

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXXI

MARZO DE 2007

NÚMERO 118

DIRECTOR DE LA REVISTA: PEDRO PRIETO



CONTENIDO - CONTENTS

Pág.	Pág.
Botánica (Botany)	
- Sinopsis de la subfamilia Spiranthoideae (Orchidaceae) en Colombia, parte I [Synoptical review of the Spitanthoideae orchids from Colombia Part I] <i>Hilda del Carmen Dueñas Gómez & José Luis Fernández-Alonso</i>	89
- Novedades Corológicas en <i>Sloanea</i> (Elaeocarpaceae) para Colombia [New Chorological records for <i>Sloanea</i> (Elaeocarpaceae) in Colombia] <i>Leonardo Palacios-Duque & José L. Fernández-Alonso</i>	29
- Macroalgas marinas afectadas por la flota de arrastre camaronero en el Mar Caribe de Colombia [Marine macroalgae affected by shrimp trawling on the Caribbean Sea, Colombia] <i>Lennin Flórez-Leiva, Luis Manjarrés-Martínez, Paúl Gómez-Canchong, Luis Orlando Duarte & Guillermo Díaz-Pulido</i>	41
- Efecto del nitrógeno y la irradiación en la eficiencia fotosintética del Anamú <i>Petiveria Alliacea</i> (Phytolaccaceae) [Effect of nitrogen and solar radiation on the photosynthetic efficiency of the Anamu <i>Petiveria Alliacea</i> (Phytolaccaceae)] <i>Juan Manuel Pérez Asseff, Enrique Javier Peña Salamanca & Celina Torres González</i>	49
- Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino [Structure and dynamics of plant populations in an Andean forest] <i>Cristián Samper K & Martha Isabel Vallejo</i>	57
Ciencias de la Tierra (Earth Sciences)	
- Estimación de la relación adimensional de Budyko en Colombia [Estimation of Budyko's adimensional relation in Colombia] <i>Paola Andrea Arias Gómez & Germán Poveda Jaramillo</i>	69
Física (Physics)	
- Caracterización de membranas termoneumáticas mediante interferometría óptica [Thermo-neumatic membrane characterization by optical interferometry] <i>Julio Enrique Duarte, Flavio Humberto Fernández Morales & Mauricio Moreno Sereno</i>	79
- Varistores de SnO ₂ obtenidos por el método de precursor polimérico (Pechini) [SnO ₂ based varistors obtained by polymeric precursor method (Pechini)] <i>A. Mosquera, J. A. Varela & J. E. Rodríguez-Páez</i>	89
Historia de la Ciencia (History of Sciences)	
- De la relatividad de la inercia al universo cerrado [From the relativity of inertia to the closed universe] <i>Favio Ernesto Cala Viteri, Adrián Ricardo Gómez Plata & Javier Fernando Ramos Caro</i>	97
Zoología (Zoology)	
- Venenos de serpientes y moléculas antiveneno [Snake venom and antivenom molecules] <i>Juan Fernando Duque-Osorio, Adalberto Sánchez, Leonardo Fierro, Silverio Garzón & Rafael S. Castaño</i>	109
- Supervivencia de los Saurios del Jardín Botánico de Barranquilla [Survival of the Lizards in Botanical Garden of Barranquilla] <i>Jorge Ferrer C. & Marlon González V.</i>	139
- Estudios en sistemática de <i>Dismorphiini</i> (Lepidoptera: Pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica [Studies in systematic of <i>Dismorphiini</i> (Lepidoptera: Pieridae) I: morphology of eggs and their taxonomic importance] <i>Jorge Llorente-Bousquets & Jimena Castro Gerardino</i>	145
- Un nuevo caso de alerta sobre posible amenaza a una fauna nativa de anfibios en Colombia: primer reporte de la Rana Toro (<i>Lithobates catesbeianus</i>) en la Sabana de Bogotá [A new alert concerning a possible threat to an amphibian fauna of Colombia: First report of the Bullfrog (<i>Lithobates catesbeianus</i>) for the Savanna of Bogotá, Colombia] <i>John Jairo Mueses-Cisneros & Gustavo Ballén</i>	165
Notas (Notes)	
- Anotaciones sobre el manejo y cuidado <i>ex-situ</i> de posturas y renacuajos de ranas de cristal (Anura: Centrolenidae) [Some considerations on the <i>ex-situ</i> management and care of glassfrog egg masses and tadpoles (Anura: Centrolenidae)] <i>Marco Rada, Santiago J. Sánchez-Pacheco & Álvaro Andrés Velásquez-Álvarez</i>	167
Constitución de la Academia (Members of the Academy).....	171
Publicaciones de la Academia (Publications of the Academy).....	173

SINOPSIS DE LA SUBFAMILIA SPIRANTHOIDEAE (ORCHIDACEAE) EN COLOMBIA, PARTE I

por

Hilda del Carmen Dueñas Gómez¹ & José Luis Fernández-Alonso²

Resumen

Dueñas Gómez, H.C. & J.L. Fernández-Alonso: Sinopsis de la subfamilia Spiranthoideae (Orchidaceae) en Colombia, Parte I. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 5-27, 2007. ISSN 0370-3908.

Con base en el estudio de los ejemplares de herbarios colombianos y del trabajo de campo adelantado, se presenta una primera revisión sinóptica de las orquídeas de la subfamilia Spiranthoideae en Colombia, que cuenta con 32 géneros y 200 especies según nuestros datos. Esta primera parte incluye una clave para la identificación de las tribus, subtribus y géneros presentes en Colombia y la sinopsis de las tribus Goodyereae (6 géneros, 56 especies) y Spiranthaeae, subtribus Prescottiinae (5 géneros, 36 especies) y Spiranthinae (5 géneros, 11 especies). Los géneros mas diversos son en estas tribus: *Microchilus* con 32 especies, *Gomphichis* con 17 y *Ligeophila* con 8. Como parte de los resultados de este estudio, se añaden a la lista conocida de especies colombianas, 31 nuevos registros pertenecientes a los géneros: *Aspidogyne*, *Brachystele*, *Gomphichis*, *Kreodanthus*, *Ligeophila*, *Microchilus* y *Plathytelys*. En algunos casos se trata de especies previamente conocidas solo de los países vecinos y en otros muchos, de taxones recientemente descritos. Se propone la combinación nueva *Gomphichis huilaensis* (Garay) H. Dueñas & Fern. Alonso.

Palabras clave: Colombia, Corología, Goodyereae, Orchidaceae, Prescottiinae, Spiranthaeae, Spiranthinae, Spiranthoideae, Taxonomía.

Abstract

Based on the review of Colombian herbarium specimens and field work conducted, a first synoptical review of the Spiranthoideae orchids from Colombia, with 32 genus and 200 species is presented. In the first part, a key for the identification of the tribes, subtribes and genus made in Colombia and a synopsis of the tribes Goodyereae (6 gen., 56 spp.) and Spiranthaeae, subtribes Prescottiinae (5 gen., 36 spp.) and Spiranthinae (5 gen., 11 spp.) is presented. The most diverse genus are *Microchilus* with 32 spp., *Gomphichis* with 17 and *Ligeophila* with 8. As a part of the researchs results, 31 new records are added to the known list of Colombian species, which belong to the genera *Aspidogyne*, *Brachystele*, *Gomphichis*, *Kreodanthus*, *Ligeophila*, *Microchilus* y

1 Universidad Surcolombiana, Av. Pastrana Borrero, Cra. 1ª, Neiva hildugo@usco.edu.co / hildugo@yahoo.com

2 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 7495, Bogotá D. C. jlfernandez@unal.edu.co

Plathytelys. In some cases there are species previously known only of the neighbouring countries and, in other cases, it makes reference to recently described taxa. The new combination *Gomphichis huilaensis* (Garay) H. Dueñas & Fern. Alonso is proposed.

Key words: Chorology, Colombia, Goodyereae, Keys, Orchidaceae, Prescottiinae, Spirantheae; Spiranthinae, Spiranthoideae, Taxonomy.

Introducción

Orchidaceae Juss. es probablemente la familia más grande de plantas con flores, con aproximadamente 30000 especies (Dressler, 1993a; Szlachetko, 1995, 2000), y presenta una distribución cosmopolita, aunque la mayor diversidad se encuentra en los trópicos y, esencialmente en las montañas tropicales. En Colombia existen alrededor de 3000 especies distribuidas en 220 géneros, pero posiblemente con una exploración más exhaustiva dicho número aumente hasta por lo menos 3200 (Ortiz, 1995). La subfamilia Spiranthoideae está conformada por 3 tribus, con alrededor de 1200 especies repartidas en 97 géneros, los cuales se encuentran distribuidos casi exclusivamente en las regiones tropicales del Viejo y del Nuevo Mundo, con unas pocas especies de las zonas templadas en ambos hemisferios (Dressler, 1993a; Szlachetko, 2000). Por su parte, en Colombia, de acuerdo con la información analizada, la subfamilia está representada por 32 géneros con alrededor de 200 especies, restringidas en su mayoría a la región andina del país.

Aunque históricamente se han llevado a cabo numerosos intentos por realizar una clasificación natural de los diferentes grupos de orquídeas (Lindley, 1840; Bentham & Hooker, 1883; Reichembach, 1884; Pfitzer, 1888-1889; Schlechter, 1926; Mansfield, 1937), éstos no han llegado a una correspondencia total. Sistemas de clasificación más recientes (Dressler & Dodson, 1960; Vermeulen, 1966; Dressler, 1981, 1993a; Burns-Balogh & Funk, 1986; Szlachetko, 1995, 2000; Freudenstein & Rasmussen, 1999) se han basado en patrones filogenéticos, utilizando en lo posible la mayor cantidad de información sobre los caracteres, pero aún sus resultados y análisis no permiten obtener una clasificación unificada. Dentro de los sistemas más recientes y aceptados se encuentra el de Dressler (1993a), quien separa las orquídeas en 5 subfamilias, teniendo en cuenta las diferencias básicas en caracteres florales como la forma y tamaño del labelo, estructura de la columna, número y posición de las anteras, forma y consistencia de polinios, textura y unión de los granos de polen y tipo de semilla. Szlachetko por su parte (1995, 2000), eleva dos de las subfamilias al rango de familia, como grupos diferentes a Orchidaceae y subdivide esta última en 8 subfamilias, teniendo en cuen-

ta principalmente caracteres de la estructura del ginostemo.

A nivel de América Latina son varias las floras locales que presentan tratamientos completos sobre la familia Orchidaceae, citándose entre los más destacados los de Costa Rica (Atwood, 1989), Brasil (Hoehne, 1945), México (Williams, 1951), Perú (Schweinfurth, 1958, 1970), Venezuela (Dunsterville & Garay, 1959, 1979; Foldats, 1969), Antillas menores (Garay & Sweet, 1974), Ecuador (Garay, 1978a; Dodson, 1986), Costa Rica y Panamá (Dressler, 1993b) y Nicaragua (Hamer, 2001). Entre los catálogos con listados de géneros y especies merecen citarse, los de Ecuador (Jorgensen & Ulloa, 1994), Perú (Brako & Zarucchi, 1993), Guianas (Christenson & Boggan, 1997) y Antillas Menores (Feldmann & Barré, 2001).

Relativamente pocos grupos de orquídeas colombianas cuentan con revisiones taxonómicas modernas y en su mayoría han sido plantas insuficientemente muestreadas. Por otra parte, con el incremento de la exploraciones botánicas en las últimas décadas y del número de taxónomos capacitados, sigue creciendo el número de especies nuevas publicadas y el de géneros detectados en nuestro territorio. Cabe destacar para Colombia los estudios de Schlechter (1920b), Fernández-P. (1963, 1985, 1996), Kapuler & Hascall (1965), Ortiz (1979, 1995, 2001) & Escobar (1991), así como las contribuciones generales de otros orquídeólogos (citadas en este artículo), en las que se han descrito numerosas especies colombianas, como es el caso de Robert Dressler, Calaway Dodson, Carlyle A. Luer, Rodrigo Escobar, E. Hagsater, Gerardo Salazar, Dariouz Szlachetko y Finn N. Rasmussen, entre otros.

Subfamilia Spiranthoideae Dressl

Los géneros de orquídeas terrestres objeto del presente estudio han sido históricamente incluidos dentro de las subfamilias Neottioideae Lindl., Orchidoideae Juss. y Spiranthoideae (Dressler, 1979), propuesta congruente con otras clasificaciones más recientes (Dressler, 1983, 1993a; Burns-Balogh & Funk, 1986; Szlachetko, 1995, 2000). Sin embargo, aunque la asignación de los géneros a la subfamilia es clara, existe mucha confusión en cuan-

to a la ubicación de éstos en las tribus y subtribus en que ha sido dividida esta subfamilia. Un estudio pionero en Spiranthoideae fue realizado por **Schlechter** (1920a), quien reconoció 24 géneros dentro de la subtribu Spiranthinae Lindl., muchos de ellos, nuevos para la ciencia. Más recientemente **Garay** (1980) reacomoda críticamente los géneros de la subtribu Spiranthinae proponiendo su propia clasificación. **Balogh** (1982), basándose en caracteres florales, principalmente del perianto, la columna y los polinarios, redefine muchos de los géneros de la subfamilia Spiranthoideae; y mas adelante (**Burns-Balogh & Funk**, 1986), reagrupan algunos de los géneros, aunque mantienen la mayoría de los grupos tropicales y subtropicales dentro de la tribu Cranichideae Endl. En sus revisiones posteriores, **Dressler** (1993a) reubica los grupos de Spiranthoideae en tres tribus, Cranichideae, Tropicidae (Pfitz.) Dressl. y Diceratosteleae Dressl. **Szlachetko** (1995), por su parte, separa la subfamilia Tropicidae de Spiranthoideae y ubica la tribu Diceratosteleae dentro de Neottioideae, por considerarla más estrechamente relacionada con Neottieae Lindl., agrupando el resto de las Spiranthoideae dentro de las tribus Goodyereae King. & Pantl., Spiranthae y Cranichideae, criterio seguido en este trabajo. **Pridgeon et al.** (2003) & **Salazar** (2003), por su parte, circunscriben el grupo de géneros de las Spiranthoideae dentro de la tribu Cranichideae, formando parte de la gran subfamilia Orchidoideae.

Específicamente para la subfamilia Spiranthoideae en Colombia, se han realizado algunas revisiones de grupos particulares como las de **Schneider** para las especies de los géneros *Cranichis* Sw. (1953) y *Gomphichis* Lindl. (1955) y otros géneros de Cranichidinae (1960); **Morales** (1979, 1986) para el género *Pterichis* Lindl. & **Renz** (1948), para las Cranichidinae de Sudamérica (incluyendo *Gomphichis*, *Cranichis*, *Ponthieva* R. Br., *Pterichis*, *Prescottia* Lindl., *Pseudocentrum* Lindl., *Altensteinia* Kunth y *Aa* Rchb. f.) donde se tratan numerosas especies colombianas. Con la presente contribución, se presenta como parte de un estudio taxonómico mas amplio a medio plazo, una sinopsis actualizada del grupo para Colombia. Por su parte, **Dueñas** (2003) realizó un estudio detallado de la subfamilia, que comprende la diferenciación y caracterización de tribus, subtribus y géneros, con una sinopsis de las especies presentes en el país.

Metodología

El estudio se llevó a cabo mediante la revisión e identificación de los ejemplares de los herbarios nacionales: AFP, CAUP, CHOCO, COAH, COL, CUVC, FAUC, FMB,

HUA, JAUM, HUQ, MEDEL, PSO, SURCO, UPTC, así como de colecciones de los autores en diferentes regiones del país, principalmente en los Andes centrales. De algunas se preservaron flores en alcohol, para facilitar su posterior disección. También se tuvo acceso en muchos casos a la información referente a tipos existentes en herbarios del exterior como AMES, F, MO, NY y US. Para las abreviaturas de herbarios se siguió a **Holmgren et al.**, (1990). La distribución de géneros y especies se obtuvo en gran medida de los mas de 1000 ejemplares revisados en los diferentes herbarios, y de la información complementaria procedente de la revisión de literatura especializada.

La información se presenta en forma sinóptica, según tribus y subtribus, en las que los géneros y especies se ordenan alfabéticamente. Para cada especie, se indica: nombre científico, distribución según regiones naturales, departamentos, rangos altitudinales y ejemplar representativo señalando el herbario o en su defecto la cita bibliográfica sólida, indicando el autor. En lo que se refiere a distribución geográfica, se hace referencia en primera instancia a las clásicas regiones naturales de Colombia (Amazonía, AMAZ; Orinoquía, ORIQ, Caribe, CARI y Pacífico – Chocó Biogeográfico, CHOC) sin considerar como tal la región Andina, la cual se subdivide en las siguientes: Cordillera Central (CCEN), Cordillera Occidental (COCC), Cordillera Oriental (CORI), Nudo de los Pastos (NUPA), Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) y Valles Interandinos VAIN, dada la importancia de la distribución diferencial de este grupo en el gradiente altitudinal. En segundo término, se indican los departamentos, citando solo las 3 primeras letras de su nombre, con la excepción de Guaviare (Gre), La Guajira (Gra) y Norte de Santander (Nsa).

Resultados

Subfamilia Spiranthoideae Dressl

Las especies de la subfamilia Spiranthoideae son en su gran mayoría hierbas terrestres (*Eurystyles* Wawra es epífita), con raíces engrosadas y agrupadas, hojas basales (en espiral en los géneros del grupo "*Microchilus*"), nomófilas, pocas veces ausentes en floración (algunas especies de *Aa*, *Pterichis*, *Pelexia* Poit., *Sarcoglottis* C. Presl, *Stenorhynchos* Rich.); escapo cubierto con brácteas en su gran mayoría lanceoladas, con la base envolvente; inflorescencia terminal (en *Aa*, *Myrosmodus* Rchb. f. y *Pterichis* lateral), con las flores dispuestas en espiral, cada una subtendida por una bráctea distintiva. Flores relativamente pequeñas y poco vistosas, resupinadas o no; los sépalos en general libres o levemente unidos en su por-

ción basal, pétalos aglutinados o no con el sépalo dorsal; labelo carnoso y bien diferenciado, generalmente los bordes laterales aglutinados con el clinandrio (Figura 1). Columna relativamente corta y erguida (sigmoide en *Gomphichis*), antera dorsal, subigual al rostelo; viscido terminal, característico de cada género.

Para Colombia, de acuerdo con el avance ahora presentado, se tiene conocimiento de 32 géneros y cerca de 200 especies. En esta primera parte, se presenta la sinopsis de las tribus Goodyereae (6 géneros, 56 especies) y Spiranthaeae, subtribus Prescottiinae (5 géneros, 36 especies) y Spiranthinae (5 géneros, 11 especies), que totalizan 16 géneros y 103 especies. En una segunda entrega, se tratarán las subtribus Stenorrhinchidinae y Cyclopogoninae de la tribu Spiranthaeae, y la tribu Cranichideae, que agrupan a otros 16 géneros y 97 especies en total.

La separación de diferentes grupos de géneros (tribus y subtribus) es relativamente fácil, así como la de los diferentes géneros. Para ello se presenta una clave completa para todos los géneros de la subfamilia, presentes en Colombia. También se incluye una serie de imágenes explicativas (Figura 1) sobre la morfología de la flor en este grupo de orquídeas, y sobre las distintas estructuras referidas en la clave y en las descripciones abreviadas, en especial las referentes al ginostemo, al labelo y a los sépalos.

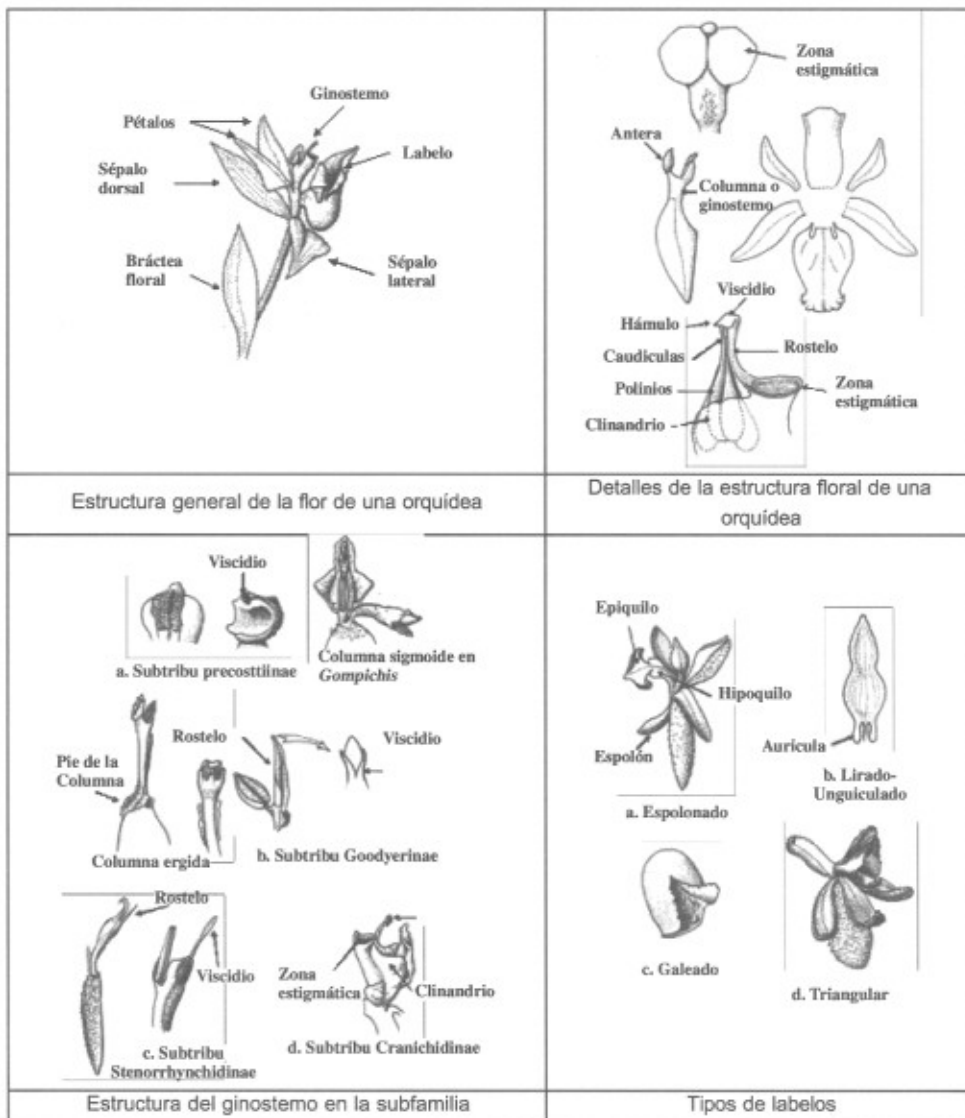
Clave para las tribus, subtribus y géneros de la subfamilia Spiranthoideae en Colombia

1. Plantas con rizoma herbáceo, raíces y hojas dispuestas en espiral; flores resupinadas, espolonadas; polinios sectiles (divisibles en pequeños fragmentos) **A. Tribu Goodyereae (Grupo *Microchilus*)** 2
- 1'. Plantas no rizomatosas, raíces y hojas generalmente agrupadas en la base del escapo; flores resupinadas o no; polinios no sectiles 7
2. Plantas con escapo relativamente corto, pilosidad notoria, de diversos tipos; labelo con espolón alargado, generalmente sobrepasando en longitud o subigual al ovario 3
- 2'. Plantas con escapo largo, generalmente de tamaño subigual al de la zona foliosa, corta y escasamente pubescente, principalmente en el ápice; labelo con espolón globoso o levemente alargado, generalmente mucho más corto que el ovario 4
3. Eje de inflorescencia, ovario y superficie externa de sépalos glandular-pilosos; labelo con epiquilo

lobulado a hastado; rostelo oblongo-lanceolado, no articulado con el estigma, viscidio pequeño, membranoso; rostelo remanente hendido; caudículas 4 **1. *Aspidogyne***

- 3'. Eje de inflorescencia, ovario y superficie externa de sépalos pubescentes a pilosos; labelo con epiquilo ancoriforme; rostelo alargado, articulado con el estigma; viscidio alargado y membranoso o pequeño y engrosado; rostelo remanente acuñado; caudículas 2 **2. *Ligeophila***
4. Plantas relativamente pequeñas y delicadas; flores alrededor de 1 cm de longitud; labelo con epiquilo bi-trilobulado 5
- 4'. Plantas generalmente más o menos robustas; flores 1-2 cm de longitud; labelo no conspicuamente dividido en hipoquilo y epiquilo 6
5. Espolón pequeño y globoso; rostelo deltoide a trapezoide, corto, masivo; viscidio deltoide, complicado, con bordes incurvados, formando un canal por donde se adhieren los polinios; rostelo remanente foveolado **5. *Platythelys***
- 5'. Espolón alargado, levemente más corto que el ovario; rostelo laminar, alargado, levemente trilobulado; viscidio cordiforme; rostelo remanente trilobulado **6. *Stephanothelys***
6. Labelo lanceolado, carnoso en el centro, bordes membranosos, ápice bi-trilobado; columna corta; rostelo alargado, deltoide, membranoso, al caer el viscidio profundamente bifurcado; viscidio alargado, masivo, colocado entre los dos lóbulos del rostelo **4. *Microchilus***
- 6'. Labelo casi cuadrangular, ápice obtuso a truncado; columna relativamente larga y delgada, arqueada; rostelo muy corto, romo, al caer el viscidio bifido; viscidio pequeño pero prominente **3. *Kreodanthus***
7. Flores generalmente resupinadas, superficie estigmática ventral (paralela a la columna, viscidio simple, polinios polvosos) **Tribu Spiranthaeae** 8
- 7'. Flores no resupinadas, superficie estigmática horizontal (transversal con respecto a la columna), viscidio con hámulo, polinios compactos **F. Tribu Cranichideae (Grupo *Cranichis*)** 28
8. Flores no resupinadas; sépalos y pétalos generalmente pequeños y revolutos, labelo más grande que el

a



b

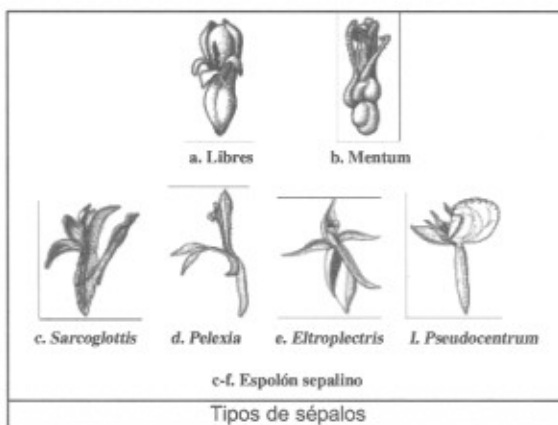


Figura 1. a. Detalles de las estructuras de la flor de una orquídea y detalles del ginostemo y el labelo en Spiranthoideae. b. Tipos de sépalos en la subfamilia Spiranthoideae.

- resto de segmentos del perianto, generalmente globoso y rodeando completamente el ginostemo; rostelo reducido **B. Subtribu Prescottiinae (Grupo Prescottia)** 9
- 8'. Flores resupinadas; sépalo dorsal aglutinado con los pétalos formando una capucha que cubre el ginostemo; sépalos laterales en su base decurrentes sobre el ápice del ovario y variadamente adnados con el y con el pié de la columna formando un mentum o espolón evidente; labelo alargado, diversamente lobulado, conduplicado y aglutinado con el clinandrio; rostelo alargado 13
9. Hojas 1-4, con pecíolo completamente diferenciado, lámina cartácea, ovada a elíptica, relativamente grande; escapo terminal; sépalos unidos en su base formando una copa alrededor de la base del labelo y la columna; labelo galeado, margen entero; columna gruesa, corta, erguida **11 Prescottia**
- 9'. Hojas numerosas, pecíolo poco diferenciado, lámina delgada, larga y acintada o corta pero angosta; escapo terminal o lateral; sépalos generalmente libres y recurvados; labelo galeado, globoso o redondeado, cóncavo, margen distintamente fimbriado o entero; columna corta y gruesa o larga y delgada, a veces sigmoide 10
10. Plantas generalmente robustas, escapo con brácteas basales foliosas, disminuyendo de tamaño hacia el ápice, no recurvadas, base más ancha, envolvente; flores arqueadas; sépalos profundamente cóncavos, generalmente densamente pilosos, el dorsal aglutinado con los pétalos; labelo triangular a romboide, margen entero, los lados aglutinados con la columna; columna larga, sigmoide, clavada **9. Gomphichis**
- 10'. Plantas robustas o pequeñas, escapo totalmente cubierto con brácteas membranosas, imbricadas, amplexicaules, con el ápice recurvado; flores erguidas; sépalos generalmente libres, recurvados; labelo galeado, globoso o redondeado y cóncavo, margen fimbriado o al menos eroso-ciliado, no aglutinado con la columna; columna corta y gruesa o larga y delgada, erguida 11
11. Hojas basales, largas y delgadas; escapo terminal; flores relativamente grandes, labelo redondeado, cóncavo, con el centro carnoso y margen membranoso, fimbriado; columna larga, clavada **8. Altensteinia**
- 11'. Hojas pequeñas, membranosas, arrocetadas; escapo lateral; flores pequeñas, labelo galeado o globoso, totalmente carnoso, margen fimbriado o al menos eroso-ciliado; columna corta 12
12. Plantas pequeñas; ovario generalmente rostrado; labelo globoso, largamente unguiculado; columna delgada, capitada **10. Myrosmodus**
- 12'. Plantas relativamente grandes; ovario no rostrado; labelo galeado, cortamente unguiculado; columna gruesa **7. Aa**
13. Rostelo membranoso, alargado; viscidio redondeado o alargado, no cubriendo el rostelo; polínios 2 ó 4 14
- 13'. Rostelo córneo o carnoso, redondeado y largo semejante a un pico; viscidio en forma de vaina que cubre el rostelo; rostelo remanente subulado; polínios 2, bipartidos **E. Subtribu Stenorrhynchidinae (Grupo Stenorrhynchus)** 21
14. Viscidio formado de la capa adaxial de las células del rostelo; rostelo remanente hendido o foveolado; polínios 2 ó 4, con o sin caudículas **C. Subtribu Spiranthinae (Grupo Spiranthes)** 15
- 14'. Viscidio producido sobre la superficie dorsal del rostelo; rostelo remanente obtuso o truncado; polínios 4, desiguales, con caudículas **D. Subtribu Cyclopogoninae (Grupo Cyclopogon)** 19
15. Plantas pequeñas, epífitas; hojas y brácteas con el margen piloso; inflorescencia en pseudocápítulo **14. Eurystyles**
- 15'. Plantas pequeñas o medianas, delicadas, terrestres; hojas glabras, brácteas normalmente pubescentes; inflorescencia espiciforme 16
16. Plantas áfilas en época de floración; labelo con hipoquilo ancho, epiquilo distintamente lobulado; columna corta, pié prominente; rostelo ligulado, foveolado al caer el viscidio; viscidio alargado, producido en la superficie dorsal del rostelo **13. Brachystele**
- 16'. Plantas normalmente con hojas en época de floración; labelo lirado; columna delgada y alargada; rostelo y viscidio variables 17
17. Flores pequeñas, arqueadas, muy distanciadas en la inflorescencia; labelo largamente unguiculado; rostelo corto, redondeado; polínios 4, elípticos **12. Beloglottis**
- 17'. Flores medianas, generalmente casi erguidas, subdensamente agrupadas en la inflorescencia; labelo sésil; rostelo alargado; polínios 2, bipartidos 18

18. Plantas relativamente largas y delicadas; rostelo ampliamente triangular, foveolado al caer el viscidio; polínios caudiculados **16. *Sauroglossum***
- 18'. Plantas pequeñas; rostelo ligulado, ápice bidentado al caer el viscidio; polínios sin caudículas **15. *Hapalorchis***
19. Plantas relativamente pequeñas y delicadas, con hojas generalmente angostas y cortas; inflorescencia relativamente corta, con flores ca. de 2 cm de longitud, subsecundas; sépalos laterales cortamente decurrentes sobre el ovario, unidos en la base formando un tubo o mentum levemente prominente **24. *Cyclopogon***
- 19'. Plantas desde pequeñas y delicadas hasta robustas, generalmente con hojas amplias, grandes o áfilas en antesis; inflorescencia alargada, con flores de más de 3 cm de longitud; sépalos laterales en su mitad inferior connatos entre sí y adnatos al ovario, formando junto con el pié de la columna un espolón sepalino, a veces libre en el ápice 20
20. Base de los sépalos laterales formando un espolón sepalino evidente, adnato al ovario hasta cerca de la mitad, ápice libre; columna gruesa, pié largo; antera ovada, con el conectivo a la misma altura de las tecas **25. *Pelexia***
- 20'. Sépalos laterales formando un largo espolón sepalino, totalmente adnato al ovario, sin línea de separación evidente; columna delgada y relativamente larga, pié muy largo; antera elíptica, delgada, con el conectivo sobrepasando las tecas **26. *Sarcoglottis***
21. Plantas epífitas, pequeñas, delicadas, pubescentes; hojas numerosas, sésiles, oblanceoladas; flores pequeñas, escasas, blanco-verdosas **20. *Lankesterella***
- 21'. Plantas terrestres, por lo general de medianas a grandes, a veces robustas, solo hacia la inflorescencia poco pubescentes o glabras; hojas pecioladas, en número y forma variables o ausentes en antesis; flores grandes y de colores viscosos o de tamaño medio 22
22. Plantas medianas a pequeñas, con pocas hojas; flores pequeñas (1-2 cm); columna corta 23
- 22'. Plantas medianas a robustas, con numerosas hojas; flores generalmente grandes (2 ó más cm); columna generalmente larga, con un cojín de pelos justo abajo de la zona estigmática 24
23. Plantas medianas, con hojas bien desarrolladas, pecíolo evidente, lámina elíptica; escapo cubierto por pocas brácteas, lanceoladas, relativamente espaciadas; espiga larga y delgada, con numerosas flores, levemente arqueadas, muy laxamente dispuestas, blancuzcas a verdosas; pié de la columna largo; rostelo corto, al caer el viscidio bífido **22. *Mesadenella***
- 23'. Plantas en general pequeñas y delicadas, con hojas pequeñas o ausentes en antesis; escapo con numerosas brácteas profundamente amplexantes; racimo sublaxo con pocas flores verde marrón; pié de la columna corto, con el ápice libre del ovario; rostelo subrígido, subulado **21. *Lyroglossa***
24. Flores con los segmentos del perianto más o menos ampliamente separados 25
- 24'. Flores carnosas, tubulares, con los segmentos del perianto solo en el ápice separados 26
25. Hojas elípticas, con pecíolo delgado, bien evidente; espiga con pocas flores arcuadas, no espolonadas; labelo navicular; columna larga, arqueada, con pié muy largo; rostelo trilobado, lóbulos laterales carnosos, el terminal corto, subulado **18. *Cybebus***
- 25'. Hojas obovadas a espatuladas, pecíolo corto, amplio, poco diferenciado de la lámina; espiga con numerosas flores rojas, relativamente distanciadas; sépalos laterales formando junto con el pié de la columna un largo espolón; labelo larga y angostamente unguiculado, uña confluyente con el pié de la columna e incluida dentro del espolón; rostelo alargado, casi piramidal **19. *Eltroplectris***
26. Flores con espolón diferenciado y parcialmente adnato al ovario; estigma orientado hacia afuera en un plano oblicuo, en el ápice de la columna **23. *Sacoila***
- 26'. Flores sin espolón diferenciado; estigma sin las características anteriores 27
27. Plantas con hojas en antesis, éstas ovadas o elípticas, con pecíolo relativamente delgado, bien diferenciado; flores y brácteas florales rojo bermellón, en una espiga densa, subcapitada; sépalos laterales decurrentes sobre el ovario, sin formar un mentum evidente; labelo unguiculado, con aurículas libres en la base **17. *Coccineorchis***
- 27'. Plantas a veces afilas en antesis, cuando presentes, éstas son obovadas a espatuladas, pecíolo amplio, poco diferenciado de la lámina; brácteas florales rojas, flores rojas con el interior blanco, en una espiga laxa; sépalos laterales unidos y decurrentes sobre el ápice del ovario formando junto con el pié de la columna un mentum evidente; labelo sésil, con

- engrosamientos marginales en la base, sin formar aurículas libres **24. *Stenorrhynchos***
28. Plantas desde medianas a grandes y robustas, generalmente con un rizoma corto, semipostrado; inflorescencia terminal; sépalos laterales libres o unidos en un sinsépalo, generalmente más grandes y vistosos que los demás verticilos florales, pétalos y labelo en la base adnatos fuertemente con la columna; columna alargada 29
- 28'. Plantas pequeñas a medianas, delicadas, sin rizoma aparente; inflorescencia terminal o lateral; sépalos laterales libres y subiguales, labelo mucho más grande y vistoso, pétalos y labelo no adnatos con la columna; columna corta y gruesa 31
29. Sépalos laterales unidos en su mayor parte formando un espolón globoso o alargado, márgenes dentado-ciliados; labelo carnoso, sésil, trilobulado, lóbulos laterales paralelos y unidos a la columna, conduplicados, lóbulo terminal alargado curvado según la forma del espolón sepalino, ápice uncinado **31. *Pseudocentrum***
- 29'. Sépalos libres, a veces largamente pilosos; labelo carnoso, unguiculado, desde linear oblongo hasta saccado 30
30. Hojas glabras; pétalos adnatos dorsalmente a la columna, ápice libre del sépalo dorsal; labelo profundamente sacado, trilobado **28. *Baskervilla***
- 30'. Hojas glabras o pilosas; pétalos adnatos lateralmente a la columna, su ápice aglutinado con el ápice del sépalo dorsal; labelo linear-oblongo a elíptico, nunca profundamente sacado **30. *Ponthieva***
31. Inflorescencia terminal, en espiga o pseudoumbela; flores generalmente muy delgadas, casi divaricadas, el ápice levemente arqueado; labelo elíptico a orbicular, casi galeado **29. *Cranichis***
- 31'. Inflorescencia lateral, racemosa; flores generalmente carnosas, ascendentes; labelo triangular, deprimidamente ovalado o trilobulado, con el ápice larga y anchamente caudado, recurvado, margen interno con 1 ó 2 series de papilas oscuras **32. *Pterichis***

A. Tribu Goodyereae King. & Pantl. (Grupo "Microchilus")

(Tribu Cranichideae Endl., Subtribu Goodyerinae Klotzsch según Dressler, 1993a, Tribu Goodyereae King. & Pantl., Subtribu Goodyerinae Klotzsch según Szlachetko,

1995, 2000). Plantas caracterizadas por presentar rizoma herbáceo, raíces y hojas dispuestas en espiral, base del pecíolo envainante; flores de tamaño pequeño a mediano, resupinadas, labelo espolonado; polinios cuatro con 2 ó 4 caudículas. Se pueden diferenciar principalmente, por la estructura del labelo y la columna y forma y posición del viscidio con respecto al rostelo. En Colombia se encuentran 6 géneros y 57 especies. Han sido realizadas revisiones para este grupo por Garay (1977) & Ormerod (2002, 2005, 2007).

1. *Aspidogyne* Garay (Figura 5a). Plantas con escapo muy corto o inexistente. Inflorescencia en espiga terminal, eje de la inflorescencia, ovario y superficie externa de los sépalos con pelos glandulares; labelo siempre formando un largo espolón, algunas veces sobrepasando en tamaño al ovario, dividido en un hipoquilo casi obcordado y un epiquilo ancho, lobulado, lóbulos no muy pronunciados, recurvado; antera ovada, ápice apiculado; rostelo membranoso, alargado, márgenes recurvados, al caer el viscidio con el ápice levemente hendido; viscidio membranoso, alargado, formado del ápice del rostelo.

Distribución: Actualmente se conocen alrededor de 40 especies, distribuidas desde Honduras en Centroamérica, hasta Argentina en Suramérica. En Colombia se encuentran siete especies, distribuidas en todas las regiones del país, en bosques húmedos a muy húmedos, por debajo de 2500 m de altitud.

