fraction), where the reference state is the ideal solution having the unity as concentration of ACP, that is, the solid pure solute.

The enthalpy of solution is positive in all cases, therefore the process is always endothermic. The entropy of solution is also positive in all cases, indicating entropy driving on overall the solution processes. The ΔH_{soln}^0 value in water is in good agreement with those presented by Grant DJW. *et al.* (1984) and Bustamante P. *et al.* (1995), that is, 23.7 and 22.5 kJ mol^{-1} , respectively. The value for the same property in EtOH is also in good agreement with that one presented by Bustamante P. *et al.* (1995). The values obtained in the mixtures are not comparables because the cosolvent compositions are not the same. The ΔH_{soln}^0 values vary nonlinearly with EtOH composition showing a maximum at 10 % m/m of cosolvent.

Table 3. Solubility of ACP expressed in % m/v, saturated solution and solvent densities, solute volumetric fraction, solute activity coefficient, and activity variation factor in EtOH + W cosolvent mixtures at 30.0°C.

EtOH / % m/m	ACP / % m/v (a)	r / g cm ⁻³ (b)	r_0 / g cm ⁻³	f_2	g	$\left(\frac{\partial \ln a_2}{\partial \ln X_2}\right)$
0	1.72	0.9990	0.9957	0.0140	32.3	0.902
10	2.89	0.9846	0.9787	0.0235	17.7	0.865
20	5.15	0.9752	0.9639	0.0417	8.98	0.816
30	9.37	0.9682	0.9474	0.0770	4.38	0.769
40	13.6	0.9617	0.9277	0.1104	2.66	0.779
50	18.4	0.9547	0.9059	0.1496	1.71	0.832
60	21.4	0.9455	0.8829	0.1713	1.296	0.906
70	22.6	0.9308	0.8592	0.1798	1.079	0.971
80	22.6	0.9125	0.8347	0.1773	0.950	1.020
90	20.6	0.8839	0.8094	0.1623	0.910	1.033
100	15.0	0.8425	0.7811	0.1136	1.088	0.980

(a) In all cases CV were smaller than 2.0 %.

(b) In all cases standard deviations were smaller than 0.0002 g cm⁻³.**Table 4.** Thermodynamic functions relative to solution process of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures including ideal process at 303 K.

EtOH / % m/m	ΔG_{soln}^0 / kJ mol ⁻¹	ΔH_{soln}^0 / kJ mol ⁻¹	ΔS_{soln}^0 / J mol ⁻¹ K ⁻¹	$T\Delta S_{\text{soln}}^0$ / kJ mol ⁻¹	% z_H (a)	% z_{TS} (a)
0	13.95 (0.28)	24.4 (0.8)	34.4 (1.3)	10.4 (0.4)	70.0	30.0
10	12.16 (0.24)	26.6 (1.0)	47.6 (2.1)	14.4 (0.6)	64.8	35.2
20	10.07 (0.20)	23.4 (1.5)	44.0 (3.0)	13.3 (0.9)	63.7	36.3
30	8.09 (0.16)	20.9 (0.5)	42.2 (1.4)	12.8 (0.4)	62.0	38.0
40	7.21 (0.14)	17.6 (0.4)	34.4 (1.1)	10.4 (0.3)	62.9	37.1
50	6.78 (0.14)	17.0 (0.5)	33.8 (1.2)	10.2 (0.4)	62.4	37.6
60	6.74 (0.13)	16.4 (0.7)	31.8 (1.5)	9.6 (0.5)	63.0	37.0
70	6.75 (0.13)	14.9 (0.7)	27.0 (1.4)	8.2 (0.4)	64.6	35.4
80	6.76 (0.14)	14.9 (0.7)	26.7 (1.3)	8.1 (0.4)	64.7	35.3
90	6.77 (0.14)	15.1 (0.7)	27.6 (1.4)	8.4 (0.4)	64.4	35.6
100	6.93 (0.14)	13.1 (0.7)	20.3 (1.1)	6.1 (0.3)	68.0	32.0
ideal	6.80	17.98	36.90	11.18	61.7	38.4

(a) % z_H and % z_{TS} are the relative contributions by enthalpy and entropy toward Free energy of solution. These values were calculated by means of equations (13) and (14), respectively.

With the aim to compare the relative contributions by enthalpy (% Z_H) and by entropy (% Z_S) toward the solution process, equations (13) and (14) were employed respectively.

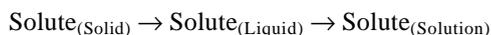
$$\% Z_H = 100 \frac{|\Delta H_{\text{soln}}^0|}{|\Delta H_{\text{soln}}^0| + |T\Delta S_{\text{soln}}^0|} \quad (13)$$

$$\% Z_S = 100 \frac{|T\Delta S_{\text{soln}}^0|}{|\Delta H_{\text{soln}}^0| + |T\Delta S_{\text{soln}}^0|} \quad (14)$$

From Table 4 it follows that in all cases the main contributor to standard free energy of solution process of ACP is the enthalpy (greater than 60 % in all cases).

Thermodynamic Functions of Mixing

The solution process may be represented by the following hypothetic stages (Martínez F. & Gómez A., 2001):



where, the respective partial processes toward the solution are fusion and mixing at the same temperature (303 K), which permits calculate the partial thermodynamic contributions to solution process by means of equations (15) and (16), respectively.

$$\Delta H_{\text{soln}}^0 = \Delta H_{\text{fus}}^{303} + \Delta H_{\text{mix}}^0 \quad (15)$$

$$\Delta S_{\text{soln}}^0 = \Delta S_{\text{fus}}^{303} + \Delta S_{\text{mix}}^0 \quad (16)$$

where, $\Delta H_{\text{fus}}^{303}$ and $\Delta S_{\text{fus}}^{303}$ represent the thermodynamic functions of fusion process at harmonic temperature (303 K). $\Delta H_{\text{fus}}^{303}$ was calculated from $\Delta H_{\text{fus}}^T = \Delta H_{\text{fus}}^{\text{MP}} - \Delta C_p (T_{\text{fus}} - T)$, using $\Delta S_{\text{fus}}^{\text{MP}}$ instead of ΔC_p obtaining a value of 17.98 kJ mol⁻¹ which is coincident with the enthalpic change for ideal solution. In contrast, the entropy of fusion at 303 K (59.35 J mol⁻¹ K⁻¹) is not coincident with the entropy of ideal solution at this temperature (36.90 J mol⁻¹ K⁻¹), nevertheless, for practical purposes in this analysis, the $\Delta S_{\text{soln}}^{\text{oid}}$ value was used

instead of $\Delta S_{\text{fus}}^{303}$. In Table 5 the thermodynamic functions of mixing of ACP are summarized.

By analyzing the partial contributions by ideal solution (related to solute fusion process) and mixing processes to the enthalpy and entropy of solution, it is found that $\Delta H_{\text{fus}}^{303}$ and $\Delta S_{\text{fus}}^{303}$ are positive (Table 4), while the contribution of the thermodynamic functions relative to mixing process toward the solution process is variable, that is, ΔH_{mix}^0 is positive in those mixtures with EtOH content up to 30 % m/m and negative for all other mixtures, while the entropy of mixing (ΔS_{mix}^0) is positive in mixtures containing 10, 20 and 30% of EtOH, but negative in all other mixtures. It can be concluded that in general the solution process of this drug is driven mainly by the entropy of solution.

The net variation in ΔH_{mix}^0 values results from the contribution of several kinds of interaction. The enthalpy of cavity formation is endothermic because energy must be supplied against the cohesive forces of the solvent. This process decreases solubility. On the other hand, the enthalpy of solute-solvent interaction is exothermic and results mainly from van der Waals and Lewis acid-base interactions. The structuring of water molecules around the nonpolar groups of solutes (hydrophobic hydration) contributes to lower the net heat of mixing to small or even negative values in aqueous solutions. Nevertheless, this is not observed in the case of ACP in water (Table 5).

As was already said, the energy of cavity formation should be lower as the proportion of EtOH increases because the polarity of the medium decreases, a fact that favors solute-solvent interactions. This fact is observed in Table 5, where ΔH_{mix}^0 is more negative over 40 % of cosolvent. According to Romero S. *et al.* (1996) in the initial portion of the solubility curve, the hydrogen bonding of ACP will increase with EtOH concentration. At large cosolvent proportions, this interaction may be saturated, becoming a constant contribution. On the other hand, nonspecific and cavity effects are not saturated and vary with EtOH concentration.

For comparative purposes, Fig. 3 shows the thermodynamic functions of mixing, ΔG_{mix}^0 , ΔH_{mix}^0 , and $T\Delta S_{\text{mix}}^0$. All functions vary nonlinearly with composition showing maxima for enthalpy and entropy at 10 % of EtOH.

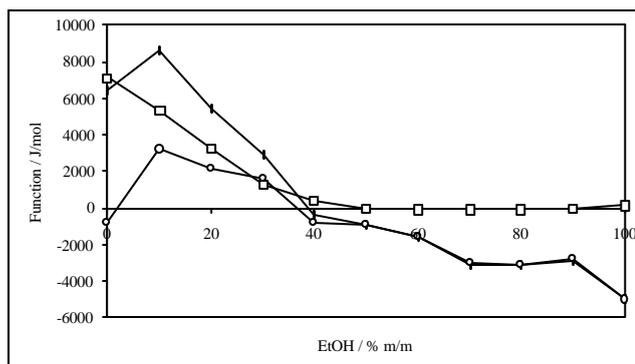


Figure 3. Thermodynamic functions relative to mixing process of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures at 303 K. (ΔG_{mix}^0 : squares; ΔH_{mix}^0 : rhombic; $T\Delta S_{\text{mix}}^0$: circles).

In order to verify the effect of cosolvent composition on the thermodynamic function driving the solution process Table 6 summarizes the thermodynamic functions of transfer of ACP from more polar solvent to those less polar. These new functions were calculated as the differences between thermodynamic magnitudes of mixing between the less polar mixtures and the more polar mixtures.

If the addition of EtOH to water is considered, it happens the following: At 10% of EtOH ($\Delta G_{1\llcorner 2}^0 < 0$ and $\Delta H_{1\llcorner 2}^0 > 0$) the solubility process is driven by the entropy increase due to loss of water-structure around the nonpolar moieties of ACP. From 20 % up to 60% of EtOH ($\Delta G_{1\llcorner 2}^0 < 0$ and $\Delta H_{1\llcorner 2}^0 < 0$) the solution processes are driven by enthalpy, probably due to solvation of ACP, particularly in mixtures containing 20, 30, and 40% of EtOH. From 70 up to 90% of EtOH the contributions by enthalpy and entropy are practically the same in each one of the mixtures. This fact leads to $\Delta G_{1\llcorner 2}^0$ values practically equal to 0 kJ mol⁻¹.

On the other hand, for these latter mixtures (considering the enthalpy and entropy of transfer values, that is, $\Delta H_{1\llcorner 2}^0 < 0$ and $\Delta S_{1\llcorner 2}^0 < 0$ for 70 and 80 % of EtOH, and $\Delta H_{1\llcorner 2}^0 > 0$ and $\Delta S_{1\llcorner 2}^0 > 0$ for 90% of EtOH), it follows that enthalpy drives the solution process in the former mixtures (70 and 80% of EtOH), while entropy drives the process in the latter mixture (90% of EtOH).

Finally, if the addition of water to EtOH is considered, then, at 10 % of water (90% of EtOH) the increase of solubility is explained by an increase of entropy, which is not easily explained ($\Delta G_{2\llcorner 1}^0 < 0$ and $\Delta H_{2\llcorner 1}^0 > 0$).

Thermodynamic Functions of Solvation

In addition to previous fusion-mixing subprocesses, the solution process may also be represented by the following hypothetic stages (Perlovich GL. *et al.* 2003 and 2004):



where, the respective partial processes toward the solution in this case are sublimation and solvation, which permits calculate the partial thermodynamic contributions to solution process by means of equations (17) and (18), respectively, while the free energy of solvation is calculate by means of Eq. (19):

$$\Delta H_{\text{soln}}^0 = \Delta H_{\text{subl}}^0 + \Delta H_{\text{solv}}^0 \quad (17)$$

$$\Delta S_{\text{soln}}^0 = \Delta S_{\text{subl}}^0 + \Delta S_{\text{solv}}^0 \quad (18)$$

$$\Delta G_{\text{soln}}^0 = \Delta G_{\text{subl}}^0 + \Delta G_{\text{solv}}^0 \quad (19)$$

where, $\Delta H_{\text{subl}}^0 = 238.85 \text{ kJ mol}^{-1}$ was taken from Williams D. *et al.* (2004), and therefore, the function ΔH_{solv}^0 was calculated from ΔH_{soln}^0 values presented in Table 4. The respective entropy of sublimation was calculated as $\Delta S_{\text{subl}}^0 = (\Delta H_{\text{subl}}^0 - \Delta G_{\text{subl}}^0)/T$ at 303 K, where $\Delta G_{\text{subl}}^0 = -RT \ln(P/P_0)$ with $P = 7.9 \times 10^{-9}$ mmHg at 303 K and $P_0 = 760$ mmHg, then $\Delta G_{\text{subl}}^0 = 63.71 \text{ kJ mol}^{-1}$, and therefore $\Delta S_{\text{subl}}^0 = 577.7 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ at the same temperature. In Table 7 the thermodynamic functions of solvation are presented, while on the other hand, with the aim to compare the relative contributions by enthalpy (% \mathcal{Z}_H) and entropy (% \mathcal{Z}_S) toward the solvation process, two equations analogous to Eq. (13) and (14) were employed.

From the values of % \mathcal{Z}_H and % \mathcal{Z}_S presented in Table 7 it follows that the main contributing force to standard free energy of the solvation process of ACP in all the cosolvent mixtures is the enthalpy (% \mathcal{Z}_H are greater than 56% in all cases).

Because that not only the main driving force of solvation process of drug compounds is important, but also the balance between specific and non-specific solute-solvent interactions as well, therefore, parameters which describe the relative ratio of specific and non-specific solute-solvent interaction in terms of enthalpies (% ϵ_H) and in terms of entropies (% ϵ_S), were used according to the following definitions introduced by **Perlovich GL. et al.** (2003 and 2004):

$$\% \epsilon_H = 100 \left| \frac{\Delta H_{\text{spec}}^0}{\Delta H_{\text{non-spec}}^0} \right| \quad (20)$$

$$\% \epsilon_S = 100 \left| \frac{\Delta S_{\text{spec}}^0}{\Delta S_{\text{non-spec}}^0} \right| \quad (21)$$

where,

$$\Delta H_{\text{spec}}^0 = \Delta H_{\text{soln(solvent-i)}}^0 - \Delta H_{\text{soln(cyclohex)}}^0 = \Delta H_{\text{soln(cyclohex} \leftarrow \text{ solvent-i)}}^0$$

$$\Delta H_{\text{non-spec}}^0 = \Delta H_{\text{soln(cyclohex)}}^0 - \Delta H_{\text{subl}}^0 = \Delta H_{\text{solv(cyclohex)}}^0$$

$$\Delta S_{\text{spec}}^0 = \Delta S_{\text{soln(solvent-i)}}^0 - \Delta S_{\text{soln(cyclohex)}}^0 = \Delta S_{\text{soln(cyclohex} \leftarrow \text{ solvent-i)}}^0$$

$$\Delta S_{\text{non-spec}}^0 = \Delta S_{\text{soln(cyclohex)}}^0$$

Cyclohexane was chosen as an “inert” solvent, which interacts with drug molecules solely by nonspecific interactions (dispersion forces), while the cosolvent mixtures interact with ACP by specific interactions such as hydrogen bonding. Benzene and hexane have also been used as inert solvents in the study of naproxen (**Perlovich GL. et al.** 2004) although important differences have been found between these two solvents, indicating some effect of pi electrons and planar geometry of benzene on non-specific interactions of that drug.

Solubility data for ACP in cyclohexane was taken from **Baena Y. et al.** (2004). Those data were analyzed according to equations (4), (11), and (12) founding the following values for apparent thermodynamic functions:

$$\Delta H_{\text{soln(CH)}}^{\text{0app}} = 38.1 \text{ kJ mol}^{-1}, \Delta G_{\text{soln(CH)}}^{\text{0app}} = 25.61 \text{ kJ mol}^{-1},$$

$$\text{and } \Delta S_{\text{soln(CH)}}^{\text{0app}} = 41.2 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}.$$

The apparent specific volume of ACP in cyclohexane obtained by using densities of solvent and saturated solutions lead to a negative value (due to very scarce solubility and uncertainty in density measurements). For this reason, in order to calculate the $(\partial \ln a_2 / \partial \ln X_2)_{T,P}$ for ACP in this solvent, the molar volume

of drug was calculate by means of **Fedors RF** method (1974) obtaining a value of $124.4 \text{ cm}^3 \text{ mol}^{-1}$. From this value and the solubility at 303 K, the value obtained for $(\partial \ln a_2 / \partial \ln X_2)_{T,P}$ using Eq. (8) was 0.9994. Since this value is included into the uncertainty obtained in thermodynamic functions of solution, then, the apparent values were used instead of corrected values.

The % ϵ_H and % ϵ_S values for ACP solvation are also presented in Table 7. These values indicate that during dissolution of ACP in all mixtures studied, the specific solute-solvent interactions (hydrogen bonding, mainly) do not affect the entropic term of free energy with respect to non-specific interactions, although it is less insignificant as the EtOH proportion in the mixture is increased. With regard to the enthalpic term in all cases the non-specific solute-solvent interactions predominate.

Enthalpy-Entropy Compensation of Solution

Bustamante P. et al. (1995 and 1998) have demonstrated some chemical compensation effects for the solubility of several drug compounds in aqueous cosolvent mixtures. This analysis was used in order to identify the mechanism of the cosolvent action. The making of weighted graphs of ΔH_{soln}^0 as a function of ΔG_{soln}^0 at mean harmonic temperature permits to observe similar mechanisms for the solution process according to tendencies obtained (**Leffler JE & Grunwald E.** 1963; **Tomlinson E.** 1983).

For solubility of ACP in EtOH + W mixtures, **Bustamante P. et al.** (1995) obtained a nonlinear trend using seven cosolvent compositions including the pure solvents. They data were adjusted to a parabolic regression model obtaining a maximum for 20% v/v of EtOH. From 0 up to 20% v/v EtOH a negative slope was obtained while over this EtOH proportion a positive slope was obtained. According to these authors this fact implies a change from entropy driving to enthalpy driving toward the solution process.

On the other hand, Fig. 4 shows our corrected ΔH_{soln}^0 and ΔG_{soln}^0 values obtaining a trend slightly more complex compared with that presented by **Bustamante P. et al.** (1995). It is necessary kept in mind that these authors used volume fractions in cosolvent mixtures whereas in the present work mass fractions were used, which leads to study different compositions. Moreover, **Bustamante P. et al.** (1995) used apparent thermodynamic functions without correction. For these reasons it is possible that trends obtained in both investigations have been different.

Table 5. Thermodynamic functions relative to mixing process of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures at 303 K.

EtOH / % m/m	$\Delta G_{\text{mix}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta H_{\text{mix}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta S_{\text{mix}}^0 /$ J mol ⁻¹ K ⁻¹	$T\Delta S_{\text{mix}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	% z_H (a)	% z_{TS} (b)
0	7.15	6.4	-2.5	-0.8	89.5	10.5
10	5.36	8.6	10.7	3.2	72.7	27.3
20	3.28	5.4	7.1	2.1	71.7	28.3
30	1.30	2.9	5.3	1.6	64.3	35.7
40	0.41	-0.4	-2.5	-0.8	31.9	68.1
50	-0.02	-1.0	-3.1	-0.9	50.5	49.5
60	-0.05	-1.6	-5.1	-1.5	50.8	49.2
70	-0.05	-3.1	-9.9	-3.0	50.4	49.6
80	-0.04	-3.1	-10.2	-3.1	50.3	49.7
90	-0.03	-2.8	-9.3	-2.8	50.3	49.7
100	0.13	-4.9	-16.6	-5.0	49.4	50.6

(a) % z_H and % z_{TS} are the relative contributions by enthalpy and entropy toward Free energy of mixing. These values were calculated by means of equations (13) and (14), respectively.

Table 6. Thermodynamic functions of transfer of ACP from more polar solvents to less polar solvents in EtOH + W cosolvent mixtures at 303 K.

EtOH / % m/m		$\Delta G_{1 \rightarrow 2}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta H_{1 \rightarrow 2}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta S_{1 \rightarrow 2}^0 /$ J mol ⁻¹ K ⁻¹	$T\Delta S_{1 \rightarrow 2}^0 /$ kJ mol ⁻¹
Medium 1	Medium 2				
0	10	-1.79	2.2	13.2	4.0
10	20	-2.08	-3.2	-3.6	-1.1
20	30	-1.98	-2.5	-1.7	-0.5
30	40	-0.89	-3.3	-7.9	-2.4
40	50	-0.43	-0.6	-0.5	-0.2
50	60	-0.04	-0.6	-2.0	-0.6
60	70	0.00	-1.5	-4.9	-1.5
70	80	0.01	-0.1	-0.2	-0.1
80	90	0.01	0.3	0.9	0.3
90	100	0.16	-2.1	-7.3	-2.2

These magnitudes were calculated as $\Delta\Psi_{1 \rightarrow 2}^0 = \Delta\Psi_{\text{mix(Medium 2: less polar)}}^0 - \Delta\Psi_{\text{mix(Medium 1: more polar)}}^0$, where Ψ is G , H or S .

Table 7. Thermodynamic functions relative to solvation process of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures at 303 K.

EtOH / % m/m	$\Delta G_{\text{solv}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta H_{\text{solv}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	$\Delta S_{\text{solv}}^0 /$ J mol ⁻¹ K ⁻¹	$T\Delta S_{\text{solv}}^0 /$ kJ mol ⁻¹	% z_H (a)	% z_{TS} (a)	% e_H (b)	% e_S (b)
0	-49.76	-214.5	-543.3	-164.6	56.6	43.4	6.8	1.2
10	-51.55	-212.3	-530.2	-160.6	56.9	43.1	5.7	1.1
20	-53.63	-215.5	-533.8	-161.7	57.1	42.9	7.3	0.5
30	-55.61	-218.0	-535.5	-162.3	57.3	42.7	8.6	0.2
40	-56.50	-221.2	-543.4	-164.6	57.3	42.7	10.2	1.2
50	-56.93	-221.8	-543.9	-164.8	57.4	42.6	10.5	1.3
60	-56.96	-222.5	-545.9	-165.4	57.4	42.6	10.8	1.6
70	-56.96	-223.9	-550.8	-166.9	57.3	42.7	11.5	2.5
80	-56.95	-224.0	-551.0	-167.0	57.3	42.7	11.6	2.5
90	-56.94	-223.7	-550.1	-166.7	57.3	42.7	11.4	2.4
100	-56.78	-225.8	-557.5	-168.9	57.2	42.8	12.5	3.6

(a) % z_H and % z_{TS} are the relative contributions by enthalpy and entropy toward Free energy of solvation. These values were calculated by means of equations (13) and (14), respectively.

(b) % e_H and % e_S are the relative ratio of specific and non specific solute-solvent interactions expressed in terms of enthalpy and entropy. These values were calculated by means of equations (20) and (21), respectively.

Fig. 4 shows fully that this solute-cosolvent system does not present linear $\Delta H_{\text{soln}}^0 - \Delta G_{\text{soln}}^0$ compensation in all compositions studied. Nevertheless, if an interval from 10 % up to 60 % of EtOH is considered an apparent linear trend is observed with positive slope. Accordingly to this graph it follows that from 0 up to 10% of EtOH and from 90% up to 100 % of EtOH the dominant mechanism for solubility is the entropy, while from 10% up to 60 % of EtOH the dominant mechanism is enthalpy. Finally, from 70% up to 90% of EtOH it is not easy to determine which thermodynamic function dominates the solution process.

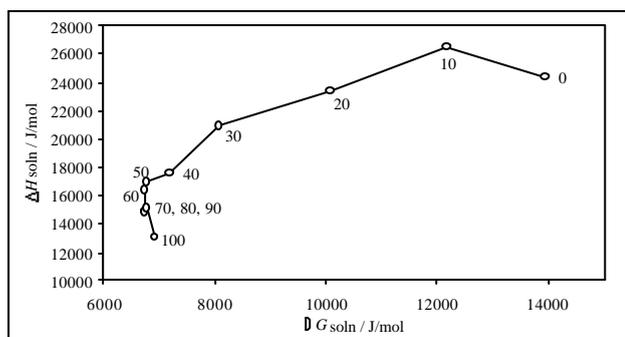


Figure 4. Enthalpy-entropy compensation plot for solubility of ACP in EtOH + W cosolvent mixtures at 303 K.

Other Considerations

In order to verify the effect of specific (hydrogen bonding) and nonspecific interactions, **Romero S et al.** (1996) proposed an approach based upon the acidic and basic solubility parameters of **Karger BL et al.** (1976) to describe solubility curves in binary cosolvent mixtures. The model developed is especially useful for systems that present two solubility peaks. The equation has the form:

$$\ln X_2 = c_0 + c_1 \delta_1 + c_2 \delta_1^2 + c_3 \delta_{1a} + c_4 \delta_{1b} + c_5 \delta_{1a} \delta_{1b} \quad (22)$$

where, δ_1 is the Hildebrand solubility parameter of the solvent mixtures and δ_{1a} and δ_{1b} are the Karger acidic and basic parameters of the solvent mixtures. These values were calculated for each cosolvent mixture from the expression: $\delta_{\text{mix}} = \sum \delta_i \phi_i$, where δ_i is the value of the pure solvent and ϕ_i is the volume fraction of the solvent in the cosolvent mixture. The contribution of the solid phase is included as constant in the intercept. Eq. (22) was used by **Romero S. et al.** (1996) in order to fit the experimental solubilities of ACP at 25°C in ethanol + water and ethanol

+ ethyl acetate mixtures obtaining the following regression model:

$$\ln X_2 = -20.6 + 1.28 \delta_1 - 0.023 \delta_1^2 + 0.46 \delta_{1b} - 0.027 \delta_{1a} \delta_{1b} \quad (23)$$

in which, the statistical parameters are: $r^2 = 0.97$, S.D. = 0.25 and $n = 26$, expressing the solubility parameters in $\text{MPa}^{1/2}$. The signs obtained in coefficients of Eq. (23) are in good agreement with their expected effect on solubility, that is, the negative intercept is related to the energy need to overcome the cohesion interactions of the solute crystal lattice (unfavorable for solubility), while the positive signs on δ_1 and δ_{1b} are related to solubility-favorable nonspecific and specific interactions (ACP as acid and solvent as base), respectively. On the other hand, the sign is negative (unfavorable) for the parameters related to solvent-solvent interactions, δ_1^2 and $\delta_{1a} \delta_{1b}$. For ACP, the term δ_{1a} of Eq. (22) is not significant statistically (Eq. 23), suggesting that this drug behaves mainly as Lewis acid (proton donating) toward the cosolvent in the mixtures evaluated.

Conclusions

From all discussed previously it can be concluded that the solution process of ACP in EtOH + W mixtures is very complex and highly dependent on cosolvent composition. The solvation of this drug is greater for EtOH-rich mixtures which favor the solubility. Finally, it can be said that our data amply the physicochemical information about drugs useful in the design of homogeneous liquid pharmaceutical dosage forms.

Acknowledgments

We thank the Banco de la República and the DIB-DINAIN of the Universidad Nacional de Colombia (UNC) for the financial support. Additionally we thank the Department of Pharmacy of UNC for facilitating the equipment and laboratories used.

References

- Baena, Y., Pinzón, J.A., Barbosa, H., Martínez, F.** 2004. Temperature dependence of the solubility of some acetanilide derivatives in several organic and aqueous solvents. *Phys. Chem. Liquids* **42**: 603-13.
- Bevington, P.R.** 1969. "Data Reduction and Error Analysis for the Physical Sciences", McGraw-Hill Book Co., New York, pp. 56-65.
- Budavari, S., O'Neil, M.J., Smith, A., Heckelman, P.E., Obenchain, Jr., J.R., Gallipeau, J.A., D'Arecea, M.A.** 2001. "The Merck Index, An Encyclopedia of Chemicals, Drugs, and Biologicals", 13th edition, Merck & Co., Inc., Whitehouse Station, NJ, p. 10.