1.1 *Aspidogyne boliviensis* (Cogn.) Garay, Bradea 2(28): 201, 1977 (Figura 5a). Distribución: regiones: CCEN, COCC, CORI; departamentos: Ant, Cau, Cho, Met, Nar, Ris, Val, entre 1200 y 2100 m. Colección testigo: **ANTIOQUIA:** Guatapé, vereda Santa Rita, 1850 m, 19 feb 1987 (Fl), L. Albert de Escobar & J. Vallejo 7424 (HUA).

1.2 *A. confusa* (C. Schweinf.) Garay, Bradea 2(28): 201, 1977. Especie descrita a partir de plantas de Venezuela (Terr. Fed. Amazonas), cerca de la frontera colombiana, por lo que consideramos de presencia probable en nuestro país.

1.3 *A. foliosa* (Poepp. & Endl.) Garay, Bradea 2(28): 201, 1977. Distribución: regiones, AMAZ, CCEN, CHOC, COCC, CORI, ORIQ; departamentos: Ama, Ant, Cho, Gre, Met, Nar, Val, Vic, entre 100 y 770 m. Colección testigo: **AMAZONAS:** Mirití, Río Caquetá, Isla de Mirití, 160 m, 1 jun 1984 (fl, fr), R. Jaramillo et al. 8002 (COL).

1.4 *A. mosaica* Ormerod, Oasis, 3: 3, f. 5, 2004. Tipo: **CHOCÓ:** 520 m, 13 Sept. 1987, D. Cardenas 475 (MO).

1.5 *A. popayanensis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 150, f. 2, 2007. Tipo: **CAUCA**: Popayán, Conga, 1800-2300 m., March, *F.C. Lehmann 7128* (Holotypus e Isotypus: K).

1.6 *A. robusta* (C. Schweinf.) Garay, Bradea 2(28): 203, 1977. Distribución: regiones: **AMAZ**, **CCEN**, **COCC**, **VAIN**; departamentos: Ama, Ant, Val, entre 610 y 2450 m. Colección testigo: **VALLE DEL CAUCA**: Campoalegre, 610 m, 4°00' N -76°40' W, 18 feb 1989 (Fr), *J. F. Smith et al. 1364* (COL, CUVV).

1.7 *Aspidogyne zonata* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 152, f. 4, 2007. Tipo: **COLOMBIA**: two days from Cajamarca on the Río Garrapata, Andes W from Rowanillo, 2000 m., Aug 1895, *F.C. Lehmann s.n.* (Holotypus: K).

2. *Kreodanthus* Garay. Plantas con todas las hojas más o menos del mismo tamaño (5-6x1,5-2 cm), angostamente elípticas, con ápice agudo y base cuneada; escapo casi tan largo como el sector folioso, también muy delgado y con brácteas muy delgadas y poco evidentes. Flores relativamente pequeñas; el labelo es una lámina casi cuadrangular, totalmente cóncavo-conduplicado, los márgenes laterales fuertemente aglutinados, casi adnados con el clinandrio, base espolonada, espolón corto; columna delgada, relativamente larga, en comparación con los demás géneros del grupo, levemente arqueada; antera pequeña, al parecer incumbente; rostelo muy corto y al caer el viscidio bífido. Fruto elipsoide.

Distribución: en la actualidad se conocen once especies (Ormerod, 2005) de la región tropical de América, desde México hasta Perú y en algunas Islas del Caribe. Para Colombia se registran dos especies.

2.1 *Kreodanthus elatus* (L.O. Williams) Garay, Bradea 2(28): 199, 1977. Distribución: regiones, **CCEN**; departamentos, Cau, 3180 m; Colección testigo: **CAUCA**: Tóez, Las Flautas, 10 sep 1980 (Fr), *O. Rangel et al. 2490* (COL).

2.2 *K. myrmex* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 394, 2005. Distribución: **MACO**; Comentarios: descrita por Ormerod (2005). Tipo: **PUTUMAYO**: La Cocha-Sibun-doy, 2700 m, 03 ago 1978, C. A. Luer *et al. 3145* (Holotypus: SEL).

3. *Ligeophila* Garay. Plantas con escapo corto, brácteas pequeñas, a veces foliosas. Labelo bien diferenciado en un hipoquilo ancho, obcordado, levemente saccado, conduplicado, con los márgenes laterales aglutinados con el clinandrio, seguido por una escotadura muy estrecha que da lugar al epiquilo ancoriforme, con los lóbulos laterales terminando en relativamente largas caudas, recurvado, base espolonada, espolón alargado, divaricado

con respecto al ovario; antera más o menos ovada y con el filamento bien definido incluido en parte en el clinandrio; rostelo articulado con el estigma, membranoso, márgenes recurvados, al caer el viscidio el ápice acuñado; viscidio pequeño, relativamente engrosado y oscuro en el ápice, en posición natural sobrepasa en tamaño a la antera; polínios 4 con 2 largas caudículas.

Distribución: Se conocen 14 especies (Ormerod, 2005), de la región tropical de Centro y Sur América, 8 de las cuales se encuentran en Colombia, distribuidas en zonas selváticas húmedas de la amazonía, Chocó biogeográfico y Magdalena medio antioqueño, por debajo de 900 m de altitud.

3.1 *L. clavigera* (Rchb. f.) Garay, Bradea 2(28): 195, 1977. El material tipo probablemente proceda de Costa Rica. "New Spain", *Sessé & Mociño 4373* (Holotypus W; Isotypus: AMES(fragm.), G, MA). Distribuida desde México a Panamá. Referencia testigo: **Ortiz** (1995).

3.2 *Ligeophila jamesonii* Garay, fl. Ecuador 9: 274, 1978. Distribución: regiones, **AMAZ**, **CCEN**, **CHOC**; departamentos, Ant, Caq, Cho, entre 20 y 900 m. Colección testigo: **CHOCÓ**: Noanamá, Hoya del río San Juan, 20 m, 4°42' N, 76°55' W, 5 abr 1979 (Fl, Fr), *E. Forero et al. 4645* (COL).

3.3 *L. juruensis* (Hoehne) Garay, Bradea 2(28): 195, 1977. Distribución: regiones, **AMAZ**, **COCC**; departamentos, Ama, Val, 300 m. Colección testigo: **AMAZONAS**: Río Caquetá, Quebrada Perico, 300 m, 19 ago 1988 (Fl), *G. Galeano et al. 1496* (COL).

3.4 *L. macarenae* Ormerod, Harvard Pap. Bot., 11(2): 154, f. 7, 2007. Tipo: **META**: Sierra de la Macarena, trail S of Río Guapaya, 450 m., 10 Dec 1949, *Philipson & al. 1733* (Holotypus: BM).

3.5 *L. rosea* (Lindl.) Garay, Bradea 2(28): 195, 1977. Distribución: regiones, **AMAZ**, **CCEN**; departamentos, Ama, Ant, entre 550 770 m. Colección testigo: **AMAZONAS**: Río Caquetá, 26 may 1986 (Fl, Fr), *P. Palacios et al. 1309* (COAH)

3.6 *L. stigmatoptera* (Rchb. f.) Garay, Bradea 2(28): 195, 1977. Especie conocida de Perú y Venezuela, no lejos de la frontera de Colombia. Referencia testigo: **Ortiz** (1995).

3.7 *L. umbraticola* Garay, Bradea 2(28): 195, 1977. Distribución: regiones, **AMAZ**; departamentos, Ama, Vau. Colección testigo: **VAUPÉS**: Mitú, Río Paraná-Pichuna, 30 jun 1975 (Fl), *J. L. Zarucchi 1361* (COL)

3.8 *L. sp.1* Distribución: regiones, ORIQ ; departamentos, Gre, 280 m. Colección testigo: **GUAVIARE**: San J. del Guaviare, Caño Tigre, 280 m, 2°22' N, 73°07' W, 25 ene 1990 (Fl), *O. Marulanda & S. Márquez 1704* (COL, HUA).

4. *Microchilus* Presl. (Figura 2). Plantas con escapo generalmente bien evidente, alargado, con brácteas lanceoladas de base envolvente. Inflorescencia terminal, con flores blanquecinas, relativamente pequeñas; labelo lanceolado, en el centro carnoso, márgenes membranosos, conduplicados y aglutinados con el clinandrio, ápice 2-3-lobulado, recurvado, base espolonada, espolón redondeado o alargado, mucho más corto que el ovario; columna corta, antera globosa, rostelo alargado, membranoso y profundamente bifurcado después de caer el viscidio, éste alargado y colocado en la parte central del rostelo.

Distribución: El género *Microchilus* está conformado por alrededor de 90 especies nativas de Centro y Sur América e Islas caribeñas (Ormerod, 2005), con predominio en los Andes suramericanos. Se encuentra representado en Colombia por 32 especies, distribuidas prácticamente en todos los departamentos cordilleranos del país, incluyendo la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía del Perijá, principalmente entre 1000 y 2000 m de altitud. Crecen abundantemente en el sotobosque de selvas húmedas, pocas veces en sectores intervenidos.

4.1 *M. caucanus* (Schltr.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 216, 2002. Comentarios: conocida solo del Tipo: **CAUCA**: 2200 m, s/f, *M. Madero s/n* (B, destruido), (Schlechter, 1920b).

4.2 *M. cundinamarcae* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 160, f. 14, 2007. Ejemplar tipo: **CUNDINAMARCA**: Facatativá, El Dintel, 2800 m, 10 jun 1951 (fl), *M. Schneider 567* (Holotypus: S, Isotypus: COL)

4.3 *M. dolichostachys* (Schltr.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 216, 2002. Comentarios: descrita por Schlechter (1920), conocida solo del Tipo: **CAUCA**: 2000 m, s/f, *M. Madero s/n*. (B, destruido).

4.4 *M. erythroides* (Schltr.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 216, 2002. Comentarios: descrita por Schlechter (1920b), conocida solo del Tipo. **TOLIMA**: ene 1882, *F. C. Lehmann 2305* (Holotypus: B, destruido; Isotypus: K)

4.5 *M. fosbergii* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 405-406, 2005. Tipo: **HUILA**: Quebrada Ariari, abajo de Galilea, 2200 m, 28 dic 1942, *F.R. Fosberg 19627* (Holotypus: AMES).

4.6 *M. globosus* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 406-408, 2005. Tipo: **SANTANDER**: Valle del Río Suratá, debajo de Suratá, 2000-2300 m, 5-6 ene 1927, *E. Killip & A.C. Smith 16654* (Holotypus: AMES).

4.7 *M. haughtii* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 408, 2005. Distribución: CORI. Ejemplar tipo: **CESAR**: Montañas al E de Manaure, 1700 m, 14 mar 1944, *O. Haught 4076* (Ormerod, 2005) (Holotypus: AMES, Isotypus: K, COL).

4.8 *M. hughjonesii* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 408-409, 2005. Distribución: COCC. Ejemplar tipo: **VALLE**: Unión entre el Río Azul y el Río Calima, 610 m, 4 ago 1962, *D.L. Hugh-Jones 159* (Holotypus: K; Isotypus: COL).

4.9 *M. kuduyarensis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 409, 2005. Tipo: **VAUPÉS**: Río Kuduyari, Sabana Yapoboda, 4 sept 1956, *A. Barclay & R. E. Schultes 636* (Holotypus: AMES). Distribución: regiones, CORI; departamentos, Boy, 1750 m. Colección testigo: **BOYACÁ**: Corinto, Carretera a Casanare, 1750 m, 28 mar 1970 (Fl), *L. Uribe Uribe 6423* (COL).

4.10 *M. madrinanii* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 411, 2005. Distribución: regiones, CORI, SNSM; departamentos, Ces, Mag, entre 700 y 1700 m. Colección testigo: **MAGDALENA**: Santa Marta, Alto Río Buritaca, Alto de Mira, 700-1100 m, 13 jul 1989 (fr), *S. Madriñán & C. Barbosa 168* (Holotypus: AMES; Isotypus: COL).

4.11 *M. major* C. Presl, Reliq. Haenk. 1: 94. 1827. Tipo: **COLOMBIA**: "La Nubla", 1220 m, *H.H. Smith 2278* (Holotypus: B, destruido; Isotypus: AMES). Distribución: regiones, CCEN, CHOC, COCC, CORI, SNSM; departamentos, Ant, Boy, Cal, Cau, Cho, Cun, Hui, Mag, Nar, Qui, Val, entre 300 y 2250 m. Colección testigo: **HUILA**: San Agustín, Parque Arqueológico, 1600-1700 m, 29 nov 1957 (fl), *R. Romero-Castañeda 6581* (COL).

4.12 *M. micayvallis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 411-412, 2005. Tipo: **CAUCA**: Micay Valley, 1400-1500 m, jun 1922 *E.P. Killip 7725* (AMES). Distribución: regiones: CHOC, VAIN; departamentos, Cau, Val., entre 1400 y 2050 m. Tipo: **CAUCA**: Micay Valley, 1400-1500 m, 20-30 jun 1922, *E.P. Killip 7725* (Holotypus: AMES). Ejemplar testigo: **VALLE DEL CAUCA**: Cali, Bosque de San Antonio al W de Cali, 1950-2050 m, 15 jul 1984 (fl, fr), *A. Gentry et al. 48150* (COL, MO).

4.13 *M. nugax* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 164, f. 20. 2007. Tipo: **VALLE DEL CAUCA**: "Miraflores", Palmira, Cordillera Central, 1800-2100 m, 27 may 1922, *E. Killip 6134* (Holotypus: AMES; Isotypus: GH, NY).

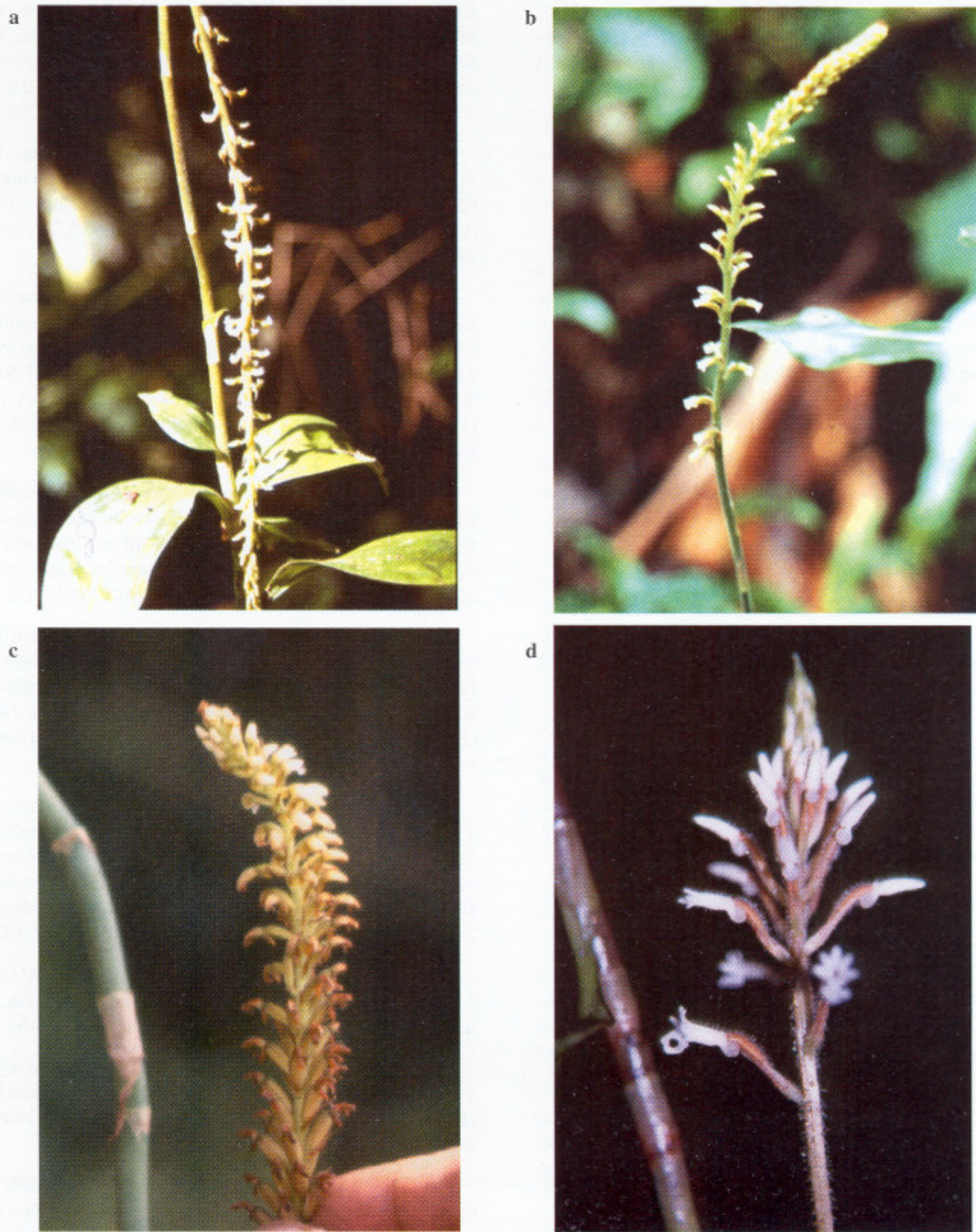


Figura 2. a. *Microchilus madrinanii* Ormerod. Cesar- Serranía de Perijá. b. *Microchilus pseudominor* Ormerod. Boyacá, Santana. c. *Microchilus pseudominor* Ormerod. Santander, Tona. d. *Microchilus tequendamae* Ormerod. Cundinamarca, Soacha (Fotografías a,c, d: J.L. Fernández-Alonso; b: H. Dueñas).

4.14 *M. ortgiesii* (Rchb. f.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 219, 2002. Comentarios: conocida solo del tipo: **COLOMBIA**: cultivado, s/f, *Van Houtte* s/n (Holotypus: W, foto) (Ortiz, 1995; Ormerod, 2002).

4.15 *M. ovalis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 164, 166, f. 21, 2007. Tipo: Panamá: Darien: Cana region, on trail above Cana, leading to Pirre Massif, 800-900 m, 5 May 1990, *G. McPherson 15047* (Holotypus: MO). Comentario: Límite con el Darién colombiano.

4.16 *M. paleaceus* (Schltr.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 219, 2002. Comentarios: descrita por **Schlechter** (1920b), Tipo: **CAUCA**: 1700 m, s/f, *M. Madero* s/n (Holotypus: B, destruido). Neotipo designado por **Ormerod** (2005): **CAUCA**: Morales, 1680-1720 m, 13 jul 1922, *F. Pennell & E. Killip 8295* (Neotypus: AMES; Isonotypus: K).

4.17 *M. paraisoensis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 166, f. 23, 2007. **CUNDINAMARCA**: Paraiso, near Sumapaz, 1400 m, 5 Jun 1952, *M. Koie 4583* (Holotypus: C).

4.18 *M. platysepalus* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 416-417, 2005. Distribución: regiones, CORI; departamentos, San, entre 2500 y 3000 m. Tipo: **SANTANDER**: cerca de Las Vegas, 2600-3000 m, 21-23 dic 1926, *E. Killip & A.C. Smith 15956* (Holotypus: AMES).

4.19 *M. procerus* (Schltr.) Ormerod, Oasis Suppl. 3: 12, 2004. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, SNSM; departamentos, Ant, Ces, Gra, Mag, Val, entre 700 y 2200 m. Colección testigo: **VALLE DEL CAUCA**: Cali, W. Los Farallones de Cali. 2200 m, 18 jun 1976 (FI), *D. Hartman 422* (CUVC).

4.20 *M. pseudominor* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 419, 2005. Tipo: **SANTANDER**: Tona, 1900-2100 m, 17 feb 1927, *E. Killip & A.C. Smith 19451* (Holotypus: AMES). Nuevas colectas: **BOYACÁ**: Santana, 2020 m, 3 abr 2002 (FI, Fr), *H. Dueñas & F. Cortés 3122* (COL, UPTC); **SANTANDER**: Floridablanca-Tona, vereda el Mortiño, 1750-1900 m, 24 jun 2004 (FI) *J.L. Fernández 21650* (COL).

4.21 *M. putumayoensis* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 419-420, 2005. Tipo: **PUTUMAYO**: entre El Pepino y Mocoa, 850 m, 6 ene 1957, *m. Ospina-Hernández & J.M. Idrobo 119* (Holotypus: AMES).

4.22 *M. quadratus* (Garay) Ormerod, Lindleyana 17(4): 221, 2002. Comentarios: se conocía solo del tipo, descrito bajo el nombre de *Erythrodes quadrata* (Garay, 1958):

CESAR: Sierra de Perijá, Manaure, 2100 m, 1 feb 1945, *M. L. Grant 10748* (Holotypus US). Nueva colecta: **CESAR**: Manaure, Sierra de Perijá, este de Manaure, hoya del río Manaure: San Antonio, 1700 m, 14 nov 1959 (FI), *J. Cuatrecasas & R. Romero-Castañeda 25336* (COL).

4.23 *M. rioesmeraldae* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 9(2): 420, 2005. Comentarios: descrita por **Ormerod** (2005), conocida solo del Tipo: **BOLÍVAR**: Boca Antizales, sobre Río Esmeralda, 26 feb 1918, *F. Pennell 4498* (Holotypus: AMES).

4.24 *M. scrotiformis* (C. Schweinf.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 221, 2002. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI; departamentos, Ant, Nsa, Qui, entre 1450 y 2900 m. Colección testigo: **NORTE DE SANTANDER**: Páramo de Tamá, 2600-2900 m, 29 oct 1941 (FI), *J. Cuatrecasas et al. 12750* (Holotypus: COL; Isotypus: AMES).

4.25 *Microchilus aff. sparreorum* (Garay) Ormerod, Lindleyana 17(4): 221, 2002. Distribución: regiones, CHOC; departamentos, Val, entre 20-30 m. Colección testigo: **VALLE DEL CAUCA**: Buenaventura, Bajo Calima, 20-30 m, 1 jun 1988 (FI), *I. Cabrera 16217* (CUVC).

4.26 *M. subquadratus* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 172, f. 30, 2007. Tipo de Panamá/Colombia: Darién: Serranía del Darién, track from Cerro Mali to Río Pucuro base camp, 20 Jul 1976, *A. Gentry & al. 16834* (Holotypus: MO). Comentario: Límite con el Darién colombiano.

4.27 *M. tequendamae* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 172, f. 31, 2007. **CUNDINAMARCA**: Salto de Tequendama, 2400-2500 m, 1 ago 1943, *M. Schneider 156* (Holotypus: S; Isotypus: NY, COL). Nueva colecta: **CUNDINAMARCA**: Soacha, en la vía a Santandercito, 2400 m, 22 nov 2005, *J.L. Fernández et al. 23790* (COL).

4.28 *M. xeranthum* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 174, f. 34, 2007. **CAUCA**: El Tambo area, La Costa, 900 m, 7 Mar 1935, *K. von Sneidern 369* (Holotypus: S).

4.29 *M. zeuxinoides* (Schltr.) Ormerod, Lindleyana 17(4): 223, 2002. Comentarios: descrita por **Schlechter** (1920a), conocida solo del Tipo: **ANTIOQUIA**: 2000 m, s/f, *M. Madero* s/n. (Holotypus: B, destruido).

4.30 *M. sp. 1*. Distribución: regiones, COCC, SNSM; departamentos, Cho, Mag, entre 730 y 1700 m. Colección testigo: **MAGDALENA**: Sierra Nevada de Santa Marta, Transecto del alto Río Buritaca, 1700 m, 16 jul 1977 (FI), *R. Jaramillo et al. 5161A* (COL).

4.31 *M. sp. 2*. Distribución: regiones, CORI; departamentos, Hui, Put, entre 1420 y 1465 m. Colección testigo: **PUTUMAYO**: Mocoa, Corregimiento de San Antonio, 1420 m, 1°12' N, 76°38' W, 20 abr 1994 (Fl, Fr), *J. L. Fernández et al. 10739* (COL).

4.32. La especie *Erythrodes chiriquensis* (Rehb. f.) Dodson inédita., basada en *Physurus chiriquensis* Reich. F. ex Linden, no ha sido aun formalmente transferida al género *Microchilus*. Referencia testigo: **Schlechter** (1920a).

5. *Platythelys* Garay. Plantas muy pequeñas y delicadas, hojas variegadas; escapo corto, con 2 brácteas. Labelo con epiquilo trilobado, los lóbulos más o menos iguales en tamaño, el terminal triangular y los laterales más ovoideos, recurvado, base espolonada, espolón pequeño, globoso, por lo menos en el material ablandado, traslúcido; columna muy corta; antera y zona estigmática mucho más grandes y anchas; rostelo triangular, membranoso, margen incurvado, viscidio terminal, triangular, también con bordes incurvados; polinios 4, con largas caudículas que se unen al viscidio como por entre un canal que forman los bordes incurvados.

Distribución: se conocen alrededor de 14 especies distribuidas en las regiones tropical y subtropical de América, desde el sur de Estados Unidos, en Centro y Sur América y en las Antillas. Se registran para Colombia 5 especies.

5.1 *Platythelys debilis* (Lindl.) Garay, Bradea 2(28): 197, 1977. Distribución: regiones, COCC; departamentos, Nar. Colección testigo: **NARIÑO**: Barbacoas, Vía Túquerres, may 1833 (Fl, Fr), *J. J. Triana 1547(2)* (COL).

5.2 *P. maculata* (Hook) Garay, Bradea 2(28): 197, 1977. Distribución: regiones, CCEN, CHOC; departamentos, Ant, Cho, Qui, entre 520 y 1450 m. Colección testigo: **QUINDÍO**: Quimbaya, 1100 m, 22 nov 2000, fl, fr, *P. Viveros & J. Molina 142* (Fl, Fr) (HUQ).

5.3 *P. mayoriana* (Kraenzl.) Garay, Bradea 2(28): 197, 1977. Referencia testigo: **Ortiz** (1995), **Schlechter** (1920), **ANTIOQUIA**: sin datos.

5.4 *P. pachysepala* Ormerod, Harvard Pap. Bot. 11(2): 176, f. 36, 2007. Tipo: **CAUCA**: El Tambo area, 1930, *Elsa Hulten 3* (Holotypus: S).

5.5 *P. sagreana* (A. Rich.) Garay, Bradea 2(28): 197, 1977. Referencia testigo: **Ortiz** (1995).

6. *Stephanothelys* Garay. Plantas muy delgadas y pequeñas, hojas pequeñas, lanceoladas casi uniformemente

distribuidas en el escapo. Inflorescencia con pocas flores (~10); labelo con hipoquilo elíptico, poco carnoso, márgenes aglutinados con el clinandrio, el epiquilo lobulado, el lóbulo apical triangular, los laterales oblongos, alargados, descendentes, base espolonada, espolón casi la mitad de largo que el ovario, levemente divaricado con respecto al ovario; antera ovada, con el ápice caudado y recto; rostelo laminar, alargado, levemente trilobulado; polinios con caudículas, adheridas al viscidio, el cual es cordiforme y al parecer carnoso o calloso en la base, con el ápice agudo y más membranoso.

Distribución: actualmente se conocen cuatro especies delimitadas por **Garay** (1977), distribuidas en los Andes Suramericanos, desde Colombia hasta Bolivia. En Colombia se encuentran 2 especies, observadas en el sotobosque de selvas muy húmedas, poco o no intervenidas. Recientemente **Ormerod** (2007), trató este género como sinónimo de *Aspidogyne*: aspecto no tenido en cuenta en el presente tratamiento hasta su evaluación detallada.

6.1 *Stephanothelys colombiana* Garay, Bradea 2(28): 199, 1977. Comentarios: Se conoce solo del ejemplar tipo: **CAUCA**: El Tambo, 1000 m, 24 jun 1936, *Sneidern 743* (Holotypus: S; Isotypus: AMES) (**Garay**, 1977).

6.2 *S. xystophylloides* Garay, Bradea 2(28): 200, 1977. Especie conocida también de Ecuador. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, SNSM; departamentos, Cun, Mag, Ris, entre 1600 y 2300 m. Colección testigo: **CUNDINAMARCA**: Gachalá, sur del Río Guavio, 2035 m, 1 nov 1944 (Fl), *M. L. Grant 10557* (Holotypus: COL, Isotypus: AMES).

Tribu Spiranthae Endl.

(Tribu Cranichideae Endl., Subtribu Spiranthinae Lindl. según **Dressler**, 1993a, Tribu Spiranthae Endl., según **Szlachetko**, 1995, 2000). Plantas con escapo terminal, hojas basales. Flores pequeñas a medianas, resupinadas; sépalo dorsal cóncavo a cimbitiforme, aglutinado con los pétalos formando una capucha que cubre el ginostemo; sépalos laterales en su base decurrentes y adnados con el ovario formando un mentum o espolón, a veces en su ápice libre; labelo en la base largamente unguiculado, con un par de aurículas carnosas, hacia el centro ancho, conduplicado y aglutinado con el clinandrio, luego comprimido y en el ápice formando una lámina ancha más o menos lobulada y recurvada; columna erecta con pie decurrente sobre el ovario; polinios 2 bipartidos o 4, blandos y harinosos, con o sin caudículas; rostelo alargado. 21 géneros y 91 especies divididos en 4 subtribus (Subtribus Prescottiinae Dressl.; Spiranthinae

Lindl., Stenorrhynchidinae Szlach. y Cyclopogoninae Szlach. según **Szlachetko**, 1995, 2000). Una revisión importante del grupo es la realizada por **Garay** (1980).

B. Grupo "Prescottia" (Tribu Spirantheae Endl., Subtribu Prescottiinae)

(Tribu Cranichideae Endl., Subtribu Prescottiinae Dressl. según **Dressler**, 1993a, Tribu Spirantheae Endl., Subtribu Prescottiinae Dressl. según **Szlachetko**, 1995, 2000). Plantas relativamente robustas, hojas basales, escapo largo, terminal o lateral. Flores pequeñas a medianas, no resupinadas, sépalos y pétalos relativamente pequeños, delgados y revolutos; labelo carnoso, desde cóncavo-conduplicado hasta galeado, margen entero o fimbriado, rodeando completamente el ginostemo; columna usualmente muy corta, erecta (excepto *Gomphichis*); zona estigmática ancha, rostelo reducido; polinios 2, bipartidos, blandos y harinosos; viscidio terminal, sin caudículas. En Colombia están representados 5 géneros y 37 especies.

7 Aa Rchb. f. (Figura 5b). Plantas con escapo lateral, totalmente cubierto por brácteas membranosas, imbricadas, amplexicaules, principalmente las apicales con el ápice recurvado; hojas a veces ausentes en floración, pecíolo poco diferenciado; brácteas florales membranosas, ovadas a ovado-lanceoladas, ápice atenuado a caudado, siempre recurvado. Flores numerosas, densamente agrupadas, generalmente blanquecinas; labelo galeado con el margen fimbriado, levemente incurvado, en la base del disco con un par de engrosamientos glandulares; columna corta y gruesa; clinandrio ancho; antera elíptica, aplanada dorsiventralmente; rostelo muy reducido, prácticamente formado por el viscidio redondeado, al caer, el estigma en su ápice foveolado.

Distribución: El género *Aa* se encuentra compuesto por alrededor de 30 especies distribuidas desde Costa Rica en Centro América, a lo largo de los Andes americanos, hasta Brasil en el sur de Sudamérica. En Colombia se encuentran 7 especies, frecuentes en pajonales de páramo, aunque también pueden encontrarse en claros de bosque andino y altoandino.

7.1 *Aa argyrolepis* Rchb. f., *Xenia* Orchid. 1: 18, 1854. Descrita para Ecuador y actualmente también citada para Belice y Perú. Colección testigo: **MAGDALENA:** Sierra Nevada de Santa Marta, 4500 m, 27 nov 1941 *O. Renz* 4147 (Referencias: **Rrenz**, 1948; **Luteyn**, 1999).

7.2 *A. colombiana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 48, 1920. Tipo; **ANTIOQUIA:** *T. Madero* 23 (AMES). Distribución: regiones, CCEN, CORI, NUPA,

SNSM; departamentos, Ant, Cal, Cau, Ces, Cun, Nar, Ris, entre 2600 y 4300 m. Colección testigo: **MAGDALENA:** Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Donachuí, 4150 m, 15 oct 1958 (Fl), *T. van der Hammen* 1190 (COL).

7.3 *A. denticulata* Schltr. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 48, 1920. Referencia testigo: **Schlechter**, (1920b). Ejemplar tipo: **CAUCA:** 3500 m, s/f, *M. Madero* s/n (Holotypus : AMES).

7.4 *A. hartwegii* Garay, fl. Ecuador 9: 161, 1978. (Figura 5b). Distribución: regiones, CCEN, CORI; departamentos, Cun, Hui (?), entre 3100 y 3720 m. Colección testigo: **CUNDINAMARCA:** Bogotá, PNN Sumapaz, alrededor de laguna Los Tunjos, 3500 m, 8 ago 1998 (Fl), *P. Pedraza et al.* 283 (COL).

7.5 *A. leucantha* (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 213, 1920. Distribución: regiones, CCEN, CORI, NUPA, SNSM; departamentos, Boy, Cal, Cau, Cun, Mag, Nar, Qui, Sant, Tol, entre 2800 y 4350 m. Colección testigo: **CALDAS:** Alrededores del Nevado del Ruiz y Santa Isabel, 4140-4300 m, 10 oct 1978 (Fl, Fr), *O. Rangel et al.* 1813 (COL).

7.6 *Aa madero* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 49, 1920. Tipo: **CAUCA:** 2800 m, s/f, *M. Madero* s/n (B. destruido), (**Schlechter**, 1920b). Distribución, regiones: CCEN, CORI, SNSM; departamentos: Cau, Mag, Cun (**Renz**, 1948). Nuevo registro: **CUNDINAMARCA:** Usaqué, Cuartel de caballería, 11 abr 1992 (fl), *P. Ortiz* 1048 (HPUJ).

7.7 *Aa paleacea* (H.B.K.) Rchb. f., *Xenia* Orchid. 1: 18, 1854. Distribución: regiones, CCEN, CORI, NUPA; departamentos, Boy, Cal, Cau, Cun, Hui, Nar, Qui, Tol, entre 3200 y 4500 m. Colección testigo: **NARIÑO:** Túquerres, Volcán Azufral, 3850 m, 5 mar 1999 (Fl, Fr), *D. Stancik* 2797 (COL, PSO, PRC).

8. *Altensteinia* Kunth (Figura 3a). Plantas con escapo terminal, totalmente cubierto por brácteas membranosas, imbricadas, las inferiores foliosas con la base amplexante, las demás infundibuliformes y envolventes. Brácteas florales ovadas a ovado-lanceoladas, hacia el ápice acuminadas, recurvadas; flores de tamaño medio, generalmente entre 20-30, densamente reunidas, verdosas o amarillentas; labelo muy vistoso, disco carnoso, globoso, unguiculado, en la base con un par de aurículas callosas muy cortas, margen membranoso, fimbriado. columna erguida, clavada, área debajo de la zona estigmática pubescente; clinandrio muy amplio, infundibuliforme; antera oblonga, con un filamento poco diferenciado, incluido dentro del clinandrio; estigma con ápice truncado a levemente foveolado al caer el viscidio elíptico.

Distribución: Del género *Altensteinia* se conocen alrededor de ocho especies restringidas a los Andes de Sudamérica. En Colombia se hallan 2 especies, frecuentes en matorrales, relictos de bosque andino y en barrancos a orilla de carreteras, llegando en pocas ocasiones hasta el nivel del páramo.

8.1 *Altensteinia fimbriata* H.B.K., Nov. Gen. et Sp. Pl. 1: 333, pl. 72, 1816. (Figura 3a). Distribución: regiones, CORI; departamentos, Boy, Cau, Cun, Nar, Nsa, entre 2300 y 3100 m. Colección testigo: **BOYACÁ:** Villa de Leyva, Zona sur del Santuario de Flora y Fauna de Iguaque, Quebrada San F., 27 may 1994 (Fr.), *G. Rojas et al.* 36 (UPTC).

8.2 *A. virescens* Lindl., Ann. Mag. Nat. Hist. 15: 385, 1845. Presente también en Ecuador. Distribución: regiones, CCEN; departamentos, Cau, Nar, 2500 m. Colección testigo: **NARIÑO:** Talumbina, 2500 m, 22 abr 1990 (Fl, Fr), *A. J. Negret* 354 (CAUP).

9. *Gomphichis* Lindl. (Figura 4). Plantas con hojas casi siempre linear-lanceoladas a oblongas, relativamente largas, sin peciolo diferenciado, la mayoría de las veces tanto basales como en el escapo, transformándose paulatinamente en brácteas lanceoladas que disminuyen de tamaño hacia el ápice; escapo terminal. Eje de inflorescencia, ovario y superficie externa de sépalos generalmente pubescentes a tomentosos; flores numerosas, densamente dispuestas, erecto-patentes, arqueadas hacia fuera; sépalos cóncavos, pétalos aglutinados con el sépalo dorsal; labelo triangular a romboidal, unguiculado, carnoso, en el centro calloso, conduplicado, con los márgenes laterales aglutinados con la columna, ápice corta o larga y anchamente apiculada, superficie interna papiloso-pubescente, quedando expuesta al recurvarse; columna sigmoide, con un cojín de pelos debajo de la zona estigmática, apicalmente engrosada; antera ovada, pequeña; estigma con ápice obtuso o levemente foveolado al caer el viscidio; clinandrio globoso y amplio; viscidio redondeado o elipsoide.

Referencias importantes para el estudio de las especies pertenecientes al género son las de **Renz** (1948), donde se describen detalladamente algunas de las especies registradas para Colombia y la de **Schneider** (1955), quien presenta una clave para las especies de *Gomphichis* en el país.

Distribución: El género *Gomphichis* está conformado por alrededor de 30 especies, distribuidas desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina. Se encuentra representado en Colombia por 17 especies, distribuidas en todos los departamentos cordilleranos. Crecen frecuentemente en

bosque húmedo y páramo, pero pueden observarse en matorrales y taludes a orilla de carreteras.

9.1 *Gomphichis alba* Lehm. & Kranzl., Bot. Jahrb. Syst. 26: 500, 1898. Descrita de Perú y conocida también de Venezuela. Distribución: Cau. Referencia testigo: **Schlechter**, 1920b; **Schneider**, 1955.

9.2 *G. altissima* Renz, Candollea 11: 253, 1948. Syntipus: **CUNDINAMARCA:** *O. Renz* 4152; **CAUCA,** *Leheman* 2723 (G.). Distribución: regiones, COCC, CORI; departamentos, Cau, Cun, Val, entre 2070 y 2800 m. Colección testigo: **VALLE DEL CAUCA:** El Cairo, Cerro del Inglés, 2070-2430 m, 1 abr 1988 (Fr), *P. Silverstone-Sopkin et al.* 3948 (CUVC).

9.3 *G. bogotensis* Renz, Candollea 11: 247, 1948. (Figura 4a). Tipo: **CUNDINAMARCA.** Monserate, c. de Bogotá, 3000-3300 m, 9 ene 1937, *O. Renz* 4144. Distribución: regiones, COCC, CORI; departamentos, Boy, Cau, Cun, Nsa, entre 2500 y 3900 m. Colección testigo: **BOYACÁ:** Vía Ventaquemada - Tunja, 3 km antes de Tierranegra, 2700 m, 16 oct 2005 (Fl), *J.L. Fernández* 23706 (COL). **CUNDINAMARCA:** Bogotá, Páramo de Moserrate, Hacienda Santa Bárbara, 3000-3200 m, 15 nov 1986 (Fl), *M.R. Garzón* 178 (COL).

9.4 *G. caucana* Schltr. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 53, 1920. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, NUPA; departamentos, Ant, Boy, Cau, Ces, Cun, Gra, Hui, Nar, Put, Tol, entre 2500 y 3800 m. Colección testigo: **TOLIMA:** La Línea, Cerro El Campanario, 3600-3700 m, 4 mar 1969 (Fl), *J. Cuatrecasas & R. Echeverri* 27657 (TOLI).

9.5 *G. cladotricha* Renz, Candollea 11: 256, 1948. Referencia testigo: **Renz**, 1948. Tipo: **CUNDINAMARCA:** Bogotá, Usaquén, 2800 m, 23 ago 1941, *O. Renz* 4167.

9.6 *G. costaricensis* (Schltr.) Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaflet 3: 37, 1934. Colección testigo: **BOYACÁ.** Duitama. Corregimiento El Carmen, vía a Virolín. Páramo de la Rusia, 3400-3500 m, 19 nov 1994, *J. Betancur & al.* 5632 (COL).

9.7 *G. cundinamarcae* Renz, Candollea 11: 252, 1948. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, NUPA; departamentos, Ant, Boy, Cau, Cun, Hui, Nar, Ris, entre 2100 y 3470 m. Colección testigo: **CUNDINAMARCA:** Suesca / Nemocón, Hacienda Susatá, 2850-2950 m, 23 ago 2000 (Fl), *J. L. Fernández et al.* 19054 (COL).

9.8 *G. goodyeroides* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 447, 1840. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI; de-



Figura 3. a. *Altensteinia fimbriata* H. B. K. Norte de Santander, Pamplona-Toledo. b. *Prescottia stachyodes* (Sw.) Lindl. Cundinamarca, Villapinzón. c,d. *Prescottia petiolaris* Lindl. Risaralda, Pisonés. (Fotografías J.L. Fernández-Alonso).

partamentos, Ant, Boy, Cau, Cun, Nar, entre 1050 y 3550 m. Colección testigo: **BOYACÁ**: Belén, Alto de las Cruces, 3410 m, 5 mar 1972 (Fr), *A. Fernández-P. 2240* (COL).

9.9 *G. gracilis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 29, 1919. Distribución: regiones, CORI; departamentos, Hui, Colección testigo: **HUILA**: PNN Cueva de los Guácharos, 1°35' N, 76°00' W, 31 ago 1993 (Fl), *C. Barbosa 15600* (351) (FMB).

9.10 *G. hetaerioides* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 54, 1920. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI; departamentos, Ant, Boy, Cau, Cun, Hui, entre 1850 y 2970 m. Colección testigo: **ANTIOQUIA**: Caldas, 2440 m, 10 nov 1987 (Fl), *L. Albert de Escobar et al. 8017* (HUA).

9.11 *G. huilaensis* (Garay) H. Dueñas & Fern. Alonso, **comb. nov.** = *Stenoptera huilensis* Garay, Svensk Bot. Tidskr. 17: 195. tab. 3, 1953. Typus: COLOMBIA: **HUILA**, 2600 m, K. von Sneidern 2028 (AMES).

Dadas las características florales indicadas en protólogo **Schneider** (1955), en especial los sépalos laterales libres y la columna genuflexa de *Stenoptera huilaensis*, se propone su transferencia al género *Gomphichis*. Referencias: **Schneider** (1955) y **Ortiz** (1995).

9.12 *G. lancipetala* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 54, 1920. Tipo: **CAUCA**: 3500 m, s/f, *M. Madero s/n* (B, destruido) (**Schlechter**, 1920b).

9.13 *G. longiscapa* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 9: 125, 1921. Descrita de Perú. Referencia: **ANTIOQUIA**: 2000 m, sin más datos (**Schneider**, 1955).

9.14 *G. scaposa* Schltr. Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 55, 1920. Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI; departamentos, Ant, Cau, Cun, Val, entre 2200 y 3100 m. Colección testigo: **ANTIOQUIA**: Sonsón, Cerro de Las Papas, 2940-2960 m, 5°43'41" N, 75°15'15" W, 20 oct 1997 (Fl, Fr), *A. Cogollo et al. 11431* (JAUM).

9.15 *G. traceyae* Rolfe, Kew Bull. 78, 1916. (Figura 4b). Tipo: **CUNDINAMARCA**: near Bogotá, *T. Tracey 107* (K). Distribución: regiones, CCEN, CORI, NUPA; departamentos, Ant, Boy, Cau, Cun, Nar, Sant, Val, entre 2600 y 4500 m. Colección testigo: **VALLE DEL CAUCA**: Cerrito, Páramo de Pan de Azúcar, 3625 m, 5 may 1983 (Fl), *P. Silverstone-Sopkin, 1467* (CUVC).

9.16 *G. viscosa* (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 51, 1919. Distribución: regiones, CORI; departamentos, Cau, Cun, Tol, 2400-2700 m. Co-

lección testigo: **CUNDINAMARCA**: Facatativá, 2700 m, 29 ene 1883 (Fl), *F. C. Lehmann 2607* (G), (Renz, 1948).

9.17 *G. sp. 1* Distribución: COCC, Cau, entre 2500 y 3200 m. Colección testigo: **CAUCA**: Argelia, Páramo San Juan del Cacho, 3100 m, 25 jul 1992 (Fl), *M. L. Becking 449* (AFP).

10. *Myrosmodus* Rchb. f. (Figura 5c). Hierbas muy pequeñas, hasta 20 cm de altura total; escapo lateral, totalmente cubierto por 4-8 brácteas imbricadas, infundibuliformes, amplexicaules con el ápice recurvado. Brácteas florales membranosas, estrecha a ampliamente ovadas con el ápice recurvado; flores relativamente pequeñas, levemente arqueadas hacia fuera, 20-30 densamente agrupadas, blancas a verdosas; ovario generalmente rostrado; sépalos laterales lanceolados, trulados hasta casi dolabriformes, oblicuos, en la parte basal unidos entre sí y con el pie de la columna; labelo unguiculado, disco carnoso, romboide a redondeado, muy cóncavo, en algunas especies algo galeado, en la base del disco con un par de engrosamientos glandulares, margen fimbriado; columna corta y delgada, capitada; clinandrio ancho; antera



Figura 4 a. *Gomphichis bogotensis* Renz. Boyacá, vía Ventaquemada-Tunja. b. *Gomphichis traceyae* Rolfe. Cundinamarca. Subachoque. (Fotografías J.L. Fernández-Alonso).

ovoide, con un par de polinios redondeados que sobresalen del ginostemo; rostelo poco evidente, truncado, levemente emarginado en el ápice al caer el pequeño viscidio.

Distribución: Existen alrededor de doce especies distribuidas a lo largo de los Andes de Sudamérica. En Colombia se encuentran cinco especies, constituyendo pequeñas rosetas típicas de páramo.

10.1 *Myrosmodus cochleare* Garay, fl. Ecuador 9: 169, 1978. Descrito de Carchi, Ecuador, en límites con Colombia, y distribuido también en Venezuela. Colección testigo: **ANTIOQUIA:** Páramo de Urrao, 3650 m, s/f (FI), *M. Ospina Hernández 56* (JAUM).

10.2 *M. paludosum* (Rchb. f.) Ortiz, Orquideas de Colombia, ed. 2 286, 1995. (Figura 5c). Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, SNSM; departamentos, Ant, Ara, Boy, Cau, Ces, Met, Sant, entre 3017 y 4350 m. Colección testigo: **ANTIOQUIA:** Urrao, Páramo de Frontino, 3550-3600 m, 6°30' N, 76°07' W, 1 oct 1995 (FI), *D. Sánchez et al. 2469* (MEDEL).

10.3 *M. rhynchocarpum* (Schltr.) Garay, fl. Ecuador 9: 171, 1978. Descrito de Ecuador. Referencia: **MAGDALENA,** Sierra Nevada de Santa Marta, 4400 m, 27 nov 1941, *O. Renz 4156* (Renz, 1948); Colección testigo: **CUNDINAMARCA:** Bogotá, quebrada de San Cristóbal, 2900-3050 m, 4 feb 1940 (FI), *J. Cuatrecasas 8016* (COL).

10.4 *M. rostratum* (Rchb. f.) Garay, fl. Ecuador 9: 172, 1978. Descrita de Ecuador. Distribución: regiones, CCEN; departamentos, Cal, Ris, Tol, entre 4000 y 4450 m. Colección testigo: **CALDAS/TOLIMA:** Nevado del Ruiz, 4400 m, 11 dic 1958 (FI), *H. C. Barclay y P. Juajibioy 6340* (COL).

10.5 *M. ustulatum* (Schltr.) Garay, fl. Ecuador 9: 172, 1978. Colección testigo: **NARIÑO:** Pasto, Volcán Galeiras, 4000-4200 m, 12 feb 1973 (FI, Fr), *E. Hernández et al. 374* (PSO).

11. Prescottia Lindl. (Figura 3 b-d). Plantas robustas, totalmente glabras; escapo terminal con brácteas lanceoladas a infundibuliformes, base envolvente; hojas con el pecíolo completamente diferenciado, lámina amplia, coriácea. Flores numerosas, subdensamente agrupadas, generalmente verdosas; sépalos laterales en la base completamente adnados formando una copa alrededor de labelo y columna y sobresaliendo levemente a manera de garganta en el ápice del ovario; labelo galeado, muy carnoso, unguiculado, la uña adnada a la base de los sépalos laterales, en la base del disco con un par de apéndices muy carnosos que se encuentran dentro del

saco sepalino, margen entero, involuto; columna corta y gruesa; estigma ancho, carnoso, algo trapezoide; rostelo levemente alargado, ápice truncado a hendido al caer el viscidio; clinandrio muy amplio, infundibuliforme, la antera casi completamente incluida dentro de él; viscidio ovalado.

Distribución: Se conocen alrededor de 25 especies distribuidas en América tropical y subtropical, incluyendo las antillas. En Colombia se encuentran 5 especies, frecuentes en el sotobosque de bosque andino y subandino, distribuidas preferiblemente entre 2300 y 3200 m de altitud, en los departamentos de las tres cordilleras colombianas, en la Sierra Nevada de Santa Marta y La Macarena.

11.1 *Prescottia cordifolia* Rchb. f., Bonplandia 3: 66, 1855. Distribución: regiones, CCEN, COCC, NUPA; departamentos, Ant, Cau, Nar, entre 2300 y 3250 m. Colección testigo: **CAUCA:** Almaguer, La Riñonada-Ledezma, 2780-3000 m, 8 sep 2001 (FI, Fr), *B. R. Ramírez P. & D. Macías P. 14699* (CAUP).

11.2 *P. oligantha* (Sw.) Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 454, 1840. Amplia distribución en le neotrópico. Distribución: Ant, Boy, Cau, Met, entre 1700 y 2000 m. Tipo: **CAUCA:** 1800 m, s/f, *M. Madero s/n* (**Schlechter**, 1920b). **CAUCA:** Cordillera Occidental, 4 sep 1882, *F.C. Lehmann 1856* (G).

11.3 *P. petiolaris* Lindl., Bot. Reg. 22: 1916, 1836 (Figura 3 c-d). Descrita de la amazonía peruana. Distribución: regiones, CCEN, COCC; departamentos, Ant, Ris, Val, entre 1500 y 2800 m. Colección testigo: **ANTIOQUIA:** Medellín, Cumbre de Santa Elena, 2500 m, 2 abr 1949 (FI, Fr), *F. A. Barkley et al. 19An374* (MEDEL). **RI-SARALDA:** Mistrató, Alto de Pisonos. 1500 m, abr 1992, *J.L. Fernández s.n.* (COL).

11.4 *P. stachyodes* (Sw.) Lindl., Bot. Reg. 22: sub t. 1916, 1836. (Figura 3b). Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI, CORI, NUPA, SNSM; departamentos, Ant, Boy, Cau, Cun, Hui, Mag, Met, Nar, Ris, Sant, entre 1200 y 3200 m. Colección testigo: **META:** La Macarena, Macizo Renjifo, 1300-1900 m, 6-20 ene 1951 (FI), *J. M. Idrobo & R. E. Schultes 1047* (COL).

11.5 *P. sp.1* Distribución: regiones, CCEN, COCC, NUPA; departamentos, Ant, Nar, entre 1300 y 2300 m. Colección testigo: **NARIÑO:** Chucunés, Reserva Natural La Planada, 1800 m, 20 feb 1992 (FI, Fr), *B. Ramírez 4589* (PSO).

C. Grupo "Spiranthes" (Tribu Spirantheae Endl., Subtribu Spiranthinae Lindl.)

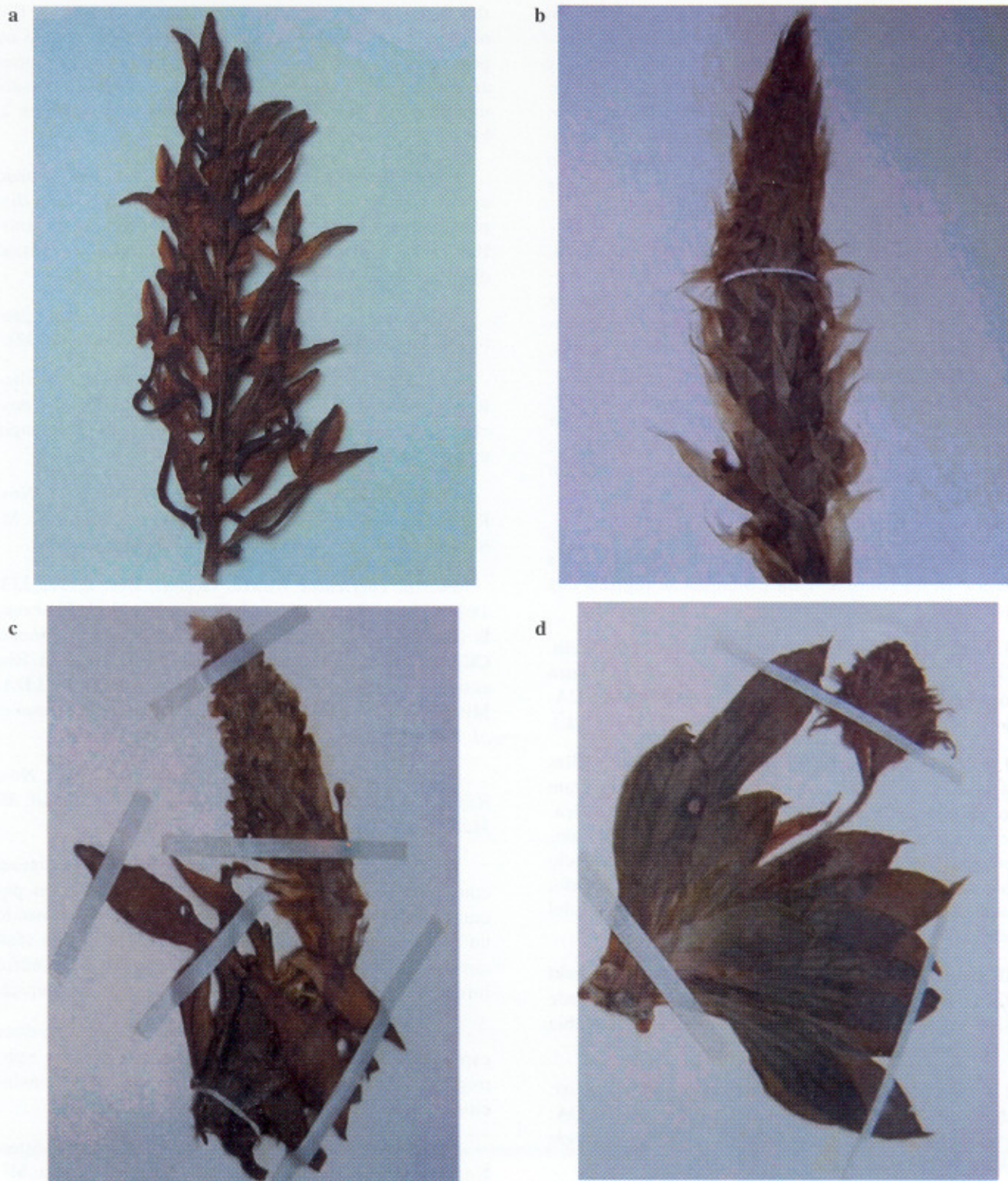


Figura 5. a. *Aspidogyne boliviensis* (Cogn.) Garay. Cauca, Salgado-442, (CAUP); b. *Aa hartwegii* Garay. Cundinamarca, Morales 185, (COL); c. *Myrosmodes paludosum* (Rchb.f.) Ortiz. Santander, Barclay & Juajibioy 10367, (COL); d. *Eurystyles cotyledon* Wawra. Cundinamarca, García-B. 18022, (COL).

Plantas con hojas basales, algunas veces ausentes en floración. Flores generalmente pequeñas, espaciadas, dispuestas en espiral, subsecundas; sépalos laterales decurrentes solo en el ápice del ovario formando un mentum levemente prominente; columna con pié corto; rostelo membranoso, ápice romo o levemente hendido. En Colombia 5 géneros 11 especies. Algunos autores como **Salazar** (2003) consideran dentro de *Spiranthinae*, las subtribus *Stenorrhynchidinae* y *Cyclopogoninae*.

12. *Beloglottis* Schltr. Plantas con hojas elípticas, base del limbo decurrente sobre el pecíolo relativamente bien diferenciado. Inflorescencia de casi 20 cm de longitud, con más de 20 flores subsecundas, distanciadas cerca de 1 cm a lo largo del eje; flores pequeñas, blancuzcas, incluyendo el ovario arqueadas; columna clavada, con pié corto, decurrente sobre el ápice del ovario; clinandrio amplio; rostelo corto, redondeado, al caer el viscidio hendido; viscidio alargado, colocado entre los dos pequeños lóbulos del rostelo; polinios 4, sin caudículas.

Distribución: actualmente se reconocen 10 especies distribuidas en Centro y Sudamérica desde México hasta Bolivia y en las Antillas. Para Colombia se registra una sola especie.

12.1 *Beloglottis costaricensis* (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 37(2): 365, 1920. De distribuye en Centro y Sudamérica. Ejemplar testigo: **CUNDINAMARCA:** Pacho, 1000 m, 30 jul 1947 (FI), *O. Haught 6014* (COL).

13. *Brachystele* Schltr. Plantas muy pequeñas, áfilas en la época de floración, con las flores de menos de 7 mm de longitud. Labelo con hipoquilo ancho, casi redondeado, epiquilo hastado, el único nervio ramificado; columna pequeña, pié prominente; clinandrio amplio; rostelo pequeño, ligulado, obtuso, al caer el viscidio foveolado; viscidio alargado, grueso, sobre la superficie dorsal del rostelo; polinios 2, bipartidos, sin caudículas.

Distribución: el género abarca 19 especies (**Rutkowski et al.**, 2004a), distribuidas en Centro y Sudamérica, desde México hasta Uruguay y en las Antillas. Para Colombia sólo se conoce una especie.

13.1 *Brachystele maasii* Szlach., Fragm. Florist. Geobot. 41 (2): 847, 1996. Ejemplar testigo: **VICHADA:** Km. 60 al E de Orocué, 150 m, 20 abr 1939 (FI), *O. Haught 2778* (Holotypus: COL).

14. *Eurystyles* Wawra (Figura 5d). Plantas pequeñas, epífitas; con hojas en roseta y brácteas pilosas en el margen, muy delgadas. Inflorescencia en subcapítulo, brácteas

florales muy vistosas, cubriendo totalmente las flores; flor muy delgada, sépalos en su base adnados formando un pequeño saco algo globoso; columna larga con pié corto; antera globosa; rostelo estrechamente triangular a ovado, membranoso, viscidio terminal redondeado; polinios 2, bipartidos, gruesos.

Distribución: el género *Eurystyles* está conformado por 16 especies (**Szlachetko** 1994^a; **Salazar**, 2003), distribuidas en Centro y Sudamérica, incluyendo las Antillas. Para Colombia se registran cuatro especies, distribuidas en las tres cordilleras.

Referencias bibliográficas importantes para este género son **Burns-Balogh et al.** (1985) y **Szlachetko** (1992).

14.1 *Eurystyles ananassocomos* (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 35: 39, 1925. Especie descrita para Jamaica y también citada para Perú. Referencia testigo: **Schneider**, (1960).

14.2 *E. colombiana* (Schltr.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 35: 39, 1925. Tipo: **CAUCA:** 2000 m, sff, M. Madero s/n (Tipo: B, destruido) (**Schlechter**, 1920b).

14.3 *E. cotyledon* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 13: 233, 1863. (Figura 5d). Descrita de Brasil y citada de Venezuela (**Burns-Balogh & al.** 1985). Distribución: regiones, CCEN, COCC, CORI; departamentos, Ant, Cau, Cun, Ris, entre 1780 y 2700 m. Colección testigo: **RISARALDA:** Mistrató, 1800-1900 m, 17 mar 1991 (FI), *G. Galeano et al.* 2383 (COL).

14.4 *E. cristata* (Schltr.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 35: 39, 1925. Tipo: **CAUCA:** 1300 m, sff, M. Madero s/n (Tipo B?) (**Schlechter**, 1920b).

15. *Hapalorchis* Schltr. Plantas pequeñas o medianas, con hojas generalmente basales, pecioladas. Flores pequeñas, secundas; sépalos libres, los laterales formando un pequeño mentum con la base del labelo; labelo sésil con base cóncava; columna con pié corto; clinandrio infundibuliforme; rostelo ligulado, bidentado en el ápice.

Distribución: actualmente se conocen cerca de doce especies, distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de América. Para Colombia Ortiz (1995) menciona la presencia de tres especies.

15.1 *Hapalorchis cheirostyloides* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 30, 1919. Tipo: Venezuela: Miranda, Siguire Valley, 500-1000 m, mar 1913, *H. Pittier 5992* (Isotypus NY). Presencia probable en Colombia. Referencia testigo: **Ortiz**, 1995.

15.2 *H. longirostris* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 64, 1920. Tipo: CAUCA: s/f, F. C. Lehmann 2207. (Schlechter, 1920b).

15.3 *H. trilobata* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 65, 1920. Tipo: CAUCA: s/f, M. Madero s/n (Tipo B?) (Schlechter, 1920b).

16. *Sauroglossum* Lindl. Plantas medianas con hojas basales o áfilas en floración. Flores medianas o pequeñas; sépalos libres, los laterales formando un mentum obtuso con el pie de la columna; labelo sésil, base acanalada, cóncavo en frente, con callos basales; columna delgada, alargada, con pie corto; clinandrio membranoso; rostelo membranoso, corto, ampliamente triangular con fovea apical.

Distribución: Se conocen alrededor de doce especies, de las regiones tropical y subtropical de Sudamérica Salazar, (2003). Para Colombia se registran dos especies.

16.1 *Sauroglossum elatum* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 480, 1830. Especie descrita de Brasi y citada de Ecuador. Referencia testigo: Ortiz, 1995.

16.2 *S. longiflorum* (Schltr.) Garay, fl. Ecuador 9: 245, 1978. Tipo: CAUCA: sin loc. precisa, s/f, M. Madero 53 (AMES). Conocida de Colombia y Ecuador. (Schlechter, 1920b; Garay, 1978b).

Discusión y conclusiones

El neotrópico presenta una notable diversidad de orquídeas de la subfamilia Spiranthoideae, diversidad que se manifiesta de modo particular en los Andes Sudamericanos. Ecuador, Colombia, Venezuela y Perú comparten entre el 80 y el 90% de sus especies y presentan una diversidad comparativamente similar, con 189, 200, 101 y 135 especies respectivamente. Países cercanos como Panamá, Costa Rica y en general toda Centroamérica, aunque comparten algunos grupos, principalmente aquellos distribuidos en partes más bajas de las cordilleras, presentan menos de 70 especies cada uno. En Brasil se presenta un mayor número de especies (más de 200), aunque la flora de este país se encuentra más relacionada con la de la zona austral, de tal manera que las especies compartidas con los países más al norte son escasas, siendo principalmente géneros y especies propios de la región amazónica. Por otra parte, la alta diversidad de Ecuador, podría explicarse por una más exhaustiva exploración y estudio de este territorio comparado con otros países del Norte de Suramérica.

Resumiendo los resultados mostrados, se puede concluir que en Colombia se encuentran 200 especies de or-

quídeas terrestres dentro de la Subfamilia Spiranthoideae, distribuidas en 32 géneros, los cuales se reparten en 3 tribus: Goodyereae, Spiranthae y Cranichideae (Clasificación según Szlachetko, 1995, 2000), siendo Spiranthae la tribu más diversa con 91 especies y 21 géneros, seguida de Goodyereae con 56 especies en 6 géneros y por Cranichideae con 54 especies en 5 géneros. A ellas habrá que añadir próximamente algunas más, que hasta ahora son conocidas solo como morfoespecies no plenamente identificadas, especialmente en los géneros *Cyclopogon*, *Cranichis*, *Microchilus* y *Pterichis*.

Nuevos registros para Colombia

Con respecto a la lista de especies de Colombia publicada por Ortiz (1995), se presentan en este trabajo 31 registros nuevos, pertenecientes a 7 géneros diferentes. Estos son: *Aspidogyne mosaica*, *A. popayanensis*, *A. robusta*, *A. zonata*, *Brachystele maasii*, *Gomphichis gracilis* G. *longiscapa*, *Kreodanthus myrmex*, *Ligeophila jamesonii*, *L. macarenae*, *Microchilus chiriquensis*, *M. cundinamarcae*, *M. fosbergii*, *M. globosus*, *M. haughtii*, *M. hughjonesii*, *M. kuduyarensis*, *M. madrinanii*, *M. micayvallii*, *M. nugax*, *M. ovalis*, *M. paraisoensis*, *M. platysepalus*, *M. procerus*, *M. pseudominor*, *M. putumayoensis*, *M. rioesmeraldae*, *M. subquadratus*, *M. tequendamae*, *M. xeranthum* y *Platythelys pachysepala*. En algunos casos se trata de especies recientemente descritas y en otros de plantas que eran solo conocidas de países vecinos como Ecuador, Venezuela y Panamá.

Agradecimientos

A los profesores del Instituto de Ciencias Naturales y del departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; a los Curadores. Edgar Linares (COL), Dairon Cárdenas (COAH), Ramiro Fonnegra (HUA), Alvaro Cogollo (JAUM), Darío Sánchez (MEDEL), Yaneth Muñoz (FMB), María Eugenia Morales (UPTC) y Marcela Alvear (HPUJ) por su hospitalidad y colaboración durante la visita a sus respectivos herbarios; a los Curadores, Bernardo Ramírez (CAUP), Fabio García (CHOCO) Philip Silverstone-Sopkin (CUVC), L. Miguel Álvarez (FAUC), M. Cristina Vélez (HUQ), Ayda L. Patiño (PSO), Fanny Llanos (SURCO), Héctor Eduardo Esquivel (TOLI) quienes enviaron ejemplares en préstamo para su estudio; a Beatriz Salgado de la Universidad del Cauca, Popayán, Julian Farfán, Elsy C. Buitrago de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Carlos Bernal, Gonzalo Peñalosa y Janice Valencia de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, por su colaboración con material fresco colectado en diferentes zonas del país; a

Carlos Aedo del Real Jardín Botánico de Madrid, Rodrigo Singer de la Universidade Estadual de Campinas, Daniel Stancik de Praga y Gerardo Salazar de la Universidad Autónoma de México por su colaboración con el envío de literatura, a Francisco Cortés y Nelson Aranguren de la Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, por su acompañamiento en las salidas de campo y toma de fotografías. A Nancy Arciniegas por la revisión del resumen en inglés.

Bibliografía

Atwood, J. T. 1989. Orchids of Costa Rica. Part 1. Icones Plantarum Tropicarum. The Marie Selby Botanical Gardens, Florida. Fascicle 14.

Balogh, P. 1982. Generic redefinition in subtribe Spiranthinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* **69**(7): 1119-1132.

Bentham, G. & J. D. Hooker. 1883. Orchideae. In: *Genera et Species Plantarum*. **3**(1): 460-636.

Brako, L. & J. L. Zarucchi. 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. **45**: 1-1286.

Burns-Balogh, P., H. Robinson & M. S. Foster. 1985. The capitate-flowered epiphytic Spiranthinae (Orchidaceae) and a new genus from Paraguay. *Brittonia* **37**(2): 154-162.

_____ & **V. A. Funk.** 1986. A Phylogenetic Analysis of the Orchidaceae. *Smithsonian Contr. Bot.* **61**: 1-71.

_____, **H. Robinson & M. S. Foster.** 1985. The capitate-flowered epiphytic Spiranthinae (Orchidaceae) and a new genus from Paraguay. *Brittonia* **37**(2): 154-162.

Christenson, E. A. 1997. Orchidaceae. In: Mori, S. A., G. Cremers, C. Gracie, J. de Granville, M. Hoff & J. D. Mitchell (Eds.). *Guide to the vascular plants of Central French Guiana. Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons. Memoirs of the New York Botanical Garden* **76** (1): 286-342.

_____ & **J. K. Boggan.** 1997. Orchidaceae. In: Boggan, J. K., V. Funk, C. Kelloff, M. Hoff, G. Cremers & C. Feuillet. *Checklist of the Plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana). 2^a Edition. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.*

Dodson, C. H. 1986. Los Géneros de las Orquídeas Ecuatorianas. *Publicaciones Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. Ser. 5, año 7*: 5-35.

Dressler, R. L. 1979. The subfamilies of the Orchidaceae. *Selbyana* **5**(2): 197-206.

_____ 1981. *The Orchids: Natural History and Classification.* Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, England.

_____ 1983. Classification of the Orchidaceae and their probable origin. *Telopea* **2**(4): 413-424.

_____ 1993a. *Phylogeny and classification of the Orchid Family.* Cambridge University Press.

_____ 1993b. *Field guide to the Orchids of Costa Rica and Panama.* Cornell University Press.

_____ & **C. H. Dodson.** 1960. Classification and phylogeny in the Orchidaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **47**: 25-68.

Dueñas G., H. 2003. Revisión taxonómica de los géneros de la Subfamilia Spiranthoideae (Orchidaceae) en Colombia, con sinopsis de las especies. Tesis de Maestría en Biología, línea Sistemática. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Dunsterville, G. C. K. & L. A. Garay. 1959. *Venezuelan Orchids Illustrated.* Andre Deutsch Vol. 1.

_____ 1979. *Orchids of Venezuela. An Illustrated Field Guide.* Botanical Museum of Harvard University.

Escobar, R. (Ed.). 1991. *Orquídeas Nativas de Colombia. Vol. I-IV.* Editorial Colina. Medellín.

Feldmann, P. & N. Barré. 2001. *Atlas des orchidées sauvages de La Guadeloupe. Patrimoines Naturels. Publications Scientifiques du Muséum National D'Histoire Naturelle* **48**: 1-217.

Fernández P., A. 1963. *Microspermae Orchidaceae, I. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.*

_____ 1985. *Microspermae Orchidaceae, 3. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.*

_____ 1996. *Microspermae Orchidaceae, 4. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.*

Foldats, E. 1969. Orchidaceae. En: *Flora de Venezuela. Instituto Botánico, Dirección de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas* **15** (1): 1-502.

Freudenstein, J. V. & F. N. Rasmussen. 1999. What does morphology tell us about Orchid relationships? A cladistic Analysis. *Amer. J. Bot.* **86** (2): 225-248.

Garay, L. A. 1958. *Studies in American Orchids IV.* *Bot. Mus. Leaflet* **18** (5): 186-228.

_____ 1977. Systematics of the Physurinae (Orchidaceae) in the New World. *Bradea* **2** (28): 191-208.

_____ 1978a. Orchidaceae (Cypridipodioideae, Orchidoideae, Neottioideae). In: *Flora of Ecuador* **9**: 1-305.

_____ 1978b. *Studies in American Orchids X.* *Bot. Mus. Leaflet* **26** (1): 1-38.

_____ 1980. A generic revision of the Spiranthinae. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* **28** (4): 278-425.

_____ & **H. R. Sweet.** 1974. Orchidaceae. In: Howard, R. A. (Edit). *Flora of the Lesser Antilles. Leeward and Windward Islands.* Arnold Arboretum Harvard University.

Hamer, F. 2001. Orchidaceae. In: Stevens, W. D., C. Ulloa U., A. Pool & O. M. Montiel (Eds.). *Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **85** (1-13): 1-2666.

Hoehne, F. C. 1945. Orchidaceae. En: *Flora Brasílica* **12** (2): 1-389.

- Holmgren, P.K., N.H. Holmgren & L.C. Barnet.** 1990. Index Herbariorum. Part 1: The Herbaria of the World (8 ed.). Regnum Veg. 120. New York Bot. Gard. Bronx, New York.
- Jorgensen, P. M. & C. Ulloa U.** 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador. A checklist. AAU Reports 34: 1-443.
- Kapuler, A. & V. Hascall.** 1965. Orchids of New Granada.
- Lindley, J.** 1840. The Genera and Species of Orchidaceous plants. Ridways, Piccadilly. London.
- Luteyn, J. L.** 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Mem. New York Bot. Gard. 84.
- Mansfield, R.** 1937. Über das System der Orchidaceae. Blumea, Suppl. 1: 25-37.
- Morales, L. G.** 1979. Revisión de las especies Colombianas del Género *Pterichis*, Orchidaceae. Tesis de grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- _____ 1986. El género *Pterichis* en Colombia. Orquideología 16 (3): 53-79.
- Ormerod, P.** 2002. Taxonomic changes in Goodyerinae (Orchidaceae, Orchidoideae). Lindleyana 17 (4): 189-238.
- _____ 2005. Studies of Neotropical Goodyerinae (Orchidaceae). Harvard Pap. Bot. 9 (2): 391-423.
- _____ 2007. Studies of Neotropical Goodyerinae (Orchidaceae) 2. Harvard Pap. Bot. 11(2): 145-177.
- Ortiz V., P.** 1979. Orquídeas de Colombia. Primera Edición. Corporación Capitalina de Orquideología. Santafé de Bogotá.
- _____ 1995. Orquídeas de Colombia. Segunda Edición revisada y aumentada. Corporación Capitalina de Orquideología. Santafé de Bogotá.
- _____ 2001. Microspermae Orchidaceae. V. Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. Ediciones Cultura Hispánica. Madrid.
- Pfizer, E.** 1888-1889. Orchidaceae. In: Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien II, 4: 52-224.
- Pridgeon, A.L., P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen.** 2003. Genera Orchidacearum III: Orchidoideae (Part 2), Vanilloideae. Oxford University Press, New York. 400 págs.
- Reichembach, H. G.** 1884. Über das System der Orchideen. Bull. Cong. Int. Bot. Hort. St. Petersburg: 39-58.
- Renz, J.** 1948. Beiträge zur Kenntnis der süd- und zentralamerikanischen Orchideen. I. Orchidaceae-Cranichidinae. Candollea 11: 243-276.
- Rutkowski, P., J. Mytnik & D. L. Szlachetko.** 2004a. New Taxa and new combinations in Mesoamerican Spiranthinae (Orchidaceae, Spirantheae). Ann. Bot. Fennici 41: 471-477.
- _____ 2004b. New Taxa and new combinations in Mesoamerican Stenorrhynchidinae (Orchidaceae, Spirantheae). Ann. Bot. Fennici 41: 479-489.
- Salazar, G.A.** 2003. Subtribe Spiranthinae, pp. 164-278, in: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb & M.W. Chase (eds.), Genera Orchidacearum. Royal Botanic Garden Kew.
- Schlechter, R.** 1920a. Versuch einer Systematischen Neuordnung der Spiranthinae. Beih. Bot. Centralbl. 37: 317-454.
- _____ 1920b. Die Orchideenfloren der Sudamerikanischen Kordillerenstaaten, II. Colombia. Fedde Repert. 7: 1-301
- _____ 1926. Das System der Orchidaceen. Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem 9 (88): 563-591.
- Schneider, M.** 1953. El Género *Cranichis* (Orchidaceae) en Colombia. Caldasia 6 (27): 11-18.
- _____ 1955. El Género *Gomphichis*. Caldasia 7 (33): 247-257.
- _____ 1960. Contribución al conocimiento de las orquídeas colombianas: Cranichidinae - Tercera parte. Caldasia 8 (39): 401-424.
- Schweinfurth, C.** 1951. Orchidaceae. In: Botanical Exploration in Venezuela - I. Fieldiana Bot. 28: 167-203.
- _____ 1958. Orchidaceae, Orchids of Peru. Fieldiana, Botany. 30 (1): 1-260.
- _____ 1970. First Supplement to the Orchids of Peru. Fieldiana, Bot. 33: 1-80.
- Szlachetko, D. L.** 1992. Notes on Eurystyles (Orchidaceae), with a description of a new species from Mesoamerica. Fragm. Flor. Geobot. 37 (1): 13-19.
- _____ 1994a. Genera and species of the subtribe Spiranthinae (Orchidaceae). 10. Lyroglossa. Fragm. Flor. Geobot. 39 (1): 121-127.
- _____ 1994b. *Eurystyles crocodilus* Szlach. (Orchidaceae) a new species from Brazil. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 16, sect. B, Adansonia 1: 103-104.
- _____ 1995. Systema Orchidaliium. Fragm. Flor. Geobot. Supplementum 3. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. Kraków.
- _____ 1996. Studies on Spirantheae (Orchidaceae): I. Varia. Fragm. Flor. Geobot. 41 (2): 845-863.
- _____ 2000. Gynostemia Orchidaliium I. Apostasiaceae, Cypripediaceae, Orchidaceae (Thelymitroideae, Orchidoideae, Tropidoideae, Spiranthoideae, Neottioideae, Vanilloideae). Acta Botanica Fennica 169: 1-380.
- Vermeulen, P.** 1966. The System of the Orchidales. Acta Botanica Neerlandica 15: 224-253.
- Williams, L. O.** 1951. The Orchidaceae of Mexico. Ceiba 2: 1-321.

Recibido el 22 de octubre de 2005

Aceptado para su publicación el 1° de febrero de 2007

NOVEDADES COROLÓGICAS EN *SLOANEA* (ELAEOCARPACEAE) PARA COLOMBIA

por

Leonardo Palacios Duque¹ & José Luis Fernández Alonso²

Resumen

Palacios Duque, L. & J.L. Fernández Alonso: Novedades corológicas en *Sloanea* (Elaeocarpaceae) para Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 29-39, 2007. ISSN 0370-3908.

Se presentan los primeros registros de *Sloanea parvifructa*, *S. picapica*, *S. pittieriana* y *S. zuliaensis* (Elaeocarpaceae) para Colombia y se complementa la descripción original de *S. parvifructa*, al darse a conocer sus flores.

Palabras clave: Flora de Colombia, Antioquia, Chocó, Valle, Elaeocarpaceae, *Sloanea*.

Abstract

Sloanea parvifructa, *S. picapica*, *S. pittieriana* and *S. zuliaensis* (Elaeocarpaceae) are recorded for the first time in Colombia and the original description of the *S. parvifructa* is completed by adding its floral features.

Key words: Flora of Colombia, Antioquia, Chocó, Valle, Elaeocarpaceae, *Sloanea*.

Introducción

Durante las últimas dos décadas la exploración botánica se ha intensificado en los departamentos de Antioquia, Chocó y Valle, por parte de botánicos de herbarios de la zona (CHOCÓ, CUVC, HUA, JAUM, y MEDEL) en colaboración con personal del Missouri Botanical Garden (MO). Esto ha permitido obtener una mejor caracterización florística de estos departamentos, además de las numerosas colecciones efectuadas, la des-

cripción de muchas novedades taxonómicas y el hallazgo de algunas especies que en algún momento se consideraban restringidas a apartadas regiones de países vecinos. Un ejemplo es el género *Sloanea* L. (Elaeocarpaceae), que cuenta con cerca de 143 especies, distribuidas en los trópicos y subtropicos, excepto en África continental; las 93 especies neotropicales se distribuyen desde México hasta el sur de Brasil y algunas islas del Caribe (Smith 1998, 2001); de estas, se considera que al menos 30 crecen en Colombia. En esta contribución,

¹ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia & Grupo de Investigación en Biosistemática, Universidad Tecnológica del Chocó "Diego Luis Córdoba". lepduque@unal.edu.co; lepduque@yahoo.es

² Instituto de Ciencias Naturales, Apart. 7495. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. jlfernandeza@unal.edu.co

como resultado del estudio de este género en los herbarios antes mencionados, se describen e ilustran cuatro especies no previamente conocidas para Colombia y poco documentadas en la literatura taxonómica.