- Bustamante, P., Romero, S., Reillo, A.** 1995. Thermodynamics of paracetamol in amphiprotic and amphiprotic-aprotic solvent mixtures. *Pharm. Sci.* **1**: 505-7.
- Bustamante, P., Romero, S., Peña, A., Escalera, B., Reillo, A.** 1998. Nonlinear enthalpy-entropy compensation for the solubility of drugs in solvent mixtures: paracetamol, acetanilide and nalidixic acid in dioxane-water. *J. Pharm. Sci.* **87**: 1590-6.
- Dearden, J.C.** 1972. Nature of acetaminophen-antipyrine complex. *J. Pharm. Sci.* **61**: 1661-3.
- Etman, M.A., Naggar, V.F.** 1990. Thermodynamics of paracetamol solubility in sugar-water cosolvent systems. *Int. J. Pharm.* **58**: 177-84.
- Fedors, R.F.** 1974. A method for estimating both the solubility parameters and molar volumes of liquids. *Polym. Eng. Sci.* **14**: 147-54.
- Garzón, L.C., Martínez, F.** 2004. Temperature-solubility dependence for ibuprofen in some organic and aqueous solvents. *J. Solution Chem.* **33**: 1379-95.
- Grant, D.J.W., Mehdizadeh, M., Chow, A.H.L., Fairbrother, J.E.** 1984. Nonlinear van't Hoff solubility-temperature plots and their pharmaceutical interpretation. *Int. J. Pharm.* **18**: 25-38.
- Hildebrand, J.H., Prausnitz, J.M., Scott, R.L.** 1970. "Regular and Related Solutions", Van Nostrand Reinhold, New York.
- Hollenbeck, R.G.** 1980. Determination of differential heat of solution in real solutions from variation in solubility with temperature. *J. Pharm. Sci.* **69**: 1241-2.
- Jiménez, F., Martínez, F.** 1995. A strategy for systematic selection of cosolvent vehicles in the design of homogeneous liquid pharmaceutical dosage forms. *Rev. Col. Cienc. Quím. Farm.* **24**: 19-23.
- Karger, B.L., Zinder, L.R., Eon, C.** 1976. An expanded solubility parameter treatment for classification and use of chromatographic solvents and adsorbents. Parameters for dispersion, dipole and hydrogen bonding interactions. *J. Chromatography* **125**: 71-88.
- Krug, R.R., Hunter, W.G., Grieger, R.A.** 1976. Enthalpy-entropy compensation. 2. Separation of the chemical from the statistical effects. *J. Phys. Chem.* **80**: 2341-51.
- Leffler J.E., Grunwald E.** 1963. "Rates and Equilibria of Organic Reactions", Wiley, New York.
- Lund, W.** 1994. "The Pharmaceutical Codex", 12th edition, The Pharmaceutical Press, London, pp. 987-93.
- Manzo, R.H., Ahumada, A.A.** 1990. Effects of solvent medium on solubility. V. Enthalpic and entropic contributions to the free energy changes of di-substituted benzene derivatives in ethanol:water and ethanol:cyclohexane mixtures. *J. Pharm. Sci.* **79**: 1109-15.
- Martin, A., Bustamante, P., Chun, AHC.** 1993. "Physical Pharmacy: Physical Chemical Principles in the Pharmaceutical Sciences", 4th edition, Lea & Febiger, Philadelphia.
- Martínez F, Gómez, A.** 2001. Thermodynamic study of the solubility of some sulfonamides in octanol, water, and the mutually saturated solvents. *J. Solution Chem.* **30**: 909-23.
- Pérez DC, Guevara CC, Cárdenas CA, Pinzón JA, Barbosa HJ, Martínez, F.** 2003. Solubility and displacement volumes of acetaminophen in binary mixtures formed by propylene glycol, ethanol, and water at 25.0 °C. *Rev. Col. Cienc. Quím. Farm.* **32**: 116-36.
- Perlovich GL, Kurkov SV, Bauer-Brandl, A.** 2003. Thermodynamics of solutions II: Flurbiprofen and diflunisal as models for studying solvation of drug substances. *Eur. J. Pharm. Sci.* **19**: 423-32.
- Perlovich GL, Kurkov SV, Kinchin AN, Bauer-Brandl A.** 2004. Thermodynamics of solutions III: Comparison of the solvation of (+)-naproxen with other NSAIDs. *Eur. J. Pharm. Biopharm.* **57**: 411-20.
- Roberts II LJ, Morrow JD.** 2001. Analgesic-antipyretic and antiinflammatory agents and drugs employed in the treatment of gout, in: "Goodman & Gilman's. The Pharmacological Basis of Therapeutics", 10th edition, International Edition, Edited by Hardman JG, Limbird LE, Gilman AG. McGraw-Hill, New York, pp. 703-5.
- Romero S, Reillo A, Escalera B, Bustamante P.** 1996. The behavior of paracetamol in mixtures of amphiprotic and amphiprotic-aprotic solvents: Relationship of solubility curves to specific and nonspecific interactions. *Chem. Pharm. Bull.* **44**: 1061-64.
- Romero S, Bustamante P, Escalera B, Cirri M, Mura P.** 2004. Characterization of the solid phases of paracetamol and phenamates at equilibrium in saturated solutions. *J. Thermal Anal. Calorimetry* **77**: 541-54.
- Rosenstein-Ster, E.** 2004. "Diccionario de Especialidades Farmacéuticas", 32a edición, Thompson P.L.M., S.A., Bogotá.
- Rubino, JT.** 1988. Cosolvents and cosolvency, in: "Encyclopedia of Pharmaceutical Technology", Edited by Swarbrick, J. and Boylan, J.C. Marcel Dekker, New York, Vol 3, pp. 375-98.
- Schoemaker DP, Garland, GW.** 1968. "Experimentos de Físicoquímica", Unión Tipográfica Editorial Hispano Americana, México, pp. 43-4.
- Tomlinson, E.** 1983. Enthalpy-entropy compensation analysis of pharmaceutical, biochemical and biological systems. *Int. J. Pharm.* **13**: 115-44.
- US Pharmacopeia**, 23rd edition, 1994. The United States Pharmacopeial Convention, Rockville, MD, pp. 16-7.
- Williams D, Wilson D, Storey R, Basford, P.** 2004. Vapour pressure determination of pharmaceutical powders, in: 7th International Conference/Workshop on Pharmacy and Applied Physical Chemistry at the University of Innsbruck, Austria; URL: <http://www.euroestarscience.org/conferences/abstrsph7/wilson.pdf>
- Yalkowsky, SH.** 1999. "Solubility and Solubilization in Aqueous Media", American Chemical Society and Oxford University Press, New York.

Recibido el 29 de septiembre de 2005.

Aceptado para su publicación el 13 de diciembre de 2005.

SIGNIFICADO BIOLÓGICO DEL EJE HORMONA DE CRECIMIENTO (GH) / FACTOR DE CRECIMIENTO SIMILAR A LA INSULINA (IGF)

por

Myriam Sánchez de Gómez¹

Resumen

Sánchez de Gómez, M.: Significado biológico del eje hormona de crecimiento (GH) / factor de crecimiento similar a la insulina (IGF). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 101-108. 2006. ISSN 0370-3908.

La hormona de crecimiento (GH) y los factores de crecimiento similares a la insulina (IGF-I, IGF-II) regulan el crecimiento, diferenciación, metabolismo y expresión génica en múltiples tipos celulares, a través de mecanismos autocrinos y/o paracrinos, además del clásico endocrino. Se presenta un resumen de los resultados más significativos obtenidos por el autor y su grupo de investigación sobre los mecanismos moleculares de acción del eje GH/IGF con implicaciones en dos aspectos en particular. En primer lugar, su función como inmunomodulador del estrés nutricional en células linfoides y en segundo término, su papel en el desarrollo de la enfermedad trofoblástica gestacional.

Palabras clave: GH, IGF-I, IGF-II, linfocitos, enfermedad trofoblástica gestacional.

Abstract

The growth hormone (GH) and insulin-like growth factors (IGF-I, IGF-II) regulate the growth, differentiation, metabolism and gene expression in a variety of tissues and cell types, through autocrine and/or paracrine mechanisms, in addition to the classic endocrine mode of action. This summary describes the most relevant results obtained by the author and her research group on the molecular mechanisms of action of the GH/IGF axis with implications in two aspects in particular. Firstly, its function as immunomodulator of nutritional stress in lymphoid cells and secondly, its role in the development of the gestational trophoblastic disease.

Key words: GH, IGF-I, IGF-II, lymphocytes, gestational trophoblastic disease.

¹ Profesora Asociada. Investigadora principal grupo de investigación en Hormonas, Departamento de Química, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: mysanchezd@unal.edu.co

Introducción

La interacción entre diferentes sistemas celulares es esencial para la supervivencia de todas las especies, siendo por lo tanto de importancia crucial la alta coordinación entre todos los estímulos y señales externas para mantener el equilibrio y alcanzar una respuesta celular óptima. El sistema endocrino tiene como función integrar y coordinar los diferentes grupos celulares de un organismo. Regula y controla diferentes procesos tales como crecimiento, metabolismo, reproducción y homeostasis entre otros. Los mensajeros del sistema endocrino son hormonas y factores de crecimiento que pueden actuar localmente o ser exportados a la circulación y transportados a sus órganos blanco.

La hormona de crecimiento (GH) y los factores de crecimiento similares a la insulina (IGF-I e IGF-II) constituyen un eje conocido tradicionalmente por sus acciones promotoras del crecimiento somático en vertebrados. Sin embargo, un cúmulo de evidencias experimentales da soporte a un amplio rango de acciones en múltiples tipos celulares, con implicaciones en crecimiento, diferenciación, metabolismo y expresión génica. La expresión de los ligandos y sus receptores en diversos tejidos sugiere una acción local del eje GH/IGF a través de un mecanismo autocrino y/o paracrino, además del clásico endocrino. En este último contexto, el eje hormonal tiene un papel potencial en las alteraciones que acompañan estados patológicos como tumores y cáncer.

El propósito de este artículo es presentar un resumen de los resultados más significativos obtenidos en el grupo de investigación en Hormonas del Departamento de Química de la Universidad Nacional de Colombia dirigido por la autora de esta publicación. La investigación se ha centrado en el estudio de los mecanismos moleculares de acción celular del eje GH/IGF, en dos aspectos particulares. En primer término, se discute su papel en células linfoides y su función en la homeostasis y modulación del estrés inducido por desnutrición. En segundo lugar, se presentan los resultados obtenidos en el estudio del papel potencial del eje hormonal en el desarrollo de la Mola Hidatidiforme o enfermedad trofoblástica gestacional (ETG).

Acciones anabólicas del eje GH/IGF-I endocrino vs. autocrino/paracrino

La Hipótesis de la Somatomedina propuesta treinta años atrás para explicar las acciones complementarias de GH e IGF-I en el crecimiento postnatal comprende dos aspectos centrales: Primero, que la acción de la GH en el

crecimiento somático depende del factor endocrino IGF-I, y segundo, que el IGF-I proviene principalmente del hígado. La primera parte fue demostrada con los experimentos clásicos de **Daughaday** (1972) y es hoy día ampliamente aceptada. Con respecto a la segunda parte, su comprobación ha sido más difícil aunque existen varias evidencias que la apoyan.

El descubrimiento en 1980 de que el IGF-I era expresado localmente por una variedad de tejidos sugirió que el IGF-I podría tener un efecto paracrino/autocrino (**Ercole, Applewhite, Underwood**, 1980). El estudio de la expresión del gen *Igf-1* reveló que éste era expresado en múltiples tejidos a lo largo del desarrollo embrionario, postnatal y durante la vida adulta. Esta amplia expresión y distribución del IGF-I en la ontogénesis dió soporte al concepto de que el IGF-I tiene un papel importante en la regulación del crecimiento en múltiples tejidos y células de una forma paracrina o autocrina (**Roberts, Lasky, Lowe, Reaman, LeRoith**, 1987).

El estudio de la expresión de IGF-I en tejidos extra-hepáticos de rata y murino ha demostrado su regulación por GH y factores externos como la disponibilidad de nutrientes. La ingesta de dos dietas isocalóricas con diferente contenido de proteína (20% y 8%) mostró que la restricción proteica disminuye la concentración de IGF-I en la circulación y la expresión del gen *Igf-1* en músculo. El tratamiento con GH incrementó el balance de nitrógeno pero no restauró los niveles circulantes de IGF-I, implicando que el IGF-I circulante no es un mediador de los efectos anabólicos de GH sobre las proteínas (**Sánchez-Gómez, Malmjöf, Mejía, Bermúdez, Ochoa, Carrasco-Rodríguez, Skottner**, 1999). Encontramos una correlación entre la reducción de los niveles de IGF-I en la circulación y la disminución en la transcripción de IGF-I en el hígado de ratas desnutridas (**Carrasco-Rodríguez**, 2000), en contraste, en órganos linfoides como el bazo, los niveles de mensajero permanecieron iguales, sugiriendo un mecanismo diferencial de regulación en células linfoides (**Mejía-Naranjo**, 2003). Dado que la síntesis del IGF-I hepático y de algunos tejidos extra-hepáticos como el músculo son dependientes de GH, este tipo de estudios no permiten distinguir entre el papel del IGF-I circulante y las formas autocrinas/paracrinas del IGF-I.

La estrategia para inactivar genes en un tejido representa una herramienta muy útil para el estudio y función de genes específicos en un organismo. El modelo *in vivo* de ratones con silenciamiento específico del gen *Igf-1* hepático (Liver-specific *IGF-1* gene deficient mice, LID mice) creado por el Dr. Derek LeRoith y colaboradores en el NIDDK (NIH, USA) mediante el sistema Cre-loxP

(**Yakar, Liu, Stannard, Butler, Accili, Sauer, LeRoith, 1999**), constituye un modelo único para examinar los efectos locales del eje hormonal. Los ratones LID tienen niveles circulantes de IGF-I que corresponden a un 25% del de los controles, en tanto que los niveles de GH muestran un incremento de aproximadamente 4 veces, presumiblemente debido a la disminución en el control de "feedback" negativo del IGF-I circulante sobre la secreción de GH por la hipófisis (**Liu & LeRoith, 1999**). Los parámetros de crecimiento tales como longitud del cuerpo, longitud femoral, peso de órganos y peso corporal no mostraron ninguna diferencia al compararlos con sus respectivos controles silvestres; la única excepción fue el bazo, el cual mostró una reducción en el tamaño. La maduración sexual fue normal demostrada por una fertilidad, tamaño de camadas y lactación similar a la de los controles. Lo anterior permite concluir que la producción hepática de IGF-I es la principal fuente del péptido circulante, pero que éste no es esencial para el crecimiento postnatal y el desarrollo (**LeRoith, Bondy, Yakar, Liu, Butler, 2001**).

En estudios en colaboración con el NIH empleando el modelo LID, se abordó el estudio del papel paracrino/autocrino del eje en ausencia de la secreción endocrina, buscando además clarificar los efectos de la restricción en la proteína dietaria sobre el eje local GH/IGF-I, teniendo en cuenta que la regulación nutricional conocida hasta ahora era sobre el eje endocrino. Los ratones LID fueron alimentados con cuatro dietas isocalóricas de diferente contenido proteico (20, 12, 4 y 0%) por un período de 10 días. Las dietas de bajo contenido de proteína disminuyeron la secreción de IGF-I no hepático, mientras que los niveles séricos de GH se incrementaron, sugiriendo que el IGF-I producido por tejidos diferentes al hígado también contribuye con los niveles de IGF-I en la circulación. Estos resultados permitieron demostrar que la nutrición también regula la secreción local de IGF-I y da fuerza a la hipótesis de que el IGF-I de origen local puede ser un mediador de los efectos promotores de crecimiento del IGF-I (**Mejía-Naranjo, Yakar, Sánchez-Gómez, Umaña, Setter, LeRoith, 2002**).

La condición de exposición crónica a GH que caracteriza a los animales LID semeja la condición fisiológica prevalente en humanos desnutridos, conocida como resistencia a la GH. Dentro de los mecanismos subyacentes de inducción de estados de resistencia figuran cambios a nivel del receptor de GH y fenómenos post-receptor. Nosotros examinamos la señalización intracelular del receptor de GH en el hígado de ratones LID restringidos nutricionalmente en proteína y la posible asociación en-

tre resistencia hormonal y alteraciones en la vía de transducción de la señal. Los animales transgénicos mostraron activación de la vía por fosforilación en residuos de tirosina de las proteínas JAK2/STAT5 estimulada por GH, aunque la inducción esperada del receptor de GH no se observó en los animales LID. La familia de proteínas supresoras de la señalización por citoquinas (SOCS) representan uno de los mecanismos de regulación negativa de la señal mediada por GH. En este estudio encontramos alteraciones en la expresión de las proteínas SOCS2 y SOCS3 bajo restricción nutricional, lo cual es consistente con la existencia de alteraciones en la señalización de la hormona corriente abajo del receptor GHR en estados de restricción nutricional (**Umaña, Yakar, LeRoith, Sánchez-Gómez, 2002**).

Alteraciones en la activación de la vía JAK2 y STAT5 en hígado se han señalado en casos de ayuno (**Beauloye, Willems, de Coninck, Frank, Edery, Thissen, 2002**) y recientemente lo demostramos en tejido muscular (**Calderón, Umaña, Sánchez-Gómez, 2004**) y linfocitos de bazo (**Garzón, 2004**) de ratas con restricción en la proteína dietaria. El papel de estas alteraciones en la disminución de la producción de IGF-I en el hígado está apoyada en varias observaciones, tales como la incapacidad de la GH exógena para restaurar los niveles de IGF-I circulantes en animales malnutridos (**Sánchez-Gómez, Malmlöf, Mejía, Bermúdez, Ochoa, Carrasco-Rodríguez, Skottner, 1999**) y la reducción en los niveles de IGF-I con el envejecimiento que correlacionan con un menor grado de fosforilación en JAK2 (**Xu, X., S.A. Bennett, R.L. Ingram, W.E. Sonntag, 1995**). Recientemente se demostró que la activación de la proteína STAT5 está involucrada en la activación del gen IGF-I (**Wang & Jiang, 2005**).

El descenso observado en la activación de JAK2-STAT5 por GH constituye un mecanismo potencial para explicar la resistencia a la GH en malnutrición, además de la sobre-expresión de la proteína inhibidora de la señalización SOCS-3 en el hígado de ratas malnutridas (**Umaña, Carrasco, Sánchez, 2003**). Teniendo en cuenta estos resultados y recordando que el IGF-I extra-hepático también se encuentra regulado por el estado nutricional, resulta plausible suponer que los cambios en la secreción local del péptido cuando hay déficit en la ingesta de nutrientes, pueden involucrar alteraciones en la señalización JAK2-STAT5-SOCS activada por el receptor de GH. La dilucidación del papel de las proteínas SOCS en la señalización de GH es la base para el entendimiento de la forma como los tejidos regulan la sensibilidad a la acción de GH y por ende para la comprensión de síndromes de resistencia como desnutrición, obesidad y diabetes.

Papel inmunomodulador del eje GH/IGF-I

El sistema inmune y el sistema endocrino comparten un conjunto común de ligandos y receptores. Las células del sistema inmune secretan moléculas y poseen receptores para una gran cantidad de hormonas y factores de crecimiento. De igual forma, citoquinas como los interferones, aunque derivados de células inmunocompetentes, también tienen efectos hormonales en una gran variedad de órganos. Esta observación sirve de base para ampliar el conocimiento bioquímico de cómo y por qué hay una comunicación bidireccional entre los sistemas inmune y endocrino. Un gran cúmulo de evidencias sugiere que la GH, el IGF-I y sus receptores cumplen un papel importante regulando el desarrollo y la función inmune en forma concertada con otras citoquinas (Mejía-Naranjo, Sánchez-Gómez, LeRoith, 2002).

La producción de GH en órganos linfoides fue demostrada por primera vez en 1988 (Weigent, Baxter, Wear, Smith, Bost, Blalock, 1988). Posteriormente mediante hibridización in situ y RT-PCR, se demostró la presencia de transcritos de GH en el bazo, nódulos linfáticos y timo (Delhase, Vergani, Malur, Hooge-Peters, Hooge, 1993; Caminos, 1995) y su traducción a la forma de GH inmunorreactiva con un peso molecular similar al de la hormona de pituitaria (Weigent, 1991). El receptor para GH ha sido determinado y caracterizado en órganos linfoides, así como en la línea celular de origen linfoblastoide IM-9, encontrándose que es idéntico al receptor de GH hepático. Los análisis por citofluorometría han sido usados para la determinación de receptores en la membrana celular de células linfoides humanas y murinas, lo cual ha permitido determinar que la expresión del receptor para GH es mayor en linfocitos B, que en linfocitos T (Mejía-Naranjo, Sánchez-Gómez, LeRoith, 2002).

En un estudio reciente en rata (Mejía-Naranjo & Sánchez-Gómez, 2004) se determinaron los principales subtipos celulares linfoides que son blanco de la acción de la hormona de crecimiento y el efecto del estrés nutricional en la distribución relativa de las células linfoides positivas para el receptor de GH. Mediante citometría de flujo se encontró que el patrón de expresión de GHR varía con el tejido y tipo celular linfoide. De acuerdo con observaciones anteriores (Bermúdez, 1994; Carrasco-Rodríguez, 2000), el bazo resultó ser el órgano más sensible al déficit de proteína, pero además mostró un incremento del 12% al 52% en el número de células B positivas para GHR y del 8% al 17% en células CD4+ positivas para GHR. El incremento en los sitios receptores para GH en linfocitos bajo estrés catabólico inducido

por la restricción en proteína, apoya la hipótesis de un papel modulador del eje GH/IGF-I en la preservación de la homeostasis del sistema inmune.

Receptores para IGF-I han sido identificados en tejido linfoide, usando técnicas de radio-ligando y citometría de flujo. La co-localización del receptor tipo I (IGF-IR) con marcadores específicos de linfocitos ha mostrado que el IGF-I está presente principalmente en monocitos y linfocitos B y muy escaso en linfocitos T (Xu, Mardell, Xian, Zola, Read, 1995). Dado que las células linfoides tienen la capacidad de sintetizar y secretar IGF-I, se sugiere que las células del sistema inmune pueden estar expuestas a: 1) el IGF-I endocrino de la circulación; 2) el propio IGF-I sintetizado (paracrino/autocrino); y 3) posiblemente una tercera fuente derivado de las células epiteliales y estromales en los órganos linfoides y médula ósea.

Mediante citometría de flujo y ensayos de protección con ribonucleasa, se pudo demostrar que la carencia de proteína en la dieta es un factor estimulador de la expresión de receptores para GH e IGF-I en el bazo de ratones LID, que carecen de la secreción endocrina de IGF-I. Los mayores cambios se observaron en linfocitos B, con lo que presumiblemente estas células serían las responsables de la sobre-estimulación del eje GH/IGF-I. Así mismo, los niveles del mensajero de la principal proteína de unión a IGF, IGFBP-3, medidos por Northern blot resultaron elevados en los animales restringidos nutricionalmente, lo que sugiere un incremento en la rata de formación de los complejos con el IGF-I circulante o producido localmente. Estos resultados, en resumen, apoyan la hipótesis de que el eje esplénico GH/IGF-I responde al estrés nutricional causado por la disminución en el nivel de proteína dietaria, de modo que se preserve la homeostasis del tejido. Aunque los animales LID exhiben un tamaño reducido del bazo y del timo en comparación con los controles, el porcentaje relativo de células B y T no se afecta por el silenciamiento del gen *Igf-1* hepático; sin embargo, muestran un incremento marcado en la población de células CD4+ bajo restricción nutricional (Mejía-Naranjo, Yakar, Sánchez-Gómez, Umaña-Pérez, Setter, LeRoith, 2002).

En órganos linfoides primarios como el timo, no encontramos diferencias en los timocitos inmaduros dobles positivos (CD4+CD8+) ni en las subpoblaciones maduras (CD4+CD8- y CD4-CD8+) en los LID y controles. La deficiencia de proteína sí mostró diferencias relacionadas con el proceso de maduración de timocitos, lo que sugiere una participación del IGF-I circulante en la hematopoyesis (Mejía-Naranjo, Yakar, Sánchez-Gómez, LeRoith, 2002).

En conjunto los resultados de estos estudios sugieren que el eje local GH/IGF-I en células linfoides puede estar modulando cambios adaptativos, protegiendo el sistema inmune de efectos deletéreos mayores causados por la desnutrición. Lo anterior es consistente con la hipótesis reciente que atribuye funciones inmunomoduladoras a GH e IGF-I con base en sus acciones anabólicas y por lo tanto no serían reguladores obligados del sistema inmunitario (**Foster, Jensen, Montecino-Rodríguez, Leathers, Horseman, Dorshkind**, 2000). Es necesario por lo tanto profundizar en estudios de funcionalidad para evaluar la respuesta inmune celular y/o humoral ante el reto con antígenos específicos y el papel modulador del eje hormonal.

El eje GH/IGF en la patogénesis de enfermedades

Numerosas investigaciones han demostrado que los factores IGF-I e IGF-II son potentes mitógenos para una amplia variedad de tipos celulares. Son reguladores importantes del ciclo celular y de eventos anti-apoptóticos, por lo cual su acción está asociada con tumorigénesis y desarrollo de varios tipos de cáncer en el humano (**LeRoith & Roberts**, 2003).

La enfermedad trofoblástica gestacional (ETG) comprende un espectro de tumores interrelacionados que surgen de un desarrollo anormal del tejido trofoblástico. Esta enfermedad varía desde benigna como la mola hidatidiforme (completa y parcial) hasta maligna como el coriocarcinoma. La mola hidatidiforme (MH) constituye aproximadamente el 80% de los tumores trofoblásticos, es el producto de la concepción caracterizado por hiperplasia trofoblástica y degeneración hidrópica de las vellosidades. La forma clásica denominada mola completa (MC) no presenta tejido embrionario, en tanto la parcial (MP) se asemeja más a una placenta normal con restos de tejido fetal (**Li, Tsao, Cheung**, 2001).

La tasa de incidencia de la mola por regiones varía mucho en Colombia; según datos recientes se estima en 3,73 casos por 1.000 embarazos, cifra por encima del promedio mundial que es de 1:1000 (**Cortés, Ching, Páez y cols**, 2003). La morbilidad por anemia puede ocurrir en cerca de la mitad de estas pacientes y por lo menos el 10% de ellas requiere quimioterapia por coriocarcinoma (**WHO**, 1983).

Los mecanismos moleculares involucrados en la patogénesis de la mola se desconocen en su mayor parte. Los factores de crecimiento similares a la insulina IGF-I e IGF-II y sus receptores son sintetizados y secretados por células del citotrofoblasto, lo que plantea un mecanismo de acción autocrino/paracrino. En un estudio realizado

en nuestro laboratorio se ha examinado el papel del eje GH/IGF en el desarrollo de la ETG en pacientes captadas dentro del Programa de Vigilancia de la Enfermedad Trofoblástica Gestacional del Instituto Nacional de Salud en instituciones centinela en las ciudades de Bogotá y Zipaquirá, en el período comprendido entre Agosto de 2002 y Agosto de 2005. Del total de 73 casos estudiados, 52 correspondieron a MC, 6 casos a MP y 12 a aborto espontáneo (A). El estudio fue avalado por los Comités de Ética de la Universidad Nacional y del Instituto Nacional de Salud y en cada caso se diligenció y firmó el correspondiente consentimiento informado.

El diagnóstico de la enfermedad se basa en el análisis morfológico e histológico del tejido evacuado y por elevación de los niveles circulantes de la hormona gonadotropina coriónica (hCG) en comparación con un embarazo de la misma edad gestacional (Tabla 1). La evaluación de los niveles circulantes de IGF-I e IGF-II mediante radioinmunoanálisis (RIA) específico, mostró en pacientes con mola completa una tendencia a menores valores de IGF-I y mayores de IGF-II en comparación con aborto (Tabla 1) (**Cantero**, 2004). Estos cambios fueron más evidentes al examinar el nivel de expresión de los genes en los tejidos. Los resultados demostraron una expresión significativamente ($p < 0.001$) elevada de los ARN mensajeros de IGF-II y del receptor IGF-IR en mola completa en comparación con abortos espontáneos de la misma edad gestacional (Tabla 2). Consistentemente con los resultados anteriores, el análisis del contenido de IGF-II en los tejidos también fue significativamente ($p < 0.05$) más alto en comparación con placentas de abortos espontáneos, mientras que las concentraciones de IGF-I no fueron diferentes en mola y en abortos.

Varios factores pueden ser responsables de la elevación en la expresión de IGF-II en mola. Conociendo el hecho de que en placenta ocurre impronta del gen *Igf-2*, su sobreexpresión puede estar asociada con la pérdida o relajamiento de la misma. En un estudio reciente (**Kim, Park, Lee, Lee, Kim, An, Oh**, 2003) se demostró alteración en la impronta de los genes *Igf2* (43% de los casos) y *H19* (18% de los casos) en mola completa, incrementando la ocurrencia en tumores trofoblásticos gestacionales (57% y 40% respectivamente), lo cual muestra el papel potencial de estos genes en la progresión de la enfermedad. Aunque no está aún definido, se sugiere que la impronta del gen *Igf-2* se establece durante el primer trimestre de gestación normal. En la gestación androgenética se ha encontrado la co-expresión de los genes *Igf-2* y *H19*, los cuales tienen improntas recíprocas, pudiendo ser otra la explicación para la elevación de la expresión del IGF-II

Tabla 1. Niveles séricos de proteína total, β -hCG, IGF-I e IGF-II en Mola Hidatidiforme completa y parcial y en abortos espontáneos.

Casos	Edad Materna (Años)	Edad Gestacional (Semanas)	Proteína total (mg/100 ml)	β hCG (mUI/ml) Pre	β hCG (mUI/ml) Pos	IGF-I (ng/ml)	IGF-II (ng/ml)
Aborto Espontáneo	29,3 \pm 8,4 n=12	10,4 \pm 3,5 n=12	9,62 \pm 1,97 n=8	97.101 n=5	25.880 n=5	220,0 \pm 69 n=8	979,4 \pm 20,5 n=7
Mola Completa	22,0 \pm 6,6 n=52	13,0 \pm 3,2 n=49	9,26 \pm 1,45 n=25	506.908 n=21	101.010 n=21	199,1 \pm 88,9 n=24	1020,8 \pm 32,4 n=19
Mola Parcial	23,8 \pm 3,8 n=6	13,4 \pm 4,7 n=6	10,35 \pm 0,07 n=2	138.000 n=2	110.000 n=2	188,1 \pm 57,3 n=2	823,4 \pm 54,2 n=2

Los valores están presentados como el promedio de n (número de casos) \pm DE de terminaciones por triplicado.

Tabla 2. Niveles de expresión de IGF-I, IGF-II, IGF-IR y GHR en Mola Hidatidiforme completa y parcial en comparación con abortos espontáneos de similar edad gestacional.

Casos	mARN IGF-I/ GAPDH	mARN IGF-II/ GAPDH	mARN IGF-IR/ GAPDH	mARN GHR/ GAPDH	IGF-I (ng/mg tejido)	IGF-II (ng/mg tejido)
Aborto Espontáneo	0,240 \pm 0,04 n=8	1,520 \pm 0,04 n=8	0,299 \pm 0,01 n=8	0,604 \pm 0,01 n=8	23,62 \pm 5,6 n=7	216,7 \pm 16,8 n=7
Mola Completa	0,211 \pm 0,01 n=12	2,82 \pm 0,39 ^a n=12	0,631 \pm 0,12 ^a n=12	0,604 \pm 0,02 n=12	24,1 \pm 15,3 n=23	279,3 \pm 20,7 ^a n=16
Mola Parcial	0,232 \pm 0,02 n=3	3,034 \pm 0,07 ^a n=3	0,636 \pm 0,04 ^a n=3	0,582 \pm 0,02 n=3	27,2 \pm 5,4 n=2	450,8 \pm 36,7 ^a n=2

Los valores de densitometría están normalizados con el gen casero GAPDH. Se presentan como el promedio de n (número de casos) \pm DE de determinaciones por triplicado. ^a Valores significativamente diferentes en comparación con aborto P< 0.05.

con respecto a los abortos en los que hay genoma materno y fetal, caso en el cual, no se perdería la impronta recíproca.

La expresión del IGF-II está regulada por cuatro promotores (P1-P4). En los tejidos humanos normales, el hígado de adulto es el único órgano que predominantemente utiliza el promotor P1 para la expresión de IGF-II. Sin embargo, la activación del promotor P1 se ha descrito en casos de malignidad como hepatomas, tumores ováricos y de Wilm's y recientemente se ha sugerido que los promotores P2-P4 cambian a P1 durante la carcinogénesis (Vu, Chuyen, Li, Hoffman, 2003). En placenta normal se ha registrado el uso del promotor P1 al comienzo de la gestación disminuyendo de manera gradual a medida que

se incrementa el uso del promotor P4. Se ha señalado el uso preferente de P1 con silenciamiento relativo de P4 en mola hidatidiforme y tumores trofoblásticos (Kim, Park, Lee, Lee, Kim, An, Oh, 2003), lo que podría explicar el aumento en la transcripción del gen IGF-2 observado en este estudio.

Los resultados no mostraron diferencias en la transcripción del gen del receptor de GH (GHR) en mola y en aborto (Tabla 2), aunque se detectaron mayores niveles de expresión de la variante de la hormona de crecimiento (GH-V) en tejido molar (Vera, 2004). Es conocido que durante la gestación la GH-V de placenta pasa a la circulación materna y reemplaza a la GH de pituitaria, pero se desconoce su papel en embarazos molares. Ensayos reali-

zados en cultivos primarios provenientes de explantes de tejido molar y estimulados con diferentes dosis de GH recombinante humana (rhGH) no mostraron cambios en proliferación (**Díaz**, resultados no publicados), pero sí altos niveles de expresión de IGF-II (**Bernal**, 2004). En conclusión, las alteraciones en el mecanismo de expresión del sistema IGF en Mola Hidatidiforme son un soporte experimental a la hipótesis de un papel de estos factores en el desarrollo de esta patología. Además, la sobre-expresión de IGF-II podría ser explotada como predictor de malignidad de la enfermedad y así poder crear en un futuro oportunidades de prevención y terapias concretas.