Materiales y Métodos

Se estudiaron aproximadamente 120 colecciones, depositadas en los herbarios CAUP, CHOCO, CUVC, HUA, JAUM, MEDEL. Además se han realizado salidas de campo en los alrededores del municipio de Quibdó (Chocó), en donde se encontró una de las especies aquí presentadas. La terminología de las estructuras está basada en los términos propuestos por **Font Quer** (1993) y la delimitación infragenerica e identificación de las especies de *Sloanea*, se realizó con base en **Smith** (1954). En cuanto a las descripciones originales y tipos nomenclaturales de las especies aquí tratadas, se tuvieron en cuenta las siguientes bases de datos "International Plant Name Index Query (www.ipni.org), Missouri Botanical Garden (www.mobot.org opción TROPICOS), New York Botanical Garden (www.nybg.org, opción Virtual Herbarium) y el United States National Museum, Washington (<http://rathbun.si.edu/botany/types/>).

Resultados y Discusión

Se presentan a continuación cuatro nuevos registros del género *Sloanea* L. (Elaeocarpaceae) para Colombia, todas las especies presentan datos sobre tipificación, sinonimia, etimología, distribución, ecología y comentarios sobre las afinidades taxonómicas.

1. *Sloanea parvifructa* Steyerl. Ann. Missouri Bot. Gard. 75 (4): 1579. 1988. **TIPO:** BRASIL (near Venezuelan border). Serra da Neblina, Río Negro, Río Cauaburi, Río Maturacá, between Missão Salesiana and Serra Pirapucú, 800 – 1000 m, 23 Jan. 1966, *Nilo T. Silva & Umbelino Brazão 60865* (Holótipo: NY – imagen digital!; Isótipo: MO – imagen digital!). Figuras 1 y 2.

Etimología: El epíteto específico hace referencia al tamaño de los frutos.

Árbol de 12-30 m de alto; 12-37.4 cm de DAP (*D. Sánchez et al.* 3564; 3754); ramitas moderadamente delgadas 2.5-5.5 mm de diámetro, finamente pubescentes hacia el ápice o parcialmente glabras. Hojas alternas o menos frecuentemente opuestas; estípulas triangulares, pequeñas, tempranamente caducas, 0.5 mm de longitud, 0.5 mm de ancho; pecíolos (1.0) 1.5-2.7 cm de longitud, densamente pubérulos o glabros con la madurez, lisos en las hojas jóvenes, fuertemente estriados en las maduras,

teretes; lámina foliar 8.5-19 cm de longitud, 4.5-7 cm de ancho, obovada-espátulada, haz y envés glabros, ápice redondeado a ampliamente obtuso, base aguda, margen repando o entero; 7-8 pares de nervios secundarios a cada lado, nervio principal y secundarios más oscuros que el resto de la lámina, nervio principal visible, adelgazándose hacia el ápice tanto en la haz como en el envés, nervios secundarios visibles en la haz pero débilmente resaltados en el envés, completamente glabros, ascendentes en un ángulo de 50-60°. Inflorescencias racemosas ubicadas sobre las ramitas más jóvenes, racimos básicos de 3-7 flores; eje primario anguloso a cuadrangular, 1.4-1.9 cm de longitud, 1-2 mm de diámetro, finamente pubescente; pedicelos delgados, 3-4 mm de longitud, 0.5-1 mm en diámetro, cuadrados, finamente pubescentes; brácteas pequeñas, 1 x 1 mm, ovadas y naviculares, finamente pubescentes, bractéolas ausentes.

Flores con 5-6 sépalos, cada uno de 2.5 longitud, 1.5 (-3) mm de ancho, ovados, pubescentes en la cara externa, más o menos glabros en la interna; anillo estaminal conspicuo, más ancho que el ápice del pedicelo, 2-3 mm de diámetro, pubescente; estambres numerosos, 2.1-3.0 de longitud, filamentos 1.5-2 mm de longitud, teretes, pubescentes, anteras ovado-elípticas, 1 mm de longitud, diminutamente pubescentes, dehiscentes por dos líneas laterales; ovario ovoide, 2 mm de longitud, 2.5-3 mm de diámetro, finamente pubescente; estilo 2-2.5 mm de longitud, con tricomas erectos en su base aunque pueden llegar hasta el ápice, más o menos contorto, ápice dividido en 3-4 partes. Infrutescencias racemosas laterales, con 4-5 frutos, eje fructífero 1.5-3.5 cm de longitud, 1.5-2 mm de diámetro; pedúnculos de 5-9 mm de longitud; pedicelo fructífero delgado, 5-10 mm de longitud, densamente pubérulos (cubierto con tricomas ascendentes). Cápsulas ovoides, relativamente pequeñas 1-1.7 cm de longitud incluyendo las espinas, las valvas de 9-10 mm de longitud, 7 mm de ancho; espinas moradas o púrpuras a marrones, cortas 1-3 mm de longitud, cubiertas con una fina pubescencia antrorsa. Semillas oblongas, 7 mm de longitud, 4.5 mm de diámetro.

Hábitat y distribución: En Colombia, esta especie se conoce solo por dos colecciones ambas provenientes del departamento de Antioquia, municipio de Betania, en la franja de bosque muy húmedo montano bajo, entre los 2100-2300 m, lo que representa una ampliación muy notable en el rango altitudinal de la misma [800-1000 m, **Steyermark** (1988)]. *S. parvifructa* solo se conocía por la colección tipo, realizada en Brasil en las cercanías de la frontera con Venezuela (**Steyermark** 1988).

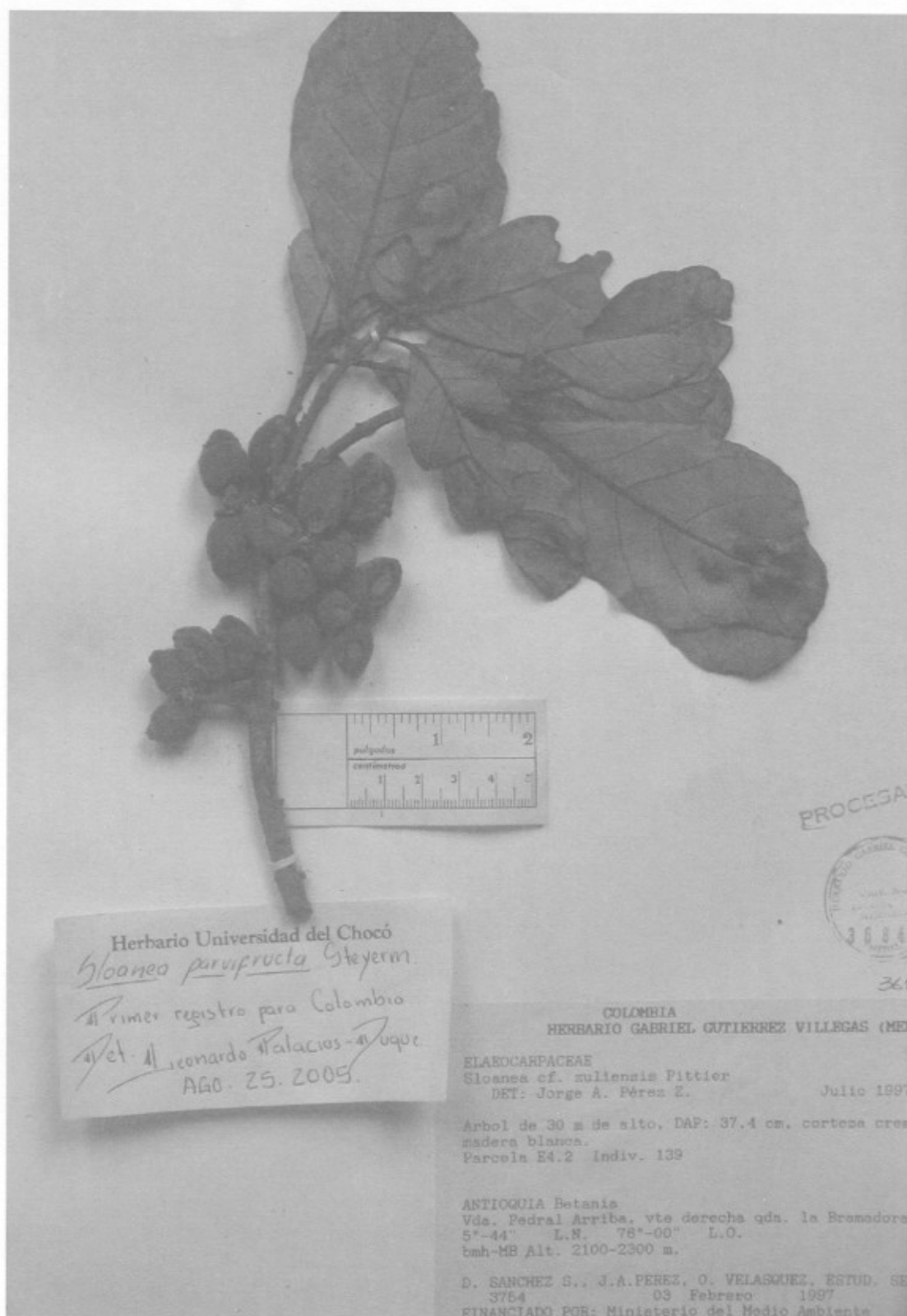


Figura 1. Detalle de una ramita fructifera de *Sloanea parvifructa* Steyer. (Sánchez et al. 3754, MEDEL).



Figura 2. Detalle de una ramita florífera de *Sloanea parvifructa* Steyer. (Sánchez et al. 3754, MEDEL).

Observaciones: Las muestras colombianas presentan variaciones frente a la colección tipo de *S. parvifructa* tales como un mayor porte (12-30 m vs 10 m), el incremento de los peciolos (escasamente pubérulos vs. densamente y diminutamente pubérulos), la longitud del eje primario de las infrutescencias (1.4-1.9 mm vs. 3-3.5 mm), el tamaño de pedicelo fructífero (3-4 mm vs. 8-10 mm) y el tamaño de las cápsulas y la coloración de las espinas (1-1.7 cm vs. 1 cm de longitud, espinas marrones vs. moradas), estas variaciones no son lo suficientemente contundentes como para proponer un taxon diferente a la especie descrita por Steyermark (1988). Al describirse por primera vez las estipulas y las flores de esta especie, esta se incluye dentro del subgénero *Sloanea* C. E. Smith sect. *Brevispicae* C. E. Smith. Dentro de esta sección *S. parvifructa*, es afín a *S. duckei* C. E. Smith de la Amazonía Brasileña, en cuanto a las láminas se refiere; no obstante difiere de esta por presentar peciolos densamente pubérulos, nervio medio pubérulo y los nervios secundarios ascendentes en un ángulo mayor; con *S. spathulata* C. E. Smith del territorio de Acre, Brasil, difiere notablemente por presentar peciolos más cortos, nervios laterales ascendentes en un ángulo mas amplio y oblicua a transversalmente unidos con los nervios terciarios, menos ramificados y menos prominentes, infrutescencias con pedicelos más largos, y espinas mucho más cortas; igualmente por el aspecto de sus cápsulas podría estar relacionada con *S. brevispina* C. E. Smith, de Colombia y Venezuela, de la cual se diferencia por el menor tamaño y forma de sus hojas; menor número de nervios secundarios y la lámina foliar completamente glabra.

En la descripción original, se cita el holótipo como depositado en el Jardín Botánico de Missouri (MO); sin embargo al observar las imágenes de los tipos, disponibles en los sitios web del Jardín Botánico de Missouri y el Jardín Botánico de New York (NY), se puede ver que el pliego depositado en este último fue designado por J. Steyermark como holótipo.

Ejemplares examinados: COLOMBIA, ANTIOQUIA: Municipio de Betania, vereda Pedral arriba, vertiente de la quebrada La Bramadora, 5°44' N, 76°00' W, 2100-2300 m, bmh - MB, 3 Feb 1997, (fl, fr) D. Sánchez et al. 3754 (MEDEL); ibidem, 3 Febrero 1997 (Estéril), D. Sánchez et al. 3647 (MEDEL).

2. *Sloanea picapica* Standley, Field Mus. Publ. Bot. 22: 89. 1940. **TIPO:** HONDURAS: Colón, Guarunta: Wisperinini Camp. Wolfgang von Hagen & Christine von Hagen 1390 (Holótipo: no localizado; Isótipos: NY- imagen digital!, F no visto). Figura 3.

Etimología: el epíteto específico hace referencia al nombre vulgar de la especie en Honduras "Pico-pico".

Árbol de 41-50 m; ramitas numerosas, café – algo grisáceas, estriadas, lenticeladas. Hojas opuestas o alternas, más o menos agrupadas hacia el extremo de las ramitas; estipulas diminutas; peciolos de 0.4-1.2 cm de longitud, parcialmente canaliculados, engrosados en ambos extremos, glabros; láminas de 3-12.5 cm de longitud, 2-4.5 cm de ancho, elípticas – ovadas o ovadas, coriáceas menos frecuente membranosas, nervio principal impreso por la haz y levemente pubescente, prominente y glabro por el envés, venas laterales impresas por la haz, 6-7 arqueadas y ascendentes, uniéndose antes de llegar al margen de la hoja; venación eucamptódroma; base subaguda-obtusa; ápice acuminado, margen entero a ligeramente ondulado. Flores no vistas. Cápsulas de 1-2 cm de longitud, 0.7-1.5 cm de diámetro, ovoides, receptáculo persistente en la base y el anillo estaminal reflexo, generalmente con 4 valvas, valvas de 1-4 mm de grueso, superficie finamente pubescentes, cubiertas con espinas rígidas, adelgazándose hacia el ápice, separadas unas de otras por 1-2 mm. Semilla una, cubierta por un arilo rojizo fuertemente unido a la calaza.

Hábitat y distribución: En Colombia esta especie se conoce solamente por tres colecciones realizadas en los departamentos de Antioquia y Chocó, creciendo principalmente en bosques muy húmedos, entre los 50-100 m de altitud. Adicionalmente se encuentra distribuida en Costa Rica, Honduras, Panamá y Nicaragua (D' Arcy, 1987, Smith 2001).

Observaciones: *S. picapica* es fácilmente distinguible por el corto tamaño de sus hojas, peciolos y cápsulas las cuales se encuentran cubiertas con espinas rígidas, y muy separadas unas de otras (2-3 mm). De acuerdo a Smith (1954), esta especie puede ser el punto de variación final del complejo de *S. guianensis* (Aublet) Bentham y consideró a *S. ptariana* Steyer., como sinónimo de esta (véase Steyermark 1988).

Nombre vulgar: "Cadillo" (*T. Varón & L. Morales 251*).

Ejemplares examinados: COLOMBIA, ANTIOQUIA: Municipio de Turbo, carretera al Tapón del Darién, sector Río León, lomas aisladas, Km 37, 26 Dic 1983, (fr), J. Brand & M. Escobar 765 (JAUM). **Chocó:** Municipio de Río Sucio, corregimiento de la Honda, vereda la Balsa, Canal Zapata, 11 Ene 1988, (fr), V. Echevarria & L. Morales 251 (HUA). Municipio de Río sucio, corregimiento de la Honda, vereda la Balsa, Canal Esteban, 8 Ene 1988, (fr), T. Varón & L. Morales 251 (MEDEL).



Figura 3. Detalle de una ramita fructífera de *Sloanea picapica* Stand. (Echevarría & Morales 251. MEDEL).

3. *Sloanea pittieriana* Steyermark, Fieldiana: Botany: 28 (2): 359. 1952. **TIPO:** VENEZUELA. Bolívar: Ptari – tepui, southeast-facing slopes, altitude 1585 – 1600 m, 10 – 11 November 1944, *J. A. Steyermark 59984* (Holótipo: F no visto; Isótipos: NY – imagen digital!, US – Imagen digital!, VEN no visto; Cotipo: NY!, F no visto). Figura 4.

Etimología: especie dedicada al botánico Henry Pittier.

Árbol 8-30 m; ramitas jóvenes tomentosas a glabras al madurar, 2-6 mm de diámetro; estípulas caducas; hojas alternas o algunas veces opuestas, pecíolos 6-9 mm de longitud, escasamente tomentosos a glabros; láminas pequeñas 3-8 (9) cm de longitud, 2-6 cm de ancho, cartáceas a subcoriáceas, elípticas a oblongas o muy oblongas a obovadas; base aguda o cuneada; ápice redondeado u obtuso, margen entero, haz y envés completamente glabros, nerviación anastomosada, 6-8 nervios laterales ascendentes en un ángulo de 50°-80°. Inflorescencias racemosas, paucifloras, 1-2 cm de longitud, axilares o terminales, pedúnculos 2.5-6 mm de longitud, finamente pubérulos, pedicelos 4-8 mm de longitud, finamente pubérulos, brácteas ovadas o muy lanceoladas a elípticas 1.5-5 mm de longitud, más o menos persistentes en las cápsulas desarrolladas; sépalos 4, de igual forma y tamaño, 3.5-4.5 mm de longitud, 2.5-4 mm de ancho, enteros, oblongos o ovado – oblongos, ápice obtuso a subagudos; estambres 15-27, filamentos pilosos, 2.5 mm de longitud; anteras ovadas, 1.2-1.5 mm de longitud, con pelos rectos; ovario 2 mm de alto, densamente hispídulo, con 4 lóculos; estilo tetrafido, 2.5-2.8 mm de longitud, glabro. Cápsulas muy pequeñas 7-9 mm de longitud, 5-6 mm de diámetro, receptáculo levemente conspicuo; espinas de 5-7 mm de longitud, rectas, cubierta con una fina pubescencia antrorsa, flexibles, prontamente caducas por lo que se puede creer que la cápsula es inermes. Semillas no vistas.

Hábitat y distribución: *S. pittieriana* es conocida en Colombia por dos colecciones realizadas en los departamentos del Chocó y Valle del Cauca, en donde crece a muy baja altitud (50-100 m) y sobre suelos de origen aluvial y asociada con algunas especies como *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.; *Protium* sp. *Gustavia* sp. *Phragmotheca* sp. *Tovomitopsis* sp. *Compsonera* sp. (a partir de *Don Faber-Langendoen, M. Monsalve & E. Rentería 373*). Esta especie solamente se conocía de la Guayana Venezolana, área de la cual se consideraba endémica (Smith & Steyermark 1998).

Ejemplares examinados: COLOMBIA, CHOCÓ: municipio de Quibdó, Barrio el Jardín, sector Los Castillos, 8 de Nov de 2005 (fl, fr) *F. García – Cossio* sin núme-

ro. **Valle:** municipio de Buenaventura, Concesión Bajo Calima, Bosque húmedo tropical, 3°50' N, 77°10' W, 27 Abr 1987 (fl, fr), *Don Faber-Langendoen, M. Monsalve & E. Rentería 373* (CUVC, MO).

4. *Sloanea zuliaensis* Pittier. Contrib. Flo. Venezuela 4 (34): 31. 1923. **TIPO:** VENEZUELA. Estado del Zulia, márgenes del Río Lora, (fl.) 13 Dic 1922, *Pittier 10930* (Holótipo: US – Imagen digital!; Isótipos: G no visto, GH no visto, NY – Imagen digital!, VEN no visto).

S. macropoda Standley, J Wash. Acad. Sci. 15: 478. 1925. **TIPO:** COSTA RICA: Bois de Boca Culebra, Litoral del Pacífico, (fr.) 21 Jan 1898, *Pittier 12168* (Holótipo: US - Imagen digital!).

S. microcephala Standley, Field Mus. Pub. Bot. 4: 152. 1929. **TIPO:** PANAMÁ: Canal Zone: Barro Colorado Island, (fl.) 6 Aug 1927, *Kenoyer 433* (Holótipo: US – Imagen Digital!; Isotipos: F no vistos). Figura 5.

Etimología: el epíteto específico hace referencia a la localidad donde fue colectado el material tipo de esta especie, en el Zulia, márgenes del Río Lora en Venezuela.

Árbol de hasta 27 m de alto, ramitas moderadamente robustas 4-6 mm de diámetro, estriadas, escasamente pubérulas, lenticeladas. Hojas alternas; estípulas 12-20 mm de longitud, 4-6 mm de ancho, lanceoladas, naviculares, finamente puberulentas, obtusas, margen ondulado a repando-dentado; pecíolos 5.5-14.5 cm de longitud, teretes, estriados, con doble pulvínulo, pubérulos; lámina 21-40 cm de longitud, 8-23 cm de ancho, ovadas a usualmente elípticas, cartáceas a subcoriáceas, nervio medio y secundarios pubérulos por el haz, prominentes y escasamente pubérulos por el envés, 12-17 pares de venas secundarias, ascendentes en un ángulo de 50°-60°, base subaguda menos frecuentemente redondeada, ápice obtuso a acuminado-obtuso o subagudo, margen irregularmente ondulado a repando-dentado. Inflorescencias axilares, 13-27.5 cm de longitud, pedicelos a manera de cimas en el final de las ramas de los racimos, pedúnculos, pedicelos y brácteas recubiertos por una pequeña pubescencia de color marrón, pedúnculos 12-26 cm de longitud, estriados, pedicelos de 5-12 mm de longitud, las brácteas se ubican por debajo de los pedicelos a unos 2 mm de longitud, deltoides a lanceoladas, obtusas, 3-10 mm de longitud, ovadas, naviculares, enteras a esparcidamente dentadas, obtusas, ocasionalmente trilobadas. Flores amarillas, fragantes, 2-3 mm de longitud, 2.5-4 mm en diámetro; pétalos fusionados en un pequeño cáliz de 4-6 lóbulos o simplemente dándole al cáliz un aspecto irregular (sin lóbulos marca-



Figura 4. Detalle de una ramita fructífera de *Sloanea pittieriana* Steyer. (Don Faber - Langedoen et al. 373 CUVCI).

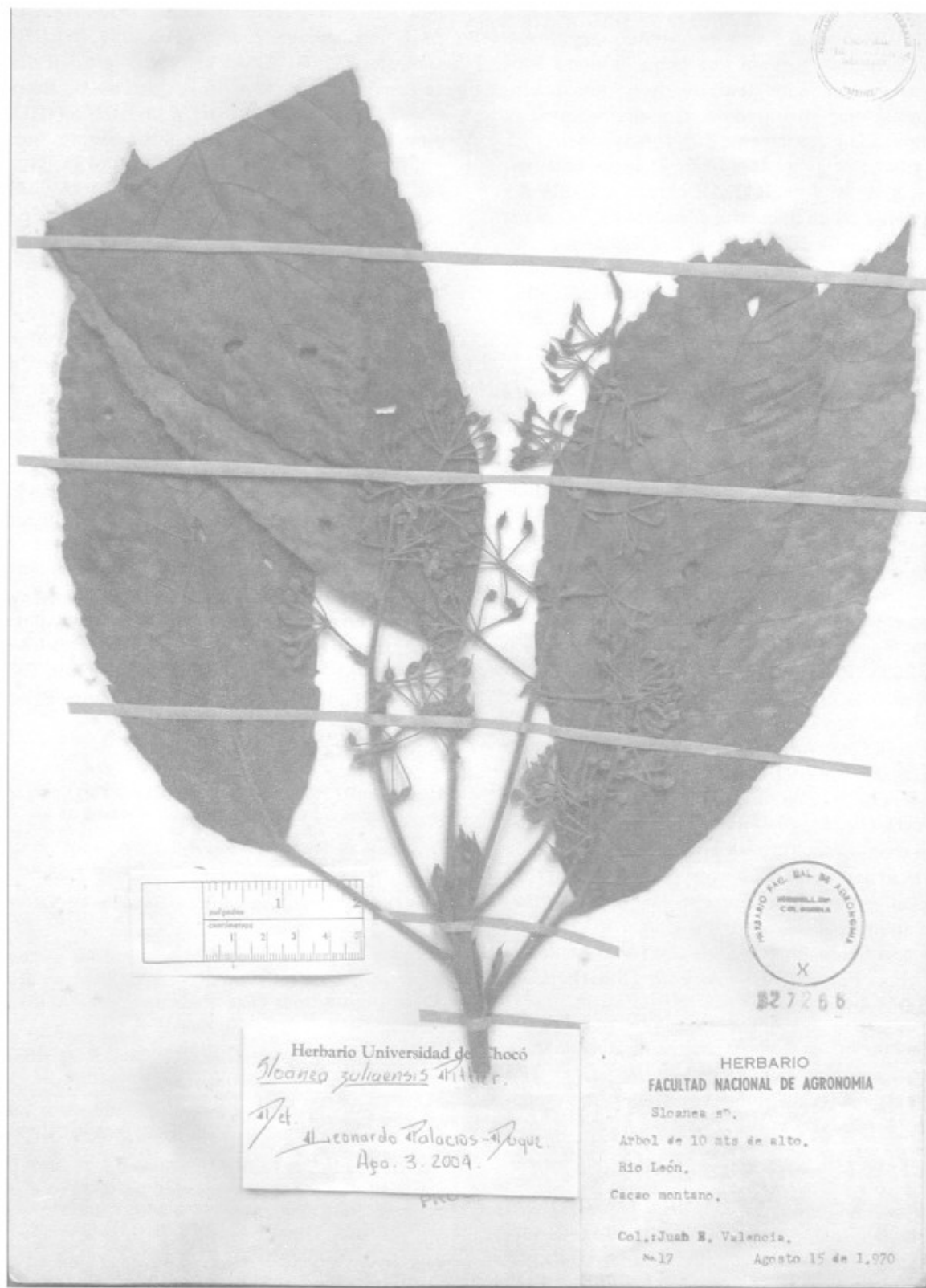


Figura 5. Detalle de una ramita florífera de *Sloanea zuliaensis* Pittier (J. B. Valencia 17, MEDEL).

dos), pubérulo por dentro y por fuera; estambres 1.5-2 mm de longitud, filamentos 0.5 mm de longitud, angulosos, glabros, en la antesis forman una pequeña masa subglobosa; pistilo 3 mm de longitud; ovario 1.5 mm de longitud, 1 mm de diámetro, ovoide, con cuatro ángulos, cuatro lóculos, fina y densamente puberulentos, estilo 1.5 mm de longitud, adelgazándose hacia el ápice, con cuatro ángulos, glabros, ápice obtuso, entero. Cápsula 2.5 cm de longitud, 2 cm en diámetro, elipsoidales, 1-2 semillas, usualmente con 4 valvas; valvas 2-4 mm de espesor, densamente cubiertas con espinas rojizas, semicurvadas, semiflexibles 2.5-3.3 cm de longitud, adelgazándose hacia el ápice, escasamente pubérulas; semillas 1-2, de 15 mm de longitud, 7 mm en diámetro, elipsoidales, casi completamente cubierta con un arilo 6-lobado, los tres lóbulos más largos son irregularmente laciniados; arilo fuertemente unido a la calaza a 1/3 de la semilla.

Hábitat y distribución: *S. zuliaensis* en Colombia se ha recolectado en el departamento de Antioquia, en donde crece desde los 20-790 m de altitud, **Smith** (1954) menciona la ocurrencia de esta especie para Colombia, pero no citó ninguna colección para el territorio colombiano, por lo cual el presente es el primer registro documentado recientemente ha sido citada como presente en el departamento del Chocó (**Forero & Gentry**, 1989; **Cárdenas**, 2003; **Rangel** 2004), pero el estudio de las colecciones citadas por estos autores no permite seguir considerando esta especie dentro de la flora chocoana, ya que la colección *Gentry 16951*, citado en la lista anotada de las plantas del Chocó **Forero & Gentry** (1989), no corresponde a esta entidad; de igual manera los números de colección *D. Cárdenas 1983 y 2285*, nombrados como *S. zuliaensis* en el Inventario del Cerro del Cuchillo Darién Chocoano, (**Cárdenas**, 2003), corresponden a *S. fragrans* Rusby, la cual es una especie con un rango de distribución más amplio desde el norte del Chocó y Antioquia hasta Bolivia. Adicionalmente *S. zuliaensis* se encuentra en Costa Rica, Panamá y Venezuela (**Smith**, C.E. 1954, 1965; **D'Arcy**, 1988).

Observaciones: *S. zuliaensis* difiere de sus congéneres por sus inflorescencias axilares muy largas (13-27.5 cm de longitud) y la forma globosa que toman sus estambres durante la antesis de la flor.

Nombre vulgar: "Cacao montano" (*Valencia 17*).

Ejemplares examinados: COLOMBIA, ANTIOQUIA: Municipio de San Luis, Autopista Medellín-Bogotá, sector Río Samaná – Río Claro, camino hacia la vereda primavera, 790 m, 13 Nov 1982, (fr), *A. Cogollo & C. C. Estrada 219* (JAUM). Municipio de Turbo, carretera Ta-

pón del Darién, sector Río León – Lomas Aisladas, Km 38, Loma mediana. 20 m, 29 Feb 1984, (fr) *J. Brand & M. González 985* (HUA, JAUM). Municipio de Turbo, carretera Panamericana, 30 – 40 km delante de Barranquillita, 60 – 70 m, 16 Nov 1983 (fr), *R. Bernal 764* (HUA). Municipio de Zaragoza, trayecto del Río Tiguí a Zaragoza, 74° 50' O, 7° 35' N, 130 – 140 m, 12 Jul 1987, (fl.), *R. Callejas, J. Betancur & F. J. Roldán 4618* (HUA). **Antioquia?:** Río León, 15 Ago 1970, *J. E. Valencia 17* (MEDEL). Sin datos (HUA).

Agradecimientos

Agradecemos al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y a la Universidad Tecnológica del Chocó, por las facilidades brindadas para el desarrollo de los estudios que actualmente se adelantan en este género, en especial a Enrique Rentería Arriaga y Tulia Sofía Rivas Lara, a Álvaro Idarraga y Ricardo Callejas (HUA), por permitir al primer autor, elaborar el listado del género *Sloanea* para el Catálogo de Plantas Vasculares de Antioquia; a Darío Sánchez (MEDEL), Ramiro Fonnegra y Francisco Javier Roldán (HUA) y Phillip Silverstone (CUVC), por el envío del material en préstamo o su colaboración durante mis visitas a sus instituciones; agradezco muy especialmente a los curadores del Herbario CHOCÓ Deivis Abadía Bonilla, Fabio García Cossio, Hamlet Valois y Yan Arley Ramos Palacios.

Bibliografía

- Cárdenas, D.** 2003. Inventario Florístico en el Cerro del Cuchillo, Tapón del Darién Colombiano. *Caldasia* 25 (1): 101-117.
- D'Arcy, W. G.** 1987. Flora of Panama: Checklist and index. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Font Quer, P.** 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Forero, E. & Gentry, A.** 1989. Lista Anotada de las Plantas del Departamento del Chocó, Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana # 10. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Palacios Duque, L.** 2004. Una nueva especie de *Sloanea* (Elaeocarpaceae) del Chocó, Colombia. *Hickenia* 3 (49): 201-204.
- _____. 2004. Dos nuevas especies de *Sloanea* (Elaeocarpaceae) del Chocó, (Colombia). *Caldasia* 26 (2): 429 - 432.
- _____. & **Fernández - Alonso, J. L.** 2005. Una nueva e interesante especie de *Sloanea* (Elaeocarpaceae) del pacífico colombiano: Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 29 (111):179 – 182.
- Rangel, O. J.** 2004. Colombia diversidad biótica IV: El Chocó Biogeográfico / Costa Pacifica. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D. C.

Smith, C. E. 1954. The new world species of *Sloanea* (Elaeocarpaceae). Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 175: 1-114.

Smith, D. A. 2001. Elaeocarpaceae. Pp. 816-820. In: W. D. Stevens, C. Ulloa-Ulloa, A. Pool & O. M. Montiel (eds.). Flora de Nicaragua. Volumen, 85. Tomo I. Monographs on Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden.

Smith, D. A. & Steyermark, J. 1998. Elaeocarpaceae. Pp. 712 -- 729. In: P. E. Berry, B. K. Holst and K. Yatskievych (eds.). Flora of

The Venezuelan Guayana. Volumen 4. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis.

Steyermark, J. A. 1988. Flora of the Venezuelan Guayana - VI. Annals of the Missouri Botanical Garden 75 (4): 1565-1586.

Recibido el 28 de noviembre de 2005

Acceptado para su publicación el 1º de febrero de 2007

MACROALGAS MARINAS AFECTADAS POR LA FLOTA DE ARRASTRE CAMARONERO EN EL MAR CARIBE DE COLOMBIA

por

Lenin Flórez-Leiva^{1*}, Luis Manjarrés-Martínez², Paúl Gómez-Canchong^{2,3},
Luis Orlando Duarte^{2,3} & Guillermo Díaz-Pulido¹

Resumen

Flórez-Leiva, L., L. Manjarrés-Martínez, P. Gómez-Canchong, L. O. Duarte & G. Díaz-Pulido: Macroalgas marinas afectadas por la flota de arrastre camaronero en el Mar Caribe de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 41-48, 2007. ISSN 0370-3908.

La pesca acompañante se ha convertido en un tema de preocupación mundial debido al impacto que las pesquerías ejercen sobre los ecosistemas marinos. Las evaluaciones de las capturas han hecho énfasis en las especies de peces e invertebrados, pero no existían estudios que evaluaran las comunidades de macroalgas afectadas por la pesca de arrastre, a pesar de que estas comunidades juegan un rol importante en la estructura y complejidad de los ecosistemas marinos. Este estudio evaluó la composición taxonómica y la biomasa de macroalgas en las capturas de 66 lances de pesca muestreados por observadores a bordo, en las zonas de pesca al norte y al sur de la desembocadura del río Magdalena, Caribe colombiano, entre julio y septiembre de 2004. Se identificaron un total de 16 taxa de macroalgas. En promedio, la biomasa de macroalgas ($0-0.15 \text{ kg.h}^{-1}$ en el norte y $0-10 \text{ kg.h}^{-1}$ en el sur) fue mayor en la zona sur y fue consistentemente menor que las biomásas de camarones y descartes en ambas zonas. La presencia de macroalgas en la captura acompañante de la flota de arrastre camaronero y la actividad pesquera ejercida continuamente durante casi cinco décadas en el Mar Caribe de Colombia, indican que es urgente implementar modificaciones en las redes para disminuir su efecto abrasivo sobre las comunidades bentónicas.

Palabras clave: Macroalgas, pesca acompañante, camarón, redes de arrastre, Mar Caribe, Colombia, perturbaciones.

1 Programa de Biología, Instituto de Investigaciones Tropicales -INTROPIC, Universidad del Magdalena, AA 1122, Santa Marta, Colombia.

2 Laboratorio de Investigaciones Pesqueras Tropicales, Universidad del Magdalena, Cra. 32 # 22-08, Santa Marta, Colombia. gieep@unimagdalena.edu.co

3 Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

* Correo electrónico: lenin.florez@gmail.com

Abstract

The bycatch from shrimp trawling has become a matter of concern due to the impact of fisheries on marine ecosystems. Several studies have emphasized the impacts of shrimp trawling on fish and invertebrates, but very little is known about the effects on seaweed communities, despite their critical role in the structure and function of marine ecosystems. In this study we assessed the taxonomic composition and biomass of seaweeds in the catches of 66 shrimp trawls sampled by observers at the fishing zones located north and south of the Magdalena river mouth, Colombian Caribbean, between July and September 2004. A total of 16 taxa of seaweeds were identified. Average seaweed biomass (0-0.15 kg.h⁻¹ north y 0-10 kg.h⁻¹ south) was higher in the south fishing zone and was consistently lower than shrimp and discard biomass in both fishing zones. The presence of macroalgae in shrimp trawl bycatch and the continuous fishing activity during almost five decades in the Colombian Caribbean stress the need to make modifications to the trawl gears to reduce negative (abrasive) effects on benthic communities.

Key words: Macroalgae, bycatch, shrimp, trawling, Caribbean Sea, Colombia, disturbances.

Introducción

La pesca acompañante hace parte de la pesca ilegal, no registrada y no regulada que se ha convertido en un tema central de la investigación pesquera a nivel mundial (Pitcher *et al.*, 2002). Se divide en dos componentes: pesca incidental y descarte. La primera corresponde a los individuos que, aunque no son objetivo de la pesquería, son utilizados, mientras que la segunda corresponde a la captura que es regresada al mar por razones económicas, legales o culturales (Alverson *et al.*, 1994). La pesca con redes de arrastre es la que más descartes produce, generando efectos perjudiciales ampliamente reconocidos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Hall, 1999). Los descartes mundiales de pesca marítima podrían alcanzar los 20 millones de toneladas anuales, lo que equivaldría al 25% de la pesca desembarcada (Alverson *et al.*, 1994). Actualmente la reducción de la pesca acompañante es política de muchos estados, así como de un creciente número de organizaciones regionales de manejo pesquero (FAO, 1999).

Entre 1986 y 1992 se efectuaron en el Mar Caribe de Colombia diferentes investigaciones con el propósito de evaluar la pesca acompañante del camarón (PAC) en la flota industrial de arrastre (García, 1984; Arboleda, 1985; Osorio, 1986; Corchuelo, 1991; Anónimo, 1992). Sin embargo, en la mayoría de los casos estas evaluaciones, además de presentar una pobre resolución taxonómica y carecer de una referenciación geográfica adecuada sólo trataron el tema del impacto en las poblaciones de peces, moluscos y crustáceos. Estudios más completos sobre la PAC en la zona norte del Mar Caribe de Colombia se han desarrollado recientemente (Viaña *et al.*, 2004; Duarte *et al.*, 2004), involucrando también a los invertebrados, pero sin evaluar la composición taxonómica de las comu-

nidades de macroalgas afectadas por la pesca de arrastre, aspecto que ha sido marginalmente documentado a nivel mundial. Sólo se conocen algunos esfuerzos para evaluar el impacto de la pesca de arrastre sobre las praderas de fanerógamas marinas de la Florida (Meyer *et al.*, 1999).

Sorprende la poca atención que se ha dado a las macroalgas bentónicas en los estudios de pesca acompañante considerando que su importancia es múltiple: contribuyen significativamente a la producción primaria de los océanos, generan hábitats complejos para numerosas especies, son un recurso económicamente importante como alimento, materia prima de productos industriales y de abonos agrícolas (Bula-Meyer, 1989; 2004). En efecto, se ha calculado que hectárea por hectárea los lechos de macroalgas y pastos marinos son el tercer ecosistema más valioso del mundo de acuerdo a los servicios que prestan, sólo superado por los estuarios y los planos inundables (Costanza *et al.*, 1997).

En el Atlántico occidental tropical y subtropical, que se extiende desde Carolina hasta el sur de Brasil, hay aproximadamente 1300 especies de algas bentónicas (Wynne, 1998). De esta diversidad se estima que en el Mar Caribe de Colombia existe un 45% de esta flora y actualmente la lista de macroalgas bentónicas en la costa Caribe de Colombia corresponde a 565 taxa incluyendo las zonas oceánicas y costeras (Díaz-Pulido, 2000; Díaz-Pulido & Díaz-Ruiz, 2003). A pesar de esta elevada diversidad, es muy poco lo que se conoce acerca de los impactos negativos de las acciones humanas sobre este recurso.

Este trabajo pretende identificar las especies de macroalgas que son afectadas por la pesca de arrastre de camarón en dos zonas de pesca del Mar Caribe de Colombia con condiciones oceanográficas diferentes, y brindar

indicios sobre los impactos pesqueros que estas comunidades soportan, aspectos que pueden servir como insumo para el desarrollo de planes integrales o ecosistémicos para el manejo pesquero.

Métodos

El área de estudio comprendió las dos grandes zonas de pesca en que se acostumbra estratificar el Mar Caribe de Colombia: zona norte y zona sur, separadas por la desembocadura del río Magdalena (Fig. 1). La zona norte se caracteriza por la presencia de eventos de afloramiento estacionales promovidos por la acción de los vientos alisios (Andrade-Amaya, 2000), mientras que la zona sur tiene una influencia importante de descargas continentales (Patiño & Flórez, 1993). Detalles sobre la climatología de las dos zonas se encuentran también en Bula-Meyer (1977), Galvis (1990), CORPES (1992) y Álvarez-León et al. (1995).

Mensualmente se realizaron campañas de pesca a bordo de buques de la flota camaronera con sede en la ciudad de Cartagena. Entre julio y septiembre de 2004 se muestrearon 34 lances de pesca en la zona norte y 32 en la zona sur (Fig. 1). Para realizar un seguimiento adecuado de la pesca acompañante se muestrearon los sitios donde nor-

malmente opera la flota. En cada lance de pesca se aleatorizó la escogencia de la red a mostrar, entre las cuatro con que cuenta cada buque. La composición en peso del camarón y de la pesca incidental fue evaluada a bordo y, siguiendo el esquema de muestreo propuesto por Pauly (1983), se extrajo al azar una quinta parte de los descartes (incluidas las macroalgas) para su análisis posterior en el laboratorio.

Las macroalgas fueron identificadas con la mayor resolución taxonómica posible empleando literatura especializada (e.g. Wynne, 1998; Littler & Littler, 2000), aunque la carencia de estructuras reproductivas dificultó esta tarea. Posteriormente, las macroalgas fueron pesadas individualmente e incluidas en una colección de referencia.

Las tasas de captura R ($\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$) de algas, fauna acompañante y camarones fueron inicialmente calculadas mediante el método del estimador de la proporción (Scheaffer et al., 1990), ya que provee estimaciones confiables, cuando tanto el numerador como el denominador poseen alta variabilidad (Ye, 2002):

$$R = \frac{\sum_{i=1}^n b_i}{\sum_{i=1}^n o_i} \quad (1)$$

donde, n es el número de lances muestreados; b_i es el peso de algas, fauna acompañante o camarones en el lance i -ésimo; y o_i es la duración del mismo.

Debido a que R es un estimador sesgado, particularmente en muestras pequeñas, se calculó posteriormente un estimador jackknife R_j (Miller, 1974), el cual remueve el sesgo de orden $1/n$:

$$R_j = nR - \frac{n-1}{n} \sum_{i=1}^n R_{-i} \quad (2)$$

$$\text{donde: } R_{-i} = \frac{\sum_{j \neq i} b_j}{\sum_{j \neq i} o_j} \quad (3)$$

Intervalos de confianza no paramétricos de R fueron derivados usando el procedimiento tipo t -student de remuestreo computacional bootstrap (Efron, 1982), el cual ha mostrado mejores resultados para la estimación de intervalos de confianza de proporciones en estudios de simulación (Choquet et al., 1999). El método considera la siguiente corrección de T cuando el tamaño de la muestra es pequeño, liberando así el requisito de que la pobla-

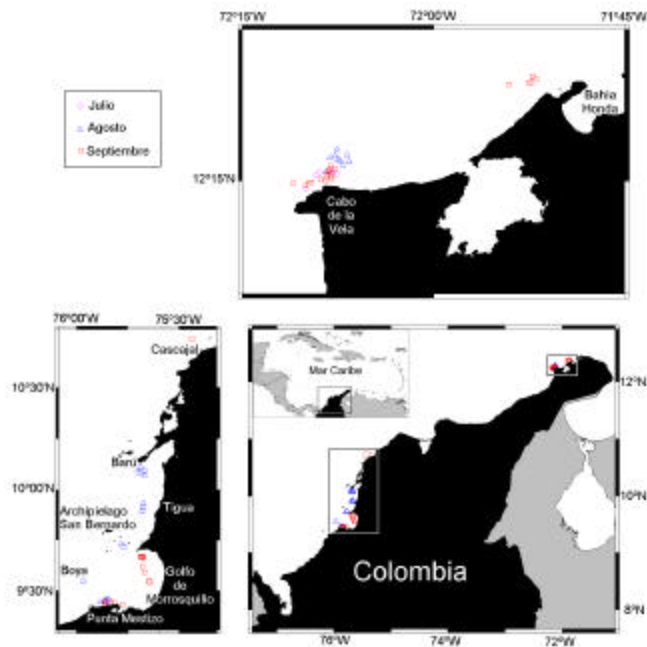


Figura 1. Ubicación de los lances y sitios muestreados en las dos zonas de pesca de arrastre del Mar Caribe de Colombia, entre Julio y Septiembre de 2004.

ción se distribuya normalmente y aproximándose a la función de distribución:

$$T = \frac{\hat{R} - R}{SE(\hat{R})} \text{ mediante la función: } T_B = \frac{\hat{R}^* - R}{SE(\hat{R}^*)} \quad (4)$$

donde, \hat{R} y $SE(\hat{R})$ son el estimador y el error estándar del parámetro de proporción R ; \hat{R}^* y $SE(\hat{R}^*)$ son el estimador y el error estándar de la proporción derivados de una muestra aleatoria de tamaño n tomada con reemplazo de la muestral original $(b_1, o_1), \dots, (b_n, o_n)$. Se calcularon un total de 10000 muestras bootstrap para el cálculo de \hat{R}^* .

El error estándar, $SE(\hat{R}^*)$, fue estimado usando el procedimiento de bootstrap doble (Shiue *et al.*, 1993), es decir, para cada muestra bootstrap, un nuevo muestreo bootstrap fue usado para calcular estimaciones de \hat{R}^{**} . 1000 nuevas muestras bootstrap fueron calculadas de cada muestra bootstrap original. Los intervalos de confianza tipo t-student de bootstrap del $(1-a)\%$ fueron:

$$\left[\hat{R} - T_B^{-1}(\alpha/2) SE(\hat{R}^*), \hat{R} - T_B^{-1}(1-\alpha/2) SE(\hat{R}^*) \right] \quad (5)$$

Resultados

En 25 de los 66 lances muestreados se registraron macroalgas dentro de la pesca acompañante. Se registró un total de 16 taxa. La zona sur presentó el menor número de especies. En ella se identificaron 5 taxa exclusivas correspondientes a 3 familias, mientras que en la zona norte se presentaron 5 taxa exclusivas pertenecientes a 4 familias. Los 6 taxa restantes fueron registrados en ambas zonas (Tabla 1).

En la zona norte los sitios de pesca que presentaron mayor número de taxa fueron Bahía Honda (4 taxa) y Cabo de la Vela (3 taxa). Punta Mestizo registró mayor número de taxa en la zona sur (3 taxa). Las macroalgas se registraron entre 13 y 60 m de profundidad en ambas zonas del Caribe colombiano (Tabla 1).

La biomasa de macroalgas registradas en los lances fue relativamente baja (0-0.15 kg.h⁻¹ en el norte y 0-10 kg.h⁻¹ en el sur) en comparación con las capturas de camarón y del resto de la pesca acompañante, con excepción de las biomásas de macroalgas registradas en Punta Mes-

Tabla 1. Macroalgas registradas en las capturas de la flota de arrastre camaronero del Mar Caribe de Colombia. Para cada zona de pesca, los sitios se ordenan de norte a sur. Bahía Honda (BH), Cabo de la Vela (CV), Cascajal (C), Barú (B), Tigua (T), Islas de San Bernardo (SB), Golfo de Morrosquillo (GM), Boya de Morrosquillo (BM), y Punta Mestizo (PM). Se incluye el rango de profundidad en que se registró cada taxón. La letra X indica presencia del taxón.

Taxa	Profundidad (m)	Norte			Sur					
		BH	CV	C	B	T	SB	GM	BM	PM
Phaeophyceae										
<i>Sargassum filipendula</i>	40-50	X	X							
<i>Sargassum polyceratium</i>	13-58				X			X		X
<i>Sargassum</i> sp.1	18-60	X	X					X		X
<i>Sargassum</i> sp.2	29	X								
<i>Sargassum</i> sp.3	14-48		X					X		
<i>Dictyopteris</i> sp.	49		X							
Rhodophyceae										
<i>Spyridia filamentosa</i>	22-34	X				X			X	X
<i>Gracilaria</i> sp.	14-50		X							X
<i>Solieria filiformis</i>	20	X								X
<i>Ceramium</i> sp.	14									X
<i>Osmundaria obtusiloba</i>	43-50	X	X							
<i>Hypnea musciformis</i>	16-43	X	X					X		
<i>Bryothamnion triquetrum</i>	40-45	X								
Clorophyceae										
<i>Caulerpa prolifera</i>	20							X		X
<i>Caulerpa mexicana</i>	23									X
<i>Caulerpa</i> sp.	20				X					

tizos (9,43 kg.h⁻¹; IC95%=3,33-20,26 kg.h⁻¹) que no difirió significativamente de las capturas de camarón (6,80 kg.h⁻¹; IC95%=5,30-8,04 kg.h⁻¹) (Fig. 2).

Las mayores biomásas de macroalgas se registraron en Punta Mestizo (9,43 kg.h⁻¹; IC95%=3,33-20,26 kg.h⁻¹) seguido del Golfo de Morrosquillo (0,361 kg.h⁻¹;

IC95%=0,17-0,61 kg.h⁻¹) con valores significativamente superiores a los demás sitios muestreados (Fig. 2). La biomasa de la fauna acompañante fue significativamente mayor en Bahía Honda (176,33 kg.h⁻¹; IC95%=121,32-242,53 kg.h⁻¹), mientras que se registraron los menores niveles de biomasa de camarones en ese sector (0,02 kg.h⁻¹; 0,00-0,06 kg.h⁻¹) (Fig. 2).

Discusión

La mayoría de las especies reportadas en este trabajo han sido registradas previamente para fondos blandos del Caribe colombiano (Taylor, 1960; Bula-Meyer & Díaz-Pulido, 1995; Díaz-Pulido, 2000; Bula-Meyer, 2001). Aunque algunas especies de algas sólo se registraron en la zona sur (*Sargassum polyceratum*, *Caulerpa prolifera*, *C. mexicana*), en tanto que otras especies sólo fueron encontradas en la zona norte (*Sargassum filipéndula*, *Dictyopteris* sp., *Osmundaria obtusiloba*, *Bryothamnion triquetrum*), estudios previos registraron todas las especies documentadas en este trabajo para todo la costa Caribe de Colombia (Díaz-Pulido & Díaz-Ruiz, 2003). Es posible que un mayor esfuerzo de muestreo hubiese podido evidenciar de mejor manera la distribución geográfica.

La alta frecuencia del genero *Sargassum* en ambas zonas de pesca, puede explicarse por el ciclo de vida libre de este tipo de algas y por los talos con flotadores o vesículas de aire que les permite flotar en la columna de agua y dispersarse en amplias distancias (Dawes, 1991). Estas características podrían reducir la vulnerabilidad de *Sargassum* a la acción de la pesca de arrastre, en comparación con especies de macroalgas que carecen de medios de flotación. La estrategia de vida y dispersión de *Sargassum* explicaría la dominancia de este género en las zonas de pesca de la flota camaronera.

Con relación a las altas biomásas de algas y camarón registradas en Punta Mestizo y en el Golfo de Morrosquillo se podría afirmar que en estas áreas las continuas descargas continentales procedentes del río Sinú, podrían constituirse en una fuente constante de nutrientes para las algas y generar un ambiente estuarino para los camarones (Molina et al., 1994; Díaz et al., 1996). Los resultados de este estudio concuerdan con las observaciones de que los camarones requieren las algas como hábitat para su crecimiento y posterior desarrollo (Sogard & Able, 1991), ya que las mayores biomásas de algas y de camarón ocurrieron en los mismos sitios de muestreo. Las menores biomásas de algas y camarón en Bahía Honda que contrastan con los elevados niveles de fauna acompañante

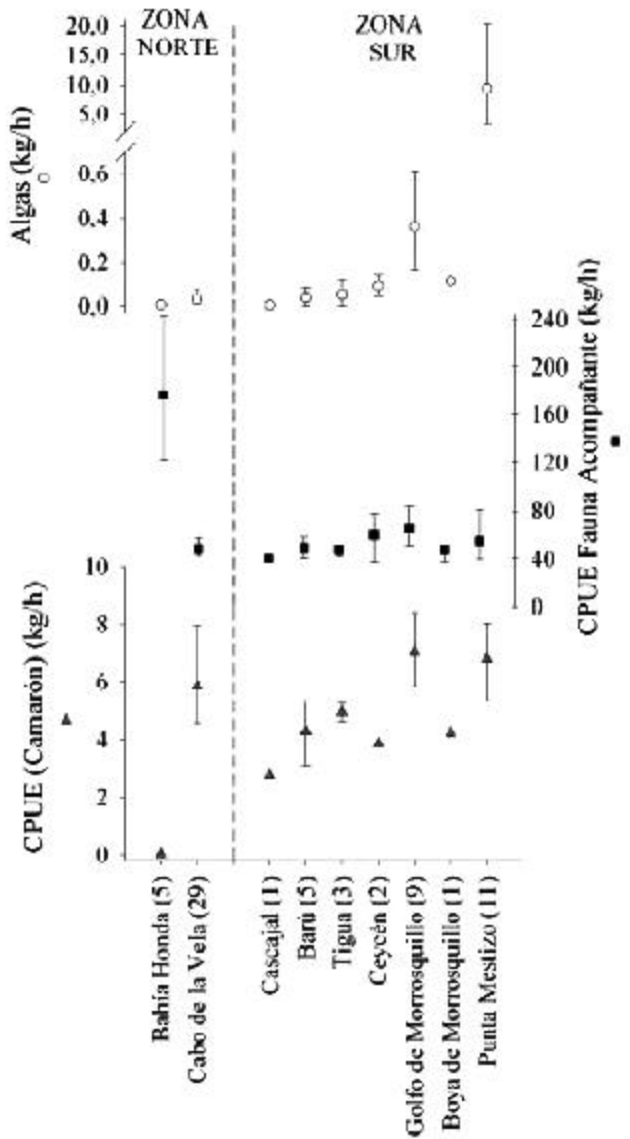


Figura 2. Tasas de captura promedio (kg.h⁻¹) de macroalgas, fauna acompañante y camarones registradas en el Mar Caribe de Colombia. Las barras indican los intervalos de confianza no paramétricos estimados mediante remuestreo computacional Bootstrap. Los sitios se ordenan de norte a sur. Abreviaturas como en la Tabla 1. Los números entre paréntesis corresponden a los lances examinados en cada caso.

registrados en ese sector concuerdan con las proporciones elevadas de fauna acompañante observadas en el norte del Mar Caribe de Colombia y en Venezuela (**Juhl & Drummond**, 1976; **Marcano & Alio**, 2000; **Duarte et al.**, 2004). En efecto, las estructuras bióticas de las capturas por la flota de arrastre de camarón en las zonas de pesca norte y sur del mar Caribe de Colombia han sido descritas como contrastantes (**Duarte & Gómez**, 2006). Sin embargo, la proporción de fauna acompañante y camarón en Bahía Honda también estaría determinada por la realización de algunos muestreos diurnos en ese sector, en los cuales hubo menores capturas de camarón por la mayor actividad (disponibilidad) nocturna que este recurso evidencia (**Duarte et al.**, 2006).

Las asociaciones que se vislumbran entre las algas, los camarones y el resto de la fauna acompañante contribuyen a la noción de que modificaciones en la abundancia y distribución de las algas promovidas por la pesca de arrastre alteraría la estructura y funcionamiento del ecosistema (**EJF**, 2003).

El deterioro del ambiente físico en los fondos marinos y el incremento de la turbidez promovido por la operación de las redes de arrastre podrían reducir crónicamente el potencial fotosintético de las plantas marinas (**Kenworthy & Haurert**, 1991). Algunos estudios sugieren que las redes de arrastre impactan negativamente las comunidades de fanerógamas (**Meyer et al.**, 1999) y de macroalgas (**Tilmant**, 1982). Es difícil establecer el grado de impacto de los arrastres de camarón sobre las macroalgas bentónicas del área estudiada. Es evidente que hay un efecto negativo inmediato por la remoción mecánica de la biomasa algal, lo cual puede generar un cambio rápido en la composición de especies algales por formas oportunistas de rápida colonización o de ciclos de vida corto. El daño parcial a los talos y la fragmentación de los mismos pueden tener impactos menores a mediano plazo, ya que la mayoría de macroalgas tienen altas tasas de crecimiento y recuperación (**Steneck & Dethier**, 1994). Los efectos de los arrastres a largo plazo son más difíciles de entender debido al poco conocimiento que se tiene de la flora algal en Colombia y a la ausencia de programas de monitoreo de las comunidades algales de las áreas afectadas.

Es claro que la actividad pesquera con las redes de arrastre no sólo afecta las comunidades de plantas marinas, sino que puede afectar también a otros organismos marinos que tienen relaciones de interdependencia con las macroalgas. Las praderas de macroalgas y de pastos marinos son hábitats para juveniles y adultos de peces e invertebrados (incluyendo los camarones), por lo cual tie-

nen un rol en la estructura y complejidad del ecosistema (**Jennings & Kaiser**, 1998). En general las redes de arrastre son un arte de pesca limitado para muestrear la abundancia de macroalgas en términos absolutos, ya que una fracción importante puede escapar a través de las mallas durante el arrastre; por tanto las estimaciones obtenidas sólo permiten comparaciones relativas entre los sitios de pesca. No obstante, el análisis de la pesca acompañante permite describir de manera relativa la comunidad de macroalgas que está siendo afectada por la actividad extractiva de la flota pesquera de arrastre camaronero del Mar Caribe de Colombia. La composición taxonómica y las tasas de captura de macroalgas que aquí se registran sugieren la necesidad de estudios que examinen en detalle el efecto de la pesca de arrastre sobre las comunidades de macroalgas en el mar Caribe de Colombia considerando la acción sostenida en el tiempo que las redes de arrastre han ejercido en la región.

Agradecimientos

A Jairo Altamar, Kennys Tejada, Javier Sánchez, Jorge Viaña, Diana González, Félix Cuello, Inger Daniels y Fabián Escobar por su contribución al trabajo de muestreo a bordo y al análisis de laboratorio. Este estudio se desarrolló en el marco del proyecto "Valoración biológico-pesquera y ecológica de la pesca industrial de arrastre camaronero e impacto de la introducción de dispositivos reductores de fauna acompañante en el mar Caribe colombiano" financiado por COLCIENCIAS (Código 1117-09-13273), Universidad del Magdalena, INCODER, Universidad Nacional de Colombia y FAO (Proyecto REBYC EP/GLO/201/GEF).

Bibliografía

- Alverson, D. L., M. H. Freeberg, J. G. Pope y S. A. Murawski.** 1994. A global assessment of fisheries bycatch and discards. FAO Fish. Tech. Paper 339, Rome, 233 p.
- Alvarez-León, R., J. Aguilera-Quiñones, C. A. Andrade y P. Nowak.** 1995. Caracterización general de la zona de surgencia en la Guajira Colombiana. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **19**(75): 679-694.
- Andrade-Amaya, C. A.** 2000. The circulation and variability of the Colombian Basin in the Caribbean Sea. Tesis Ph. D. University of Wales, Wales, 223 p.
- Anónimo,** 1992. Evaluación preliminar de la incidencia de la flota de arrastre camaronera sobre las poblaciones de tortugas marinas en el Caribe Colombiano. Informe técnico INPA, Cartagena, 19p.
- Arboleda, S.** 1985. Evaluación de la pesquería de camarones en el Caribe Colombiano. Informe técnico Inderena, Cartagena, 17p.

- Bula-Meyer, G.** 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. *An. Inv. Mar. Punta Betín*, **9**: 45-71.
- _____. 1989. Las macroalgas bénticas como recurso potencial económico en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **17**(65): 383-387.
- _____. 2001. Ecología de las macroalgas del plano arenoso contiguo al talud de los sistemas coralinos con énfasis en el Caribe. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **25**(97): 495-507.
- _____. 2004. Las macroalgas marinas en la agronomía y el uso potencial de *Sargassum* flotante en la producción de fertilizante en el archipiélago de San Andrés y providencia, Colombia. *Rev. Intropica*, **1**: 91-103.
- Bula-Meyer, G. y G. Díaz-Pulido.** 1995. Macroalgas del Banco de las Ánimas y nuevos registros para el Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, **24**: 173-183.
- Choquet D., P. L'Ecuyer y C. Lèger** 1999. Bootstrap confidence intervals for ratios of expectations. *ACM TOMACS*, **9**(4): 326-348.
- Corchuelo, M.** 1991. Informe técnico final. INPA, 64p.
- CORPES** (Concejo Regional de Planificación de la Costa Atlántica). 1992. El Caribe colombiano. Realidad ambiental y desarrollo. Cons. Reg. de planif. Costa atlántica. Santa Marta, 275 p.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Suttony y M. van den Belt.** 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**: 253-260.
- Dawes, C.** 1991. Botánica marina. Edit. Limusa. México, 672p.
- Díaz J. M., J. A. Sánchez y G. Díaz-Pulido.** 1996. Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de isla fuerte y bajo bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, **25**:87-105.
- Díaz-Pulido, G.** 2000. Vegetación marina de un sector de la plataforma continental de La Guajira Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, **29**: 27-34.
- Díaz-Pulido, G. y M. Diaz-Ruiz.** 2003. Diversity of benthic marine algae of the Colombian Atlantic. *Biota Colombiana*, **4**(2): 203-246.
- Duarte, L. O., C. B. García, J. Altamar y L. Manjarrés.** 2004. Bottom trawl bycatch of the shrimp fishery in the upwelling area off Colombia, Caribbean Sea. Current status and historical insights. En: Manjarrés, L., L.O. Duarte, C.B. García, M.I. Criales, J. Altamar, J. Viaña, P. Gómez, F. Cuello, J. Mazenet y F. Escobar. Dinámica espacio-temporal del ecosistema de afloramiento del área Bocas de Ceniza - Punta Espada (Caribe colombiano) y sus implicaciones para un régimen de pesca responsable. Informe Técnico Final. UNIMAG, COLCIENCIAS, INCODER, INPA, UNAL. Santa Marta, 24 p.
- Duarte, L. O., P. Gómez, L. Manjarrés, C. B. García, F. Escobar, J. Altamar, J. Viaña, K. Tejada, J. Sánchez y F. Cuello.** 2006. Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. *Invest. Mar. Valparaíso* **34**(1): 23-42.
- Duarte, L. O. & P. Gómez.** 2006. Asociaciones comunitarias contrastantes en la captura acompañante de una pesquería de arrastre de camarón tropical" Autores: Duarte LO y Gómez-Canchong P En: Manjarrés, L., L.O. Duarte, C. García, J. Altamar, F. Cuello, F. Escobar, P. Gómez, H. Zúñiga, J. Páramo, J. Viaña, D. Pérez, K. Tejada, J. Sánchez, N. Correa y E. Egurrola. 2006. Informe Final del Proyecto "Valoración biológico-pesquera y ecológica de la pesca industrial de arrastre camaroneo e impacto de la introducción de dispositivos reductores de fauna acompañante, en el mar Caribe colombiano". Código Colciencias 1117-09-13723. Universidad del Magdalena-Universidad Nacional de Colombia-Colciencias-INCODER, Santa Marta, 363 pp. + 2 Cd-Rom.
- Efron, B.** 1982. The jackknife, the bootstrap and other resampling plans, SIAM CMNS- Natl. Sci. Found. Monogr 38.SIAM, Philadelphia, PA.
- EJF,** 2003. Squandering the seas: How shrimp trawling is threatening ecological integrity and food security around the world. Environmental justice foundation, London, UK.
- FAO,** 1999. Report of the workshop of national coordinator of the UNEP/GEF/FAO project on reducing the impact of tropical shrimp trawling fisheries on living marine resources through the adoption of environmentally friendly techniques and practices Fisheries report no 605, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Galvis, G.** 1990. La plataforma caribeña. Caribe colombiano. Fondo FEN Colombia. Bogotá: 1-65.
- García, M.** 1984. Efectos de la pesca de arrastre sobre la fauna acompañante del camarón. Comisión de pesca para el Atlántico centro-occidental (COPACO). Inderena, Bogota, 16p.
- Hall, S. J.** 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science. Oxford, 274 p.
- Jennings, S. & M. Kaiser** 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, **34**: 201-352.
- Juhl, R & S. Drummond.** 1976. Shrimp bycatch investigation in the United States of America a status report. Investigaciones cooperativas del Caribe y regiones adyacentes – II. Simposio sobre adelantos en las investigaciones marinas en el Caribe y regiones adyacentes. FAO. Caracas. p 213-226.
- Kenworthy, W. J., & D. Haurert (eds.).** 1991. The light requirements of seagrasses: proceedings of a workshop to examine the capability of water quality criteria, standards and monitoring programs to protect seagrasses. U.S. Dep. Commer., NOAA tech. Memo. NMFS-SEFC -287, 181p.
- Littler, D. S. & M. M. Littler.** 2000. Caribbean reef plants, Offshore Graphics, Washington
- Marcano, L. & J. Alio** 2000. La Pesca de Arrastre en Venezuela: II. FONAIAP DIVULGA, <http://www.cenciap.gov.ve/publica/divulga/fd65/texto/arrastre.html>
- Meyer, D., M. Fonseca., P. Murphey., R. McMichael Jr., M. Byerly., M. Lacroix., P. Whitfield y G. Thayer.** 1999. Effects of live-bait shrimp trawling on seagrass beds and fish bycatch in Tampa Bay, Florida. *Fish. Bull.*, **971**(1): 193-199.

- Miller, R. G.** 1974. The jackknife - a review. *Biometrika*, 61:1-17.
- Molina, A., C. Molina., L. Giraldo., C Parra & P. Chevillot.** 1994. Dinámica marina y sus efectos sobre la geomorfología del Golfo de Morrosquillo. *Bol. Cient. CIOH*, 15: 93-113.
- Osorio, D.** 1986. Estimación de las capturas de camarones y fauna acompañante en el Caribe Colombiano (durante el 6 y el 12 de junio de 1986). Inderena, Cartagena, 45p.
- Patino, F & F. Flórez.** 1993. Ecología marina del Golfo de Morrosquillo. Universidad Nacional de Colombia, FEN, Bogotá. 109p.
- Pauly, D.** 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de los recursos pesqueros tropicales. *FAO Documento Técnico de Pesca*, 234: 1-49.
- Pitcher, T. J., R. Watson, R. Forrest, H. Valtysson & S. Guennette.** 2002. Estimating illegal and unreported catches from marine ecosystems: a basis for change. *Fish and Fisheries*, 3:317-339.
- Scheaffer, R. L., W. Mendenhall & L. Ott.** 1990. Elementary survey sampling (Fourth Edition). Duxbury Press, U.S.A.
- Steneck, R.S., & M. N. Dethier.** 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Shiue, W-K., C-W Xu y C. B. Rea.** 1993. Bootstrap confidence intervals for simulation outputs *J. Stat Comput. Simul.*, 45: 249-255.
- Sogard, S. M. & K.W. Able** 1991. A comparison of eelgrass, sea lettuce, macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33: 501-519.
- Taylor, W.R.** 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas, University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan
- Tilmant, J.** 1982. Observations on the impact of shrimp roller-frame trawls operated over hard-bottom communities, Biscayne Bay, Florida USA. National Park Service South Florida Research Center Report No. P-553.
- Viaña J, J.A Medina, M. Barros, L. Manjarrés, J. Altamar y M. Solano.** 2004. Evaluación de la ictiofauna demersal extraída por la pesquería industrial de arrastre en el área Norte del Caribe Colombiano en: **Manjarres, L. (Ed).** 2004. Pesquerías demersales del área norte del mar Caribe de Colombia y parámetros Biológicos-Pesqueros y poblacionales del recurso Pargo. Universidad del Magdalena, Colciencias, INPA. Santa Marta.
- Wynne, M. J.** 1998. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic first: revision *Nova Hedwigia*, 116: 1-155.
- Ye, Y.** 2002. Bias in estimating bycatch-to-shrimp ratios. *Aquat. Living Res.*, 15: 149-154.

Recibido el 4 de mayo de 2006

Aceptado para su publicación el 1° de febrero de 2007

EFFECTO DEL NITRÓGENO Y LA IRRADIANZA EN LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA DEL ANAMÚ *PETIVERIA ALLIACEA* (PHYTOLACCACEAE)

por

Juan Manuel Pérez Asseff¹, Enrique Javier Peña Salamanca¹ & Celina Torres González¹

Resumen

Pérez Asseff, J. M., E. J. Peña & C. Torres: Efecto del nitrógeno y la irradiación en la eficiencia fotosintética del anamú *Petiveria alliacea* (Phytolaccaceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 49-55, 2007. ISSN 0370-3908.

El presente estudio evaluó el efecto del nitrógeno y la irradiación sobre la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) de *Petiveria alliacea*. Los resultados mostraron que la fluorescencia disminuyó al aumentar el nivel de irradiación y al disminuir la concentración de nitrógeno. La eficiencia fotosintética fue significativamente mayor en hojas de plantas con mayor disponibilidad de nitrógeno y en ambientes parcialmente sombreados. Las curvas de luz (F-I) en función de la tasa de transporte de electrones (ETR), mostraron que las plantas bajo sombra y expuestas a bajas concentraciones de nitrógeno fueron más susceptibles a bloqueos en su ETR.

Palabras clave: Fluorescencia, fotosíntesis, estrés, nitrógeno, irradiación.

Abstract

The effect of nitrogen availability and different light regimes on the chlorophyll fluorescence and photosynthetic efficiency were evaluated in plants of Anamú (*Petiveria alliacea*, Phytolaccaceae). Chl-fluorescence in plants responded negatively with increased irradiance and lower nitrogen supply. Photochemical efficiency of photosystem II (Fv/Fm) was greater in shaded plants as well as in treatments with higher nitrogen supply. Photosynthesis-irradiance curves (P-I) expressed as electron transport rate (ETR) was higher in shaded plants as well as in plants exposed to lower nitrogen supply.

Key words: Fluorescence, photosynthesis, stress, nitrogen, irradiance.

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle A.A. 25360 Cali, Colombia. Correo electrónico: enripena@univalle.edu.co

Introducción

La evaluación de la fotosíntesis y los efectos inducidos por estrés son importantes en el análisis del desempeño de las plantas bajo condiciones naturales (Bilger, *et al.*, 1995). Se define estrés como cualquier condición ambiental que es capaz de causar cambios biológicos dañinos (Larcher, 1995; Poorter & Pérez-Soba, 2001). Algunos de los factores más comunes, sobre todo en el trópico, que producen estrés en las plantas ya sea por deficiencia o exceso, son el Nitrógeno y la irradiación lumínica. El estrés lumínico no resulta de una intensa irradiación por sí mismo, sino más bien de una absorción de luz excesiva en comparación con la utilizada en la fotosíntesis. Si tanto los límites de tolerancia como la capacidad adaptativa son excedidos, el estrés puede ocasionar daños permanentes e incluso la muerte de la planta (Larcher, 1995; Poorter, 2000; Peña *et al.*, 1999; Peña, 2004). Las plantas absorben principalmente dos formas de Nitrógeno: nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+). Las plantas que contienen una cantidad tal de nitrógeno que limita su crecimiento muestran síntomas de deficiencia que consisten en clorosis general, especialmente en las hojas más antiguas (Salisbury & Ross, 1994; Horton *et al.*, 1996; Toth *et al.*, 2002). La exposición de las plantas a altos niveles de irradiación, mayores a las del punto de saturación lumínica, produce varios efectos, incluyendo la adaptación del aparato fotosintético, conocidas como plantas resistentes al sol, las cuales exhiben características adaptativas tales como, la depoxidación de violaxantina a zeaxantina, el incremento en la emisión de calor y la fotoinhibición del aparato fotosintético (Lichtenthaler & Burkart, 1999; Peña, 1998; Cechin & De Fátima, 2004).

La fluorescencia es una de las técnicas más recientemente utilizadas para evaluar el efecto de un tipo particular de estrés sobre la actividad fisiológica de la planta (Lichtenthaler & Burkart, 1999; Del & Toivonen, 2003). La fluorescencia de la clorofila es la producción de luz que acompaña a la rápida disminución en la energía de los electrones que se encuentran en estado excitado de la clorofila. En una planta expuesta a una fuente de energía lumínica los electrones de los pigmentos son excitados por la energía incidente. Esta energía se puede utilizar para fotosíntesis o puede perderse por disipación calorífica o fluorescencia o las dos (Krause & Weis, 1991; Maxwell & Jonson, 2000). Esta técnica evalúa la fluorescencia fotosintética usando pulsos de luz fuerte (también llamados pulsos de saturación) permitiendo análisis extremadamente detallados sobre la eficiencia fotosintética *in situ*, evaluando las alteraciones del aparato fotosintético en función del transporte de electrones (ETR) y se basa en el hecho que cuando el transporte de electrones es bloqueado por algún factor

de estrés, a nivel del sitio de oxidación del agua en el PSII, los niveles de fluorescencia disminuyen (Bilger *et al.*, 1995; Gemel *et al.*, 1997; Porter, 2000).

La eficiencia fotosintética en plantas (Fv/Fm) refleja la eficiencia cuántica potencial del PSII y se usa como un indicador sensitivo de la eficiencia fotosintética de las plantas (Kooten & Snel, 1990; Del & Toivonen, 2003). La eficiencia cuántica es regulada por mecanismos de control fisiológico que optimizan el desempeño de la planta y proveen protección de los efectos dañinos de luz excesiva (Krall & Gerald, 1992; Horton *et al.*, 1996). Cerca del 3% de la energía transferida a los dos fotosistemas se pierde como emisión fluorescente (Gemel *et al.*, 1997; Del & Toivonen, 2003).

Petiveria alliacea L. conocida como Anamú, forma parte del folclor medicinal en varios países de Latinoamérica. Sus usos como analgésico y contra la sinusitis son los más conocidos, aunque también se usa como anti-pirético, vermífugo, analgésico y anti-inflamatorio. Igualmente, para acelerar y facilitar el parto y para cuidar los dientes contra las caries, fortalecer las encías y curar lesiones como llagas y maltratos por prótesis en la cavidad oral (Pérez, 1996).

El propósito del presente trabajo es evaluar el efecto del estrés lumínico y del nitrógeno en plantas de Anamú expuestas a diferentes niveles de irradiación y concentraciones de nitrógeno, utilizando como indicador fisiológico la eficiencia fotosintética (Fv/Fm). Igualmente, estimar las curvas de Fotosíntesis – Irradiación (F-I) para las plantas expuestas a diferentes tratamientos de irradiación y Nitrógeno, en función de su tasa de transporte de electrones (ETR).

Materiales y Métodos

Sinopsis de la especie: el Anamú *Petiveria alliacea* pertenece a la familia Phytolaccaceae (Orden Caryophyllales), es una planta herbácea que puede alcanzar de 0.50 a 1 m de altura. Se caracteriza por tener tallo delgado; hojas alternas, alargadas, de color verde oscuro con pequeños puntos translúcidos, con 8 a 14 cm de largo y 3 a 5 cm de ancho; flores pequeñas y blancas; espigas tenues y alargadas; frutos consistentes en una baya con casillas, pequeños y rojos. Se distribuye en potreros de climas cálidos desde cero hasta los 1 000 m s n m de los departamentos de Antioquia, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Magdalena y Tolima (Pérez, 1996).

Condiciones experimentales: se obtuvieron 45 individuos adultos a partir de una población natural de *P.*

alliacea, ubicada en la estación experimental de Biología, en la Universidad del Valle. Se empleó el sistema de cultivo hidropónico abierto o ferti-riego para la aclimatación y mantenimiento de especímenes en la estación experimental de Biología. Se trabajaron tres niveles de

irradiación utilizando diferente número de mallas polisombra y anejo acrílico. Las plantas expuestas a 100% de irradiación no tenían mallas sobre ellas, mientras que las de 20.5% y 2.6% de la irradiación solar plena, tenían 3 y 6 mallas respectivamente. La irradiación máxima esti-

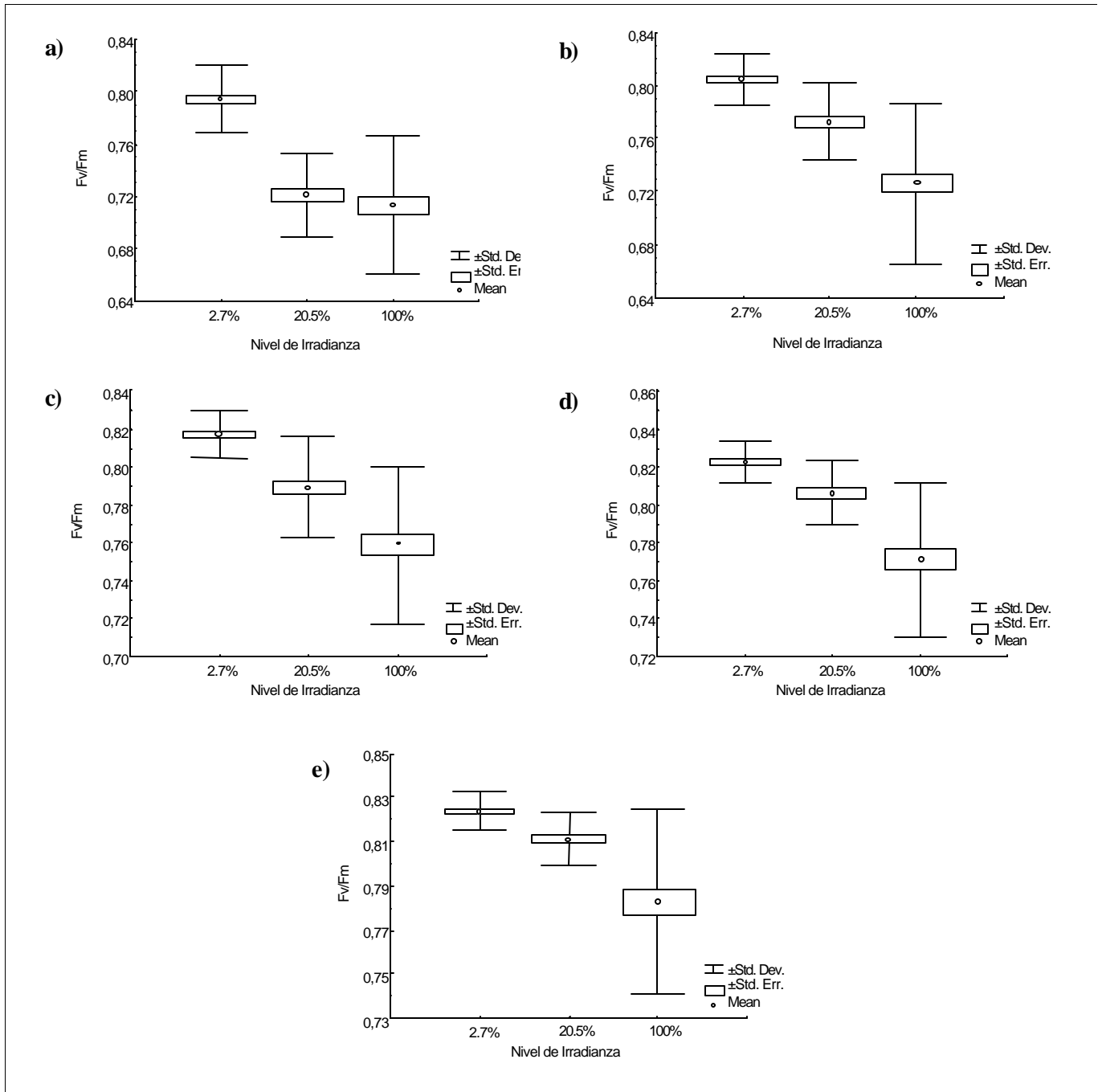


Figura 1. Comportamiento de la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) en función de la irradiación en plantas de *P. alliacea*. a) 0 ppm de nitrógeno, b) 56 ppm de nitrógeno, b) 112 ppm de nitrógeno, c) 224 ppm de nitrógeno, y d) 448 ppm de nitrógeno.

mada se determinó por mediciones realizadas al medio día con un Cuantómetro de luz modelo datalogger (Licor Inc.). Las concentraciones de nitrógeno utilizadas (0ppm, 56ppm, 112ppm, 224ppm y 448ppm) se prepararon en la solución de Hoagland (Hoagland & Arnon, 1950) modificada por Johnson *et al.*, (1957). Aproximadamente 90 mL de cada solución fue aplicada por goteo utilizando bolsas de suero. La aclimatación a los tratamientos se realizó por un periodo de 45 días.