Agradecimientos

La autora agradece a su grupo de investigación, profesores y estudiantes de doctorado, maestría y pregrado quienes realizaron bajo su dirección el trabajo aquí expuesto. También expresa su agradecimiento a los investigadores del Laboratorio de Genética del Instituto Nacional de Salud y del Instituto Materno Infantil coinvestigadores del proyecto de Mola Hidatidiforme. Al Dr. Derek LeRoith y su grupo de investigación en el National Institutes of Health, Bethesda, EE.UU por la fructífera colaboración y asesoría en los estudios celulares y moleculares y por facilitar el acceso al modelo transgénico. Al Dr. Gunnar Norstedt y su grupo de investigación en el Instituto Karolinska, Suecia por la valiosa asesoría y colaboración en los estudios de expresión génica. Al Internacional Program in the Chemical Sciences (IPICS), Universidad de Uppsala, Suecia por su invaluable y continuo apoyo científico y financiero sin lo cual no hubiera sido posible la consolidación del grupo y a Colciencias y a la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia por la financiación de los diferentes proyectos.

Bibliografía

- Beauloye, V., B. Willems, V. de Coninck, S. J. Frank, M. Edery, J-P. Thissen.** 2002. Impairment of liver GH receptor signaling by fasting. *Endocrinology* **143**: 792-800.
- Bermúdez, J. A.** 1994. Expresión de los genes del Receptor de la hormona de Crecimiento y del Factor similar a la insulina I en linfocito de rata bajo condiciones de restricción proteínica-calórica. Tesis de Maestría en Bioquímica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Bernal Y.** 2004. Estudio de la expresión de mRNA de IGF-II en cultivo celular de placenta humana de primer trimestre. Trabajo de Grado en Química. Universidad Nacional de Colombia.
- Calderón, S. A. Umaña-Pérez, M. Sánchez-Gómez.** 2004. SOCS3 and SOC2 are important regulators of muscle tissue sensitivity to GH in protein restricted rats. *Growth Hormone & IGF Res.* **12**(4):132.
- Caminos, J. E.** 1995. Construcción de una genoteca de cDNA de linfocito de rata. Tesis de Maestría en Bioquímica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Cantero M. E.** 2004. Estudio predictivo de algunos marcadores bioquímicos en suero de pacientes con Mola Hidatidiforme. Tesis de Maestría en Bioquímica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Carrasco-Rodríguez, S.** 2000. Expresión de los genes del receptor de la hormona de crecimiento y del factor de crecimiento similar a la insulina tipo I bajo restricción nutricional. Tesis de Doctorado en Ciencias-Químicas. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Cortés, C, R. Ching, P. Páez, A. Rodríguez, H. León, H. Capasso, F. Lozano, V. González, H. Aramendiz, F. Pedroza, P. Galvis, E. Forero, E. Aragón, C. Arteaga, A.J. Bermúdez.** 2003. La mola hidatidiforme: un indicador de la situación sociodemográfica en salud sexual y reproductiva. *IQUEN.* **8**(12): 199-204.
- Daughaday, W. H., K. Hall, M. S. Raben, W. Salmon Jr, J. L. Van der Brande, J.J. Van Wyj.** 1972. Somatomedin: proposed designation for sulphation factor. *Nature* **235**: 107.
- Delhase, M., P. Vergani, A. Malur, E. Hooge-Peters, R. Hooge,** 1993. The transcription factor Pit-1/GHF-1 is expressed in hemopoietic and lymphoid tissues. *Eur J Immunol* **23**: 951-955.
- Ercole, A. J., G. T. Applewhite, L. E. Underwood.** 1980. Evidence that somatomedin is synthesized by multiple tissues in the fetus. *Dev Biol* **75**: 315-328.
- Foster, M., E. Jensen, E. Montecino-Rodríguez, H. Leathers, N. Horseman, K. Dorshkind,** 2000. Humoral and cell-mediated immunity in mice with genetic deficiencies of prolactin, growth hormone, insulin-like growth factor-I and thyroid hormone. *Clinical Immunol* **96**(2): 140-149.
- Garzón, R.** 2004. Estudio de la señalización (Activación/desactivación) del receptor de la Hormona de Crecimiento (GHR) en células linfoides y su regulación por citoquinas, quimioquinas y la disponibilidad de nutrientes. 2004. Tesis de Doctorado en Ciencias-Química. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Kim, S. J., S. E. Park, C. Lee, S. Y. Lee, I. H. Kim, H. J. An, Y. K. OH.** 2003. Altered imprinting, promoter usage, and expression of insulin-like growth factor-II gene in gestational trophoblastic diseases. *Gynecol Oncol.* **88**(3): 411-418.
- LeRoith, D., C. Bondy, S. Yakar, J. Liu, A. Butler.** 2001. The somatomedin hypothesis: 2001. *Endocr Rev* **22**: 53-74.
- _____, **C. T. Roberts, CT.** 2003. The insulin – like growth factors system and cancer. *Cancer Letters.* **195**:127–137.
- Li H.W, S.W. Tsao, A.N. Cheung.** 2001. Current understandings of the molecular genetics of gestational trophoblastic diseases. *Placenta* **23**: 20-31.
- Liu, J.L. & D. LeRoith.** 1999. Insulin-like growth factor-I is essential for postnatal growth in response to growth hormone. *Endocrinol* **140**: 5178-5184.
- Mejía-Naranjo, W., M. Sánchez-Gómez, D. LeRoith.** 2002. The growth hormone – Insulin-like growth factor-I axis and immunity. In: *Growth and Lactogenic Hormones. Neuroimmune Biology*, Vol 2. Ed. L. Matera & R. Rapaport. Elsevier, Amsterdam. p. 9-25.

- _____, **S. Yakar, M. Sánchez-Gómez, A. Umaña-Pérez, J. Setser, D. LeRoith.** 2002. Protein calorie restriction affects nonhepatic IGF-I production and the lymphoid system: Studies using the liver-specific IGF-I gene-deleted mouse model. *Endocrinol* **143**(6): 2233-2241.
- _____, **D. LeRoith.** 2002. Role of the local GH/IGF-I axis on the maturation process of thymocytes in the LID Mouse model under nutritional stress. *Growth Hormone & IGF Res.* **12**(4):257-258.
- _____, 2003. Estudio del papel paracrino/autocrino del eje hormona de crecimiento (GH)/Factor de crecimiento similar a la insulina (IGF-I) y su regulación por la proteína dietaria en células linfoides. Tesis de Doctorado en Ciencias-Química. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- _____, **S. Yakar, R. Bernal, D. LeRoith, M. Sánchez-Gómez.** 2003. Regulation of the splenic somatotropic axis by dietary protein and insulin-like growth factor-I in the rat. *Growth Hormone & IGF Res.* **13**(): 254-263.
- _____ & **M. Sánchez-Gómez.** 2004. Protein malnutrition up-regulates growth hormone receptor expression in rat splenic B lymphocytes. *Biomédica* **24**(4): 403-412.
- _____, **S. Lasky, W. Lowe, W. Seaman, D. LeRoith.** 1987. Molecular cloning of rat insulin-like growth factor-I complementary deoxyribonucleic acids: differential messenger ribonucleic processing and regulation by growth hormone in extrahepatic tissues. *Mol Endocrinol* **1**: 243-248.
- Sánchez-Gómez, M., K. Malmjöf, W. Mejía-Naranjo, A. Bermúdez, M.T. Ochoa, S. Carrasco-Rodríguez, A. Skottner.** 1999. Insulin-like growth factor-I, but not growth hormone, is dependent on a high protein intake to increase nitrogen balance in the rat. *Br J Nutr.* **81**: 145-152.
- Umaña A., S. Yakar, D. LeRoith, M. Sánchez-Gómez.** 2002. SOCS2 and SOCS3 contribute to GH resistance in malnourished liver IGF-I deficient mice. *Growth Hormone & IGF Res.* **12**(4): 280.
- _____, **S. Carrasco, M. Sánchez.** 2003. Role of the cytokine-3 signaling suppressor protein (SOCS-3) in growth hormone resistance induced by malnutrition. *Biomédica* **23**(3): 301-308.
- Vera P.** 2004. Detección de la expresión del gen de la hormona de crecimiento variante por RT-PCR. Trabajo de Grado en Química. Universidad Nacional de Colombia.
- Vu, T. H., N. Chuyen, T. Li, A. Hoffman.** 2003. Loss of imprinting of IGF2 sense and antisense transcripts in Wilm's tumor. *Cancer Research* **63**: 1900-1905.
- Wang, Y. and H. Jiang.** 2005. Identification of a distal STAT5-binding DNA region that may mediate growth hormone regulation of insulin-like growth factor-I gene expression. *J Biol Chem* **280**(12): 10955-10963.
- Weigent, D., J. Baxter, W. Wear, L. Smith, K. Bost, J. Blalock.** 1988. Production of immunoreactive growth hormone by mononuclear leukocytes. *FASEB J.* **2**: 2812-2818.
- World Health Organization.** 1983. Gestational trophoblastic diseases. Report of a WHO Scientific Group. Geneva.
- Xu, X., C. Mardell, C. Xian, H. Zola, C. Read,** 1995. Expression of functional insulin-like growth factor-I receptor on lymphoid cell subsets of rats. *Immunology* **85**: 394-399.
- _____, **S.A. Bennett, R.L. Ingram, W.E. Sonntag.** 1995. Decreases in growth hormone receptor signal transduction contribute to the decline in insulin-like growth factor I gene expression with age. *Endocrinology* **136**: 4551-4557.
- Yakar, S., J. Liu, B. Stannard, A. Butler, D. Accili, B. Sauer, D. LeRoith.** 1999. Normal growth and development in the absence of hepatic insulin-like growth factor-I. *Proc Natl Acad Sci.* **96**: 7324-7329.

Recibido el 3 de octubre de 2005.

Aceptado para su publicación el 26 de marzo de 2006.

INFORMACIÓN CARIOLÓGICA DEL GÉNERO *CALLICEBUS* EN COLOMBIA

por

M.L. Bueno¹, C. Ramírez-Orjuela², M. Leibovici³ y O.M. Torres³

Resumen

Bueno, M.L., C. Ramírez-Orjuela, M. Leibovici & O.M. Torres. Información cariológica del género *Callicebus* en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 109-115, 2006. ISSN: 0370-3908.

Se describen los cariotipos bandeados (bandas Q, R, C y G) de cuatro ejemplares del género *Callicebus*, de procedencia desconocida, cautivos en zoológicos colombianos. Dos de ellos determinados como *C. cupreus ornatus*, subespecie endémica colombiana, presentaron un cariotipo diferente a los descritos hasta la fecha para dicho género, con 44 cromosomas ($2n = 44$: 16Bi, 26A). Los cariotipos de los otros ejemplares, un macho de *C. cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$: 16Bi, 28A) y una hembra de *C. torquatus* ($2n = 20$: 8Bi, 10A) son similares a los descritos previamente. Una fusión (o fisión) telomérica que involucra a los cromosomas 1 y 20 de *C. c.* cf. *discolor* y el cromosoma 1 de *C. c.* *ornatus* podrían ser responsables de la variación en el número diploide de estas dos subespecies. La complejidad de la reorganización cromosómica mencionada sugiere el inicio del aislamiento reproductivo entre estos dos taxones.

Palabras clave: Primates, nuevo cariotipo, *Callicebus*, Colombia.

Abstract

Banded karyotypes (Q, R, C and G) were identified from four captive examples of the *Callicebus* genus of unknown procedure in Colombian zoos. A new karyotype with 44 chromosomes ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A) was found in two animals, living in different zoos in Colombia, and identified as *C. cupreus ornatus*, an endemic Colombian subspecies, different to all those described to date for this genus. No differences were found from previously described karyotypes for the other two examples: a female *C. torquatus* ($2n = 20$: 8 Bi, 10 A) and a male *C. cupreus* cf *discolor* ($2n = 46$: 16 Bi, 28 A). A telomeric fusion (or fission) involving chromosomes 1 and 20 of *C. c.* cf *discolor*, chromosomes, and chromosome 1 in *C. c.* *ornatus*, is suggested as being responsible for the reduced karyotype. The complexity of this rearrangement could lead to the beginning of the reproductive isolation between these two taxa.

Key words: Primates, new karyotype, *Callicebus*, Colombia.

¹ Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia-Bogotá. Correo electrónico: mlbuenoa@unal.edu.co

² Centro de Primatología Araguatos, Bogotá.

³ Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Introducción

Los *Callicebus* son primates de tamaño mediano ampliamente distribuidos en Suramérica. La taxonomía del género ha sido discutida por varios autores. Recientemente Defler (2003), basado en el trabajo de Hershkovitz (1990), reconoce para Colombia dos especies, *Callicebus cupreus* y *Callicebus torquatus*, con varias subespecies.

Dentro de *C. cupreus* en Colombia se encuentran tres formas nominales: *discolor* y *ornatus*, reconocidas como subespecies (Defler, 2003; Hershkovitz, 1988, 1990) o como especies diferentes (van Roosmalen *et al.*, 2002) y una tercera subespecie no descrita (*Callicebus cupreus* ssp, Defler, 2003), endémica del país. De acuerdo con Van Roosmalen *et al.* (*op cit*) estas formas nominales son especies dentro del grupo *C. cupreus*.

Dentro del grupo *torquatus* en Colombia se encuentran tres formas nominales, *lucifer*, *lugens* y *medemi*, esta última endémica del país. Son reconocidas como subespecies (Defler, 2003, Hershkovitz, 1988, 1990) o como especies (van Roosmalen *et al.*, 2002).

Los estudios citogenéticos en este género han demostrado una amplia variación en la morfología y número cromosómico, comparable con la observada en los géneros *Aotus* (Ma *et al.*, 1976; Torres *et al.*, 1998) y *Alouatta* (Consigliere *et al.*, 1989; de Oliveira *et al.*, 2002; Stanyon *et al.*, 1995; Torres & Leibovici, 2001 y Torres & Ramírez, 2003).

En *Callicebus* se presentan diversos números diploides (Tabla 1) que van desde $2n = 16$ en *Callicebus lugens* del Brasil (Bonvicino *et al.*, 2003; Stanyon *et al.*, 2003), hasta $2n = 50$ en *Callicebus donacophilus* de Bolivia (Minezawa & Valdivia, 1984). El número cromosómico ($2n = 16$) del *Callicebus lugens* brasilero es el más bajo encontrado dentro de los primates.

Acá se presentan, analizan y discuten los cariotipos con bandas G, R y C de 4 individuos cautivos, pertenecientes a tres taxones del género *Callicebus*: *C. cupreus* cf *discolor* (1 ejemplar), *C. c. ornatus* (2 ejemplares) y *C. torquatus* (1 ejemplar).

Materiales y métodos

Animales: Los cariotipos provienen de cuatro ejemplares de origen desconocido, que fueron decomisados por varias entidades colombianas y remitidos a zoológicos del país: Un macho y una hembra, identificados (por T. Defler y C. Ramírez-Orjuela) como *Callicebus cupreus ornatus*, con base en características cromáticas: la presencia de una banda blanca sobre los ojos y las manos y los pies blanquecinos. El macho se encuentra actualmente en el Zoológico de Los Ocarros (cerca de Villavicencio, Meta) y la hembra en el Zoológico del Parque Recreativo Piscilago (en Nilo, Cundinamarca).

Un macho (también en el Zoológico de Piscilago), que por sus características cromáticas corresponde a *Callicebus*

Tabla 1. Variación cromosómica publicada para el género *Callicebus* (organizada en orden ascendente de número cromosómico).

Posible nombre del taxón (sensu Hershkovitz, 1990)	Cariotipo					Autor	Taxón referido en la publicación
	2n	M+S ¹	A ²	X	Y		
<i>C. torquatus lugens</i>	16	8	6	M	?	Bonvicino <i>et al.</i> , 2003	<i>C. lugens</i>
<i>C. torquatus lugens</i>	16	8	6	M	?	Stanyon <i>et al.</i> , 2003	<i>C. lugens</i>
<i>C. torquatus torquatus</i>	20	8	10	S	?	Egozcue, 1969	<i>C. torquatus torquatus</i>
<i>C. torquatus torquatus</i>	20	8	10	S	?	Bernischke y Bogart, 1976	<i>C. torquatus torquatus</i>
<i>C. torquatus</i> ssp	20	8	10	S	?	Este trabajo	<i>C. torquatus</i>
<i>C. torquatus</i> ssp	22	8	12	M	?	Barros <i>et al.</i> , 2000	<i>C. torquatus</i>
<i>C. personatus nigrifrons</i>	42	28	12	S	M	Nagamachi, <i>et al.</i> , 2003	<i>C. personatus nigrifrons</i>
<i>C. personatus</i> ssp	44	26	16	S	?	Rodrigues <i>et al.</i> , 2004	<i>C. personatus</i>
<i>C. cupreus ornatus</i>	44	16	26	M	M	Este trabajo	<i>C. cupreus ornatus</i>
<i>C. cupreus</i> cf <i>discolor</i>	46	16	28	M	M	Este trabajo	<i>C. cupreus</i> cf <i>discolor</i>
<i>C. moloch?</i> <i>C. cupreus?</i>	46	20	24	M	?	Bernischke y Bogart, 1976 Egozcue, 1969	<i>C. cupreus moloch</i>
<i>C. brunneus</i>	48	20	28	S	M	Minezawa <i>et al.</i> , 1989	<i>C. moloch brunneus</i>
<i>C. donacophilus palleescens</i>	50	18	30	S	M	Barros <i>et al.</i> , 2003	<i>C. donacophilus palleescens</i>
<i>C. donacophilus</i> ssp	50	22	26	S	M	Minezawa y Valdivia-Borda, 1984	<i>C. moloch donacophilus</i>

¹ Número de autosomas con dos brazos: M, metacéntricos, S, submetacéntricos.

² Número de autosomas con un brazo: A, acrocéntricos.

cupreus cf *discolor*; aunque carece de la banda transversal oscura contrastante en la frente (C. Ramírez-Orjuela, C. Falla, comunicación personal). Una hembra del Zoológico de Matecaña (en Pereira, Risaralda), cuya muestra de sangre y fotografías fueron remitidas desde el zoológico, identificadas como *Callicebus torquatus*. Este ejemplar no se pudo asignar a ninguna subespecie debido a que las fotografías tomadas no tienen los detalles necesarios para evaluar los caracteres cromáticos de las distintas subespecies. Durante el desarrollo de estos estudios este ejemplar murió y desafortunadamente fue incinerado por el personal del Zoológico, por lo que no existe espécimen de referencia.

Estudio citogenética

Los cromosomas metafásicos fueron obtenidos a partir de cultivos de sangre total de muestras enviadas al laboratorio de Citogenética del Instituto de Genética de Universidad Nacional de Colombia en Bogotá. Se realizaron cultivos de linfocitos (Moorhead *et al.*, 1960), estimulados con extracto crudo de *Vicia faba* (favina) a una concentración de 20 µg/ml en 0.4 ml de sangre.

Para la identificación cromosómica se usaron técnicas de bandas Q, R, G y C: QFQ, (Casperson *et al.*, 1970); RBHG-FPG (Goto *et al.*, 1975); GTG, Seabright, 1971 y CBG, Arrighi & Hsu, 1971, Sumner, 1972). Adicionalmente se realizaron cultivos con pulsos terminales de BrdU (50 µg/ml) durante las últimas 7 horas de cultivo (Willard & Latt, 1976).

De cada uno de los ejemplares se fotografiaron entre 4 y 15 metafases, incluyendo metafases identificadas con dos o más coloraciones (QC, QR, QG) y se organizaron entre 4 y 10 cariotipos. Los cromosomas se organizaron en dos grupos: el primero con los cromosomas de dos brazos (metacéntricos o submetacéntricos) y el segundo con los cromosomas de un brazo (acrocéntricos). En ambos grupos se siguió un orden decreciente de tamaño, con excepción de un par de cromosomas caracterizado por poseer una región acromática proximal al centrómero, evidente en la coloración uniforme con Giemsa (cromosoma marcador), que se ubicó en el último lugar del cariotipo. Se incluyen en cada descripción, adicional al número diploide (2n) y al Número Fundamental (NF), las fórmulas cariotípicas propuestas por Nagamachi *et al.* (2003), en las cuales Bi representa todos los autosomas de dos brazos, metacéntricos y submetacéntricos y A representa el número de autosomas acrocéntricos.

Resultados

Callicebus cupreus ornatus: Los dos ejemplares, macho y hembra, presentaron 44 cromosomas (2n = 44; NF =

58; 16 Bi, 26 A), con 8 pares de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos (pares 1 al 8). Se destacan el par 1, por ser un metacéntrico de gran tamaño, que casi duplica la longitud del siguiente par y el par 8, por ser un metacéntrico bastante pequeño, cuya longitud es aproximadamente la mitad del cromosoma anterior. El segundo grupo contiene 13 pares de cromosomas acrocéntricos. En este grupo el par 21, (cromosoma marcador), presenta satélites en los brazos largos (Fig. 1). En las metafases estudiadas fueron observadas asociaciones frecuentes entre los satélites del par 21 (Fig. 3).

Con la coloración de bandas C se detectaron pequeños bloques de heterocromatina centromérica en todos los cromosomas. En metafases previamente identificadas con bandas Q, se observaron bandas C terminales en los brazos largos de los cromosomas del par 21 y en los brazos cortos de uno de cromosomas 7 (en el macho). Se observaron variaciones en el tamaño (heteromorfismo) en el brazo corto del cromosoma 9 (Fig. 2 y 3). El cromosoma X es metacéntrico, de tamaño mediano, con un patrón de bandas semejante al encontrado en varios de los primates del Nuevo Mundo (Bernischke & Bogart, 1976; Dutrillaux & Couturier, 1981). El cromosoma Y es un cromosoma muy pequeño, cuya morfología no es fácil de distinguir por su tamaño, pero que parece metacéntrico por la banda C situada en posición media.

Callicebus cupreus cf *discolor*: El macho presentó 46 cromosomas (2n = 46; NF = 60; 16 Bi, 28 A), conformado por 8 pares de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos en el primer grupo y 14 pares de acrocéntricos

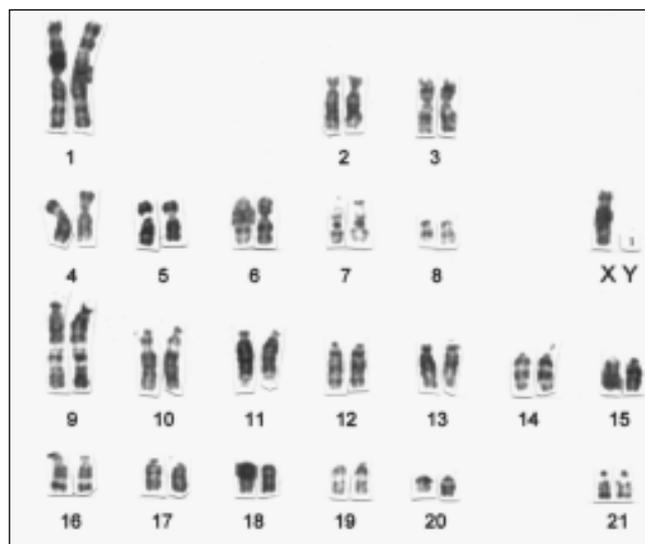


Figura 1. Bandas GTG del macho de *Callicebus cupreus ornatus* (2n = 44; NF = 58; 16 Bi, 26 A).

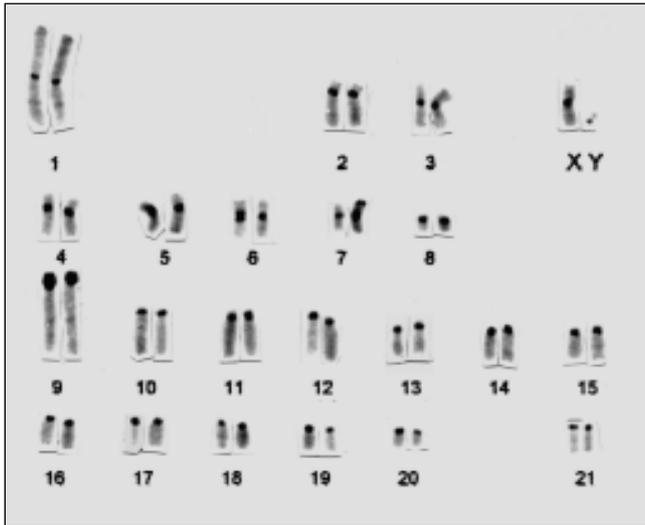


Figura 2. Bandas CBG del macho de *Callicebus cupreus ornatus* ($2n = 44$; $NF = 58$; 16 Bi, 26 A), identificadas previamente con bandas Q. Notar el polimorfismo en la banda telomérica del par 7 y la distribución de la heterocromatina de los brazos cortos del cromosoma 9.

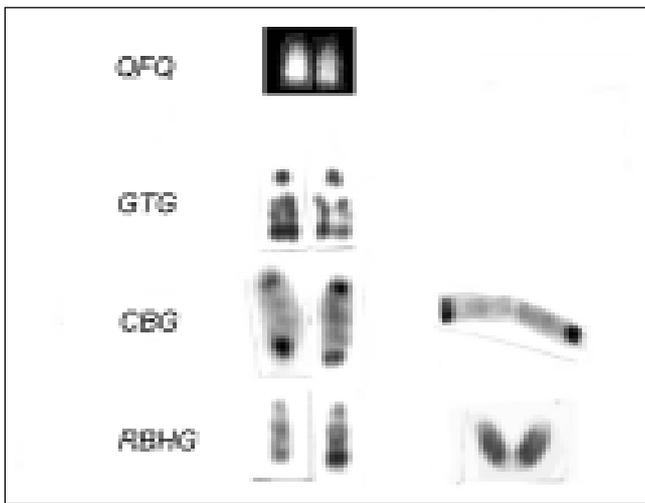


Figura 3. Asociaciones frecuentes del cromosoma marcador 21 en *Callicebus cupreus ornatus*. Notar los satélites que son Q, G, C y R negativos.

en el segundo. En este segundo grupo sobresale el primer par acrocéntrico por su mayor longitud. El cromosoma 22, cromosoma marcador, ocupa el último lugar del cariotipo, aunque no es el más pequeño. El X es un cromosoma metacéntrico de tamaño mediano y el Y es el cromosoma más pequeño y aparece en la mayoría de las metafases como un punto, posiblemente submetacéntrico. Se presenta solo un cariotipo con coloración uniforme (Fig. 4), porque no se obtuvieron cariotipos bandeados de buena calidad.

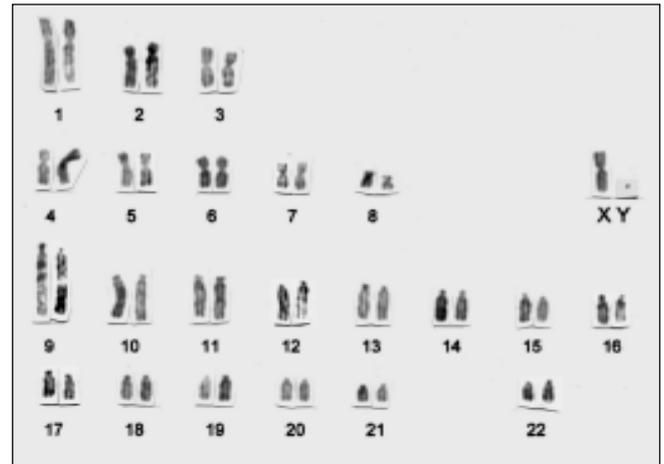


Figura 4. Cariotipo con coloración homogénea en Giemsa de *Callicebus cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$, $NF = 60$; 16 Bi, 28 A).

***Callicebus torquatus*:** La hembra presentó 20 cromosomas ($2n = 20$; $NF = 26$; 8 Bi, 10 A). El primer grupo está conformado por cuatro pares de cromosomas muy grandes, metacéntricos y/o submetacéntricos (pares 1-4), en donde cada uno de los pares presenta patrones de bandas bien definidos (QFQ y RBHG). En la parte distal del cromosoma 4 se visualiza una región acromática (región organizadora del nucleolo). El segundo grupo contiene cinco pares de acrocéntricos (pares 5-9) muy pequeños, que contrastan en tamaño con los del primer grupo. El cromosoma X es un metacéntrico de tamaño medio, identificado por su conducta alocíclica, con la coloración RBHG-FPG, con la cual se demostró su patrón de replicación tardía característico, en la mayoría de las células analizadas (Fig. 5).

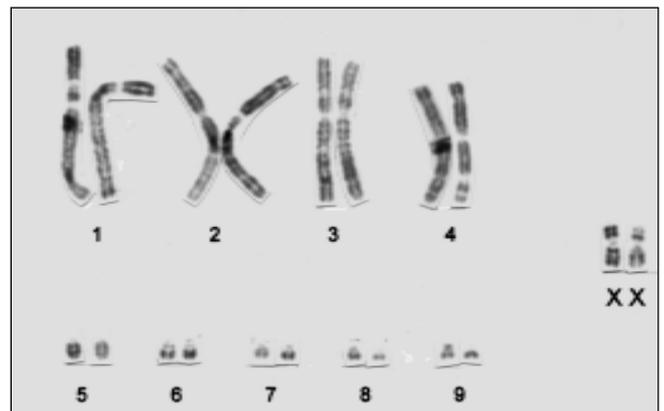


Figura 5. Patrón de bandas R (RBHG) de la hembra de *Callicebus torquatus* ($2n = 20$, $NF = 26$; 8 Bi, 10 A). Notar la replicación tardía en uno de los cromosomas X.

Discusión

El cariotipo de *C. c. ornatus* ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A), subespecie endémica de Colombia, es diferente en su estructura a todos los descritos para este género hasta la fecha. Este número cromosómico se ha encontrado en *C. personatus nigrifrons* ($2n = 44$: 26 Bi, 16 A) del Brasil (Rodríguez *et al.*, 2004). Sin embargo, las estructuras de los cariotipos son diferentes; en *C. c. ornatus* ($2n = 44$: 16 Bi, 26 A) hay cinco pares adicionales de cromosomas acrocéntricos (y por consiguiente cinco pares menos de cromosomas de dos brazos), es decir que los dos taxones tienen fórmulas cromosómicas invertidas. Estos resultados son diferentes a los presentados por Benirschke & Bogart (1976) quienes indican que *C. moloch ornatus* tiene $2n = 46$ (igual que *C. moloch cupreus*).

El cariotipo de *C. c. cf discolor* ($2n = 46$; 16 Bi, 28 A) es similar al descrito para *Callicebus cupreus* por Bender & Mettler (1958), considerado como *Callicebus moloch* (= *cupreus*) por Egoscue, 1969) y al obtenido por Benirschke & Bogart (1976) para un macho de "*Callicebus moloch cupreus*" ($2n = 46$; 20 Bi, 24 A). Estos dos cariotipos concuerdan en la gran longitud del primer par de acrocéntricos; las diferencias en la fórmula cromosómica (16 Bi, 28 A vs 20 Bi, 24 A) se deben a los números de cromosomas que se consideran de dos brazos. Para estos autores los pares 10 y 11 son considerados como submetacéntricos, en tanto que en el presente trabajo fueron considerados como acrocéntricos por la naturaleza heterocromática de los brazos cortos.

Existe una gran semejanza en la mayoría de los elementos de los cariotipos de *C. c. ornatus* ($2n = 44$) y de *C. c. cf discolor* ($2n = 46$) acá estudiados. La variación numérica se puede explicar mediante una reorganización que involucra a los cromosomas 1 y 20 de *C. c. cf discolor* y el cromosoma 1 de *C. c. ornatus*. Una fusión telomérica de los cromosomas 1 y 20 podría conformar el cromosoma 1 de *C. c. ornatus*, o viceversa, la fisión de este par 1 podría generar los cromosomas 1 y 20 de *C. c. cf discolor* (Fig. 6). Esta reorganización cariológica puede ser el inicio de un aislamiento reproductivo. Dado que estas dos subespecies presentan, al parecer, áreas de distribución alopatricas contiguas (Defler, 2003, mapa 21), en el caso de presentarse híbridos en la naturaleza o en cautiverio, estos tendrían reducción de su fertilidad, por la presencia de trivalentes en la meiosis, lo cual conllevaría a la producción de gametos desbalanceados, o aneuploidías por la segregación al azar de la translocación (Ford, 1973; Jalbert *et al.*, 1980).

La asignación a subespecie del ejemplar del presente estudio es cuestionable, porque sus características

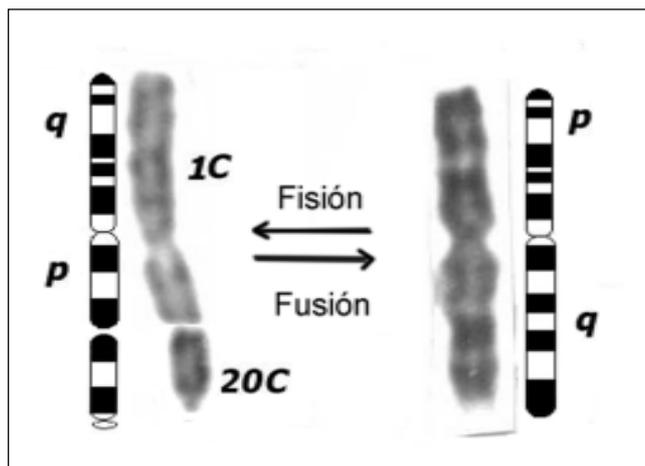


Figura 6. Reordenamiento cromosómico probable propuesto entre los cariotipos de *C. cupreus* cf. *discolor* (C) y *C. c. ornatus* (Co). La fusión 1p tel: 20q tel de C conforman el cromosoma 1 de Co, con la pérdida del brazo corto y del centrómero del 20 C. o la fusión de la parte distal del brazo 1 de Co (p, brazo corto; q, brazo largo).

fenotípicas de coloración coinciden con las de *C. cupreus discolor* (sensu Hershkovitz, 1990), pero no presenta la banda oscura transversa en la cabeza presente en este taxón (Defler, 2003; van Roosmalen *et al.*, 2002). La hembra de *C. cupreus ornatus* ($2n = 44$) y el macho de *C. cupreus* cf. *discolor* ($2n = 46$) han compartido encierro por más de dos años en el Zoológico de Piscilago. Aunque se han visto copular en varias ocasiones, no se ha presentado preñez (C. Falla, comunicación personal); esto puede ser tomado como evidencia de aislamiento reproductivo. Dado que estos ejemplares se encuentran en cautividad; recomendamos realizar parejas con ejemplares del mismo cariotipo mediante el intercambio de ejemplares entre los distintos zoológicos, para mejorar las posibilidades de reproducción *ex situ*.

El cariotipo de *C. torquatus* ($2n = 20$: 8 Bi, 10 A) es similar a los publicados por Egozcue (1969) y por Benirschke & Bogart (1976) y confirma su asignación al grupo *torquatus*, por el bajo número diploide (van Roosmalen *et al.*, 2002). Aparentemente en este grupo han ocurrido una serie de fusiones cromosómicas que han conducido a la reducción de elementos, acompañado con un incremento en el tamaño de los cromosomas y la pérdida de los telómeros, dado que no han detectado remanentes intercalares de estos por hibridación *in situ* (Barros *et al.*, 2003).

Las tres formas nominales del grupo *torquatus* presentes en Colombia son: *medemi*, *lucifer* y *lugens*, y se distribuyen en las vertientes de los ríos Amazonas y Orinoco

(Defler, 2003, mapa 20). Descartamos la asignación del espécimen acá estudiado a *lugens*, con base en su cariotipo, ya que *Callicebus lugens* presenta 16 cromosomas ($2n=16$: 8 Bi, 6 A) en ejemplares brasileiros provenientes de ríos tributarios de la margen izquierda del Río Negro (Bonvicino *et al.*, 2002). Se desconocen los cariotipos de las otras dos formas del género en Colombia (*lucifer*, Amazonia; *medemi*, Putumayo) por lo cual este cariotipo de 20 cromosomas podría corresponder a cualquiera de estas dos subespecies.

Para esclarecer la compleja evolución cromosómica de los *Callicebus* se necesita información cariológica de todas las subespecies, especialmente de animales con localidad exacta. La cariológica es una herramienta útil para inferir el posible origen de los ejemplares decomisados, cuando este no se conoce y en las decisiones sobre los mejores lugares de liberación. La introducción de ejemplares con diferente cariotipo en un área puede perjudicar a las poblaciones naturales por introgresión genética y disminución en la fertilidad, consecuencias que pueden ser catastróficas en poblaciones amenazadas.

Se recomienda a los zoológicos y centros de recepción y rehabilitación de fauna silvestre hacer los arreglos necesarios para que los animales fallecidos sean depositados como especímenes testigo (*vouchers*) en colecciones científicas de referencia de museos de historia natural. La desafortunada práctica de incineración de los animales muertos priva a la ciencia de una oportunidad única de realizar estudios multidisciplinarios detallados, en especies poco conocidas y amenazadas. En el caso de ejemplares utilizados en caracterizaciones cariológicas, hay una gran ventaja en tener tanto cariotipos como descripciones morfológicas detalladas de los mismos animales.

Agradecimientos

A la División de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia (DIB) por la financiación. Al Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo logístico y a Miriam Calle por su ayuda con el material fotográfico. A los biólogos y médicos veterinarios de la Asociación Macarena encargados del Centro de Recepción y Rehabilitación de Fauna Silvestre del Departamento Administrativo del Medio Ambiente (DAMA) en Engativá (Bogotá, Distrito Capital, Colombia). A la veterinaria Carolina Falla del Zoológico de Piscilago por su colaboración en la toma de las muestras. A Thomas Defler y a Marcela Gómez-Laverde por la lectura crítica de este documento. A William Usaquén por la toma de las fotografías de los ejemplares.

Bibliografía

- Arrighi, F. & T. C. Shu, 1971. Localization of the heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics* 10: 81-86.
- Barros, R. M. S., J. C., Pieczarka, M. D. C. O. Brigido, J. A. P. C. Muniz, L. R. R. Rodrigues, & C. Y. Nagamachi. 2002. A new karyotype in *Callicebus torquatus* (Cebidae, Primates). *Hereditas* 133: 55-8.
- , C. Y. Nagamachi, J. C. Pieczarka, L. R. R. Rodrigues, M. Neusser, E. F. Oliveira, J. Wienberg, J.A.P.C. Muniz, J. D. Rissino, & S. Muller, 2003. Chromosomal studies in *Callicebus donacophilus pallescens*, with classic and molecular cytogenetic approaches: Multicolour FISH using human and *Saguinus oedipus* painting probes. *Chr. Res.* 11: 327-334.
- Bender, M. & L. E. Metter, 1958. Chromosome studies of primates. *Science* 128: 186-188.
- Benirschke, K. & M. H. Bogart, 1976. Chromosomes of the tan-handed Titi (*Callicebus torquatus*, Hoffmannsegg, 1807) *Folia Primatol.* 25: 25-34.
- Bonvicino, C. R., H. N. Penna-Fieme, F. do Nascimento, B. Lemos, R. Stanyon & H. N. Seuánez, 2003. The lowest diploid number ($2n=16$) yet found in any primates: *Callicebus lugens* (Humboldt, 1819). *Folia Primatol.* 74: 141-149.
- Caspersson, T., L. Zeach & C. Johansson, 1970. Differential binding of alkylating fluorochromes in human chromosomes. *Exp. Cell Res.*, 60: 315-319.
- Consigliere, S., R. Stanyon, U. Koehler, N. Arnold, & J. Wienberg, 1998. In situ hybridization (FISH) maps chromosomal homologies between *Alouatta belzebul* (Platyrrhini, Cebidae) and other primates and reveals extensive interchromosomal rearrangements between howler monkey genomes. *Am. J. Primatol.* 46 (2) 119-133.
- De Oliveira, E. H. C., M. Neusser, W. B. Figueiredo, C. Y. Nagamachi, J. C. Pieczarka, I. Sbalqueiro, J. Wienberg & S. Muller, 2002. The phylogeny of howler monkey (*Alouatta*, Platyrrhini): reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting. *Chr. Res.* 10: 669-683.
- Defler, T. 2003. Primates of Colombia. Conservación Internacional, Colombia. Serie de Guías Tropicales de Campo. J.V. Rodríguez-Maecha, (Ed). Panamericana Formas e Impresos S.A. 543 pp.
- Dutrillaux, B. & J. Couturier, 1981. The ancestral karyotype of platyrrhine monkeys. *Cytogenet. Cell Genet.* 30: 232-242.
- Egozcue, J. 1969. Primates en: *Comparative Mammalian Cytogenetics*, K. Benirschke (ed.), pp. 357-384. Springer-Verlag, New York.
- Ford, E. H. R. 1973. The origin and transmission of the chromosomal Abnormalities en: *Human Chromosomes*, E.H.R Ford (ed.), pp. 152-173. Academic Press, New York.
- Goto, K., T. Akematsu, H. Schimazu & T. Sugiyama, 1975. Simple differential Giemsa staining of sister chromatids after treatment with photosensitive dyes and exposure to light and the mechanism of staining. *Chromosoma* 53: 223-230.
- Hershkovitz, P. 1988. Origin, speciation, and dispersal of South American titi monkeys genus *Callicebus* (family Cebidae, Platyrrhini). *Proc. Nat. Acad. Sci. Philadelphia* 140: 240-272.

- . 1990. Titis, New World of monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary taxonomic review. *Fieldiana Zool.*, New Series 55: 1-109.
- Jalbert, P., B. Sele, & H. Jalbert**, 1980. Reciprocal translocations: a way to predict the mode of imbalanced segregation by pachytene-diagram drawing. *Hum. Genet.* 55: 209-222.
- Ma, N. S. F., T. C. Jones, A. G. Miller, L. M. Morgan & E. A. Adams**, 1976. Chromosome polymorphism and banding patterns in the owl monkey (*Aotus*). *Lab. Anim. Sci.* 26: 1022-1036.
- Minezawa, M. & C. J. Valdivia-Borda**, 1984. Cytogenetic study of the Bolivian Titi and revision of its cytotaxonomic states. *Rep. New World Monkeys-Kyoto Univ. Overseas Res.* 4:39-45.
- , **O. C. Jordan, & C. J. Valdivia-Borda**, 1989. Karyotypic study of Titi Monkeys *Callicebus moloch brunneus*. *Primates* 30: 81-88.
- Moorhead, P. S., P. C. Nowell, W. J. Mellman, D. M. Battips & D. A. Hungerford**, 1960. Chromosome Preparations of Leukocytes Cultured From Human Peripheral Blood. *Exp. Cell Res.* 20(3): 613-616.
- Nagamachi, C. Y., L. R. R. Rodrigues, P. M. Galetti Jr., M. Mantovani, A. Pissinati, J. D. Rissino, R. M. S. Barros & J. C. Pieczarka**, 2003. Cytogenetic studies in *Callicebus personatus nigrifrons* (Platyrrhini, Primates). *Caryologia* 56: 47-52.
- Pieczarka, J. C. & C. Y. Nagamachi**, 1988. The karyotype of *Callicebus moloch moloch* (Cebidae, Primates). *Rev. Brasileira Genet.* 11: 653-659.
- Rodrigues, L. R. R., R. M. S. Barros, A. Pissianti, J. C. Pieczarka & C. Y. Nagamachi**, 2004. A new karyotype of an endangered primate species (*Callicebus personatus*) from the Brazilian Atlantic forests. *Heredity* 140: 87-91.
- Seabright, M.** 1971. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet*, 2: 971-972.
- Stanyon, R., S. Tofaneli, M. A. Morescalchi, G. Agroramorthy, O. A. Ryder & J. Weinberg**, 1995. Cytogenetic analysis shows extensive genomic rearrangements between red Howler (*Alouatta seniculus*, Linnaeus) subspecies. *Am. J. Primatol.* 35: 171-183.
- , **S. Consigliere, S. Müller, A. Morescalchi, M. Neusser & J. Wienber**, 2000. Fluorescence In Situ Hybridization (FISH) Maps Chromosomal Homologies Between the Dusky Titi and Squirrel Monkey. *Am. J. Primatol.* 50: 95-107.
- , **C. R. Bonvicino, M. Svartman & H. N. Seuáñez**, 2003. Chromosome painting in *Callicebus lugens*, the species with the lowest diploid number (2n=16) know primates. *Chromosoma* 112: 201-206.
- Summer, A.T.** 1972. A Simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell Res.* 75: 304-306.
- Torres, O. M. & M. Leibovici**, 2001. Caracterización del cariotipo del mono aullador colorado *Alouatta seniculus* que habita en Colombia. *Caldasia* 13: 537-548.
- & **C. Ramírez**, 2003. Estudio citogenético de *Alouatta palliata* (Cebidae). *Caldasia* 25: 193-198.
- , **S. F. Enciso, Ruiz, Silva & I. Yunis**, 1998. Chromosome diversity of the genus *Aotus*. *Am. J. Primatol.* 44: 255-275.
- Van Roosmalen, M. G. M., T. Van Roosmalen, & R. A. Mittermeier**, 2002. A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotrop. Primates* 10 (Suppl.): 1-52.
- Willard, H. F. & S. A Latt.**, 1976. Analysis of deoxyribonucleid acid replication in human X chromosomes by fluorescence microscopy. *Am. J. Hum. Genet.* 28: 213-227
- Yunis, E., O. M. Torres & C. Ramírez**, 1977. Genus *Aotus* Q-and G-band karyotypes and natural hybrids. *Folia Primatol.* 27: 165-177.

Recibido el 26 de diciembre de 2005.

Aceptado para su publicación el 10 de febrero de 2006.

ANATOMÍA COMPARADA Y EVOLUCIÓN DE LAS ESPECIES DE *PSEUDOPLATYSTOMA* BLEEKER 1862 (SILURIFORMES: PIMELODIDAE)

por

Uriel Ángel Buitrago-Suárez*

Resumen

Buitrago-Suárez, U.A.: Anatomía comparada y evolución de las especies de *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 (Siluriformes: Pimelodidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 117-141. 2006. ISSN: 0370-3908.

Se presenta un estudio anatómico comparativo de las especies de *Pseudoplatystoma*, un grupo diverso de bagres neotropicales. Con la ayuda de caracteres morfológicos significativos se realizó un análisis filogenético preliminar, que si bien no resuelve en forma definitiva la evolución del grupo, demuestra la existencia de una especie putativa no descrita. En consecuencia, se reconoce el estatus de *P. tigrinum* como especie restringida al río Amzaonas, su localidad típica. Las poblaciones del río Orinoco, atribuidas a esta especie corresponden a un nuevo taxón en proceso de descripción.

Palabras clave: Anatomía descriptiva, anatomía comparada, filogenia, diversidad, *Pseudoplatystoma*.

Abstract

A detailed descriptive and comparative study of the anatomy of the species of *Pseudoplatystoma* is performed. Characters with phylogenetic signal were used to reconstruct the evolution of the recognized and putative new species. Although the recovered phylogenetic tree is unresolved, it is noteworthy for estimating the diversity of *Pseudoplatystoma*. The diversity of this group remained underestimated for long time. Based on preliminary data, this group may have more than twice the number of species. The status of *P. tigrinum* is recognized and supported in this work and is restricted to the Amazon river (its type locality). The population of this species from the Orinoco river basin is regarded as putative new species in the process of description.

Key words: Descriptive and comparative anatomy, phylogeny, diversity and *Pseudoplatystoma*.

* Department of Zoology and Center for Systematic Biology Southern Illinois University Carbondale, Illinois 62901-6501, USA.

Introducción

Pseudoplatystoma es un grupo de bagres neotropicales de la familia Pimelodidae que contiene tres especies reconocidas: *P. fasciatum*, *P. tigrinum* y *P. corruscans*. Estos bagres alcanzan tallas que sobrepasan los 1.3 m, viven en diversos hábitats tales como grandes ríos, lagos y bosques inundados del neotrópico (Burgess, 1989 & Reid, 1983). Su pigmentación es distintiva y consiste de bandas verticales oscuras y pálidas, bandas reticuladas y manchas circulares oscuras. También se distinguen por la cabeza algo comprimida dorso-ventralmente con un proceso occipital largo que alcanza a unirse a las placas predorsales de la aleta dorsal y una larga fontanela en la región media del cráneo. Los individuos de este género, son generalmente reconocidos con los nombres vernáculos de: “Bage Rayado”, “Pintadillo” y en Brasil “Caparari”. Se alimentan de otros peces, v.gr., bocachicos (Prochylodidae) como también miembros de su propia clase y crustáceos. También incorporan en su dieta algunas frutas o semillas (Reid, 1983).

Su distribución incluye grandes cuencas del neotrópico, Amazonas, Orinoco, Paraná (incluyendo el río Uruguay), ríos de la región de las Guayanas, San Francisco y Magdalena. No se encuentran en los pequeños ríos de la cuenca del Pacífico.

Su importancia económica es significativa. Estos bagres son fuente importante de proteínas para las poblaciones humanas de Sudamérica. Debido a este factor, su biología general y en parte su historia natural se han estudiado con mayor énfasis (ver Goulding, 1980). Otros estudios fundamentales en el grupo son los pertinentes a reproducción y migración (Goulding, 1980; Loubens & Panfili, 2000; Reid, 1983; Loubens & Aquim, repote no publ., Kossowski *et al.* 1986), biología pesquera (Cordivola, 1966; Le Guennec 1985; reporte no publ., Valderrama *et al.*, 1988 & Salinas-Coy, 1994, tesis de pregrado no publicada), y hábitat y crecimiento (Reid, 1983). Sin embargo, aún existen vacíos en su taxonomía y sistemática.

La sistemática de este pequeño grupo es totalmente desconocida, en parte porque sus especies presentan gran variación geográfica en su morfología y coloración, y en parte por la carencia de análisis taxonómicos críticos para delimitar y diagnosticar sus especies. Su taxonomía es confusa y no existe acuerdo en el número de especies. Esta situación se refleja en la inestabilidad de especies tales como *P. tigrinum*, cuyo estatus es cuestionado por Burgess (1989) & Mess (1974). A parte

del escaso o nulo conocimiento de la sistemática, su diversidad es desconocida también. Poblaciones con diferente pigmentación, además de existir en cuencas separadas, son agrupadas en una misma especie bajo el concepto de especies polimórficas, v. gr., las poblaciones de los ríos Magdalena, Orinoco, Amazonas, Guayanas y Paraná que son reconocidas como *P. fasciatum*. Igual ocurre con poblaciones de *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco. Todas estas poblaciones son distintas y pueden corresponder a nuevas especies.

Las relaciones intergenéricas están bien establecidas (ver Lundberg *et al.*, 1986-91, Nass, 1991; de Pinna, 1993; Buitrago-Suárez & Littmann. en prensa). El género *Pseudoplatystoma* forma una unidad monofilética con *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro* (*op. cit.*). Sin embargo, nunca se ha tratado la filogenia de las especies del grupo. También se desconocen datos básicos de distribución de sus especies, v. gr., áreas endémicas que son premisa importante en análisis biogeográficos.

Aunque la nomenclatura de las especies es relativamente estable, existen ciertos problemas en la designación de tipos y localidades tipo. Es fundamental un estudio extensivo de holotipos de *P. fasciatum* y *P. tigrinum*. En primera instancia, el holotipo de *P. fasciatum* es desconocido o inexistente, y la especie *P. tigrinum* carece de localidad tipo.

La diversidad morfológica y la amplia distribución de este género a través de todas las grandes cuencas del neotrópico, hacen de *Pseudoplatystoma* un grupo importante para corroborar hipótesis biogeográficas preliminares (ver Vari, 1995 & Reis, 1997). Por todas estas razones *Pseudoplatystoma* requiere un análisis taxonómico fundamental como base para estimar su diversidad y establecer caracteres morfológicos cruciales para el diagnóstico y delimitación de sus especies. Este trabajo tiene como objetivo llenar en parte el vacío existente en el conocimiento de la morfología general y comparada del grupo, y reconstruir la historia evolutiva de sus especies.

Materiales y métodos

Los huesos y los músculos de *P. fasciatum* (especie tipo del género) fueron descritos e ilustrados detalladamente. Varios especímenes fueron tratados con tripsina y tinsión doble según Dingerkus *et al.*, (1977), Potthoff (1984) & Springer *et al.* (2000). Algunos esqueletos se prepararon en colonias de escarabajos



Figura 1. Mapa de Suramérica. El área sombreada muestra la distribución del género *Pseudoplatystoma*. Mapa original según M. J. Weitzman.

(*Dermestes* sp.). También, a un número considerable de individuos de las especies de *Pseudoplatystoma* se les tomó rayos X para analizar articulaciones, forma y otros rasgos de huesos, y para un recuento de vértebras y costillas. Las descripciones e ilustraciones se realizaron con estereoscopio de cámara lúcida. Esta parte fue fundamental para un análisis posterior de anatomía comparada y reconstrucción de la historia natural del grupo. El análisis comparativo incluyó todas las poblaciones de *Pseudoplatystoma* (fig. 1) y especies de géneros hermanos (ver más abajo)

En la reconstrucción evolutiva se incorporaron caracteres discretos (doble y multiestado), merísticos, morfométricos y polimórficos. Los caracteres fueron descritos y codificados según su clase. Los caracteres merísticos y morfométricos fueron definidos y valorados siguiendo el método de “código de vacíos” (gap coding sensu **Chappill**, 1989). Las transformaciones de estados de caracteres discretos se codificaron según **Kitching et al.** (2000). La incorporación de caracteres polimórficos se realizó según el método de “código de escalas” (scale coding sensu **Wiens**, 2000). Los caracteres fueron analizados sin una polarización *a priori* y los grupos propio (ingroup, *Pseudoplatystoma*) y externo (outgroup, géneros hermanos) se estudiaron conjuntamente siguiendo la recomendación de **Nixon & Carpenter** (1993, 1996). Este criterio se justifica en la premisa de parsimonia global en los árboles potenciales que resultan del análisis (ver *op. cit.*). La reconstrucción filogenética se llevó a cabo según el criterio de parsimonia que implementa el programa PAUP (**Swofford**, 1993). La búsqueda de árboles óptimos se efectuó siguiendo los algoritmos “Ramas y Límites” (Branch & Bound) y heurístico. El soporte para los nodos se basó en valores estadísticos (bootstrap).

El grupo externo representa los géneros hermanos de *Pseudoplatystoma* que son aquellos que forman un grupo monofilético en la gran familia Pimelodidae (sensu **Lundberg et al.** 1986a-91; **Nass**, 1991; **De Pinna**, 1993 & **Buitrago-Suárez & Littmann** en pren.). Estos son *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro*. Las acronimias institucionales fueron definidas según **Leviton et al.** (1985).

Resultados

Pseudoplatystoma fasciatus (Lineo 1766)

Sinonimias

Silurus fasciatus Linnaeus, 1766

Pimelodus fasciatus, Lacepede. 1803

Platystoma punctifer Castelnau, 1855.

Platystoma fasciatus, Cuvier & Valenciennes, 1840.

Pseudoplatystoma fasciatum brevifile Eigenmann & Eigenmann 1889

Pseudoplatystoma fasciatum nigricans Eigenmann & Eigenmann 1889

Pseudoplatystoma fasciatum intermedium Eigenmann & Eigenmann 1888

Pseudoplatystoma fasciatum reticulatum Eigenmann & Eigenmann 1889

Neotipo: INHS 48973, 516mm SL. Mazaruni-Potaro tributarios del río Essequibo, Guyanas. 05°31'39.5" N, 58°37'43.6" W, J. W. Armbruster, et al. 21 October 1998, (ver fig. 2).

Localidad tipo: río Suriname.

Distribución: ríos Suriname, Rupununi, Essequibo, Orinoco, Amazonas, Magdalena y Paraná.

Material examinado: *P. fasciatum* sensu stricto (región de Guyanas que comprende los ríos Suriname, Rupununi, Essequibo). ANSP 177351 (1), área rocosa 200m corriente abajo del campamento Paddle Rock, río Essequibo, Guyanas. *D. Torres et al.* 6 Diciembre 1997. ANSP 175801 (1), río Essequibo, 188 yd., corriente arriba del Essequibo, campamento Maipuri, Guyana. ANSP 177346 (2), río Siparuni, Essequibo., Guyana. ANSP 8385 (1), río Suriname. UF 16271 (1), río Marowijne, en Albina, Suriname. USNM 225437 (4), quebrada Koekwie, río Suriname. CAS 11626 (2), río Rupununi, Guyana. BMNH 1866.8.14.159 (1), Suriname. BMNH 1971.729.92.93 (2), pozos Karanambo, río Rupununi, Guyana. BMNH 1866.8.14.158 (1), Suriname. INHS 48974 (1), Mazaruni-Potaro, río Essequibo, Guyana. INHS 48973 (1), lo mismo que en 48974. NRM 6050 (2), Suriname. FMNH 52857(1), Wismar, Guyana. FMNH 53235(1), Rupununi Pan, Guyana.



Figura 2. *Pseudoplatystoma fasciatus* (Linneo 1776); neotipo INHS 48973; 516mm SL. Escala 10 cm.

P. fasciatum (Cuenca Amazónica): USNM 305806 (1), río Beni, Amazonas, Campo Trapiche, Bolivia. USNM 284814 (4), río Amazonas, mercado de peces en Iquitos, Perú. USNM 179502 (1), río Amazonas. USNM 306832 (1), ressaca da Ilha de Marchantaria, Brazil. USNM 041505 (1), Teffe, Brazil. BMNH 18491187 (2), río Amazonas. MCZ 7312 (1), río Jutai, río Amazonas. Brazil. MCZ 7310 (1), río Poti, tributario río Parnaíba, en Teresina, Brazil. SIUC 39825 (1) río Amazonas, Iquitos, Perú. ANSP 95870, río Parnahyba, Teresina, Brazil. CAS 117202 (1), río Amazonas Loreto, Perú. MCP 19764 (1), río Amazonas at Manaus, Brazil. MCP 18192 (2), lago del río Araguaia, tributario río Amazonas, cerca de Luis Alves, Brazil. ANSP 147886 (1), río Nanay tributario río Amazonas, Iquitos, Perú. ANSP 165080 (1) quebrada río Yanayacu, tributario río Marañón, Loreto, Perú. INSH 39770 (1) lago Pabellón, Dept. de Loreto Perú. INHS 68071 (1) Lago Marchantaria, río Amazonas Brazil. INHS 43667 (1) Ullpa-Caño y Moena-Caño Dept. de Loreto Perú. INHS 38840 (1) Dept. de Loreto Perú. CU 53649 (1) Laguna en la isla en la boca del río Ica in Porto America en el Amazonas. CU 53650 (1) mercado de Iquitos, Dept de Loreto, Amazonas, Perú. NRM 13436 (2) pesquería Belén, Iquitos, Amazonas, Perú.

P. fasciatum (Cuenca del Orinoco): INHS 35880, (1), cerca de la boca del río El Caujavito, tributario del río Orinoco; sureste de Cajarote, Guarico, Venezuela. 7°41" N, 66°21W, D. AMNH 96663 (1), 59 millas náuticas del pequeño caño tributario del caño Curiapo, río Orinoco, territorio federal Delta Amacuro, hacia Eastward et al. 19 Noviembre 1979. AMNH 96662 (1), caño primario muy pequeños en la isla Guacujana sur, delta Amacuro, río Orinoco. Eastward et al., 19 Noviembre 1979. ANSP 166790 (1), L. Maldonado, El Almacén, río Orinoco; M. Rodríguez, 18 Abril 1988. USNM 233830 (2), caño en w hacia el caño Paloma, delta Amacuro, río Orinoco. J. Lundberg; 21 Febrero 1978. USNM 258157 (1), río Apure, lado del canal a lo largo del dique opuesto al matadero municipal, estado del Apure, río Orinoco, Venezuela. USNM 260211 (1) caño en la carretera desde Calabozo San Fernando, cerca de 35 Kms. Sur del fundo Masaguaral (caño Falcon), estado de Guarico, río Orinoco, Venezuela. USNM 258152 (1) lo mismo que en 260211. USNM (2), caño w al lado del caño Paloma, delta Amacuro, río Orinoco. AMNH (1) 77819, Caño Caicara, en el puente carretera a Mantecal, río Orinoco, estado de Apure, Venezuela. UF 80651, río Guasimito tributario río Guanare, SE de Arismendi en

el sitio Chalana, río Orinoco, estado de Barinas, Venezuela. UF 80868 (1), Laguna Chiriguare, Orinoco, estado de Portuguesa, Venezuela. UF 78077 (1) 2 Kms. N de San Fernando de Apure, estado de Guarico, río Orinoco, Venezuela. MCNG 33258 (1) Laguna El Potrero (Las Majadas), Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. MCNG 1629 (1), Río Orinoco, Venezuela. MCNG 36049 (1), río Sipao, 6 Kms. Corriente arriba de la boca, río Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. MCNG 38851 (1) río Payara al frente de la boca del río Manglar, Orinoco, estado de Apure, Venezuela. ANSP 166466 (1), Lago Merecure, río Orinoco, ciudad Bolívar, estado de Bolívar, Venezuela. ANSP 162391 (2), Orinoco, en El Burro, estado del Amazonas, Venezuela. ANSP 166790 (1), Laguna El Maldonado, Sitio El Almacén, río Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. INHS 29298 (1), Laguna Curita, río Orinoco, estado de Anzoátegui, Venezuela. INHS 61938 río San Bartolo en rancho Bartolena, río Guarico, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 34505 (1), río San Bartolo, parque Natural Aguaro, río Guariquito, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 62069 (1), río Guariquito, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 29853 (1), río Apure, Orinoco, 2 Kms. N de La Ve, estado de Apure, Venezuela. UMMZ 211346 (2), Orinoco, Venezuela.

P. fasciatum (Cuenca del Magdalena): CAS 19165 (1), Soplaviento, pueblo en el Dique de Cartagena, carretera a Calamar, río Magdalena, Colombia. Eigenmann, C. H. 11 Enero 1912. FMNH 56278 (1), Calamar, río Magdalena, Norte de Colombia. Eigenmann, C.H. 16/18 Enero 1912. FMNH 59324 (1), Soplaviento, río Magdalena, Norte de Colombia. Eigenmann, C.H. 13 January 1912.