Mediciones fisiológicas: los valores de la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) y la tasa de transporte (ETR) se determinaron utilizando un fluorómetro portátil Modelo Mini-PAM-2100 marca WALZ. Las mediciones de fluorescencia se hicieron por triplicado en 6 hojas por planta para un total de 18 datos por planta y 54 por tratamiento (n = 810). Las mediciones se realizaron en la madrugada, entre las 5:30 y 6:00 horas, con el fin de permitir la adaptación de las plantas a la oscuridad, y garantizar que todos los centros de reacción del PSII estuviesen abiertos (Krause & Weis, 1991). Se realizaron curvas fotosíntesis-irradiación (F-I) en función del ETR para cada tratamiento, incrementando la intensidad lumínica (PAR) cada 10 segundos (10, 16, 24, 38, 55, 81, 122 y 183 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Diseño experimental: se realizó un diseño completamente al azar, factorial de 3x5 y para el análisis estadístico se utilizó el programa STATISTICA, versión 5.1 de 1997, con un nivel de significancia del 95% ($p < 0.05$).

Resultados

Los valores de eficiencia fotosintética (Fv/Fm) promedio en *P. alliacea* presentaron diferencias significativas ($p < 0.01$), dependiendo de la concentración de Nitrógeno y la irradiación. El rango de valores de Fv/Fm promedio osciló entre 0.71 y 0.83, los cuales estuvieron en el rango de los valores reportados para la población natural de 0.81. Las plantas de *P. alliacea* aclimatadas a diferentes niveles de irradiación presentaron diferencias

Tabla 1. Eficiencia fotosintética promedio en *P. alliacea* para las diferentes concentraciones de Nitrógeno y niveles de irradiación.

Irradianza	Concentración de Nitrógeno				
	0 ppm	56 ppm	112 ppm	224 ppm	448 ppm
100%	0,71	0,73	0,76	0,77	0,78
20.5%	0,72	0,77	0,79	0,81	0,81
2.6%	0,79	0,80	0,82	0,82	0,82
Pn 7%	0,82				

significativas en la eficiencia fotosintética ($p < 0.05$), disminuyendo significativamente con el aumento en el nivel de irradiación ($p < 0.01$) excepto las plantas sin Nitrógeno aclimatadas a 20.5% y 100% de irradiación ($p < 0.05$) (Figura 1).

Las plantas de *P. alliacea* presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la eficiencia fotosintética (Fv/Fm), dependiendo de la concentración de Nitrógeno (Figura 2). No se observaron diferencias significativas en los valores de eficiencia fotosintética de las plantas con una disponibilidad de Nitrógeno entre 224 ppm y 448 ppm ($p < 0.05$). La tendencia general de Fv/Fm fue aumentar a medida que aumentó la concentración de Nitrógeno, con una correlación de 0.51 ($p < 0.01$).

La eficiencia fotosintética (Fv/Fm) de las plantas aclimatadas a luz solar plena (100%) presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) dependiendo de la concentración de Nitrógeno (Figura 2). Estas presentaron valores promedio de eficiencia fotosintética por debajo de 0.8 (Figura 3). Todas las plantas aclimatadas a 2.6% de irradiación presentaron valores Fv/Fm superiores a 0.8 excepto las que carecían de Nitrógeno (0 ppm, Fv/Fm = 0.79), mientras que las aclimatadas a 20.5% solo presentaron valores de Fv/Fm cercanos a 0.8 cuando la disponibilidad de Nitrógeno fue de 224ppm y 448ppm. La figura 4 ilustra las diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las curvas F-I de las plantas aclimatadas a los diferentes tratamientos. Las plantas aclimatadas a bajo nivel de irradiación (2.7 %) con una concentración de Nitrógeno entre 112 – 448 ppm presentaron disminuciones en la ETR, al incrementar la irradiación (Figura 4), en contraste con los valores de Fv/Fm observados en estos mismos tratamientos de nitrógeno.

Discusión

La disminución de la Eficiencia fotosintética (Fv/Fm) en función de la irradiación, se toma usualmente como indicador de alteración en el aparato fotosintético, a nivel de su conversión cuántica y transporte de electrones (Lichtenthaler & Burkart, 1999), resultando una disminución de la actividad fotosintética en la planta. En varios grupos de plantas, la tendencia general es una disminución de la actividad fotosintética cuando son aclimatadas a plena irradiación (Krause, 1988; He *et al.*, 1996; Peña *et al.*, 1999; Porter, 2000). Dicha disminución en los valores de Fv/Fm se debe probablemente a procesos de protección de disipación calorífica (Porter, 2000). Esta tendencia se mantuvo en plantas de *P. alliacea* aclimatadas a luz solar plena (100%) donde valores de Fv/Fm fue-

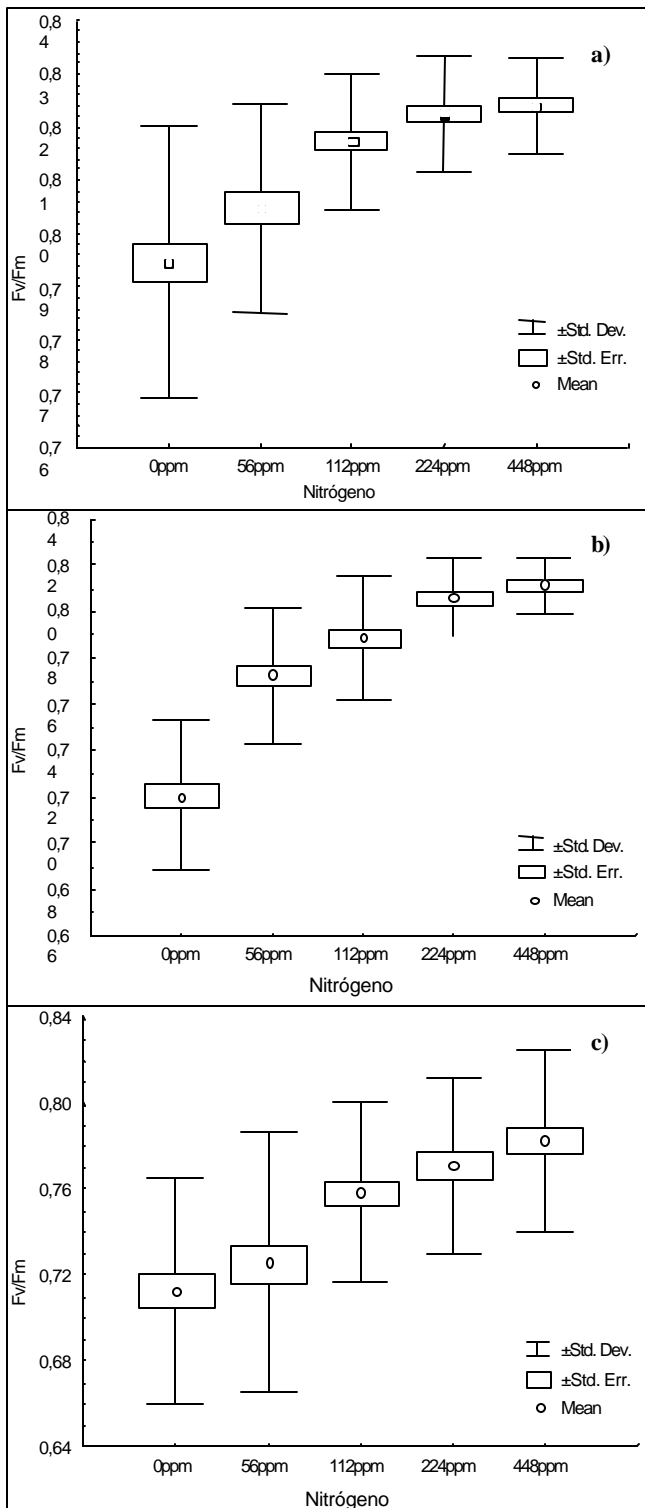


Figura 2. Comportamiento de la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) en función del nitrógeno en plantas de *P. alliacea* aclimatadas a niveles de irradiancia a) 2.7% de luz solar plena, b) 20.5% de luz solar plena y c) 100% de luz solar plena.

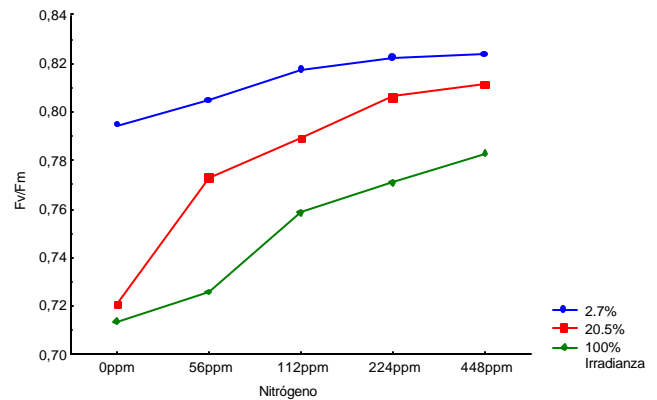


Figura 3. Comportamiento de la eficiencia fotosintética en función de la interacción entre diferentes niveles de irradiancia y nitrógeno.

ron inferiores a 0.8, indicando la preferencia de *P. alliacea* por ambientes sombreados.

Los mayores valores de eficiencia fotosintética (Fv/Fm) en función del nitrógeno coincidieron con la concentración de nitrógeno a 224 ppm, valor sugerido como la concentración óptima para los valores máximos de Fv/Fm. La eficiencia fotosintética (Fv/Fm) en función de la interacción entre la irradiancia y el Nitrógeno, se afecta cuando una planta en estrés es expuesta a altas intensidades de luz; se ha sugerido que los daños en los centros de reacción pueden ser reparados mediante la síntesis de proteína D1. Cuando la tasa de daño es equivalente a la tasa de reparación, no se observa disminución alguna en la eficiencia fotosintética (Barber, 1994; Porter, 2000). Los resultados mostraron que la eficiencia fotosintética disminuye debido a la disminución en la disponibilidad de Nitrógeno, demostrando por lo tanto la importancia del Nitrógeno para la síntesis de pigmentos y proteínas estructurales del aparato fotosintético en esta especie. Todas las plantas de sombra, incluyendo fanerógamas (Coth et al., 2002 y no vasculares (Peña, 2004) son sensibles a la luz (fotolabiles) y pueden sufrir daños incluso con exposiciones muy breves a irradiación moderada. Los resultados indicaron que entre mayor es el nivel de irradiancia, mayor disponibilidad de Nitrógeno requiere las plantas de Anamú para reparar los daños ocasionados por exceso lumínico y así alcanzar valores normales de Fv/Fm.

El patrón de las curvas ETR, señala que las plantas con menor disponibilidad de Nitrógeno son más susceptibles a presentar bloqueos en su tasa de transporte de electrones (ETR), en especial al incrementar los niveles de irradiancia (PAR). Las plantas aclimatadas a irradiancia plena (100%), con alta disponibilidad de Nitrógeno, pre-

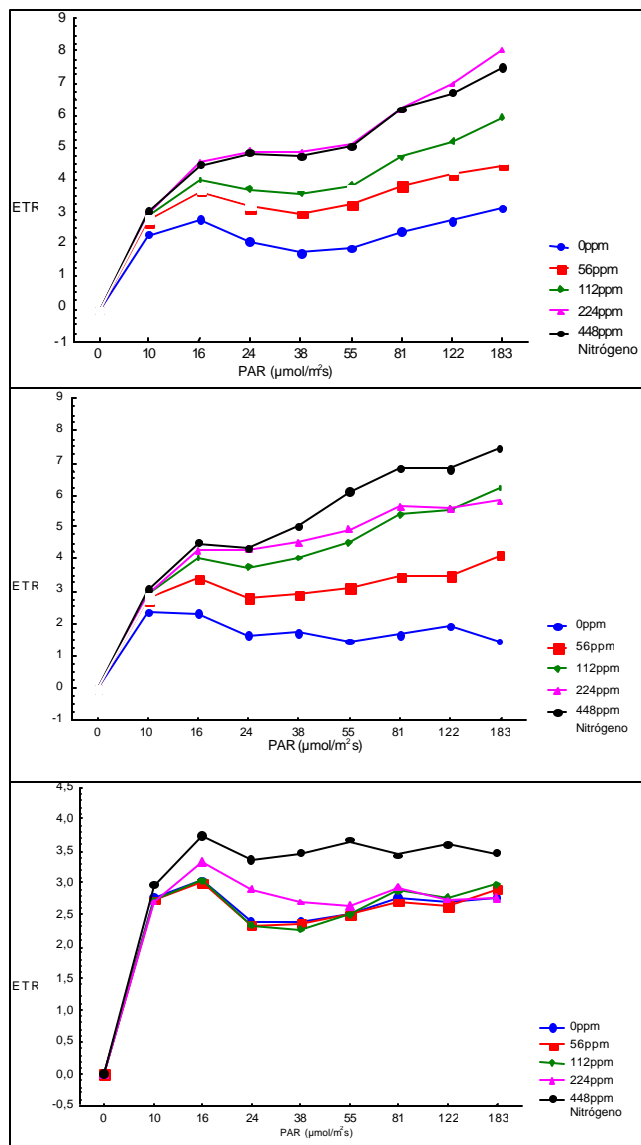


Figura 4. Curvas Fotosíntesis-Irradianza (F-I) en función de la ETR para los tratamientos con diferentes niveles de irradianza: a) Nivel alto (100% de luz solar plena), b) Nivel intermedio (20.5% de luz solar plena), y c) Nivel bajo (2.7% de luz solar plena).

sentaron sin embargo valores altos de ETR lo que se puede concluir que el flujo de electrones fotosintéticos en el Anamú se puede particionar entre la fotosíntesis y la fotorrespiración, esta última como un mecanismo para protegerse de la fotoinhibición (Krause, 1988; Toth *et al.*, 2002; Cechin & De Fátima, 2004). Para evaluar de manera exacta la cantidad de energía fotoquímica que utiliza la planta, ya sea para la asimilación de CO_2 o para la producción de O_2 , se requiere realizar mediciones simultá-

neas de fluorescencia y fijación de CO_2 en una cámara de intercambio de gases (Krall & Edwards, 1992; Del & Toivonen, 2003). Se sugiere por lo tanto que el comportamiento observado de las curvas ETR en los tratamientos, es el resultado de mecanismos adaptativos de la planta para la captura de la luz a alta irradianza. Un aumento moderado de irradianza puede reflejarse en una disminución de los valores de F_v/F_m , lo que puede traducirse en una respuesta de fotoinhibición.

De acuerdo a los resultados observados se puede concluir que el estrés de alta irradianza en las plantas afecta de manera significativa la eficiencia fotosintética (F_v/F_m). Igualmente, las plantas expuestas al efecto combinado de estrés con bajos niveles de nitrógeno, influye en las variaciones de la tasa de transporte de electrones (ETR) en plantas del Anamú. Por el contrario, plantas bajo sombra (2.7% y 20.5% de irradianza) y con una disponibilidad relativamente alta de nitrógeno (224ppm), son menos susceptibles de disminuir la eficiencia fotosintética (F_v/F_m) y por ende su tasa de transporte de electrones (ETR) en el sistema fotoquímico de la planta.

Agradecimientos

El presente estudio fue realizado en el marco del proyecto de investigación: "Metabolic responses of macrophytes exposed to environmental stress" Código 1106-09-11246, cofinanciado por Colciencias. Los autores agradecen al Departamento de Biología de la Universidad del Valle, por su apoyo logístico, en especial al Señor Dagoberto Sinisterra, jardinero de la Estación Experimental de Biología en Cali, y a la Bióloga Sandra Yamile Pulido, del Grupo de Investigación en Biología Vegetal Aplicada de la Universidad del Valle, por su colaboración en las mediciones fisiológicas.

Bibliografía

- Barber, J. 1994. Molecular basis of the vulnerability of photosystem II to damage by light. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 201-208.
- Bilger, W., U. Schreiber & M. Bock. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, **102**: 425-432.
- Cechin, I. & T. De Fátima. 2004. Effect of nitrogen supplied on growth and photosynthesis of sunflower plants grown in the greenhouse. *Plant Science* **166**: 1379-1385.
- Del, J & P. Toivonen (eds). 2003. *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology*. Kluwer academic. N.J., USA.
- Gemel, J., B. Waters-Earhart, M. R. Ellersieck, A. Asfaw, G. F. Krause, V. Puri & W. R. Lower. 1997. *Photosynthetic electron*

- transport as a bioassay. Págs 209-224 en: Wang, W., J. W. Gorsuch & J. S. Hughes. *Plants for Environmental Studies*. CRC Press LLC. New York.
- He, J., C. W. Chee & C. J Goh.** 1996. "Photoinhibition" of *Heliconia* under natural tropical natural conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant, Cell and Environment*. **19**: 1238-1248.
- Hoagland, D.R., D.I. Arnon.** 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif. Agric. Exp. Station Circ.* **347**: 1-32.
- Horton, P., A. V. Ruban & R. G. Walters.** 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. **47**: 655 - 684.
- Johnson, C.M., P. R. Stout, T.C. Broyer, A. B. Carlton.** 1957. Comparative chlorine requirements of different plant species. *Plant Soil*. **8**: 337-353.
- Kooten, V.O. & J. F. Snel.** 1990. The use of Chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* **25**: 147-150.
- Krall, J. P. & G. Edwards.** 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* **86**: 180-187.
- Krause, G. H.** 1988. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum* **74**: 566-574.
- _____ & **E. Weis.** 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annals Review Plant Physiology* **26**: 125-134.
- Larcher, W.** 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3^{ra} Edición. Springer (Ed). Alemania.
- Lichtenthaler, H. K. & S. Burkart.** 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bulgarian Journal Plant Physiology* **25** (3-4): 3-16
- Maxwell K. & Johnson, G.N.** 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Review Article. *Journal of Experimental Botany*, Vol. **51** (345): 659-668.
- Peña, E. J.** 1998. Physiological ecology of mangrover associated macroalgae in a tropical estuary. Dissertation. University of South Carolina, USA.
- _____, 2004. Ecofisiología de algas bénticas asociadas a manglar. En H. M. Cabrera (Ed) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Pontificia Universidad de Valparaíso, Chile.
- _____, **R. Zingmark & C. Nietch.** 1999. Comparative photosynthesis of two species of intertidal epiphytic macroalgae on mangrove roots during submersion and emersion. *Journal Phycology* **35**: 1206-1214
- Pérez, E.** 1996. *Plantas Útiles de Colombia*, 5^a ed. fondo FEN, Bogotá (Colombia).
- Poorter, H. N.** 2000. The role of biomasa allocation in the growth response of plants to different levels of Light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal Plant Physiology* **27**: 595-607.
- _____ & **M. Perez-Soba.** 2001. The growth response of plants to elevated CO₂ under non-optimal environmental conditions. *Oecologia* **129**: 1-20.
- Salisbury, F. B. & C. W. Ross.** 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericana. México.
- Tóth, V. R., I. Meszaros, S. Verez & J. Nagy.** 2002. Effects of the available nitrogen on the photosynthetic activity and xanthophyll cycle of maize in field. *Journal Plant Physiology* **159**: 627-634.

Recibido el 9 de junio de 2006

Aceptado para su publicación el 26 de marzo de 2007

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE POBLACIONES DE PLANTAS EN UN BOSQUE ANDINO

por

Cristián Samper K.¹ & Martha Isabel Vallejo²

Resumen

Samper, C. & M. I. Vallejo: Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 57-68, 2007. ISSN 0370-3908.

Los bosques tropicales se caracterizan por tener una alta riqueza y diversidad de especies. Existen diversas hipótesis sobre los factores que determinan el origen y mantenimiento de esta riqueza, las cuales han sido estudiadas a través de una red global de parcelas permanentes. Este es el primer estudio de gran escala sobre la estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque montano, a través de una parcela permanente establecida en la Reserva Natural La Planada (Nariño, Colombia). La parcela ha permitido el seguimiento de más de 130,000 árboles y arbustos pertenecientes a 240 especies de plantas a lo largo de cinco años. Los resultados revelan una tasa de mortalidad de plantas de 3.65%/año y una tasa de reclutamiento de 3.52% anual, mientras que el área basal y biomasa de la parcela incrementó en cerca del 5% en cinco años. Los bosques montanos de los Andes presentan una dinámica de poblaciones muy alta y tasas de crecimiento bajas comparadas con bosques tropicales en zonas bajas.

Palabras clave: Ecología, bosque andino, demografía, plantas.

Abstract

Tropical forests are characterized by having high species richness and diversity. There are several hypotheses to explain the origin and maintenance of diversity, which have been studied through a global network of plots. This is the first large scale study on the structure and dynamics of plant populations in a montane forest, through the establishment of a permanent plot at La Planada Nature Reserve (Nariño, Colombia). This plot has enabled the monitoring of more than 130,000 trees and shrubs of 240 species for five years. The results indicate that the average mortality rate is 3.65%/yr and an average recruitment rate of 3.52%/yr; the basal area and biomass increased 5% over five years. Montane forests in the Andes are more dynamic and have slower growth rates compared to lowland tropical forests.

Key words: Ecology, montane forest, demography, plants.

¹ National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. P.O. Box 37012, Washington, DC, 20013, Estados Unidos.

² Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Diagonal 27 No. 15-09, Bogotá, Colombia.

Los bosques tropicales se caracterizan por tener una alta riqueza y diversidad de especies, lo cual ha generado un gran interés por parte de biólogos en determinar los mecanismos que han llevado al origen y mantenimiento de esta alta diversidad (Richards, 1952). La mayor parte de los estudios se han centrado en comparaciones de la composición florística a lo largo de gradientes latitudinales o distintas escalas especiales (Gentry 1982). Solamente en las últimas dos décadas hemos comenzado a comprender la estructura y dinámica de estos bosques, a través del uso de parcelas permanentes de gran escala para estudiar los cambios en poblaciones a lo largo del tiempo (Hubbell & Foster 1986, Losos & Leigh 2004). Los resultados han demostrado que los bosques tropicales son ecosistemas que presentan poblaciones de plantas muy dinámicas, con altas tasas de reclutamiento y mortalidad (Hubbell & Foster 1990, Condit *et al.* 1999).

La diversidad de especies puede ser analizada a distintas escalas especiales, desde diversidad local hasta diversidad entre continentes. Uno de los factores que determinan la composición florística esta relacionada con la historia evolutiva, biogeografía e historia de la región de estudio (Crane *et al.* 1995, Morley 2000). Dentro de una misma región biogeográfica encontramos diferencias a lo largo de gradientes latitudinales, que se encuentran correlacionados con factores biofísicos como suelos o precipitación (Gentry 1982, Ashton 1997, Condit *et al.* 2002). Sin embargo, encontramos que existe una gran variación en la diversidad de especies a nivel local, lo cual lleva a preguntarse cuales son los mecanismos que determinan la coexistencia de tantas especies en un espacio reducido. Por ejemplo, los bosques del sureste Asiático puede presentar más de 1000 especies de árboles en un área menor a 50 hectáreas, la mayor parte de las cuales son poco abundantes o raras (Losos & Leigh 2004).

Se han planteado diversas hipótesis para explicar la coexistencia de especies en bosques de alta diversidad (Hubbell 2001, Wright 2002). Una de las hipótesis que más atención ha recibido plantea que la diversidad se mantiene debido a limitaciones en la dispersión de semillas y mortalidad dependiente de la densidad de semillas y plántulas (Janzen 1970). Otra hipótesis plantea que la alta diversidad se encuentra asociada con una mayor heterogeneidad de ambientes, lo cual ha llevado a una mayor especialización de las especies (Grubb 1977, Rickelms 1977). En este sentido, una de las predicciones es que la mayor diversidad debe presentar en los bosques que presentan una tasa de perturbación intermedia (Connell 1978, Tilman 1994). Estos avances teóricos han generado una serie de hipótesis que han sido estudiadas a través de una red global de parcelas permanentes a largo plazo en bos-

ques tropicales (Losos & Leigh, 2004). Este trabajo presenta los resultados de la primera parcela de gran escala establecida en un bosque tropical montano, que a la vez nos permite una comparación de la estructura y dinámica de poblaciones de plantas entre bosques de zona baja y un bosque Andino.

Metodología

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva Natural La Planada, una reserva privada fundada en 1982 por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF) y la Fundación para la Educación Superior (FES), y está ubicada en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental de los Andes, al sur occidente de Colombia muy cerca de los límites con Ecuador (1°17' N, 78°15' W). Antes de ser declarada Reserva Natural, los primeros predios que conformaron La Planada fueron utilizados para el aprovechamiento selectivo de especies maderables (e.g *Symplocos* sp, Symplocaceae; *Ocotea* spp, *Aniba* spp, Lauraceae), y la explotación de especies para producir carbón de leña (varios géneros de la familia Melastomataceae, *Otoba lehmanii*, Myristicaceae, *Alchornea* spp, Euphorbiaceae, *Billia rosea*, Hippocastanaceae, entre otras). La reserva cuenta con una alta diversidad y endemismo en la flora (Mendoza Cifuentes & Ramírez Padilla 2000).

La Reserva Natural La Planada se extiende como una depresión alargada siguiendo la dirección de la cordillera Occidental. En la región abundan las rocas diabásicas y fluvio-volcánicas del Terciario-Cuaternario. La variación en altitud de la reserva va desde 1300 hasta 2100 msnm. El relieve general lo conforman dos planicies extensas, cuatro cerros que se levantan en promedio unos 200 m sobre la planicie, y dos cañones pronunciados. Las aguas que nacen en los cerros son recogidas en numerosas quebradas que tienen un curso lento y sinuoso con pobre drenaje, creando zonas cenagosas en el área de la planicie. Estas condiciones hacen que se acumule gran cantidad de materia orgánica por la lenta descomposición del material vegetal, en contraste con las áreas más pendientes de los cerros donde se presentan derrumbes que dejan expuesta la base rocosa, favoreciendo los eventos de sucesión vegetal (Samper, 1992).

Los suelos de La Planada son derivados de materia orgánica y cenizas volcánicas como inceptisoles, saturados de Aluminio en el horizonte superficial (>60 %). Esta razón, sumada a los altos niveles de precipitación registrados (promedio ~ 4600 mm/año, hacen que los suelos de La Planada sean muy ácidos y pobres en nutrientes, por lo que se descarta la posibilidad de que hayan tenido algún tipo de aprovechamiento agrícola en épocas ante-

rios. En el horizonte superficial también se encuentran altos contenidos de carbono orgánico atribuido a las bajas temperaturas (13-23°C) y a la baja tasa de mineralización de la materia orgánica por la formación de complejos estables con la alófana –mineral resultante de la transformación de la ceniza volcánica–. La capacidad de intercambio de cationes a pH 7.0 es alta y las concentraciones de fósforo (P) y bases intercambiables (Ca, Mg, K y Na) son bajas debido a la lixiviación por acción de las aguas lluvias.

La parcela fue establecida en 1996 y se encuentra ubicada en un bosque maduro en el área mejor conservada de la Reserva. En un estudio de suelos recientemente realizado en la parcela, se encontró que la textura dominante es franco-limosa, pese a que en algunos sectores se encontraron suelos franco-arcillo-limosos, y se registró un pH promedio de 4,46 (pH max de 5,64 y pH min de 3,08). El rango de elevación de la parcela es de 1796 a 1891 msnm, aunque la mayoría cae sobre una gran platea a 1800 msnm. (Vallejo *et al.* 2004). La parcela está atravesada de oriente a occidente por la quebrada El Tejón a la que confluyen otras quebradas menores (El Oso, La Calladita, Quebrada Juntas y El Mar).

Desde el establecimiento de la parcela en 1996 se han realizado dos censos de plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 1 cm., el primero en 1997 y el segundo entre 2002 y 2003. La metodología para el establecimiento de la parcela como para la realización de los censos se basó en la metodología descrita por Condit (1998), que consiste en marcar cada tallo con una placa de aluminio numerada, luego medirlo en su diámetro a la altura del pecho con la ayuda de una cinta diamétrica o un calibrador –dependiendo del grosor del tallo–, y finalmente ubicarlo en un mapa a nivel de cada cuadrante de 20 m x 20 m. Debido a las características estructurales propias del bosque de La Planada, como la alta densidad de tallos múltiples (>1000 tallos/ha en promedio), pertenecientes a palmas y helechos arbóreos se hicieron algunas modificaciones a los métodos como los que se describen a continuación.

Tallos múltiples: Se refiere a los tallos secundarios que nacen del tallo principal por debajo de 1,30 m. Durante el censo de 1997 no se diferenciaron los tallos múltiples, es decir que aunque fueron medidos en su DAP a 1.30 m de altura, no se marcaron por separado con una placa de aluminio. En algunos casos, las medidas registradas para los tallos múltiples eran mayores que las del tallo principal, razón por la que durante el censo de 2002 se marcaron con una letra adicional a la secuencia numérica para descartar posibles errores de medición del DAP en el tallo principal, y para que en los censos futuros las medidas de los tallos múltiples sean consistentes.

Presencia de zancos o raíces fúlcreas: Se pueden desarrollar en individuos de porte pequeño, pero su presencia está a menudo asociada con individuos grandes, en cuyo caso la altura de los contrafuertes o raíces sobrepasa los 1,3 m. En estos casos el individuo fue medido por encima de 1,30 m, pero cuando los contrafuertes sobrepasaban los 6 m, como ocurría en algunos individuos de Elaeocarpaceae, el diámetro se midió a la máxima altura que alcanzaba la escalera y se registró la altura de medición en el formato de campo.

Plantas que “caminan”: Se refiere a algunas especies de plantas que cambian de posición en el mapa a través del tiempo (e.g. *Cyathea planadae*, *Chamaedorea pinnatifrons*). Esto ocurre cuando durante un censo una planta cae dentro del bosque pero se mantiene viva y empiezan a producir rebrotes, muchas veces a varios metros de distancia del sitio de ubicación original. En el siguiente censo el tallo principal de la planta ha muerto (algunas veces sin dejar rastro) y sólo quedan algunos rebrotes que no pueden ser medidos porque no alcanzan el dap mínimo o la altura de medición de 1,30 m, en nuestro caso 1 cm., por lo que la planta se considera como rebrote sin medición (OR). En el siguiente censo algunos de los rebrotes que ya han alcanzado la altura mínima para tomar el DAP, miden menos que el tallo original. Estos casos se registraron con códigos especiales para descartar eventos de disminución del DAP por errores de medición, ya que son producto de las diferentes estrategias de sobrevivencia y crecimiento que presentan algunas especies y no por errores de medición.

Plantas estranguladoras: Cuando la unión entre la planta estranguladora y el hospedero no era muy evidente, ambos se midieron por separado en el lugar donde el tronco fuera cilíndrico, teniendo cuidado de anotar la altura a la que se tomó el diámetro. Pero, cuando la unión no permitía pasar la cinta diamétrica y registrar la medida a 1,30 m, ésta se tomaba por encima de 1,30 m, en algunos casos a alturas superiores a los 5 o 6 m. También se presentaron casos aislados donde la planta estranguladora empezó a crecer como tallo independiente del hospedero y luego se adhirió a él, algunas veces por encima y otras por debajo de 1,30 m. Sin embargo, pasado algún tiempo la unión entre el huésped y el hospedero fue más notable, llegando incluso a ser bastante intrincada.

Análisis de los datos

La diversidad de plantas en la parcela fue estimada utilizando el índice Fisher's Alpha,

$$S = \alpha \ln(1 + (N/\alpha))$$

donde S es el número de especies en una muestra de N individuos y a es una constante, Fisher's alpha, que es independiente de N . (Fisher *et al.*, 1943, Hubbell, 2001).

Nosotros calculamos las tasas demográficas, definidas como las tasas constantes de crecimiento poblacional obtenidas a partir la mortalidad y de reclutamiento mediante las siguientes fórmulas:

Para la mortalidad,

$$m = [\log(N0) - \log(S)] / [time1 - time0]$$

Para el reclutamiento,

$$r = [\log(N2) - \log(S)] / [time2 - time1]$$

y para la tasa de crecimiento poblacional

$$change = [\log(Nt) - \log(N0)] / t$$

donde t es el intervalo de tiempo entre censos, $N0$ y $N1$ son los tamaños poblacionales en el censo 0 y en censo 1 respectivamente, y S es el número de sobrevivientes en el tiempo t .

Para calcular la tasa de crecimiento promedio entre los dos censos se dividió el incremento diamétrico para cada árbol entre los censos, por el intervalo de tiempo (en años) entre las fechas en que fueron medidos. Los individuos cuya tasa de crecimiento anual fue mayor a 4 cm./año o cuya tasa relativa de crecimiento anual fue menor que -5% por año, no fueron incluidos en los análisis bajo el supuesto de que estos registros representan errores en la medición.

El área basal se calcula a partir de la fórmula

$$BA = \pi * (dbh / 2000)^2$$

Donde dbh está en mm y BA es el área basal retornada en metros (recordar que $\text{área basal} = \pi * r^2$, donde r es el radio de la circunferencia).

La tasa de ganancia y de pérdida de BA por hectárea se calculó como se describe a continuación:

$$\text{Tasa de ganancia de } BA = BA \text{ gained} / \text{time} / 25$$

$$\text{Tasa de pérdida de } BA = BA \text{ loss} / \text{time} / 25$$

donde,

$$\text{time} = \text{time2} - \text{time1}$$

$BA \text{ gained} = \text{sum}(BA2 - BA)$, de los individuos que sobrevivieron + reclutas

$BA \text{ loss} = \text{sum}(BA2 - BA)$, de los individuos que murieron + rebrotes sin medida, es decir los tallos rotos por debajo de 1,3 m.

Para calcular la ganancia y la pérdida de biomasa se usó la metodología propuesta por Chave *et al.* (2005) que emplea los datos del dbh, incluidos los tallos múltiples, la densidad específica de la madera (wsg), y el tipo de bosque de acuerdo con los niveles de precipitación y los periodos de sequía durante en el año. En el caso de La Planada el bosque fue calificado como "lluvioso". Los individuos cuya tasa de crecimiento anual fue mayor a 4 cm./año o cuya tasa relativa de crecimiento anual fue menor que -5% por año no fueron incluidos en los cálculos de la biomasa bajo el supuesto de que estos registros representan errores en la medición.

Resultados

Durante el primer censo realizado al establecer la parcela se identificaron 220 especies diferentes de plantas, pertenecientes a 140 géneros y 62 familias. La curva de acumulación de especies muestra que en las primeras 10 hectáreas se habían detectado más del 90% del total de especies (Figura 1). En total se ubicaron y marcaron 113,176 tallos con un $DAP \geq 1$ cm en 25 hectáreas, para un promedio de 4527 (± 403) tallos por hectárea. Si se tienen en cuenta únicamente los tallos con un $DAP \geq 10$ cm se incluyeron 14,384 árboles, con un promedio de 575 (± 48) árboles por hectárea. El área basal estimada es de 28.99 (± 2.07) m^2 por hectárea para tallos con $DAP \geq 1$ cm y de

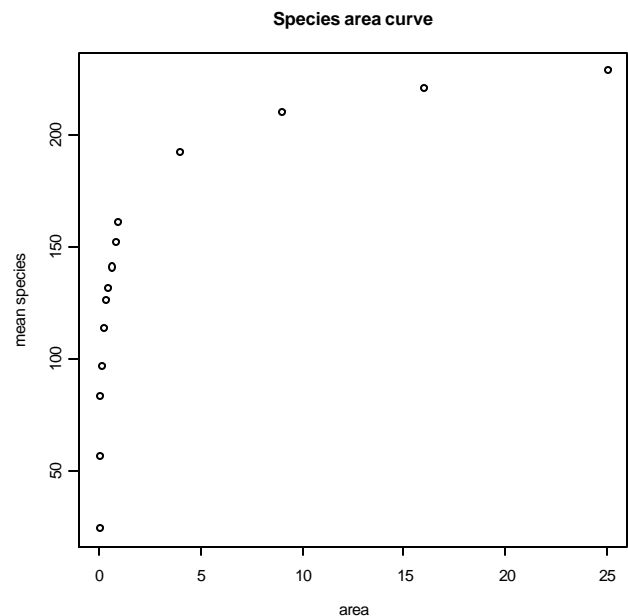


Figura 1. Curva de acumulación de especies de plantas con diámetro a la altura del pecho (DAP) = 1 cm.

23.41 (\pm 2.10) m² para los tallos con un DAP \geq 10. La biomasa estimada es de 165.33 (\pm 16.92) toneladas/ha para tallos con DAP \geq 1 cm y de 148.77 (\pm 17.34) toneladas/ha para los tallos con un DAP \geq 10.

La familia dominante en la parcela es Rubiaceae, ya que representa 39,898 tallos (35% del total). La mayor parte de estos tallos pertenecen a una especie de arbusto dominante en el sotobosque, *Faramaea coffeoides* (17,198 tallos). Otras familias dominantes incluyen Melastomataceae, Arecaceae, Cyatheaceae y Lauraceae, cada una con más del 5% del total de tallos (Tabla 1). En total las 10 familias más abundantes representan un total de 89,202 tallos, equivalentes a un 78.8% del total, mientras que 75 especies se encuentran representadas por menos de cinco individuos en la parcela. El índice de diversidad de Fisher para el primer censo es de 25.72 si se tiene en cuenta todos los tallos con DAP \geq 1 cm y de 26.89 para los tallos con un DAP \geq 10 cm.

Durante el segundo censo realizado en la parcela permanente entre 2002 y 2003 se registraron un total de 240 especies. Es interesante anotar que ninguna especie, incluyendo las especies raras con menos de 5 individuos en el primer censo, desapareció en la parcela. Es posible que parte de este incremento se relacione con algunas especies que no fueron bien identificadas durante el primer censo. Sin embargo, nueve de las especies nuevas corresponden a formas arbustivas distintivas que regularmente crecen en bosque secundario en estadios tempranos y están asociadas con claros. El número total de tallos con

Tabla 1. Número de tallos para las 10 familias de plantas más abundantes en la parcela permanente de la Reserva Natural La Planada.

Familia	No. de individuos	% total
Rubiaceae	39898	35.25
Melastomataceae	9706	8.58
Arecaceae	9647	8.52
Cyatheaceae	6825	6.03
Lauraceae	6199	5.48
Euphorbiaceae	5003	4.42
Mimosaceae	4565	4.03
Myrtaceae	3436	3.04
Myristicaceae	2040	1.80
Bombacaceae	1883	1.66

DAP \geq 1 cm disminuyó en un 7% (a 105,419) durante el mismo período. El índice de Fisher's alpha incrementó ligeramente si se tienen en cuenta todos los tallos (29.31 en 2003, comparado con 25.72 en 1997), pero si se consideran sólo los tallos \geq 10 cm. el Fisher's alpha no presentó cambios significativos. El área basal y la biomasa se incrementaron en un 5% durante el mismo periodo (Tabla 2).

El establecimiento de la parcela y marcaje de cada uno de los individuos también nos permite estimar las tasas de mortalidad, reclutamiento y crecimiento de poblaciones plantas en la parcela. De los 113,176 individuos marcados en 1997 sobrevivieron 92,156, o sea que

Tabla 2. Cambios en la estructura del bosque de La Planada entre los censos de 1997 y 2002. Los resultados se presentan para todos los tallos con un DAP = 1 cm y para árboles con un DAP = 10 cm, incluyendo el número total y el promedio (y desviación estándar) por hectárea.

	1997		2002	
	\geq 1 cm	\geq 10 cm	\geq 1 cm	\geq 10 cm
<i>Abund/Densidad</i>				
25 ha	113176	14384	105419	15019
1 ha	4527.04 \pm 403.96	575.36 \pm 48.47	4216.76 \pm 262.79	600.76 \pm 39.83
<i>Area Basal (m²)</i>				
25 ha	724.82667	578.3422	765.98579	619.3988
1 ha	28.99 \pm 2.07	23.41 \pm 2.10	30.64 \pm 1.88	24.788 \pm 2.03
<i>Biomasa (tons)</i>				
25 ha	4133.328	3719.27	4359.264	3947.028
1 ha	165.33 \pm 16.92	148.77 \pm 17.34	174.37 \pm 17.03	157.881 \pm 17.80
<i>No. spp</i>				
25 ha	220	169	240	174
1 ha	149.92 \pm 8.097	84.76 \pm 6.89	154.16 \pm 8.77	86.04 \pm 5.94
<i>Fisher's alpha</i>				
25 ha	25.72	26.89	29.31	27.61
1 ha	29.85 \pm 1.95	27.51 \pm 2.89	31.45 \pm 2.24	27.56 \pm 2.56

desaparecieron 18.6% en cinco años. En el segundo censo también se ubicaron y marcaron 20,128 individuos nuevos. Con base en estos resultados es posible estimar que la tasa anual promedio de mortalidad es de 3.65% y la tasa anual de reclutamiento del 3.52%. La tasa de mortalidad fue menor si tenemos en cuenta individuos con un DAP ≥ 10 cm, pero la tasa de reclutamiento fue similar (Tabla 3). La tasa de mortalidad varía como función del tamaño de los individuos y las clases diamétricas más pequeñas tuvieron tasas de mortalidad altas de hasta 5% anual, mientras que las clases diamétricas con DAP ≥ 10 cm mostraron tasas de mortalidad menores al 2% anual (Figura 2).