P. fasciatum (Cuenca del Paraná): ANSP 53867 (2), Descalvados, río Paraguay. J. A. Rehn. Septiembre 1931. USNM 181766 (1), río Paraguay, cerca de Asunción. USNM 002114 (1), río Paraguay... BMNH 1934-820113120 (2), río Paraguay, cerca de Asunción. FMNH 72656 (1), Aregua, río Paraguay. 7 Abril 1909. FMNH 96053 (1), Delcalvados, Matto Grosso, río Paraguay. Schmidt et al. 1926. FMNH (1), Puerto Suárez, Bolivia. Haseman J. D. 16 November 1909.

P. tigrinum (Cuenca del Orinoco): AMNH 96661 (2), entre el punto Ordaz y Barrancas en los Castillos de Guyana, isla Japatupa in un laguna aislada, río Orinoco. UF 80652 (1), río Guasimito, tributario río Guanare, río Orinoco. ANSP 166447 (1) río Orinoco, Cabruta; Laguna Larga II. ANSP 146858 (1), río

Metica, ca 1.5 km. E de Rajote (Plancha 267), río Meta, río Orinoco. USNM 258155 (1), río Apure, al lado del canal de el Riverca. 5 km., oeste de San Fernando de Apure, río Orinoco. USNM 258157 (2), río Apure, al lado del canal en el dique opuesto al matadero Municipal, río Orinoco. USNM 233935 (1), Caño Limón lado norte del río, opuesto a Los Castillos, entre Pt. Ordaz and Barrancas, 162.1 Nm del mar. INHS 35798 (1), Laguna Caño Largo, río Orinoco, estado de Bolívar. INHS 35881 (1), SE El Carote, cerca a la boca del río Caujauito, río Orinoco. MCNG 38744 (1), río Cojedes, Orinoco. MCNG 31287 (1), Laguna Tineo, Anzoátegui, río Orinoco. CAS 162518 (1), río Orinoco. CAS 164380 (2), río Orinoco. CAS 211347 (2), Delta Amacuro, caño tributario del Orinoco. CAS 64945 (1), río Orinoco. UMMZ 211348 (2), Delta Amacuro, caño Araguaito lado norte del río Orinoco.

P. tigrinum (Cuenca del Amazonas): SIUC 39756 (1), río Maraño, Cocha (oxbow lake), tributario río Maraño, Loreto, Perú. USNM 306825 (1), Ressaca Da Ilha de Marchantaria, Amazonas. ANSP 103927 (1), Iquitos, río Amazonas. ANSP 138995 (1), río Maraño, Iquitos. CAS 133400 (1), río Amazonas, Perú. CAS 136185 (1), río Amazon, Perú. CAS 6379 (1), río Negro, cerca a Manaus, río Amazonas. CAS 78413 (1), Santarem, río Amazonas. CAS 18290 (1), mouth of Pacaya, cerca a Bretainia, Loreto Perú. MCP 21028 (4), Lago marginal del río Amazonas, Ilha de São Miguel, Pará. INHS (1), río Nanay, Loreto, Perú. INHS (1), lago Oxbow, Loreto Perú. SIUC 26721 (1), Mercado Belén en Iquitos, Loreto Perú. SIUC (notas de campo # 671, 75, and 76, (3), Mercado Belén en Iquitos Perú. SIUC 39299 (3), Mercado Belén en Iquitos, Loreto Perú. SIUC 50354 (7), Mercado Belén en Iquitos Perú.

P. corruscans: BMNH 1878-10298 (1) río La Plata, La Plata, Buenos Aires. BMNH 1934- 820113120 (6), río Paraguay, cerca a Asunción. SIUC 33082 (2), isla Puerto Rico, río Paraná. USNM 181766 (1), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 181765 (2), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 181774 (2), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 002114 (1), Paraguay. CAS 76846 (2), río Paraná, Asunción. CAS 152882 (1), río San Francisco. CAS 52883 (1), río San Francisco. NRM 31891 (1), río Paraguay, Club Puente Remanso. MCP 14114 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCP 14070 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCP 14071 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCZ (1), río San Fran-

cisco, Minas Gerais, cerca a Piraporal. ANSP 46327 (1 skeleton), Buenos Aires.

Descripción

La anatomía descriptiva de *P. fasciatum* se realizó en poblaciones de Guyana, región tipo por designación. Esta región incluye los ríos Suriname, Essequibo y Rupununi.

Osteología

Como en todas las especies de actinopterygios, el cráneo está formado por huesos pares e impares en la región dorsal y ventral. Huesos pares de la región dorsal son: frontal, esfenótico, pterótico, epioccipital, etmoides lateral y nasales. Los impares son: supraoccipital y mesetmoides. Los pares de la región ventral son: exoccipital, proótico, orbitoesfenoides y premaxilar. Los impares son: basioccipital, paraesfenoides y vomer. Los pares palatino y maxilar son huesos accesorios lo mismo que infraorbitales (o suborbitales en este texto).

Los huesos de la región dorsal del cráneo presentan rugosidades, fosas pequeñas y depresiones. Las rugosidades son más evidentes en la región posterior del cráneo; en la región media dorsal se ubica una fontanela, larga y algo amplia que también se observa en todos los géneros de Pimelodidae, bagres en general y demás actinopterygios. Una pequeña fontanela, no más grande que la cabeza de un alfiler se encuentra en la región media del supraoccipital en *Pseudoplatystoma* y géneros hermanos, *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Paulicea*.

El hueso impar mesetmoides es el más anterior del cráneo y se ensancha en el extremo distal formando proyecciones o procesos laterales que sirven de soporte para el par ventral premaxilar. Al mesetmoides se unen los nasales en la región antero lateral y el par lateral etmoides (fig. 3A). El hueso forma posteriormente dos proyecciones que rodean anteriormente la gran fontanela. El par frontal hace contacto anterior con el mesetmoides. En este, el par frontal, es corto, expandido en la región media y no hace contacto con los nasales como ocurre en las especies de *Sorubim*. Se une al etmoides lateral en forma dentada, se sutura con el par esfenótico y en forma dentada con el supraoccipital. El par frontal presenta ventrolateralmente una fosa grande donde se une el hiomandíbula condilarmente. El proótico se une a este (frontal) en forma dentada y sincondralmente con el pterótico.

El esfenótico es largo, delgado y puntiagudo anteriormente (fig. 3B). Este se sutura con el supraoccipital

posteriormente y lleva en el dorso el canal sensorial que viene de los infraorbitales. El epioccipital es el más pequeño de los elementos dorsales del cráneo (fig. 3B). Es semicircular en casi todos los pimelódidos. Este hueso está rodeado por el supraoccipital en la región proximal, el pterótico anteriormente y el post-temporal posteriormente. El epioccipital y pterótico forman un foramen que es único en las especies de *Pseudoplatystoma*.

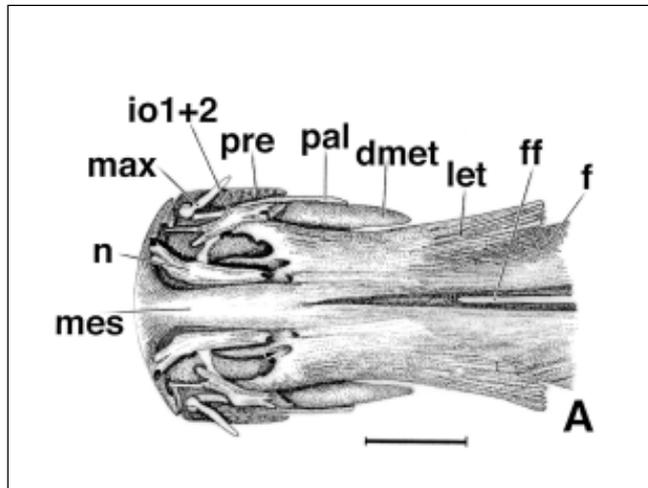


Figura 3A. Región antero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. dmet, dermometapterigoides; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; let, etmoides lateral; io1+2, suborbital 1+2; max, maxila; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; pre, premaxila. Escala 1cm.

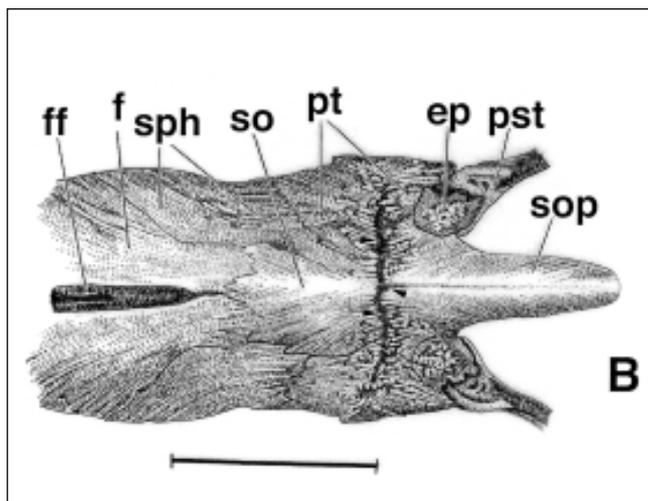


Figura 3B. Región postero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299292. ep, epioccipital; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; pst, posttemporal; pt, pterótico; sop, proceso supraoccipital; so, supraoccipital; sph, esfenoico. Flechas muestran la ranura transversal del supraoccipital. Escala 1cm.

El supraoccipital cubre dorsalmente la mayor área del cerebro en bagres y demás especies de Actinopterygii. Este se conecta con los supraneurales 2+3 del complejo weberiano mediante su proceso posterior, también presente en casi todas las especies de Actinopterygii. El supraoccipital presenta una pequeña fontanela circular en su región media que está en las especies de *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim*, *Zungaro* y posiblemente en muchos de los géneros de Pimelodidae.

El par etmoides lateral se une con el suborbital 3 posterolateralmente y con el lacrimal (*sensu* Lundberg & McDade 1986a) o suborbital 1+2 en la región anterior. Presenta un proceso lateral en la región anterior donde se une condilarmente el palatino. Esta unión es larga en varios géneros de Pimelodidae (Lundberg *et al.* 1986a). Dos forámenes son visibles anteriormente, el más grande es la fenestra de salida del ramo anterior del nervio nasal y del complejo palatino-maxilar. El par etmoides contacta el vomer centralmente mediante una unión dentada. Ventralmente, también se une con el entopterygoides, ectopterygoides y metapterygoides (fig. 4A). Una pequeña elevación circular es evidente en la región ventrolateral donde se inserta el ligamento entopterygoides-metapterygoides. La misma cavidad, elevación o depresión se encuentra en las especies de *Sorubim*.

En la región ventral del cráneo, el proótico es el más grande (fig. 4B). Es un hueso casi rectangular, algo expandido posteriormente. Se une en forma dentada con el esfenótico y paraesfenoides; y en forma sutural o serrada con el exoccipital y sincondralmente con el pterótico. El proótico forma una cavidad interna donde descansa el lapillus.

El exoccipital es un elemento irregular. Tiene dos forámenes grandes; el nervio craneal X sale por el más grande de estos. El otro foramen es la salida del nervio craneal IX y también permite la unión del tripus con el canal linfático central. El exoccipital tiene una articulación dentada con el basioccipital y el proceso transversal del post-temporal.

El orbitoesfenoides es un hueso laminar. Forma una extensión lateral que se encuentra también en especies de géneros hermanos, *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Zungaro*. Este está fuertemente unido al paraesfenoides en su región proximal y también al etmoides lateral en la región ventral.

El paraesfenoides es el hueso más largo de la región ventral del cráneo (fig. 4A). Se expande poste-

riormente para sostener en parte el cerebro. Este se une dentadamente con el basioccipital. Anteriormente este rodea al vomer. El paraesfenoides junto con la parte ventral del par frontal y el esfenótico forman un forámen grande que es la fenestra de salida del nervio facial. Anteriormente se une con el etmoides lateral vía una articulación dentada.

El vomer es cuneiforme y expandido anteriormente (fig. 4A). Este hueso sostiene dos parches de dientes de tamaño variable y se une en forma casi anquilosada con el mesetmoides en la región anterior.

El par premaxilar es redondeado en la región anterior (fig. 4A). Los dos elementos se unen en la región media. Esta unión es fuerte en Pimelodidae y no existe el libre movimiento que hay en otros grupos distantes de bagres como Loricariidae y Astroblepidae (Buitrago, 1995). Cada premaxila tiene dos procesos en la región proximal. Dorsalmente tienen una depresión donde se apoya la unión del palatino y la maxila. Ventralmente sostienen el gran parche anterior de dientes.

El par nasal tiene forma de boomerang y lleva un canal sensorial internamente. Cada elemento es sostenido por el mesetmoides y etmoides lateral.

El palatino y maxila son los únicos huesos que tienen libre movimiento. Mediante la acción combinada de un complejo muscular y ligamentos, estos dos elementos son los responsables del movimiento del barbicelo maxilar en Siluriformes (ver miología más

adelante). El palatino es considerado como la osificación más anterior del palato-cuadrado en bagres (ver Arratia, 1992). Este tiene forma de bastón y una pequeña protuberancia en la región próximo sagital para la unión con el etmoides lateral. Palatino y maxila se unen condilarmente, unión que permite la libre rotación del último. La maxila tiene dos proyecciones distales y una gran depresión dorso posterior para la inserción del barbicelo.

Los huesecillos suborbitales (infraorbitales) son una serie de 5 elementos delgados, largos y laminares en las especies de *Pseudoplatystoma*. Estos contienen el canal sensorial del sistema de la línea lateral en muchas especies de Actinopterygii (Arratia & Huaquim, 1995). Los dos elementos más anteriores están fusionados y forman el par 1+2, o lacrimal sensu Lundberg *et al.* (1986a). El suborbital 3 es fusiforme, firmemente unido al lateral etmoides en individuos de las de 600mm. El suborbital 4 es circular y redondea el ojo antero ventralmente; el suborbital 5 es algo curvo y rodea el ojo posteroventralmente y se conecta con el esfenótico.

Como en casi todas las especies de Siluriformes (ver Arratia, 1992), el suspensorio (esplancocraneo) lo conforman el palatino, entopterigoides, dermometapterigoides, metapterigoides, cuadrado e hiomandíbula (fig. 5A, B y C). El entopterigoides es el más pequeño, con dos proyecciones que se dirigen hacia atrás en las especies de *Pseudoplatystoma*. El dermometapterigoides

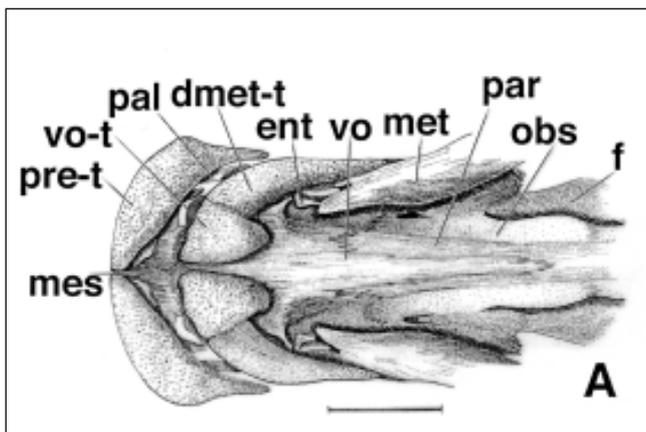


Figura 4A. Región Antero ventral del cráneo; *P. fasciatum* USNM 225437. dmet-t, parche de dientes del dermometapterigoides; ent, entopterigoides; f, frontal; mes, mesetmoides; metapterigoides; obs, orbitoesfenoides; pal, palatino; par, paraesfenoides; pre-t, parche de dientes de la premaxila; vo, vomer; vo-t, parche de dientes del vomer. Escala 1cm.

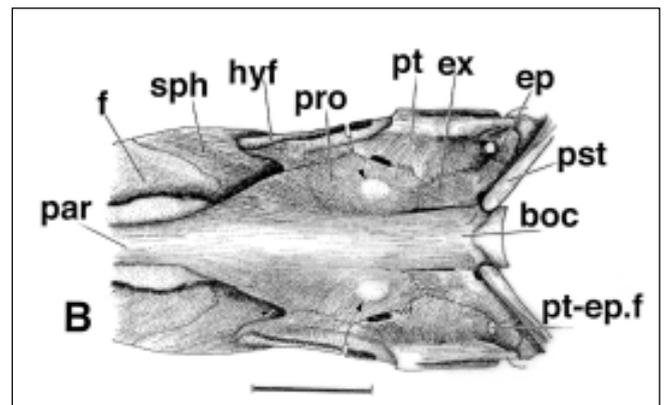


Figura 4B. Región postero ventral del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-209293. boc, basioccipital; ep, epioccipital; ex, exoccipital; f, frontal; hy.f, fosa hyomandibular; par, paraesfenoides; pro, prootico; pt, pterotico; sph, esfenótico; pt-ep.f, foramen pterotico-epioccipital. Flechas truncadas pequeñas muestran la extensión externa del lapilus. Flecha pequeña muestra el foramen del nervio facial. Escala 1cm.

es un crecimiento anterior del metapterigoides. Este es laminar, algo cuneiforme y sostiene un parche ventral de dientes, generalmente conocido como el parche de dientes palatinos. Este se une al parche de dientes vomerianos. El metapterigoides tiene forma de S. Este tiene dos procesos anteriores en *Pseudoplatystoma* y *Sorubimichthys* (Lundberg et al. 1991-98, Nass, 1991). El cuadrado tiene forma de L y tiene muchas depresiones para la inserción de las fibras del músculo adductor madibulae (ver miología). Tiene además un cóndilo para la articulación con el articular.

El hiomandibular es un hueso complejo y presenta varios rasgos característicos de su función como la mayor área de inserción del adductor madibulae y otros músculos. El hueso presenta depresiones, procesos y elevaciones; además un cóndilo de unión con el frontal, pterótico y esfenótico. El hueso tiene casi firmemente unido el preopérculo. El hiomandíbula y preopérculo forman una depresión posterior como sitio de unión del interhyal. La unión con el cuadrado es dentada y el cartílago simpléctico media parte de esta juntura (fig. 5A). El hiomandíbula tiene un forámen en la superficie proximal; es el forámen de una de las ramas del nervio facial.

La serie opercular consiste de tres elementos, el preopérculo (ver arriba), interopérculo y opérculo (fig.

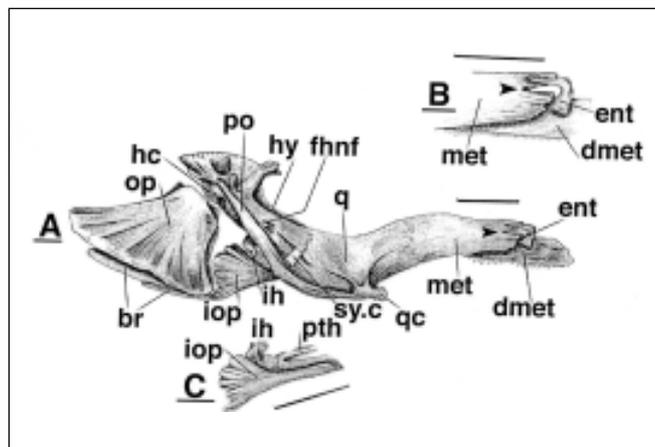


Figura 5. Vista latero distal del suspensorium; *P. fasciatum* USNM 225437. br, rayos branquiostegales; dmet, dermometapterigoides; ent, entopterigoides; fhnf, foramen para el paso del nervio facial; hc, cóndilo hyomandibular; hy, hiomandíbula; ih, interhyal; iop, interopérculo; op, opérculo; po, preopérculo; pth, posterohyal; q, cuadrado; qc, cóndilo del cuadrado; sy.c, cartílago sympléctico. B; región anterior del suspensorium; C; interopérculo y huesos asociados. Flechas truncadas muestran la forma ahorrquillada del metapterigoides. Escala 1cm.

5A, B y C). No existe subopérculo en las especies de *Pseudoplatystoma* y demás pimelodidos. El preopérculo tiene forma de boomerang, se extiende hasta el cuadrado; es hueco y en su interior transporta el canal preopercular del sistema de la línea lateral (Arratia & Huaquim, 1995). El interopérculo tiene forma de diente incisivo. Este se une al opérculo posteriormente y al posterohyal vía un cordón de ligamentos. El opérculo es el más grande de la serie opercular. Es triangular, se une condilarmente al hiomandíbula y dos de los branquiostegales se le unen en la margen posteroventral.

La mandíbula inferior tiene tres elementos, el dentario, articular y coronomeckeliano (fig. 6A, B y C). El dentario es el elemento más anterior que visto dorsalmente, es curvado en la unión con su homólogo. El hueso tiene un parche de dientes monocúspidos y minúsculos. La superficie ventral es plana y una serie de poros del sistema sensorial se puede ver. En la región próximo lateral, el dentario forma una gran depresión que se extiende o abarca la mitad de su longitud. Esta depresión contiene una masa de cartílago que puede estar presente durante todo el ciclo vital del pez. Los dos dentarios tienen una unión simple que les permite un movimiento relativamente libre. El hueso más posterior, el articular, es triangular visto ventralmente. Este tiene una gran depresión en la región laterodistal como sitio de origen de un músculo no descrito hasta el mo-

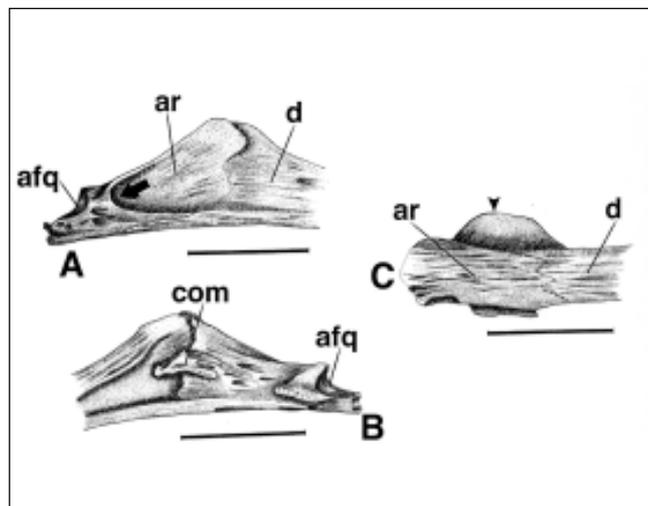


Figura 6. A; vista postero distal de la mandíbula inferior; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. Afq, fasceta de articulación del cuadrado; ar, articular; com, hueso coronomeckeliano; d, dentario. B; vista portero proximal de la mandíbula inferior. C; vista postero ventral. Flecha muestra la fosa de origen del retractor labiae (músculo no descrito). Flecha truncada muestra la plataforma postero proximal del dentario. Escala 1cm.

mento (ver sección de miología). Posteriormente, el articular tiene la faceta de articulación con el cuadrado. La unión con dentario es dentada.

El hueso coronomeckeliano es el más pequeño de la mandíbula inferior. Esta localizado en la región media próximo lateral, justo en la unión del articular con el dentario. El coronomeckeliano tiene proyecciones superficiales que sirven de sitio de inserción de fibras del músculo adductor mandibulae.

El aparato weberiano es una combinación de huesecillos, músculos y otras estructuras blandas como la vejiga natatoria. Su papel fundamental es la transmisión de vibraciones de sonido que el sistema weberiano envía al oído interno a través de diminutos osículos y canales (fig. 7A y B). El sistema weberiano también involucra la fusión de las seis primeras vértebras de la columna en el grupo Siluriformes. La fusión de vértebras forma además la extensión lateral de la columna para el sostenimiento de la vejiga natatoria. Esta extensión es el complejo vertebral *sensu Arratia* (1987).

La vejiga natatoria está expandida anteriormente y tiene ramas o brazos laterales reticulados que abarcan los músculos asociados con ella. En su margen lateral presenta una extensión como un ala libre. Los músculos asociados con la vejiga natatoria están en la región anterior y se insertan en la región posterior del cráneo. La vejiga natatoria esta firmemente adherida al com-

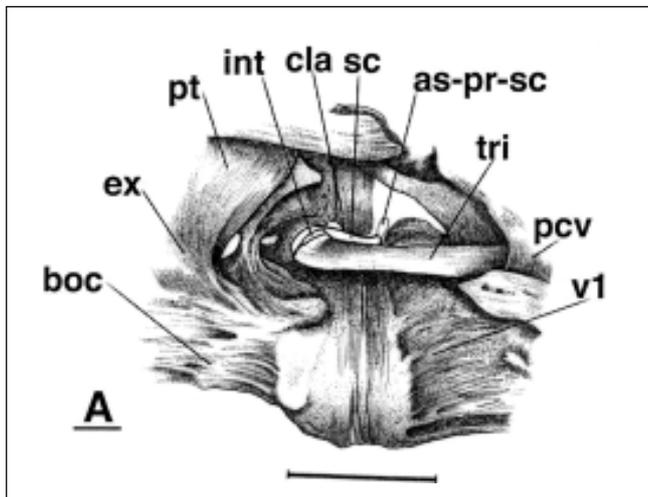


Figura 7A. Vista lateral de los osículos del aparato de Weber; *P. fasciatum* ANSP 177346. As-pr-sc, proceso ascendente del scaphium; boc, basioccipital; cla, claustrum; ex, exoccipital; int, intercalarium; pvc, complejo vertebral; pt, pterótico; sc, scaphium; tri, tripus; y v1, vértebra 1. Escala 1cm.

plejo vertebral y al proceso transformado (proceso transformado *sensu Arratia*, 1987) del tirpus. Una conexión tubular une la vejiga con el estómago; por lo tanto, las especies de *Pseudoplatystoma* son fisóstomas. Esta condición puede extrapolarse a los grupos hermanos de este género.

Entre otras estructuras duras u óseas del sistema weberiano están, además del complejo vertebral, una serie de osículos tales como el tripus, claustrum, scaphium, intercalarium y el proceso ascendente del scaphium. El tripus es el más grande de la serie. Este es laminar y algo expandido posteriormente (fig. 7B). El tripus tiene fuertemente unido mediante tejido conectivo en la región posterior el proceso transformado. Este proceso tiene unos ligamentos cortos y circulares que se insertan en el oss suspensorium. El tripus tiene anteriormente el pequeño intrealarium que es ovalado.

El claustrum es longitudinal y estrecho. Se une con el proceso neural dorsal de la segunda vértebra y también se une ventralmente con el scaphium.

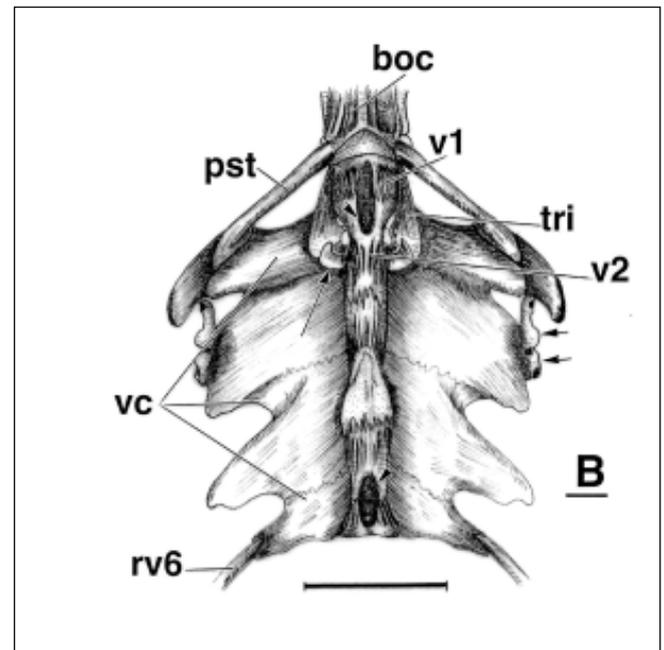


Figura 7B. Vista ventral del aparato Weberiano y parapofisis del complejo vertebral; *P. fasciatum* USNM 225437. boc, basioccipital; pst, posttemporal; rv6, costilla 6; tri, tripus; v1, vértebra 1; v2, vértebra 2; vc, complejo vertebral. Flecha larga muestra el proceso transversal del tripus; las dos flechas pequeñas los osículos de la línea lateral. Flechas truncadas muestran el túnel de pasaje de la aorta dorsal. Escala 1cm.

El scaphium es el osículo de la serie que tiene conexión directa con el canal perilinfático. El scaphium es cóncavo justo para hacer contacto con aquel canal. El scaphium, tiene otro diminuto huesecillo en su región posterior, el proceso ascendente del scaphium que es corto y no más grueso que un alfiler en las especies de *Pseudoplatystoma*.

El arco hioideo o aparato branquial esta formado por huesos pares homólogos tales como; el par posterohial, anterohial, interhial, dorsohial y hipohial, y el impar urohial (fig. 8A, B y C). El posterohial es triangular y tanto éste como el anterohial forman una gran fosa donde nace el músculo protractor hioidei (ver miología). Los rayos branquiostegales, 15 en total en las especies de *Pseudoplatystoma*, se unen a éstos, el anterohial y posterohial. La unión de estos dos huesos es dentada y hay una masa rectangular de cartílago entre ellos. El interhial y hipohial son los más pequeños. El interhial es algo rectangular, está localizado en el extremo distal del posterohial y se une a la fosa que forman el preopérculo y hiomandíbula (ver arriba descripción del hiomandíbula). El hipohial está en el extremo proximal del arco hioideo, es un hueso irregular y descansa en la región dorsal del anterohial y el dorsohial. El dorsohial es el hueso que sirve de contacto entre el arco hioideo y el impar urohial.

El impar urohial está en la región media del arco hioideo (fig. 8B y C). La unión de éste con el par dorsohial es condilar. Visto dorsalmente, el urohial es un hueso laminar y comprimido en la mitad de su longitud. Un foramen se observa en la superficie ventral

que es la fenestra de salida de la arteria hipobranquial. Este foramen es único en Siluriformes (**Arratia & Schultze, 1990**). El urohial es similar en *Pseudoplatystoma* y *Sorubim*.

El esqueleto branquial está formado por los basibranquiales, hipobranquiales, ceratobranquiales, epibranquiales e infrafarinobranquiales. Algunos elementos de este complejo están hechos de cartílago.

Los basibranquiales son los 3 elementos impares y centrales del esqueleto branquial (fig. 9A). Los dos más anteriores son osificados, mientras que el más posterior es cartilaginoso, y es el más grande y variable en las especies del género *Pseudoplatystoma*. El primer elemento es el basibranquial 1 que es longitudinal, algo delgado y se expande en su unión a la plataforma del urohial. Posteriormente se le une el basibranquial 2 que es más pequeño que aquel, y tiene forma de bastón. El Basibranquial 3 es tan largo como su ancho, forma de pentágono, es plano dorsalmente, y además tiene una elevación media que se proyecta más allá de la margen posterior. Varios ligamentos se insertan a esta prominencia sagital o cresta. La margen posterior del basibranquial 3 es cóncava, allí se une el quinto par ceratobranquial (fig. 9A). No hay conexión entre éste, y el basibranquial 2.

Los hipobranquiales son tres pares de elementos laterales a los basibranquiales. Los pares 1 y 2 son osificados, y tienen una masa de cartílago en la margen posteroproximal. Estos elementos son planos, el primer par con un proceso anteroproximal unido al primer basibranquial. En su margen posterior se une el

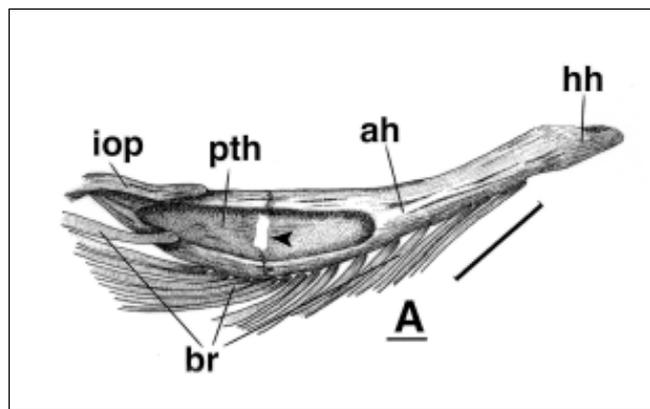


Figura 8A. Vista antero ventral del arco hioideo; *P. fasciatum* BMHN 1971-299293. ah, anterohial; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; iop, interopérculo y pth, posterohial. Cabeza de flecha muestra el espacio ocupado por una lámina de cartílago. Escala 1cm.

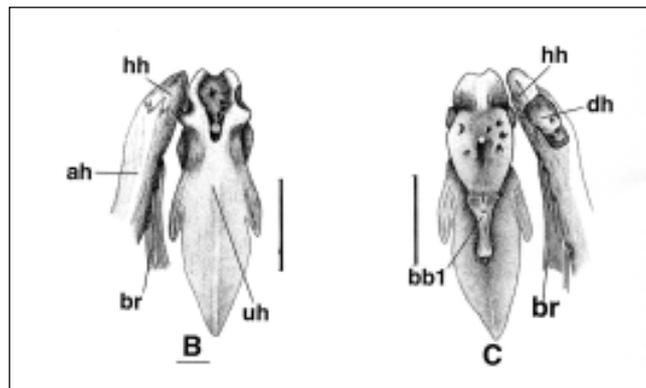


Figura 8B. Vista ventral y C; vista dorsal del urohial; *P. fasciatum* USNM 225437. ah, anterohial; bb1, basibranchial 1; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; dh, dorsohial; uh, urohial. Flecha troncada muestra el foramen por donde pasa la arteria hipobranquial (**Arratia & Schultze 1990**). Escala 1cm.

ceratobranquial 1. El par hipobranquial 2 es casi cuadrado en *P. fasciatum*, tiene una masa de cartílago en la margen latero proximal y se une justo en la unión de los basibranquiales 1 y 2. Los hipobranquiales 2 tienen en su margen posterior el par ceratobranquial 2. El tercer par hipobranquial es cartilaginoso y en forma de boomerang. La superficie dorsal es plana, y la ventral tiene una elevación. Los pares ceratobranquiales 3 y 4 se unen en la margen posterior, y el impar basibranquial 3 en la sínfisis de los homólogos hipobranquiales 3.

Los ceratobranquiales forman la superficie ventral del esqueleto branquial (fig. 9C). Estos son 5 pares de huesos largos que llevan unidas las branquiospinas en la superficie dorsal y una cavidad ventral donde se le-

vantan o nacen los filamentos para la respiración. Los pares ceratobranquiales 1 y 3 son similares, el par 4 tiene una extensión cartilaginosa en su extremo proximal. El par 5 forma la región faringal de la cavidad branquial y tiene un parche de dientes, variable entre las especies de *Pseudoplatystoma*.

Los pares epibranquiales forman la región dorsal de la cavidad branquial. Estos son 4 pares. El par epibranquial 1 y 2 son similares, firmemente unidos y cada uno posee un proceso truncado en la región lateral. El par epibranquial 1 tiene un osículo diminuto en la región dorsal fácilmente confundible con las branquiospinas. El par 3 es variable, con dos procesos en la región lateral, éste se une a los infrafaringobranquiales 1, 2 y 3 mediante masa de cartílago. El epibranquial 4 es expandido en la mitad y también se une a los infrafaringobranquiales.

Los pares infrafaringobranquiales sensu **Schaefer** (1997) o faringobranquiales sensu **Arratia** (1987), son pequeños elementos asociados con los epibranquiales. Estos, en *Pseudoplatystoma*, comprenden 3 elementos distintos en forma, tamaño y posición; sin embargo, varían en número entre los grupos de Pimelodidae. No hay un número designado a cada uno de estos elementos en la literatura. Uno de ellos es circular y se transforma en un parche de dientes a medida que los individuos alcanzan la edad adulta.

La cintura y aleta pectoral son dos complejos asociados que se deben estudiar aparte. La cintura pectoral esta formada por; el cleitro, coracoides y mesocoracoides. El elemento de soporte de la aleta pectoral es el supracleitro que es grande y sostiene fuertemente el proceso dorso posterior del cleitro. El coracoides tiene pequeñas proyecciones en el extremo proximal, en la sínfisis con el homólogo. Esta sínfisis es imbricada y no permite el movimiento libre de los coracoides homólogos. Los coracoides presentan fosas y cóndilos. Dos cóndilos forman el sitio de unión de los rayos proximales de la aleta pectoral. Las fosas son sitio de origen del músculo esternohyoideus (ver miología). También tiene dos fenestras, una que es el paso o salida de la subclavia y la otra es el sistema de anclaje de la espina pectoral. El coracoides tiene un elemento asociado, el mesocoracoides que es común en Pimelodidae (fig. 10).

El cleitro es el elemento anterior de la cintura. Este tiene 3 procesos, uno dorso posterior, cubierto por el post-temporal. Los cleitros homólogos se unen en sus

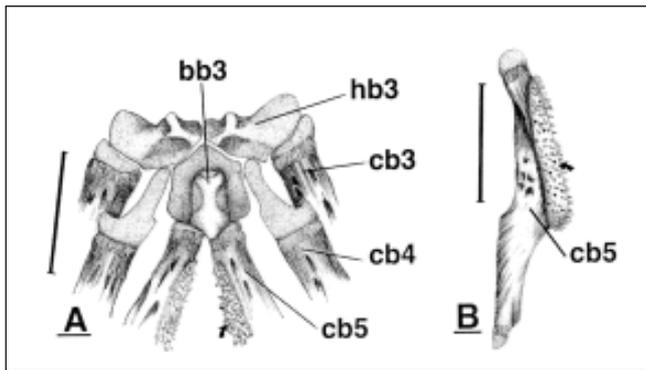


Figura 9. A; Elementos antero ventrales del aparato branquial; *P. fasciatum* ANSP 177346. **B;** vista ventral del ceratobranchial 5; *P. fasciatum* USNM 225437. bb3, basibranchial 3; cb3, ceratobranchial 3; cb4, ceratobranchial 4; cb5, ceratobranchial 5 and hb3, hypobranchial 3. Flecha curva muestra el parche de dientes del cb5. Scale 1cm.

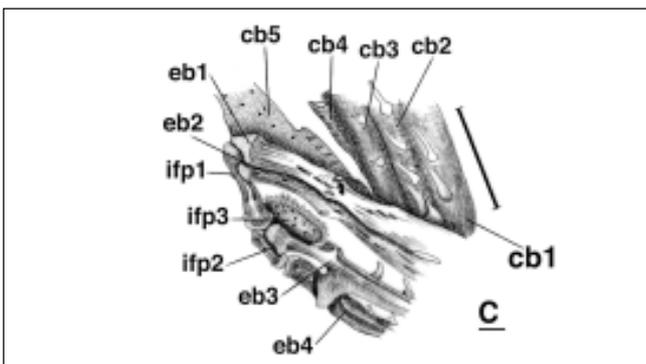


Figura 9C. Elementos postero dorsales del aparato branquial; *P. fasciatum* ANSP 177346. cb1-5, ceratobranchiales 1-5; eb1-4, epibranchiales 1-4; ifp1-3, infrapharyngobranchiales 1-3. Flecha pequeña y curva muestra un osículo no descrito y asociado con el epibranchial 2. Escala 1cm.

extremos proximales, y la sínfisis que forman no es tan estrecha.

La aleta pectoral comprende 3 radios proximales, la espina pectoral y rayos ramificados. Dos de los radios proximales son alargados, el otro es corto y robusto. Estos son los que permiten la unión de la aleta pectoral *per se* y la cintura. La espina pectoral es consistente, aserrada en ambos márgenes y su conexión con la cintura pectoral es directa. El número de rayos ramificados de la pectoral es variable entre los individuos de las especies de *Pseudoplatystoma*; unos tiene 8, otros 9.

La aleta dorsal consta de dos espinas, seis rayos ramificados, seis distales y siete pterygioforos proximales respectivamente. La primera espina es pequeña y llamada spinelet por **Lundberg & McDade** (1986a). Este pequeño elemento está en la proyección dorsal del primer pterygioforo y es ahorquillado en la base. La segunda espina forma un sistema de candado en el segundo pterygioforo y es aserrada en su margen posterior. Los pterygioforos distales son pequeños y consistentes, éstos sirven de conexión entre los rayos ramificados y los pterygioforos proximales.

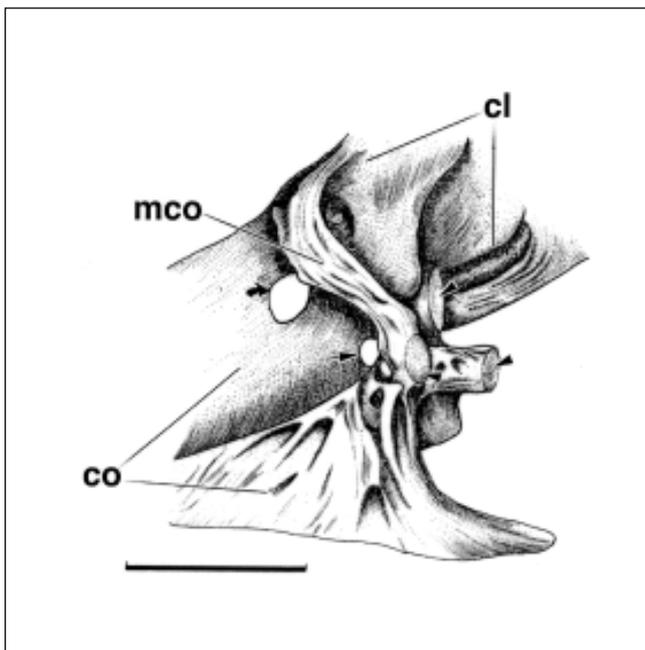


Figura 10. Vista postero lateral de la cintura pectoral; *P. fasciatum* ANSP 177346. cl, cleitro; co, coracoide y mco, mesocoracoide. Cabeza de flecha muestra la faceta de articulación para los elementos de la aleta pectoral; espina y radios proximales. Flechas pequeñas apuntan a los forámenes por donde pasan arterias y venas. Escala 1cm.

Los pterygioforos proximales son laminares y punteados en su unión con los procesos neurales. Los dos primeros son complejos y forman lo que comúnmente se denominan las placas dorsales (nuchal plates).

La cintura pélvica tiene un par de basipterigios que se unen en su sínfisis media. Cada uno tiene 4 procesos así: dos anteriores, uno antero proximal y otro antero distal. Los otros dos distribuidos así: uno lateral y el otro posterior. Cada basipterigio tiene 5 rayos ramificados y una espina. Esta espina no es fuerte y más parece un rayo no ramificado por su morfología pues tiene segmentos o lepidotriquios, elementos comunes en los rayos de los Actinopterygios.

La columna vertebral consta de un número variable de vértebras en las especies de *Pseudoplatystoma*. La especie tipo, *P. fasciatum* tiene un promedio de 43 vértebras, sin incluir las cinco o seis que conforman el complejo weberiano. Las primeras siete y las últimas tres vértebras son cortas. Las primeras doce tienen parapofisis en sus costados que además sostienen las costillas. El número de costillas es constante en las especies de este género; son doce en total.

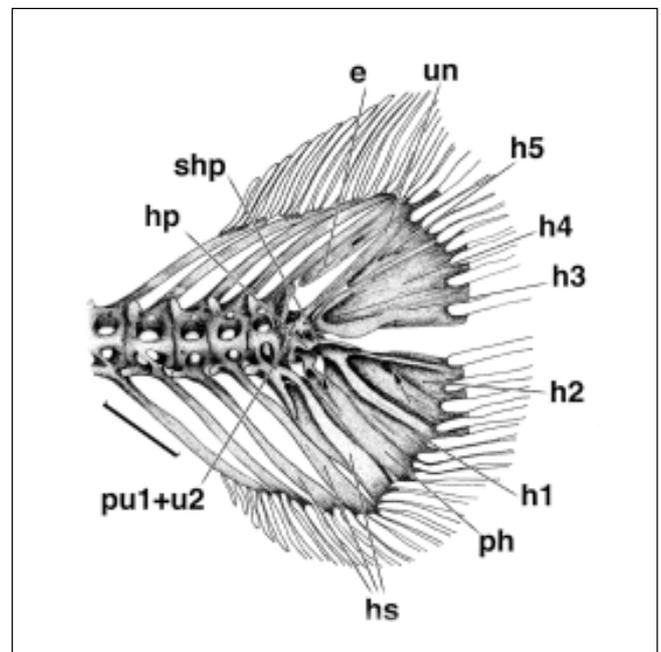


Figura 11. Esqueleto de la aleta caudal; *P. fasciatum*; USNM 225437. e,e pural; h1-5, hypurales 1-5; hp, hypohyal; hs, espina haemal; ph, parhypural; pu1+u2, centro compuesto; shp, hypurapophysis secundaria; y un, uroneural. Cabeza de flecha muestra foramen único entre el parhypural y el hypural 1 en las especies de *Pseudoplatystoma*. Escala 1cm.

La aleta anal tiene una posición variable en relación con la columna según la especie, v.gr., en *P. fasciatum* (sensu stricto), su primer pterigioforo se une al arco hemal 24. El número de elementos de la aleta anal es también variable; tiene tres espineletes (o pequeños pterigioforos anteriores), un número variable de doce o trece pterigioforos, y once o doce rayos ramificados.

La aleta caudal está unida al centro pleural 1 y centro compuesto (fig. 11). En términos generales, está formada por hipurales 1-5, epural, uroneural, parhipural, hipurapofisis, hipurapofisis secundaria y espinas neurales y hemales. Los rayos procurrentes son pequeños y están en la región dorsal y ventral de esta aleta. Los rayos pueden ser ramificados o no y son los elementos marginales del esqueleto caudal.

El parhipural e hipural 1 forman un forámen proximal único en las especies del género *Pseudoplatystoma*.

Miología

Los músculos de los peces han sido estudiados por muchos autores; sin embargo, la aplicación de términos distintos para designar la estructura y función de un mismo elemento difieren de un autor a otro. Por ésta y otras razones, tales como el escaso estudio de músculos en una amplia variedad de grupos, la nomenclatura de los músculos es aun confusa, incluso después del trabajo comprehensivo de **Winterbottom** (1974).

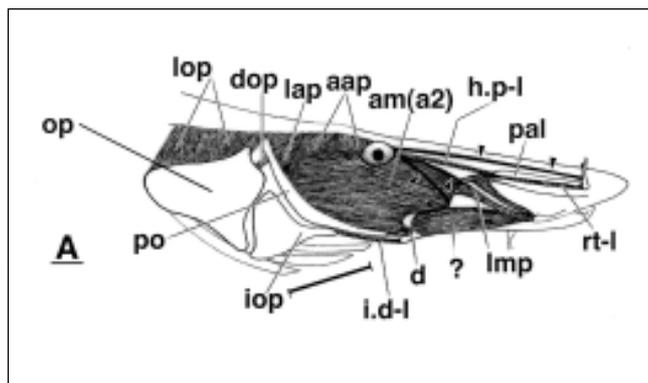


Figura 12A. Vista lateral de los músculos de la mejilla; *P. fasciatum* USNM 225437. am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu **Winterbottom** 1974); d, dentario; dop, dilator operculi; h.p-l, ligamento hiomandibulo-palatino; i.d-l, ligamento interoperculo-dentario; iop, interopérculo; lap, levator arcus palatini; lmp, ligamentum primordiale (?); lop, levator operculi; op, opérculo; pal, palatino; po, preopérculo; y rt-l, ligamento retractor tentaculi. Símbolo de pregunta muestra el músculo no descrito y llamado retractor labiae. Cabezas de flecha muestra ramas del nervio facial. Escala 1cm.

Los músculos de la mejilla sirven la función de movimiento de los arcos mandibular y la hiomandíbula, del opérculo (**Winterbottom**, 1974). El más evidente de este complejo muscular es el adductor mandibulae que es el responsable de cerrar las mandíbulas (*op. cit.*). El adductor mandibulae tiene muchas subdivisiones a saber: A1, A2 y Aw (sensu **Winterbottom**, 1974). Las descripciones y definiciones de estos elementos deben hacerse según su posición, origen e inserción en *P. fasciatum*. La subdivisión externa y ventral o sección A2 se origina en la parte postero media de la hiomandíbula, en la gran fosa del preopérculo y en la porción ventral del cuadrado en *P. fasciatum* y en general todas las poblaciones de *Pseudoplatystoma*. Algunas fibras se originan en la región ventral del adductor arcus palatini y el io5 (suborbital 5). La inserción de esta sección es en la región latero distal del articular y es a través de tejido conectivo, con algunas fibras que se insertan en un músculo desconocido y aun no descrito (ver fig. 12).

La sección A3 se levanta de la hiomandíbula y forma un tendón largo en su conexión con el proceso diminuto del pequeño coromeckeliano. La sección A1, también conocida como retractor tentaculi (sensu **Singh**, 1966; **Alexander**, 1965 & **Eaton**, 1948), adductor tentaculi (sensu **Howes**, 1983a) o maxillary retractor tentaculi (**Ghiot**, 1978). Este músculo es

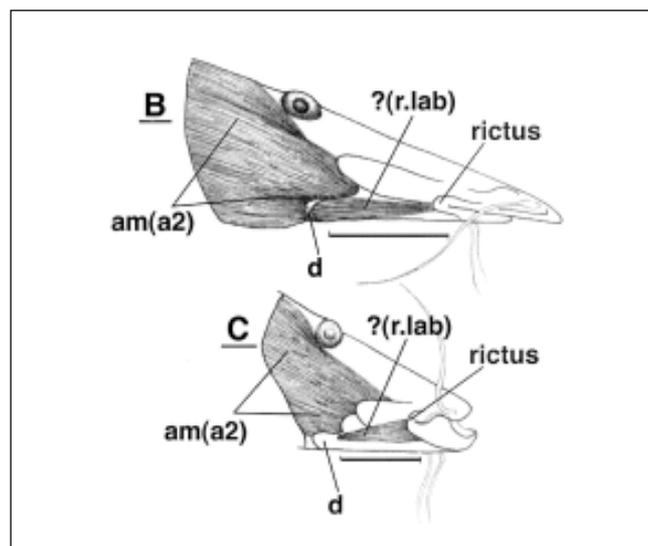


Figura 12B. Vista lateral de los músculos de la mejilla; B; *Sorubimichthys planiceps* SIUC 26691; C; *Hemisorubim platyrhynchos* SIUC 28022. Am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu **Winterbottom** 1974); ?(r.lab), músculo no descrito y tentativamente llamado retractor labiae y rictus, juntura de los labios. Escala 1cm.

longitudinal, cónico y se transforma en un ligamento largo para unirse a la maxila, muy cerca de su articulación con el palatino. Otro grupo de fibras que pueden también pertenecer a la sección A1 y se originan en la porción de la fosa meckeliana en la mandíbula inferior. Este músculo tiene un ligamento corto que se adhiere a la sección A1 y hace que esta se incurve un poco. La sección A1 se levanta de la margen antero dorsal y del proceso antero dorsal de la hiomandíbula. La función de la sección A1 es la aducción del barbicelo maxilar mediante retracción de la maxila.

Los músculos adductor y levadores del arcus palatini son cortos y cubren el origen de las secciones A1, A2 y A3 del adductor mandibulae (ver fig. 12). Estos músculos se originan del esfenótico y frontal y se insertan en la hiomandíbula y preopérculo. No hay una separación clara entre estos dos músculos en las especies de *Pseudoplatystoma*. Sin embargo, el adductor arcus palatini es laminar y más anterior mientras que el levador arcus palatini es grueso y posterior. Algunas fibras de este último se insertan en el proceso dorso distal del hiomandibular. Los dos tienen funciones antagónicas y están relacionados con los movimientos de la hiomandíbula. El adductor arcus palatini, también llamado adductor hyomandibulae (*sensu Winterbotton*, 1974), sirve la función de aducción de este hueso; mientras que el levador arcus palatino sirve la abducción de la hiomandíbula.

El dilator operculi está detrás del arcus palatini y conecta el cráneo con la región anterior del opérculo. El músculo es inervado por la rama maxillo-mandibularis del par craneal V (**Edgeworth**, 1935). Los sitios de origen incluyen el esfenótico y frontal en *P. fasciatum*. Algunas fibras se originan en la margen posterior del proceso dorso medial de la hiomandíbula. Este músculo se inserta en la región antero dorsal del opérculo. Este forma un ligamento largo en su margen ventral y va del opérculo al frontal. Este ligamento está presente en muchas de las especies de Pimelodidae.

El adductor operculi se conecta a la porción posterolateral del cráneo y está inervado por la rama hiomandibular del nervio craneal VII (*op. cit.*). El origen de éste abarca la margen lateral del proótico y la región posterior del esfenótico y se inserta en la margen dorsal del opérculo. Este es el más corto de los músculos de la mejilla.

Un músculo no descrito aun debe adicionarse a la miología del cráneo en peces. Este músculo se encuentra en las especies de *Pseudoplatystoma*, *Hemisorubim*

y *Sorubimichthys* (fig. 12A, B y C). Se origina en la fosa postero distal de la mandíbula inferior (ver descripción del articular) y se inserta al rictus de los labios. Según su posición, inserción y origen, este músculo debe servir la función de retracción y como resultado los labios se cierran. Por su función se le asigna el nombre tentativo de retractor labiae. El músculo es reducido, casi rudimentario en *Sorubimichthys*, bien desarrollado en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma*. La presencia de este músculo es única en estos tres géneros así que pueden formar una unidad monofilética en pimelódidos.

El complejo maxillo-palatino se refiere a los músculos involucrados en el movimiento del barbicelo maxilar. La anatomía funcional del barbicelo maxilar ha sido estudiada en detalle por **Singh** (1966) & **Ghiot** (1978). **Singh** (1966) identificó tres secciones del extensor tentaculi así: sección dorsal, posterior e intermedia. Los músculos del complejo maxilo-palatino tienen al menos 5 secciones en las especies de *Pseudoplatystoma* y muchos ligamentos. Cuatro músculos laminares pueden ser identificados en como las secciones del extensor tentaculi en *P. fasciatum* y demás especies hermanas.

El extensor tentaculi se deriva del adductor arcus palatini (**Takahasi**, 1925; **Alexander**, 1965; **Winterbotton**, 1974; & **Gosline** 1975). El músculo es el antagonista del retractor tentaculi que fue descrito arriba como la sección A1 (*sensu Edgeworth*, 1935). **Singh** (1967) observó que todos los componentes o secciones del extensor tentaculi se insertan en el palatino. También sugirió que el músculo puede estar formado de una a tres láminas en los bagres. Sin embargo, **Ghiot** (1978) reserva este nombre para un grupo de fibras musculares que se insertan en la parte posterior del palatino (**Ghiot**, 1978, fig. 3d, p. 397). Contrariamente a las observaciones de **Ghiot** (*op. cit.*), el extensor tentaculi (abductor tentaculi *sensu Harder*, 1964; **Lubosch**, 1938; **McMurrich**, 1884; **Takahasi**, 1925; & **Nawar**, 1955) comprende 4 láminas en las especies de *Pseudoplatystoma*. La primera sección es dorsal y superficial, y es visible cuando la piel y el suborbital 3 son removidos. El origen de esta sección abarca la superficie antero ventral del frontal y ventral del etmoides, y se inserta en la margen dorsal del palatino. Algunas fibras, las más posteriores se transforman en pequeños ligamentos al unirse con el palatino. La segunda sección se observa después de que la primera sección es removida. Este paquete de fibras se origina de la gran fosa ventral del etmoides lateral y se inserta en el pala-

tino, debajo de la inserción de la primera sección. Se distingue de la primera sección por la dirección casi perpendicular que tienen sus fibras en relación con la sección primera. La tercera sección tiene la misma dirección de la primera, su origen es el mismo, en el frontal y etmoides lateral; pero su inserción es en la región media longitudinal del palatino. Su inserción no abarca la longitud total de este hueso como la primera sección. La sección cuarta es la más ventral, se origina en la misma parte de la segunda y se inserta en la margen ventral del palatino.

El músculo extensor tentaculi funciona coordinadamente en el movimiento del barbicelo maxilar en bagres. Con la innervación de una de las ramas del par de nervios craneales VII (Winterbotton, 1974), este músculo permite que el barbicelo maxilar se mueva en todos los sentidos. La acción de las cuatro secciones de este músculo en el movimiento del barbicelo es estudiada con detalle por Singh (1967), Ghiot (1978), Gosline (1975) & (Buitrago 2002, disertación doctoral).

Los músculos de la región ventral de la cabeza son el intermandibularis, protractor hyoidei, hiohioides inferiores, abductor hiohioides y los aductores hiohioides. El intermandibularis se origina en la miocoma media y se insertan en los dentarios, región anterior cerca de la sínfisis. El protractor hyoidei está formado por varias secciones (Winterbotton, 1974 & Ghiot, 1978). El hiohioides inferiores nace de la miocoma media y se inserta en la región dorsal, anterior y ventral del anterohyal. El Abductor hioidei es

laminar, se origina la miocoma mediana que forman los dos músculos homólogos y se inserta en el rayo braquiostego más proximal. Su función es la de abducción de los branquiostegales. Los aductores hiohioides son varios, cortos e inervados por la rama del hioides VII. Se encuentran entre los rayos branquiostegales y su función es la de abducción de los mismos.

Anatomía comparada y lista de caracteres

En esta sección se hace un análisis comparativo entre las especies de *Pseudoplatystoma* y sus géneros hermanos, v. gr. *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro* (ver Lundberg *et al.*, 1986a; Lundberg 1997; Nass, 1991; De Pinna, 1993-98; & Buitrago & Littmann en pren.). Los caracteres variables entre estos grupos son definidos, descritos, numerados (algunos ilustrados) y finalmente codificados (ver materiales y métodos) e incorporados en el análisis cladístico.

Caracter 1. Proceso postero lateral de la premaxila (fig. 4A).

Lundberg *et al.*, (1988, 1991B); Nass (1991); & De Pinna (1993, 1998) postulan el proceso postero lateral de la premaxila como una sinapomorfia para *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Pseudoplatystoma*, *Zungaro* y *Sorubim*. Un análisis detallado de este proceso conduce a la conclusión de que éste es variable; puede ser muy puntiagudo en las especies de *Pseudoplatystoma* o relativamente puntiagudo en *Hemisorubim*. El proceso se observa en todos los grupos mencionados arriba excepto *Sorubim*. En este grupo, aquel proceso es ausente. Esta condición puede considerarse como una reversión *a priori* en *Sorubim* o también un sinapomorfia de contingencia.

0. Proceso ausente.
1. Proceso relativamente puntiagudo.
2. Proceso evidentemente puntiagudo.

Carácter 2. Consistencia del proceso supraoccipital.

Este proceso es variable en su consistencia en los grupos de Pimelodidae. Puede ser laminar (plano) o grueso y consistente. Los géneros *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim*, *Pseudoplatystoma* y *Zungaro* presentan un proceso laminar o plano.

0. Proceso grueso o consistente.
1. Proceso laminar o plano.

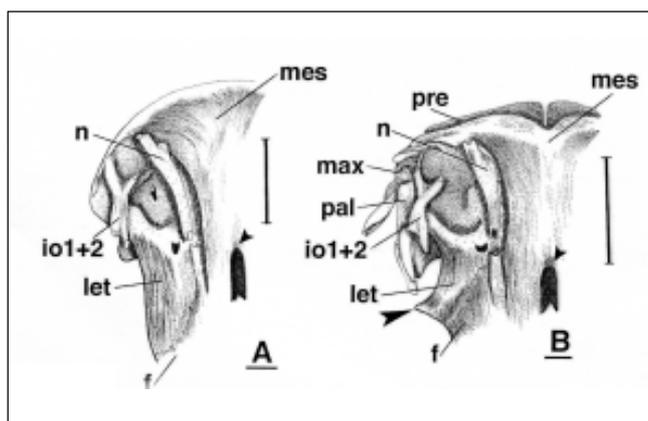


Figura 13. Región antero dorsal del cráneo; A; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409; B; *Zungaro* sp. SIUC 50414. f, frontal; io1+3, infraorbital 1+2; let, lateral etmoides; max, maxilla; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; and pre, premaxilla. Flecha grande muestra el proceso postero lateral del let; cabezas pequeñas de flechas la fontanela. Escala 1cm.

Carácter 3. Proceso lateral del etmoides lateral (figs. 13A & B y 14A & B).

El etmoides lateral presenta un proceso variable en estos géneros. La ausencia del mismo en grupos tales como *Brachyplatystoma* y demás pimelodidos puede considerarse como primitiva. Sin embargo, este rasgo varía en su localización en relación con la longitud del etmoides lateral, en su forma y longitud. La asignación de códigos para estas variaciones es complicada y puede resultar en inconsistencias. El método de “código independiente” (*sensu* Kitching *et al.*, 2000) es el más apropiado cuando los caracteres son muy variables (Kitching *et al.*, 2000, p. 30). Al menos cuatro rasgos distintos pueden deducirse de este proceso así: presencia del proceso, localización del proceso según el etmoides lateral, forma del proceso y longitud del proceso. El “código independiente” es un método que permite la variación independiente de los caracteres. Esta premisa se basa en la premisa de que una variación no depende de otra y por lo tanto son independientes.

0. Proceso del etmoides lateral ausente.
1. Proceso del etmoides lateral presente.

Carácter 4. Localización del proceso en relación con la longitud del etmoides lateral (ver explicación arriba, carácter 3).

0. Localización anterior del proceso.
1. Localización media.
2. Localización posterior.

Carácter 5. Forma del proceso lateral del etmoides lateral.

0. Relativamente puntiagudo.
1. Conspicuamente puntiagudo.
2. Truncado.

Carácter 6. Longitud del proceso lateral del etmoides lateral.

0. Proceso corto.
1. Proceso largo.
2. Proceso bastante largo hasta hacer contacto con el suborbital 4.

Carácter 7. Foramen del orbitoesfenoides.