Si se tienen en cuenta las especies representadas por más de 25 individuos en ambos censos, un total de 97 especies presentaron una reducción en el número de individuos, mientras que 55 especies presentaron un incremento (Anexo 1). La reducción más drástica se presentó en *Alloplectus schultzei* (Gesneriaceae), una planta trepadora del sotobosque, seguido por *Alchornea sp.1*

Tabla 3. Resumen de la dinámica de poblaciones de plantas en la parcela según tamaño diamétrico. N representa el número total de individuos en la parcela entre ambos censos.

DAP	N	Sobreviven	Nuevos	Mortalidad (% anual)	Reclutamiento (% anual)
≥ 1 cm	133242	92156	20132	3.65	3.52
≥ 10 cm	15015	12814	2201	1.98	3.12

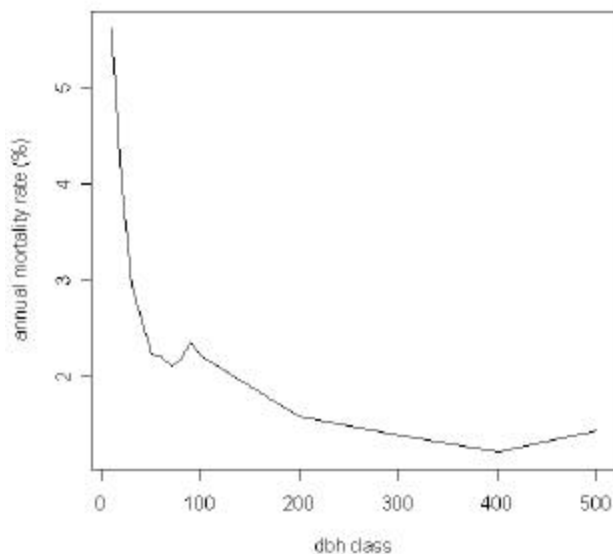


Figura 2. Tasa de mortalidad de individuos (%/año) como función del tamaño de la planta (mm DAP).

(Euphorbiaceae), *Miconia longifolia* (Meastomataceae) y *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae). En total 26 especies presentaron reducciones de más del 20% en sus poblaciones y 47 especies mostraron una reducción mayor al 10% en la parcela en cinco años. No se encontró ninguna correlación entre el tamaño de la población y las tasas de mortalidad. Los incrementos más importantes se presentaron en *Palicourea demissa* (Rubiaceae) y *Piper sp. 4* (Piperaceae). En total 11 especies presentaron incrementos mayores al 20% y 24 especies tuvieron incrementos superiores al 10% entre los dos censos.

El seguimiento de los individuos en la parcela también nos permite estimar las tasas anuales de crecimiento de cada tallo. La tasa promedio de crecimiento fue de 1.401 mm/año para todos los individuos, y de 2.678 mm/año para los individuos con un DAP ≥ 10 cm. Un análisis de la tasa promedio de crecimiento como función del diámetro muestra que los individuos de menor tamaño DAP < 10 cm. crecen menos de 1.5 mm/año, mientras que los individuos con DAP > 20 cm. crecen a tasas de 3 mm/año (Figura 3). No se encontró una relación entre la abundancia relativa de las distintas especies y la tasa de crecimiento (Figura 4). Visto a nivel de especies, encontramos que la mayoría de los arbustos de sotobosque, pertenecientes a géneros como *Palicourea*, *Faramea* y *Miconia*, dentro de las cuales se incluyen las dos especies más abundantes de la parcela (*Faramea coffeoides* y *Palicourea gibbosa*) presentaron bajas tasas de crecimiento. En el extremo opuesto, con diámetros grandes y bajas tasas de crecimiento, encontramos especies de dosel como *Sloanea sp* y *Pouteria sp*. Las especies que presentaron las mayores tasas de crecimiento pertenecen a árboles de dosel como *Vismia sp*, *Cecropia monostrachya*, *Brunellia sp*, *Trema micranta* y *Meriania sp*.

Discusión

Los bosques Andinos representan un ecosistema de alta diversidad y endemismo, principalmente de plantas epifitas asociadas con la presencia de niebla y alta humedad relativa (Uribe 1991, Churchil *et al.* 1995, Rangel, 1997). Los resultados de este trabajo demuestran que el bosque andino de La Planada presenta una alta dinámica de poblaciones de plantas, con una tasa de mortalidad promedio de 3.65% anual y una tasa de reclutamiento de 3.52% anual. Este resultado se debe principalmente a las poblaciones de arbustos del sotobosque, los cuales presentan tasas de mortalidad que pueden ser superiores al 5% anual. En muchos casos estos cambios se encuentran relacionados con daños mecánicos ocasionados por la caída de árboles y ramas, posiblemente ligados a la abun-

Anexo 1. Cambios poblacionales por especie en la parcela permanente de la Reserva Natural La Planada.
Solamente se muestran las especies con un número mayor a 25 individuos.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Alloplectus</i>	<i>Schultzei</i>	Gesneriaceae	336	45	0.13	-86.61
<i>Alchornea</i>	<i>sp_1</i>	Euphorbiaceae	95	39	0.41	-58.95
<i>Miconia</i>	<i>Longifolia</i>	Melastomataceae	1064	495	0.47	-53.48
<i>Psychotria</i>	<i>Aubletiana</i>	Rubiaceae	38	18	0.47	-52.63
<i>Blakea</i>	<i>sp_1</i>	Melastomataceae	39	19	0.49	-51.28
<i>Faramea</i>	<i>sp_5</i>	Rubiaceae	1053	546	0.52	-48.15
<i>Blakea</i>	<i>Eriocalyx</i>	Melastomataceae	102	55	0.54	-46.08
<i>Piper</i>	<i>sp_1</i>	Piperaceae	290	161	0.56	-44.48
<i>Carica</i>	<i>Microrcarpa</i>	Caricaceae	33	19	0.58	-42.42
<i>Topobea</i>	<i>Pittieri</i>	Melastomataceae	43	25	0.58	-41.86
<i>Ficus</i>	<i>Apollinaris</i>	Moraceae	31	19	0.61	-38.71
<i>Saurauia</i>	<i>Micayensis</i>	Actinidiaceae	80	50	0.63	-37.50
<i>Schefflera</i>	<i>sp_2</i>	Araliaceae	190	119	0.63	-37.37
<i>Ficus</i>	<i>sp_1</i>	Moraceae	299	192	0.64	-35.79
<i>Psychotria</i>	<i>Rufiramea</i>	Rubiaceae	29	19	0.66	-34.48
<i>Miconia</i>	<i>Minutiflora</i>	Melastomataceae	738	495	0.67	-32.93
<i>Palicourea</i>	<i>Stipularis</i>	Rubiaceae	2126	1527	0.72	-28.17
<i>Clusia</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	425	306	0.72	-28.00
<i>Henriettea</i>	<i>Ramiflora</i>	Melastomataceae	1318	959	0.73	-27.24
<i>Cordia</i>	<i>Cylindrostachya</i>	Boraginaceae	286	215	0.75	-24.83
<i>Centronia</i>	<i>Ruizii</i>	Melastomataceae	434	328	0.76	-24.42
<i>Ossaea</i>	<i>sp_2</i>	Melastomataceae	119	90	0.76	-24.37
<i>Pleurothydium</i>	<i>sp_1</i>	Lauraceae	33	25	0.76	-24.24
<i>Siparuna</i>	<i>Subscandens</i>	Monimiaceae	733	564	0.77	-23.06
<i>Ocotea</i>	<i>Hirtostyla</i>	Lauraceae	254	197	0.78	-22.44
<i>Tournefortia</i>	<i>Gigantifolia</i>	Boraginaceae	27	21	0.78	-22.22
<i>Cecropia</i>	<i>Monostachya</i>	Cecropiaceae	693	560	0.81	-19.19
<i>Geonoma</i>	<i>Undata</i>	Arecaceae	959	776	0.81	-19.08
<i>Ladenbergia</i>	<i>Macrocarpa</i>	Rubiaceae	224	184	0.82	-17.86
<i>Bathysa</i>	<i>Obovata</i>	Rubiaceae	726	603	0.83	-16.94
<i>Cyathea</i>	<i>Planadae</i>	Cyatheaceae	4939	4127	0.84	-16.44
<i>Ficus</i>	<i>Andicola</i>	Moraceae	421	352	0.84	-16.39
<i>Morus</i>	<i>Insignis</i>	Moraceae	156	131	0.84	-16.03
<i>Symplocos</i>	<i>Hiemalis</i>	Symplocaceae	88	74	0.84	-15.91
<i>Schefflera</i>	<i>Lasiogyne</i>	Araliaceae	555	467	0.84	-15.86
<i>Allophylus</i>	<i>Excelsus</i>	Sapindaceae	228	192	0.84	-15.79
<i>Inga</i>	<i>sp_1</i>	Leguminosae	923	780	0.85	-15.49
<i>Faramea</i>	<i>sp_4</i>	Rubiaceae	214	184	0.86	-14.02
<i>Alchornea</i>	<i>Triplinervia</i>	Euphorbiaceae	2031	1750	0.86	-13.84
<i>Miconia</i>	<i>sp_5</i>	Melastomataceae	907	783	0.86	-13.67
<i>Ceiba</i>	<i>Rhodostyla</i>	Bombacaceae	45	39	0.87	-13.33
<i>Faramea</i>	<i>Calyprata</i>	Rubiaceae	1724	1503	0.87	-12.82
<i>Palicourea</i>	<i>Standleyana</i>	Rubiaceae	881	770	0.87	-12.60
<i>Clavija</i>	<i>Laplanadae</i>	Theophrastaceae	48	42	0.88	-12.50
<i>Solanum</i>	<i>Nudum</i>	Solanaceae	104	91	0.88	-12.50
<i>Piper</i>	<i>Imperialis</i>	Piperaceae	154	135	0.88	-12.34
<i>Palicourea</i>	<i>Gibosa</i>	Rubiaceae	7077	6214	0.88	-12.19
<i>Ilex</i>	<i>Yurumanguinis</i>	Aquifoliaceae	74	65	0.88	-12.16
<i>Sloanea</i>	<i>sp_1</i>	Elaeocarpaceae	129	114	0.88	-11.63
<i>Ficus</i>	<i>sp_5</i>	Moraceae	35	31	0.89	-11.43
<i>Saurauia</i>	<i>Parviflora</i>	Actinidiaceae	1096	972	0.89	-11.31
<i>Ocotea</i>	<i>Floccifera</i>	Lauraceae	2245	1997	0.89	-11.05

Continuación Anexo 1.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Ocotea</i>	<i>sp_2</i>	Lauraceae	368	328	0.89	-10.87
<i>Besleria</i>	<i>solanoides</i>	Gesneriaceae	1281	1142	0.89	-10.85
<i>Styrax</i>	<i>guyanensis</i>	Styracaceae	90	81	0.90	-10.00
<i>Ocotea</i>	<i>sp_5</i>	Lauraceae	181	163	0.90	-9.94
<i>Weinmannia</i>	<i>sp_1</i>	Cunoniaceae	31	28	0.90	-9.68
<i>Beilschmiedia</i>	<i>alloiophylla</i>	Lauraceae	1385	1255	0.91	-9.39
<i>Hyeronima</i>	<i>Oblonga</i>	Euphorbiaceae	2400	2189	0.91	-8.79
<i>Meliosma</i>	<i>sp_1</i>	Sabiaceae	46	42	0.91	-8.70
<i>Billia</i>	<i>Rosea</i>	Hippocastanaceae	1701	1558	0.92	-8.41
<i>Dicksonia</i>	<i>sellowiana</i>	Cyatheaceae	167	153	0.92	-8.38
<i>Cupania</i>	<i>sp_1</i>	Sapindaceae	101	93	0.92	-7.92
<i>Cedrelinga</i>	<i>sp_1</i>	Leguminosae	78	72	0.92	-7.69
<i>Miconia</i>	<i>sp_8</i>	Melastomataceae	375	348	0.93	-7.20
<i>Miconia</i>	<i>Affinis</i>	Melastomataceae	658	613	0.93	-6.84
<i>Meriania</i>	<i>tomentosa</i>	Melastomataceae	1145	1073	0.94	-6.29
<i>Myrcianthes</i>	<i>rhopaloides</i>	Myrtaceae	57	54	0.95	-5.26
<i>Faramea</i>	<i>Coffeoides</i>	Rubiaceae	17198	16475	0.96	-4.20
<i>Guatteria</i>	<i>chocoensis</i>	Annonaceae	645	618	0.96	-4.19
<i>Nectandra</i>	<i>Lineata</i>	Lauraceae	76	73	0.96	-3.95
<i>Calatola</i>	<i>costaricensis</i>	Icacinaceae	1390	1336	0.96	-3.88
<i>Trichilia</i>	<i>sp_1</i>	Meliaceae	509	490	0.96	-3.73
<i>Aniba</i>	<i>megaphylla</i>	Lauraceae	81	78	0.96	-3.70
<i>Psychotria</i>	<i>Sylvivaga</i>	Rubiaceae	280	270	0.96	-3.57
<i>Cestrum</i>	<i>ochraceum</i>	Solanaceae	168	162	0.96	-3.57
<i>Inga</i>	<i>Ruiziana</i>	Leguminosae	1962	1893	0.96	-3.52
<i>Meriania</i>	<i>Máxima</i>	Melastomataceae	484	467	0.96	-3.51
<i>Panopsis</i>	<i>suaveolens</i>	Proteaceae	29	28	0.97	-3.45
<i>Ruagea</i>	<i>Glabra</i>	Meliaceae	89	86	0.97	-3.37
<i>Faramea</i>	<i>oblongifolia</i>	Rubiaceae	2369	2290	0.97	-3.33
<i>Dussia</i>	<i>Lehmannii</i>	Leguminosae	648	627	0.97	-3.24
<i>Pouteria</i>	<i>sp_1</i>	Sapotaceae	31	30	0.97	-3.23
<i>Couepia</i>	<i>platycalyx</i>	Chrysobalanaceae	237	230	0.97	-2.95
<i>Alchornea</i>	<i>coelophylla</i>	Euphorbiaceae	356	346	0.97	-2.81
<i>Daphnopsis</i>	<i>Anomala</i>	Thymelaeaceae	80	78	0.98	-2.50
<i>Inga</i>	<i>sp_4</i>	Leguminosae	1079	1054	0.98	-2.32
<i>Otoba</i>	<i>Lehmannii</i>	Myristacaceae	1993	1951	0.98	-2.11
<i>Pachira</i>	<i>Patinoi</i>	Bombacaceae	96	94	0.98	-2.08
<i>Myrcia</i>	<i>Fallas</i>	Myrtaceae	1358	1331	0.98	-1.99
<i>Ocotea</i>	<i>sp_3</i>	Lauraceae	256	251	0.98	-1.95
<i>Eschweilera</i>	<i>caudiculata</i>	Lecythidaceae	1260	1244	0.99	-1.27
<i>Salacia</i>	<i>Gigantea</i>	Celastraceae	855	846	0.99	-1.05
<i>Aniba</i>	<i>parviflora</i>	Lauraceae	254	252	0.99	-0.79
<i>Gymnosporia</i>	<i>Gentriy</i>	Celastraceae	132	131	0.99	-0.76
<i>Vismia</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	289	287	0.99	-0.69
<i>Prestoea</i>	<i>acuminata</i>	Arecaceae	4353	4323	0.99	-0.69
<i>Ocotea</i>	<i>camphoromoea</i>	Lauraceae	187	187	1.00	0.00
<i>Geissanthus</i>	<i>occidentalis</i>	Myrsinaceae	346	346	1.00	0.00
<i>Matisia</i>	<i>Bolivarii</i>	Bombacaceae	1711	1725	1.01	0.82
<i>Eugenia</i>	<i>anastomosans</i>	Myrtaceae	1079	1094	1.01	1.39
<i>Eugenia</i>	<i>sp_2</i>	Myrtaceae	295	300	1.02	1.69

Continuación Anexo 1.

Género	Especie	Familia	No. Individuos		Cambio	%
			1997	2002-2003		
<i>Ocotea</i>	<i>sp_4</i>	Lauraceae	333	339	1.02	1.80
<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>Puchury-minor</i>	Lauraceae	250	255	1.02	2.00
<i>Macrolobium</i>	<i>colombianum</i>	Leguminosae	1733	1771	1.02	2.19
<i>Guarea</i>	<i>Glabra</i>	Meliaceae	161	165	1.02	2.48
<i>Licania</i>	<i>veneralensis</i>	Chrysobalanaceae	399	409	1.03	2.51
<i>Conostegia</i>	<i>apiculata</i>	Melastomataceae	1176	1206	1.03	2.55
<i>Inga</i>	<i>villosissima</i>	Leguminosae	183	188	1.03	2.73
<i>Prunus</i>	<i>recurviflora</i>	Rosaceae	180	185	1.03	2.78
<i>Miconia</i>	<i>Bella</i>	Melastomataceae	664	684	1.03	3.01
<i>Sapium</i>	<i>Stylare</i>	Euphorbiaceae	96	99	1.03	3.13
<i>Carapa</i>	<i>guianensis</i>	Meliaceae	1081	1115	1.03	3.15
<i>Solanum</i>	<i>deflexiflorum</i>	Solanaceae	62	64	1.03	3.23
<i>Casearia</i>	<i>zahlbruckneri</i>	Flacourtiaceae	154	159	1.03	3.25
<i>Psychotria</i>	<i>Allenii</i>	Rubiaceae	973	1010	1.04	3.80
<i>Naucleopsis</i>	<i>Naga</i>	Moraceae	698	725	1.04	3.87
<i>Tabernaemontana</i>	<i>panamensis</i>	Apocynaceae	109	114	1.05	4.59
<i>Psidium</i>	<i>Ooideum</i>	Myrtaceae	194	203	1.05	4.64
<i>Miconia</i>	<i>laetivirens</i>	Melastomataceae	231	242	1.05	4.76
<i>Cyathea</i>	<i>sp_5</i>	Cyatheaceae	62	65	1.05	4.84
<i>Myrcia</i>	<i>multiflora</i>	Myrtaceae	149	157	1.05	5.37
<i>Cyphomandra</i>	<i>hartwegii</i>	Solanaceae	35	37	1.06	5.71
<i>Elaeagia</i>	<i>Utilis</i>	Rubiaceae	4255	4506	1.06	5.90
<i>Palicourea</i>	<i>Garciae</i>	Rubiaceae	46	49	1.07	6.52
<i>Alsophila</i>	<i>Enguetii</i>	Cyatheaceae	179	195	1.09	8.94
<i>Miconia</i>	<i>lonchophylla</i>	Melastomataceae	77	84	1.09	9.09
<i>Rondeletia</i>	<i>Reflexa</i>	Rubiaceae	42	46	1.10	9.52
<i>Stephanopodium</i>	<i>angulatum</i>	Dichapetalaceae	489	536	1.10	9.61
<i>Cyathea</i>	<i>caracasana</i>	Cyatheaceae	1102	1209	1.10	9.71
<i>Ficus</i>	<i>cervantesiana</i>	Moraceae	138	152	1.10	10.14
<i>Aiphanes</i>	<i>erinaceae</i>	Arecaceae	3286	3623	1.10	10.26
<i>Posoqueria</i>	<i>coriaceae</i>	Rubiaceae	64	71	1.11	10.94
<i>Rhodostemonodaphne</i>	<i>sp_2</i>	Lauraceae	82	91	1.11	10.98
<i>Myrcia</i>	<i>Molis</i>	Myrtaceae	169	190	1.12	12.43
<i>Banara</i>	<i>guianensis</i>	Flacourtiaceae	95	107	1.13	12.63
<i>Cyathea</i>	<i>Ulei</i>	Cyatheaceae	154	174	1.13	12.99
<i>Cestrum</i>	<i>megalophyllum</i>	Solanaceae	227	257	1.13	13.22
<i>Critoniopsis</i>	<i>occidentalis</i>	Compositae	446	512	1.15	14.80
<i>Chrysochlamys</i>	<i>sp_1</i>	Clusiaceae	134	154	1.15	14.93
<i>Cybianthus</i>	<i>Sprucei</i>	Myrsinaceae	474	549	1.16	15.82
<i>Pourouma</i>	<i>Bicolor</i>	Cecropiaceae	732	861	1.18	17.62
<i>Oreopanax</i>	<i>sp_1</i>	Araliaceae	38	45	1.18	18.42
<i>Alsophila</i>	<i>erinaceae</i>	Cyatheaceae	120	144	1.20	20.00
<i>Cecropia</i>	<i>angustifolia</i>	Cecropiaceae	27	33	1.22	22.22
<i>Aegiphila</i>	<i>novogranatensis</i>	Verbenaceae	46	58	1.26	26.09
<i>Chamaedorea</i>	<i>Linearis</i>	Arecaceae	33	42	1.27	27.27
<i>Piper</i>	<i>longispicum</i>	Piperaceae	105	138	1.31	31.43
<i>Chamaedorea</i>	<i>pinnatifrons</i>	Arecaceae	865	1144	1.32	32.25
<i>Xanthosoma</i>	<i>sp_1</i>	Araceae	63	84	1.33	33.33
<i>Solanum</i>	<i>lepidotum</i>	Solanaceae	85	116	1.36	36.47
<i>Cyathea</i>	<i>halonata</i>	Cyatheaceae	42	58	1.38	38.10
<i>Piper</i>	<i>sp_4</i>	Piperaceae	69	101	1.46	46.38
<i>Palicourea</i>	<i>demissa</i>	Rubiaceae	84	126	1.50	50.00

dancia de plantas epífitas (Samper, 1992). Es importante resaltar que muchas de las especies de arbustos dominantes en el sotobosque presentan daños mecánicos frecuentemente y poseen la habilidad de rebrotar. En este sentido, es posible que los resultados obtenidos representen una tasa más alta, ya que algunos de los individuos “muertos” son en realidad individuos que presentan daños físicos, pero pueden rebrotar más adelante. Esto también se puede apreciar en el hecho de que la mayor parte de las especies que presentaron las reducciones más importantes de población entre los dos censos son especies del sotobosque.

Otro resultado interesante de este estudio es que a pesar de la reducción en el número promedio de tallos en la parcela, el área basal y biomasa estimada presentó un incremento cercano al 5%. Durante el periodo de estudio el número total de tallos en la parcela se redujo en cerca de 7,000, pero el número de tallos con un DAP > 10 cm. presentó un incremento leve (de 14384 a 15019). Los resultados demuestran que los árboles con DAP > 200 mm presentan tasas de crecimiento superiores a 3 mm/año, y la mayor parte de los individuos en la parcela se encuentran en clases dímétricas inferiores. Como se mencionó anteriormente, la reserva ha estado sujeta a distintos tipos de intervención hacia varias décadas. En algunas zonas cercanas a la administración el bosque fue talado para dar paso a potreros que están en un estado de regeneración avanzada, mientras que en otras zonas más lejanas se presentó extracción selectiva de algunas especies maderables.

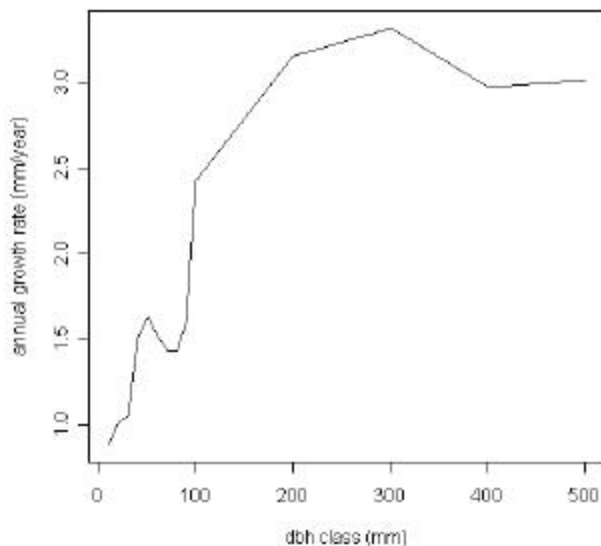


Figura 3. Tasa de crecimiento anual (mm/año) como función del tamaño de la planta (mm DAP).

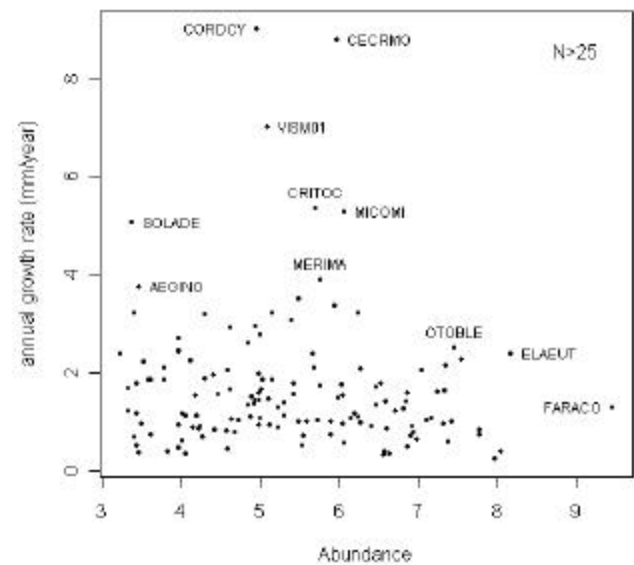


Figura 4. Tasa de crecimiento de las distintas especies (mm/año) como función de la abundancia relativa de cada especie, para las especies que presentaron más de 25 individuos en la parcela.

Este cambio sugiere que este bosque todavía se encuentra en un proceso de sucesión hacia un bosque maduro, en el cual los árboles más grandes todavía están creciendo y no han llegado a un equilibrio.

Uno de los objetivos de este estudio es la comparación de la dinámica de poblaciones de plantas con otros bosques tropicales de zonas bajas. Quizás el bosque tropical mejor estudiado está ubicado en la Isla de Barro Colorado (Panamá), donde existe una parcela de 50 hectáreas establecida en 1982 por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (Hubbell & Foster, 1990). La parcela de Barro Colorado es más grande (50 hectáreas) y presenta un número mayor de especies (304), pero el número promedio de tallos, área basal y diversidad son similares. La mayor diferencia se presenta en la estructura del bosque, ya que el bosque de Barro Colorado presenta una mayor altura del dosel y una mayor proporción de árboles grandes. El área basal de los árboles con un DAP > 60cm es de 10.8 m² en Barro Colorado, comparado con 2.9 m² para La Planada.

Los resultados de Barro Colorado han demostrado una tasa de cambio cercana al 2% anual, la cual puede presentar incrementos importantes durante épocas de sequía causadas por el fenómeno de El Niño (Condit *et al.* 1999). Es interesante anotar que la tasa de cambio poblacional en La Planada es sustancialmente más alta (Tabla 4). También es interesante anotar que las tasas promedio de creci-

miento de árboles en Barro Colorado es más alta que en La Planada, debido principalmente a que los árboles más grandes pueden presentar tasas de crecimiento más altas (Condit *et al.* 1999).

Tabla 4. Comparación de la estructura y dinámica de un bosque Andino (La Planada) y un bosque tropical de zona baja (Barro Colorado, Panamá).

	La Planada	Barro Colorado
Área de estudio	25 ha.	50 ha.
Número de especies	240	305
Número de tallos/ha	4527	4581
Fisher's alpha	29.3	34.6
Área Basal	28.99	32.01
Tasa de mortalidad (%/año)	3.65	2.64
Tasa de reclutamiento (%/año)	3.52	2.87

Los resultados derivados de la red global de parcelas muestran una gran variabilidad entre bosques tropicales, pero al mismo tiempo comenzamos a ver ciertos patrones emergentes (Losos & Leigh, 2004). El análisis de los patrones de distribución espacial de especies dentro de las parcelas sugiere que la diversidad local se puede explicar como resultado de la especialización con ciertos tipos de suelos o hábitats por algunas especies (John *et al.* 2007). En algunas parcelas se han comenzado a incluir datos sobre la dispersión de semillas y la mortalidad de plántulas, lo cual ha confirmado que existen presiones fuertes sobre el reclutamiento dependientes de la densidad de individuos (Harms *et al.* 2000). La variación entre parcelas también ha demostrado que la diversidad se puede explicar por diferencias en variables biofísicas y que la tasa de cambio está relacionada con la intensidad de cambios en estos gradientes (Condit *et al.* 2002). Es evidente que para comprender estos patrones de diversidad necesitamos complementar la red de parcelas y tener datos a más largo plazo. Este estudio sugiere que los bosques montanos presentan diferencias importantes con relación a los bosques de zonas bajas, pero se hace necesario contar con otras parcelas en zonas montañosas. Como primer paso ha establecido una parcela similar en un bosque montano en Doi Inthanon, Tailandia (Kanzaki *et al.* 2004) la cual presenta un número menor de especies, un área basal mayor y una diversidad más baja que La Planada, pero todavía no se ha realizado un segundo censo que nos permita establecer la dinámica de poblaciones. El uso de este tipo de parcelas de gran escala, integradas en una red global, nos permite contestar

muchas preguntas básicas y aplicadas para comprender los mecanismos que determinan la composición, estructura y dinámica de los bosques tropicales.

Agradecimientos

Un estudio de esta escala a largo plazo involucra un gran número de personas e instituciones, sin las cuales los resultados de este artículo no serían posibles. La Fundación FES y la reserva natural La Planada han sido fundamentales para contar con el acceso y protección del área de estudio. Un especial agradecimiento para todo el personal de la reserva que ha apoyado este trabajo durante casi una década. El establecimiento de la parcela fue financiado por el Instituto Alexander von Humboldt y el segundo censo fue financiado por la Fundación Mellon a través del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Muchas personas han participado en el estudio de esta parcela a lo largo de los años, entre ellas Constanza Ríos, Joel Tupac Otero, Humberto Mendoza y Gilbert Oliva, así como varios equipos de campo de la vecina comunidad de San Isidro. Por último, nuestros sinceros agradecimientos a Richard Condit, Elizabeth Losos y Suzanne Loo de Lao por su apoyo y orientación durante el análisis de los datos como parte de la red global de parcelas Center for Tropical Forest Science (CTFS) del Instituto Smithsonian.

Bibliografía

- Ashton, P. S. 1997. South Asian evergreen forests: some thoughts towards biogeographic re-evaluation. *Tropical Ecology* 2:71-180.
- Chave, J, C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Fölster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J.-P. Lescure, H. Puig, B. Riéra, T. Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Churchill, S. P., E. Baslev, E. Forero & J. Luteyn. (eds.). 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York Botanical Garden, New York.
- Crane, P. R., E. M. Friis & K. R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Condit, R. 1998. Tropical Forest Census Plots. Springer-Verlag, Berlin.
- _____, P. S. Ashton, N. Manokaran, J. V. LaFrankie, S. P. Hubbell & R. B. Foster. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 354: 1739-1748.
- Condit, Richard S., Pitman, Nigel C. A., Leigh, Jr., Egbert Giles, Chave, Jerome, Terborgh, John W., Foster, Robin B., Núñez Vargas, Percy, Aguilar, Salomón, Valencia, Renato, Villa Muñoz, Gorky, Muller-Landau, Helene C., Losos, Elizabeth

- C. & Hubbell, Stephen P.** 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* **295**: 666-669.
- Connell, J. H.** 1978. Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams.** 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample in an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42-58.
- Gentry, A. H.** 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**: 1-85.
- Grubb, P.** 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **52**: 107-145.
- Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E. A. Herre.** 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**: 493-495.
- Hubbell, S. P.** 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- _____ & **R. B. Foster.** 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Páginas 522-541 en A.H. Gentry (ed.) *Four Neotropical Forests*. Yale University Press, New Haven.
- Janzen, D. H.** 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **128**: 147-149.
- John, R., J. W. Dalling, K. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo & R. B. Foster.** 2007. Soil nutrients influence distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 864-869.
- Kanzaki, M., M. Hara, T. Yamakura, T. Ohkubu, M. N. Tamura, K. Sri-ngernyuang, P. Sahnalu, S. Teejuntuk & S. Bunyavejchewin.** 2004. Doi Inthamon Forest Dynamics Plot, Thailand. Páginas 474-481 en Losos, E. & E.G. Leigh, Jr. (eds). *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Losos, E. & E. G. Leigh, Jr. (eds).** 2004. *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mendoza-Cifuentes H. & B. Ramírez Padilla.** 2000. *Flora de La Planada: Guía Ilustrada de Familias y Géneros*. Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Morley, R. J.** 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. Wiley, Chichester.
- Rangel, O. (ed.).** 1997. *Colombia Diversidad Biótica, Volumen II. Tipos de vegetación de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Richards, P. W.** 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E.** 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* **111**: 376-381.
- Samper, C.** 1992. *Natural Disturbance and plant dynamics in an Andean cloud forest*. Doctoral Dissertation, Harvard University.
- Tilman, D.** 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**: 2-16.
- Uribe, C. (ed.).** 2001. *Bosques de Niebla de Colombia*. Banco de Occidente, Cali.
- Vallejo, M.I., C. Samper, H. Mendoza & J.T. Otero.** 2004. La Planada Forest Dynamics Plot, Colombia. Páginas 517-526 en Losos, E. & E.G. Leigh, Jr. (eds). *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wright** 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**: 1-14.

Recibido el 24 de enero de 2007

Aceptado para su publicación el 15 de marzo de 2007

ESTIMACIÓN DE LA RELACIÓN ADIMENSIONAL DE BUDYKO EN COLOMBIA

por

Paola Andrea Arias Gómez¹ & Germán Poveda Jaramillo²

Resumen

Arias Gómez, P. A. & G. Poveda Jaramillo: Estimación de la relación adimensional de Budyko en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 69-78. 2007. ISSN 0370-3908.

Los balances de agua y energía en cuencas hidrográficas condicionan la formación del terreno, la distribución y productividad de la vegetación. Se define el número adimensional de Budyko, B , como la relación entre la precipitación media anual (\bar{P}) y la evapotranspiración potencial media anual (\overline{PET}), $B = \bar{P}/\overline{PET}$, en cuencas hidrográficas. Este número B resume el balance entre la disponibilidad hídrica (\bar{P}) y la disponibilidad energética (\overline{PET}) y ha sido empleado para caracterizar la disponibilidad hídrica de las plantas y la aridez y la productividad primaria neta de los ecosistemas. Estudios clásicos han encontrado que para $B = 1$, que denominamos número de Budyko crítico, B_c , se presentan condiciones climatológicas, geomorfológicas y de biodiversidad únicas que hacen que esta relación adimensional sea de especial interés en hidroclimatología y ecología. En este trabajo se presentan los mapas de la estimación del número de Budyko para Colombia a escala de 5 minutos, y para el departamento de Antioquia a escala de 30 segundos de arco, implementando diversos métodos para la estimación de la evaporación potencial anual. Se concluye que en Colombia predomina la vegetación limitada por energía.

¹ Posgrado en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos, Universidad Nacional de Colombia, Medellín. Grupo de Ingeniería y Gestión Ambiental (GIGA), Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia, Medellín. Correo electrónico: paola.arias@eas.gatech.edu

² Posgrado en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos, Escuela de Geociencias y Medio Ambiente. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Correo electrónico: gpoveda@unalmed.edu.co

Palabras clave: Balance de agua, balance de energía, precipitación, evapotranspiración, biodiversidad, relación de Budyko.

Abstract

Water and energy budgets in river basins are a condition for terrain forms growing and spatial distribution and productivity of vegetation. The Budyko non-dimensional number is defined as the relationship between mean annual precipitation (\bar{P}) and mean annual evapotranspiration (\overline{PET}), $B = \bar{P}/\overline{PET}$, in river basins. This non-dimensional number is defined as the ratio between available water (\bar{P}) and available energy (\overline{PET}), and has been employed for identifying water storage at vegetation, dryness, and net primary production in ecosystems. Literature reports have found that at $B = 1$ condition, denominated Budyko critical condition, B_c , there exist particular climate, geomorphologic and biodiversity conditions which make that this number becomes from particular interest on hydroclimatology and ecology fields. Budyko number maps with a spatial resolution of 5 arcmin cellsize for Colombia extent, and other with 30 seconds cellsize for Antioquia extent are presented. Many non-direct methods for potential evapotranspiration estimation have been employed. It concludes that Colombia is characterized by energy limited vegetation.

Key words: Water availability, energy availability, precipitation, potential evapotranspiration, biodiversity, Budyko relationship.

1. Introducción

En un artículo clásico, Melton (1958) presenta una relación empírica entre la densidad de drenaje de las cuencas hidrográficas, D_d , un índice de la geometría de la red de drenaje que refleja la erosión del terreno por el agua, y el denominado índice de Thornwaite (“P-E index”), para 80 cuencas en el suroeste árido de Estados Unidos. Más adelante, Madduma-Bandara (1974) extendió este hallazgo al clima tropical de Sri Lanka al demostrar que D_d exhibe una relación directa con el índice P-E para 24 cuencas (Abrahams, 1984). El “índice P-E” se define como diez veces la suma de los 12 valores mensuales de la relación entre la precipitación (P_i) y la evaporación potencial (PET_i), $i=1,2,\dots,12$, así $P - E = 10 \sum_{i=1}^{12} \frac{P_i}{PET_i}$, (Thornthwaite, 1933). El entendimiento de esta relación no lineal sigue siendo un tema de investigación sobre las relaciones entre el terreno, la vegetación, el agua y la energía (Milne et al., 2002). Para superar las limitaciones de la variabilidad estacional, se propone un índice climático adimensional como la relación entre la precipitación promedio anual (\bar{P}), y la evaporación promedio anual (\overline{PET}), ambas con dimensiones [L/T], (Milne et al., 2002),

$$B = \bar{P}/\overline{PET} = \bar{P}l/\bar{R}$$

en donde \overline{PET} se asume como el equivalente en agua de la radiación neta, \bar{R} para una superficie húmeda, $\overline{PET} = \bar{R}/l$, y donde l es el calor latente de vaporización.

Al parámetro adimensional B lo denominaremos como *número de Budyko* (Milne et al., 2002) en honor de M. Budyko quien hizo contribuciones fundamentales al entendimiento de las relaciones entre el clima y la vida (Budyko, 1974). El “índice P-E” y B están relacionados por un factor del orden de 100. Por tanto, cuando se quieren inferir relaciones entre D_d y B , el eje x de la relación original entre D_d y el índice P-E se debe reescalar adecuadamente por tal factor. De cualquier forma, la relación no cambiará cualitativamente por esta transformación.

El número de Budyko constituye una componente fundamental de los balances de agua y energía en cuencas hidrográficas, y tiene aplicaciones fundamentales en la definición del “Índice de Aridez” (UNESCO, 1979), en la predicción de productividad primaria neta de ecosistemas, en la descomposición y del contenido de carbono en el suelo (Ojima et al., 1996), en el efecto del cambio climático en los procesos de la hidrología superficial (Koster et al., 2001), en la definición de vegetación limitada por agua, por energía o por ambas (Nemani et al., 2003), y en la regulación natural de la biodiversidad (Olf et al., 2002). Hay una “transición de fase” de vegetación limitada por agua a vegetación limitada por energía en el número crítico de Budyko, $B_c = 1,0$.

En este trabajo se estima el número adimensional de Budyko para Colombia, y se discuten distintas aplicaciones alrededor de su estimación.

2. Información empleada

Para la realización de este trabajo se emplearon mapas de diferentes variables hidroclimáticas obtenidos durante los proyectos Balances Hidrológicos de Colombia (UNALMED-UPME, 1999), Atlas Hidrológico de Colombia (UNALMED-UPME, 2000) y Balance Hidrológico y Atlas Digital de Antioquia (UNALMED-CTA, 2001), realizados por el grupo de investigación del Posgrado en Aprovechamiento de Recursos Hidráulicos de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín (Ver Vélez et al., 2000 y Poveda et al., 2006).