El orbitoesfenoides presenta un foramen en la región posterior que está cubierto por la extensión laminar lateral del mismo. Este foramen es la salida de las ramas del nervio trigémino. La presencia de este fora-

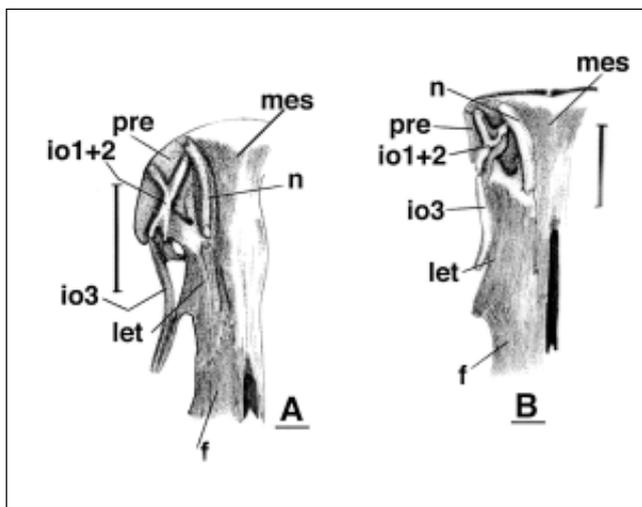


Figura 14A. Región antero dorsal del cráneo; A; *Sorubim lima* SIUC 50411; B; *Hemisorubim* sp. UMMZ 229497. f, frontal; io1+2, infraorbital (suborbital) 1+2; io3, infraorbital 3; let, lateral etmoides; mes, mesetmoides; n, nasal; pre, premaxilla. Escala 1cm.

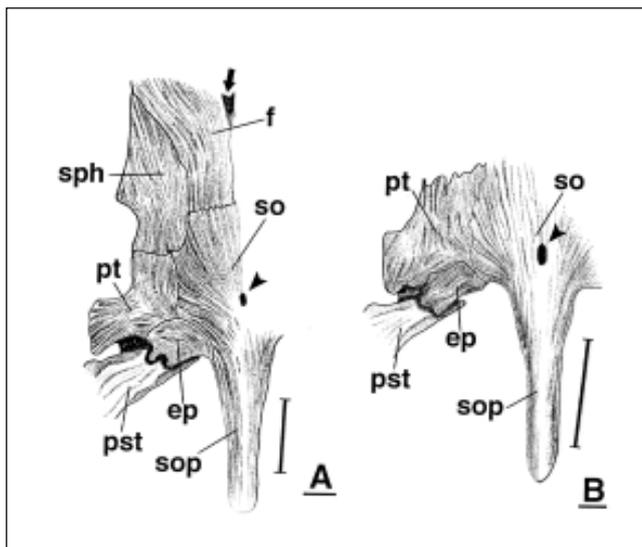


Figura 15A. Región postero dorsal del cráneo; A; *Zungaro* sp. SIUC 50414; B; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409. ep, epioccipital; f, frontal; pst, post-temporal; pt, pterotic; so, supraoccipital; sop, proceso supraoccipital; sph, esfenotico. La flecha señala la región posterior de la gran fontanela. La cabeza de flecha señala la fontanela supraoccipital. Escala 1cm.

men en *Brachyplatystoma*, *Platynemichthys* y posiblemente en los demás géneros de Pimelodidae se puede considerar como primitiva.

0. Foramen presente.
1. Foramen ausente.

Carácter 8. Perfil ventral de la región posterior del cráneo.

El perfil ventral del cráneo puede ser plano en *Brachyplatystoma* y *Platynemichthys*; curvo en *Zungaro*, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys* y *Pseudoplatystoma*, o formar un ángulo recto en *Sorubim*.

0. Perfil recto o plano en la región ventral del cráneo.
1. Perfil redondeado o curvo.
2. Perfil en ángulo recto.
- 3.

Carácter 9. Ranura transversal del supraoccipital (fig. 3B).

Muchos géneros de la familia Pimelodidae presentan una ranura transversal en el cráneo. Esta se extiende de la pequeña fontanela del supraoccipital y es variable en longitud y profundidad. Una ranura larga y profunda se encuentra en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* (figs.). Esta es reducida en *Sorubimichthys* y *Sorubim*. Ausencia de la ranura se puede ver en *Zungaro* y muchos otros grupos de la familia.

0. Ranura ausente.
1. Ranura reducida.
2. Ranura desarrollada.

Carácter 10. Proyección en la margen posterior del epioccipital (figs. 15A & B).

El epioccipital tiene 1 ó 2 proyecciones pequeñas en la margen posterior. Una de éstas es hueca y transporta en canal sensorial de la línea lateral que continua en el posttemporal. Poblaciones de *Zungaro* presentan 2 y las especies de los otros grupos incluidos en este estudio presentan 1.

0. Dos proyecciones.
1. Una proyección.

Carácter 11. Tamaño del etmoides lateral (figs 13A & B y 14A & B).

El tamaño del etmoides lateral es variable en Pimelodidae. Un etmoides lateral corto y reducido a la anterior del cráneo se encuentra en *Zungaro*. Etmoides lateral largo se observa en las especies de *Sorubim*, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys* y *Pseudoplatystoma*.

0. Etmoides lateral corto.
1. Etmoides lateral largo.

Carácter 12. Proceso antero lateral del mesetmoides.

Este hueso tiene un proceso antero lateral en ambos lados. Un proceso corto se encuentra en poblaciones de *Hemisorubim*. Los grupos *Sorubim* *Sorubimichthys*, *Zungaro* y *Pseudoplatystoma* tienen un proceso largo.

0. Proceso corto.
1. Proceso largo.

Carácter 13. Consistencia de la región anterior del mesetmoides.

Consistencia laminar o delgada de este elemento se encuentra en las especies de *Sorubim*. El mesetmoides es fuertemente unido a la premaxila y algunas veces no se distingue de esta. Mesetmoides de consistencia gruesa, con articulación definida o distinguible con la premaxila se encuentra en los otros géneros, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Pseudoplatystoma* y *Zungaro*.

0. Mesetmoides grueso anteriormente.
1. Mesetmoides laminar anteriormente.

Carácter 14. Conexión del nasal con el mesetmoides (figs. 13A & y 14A & B).

El nasal puede estar firmemente unido al mesetmoides en las poblaciones de *Hemisorubim* o separado en los demás grupos.

0. Nasal separado.
1. Nasal unido.

Carácter 15. Proceso postero lateral del frontal.

El frontal forma un proceso en su conexión con el esfenotico en las poblaciones de *Zungaro* (*Paulicea*). Conexión recta se encuentra en las especies de los otros géneros.

- 0. Proceso ausente.
- 1. Proceso presente.

Carácter 16. Longitud del proceso antero distal del lacrimal (figs. 3A y 13A & B).

El lacrimal o suborbitales 1+2, forman un proceso que en la margen distal anterior que varía en longitud y consistencia. Este puede ser corto en *Sorubim* y *Hemisorubim*, relativamente largo en *Zungaro* o 1.5 veces más largo que la condición anterior en *Pseudoplatystoma* y *Sorubimichthys*.

- 0. Corto.
- 1. Relativamente largo.
- 2. Muy largo.

Carácter 17. Consistencia del proceso antero distal del lacrimal.

Este puede ser grueso o delgado. La segunda condición se encuentra en *Zungaro* y *Pseudoplatystoma*.

- 0. Proceso consistente.
- 1. Proceso delgado.

Carácter 18. Conexión del suborbital 3 con el etmoides lateral.

El suborbital 3 puede estar separado del etmoides lateral en *Sorubim* y *Zungaro* o conectado en *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma*.

- 0. Suborbital 3 separado.
- 1. Suborbital 3 unido.

Carácter 19. Proyección anterior del etmoides lateral.

El etmoides lateral tiene un proceso diminuto en su margen antero lateral. Allí se insertan algunas fibras del músculo extensor tentaculi (ver miología más arriba) en las poblaciones *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco.

Este proceso está ausente en las demás especies incluidas en este estudio.

- 0. Proceso ausente.
- 1. Proceso presente.

Carácter 20. Forma del esfenotico.

Este hueso puede ser angosto o ancho. La segunda condición está presente en *Zungaro*. Los otros géneros tienen un esfenotico largo y angosto.

- 0. Esfenotico ancho.
- 1. Esfenotico angosto.

Carácter 21. Extensión ventral del interopérculo.

El interopérculo tiene una diminuta extensión ventral. Esta condición se encuentra en *P. tigrinum* en el Amazonas y Orinoco.

- 0. Extensión ausente.
- 1. Extensión presente.

Carácter 22. Pequeño proceso en la unión de los tres/cuatro primeros branquiostegales con el anterohyal.

Los primeros rayos branquiostegales presentan un diminuto proceso en el extremo proximal en las poblaciones de *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco.

- 0. Procesos ausentes.
- 1. Procesos presentes.

Carácter 23. Amplitud del etmoides lateral en la unión con el suborbital 1+2.

Generalmente este hueso es amplio en la región anterior en las especies de Pimelodidae. Tres transformaciones se pueden deducir en los géneros de este estudio. Región anterior amplia del etmoides se puede ver en todos los géneros excepto en *Pseudoplatystoma*. Las especies de *Pseudoplatystoma* pueden tener un etmoides relativamente angosto en las poblaciones de *P. fasciatum* y *P. corruscans* o muy angosto en *P. tigrinum*.

- 0. Región anterior amplia.
- 1. Región anterior relativamente angosta.
- 2. Región anterior muy angosta.

Carácter 24. Puntos oscuros en la aleta caudal.

La aleta caudal en las especies de *Pseudoplatystoma* presenta puntos oscuros. Este es un rasgo único en este género. Dos condiciones pueden deducirse de acuerdo a la abundancia de estos puntos en las especies de

Pseudoplatystoma. Las poblaciones del *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco tienen ostensiblemente muchos más puntos que las otras especies.

0. Puntos oscuros en la aleta caudal ausentes.

1. Puntos oscuros en la aleta caudal presentes y poca cantidad.

2. Puntos oscuros en la aleta caudal presentes y numerosos.

Carácter 25. Número de vértebras.

Tradicionalmente, los caracteres continuos son descartados en todo análisis filogenético, sin embargo, estos rasgos pueden ser muy informativos en el establecimiento de relaciones evolutivas. Las variaciones del número de vértebras se pueden codificar mediante métodos precisos como "código de vacíos" (ver materiales y métodos). Con la aplicación de "código de vacíos", se puede deducir un arreglo de cuatro estados del carácter a saber.

0. Menos de 36 vértebras.

1. Entre 36-42 vértebras.

2. Entre 43-48 vértebras.

3. Más de 49 vértebras.

Carácter 26. Pigmentación en la región lateral del cuerpo.

La región lateral de las poblaciones de *P. fasciatum* presenta bandas verticales oscuras. Las poblaciones de *P. tigrinum* presentan bandas reticuladas. *P. corruscans* presenta puntos grandes y dispuestos en hileras en la región lateral del cuerpo.

0. Ausencia de bandas verticales o reticuladas y de puntos oscuros.

1. Presencia de bandas reticuladas.

2. Presencia de bandas verticales.

3. Presencia de puntos oscuros grandes.

Carácter 27. Extensión en la margen distal del esfenotico (fig. 15A).

El esfenotico presenta una extensión o ala en la margen latero distal. Este rasgo se observa en las poblaciones de *Zungaro* del Amazonas y Orinoco. Las demás especies tienen un esfenotico de márgenes casi rectos.

0. Extensión ausente.

1. Extensión presente.

Carácter 28. Cavidad postero distal del articular (fig. 6A)

Las especies de *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* presentan una cavidad postero distal en el articular. Análisis de anatomía blanda o músculos condujo al descubrimiento de un músculo que se origina en esta cavidad y se inserta en el rictus labial. Según la posición, origen e inserción del músculo, más el hecho de que estos tres géneros están en la cúpula de la cadena alimenticia de los ecosistemas, este músculo debe ejercer la retracción de los labios con el subsiguiente cierre de las mandíbulas (ver más arriba).

0. Cavidad presente

1. Cavidad ausente

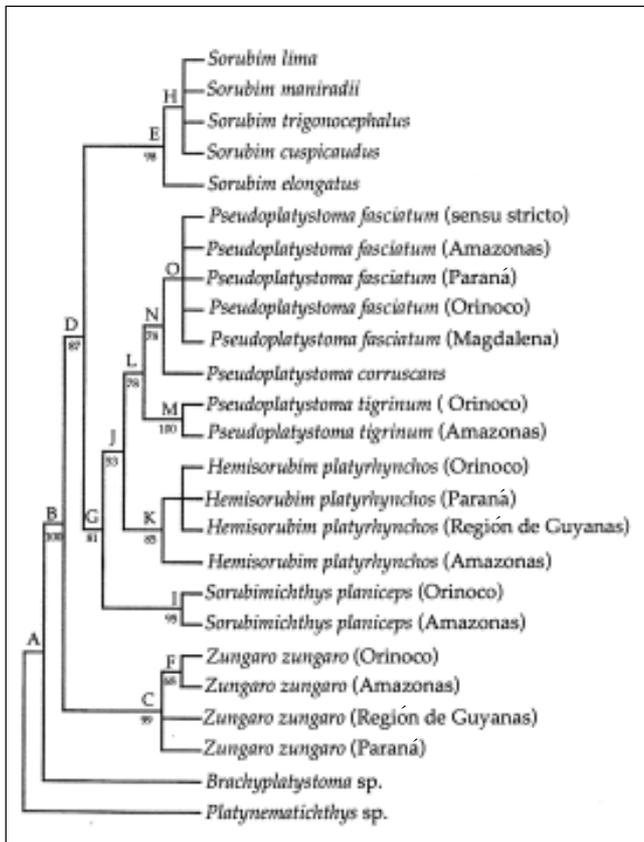


Figura 16. Relaciones filogenéticas de las especies de *Pseudoplatystoma* y grupos hermanos. Longitud, 52; índice de consistencia, 0.88 e índice de retención, 0.96. Valores de soporte por debajo de 50 en los nodos no son mostrados en el cladograma.

Carácter 29. Músculo retractor labiae (figs. 12A, B & C).

Este es el músculo putativo y nuevo que se describió en la sección de miología y se menciona en el carácter 28. El nombre asignado es tentativo. El retractor labiae es variable; puede ser bien desarrollado en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* o rudimentario en *Sorubimichthys*. La asignación de códigos a los estados de este carácter se puede hacer según el método de 'código independiente' (*sensu* **Kitching et al.**, 2000).

0. Músculo ausente.
1. Músculo rudimentario.
2. Músculo bien desarrollado.

Carácter 30. Túnel óseo de la aorta (fig. 7B).

Lundberg et al., (1988, 1991); **Nass**, (1991) & **De Pinna**, (1993, 1998), postulan este carácter como un rasgo único en *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim*, *Zungaro*, *Pseudoplatystoma*, *Platynemichthys* y *Brachyplatystoma*. El túnel para el paso de la aorta está ubicado en las seis primeras vértebras del complejo weberiano (ver fig.).

0. Túnel ausente.
1. Túnel presente.

Carácter 31. Longitud del proceso supraoccipital.

Este proceso de variable longitud en las especies estudiadas, puede ser corto como en la mayoría de pimelodidos, o relativamente largo y muy largo en los géneros estudiados en:

0. Proceso corto.
1. Proceso relativamente largo.
2. Proceso muy largo.

Discusión

Pseudoplatystoma es un grupo diverso de bagres neotropicales. Sin embargo, este género tiene solo tres especies reconocidas; *P. fasciatum*, *P. corruscans* y *P. tigrinum*. El presente análisis filogenético, aunque preliminar, soporta la observación general de que este taxón contiene más de las especies reconocidas hasta ahora. Las tres especies presentan amplia distribución y variaciones geográficas bien delimitadas. Poblaciones tales como la del río Magdalena, que está aislada de las

demás, presenta variaciones en la anatomía y coloración, es sin embargo reconocida como *P. fasciatum* (**Eigenmann**, 1922, **Dahl**, 1971). **Eigenmann** (1922) decía: "si mi interpretación del origen de la fauna del Magdalena es correcta, las marcas verticales de esta especie anteceden al origen de la Cordillera de Bogotá (Cordillera Oriental)", las palabras entre paréntesis son mías. La misma situación se puede observar en muchos bagres y characidos de las otras cuencas de Sur América tales como Amazonas y Orinoco, etc.

Las cuencas del Amazonas, Orinoco y Essequibo de la región de Guayanas están conectados a través de canales y sabanas. En primera instancia, el Orinoco y Amazonas se unen a través de canal natural Casiquiare. El Amazonas y el Essequibo se unen en las sabanas inundables que drena el río Branco, tributario del Amazonas. Estas conexiones pueden permitir transferencias entre dichas cuencas (**Lundberg**, 2002, com. pers.). Es probable que existan zonas de contacto en aquellas áreas entre las poblaciones *Pseudoplatystoma* y entre las especies de los otros grandes bagres tales como *Brachyplatystoma*, *Zungaro* (*Paulicea*), y *Sorubim*. Sin embargo, transferencias entre aquellos ríos en las especies de *Pseudoplatystoma* no se han establecido. Escobar et al. (en prep.), concluyeron en su estudio que las especies *P. fasciatum* y *P. tigrinum* de la cuenca del Orinoco tienen cortas migraciones. **Armbruster et al.** (2000) determinan que la unión entre el Amazonas y Orinoco tiene un origen muy reciente. Estas dos importantes observaciones son cruciales para falsificar putativas zonas de contacto o transferencias entre estas cuencas. Es muy probable que no existan contactos entre las poblaciones de *Pseudoplatystoma* y por lo tanto pueden estar aisladas. La misma observación se puede aplicar para las cuencas del Paraná y Amazonas.

Aunque no resuelta, la filogenia de las poblaciones de *Pseudoplatystoma* corrobora la predicción de que el grupo es diverso (fig. 16, nodo L, soporte=78). En primer lugar, el nodo O que agrupa las distintas formas de *P. fasciatum*, son poblaciones aisladas, morfológicamente distintas y deben ser reconocidas. La misma situación es aplicable para el nodo M que contiene dos poblaciones diferentes de *P. tigrinum*. El estatus de la especie *P. tigrinum* es resuelto y la población de esta especie que habita el Orinoco es una especie putativa que está en proceso de descripción. El género *Pseudoplatystoma* representa un grupo de 8 formas distintas en este estudio preliminar. La taxonomía y sistemática de grupo esta en revisión y varios cambios tales como el estatus de algunas especies y validaciones de nombres están en proceso.

Pseudoplatystoma forma un grupo monofilético con *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro*. El soporte para este nodo es máximo e igual a 100 (fig. 16 nodo B). La monofilia de este grupo es corroborada por trabajos preliminares tales como **Nass** (unpubl. dissertation 1991), **Lundberg et al.**, 1991; **Lundberg**, 1997; **De Pinna**, 1993-98, & **Buitrago-Suárez & Littmann** (en pren.). El género *Hemisorubim* es el grupo hermano de *Pseudoplatystoma*. Estos dos taxa presentan muchas similitudes externas e internas. Entre las similitudes internas está la presencia del músculo, tentativamente llamado aquí retractor labiae (ver arriba), que es muy desarrollado en estos dos géneros. Sin embargo, el soporte para este nodo es bajo (fig. 16, nodo J, soporte=53).

Pseudoplatystoma tiene poblaciones en todas las cuencas de Sur América, excepto en el Pacífico. Esta característica hace del género un candidato potencial para estudios de Biogeografía Histórica. **Weitzman et al.**, (1982), **Cala** (1987) & **Vari** (1988) presentaron los factores limitantes en cualquier análisis biogeográfico en el neotrópico. Entre ellos, la carencia de revisiones taxonómicas, rigurosas y críticas de los distintos grupos de peces. Otro de los obstáculos es la carencia de estudios filogenéticos a nivel de especies. Grupos que han recibido poca o ninguna atención y cuya taxonomía es aun confusa, son poco informativos en análisis biogeográficos (*sensu Vari et al.* 1990). Infortunadamente, esta observación es generalizada para la mayoría de los grupos de bagres y demás especies de peces en Sur América. Aunque el grupo *Pseudoplatystoma* está en revisión en el momento presente, existen todavía cientos de géneros que al igual que éste tienen poblaciones representativas en todas las cuencas neotropicales. Otro caso similar entre muchos, es el género *Hemisorubim*. Este género tiene una sola especie reconocida y su distribución abarca todos los grandes ríos excepto el Magdalena. Grupos como éstos no se pueden incluir en análisis biogeográficos.

La mayoría de las especies de bagres son una fuente fundamental de proteínas para las poblaciones humanas en varias regiones del continente. Como resultado, el uso de este recurso sobrepasa los límites (ver **Valderrama** 1988 & **Goulding et al.**, 1980-96). Es probable que la pesca descontrolada de bagres tales como *Pseudoplatystoma* haya resultado en la extirpación local en algunos tributarios del Orinoco, Amazonas y Magdalena. Las áreas de la taxonomía y sistemática son cruciales en el futuro de la ictiofauna en las cuencas Sur Americanas. Estas dos áreas son básicas para la biología de la conservación y sus políticas.

Agradecimientos

Préstamo de material fue provisto por Scott Schaefer (AMNH), John G. Lundberg, Mark Sabaj y M. W. Littmann (ANSP), J. W. Armbruster (AUM), J. Maclaine y O. Crimmen (BMNH), D. Catania y J. Fong (CAS), J. P. Friel (CU), M. A. Rogers (FMNH), M. E. Retzer (INHS), D. Taphorn (MCNG), M. Lucena (MCP), K. E. Hartel y K. P. Kenaley (MCZ), S. O. Kullander y E. Ahlander (NRM), B. M. Burr y J. G. Stewart (SIUC), G. H. Burgess (UF), W. Fink y D. Nelson (UMMZ), J. Williams, R. P. Vari y S. Jewett (USNM), B. Kuhajda (UAIC). J. G. Lundberg, M. Sabaj y M. W. Littmann (ANSP), y K. Hartel y K. P. Kenaley (MCZ) por su hospitalidad durante mis visitas a los respectivos Museos. John G. Lundberg fue ilustrativo con sus comentarios y recomendaciones en la definición, descripción y análisis de caracteres. H. López (Venezuela) y S. Usma (INCIVA) por el empaque y transporte de material.

Bibliografía

- Alexander, R. McN.** 1965. Structure and function of the catfish. *J. of Zool.*, London, 148: 88-152.
- Armbruster, J. W. & F. Provenzano.** 2000. Four new species of the suckermouth armored catfish genus *Lasiancistrus* (Loricariidae: Ancistrinae). *Ichth. Exp. Freshwaters*, vol. 11, No. 3, pp. 241-254.
- Arratia, G.** 1987d. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zool. Monop* 27: 1-120.
- & **H. P. Schultze.** 1990. The urohyal: Development and homology within Osteichthians. *Journ. of Morph* 203: 247-282.
- & **L. Huaquim.** 1995. Morphology of the lateral line system and the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. *Bonner Zool Monogr* 36: 109.
- Arratia, G.** 1992. Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysii) and their phylogenetic relationships. *Bonner Zool. Monographien* 32: 1-149.
- Bleeker, P.** 1862. Atlas ichthyologique des indes Orientales Neerlandais, Tome II Silurodes, Chacoides et Heterobranchoides. J. Smith and Gide, Amsterdam, The Netherlands.
- Buitrago-Suárez, U. A.** 1995. Osteología y Miología en las especies del género *Astroblepus*. M. Sci. Thesis. ICN-MHN, Universidad Nacional de Colombia.
- & **M. Littmann.** Phylogenetic relationships of the Sholvenose catfishes genus *Sorubim* Cuvier 1829 (Siluriformes: Pimelodidae) (Submitted).
- Burgess, W. E.** 1989. An Atlas of freshwater and marine catfishes: a preliminary survey of the Siluriformes. T. F. H Publications, Inc., Neptune City, N. Jersey.

- Cala, P.** 1987. La ictiofauna dulceacuática de Colombia: una revisión histórica de su estado actual. *Rev. Acad. Col. Cien. Ex. Fis. Nat.* 14(62): 69-83.
- Castelnaud, F. I.** 1855. Poissons. In Animaux nouveaux or rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de L'Amérique du Sud. De Rio de Janeiro a Lima, Et de Lima au Para... Part. 7, *Zoology*. V. 2: I-XII+1-112. Pls. 1-50.
- Chappill, J. A.** 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*.5: 217-234.
- Cordiviola, E.** 1966. Nuevos aportes de la Biología Pesquera del "Surubi" (*Pseudoplatystoma coruscans*) en el Paraná Medio (*Pisces, Siluriformes*). *Physis*. Tomo XXVI, No. 71, pág. 237-244. B. Aires, septiembre de 1966.
- Cuvier, M. Le B. & M. A. Valenciennes.** 1840. Histoire Naturelle des Poissons. Tome Quinzième. Chez Ch. Pitois, éditeur, rue de la Harpe, No. 81. París.
- De Pinna, M. C. C.** 1993. Higher level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order. Unpublished. Ph. D. Dissertation, City University of New York, N. Y. 428p.
- , 1998. Relationships of Neotropical Siluriformes: Historical Overview And Synthesis of Hypotheses. In *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Malabarba et al. (eds). Porto Alegre, Edipucrs. (Pp. 279-330).
- Dingerkus, G. & L. D. Uhler.** 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tech.* 52: 229-232.
- Eaton, T. H.** 1948. Form and function in the head of the channel catfish, *Ictalurus Lacustris punctatus*. *J. Morph.* 83: 181-194, 6. Figs.
- Edgeworth, F. H.** 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge Univ. Press viii + 439 pp., 841 figs.
- Eigenmann, C. & R. S. Eigenmann.** 1888. Description of new nematognathoid fishes from Brazil. *West. Amer. Sci.* v. 6., (no. 42): 8-10.
- , 1889. Preliminary notes on South American Nematognathi II. *Proc. Cal. Acad. Sci.* (ser. 2) v. 2: 28-56.
- Eigenmann, C.** 1922. The fishes of western South America, Part I. The fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panama, and the Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an appendix upon the fishes of the Rio Meta in Colombia. *Mem. Carnegie Mus.* V. 9 (no. 1): 1-346, pls. 1-38.
- Escobar, M. D., Donald C. Taphorn & A. Montaña,** 2004. Genetic structure of *Pseudoplatystoma fasciatum* and *P. tigrinum* (*Siluriformes: Pimelodidae*) in the Venezuelan Orinoco basin (in prep.)
- Ghiot, F.** 1978. The Barbel Movements of Three South American Pimelodid Catfishes. *Zool. Anz., Jena* 200 (1978) 5/6, S. 395-401.
- Gosline, W.** 1945. Catalogo dos nematognatos de agua-doce da America do Sul e Central. *Bol. Mus. Nac.* (Rio de Janeiro). n.s., *Zool.* 33: 1-138.
- Goulding, M.** 1980. The Fishes and the forest, explorations in Amazonian Natural history. University of California Press, Berkeley. 280 pp.
- Goulding, M., N. J. H. Smith & D. J. Mahar.** 1996. Floods of fortune. Ecology and Economy along the Amazon. Columbia University Press: New York.
- Harder, W.** 1975. Anatomy of fishes. E. Schweizerbart'sche Ver. Buch., Stuttgart Vol. I, 602 pp., VII, 132 pp., 13 pls., 337 figs.
- Howes, G. J.** 1983a. The cranial muscles of loricatorid catfishes, their homologies and Value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. Ser.* 45(6): 309-345.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams.** 2000. *Cladistics, The theory and Practice of parsimony analysis*. Oxford University Press.
- Kossowski, C. & F. Madrid.** 1986. Ensayo de la reproducción inducida en bagre rayado cabezón *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) 1766 (*Pisces, Siluriformes*). *Acta Científica Venez.*, 36: 284-285.
- Lacepède, B. G. E.** 1803. Histoire Naturelle des Poissons. V. 5: I-1XVIII+1-803+index, Pls. 1-21. Hureau & Monod 1973.
- Le Guennec, B.** 1985. Claves Longitud-peso de 38 especies de peces de la región de Trinidad, Beni, Bolivia. Unpub. report.
- Leviton, A. E., and R. H. Gibbs, Jr., E. Heal, and C. E. Dawson.** 1985. Standards in Herpetology and Ichthyology: Part 1. Standard symbolic codes for institutional Resources collections in herpetology and ichthyology. *Copeia* 1985: 802-832.
- Linnaeus, C.** 1776. *Systema naturae sive regna tria natuare, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1(pt): 1-532.
- Littmann, M., U. A. Buitrago-Suárez & B. M. Burr.** (in prep.) Systematic of the genus *Sorubim*, Cuvier, 1829 (*Siluriformes-Pimelodidae*).
- Loubens, G. & J. L. Aquim.** 1986. Sexualidad y Reproducción de los principales Peces de la cuenca del río Mamore, Beni-Bolivia. *Convenio Orstrom-UTB_CORDEBENI*.
- & **J. Panfili.** 2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (teleostei: Pimelididae) dans le bassin du Mamore (Amazonie Bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, Vol. 11, No. 1, pp. 13-34.
- Lubosch, W.** 1938. Musklen des kopfes: Viscerale muskulatur (Fotsetzung). B. Teleostir. In: *Handbuch del Vergl. Anatomie del Wirbeltiere.* Bol K. L.5: 1011-1024.
- Lundberg, J. G. & L. A. McDade.** 1986a. On the South American Catfish *BBrachyrhamdia imitator* Myers (*Siluriformes, Pimelodidae*), with Phylogenetic evidence for a large Intrafamilial lineage. *Notulae Natuare of the Acad. of Nat. Sci. of Phi.* No. 463. Pp. 1-24.
- **G. F. Mago-Leccia & P. Nass.** 1991. *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of *Pimelodidae* (*Pisces: Siluriformes*) from deep river channels of South America, and delimitation of the Subfamily Pimelodidae. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 104(4), 1991, pp. 840-869.

- Lundberg, J. G.** 1997. Freshwater Fishes and Their Paleobiotic Implications. In: Vertebrate Paleontology in the Neotropics, The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Edited by R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn. Smithsonian Inst. Press. Washington and London.
- , **L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba, & F. Wesselingh.** 1998. The Stage for Neotropical Fish Diversification: A History of tropical South American Rivers. Pp. 13-48. In Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Malabarba et al (eds). Porto Alegre, Edipucrs.
- McMurrich, J. P.** 1884. The myology of *Amiurus catus* (L). Gill. Proc. Canad. Inst., Toronto (N> S>) 2(3): 311-351, 3 pls., 9 figs.
- Nass, P.** 1991. Anatomía comparada del bagre "Canaguaro" *Brachyplatystoma juruense* (Boulenger, 1898), incluyendo un análisis filogenético de la familia Pimelodidae. Unpublished Ph. D. thesis. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Nawar, G.** 1955. On the anatomy of *Clarias lazera*. II. The muscles of the head and pectoral girdle. J. Morph. 97(1): 23-38, 5 figs.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter.** 1993. On outgroups. Cladistics 9: 413-426.
- Pothoff, T.** 1984. Clearing and staining techniques. In: Ontogeny and Systematics of fishes. An international symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom. H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A.W. Lendall, Jr., and S. L. Richardson (eds). American Society of Ichthyologist and Herpetologists. Special Publications No. 1, pp. 35-37.
- Reid, S.** 1983. La Biología de los Bagres Rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure, Venezuela. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora. Serie: Prod. Agric. Año 1/No. 1/ Barinas, Diciembre de 1983.
- Reis, R.** 1998. Systematics, Biogeography and the Fossil Record of the Challichthyidae: A review of the Available Data. In Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Malabarba et al. (eds). Porto Alegre, Edipucrs. Pp. 351-362.
- Salinas-Coy, Y.** 1994. Aspectos de la biología pesquera de las poblaciones de los grandes bagres (Ostariophisi: Siluriformes: Pimelodidae) en el sector colombiano del río Amazonas. Tesis de pregrado Lic. en Biología, Universidad Pedagógica Nacional. Santa Fe de Bogotá.
- Schaefer, S. S.** 1997. The neotropical cascudinhos: Systematics and Biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). Proc. Of the Acad. Of Sci. Of Philadelphia. 148: 1-120.
- Singh, B. R.** 1966. Movements of barbels in some siluroid fishes. Zool. Anz. 178/1966
- Springer, V. & G. D. Johnson.** 2000. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. Copeia, 2000(1), pp. 300-301.
- Swofford, D. L.** 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Takahasi, N.** 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. J. Morph. & Physiol. 40(1): 1-109, 48 figs.
- Valderrama, M., M. Zarate, G. Vera, C. Moreno, P. Caraballo & J. Martínez.** 1988. Determinación de la talla media de madurez y análisis de la problemática con referencia a las tallas medias de captura del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum*, Lineo 1766 (Pisces: Pimelodidae) en la cuenca del río Magdalena Colombia. Trianea. Acta. Cien. INDERENA, 2: 537-549.
- Vari, R. P.** 1988. The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. pp. 313-348 in Neotropical distribution patterns: Proceedings of a workshop (Eds. Vanzolini, P. E. & W. R. Heyer). Acad. Brasileira de Ciencias, R. de Janeiro.
- Weitzman, S. H. & M. Weitzman.** 1982. Biogeography and evolutionary diversification in neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. pp. 403-422 in Biological diversification in the tropics (Eds. Prance, G. T.). Columbia University press, N. York.
- Wiens, J. J.** 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. In Phylogenetic Analysis of Morphological Data. Edited by John Wiens. Pp. 115-145.
- Winterbottom, R.** 1974. A descriptive synonymy of the striate muscles of the Teleostei. Proc. of the Acad. of Nat. Sci. Phi. 125: 225-317.

Recibido el 30 de junio de 2004.

Aceptado para su publicación el 27 de junio de 2005.

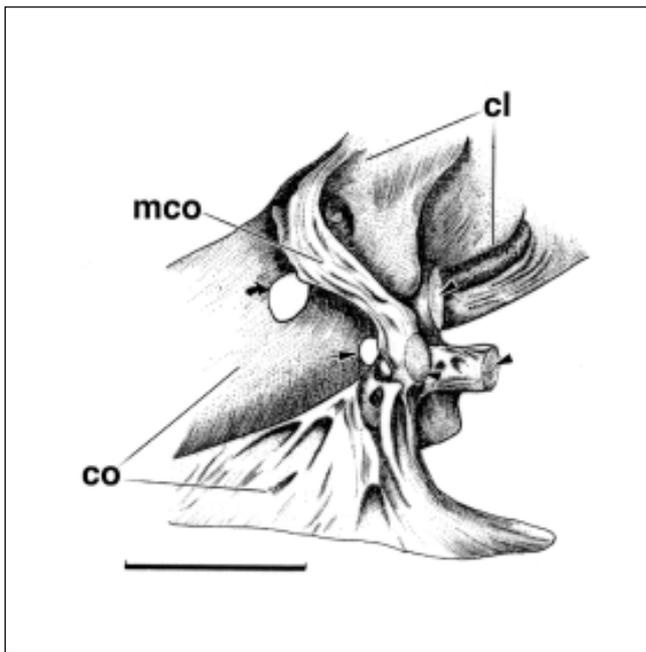


Figura 10. Vista postero lateral de la cintura pectoral; *P. fasciatum* ANSP 177346. cl, cleitro; co, coracoides y mco, mesocoracoides. Cabeza de flecha muestra la faceta de articulación para los elementos de la aleta pectoral; espina y radios proximales. Flechas pequeñas apuntan a los forámenes por donde pasan arterias y venas. Escala 1cm.

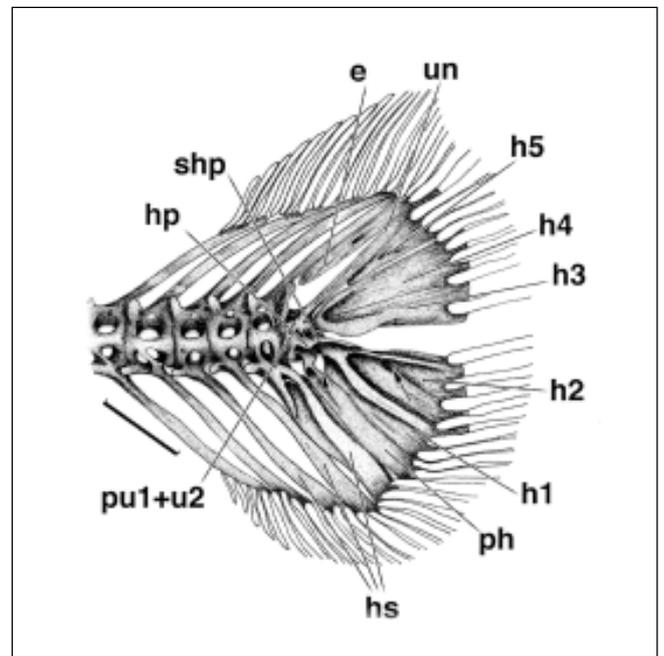


Figura 11. Esqueleto de la aleta caudal; *P. fasciatum*; USNM 225437. e, eural; h1-5, hypurals 1-5; hp, hypohyal; hs, espina haemal; ph, parhypural; pu1+u2, centro compuesto; shp, hypurapophysis secundaria; y un, uroneural. Cabeza de flecha muestra foramen único entre el parhypural y el hypural 1 en las especies de *Pseudoplatystoma*. Escala 1cm.

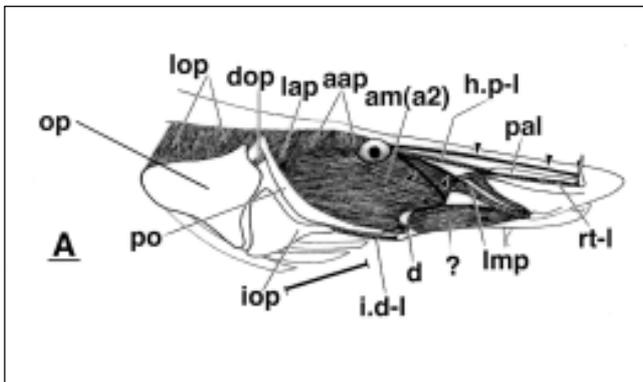


Figura 12A. Vista lateral de los músculos de la mejilla; *P. fasciatum* USNM 225437. am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu Winterbottom 1974); d, dentario; dop, dilator operculi; h.p-l, ligamento hiomandibulo-palatino; i.d-l, ligamento interoperclo-dentario; iop, interopérculo; lap, levator arcus palatini; lmp, ligamentum primordialiale (?); lop, levator operculi; op, opérculo; pal, palatino; po, preopérculo; y rt-l, ligamento retractor tentaculi. Símbolo de pregunta muestra el músculo no descrito y llamado retractor labiae. Cabezas de flecha muestra ramas del nervio facial. Escala 1cm.

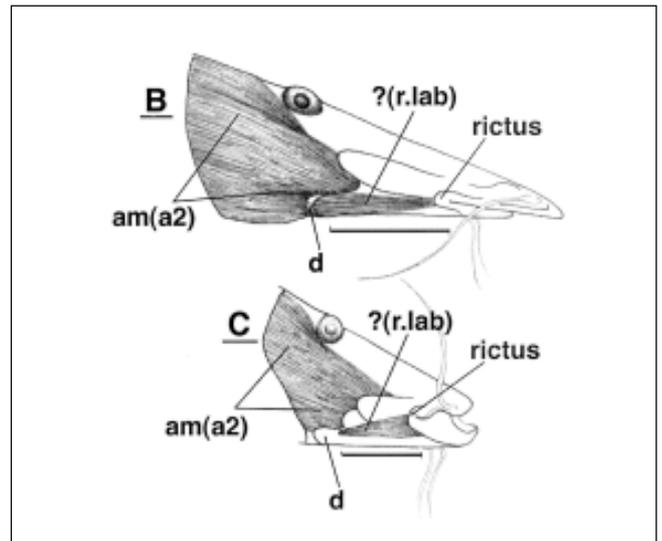


Figura 12B. Vista lateral de los músculos de la mejilla; B; *Sorubimichthys planiceps* SIUC 26691; C; *Hemisorubim platyrhynchos* SIUC 28022. Am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu Winterbottom 1974); ?(r.lab), músculo no descrito y tentativamente llamado retractor labiae y rictus, juntura de los labios. Escala 1cm.

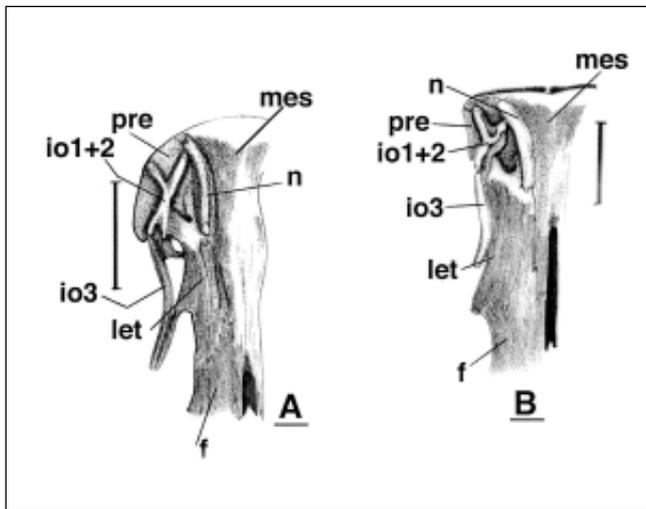


Figura 14A. Región antero dorsal del cráneo; A; *Sorubim lima* SIUC 50411; B; *Hemisorubim* sp. UMMZ 229497. f, frontal; io1+2, infraorbital (suborbital) 1+2; io3, infraorbital 3; let, lateral etmoides; mes, mesetmoides; n, nasal; pre, premaxilla. Escala 1cm.

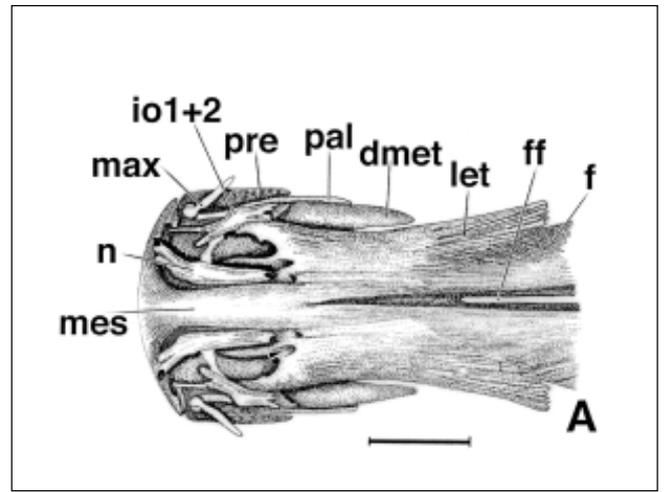


Figura 3A. Región antero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. dmet, dermometapterigoides; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; let, etmoides lateral; io1+2, suborbital 1+2; max, maxila; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; pre, premaxila. Escala 1cm.

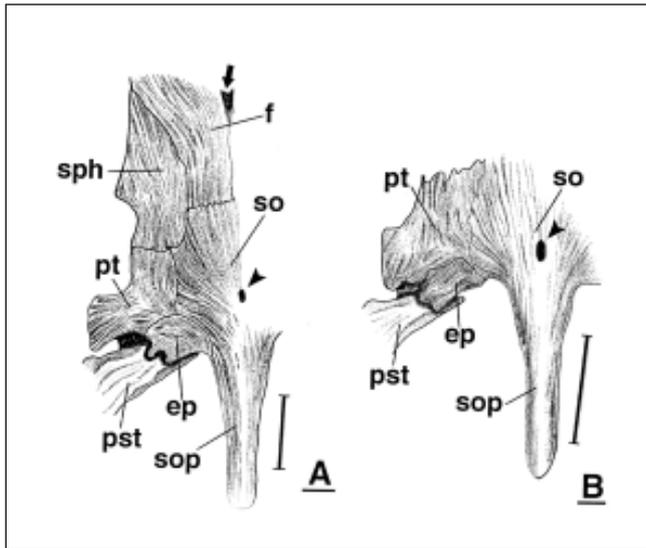


Figura 15A. Región postero dorsal del cráneo; A; *Zungaro* sp. SIUC 50414; B; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409. ep, epioccipital; f, frontal; pst, post-temporal; pt, pterotic; so, supraoccipital; sop, proceso supraoccipital; sph, esfenotico. La flecha señala la región posterior de la gran fontanela. La cabeza de flecha señala la fontanela supraoccipital. Escala 1cm.

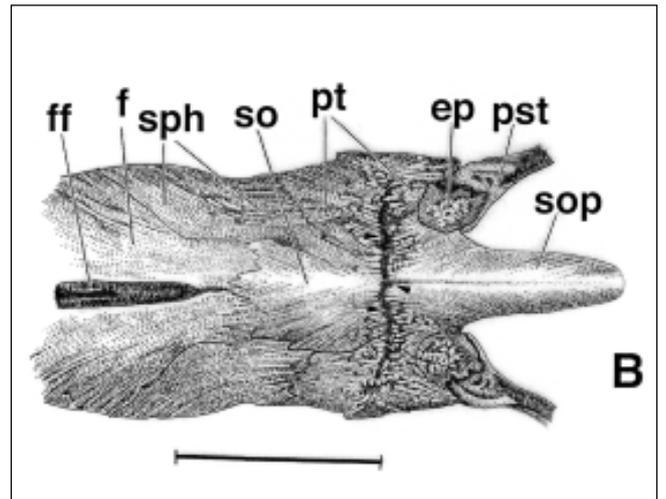


Figura 3B. Región postero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299292. ep, epioccipital; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; pst, posttemporal; pt, pterotico; sop, proceso supraoccipital; so, supraoccipital; sph, esfenotico. Flechas muestran la ranura transversal del supraoccipital. Escala 1cm.

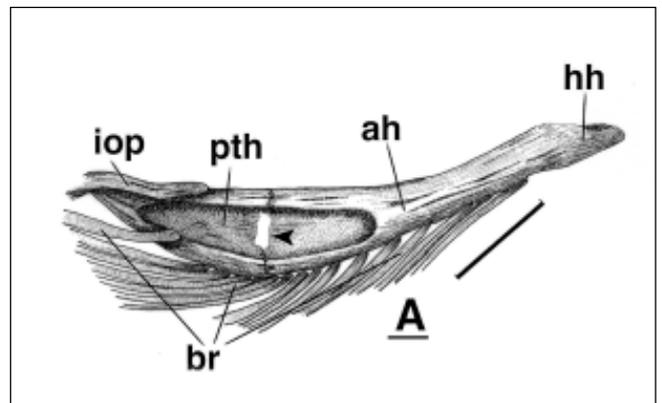


Figura 8A. Vista antero ventral del arco hioideo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. ah, anterohial; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; iop, interopérculo y pth, posterohial. Cabeza de flecha muestra el espacio ocupado por una lámina de cartilago. Escala 1cm.

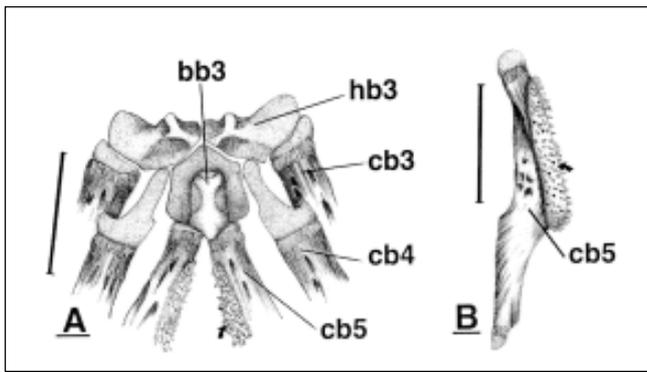


Figura 9. A; Elementos antero ventrales del aparato branchial; *P. fasciatum* ANSP 177346. B; vista ventral del ceratobranchial 5; *P. fasciatum* USNM 225437. bb3, basibranchial 3; cb3, ceratobranchial 3; cb4, ceratobranchial 4; cb5, ceratobranchial 5 and hb3, hypobranchial 3. Flecha curva muestra el parche de dientes del cb5. Scale 1cm.

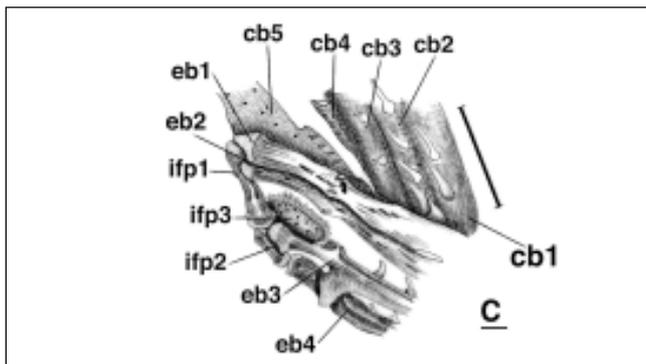


Figura 9C. Elementos postero dorsales del aparato branchial; *P. fasciatum* ANSP 177346. cb1-5, ceratobranchiales 1-5; eb1-4, epibranchiales 1-4; ifp1-3, infrapharyngobranchiales 1-3. Flecha pequeña y curva muestra un osculo no descrito y asociado con el epibranchial 2. Escala 1cm.

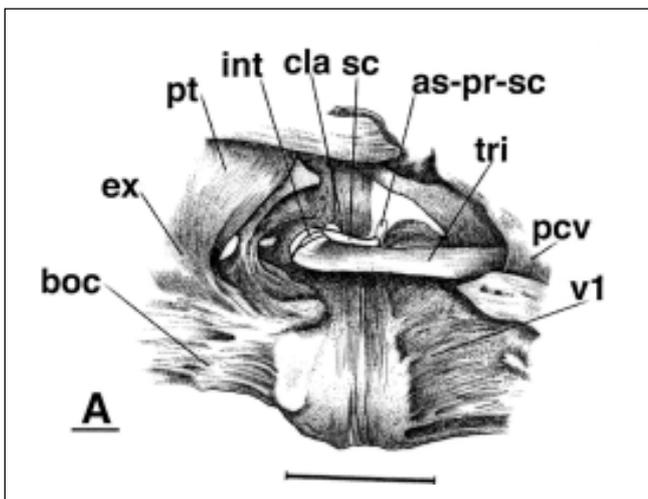


Figura 7A. Vista lateral de los osculos del aparato de Weber; *P. fasciatum* ANSP 177346. As-pr-sc, proceso ascendente del scaphyum; boc, basioccipital; cla, claustrum; ex, exoccipital; int, intercalarium; pvc, complejo vertebral; pt, pterótico; sc, scaphyum; tri, tripus; y v1, vértebra 1. Escala 1cm.

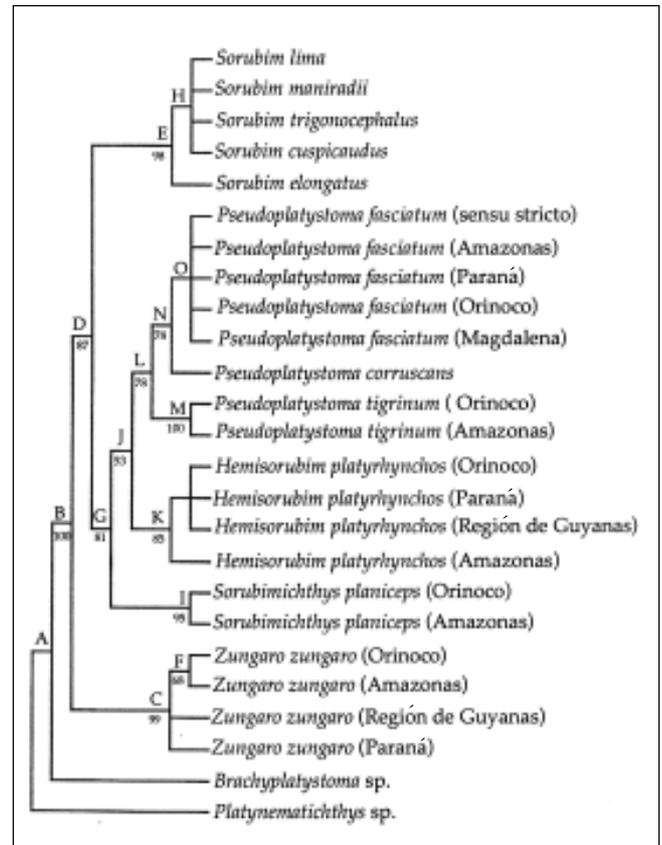


Figura 16. Relaciones filogenéticas de las especies de *Pseudoplatystoma* y grupos hermanos. Longitud, 52; índice de consistencia, 0.88 e índice de retención, 0.96. Valores de soporte por debajo de 50 en los nodos no son mostrados en el cladograma.

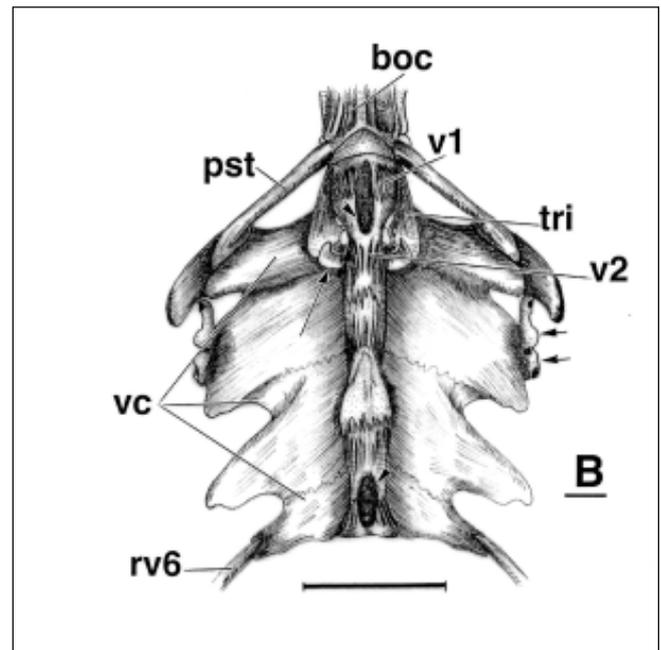


Figura 7B. Vista ventral del aparato Weberiano y parapofisis del complejo vertebral; *P. fasciatum* USNM 225437. boc, basioccipital; pst, posttemporal; rv6, costilla 6; tri, tripus; v1, vértebra 1; v2, vértebra 2; vc, complejo vertebral. Flecha larga muestra el proceso transversal del tripus; las dos flechas pequeñas los osculos de la línea lateral. Flechas truncadas muestran el túnel de pasaje de la aorta dorsal. Escala 1cm.

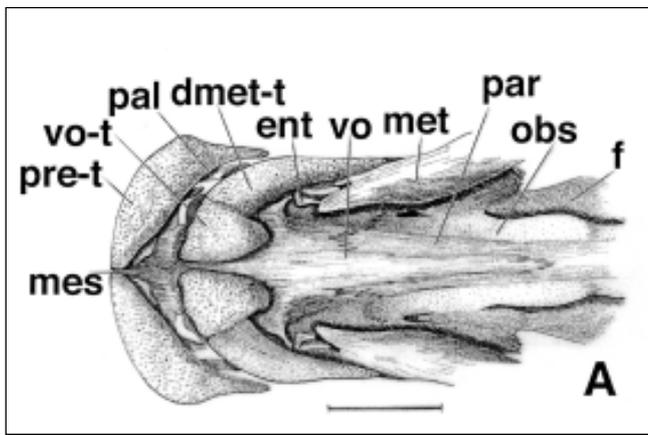


Figura 4A. Región Antero ventral del cráneo; *P. fasciatum* USNM 225437. dmet-t, parche de dientes del dermometapterigoides; ent, entopterigoides; f, frontal; mes, mesetmoides; metapterigoides; obs, orbitoesfenoides; pal, palatino; par, paraesfenoides; pre-t, parche de dientes de la premaxila; vo, vomer; vo-t, parche de dientes del vomer. Escala 1cm.

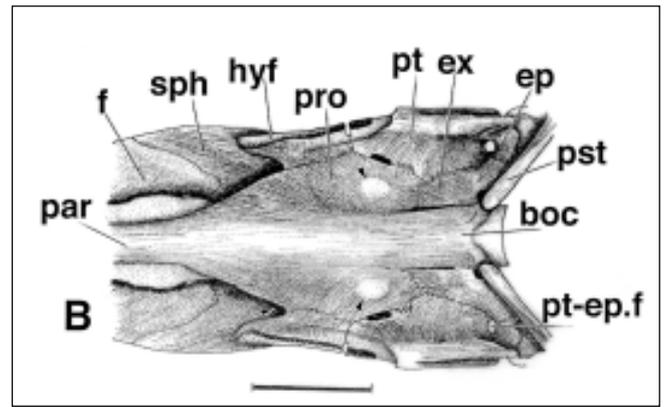


Figura 4B. Región postero ventral del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-209293. boc, basioccipital; ep, epioccipital; ex, exoccipital; f, frontal; hy.f, fosa hyomandibular; par, paraesfenoides; pro, prootico; pt, pterotico; sph, esfenotico; pt-ep.f, foramen pterotico-epioccipital. Flechas truncadas pequeñas muestran la extensión externa del lapilus. Flecha pequeña muestra el foramen del nervio facial. Escala 1cm.

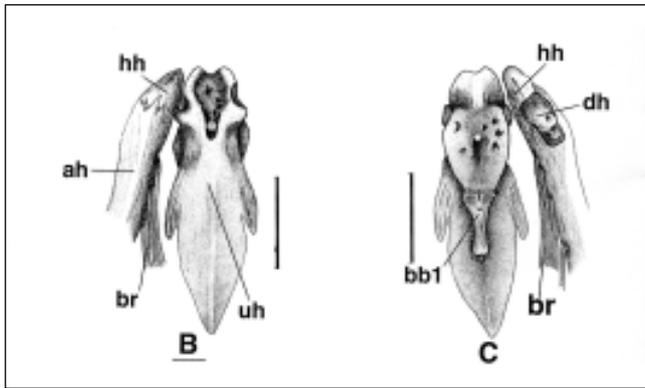


Figura 8B. Vista ventral y C; vista dorsal del urohial; *P. fasciatum* USNM 225437. ah, anterohial; bb1, basibranchial 1; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; dh, dorsohial; uh, urohial. Flecha truncada muestra el foramen por donde pasa la arteria hipobranchial (Arratia & Schultze 1990). Escala 1cm.

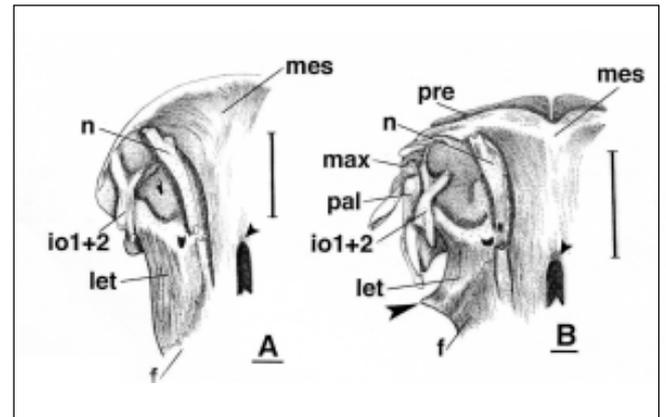


Figura 13. Región antero dorsal del cráneo; A; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409; B; *Zungaro* sp. SIUC 50414. f, frontal; io1+3, infraorbital 1+2; let, lateral etmoides; max, maxilla; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; and pre, premaxilla. Flecha grande muestra el proceso postero lateral del let; cabezas pequeñas de flechas la fontanela. Escala 1cm.

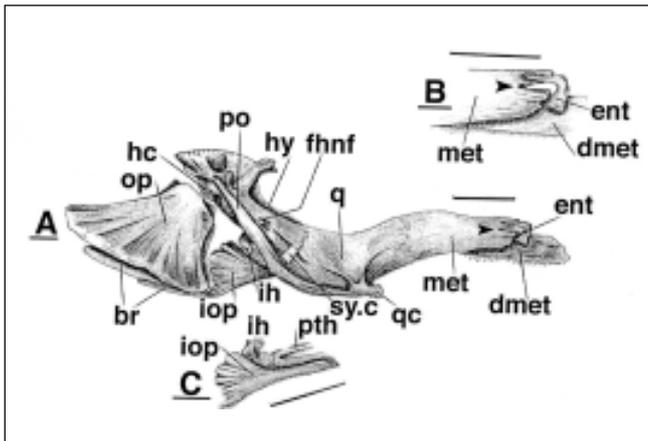


Figura 5. Vista latero distal del suspensorium; *P. fasciatum* USNM 225437. br, rayos branquiostegales; dmet, dermometapterigoides; ent, entopterigoides; fhnf, foramen para el paso del nervio facial; hc, cóndilo hyomandubular; hy, hyomandíbula; ih, interhyal; iop, interopérculo; op, opérculo; po, preopérculo; pth, posterohyal; q, cuadrado; qc, cóndilo del cuadrado; sy.c, cartílago sympléctico. B; región anterior del suspensorium; C; interopérculo y huesos asociados. Flechas truncadas muestran la forma ahorquillada del metapterigoides. Escala 1cm.

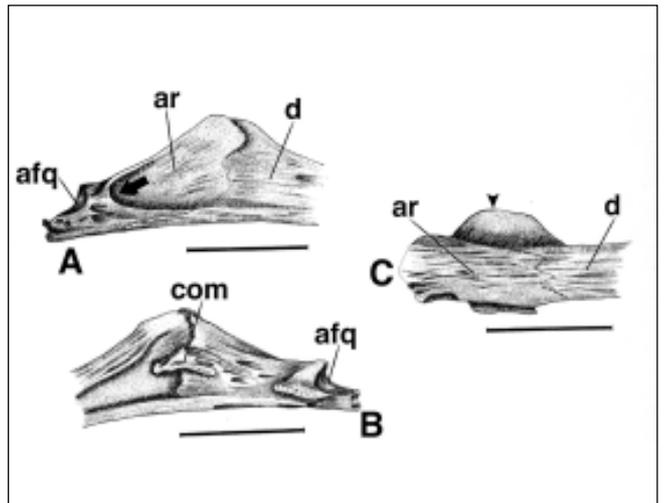


Figura 6. A; vista postero distal de la mandíbula inferior; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. Afq, fasceta de articulación del cuadrado; ar, articular; com, hueso coronomeckeliano; d, dentario. B; vista portero proximal de la mandíbula inferior. C; vista postero ventral. Flecha muestra la fosa de origen del retractor labiae (músculo no descrito). Flecha truncada muestra la plataforma postero proximal del dentario. Escala 1cm.