Los mapas obtenidos en el proyecto Balances Hidrológicos de Colombia (UNALMED-UPME, 1999) corresponden a todo el territorio colombiano y tienen una resolución espacial de 5 minutos de arco. Por su parte, los mapas obtenidos en el proyecto Balance Hidrológico y Atlas Digital de Antioquia (UNALMED-CTA, 2001) corresponden a todo el departamento de Antioquia y tienen una resolución espacial de 30 segundos de arco. En ambos casos, los mapas corresponden a promedios multianuales.

3. Marco teórico

La vegetación es una componente determinante en el comportamiento climático y energético de los ecosistemas terrestres. Es uno de los factores más representativos del ciclo global del carbono, ya que define las tasas de almacenamiento y de liberación del CO₂. Su presencia modifica por completo las características de los balances hídrico y energético, por lo que es necesario considerar su interacción con los factores climáticos, de manera que el entendimiento de las dinámicas y de los procesos físicos relacionados con la productividad primaria neta sea completo. Esto constituye un gran aporte para un mejor entendimiento del calentamiento global.

3.1. Evapotranspiración. La evapotranspiración es una componente fundamental en el balance hidrológico, aunque es, a su vez, la variable con mayores incertidumbres en su medición y estimación. Está compuesta por la evaporación desde la superficie, por la intercepción de la lluvia y por la transpiración de las plantas. La dinámica de la evapotranspiración está condicionada por tres factores fundamentales: disponibilidad de agua, disponibilidad de energía para cambio de estado del agua y condiciones aerodinámicas propicias para asimilación y transporte de vapor de agua. En síntesis, la evapotranspiración resume la interacción entre la disponibilidad

hídrica y la disponibilidad energética, interacción que se ve afectada por las condiciones ambientales existentes, siendo la vegetación uno de los factores determinantes en su comportamiento.

A pesar de la existencia de una gran variedad de propuestas para la estimación de la evapotranspiración (Brutsaert, 1982), no es claro cuál es la más adecuada, más aún si se considera que el conocimiento que se tiene acerca de esta variable es reducido, además de las claras dificultades que existen para su medición y estimación. De esta variedad de metodologías, algunas de las cuales han sido ampliamente empleadas para la estimación de la evapotranspiración (tanto potencial como real), muchas son basadas en regresiones obtenidas de registros empíricos correspondientes a regiones con características climáticas, energéticas y de vegetación particulares, lo que limita la validez de los resultados obtenidos al aplicarlas en regiones con características diferentes. Otras de estas metodologías parten de suposiciones y de desarrollos teóricos que no siempre consideran todas las variables implicadas o que no dan cuenta adecuadamente de los procesos físicos inherentes a este fenómeno.

Aunque el objetivo central de este trabajo no es ahondar en el tema de la evapotranspiración, se ha hecho un esfuerzo para la estimación de la evapotranspiración real considerando la vegetación como variable (Zhang et al., 2001). A continuación se describe brevemente su fundamentación. En la Sección 4.1 se evalúan los resultados de su aplicación en las regiones estudiadas en este trabajo (Colombia y Antioquia).

3.1.1. Método de Zhang et al. (2001) para la estimación de la evapotranspiración real. Una manera de aproximarse a esta variable es asumir que la evapotranspiración desde superficie está controlada por la disponibilidad de agua y por la demanda de la atmósfera.

La disponibilidad de agua puede ser aproximadamente igual a la precipitación; la demanda atmosférica representa la máxima evapotranspiración posible (evapotranspiración potencial).

Bajo condiciones muy secas, la evapotranspiración potencial excede la precipitación, y la evapotranspiración real es igual a la precipitación. Bajo condiciones muy húmedas, la disponibilidad de agua excede la evapotranspiración potencial y la evapotranspiración real se aproximará asintóticamente a la evapotranspiración potencial. Basándose en estas consideraciones, **Budyko**

(1958) postuló las siguientes relaciones bajo condiciones secas

$$\overline{ET}/\overline{P} \rightarrow 1 \quad , \quad R_n/\overline{P} \rightarrow \infty \quad (1)$$

donde \overline{P} es la precipitación promedia anual, \overline{ET} es la evapotranspiración real promedia anual y R_n es la radiación neta. Para condiciones muy húmedas se tiene

$$\overline{ET} \rightarrow R_n \quad , \quad R_n/\overline{P} \rightarrow 0 \quad (2)$$

Zhang et al. (2001) encontraron que las condiciones (1) y (2) se satisfacen con

$$\frac{\overline{ET}}{\overline{P}} = \frac{1 + w \frac{\overline{PET}}{\overline{P}}}{1 + w \frac{\overline{PET}}{\overline{P}} + \left(\frac{\overline{PET}}{\overline{P}}\right)^{-1}} \quad (3)$$

donde w es el coeficiente de disponibilidad de agua en las plantas. En las expresiones (1) y (2) planteadas por Budyko, la radiación neta R_n es un subrogado de la evapotranspiración potencial. Sin embargo, Zhang et al. (2001) introdujeron el término \overline{PET} (evapotranspiración potencial) en lugar de R_n . Por esto aparece la variable \overline{PET} en la expresión (3).

El efecto de w en la evapotranspiración es mínimo bajo condiciones muy secas o muy húmedas. La máxima diferencia en la relación entre evapotranspiración real y precipitación entre árboles y plantas herbáceas ocurre cuando la precipitación anual es igual a la demanda atmosférica ($\overline{PET}/\overline{P} = 0$). Bajo esta condición, la habilidad de los árboles de extraer agua de zonas más profundas les permite que usen el agua que ha sido almacenada en los períodos de inactividad, mientras que las plantas herbáceas con raíces más profundas pueden permitir que el agua se escape de su zona de raíces.

De manera que la expresión (3) sea válida para regiones con proporciones variables de bosques y cultivos, Zhang et al. (2001) propusieron un modelo generalizado. Siguiendo el trabajo de Eagleson (1982), estos autores asumen que la evapotranspiración anual de la vegetación herbácea de la región en estudio (incluyendo la evaporación desde el suelo) y la de los bosques está ponderada linealmente de acuerdo con sus áreas. De esta manera

$$\overline{ET} = fET_f + (1 - f)ET_h \quad (4)$$

donde \overline{ET} es la evapotranspiración real total anual en mm, f es la fracción de cobertura vegetal, ET_f es la evapotranspiración real anual en los bosques (mm) y ET_h es la evapotranspiración real anual de las plantas herbáceas (en mm).

Zhang et al. (2001) consideran que la evapotranspiración potencial \overline{PET} puede ser asumida como constante para las zonas boscosas y para las zonas de plantas herbáceas, donde la constante depende del tipo de vegetación. Así mismo, asumen que la disponibilidad de agua en la planta es una constante que depende del tipo de vegetación. De esta manera, los valores encontrados por Zhang et al. (2001) fueron $\overline{PET} = 1410 \text{ mm}$ y $w = 2,0$, para bosques y $\overline{PET} = 1100 \text{ mm}$ y $w = 0,5$, para zonas herbáceas. De esta manera, la expresión (4) puede ser expresada como

$$\overline{ET} = \left(f \frac{1 + 2 \times \frac{1410}{\overline{P}}}{1 + 2 \times \frac{1410}{\overline{P}} + \frac{\overline{P}}{1410}} + (1 - f) \frac{1 + 0,5 \times \frac{1100}{\overline{P}}}{1 + 0,5 \times \frac{1100}{\overline{P}} + \overline{P}} \right) \overline{P} \quad (5)$$

Como puede observarse de la expresión (5), el planteamiento generalizado propuesto por Zhang et al. (2001) para la estimación de la evapotranspiración real incluye tres factores fundamentales en el comportamiento de esta variable: la disponibilidad de agua, representada por \overline{P} ; la disponibilidad de energía, representada por \overline{PET} ; y las condiciones vegetales representadas por w y f , aunque no considera el efecto del viento, el cual es también importante en el comportamiento de esta variable. Esta expresión es de fácil aplicación, aunque parte del supuesto de que para regiones con igual tipo de cobertura, la evapotranspiración potencial es constante, así como la disponibilidad de agua en las plantas. Es necesario ser cuidadosos con estas suposiciones, ya que en algunos casos pueden no ser válidas, por tanto, la aplicación de esta metodología requiere su previa verificación.

3.1.2. La radiación neta como un estimativo de la evapotranspiración potencial. Como se puede ver de las expresiones (1) y (2), Budyko (1958) emplea la radiación neta, R_n , como una aproximación a la evapotranspiración potencial \overline{PET} . Esta aproximación es tal que $\overline{PET} \approx R_n/l$ donde l es el calor latente de vaporización del agua.

Budyko (1974) argumentó que para el caso de promedios anuales, el límite superior de la evapotranspiración es igual a la radiación neta ya que la sumas anuales del flujo de calor latente no proporcionan una entrada significativa de energía a la superficie terrestre. Pgor esta razón, el flujo de calor latente puede estar determinado por la radiación neta.

3.2. La relación adimensional de Budyko. Una manera muy aceptada de resumir la hidroclimatología

de largo plazo en una región es graficando la relación entre la evapotranspiración real media y la precipitación media ($\overline{ET}/\overline{P}$) vs la relación entre la evapotranspiración potencial media y la precipitación media ($\overline{PET}/\overline{P}$) (Sankarasubramanian y Vogel, 2002). Los índices $\overline{ET}/\overline{P}$ y $\overline{PET}/\overline{P}$ son denominados relaciones de evapotranspiración y de aridez, respectivamente.

Budyko (1974) observó que cuando la precipitación decrece, la escorrentía superficial también decrece, pero cuando la precipitación aumenta, el caudal tiende a algún valor límite. Schreiber (1904) propone una ecuación de interpolación para la escorrentía anual en

cuenclas de Europa central, dada por

$$R = \overline{P} \exp\left(-\frac{a}{\overline{P}}\right) \quad (6)$$

donde a es una constante para una cuenca dada. Una forma para la evapotranspiración anual es

$$\overline{ET} = \overline{P} \left[1 - \exp\left(-\frac{a}{\overline{P}}\right)\right] \quad (7)$$

En 1911, Ol'dekop propone la ecuación

$$\overline{ET} = \overline{PET} \tanh\left(\frac{\overline{P}}{\overline{PET}}\right) \quad (8)$$

Budyko interpola las ecuaciones (7) y (8), proponiendo la media geométrica

$$\overline{ET} = \left[\overline{PET} \cdot \overline{P} \cdot \tanh\left(\frac{\overline{P}}{\overline{PET}}\right) \left(1 - \cosh\left(\frac{\overline{P}}{\overline{PET}}\right) + \sinh\left(\frac{\overline{P}}{\overline{PET}}\right)\right)\right]^{1/2} \quad (9)$$

donde \overline{ET} es la evaporación real, \overline{P} es la precipitación, \overline{PET} es la evaporación potencial en mm por el período considerado (Budyko, 1974).

La expresión (9) es una herramienta acertada para la estimación de la evapotranspiración real a partir de la evapotranspiración potencial y que ha sido ampliamente empleada en la literatura.

4. Resultados y conclusiones

4.1. Aplicación del método de Zhang et al (2001) en Colombia. Para verificar la validez del modelo propuesto por Zhang et al. (2001) para la estimación de la evapotranspiración real, éste fue aplicado en las regiones de estudio: Colombia y Antioquia. Para ello se emplearon los mapas promedio multianual de precipitación obtenidos en los trabajos Balances Hidrológicos de Colombia (UNALMED-UPME, 1999) para Colombia (con una resolución espacial de 5 minutos de arco) y Balance Hidrológico y Atlas Digital de Antioquia (UNALMED-CTA, 2001) para Antioquia (con una resolución espacial de 30 segundos de arco). Estos mapas fueron obtenidos por interpolación mediante Kriging con deriva externa, donde la deriva empleada fue el mapa de precipitación del Estudio Nacional del Agua (ENA), para el caso de Colombia, y por interpolación con triangulación con deriva externa por subregiones, donde la deriva fue el mapa de precipitación del ENA rescalado, para Antioquia.

Con respecto a la fracción de cobertura vegetal, ésta fue estimada empleando el mapa de cobertura vegetal obtenido en el trabajo Atlas Hidrológico de Colombia (UNALMED-UPME, 2000). Así, se consideró que f corresponde al porcentaje de pixeles en los cuales se tiene cobertura vegetal boscosa con respecto al número total de pixeles del mapa de cobertura en consideración. El valor obtenido es de 0,49 para Colombia y de 0,29 para Antioquia.

De esta manera se estimó la evapotranspiración real en Colombia mediante la expresión (5). Como ya se comentó, la expresión (5) tiene implícito que la evapotranspiración potencial y la disponibilidad de agua en las plantas son constantes para cada tipo de cobertura, y cuyos valores fueron obtenidos con información de 68 cuencas de Estados Unidos de Norteamérica. Por esta razón, se consideró evapotranspiración potencial constante para cada tipo de cobertura, pero los valores se obtuvieron a partir de diferentes mapas promedio multianual de evapotranspiración potencial elaborados en los trabajos Balances Hidrológicos de Colombia para Colombia (con una resolución espacial de 5 minutos de arco) y Balance Hidrológico y Atlas Digital de Antioquia para Antioquia (con una resolución espacial de 30 segundos de arco). Los mapas de evapotranspiración potencial considerados fueron los obtenidos por las metodologías de Cenicafé, Morton, Penman, Thornwaite, Turc y Turc Modificado (Poveda et al., 2006).

A excepción de la metodología de Cenicafé, las anteriores técnicas han sido ampliamente empleadas para la estimación de la evapotranspiración. La ecuación de Cenicafé fue obtenida por el Centro Nacional de Investigaciones del Café (CENICAFÉ) mediante regresión a los valores obtenidos de aplicar el método de Penman a los datos de sus estaciones climáticas en Colombia para la obtención de evaporación potencial. Su cálculo es sencillo, ya que sólo depende de la altura sobre el nivel del mar, así

$$\overline{PET} = 4,658 \exp(-0,0002 h) \quad (10)$$

donde \overline{PET} es la evaporación potencial en mm/día y h es la cota sobre el nivel del mar en m.

Con respecto a la disponibilidad de agua en las plantas, ya que en nuestro medio no se cuenta con información significativa de esta variable, se consideraron los valores propuestos por estos autores: 2,0 para bosques y 0,5 para plantas herbáceas. De esta manera, se obtuvieron seis mapas de evapotranspiración real mediante el modelo de Zhang et al. (2001), sustituyendo los valores de evapotranspiración potencial (1410 mm y 1100 mm) por los encontrados a partir de cada uno de los mapas anteriores.

Para validar los resultados obtenidos, se estimaron los caudales medios de largo plazo (promedio multianual) en diferentes cuencas instrumentadas de la región en estudio (108 cuencas en Colombia y 56 cuencas en Antioquia) vía el balance hídrico de largo plazo ($\overline{P} - \overline{ET} = R$), donde R es la escorrentía superficial) y se compararon con los caudales reales en las cuencas. Para la extracción de las cuencas se empleó un MDT (Modelo Digital de Terreno) de 5 minutos de arco para Colombia y otro de 30 segundos de arco para Antioquia, ambos suministrados por el USGS (U. S. Geological Survey).

La metodología de Zhang et al. (2001) presenta errores bastante altos para Colombia (del orden del 80%). Estos errores pueden deberse, en gran medida, a la calidad del MDT empleado para la extracción de las cuencas, ya que en muchos casos, éstas no coinciden con las cuencas reales, por lo que los resultados se ven distorsionados. Vale la pena aclarar que en un principio se contaba con 303 cuencas para Colombia, pero se debió reducir a 108 cuencas debido a la mala calidad del MDT para dichas cuencas.

Con respecto a la aplicación del modelo de Zhang et al. (2001) en Antioquia, los errores obtenidos son mucho menores que los obtenidos para Colombia (del orden del 20%). Estos errores en el cierre del balance hídrico

de largo plazo son bastante satisfactorios. La disminución sustancial en el error se debe a la mejor calidad del MDT empleado y a la mejor resolución de los mapas de las variables empleadas.

En general, los menores errores en la estimación de los caudales medios anuales, tanto para Colombia como para Antioquia, se presentan al usar los métodos para estimación de la evapotranspiración potencial de Cenicafé y de Morton, que son dos de las metodologías que han mostrado mejores estimativos de la evapotranspiración real en Colombia (UNALMED-UPME (1999), UNALMED-UPME (2000)), UNALMED-CTA (2001)). Por su parte, los mayores errores se presentan al estimar la evapotranspiración potencial con los métodos de Penman y Turc Modificado. Tanto para Colombia como para Antioquia, se encuentra que al emplear los valores de \overline{PET} dados por Zhang et al. (2001) se obtienen errores intermedios a los obtenidos por las seis metodologías consideradas para estimar \overline{PET} .

De esta manera, se encuentra que la metodología de Zhang et al. (2001) entrega resultados aceptables. Debe avanzarse en el estudio del parámetro w , que resume la disponibilidad de agua en las plantas, con el propósito de obtener mejores resultados.

4.2. Verificación de la aproximación $\overline{PET} \approx R_n/l$ en Colombia. Para verificar la validez de la aproximación $\overline{PET} \approx R_n/l$ para las condiciones hídricas, energéticas y de vegetación en Colombia, se estimó el error de R_n/l con respecto a \overline{PET} , tanto para todas las regiones en estudio, como para las cuencas seleccionadas y usando los seis métodos de evapotranspiración potencial considerados. Los mapas de radiación neta empleados corresponden a los promedios multianuales obtenidos en los trabajos Balances Hidrológicos de Colombia (UNALMED-UPME, 1999) y Balance Hidrológico y Atlas Digital de Antioquia (UNALMED-CTA, 2001). Estos mapas se estimaron mediante la metodología propuesta por Morton (1982) y están a una resolución de 5 minutos y 30 segundos de arco, respectivamente.

Los resultados obtenidos (no mostrados aquí) indican que en promedio el error en esta aproximación es del 40% para Colombia y del 20% para Antioquia. La aproximación considerada presenta menores diferencias con las metodologías de Cenicafé y de Morton, para ambas resoluciones.

Algo que debe considerarse en este análisis, es que la radiación neta empleada no corresponde a mediciones

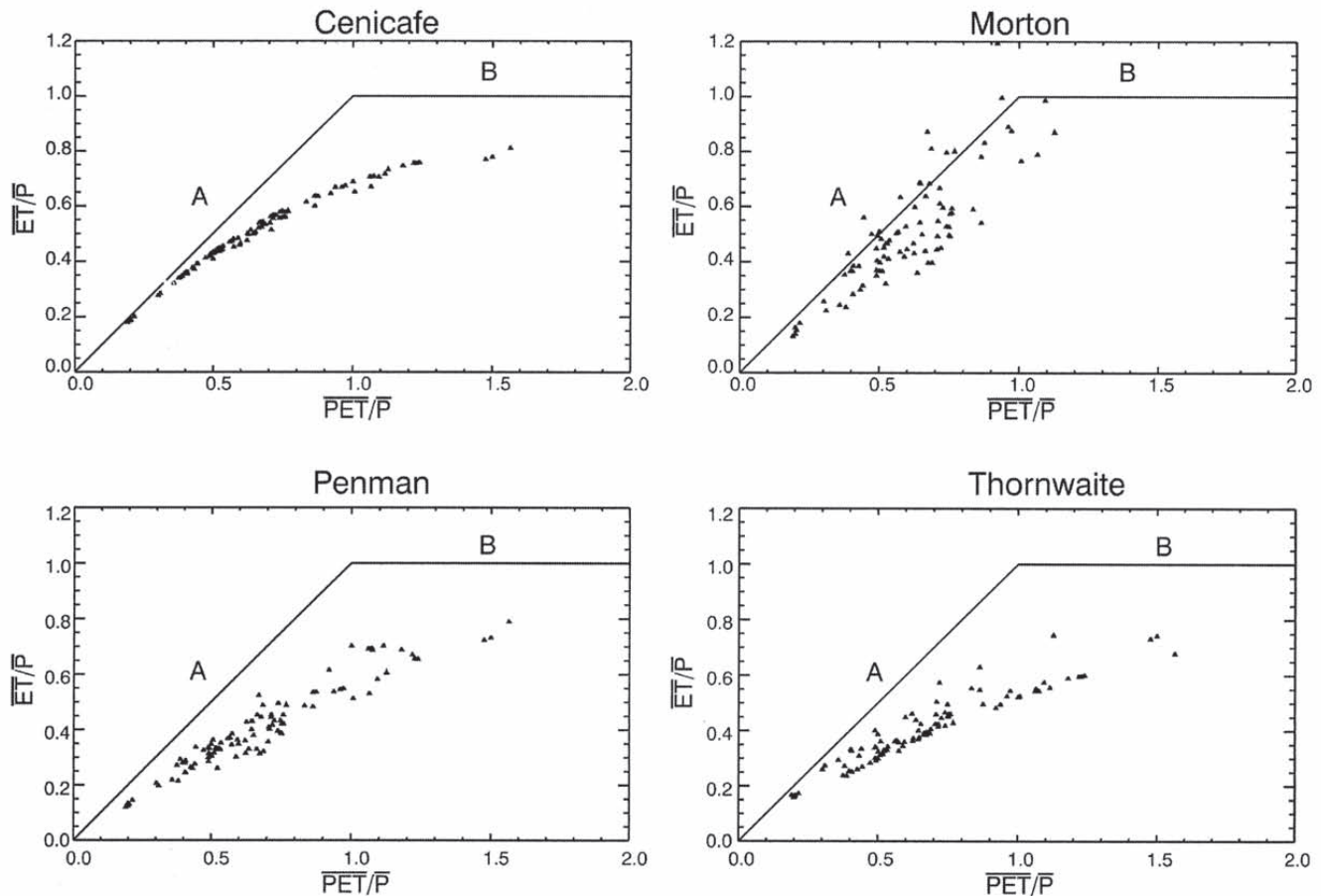


Figura 1. Relación $\overline{ET/P}$ vs. $\overline{PET/P}$ para las 108 cuencas hidrográficas en Colombia. \overline{PET} es estimada mediante la metodología de Cenicafé. \overline{ET} es estimada por los métodos de Cenicafé, Morton, Penman y Thornwaite. La precipitación es interpolada por Kriging con deriva externa (UNALMED-UPME, 1999).

sino que es estimada mediante una metodología iterativa. Existe incertidumbre no sólo en los mapas de evapotranspiración potencial sino también en el mapa de radiación neta.

En general, es posible afirmar que la aproximación propuesta por Budyko (1958), $\overline{PET} \approx R_n/l$, se cumple aceptablemente en la región de estudio, por lo que se puede convertir en un estimativo de la evapotranspiración potencial en regiones en las que no se tenga información de ésta.

4.3. Estimación de la relación adimensional de Budyko en Colombia. Considerando la relación adimensional de Budyko dada por la expresión (7), se analizó la hidroclimatología de largo plazo para las cuencas en consideración (108 para Colombia y 56 para Antioquia). Para ello se emplearon los mapas de precipitación media anual ya mencionados y los mapas

de evapotranspiración real y potencial obtenidos por las metodologías de Cenicafé, Morton, Penman, Thornwaite, Turc y Turc Modificado (UNALMED-UPME, 1999; UNALMED-CTA, 2001). En la Figura 1 se observan los resultados de $\overline{ET/P}$ vs. $\overline{PET/P}$ obtenidos para las cuencas en Colombia con la evapotranspiración potencial de Cenicafé y la evapotranspiración real estimada por cuatro de las seis metodologías consideradas. Los resultados para el departamento de Antioquia no se muestran aquí. Las asíntotas A y B en la Figura 1 corresponden a los límites superiores en la relación de evaporación o a los límites inferiores en la escorrentía. Para regiones con abastecimiento de humedad ilimitado, la evapotranspiración real se acerca a la evapotranspiración potencial, lo que está ilustrado por la línea A. Similarmente, cuando la evapotranspiración potencial excede la precipitación, la evapotranspiración real se acerca a la precipitación, que se muestra por la línea B.

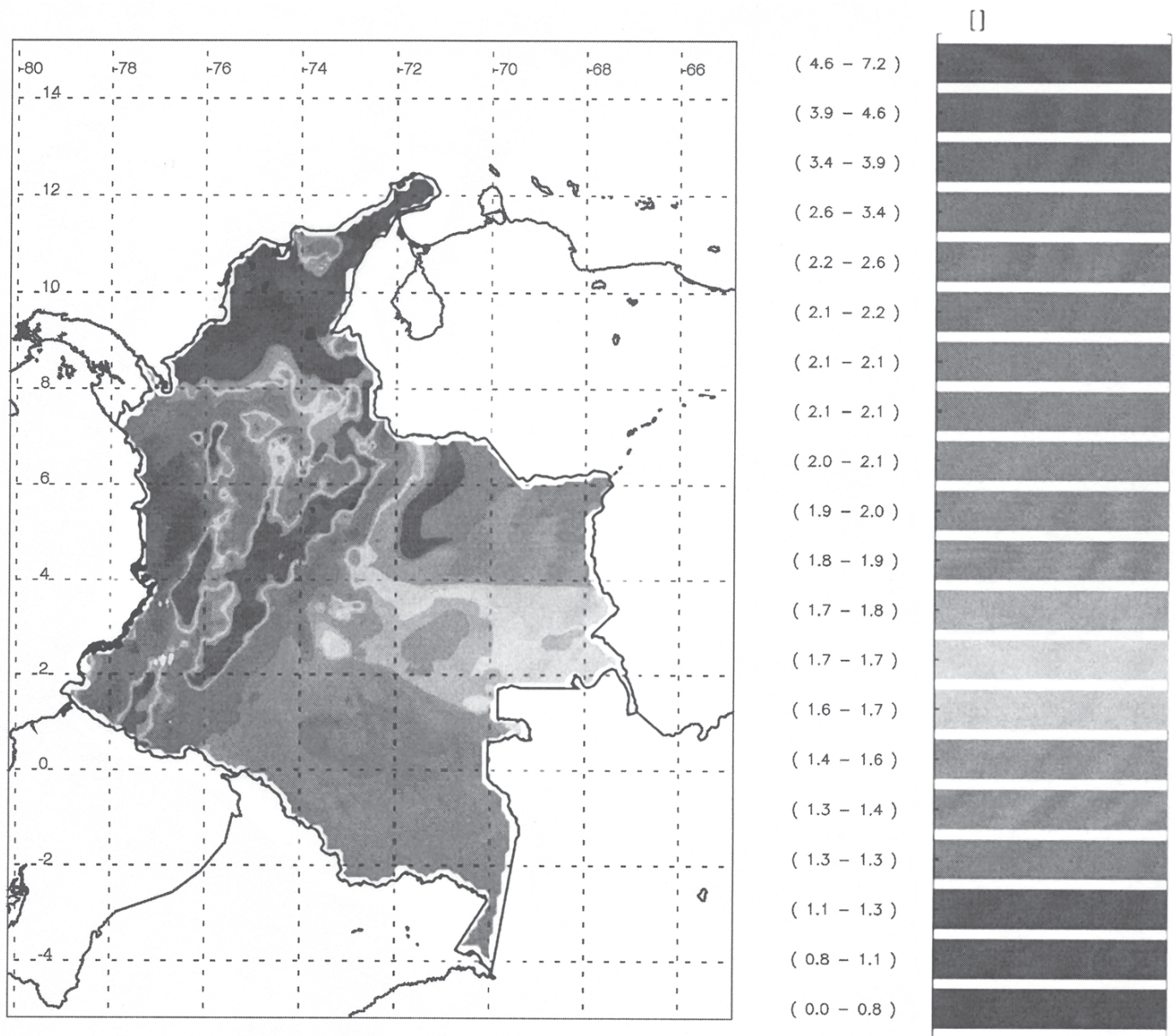


Figura 2. Número climático de Budyko ($B = \overline{P}/\overline{PET}$) estimado con la evapotranspiración potencial de Cenicafé y la precipitación de Kriging con Deriva ENA (UNALMED-UPME, 1999). La resolución del mapa es de 5 minutos de arco.

Los resultados obtenidos tanto para Colombia como para Antioquia son similares. Se observan valores del índice de aridez $\overline{PET}/\overline{P}$ inferiores a 2,0, lo que no permite observar el comportamiento asintótico con la línea B, esto es, regiones en las que la evapotranspiración potencial excede la precipitación. Así, los resultados muestran que la mayoría de nuestras cuencas están en ambientes limitados por energía, esto es, existe una gran cantidad de agua para disponible, pero ésta no es evaporada debido a limitaciones energéticas.

En algunas de las metodologías se observan grandes dispersiones en los resultados de las diferentes cuencas, sin embargo, la metodología de Cenicafé, tanto para estimar ET como PET , es la que muestra un comportamiento más uniforme para las distintas cuencas.

Al inverso del índice de aridez $\overline{PET}/\overline{P}$ es $B = \overline{P}/\overline{PET}$ (número climático de Budyko). Este número B resume el balance entre la disponibilidad hídrica (\overline{P}) y la disponibilidad energética (\overline{PET}) y ha sido empleado para caracterizar la disponibilidad hídrica de las plantas

y la aridez y la productividad primaria neta de los ecosistemas. De estudios realizados por diversos autores se ha encontrado que para $B = 1$ (que denominaremos B_c : número crítico de Budyko) se presentan condiciones climatológicas, geomorfológicas y de biodiversidad únicas que hacen que esta relación adimensional sea de especial interés en la hidroclimatología y otras ramas de la ciencia. Conociendo el gran interés que despierta esta relación climática, ésta es estimada tanto para las diferentes cuencas como para Colombia y Antioquia. En la 4.4 se observa el mapa del número climático de Budyko para Colombia estimado con el mapa de \overline{PET} de Cenicafé y el mapa de \overline{P} interpolado por Kriging con deriva ENA (UNALMED-UPME, 1999).

Se observa que las regiones con menores valores de B corresponden a la costa Caribe (con excepción de la Sierra Nevada de Santa Marta) y algunas regiones ubicadas en las partes altas de las cordilleras. Los mayores valores de B se observan en el litoral Pacífico, donde la precipitación es alta en comparación con \overline{PET} , y en la cuenca Amazónica, donde también se registran valores altos de pluviosidad. En general predominan los valores

de B superiores a 1 (B_c), indicando que Colombia en su mayoría tiene zonas limitadas por energía.

En general, son muy pocas las regiones con valores de B cercano al crítico (esto se obtuvo para la mayoría de las metodologías de estimación de \overline{PET}). Las regiones en las que se presentan valores de B (estimado con \overline{PET} de Cenicafé y \overline{P} de Kriging con deriva ENA) cercanos al crítico (entre 0.8 y 1.2) se encuentran concentradas en la costa Atlántica en cercanía a las estribaciones de las cordilleras occidental y central. Se observan algunas zonas de poca extensión en las partes altas de la cordillera central. Para las metodologías de Penman y Morton (no se muestra aquí) se encuentra una región de gran extensión en la Orinoquia con valores de B cercanos a 1.

Un estudio bien interesante sobre este tema consistiría en analizar las zonas de vida de estas regiones y definir su estructura y características (flora, fauna, geomorfología, etc.) para encontrar relaciones con B , que, como ya se ha dicho, ofrece una síntesis del balance hídrico y energético. Desafortunadamente, en Colombia no se cuenta con información suficiente, detallada y de calidad al respecto, por lo que en este trabajo no se pudo ahondar en la identificación de tales relaciones.

4.4. Conclusiones. Se estimó la evapotranspiración real mediante la metodología de Zhang et al. (2001). Los resultados en la estimación de los caudales medios anuales muestran que es una metodología aceptable para la estimación de \overline{ET} . Esta metodología es interesante ya que involucra el papel de la vegetación en el proceso de

la evapotranspiración. Sin embargo, es necesario corroborar mejor las hipótesis de esta metodología para las condiciones colombianas.

Se verificó la aproximación $\overline{PET} \approx R_n/l$ para las condiciones climáticas colombianas. Se encontraron errores entre el 20 % y el 40 %, lo que indica que esta aproximación puede ser empleada aceptablemente en regiones en las que no se conozca la evapotranspiración potencial. Se estimó la relación adimensional de Budyko. Se observa que en Colombia predomina la vegetación limitada por energía (valores de B superiores a 1).

Referencias

- [1] (1984) **Abrahams, A. D.** *Channel networks: a geomorphological perspective*. Water Resources Research **20**:161–188.
- [2] **Brutsaert, W.** (1982). *Evaporation into the atmosphere, theory, history and applications*. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- [3] **Budyko, M.** (1958). *The heat balance of the earth's surface*. Translated from the Russian by N. A. Stepanova. U.S. Department of Commerce, Washington D.C., 259 pp.
- [4] **Budyko, M.** (1974). *Climate and life*. Translated from the Russian by D. H. Miller. Academic. San Diego, California.
- [5] **Eagleson, P.** (1982). *Ecological optimality in water-limited natural soil vegetation systems: theory and hypothesis*. Water Resources and Research, **18**: 325–340.
- [6] **Koster, R. D., P. A. Dirmeyer, P. C. D. Milly & G. L. Russell** (2001). *Comparing GCM-generated land surface water budgets using a simple common framework*. In *Land Surface Hydrology, Meteorology, and Climate: Observations and Modeling*, Water Sciences and Application, **3**: 95–105.
- [7] **Madduna-Bandara, C. M.** (1974). *Drainage density and effective precipitation*. Journal of Hydrology, **21**: 187–190.
- [8] **Melton, M. A.** (1958). *Correlation structure of morphometric properties of drainage systems and their controlling agents*. Journal of Geology, **66**: 442–460.
- [9] **Milne, B. T., V. K. Gupta & C. Restrepo** (2002). *A Scale Invariant Coupling of Plants, Water, Energy and Terrain*. Ecoscience, **9**: 191–199.
- [10] **Morton, F.** (1982). *Operational estimates of areal evapotranspiration and their significance to the science and practice of hydrology*. En N. H. R. Institute (Ed.), Journal of Hydrology, chapter 3, Ottawa: Environmental Canada, 1st edition, 237–263.
- [11] **Nemani, R., C. D. Keeling, H. Hashimoto, W. M. Jolly, S. C. Piper, & C. J. TUCKER** (2003). *Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999*. Science, **300**: 1560–1563.
- [12] **Ojima, D. S., W. J. Parton, M. B. Coughenour & J. M. Scurlock** (1996). *Impact of climate and atmospheric carbon dioxide changes on grasslands of the world*. *Global Change: Effects on Coniferous Forests and Grasslands*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). Chichester. NY. USA. Wiley. 271–309.
- [13] **Ol'dekop, E. M.** (1911). *On evaporation from the surface of river basins*. *Transactions on Meteorological Observations*, Lur-evskogo, University of Tartu, Tartu, Estonia.

- [14] Olf, H., M. E. Ritchie, & H. H. T. Prins (2002). *Global environmental controls of diversity in large herbivores*. *Nature*, **415**: 901–904.
- [15] Poveda, G., J. I. Vélez, O. J. Mesa, L. A. Cuartas, O. J. Barco, R. I. Mantilla, J. F. Mejía, C. D. Hoyos, J. M. Ramírez, B. A. Botero, M. I. Mejía, L. I. Ceballos, M. D. Zuluaga, P. A. Arias, J. D. Giraldo & D. I. Quevedo. (2006). *Linking Long-term Water Balances and Statistical Scaling to Estimate River Flows along the Drainage Network of Colombia*. *Journal of Hydrologic Engineering*. Accepted.
- [16] Sankarasubramanian, A. & R. Vogel. (2002). *Annual climatology of the United States*. *Water Resources and Research*, **38**: 19.1-19.12.
- [17] Schreiber, P. (1904). *Über die Beziehungen zwischen dem Niederschlag und der Wasserführung der Flüsse in Mitteleuropa*. *Z. Meteorol*, **21** (10): 441–452.
- [18] Thornwaite, C. W. (1993), *The climates of the Earth*. *Geogr. Rev.*, **23**: 433–440.
- [19] UNALMED–CTA (2001). *Balance Hidrológico y Atlas digital de Antioquia*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín–Convenio Interinstitucional Cátedra del Agua. Informe final.
- [20] UNALMED–UPME (1999). *Balances Hidrológicos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín–Unidad de Planeación Minero Energética. Informe final.
- [21] UNALMED–UPME (2000). *Atlas Hidrológico de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín–Unidad de Planeación Minero–Energética. Informe final.
- [22] UNESCO (1979). *Mapa Mundial de Zonas Áridas*. UNESCO.
- [23] Vélez, J. I., G. Poveda & O. Mesa. (2000). *Balances hidrológicos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín–Unidad de Planeación Minero Energética.
- [24] Zhang, L., W. Dawes & G. Walker. (2001). *Response of mean annual evapotranspiration to vegetation changes at catchment scale*. *Water Resources and Research*, **37**: 701-708.

Recibido el 3 de agosto de 2005

Aceptado para publicación el 12 de enero de 2007

CARACTERIZACIÓN DE MEMBRANAS TERMONEUMÁTICAS MEDIANTE INTERFEROMETRÍA ÓPTICA

por

Julio Enrique Duarte¹, Flavio Humberto Fernández Morales¹
& Mauricio Moreno Sereno²

Resumen

Duarte, J. E., H. Fernández & M. Moreno: Caracterización de membranas termoneumáticas mediante interferometría óptica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 79-87, 2007. ISSN 0370-3908.

La caracterización de dispositivos que modifican su estructura geométrica exige disponer de una técnica de medida precisa, fiable, eficiente y que se ajuste a los requerimientos experimentales. En este sentido, se ilustra el Interferómetro de Michelson como dispositivo para la medición de deflexiones en micromembranas de silicio actuadas termoneumáticamente. Se obtuvieron los anillos de interferencia debido a las modificaciones de la superficie de las membranas los cuales, al ser contabilizados, permiten establecer el comportamiento dinámico de la membrana. La estructura de prueba tiene un área de $4000 \mu\text{m}^2$, $14 \mu\text{m}$ de grosor y una cavidad de actuación con una profundidad de $300 \mu\text{m}$.

Palabras clave: Microbomba, dispositivos termoneumáticos, interferometría, microactuadores.

Abstract

In order to characterize a device that modify their geometrical structure is desirable to dispose of a measurement technique reliable, precise and good-resolution that can be easily adapted to the experimental conditions. In this way, the Michelson interferometer is shown as a useful device to measure small deflections on a thermo-neumatically actuated silicon micromembrane. The interference rings obtained by the membrane surface modifications are counted to allow the estimation of the membrane dynamical behavior. The structure under test has an area of $4000 \mu\text{m}^2$, $14 \mu\text{m}$ thickness and $300 \mu\text{m}$ of cavity height.

Key words: Micropump, thermo-neumatic devices, interferometry, microactuator.

¹ Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad Seccional Duitama. Carrera 18 Calle 22, Duitama, Boyacá, Colombia. Correo electrónico: julioenriqued1@gmail.com y flaviofm1@gmail.com Teléfono: ++ 09 8 7604100, Ext. 212.

² Universidad de Barcelona, Departamento de Electrónica. c./ Marti y Franques 1, 0828, Correo electrónico: mmoreno@el.ub.es Barcelona, España.

Introducción

En la actualidad existen un gran número de microdispositivos cuyo principio de funcionamiento aprovecha las propiedades mecánicas del silicio (Si), entre otros se encuentran los acelerómetros, microbombas y microespejos. Estos dispositivos presentan como principal característica la de responder a una señal eléctrica y/o a una radiación de excitación, con una modificación de su geometría. Además, son elementos que en los últimos años, y gracias al avance del micromecánizado del Si, han venido a sumarse a los actuadores tradicionales (Yamashita, 1998; Ruiz *et al.*, 1996; Duarte *et al.*, 2005).

La deformación en la geometría de los microactuadores (entendida como abultamiento, alargamiento, deflexiones y curvamientos), es del orden de unas decenas de micras y su caracterización debe obedecer a alguna técnica fiable, factible, con buena resolución y de costo razonable. Para la medida de pequeños desplazamientos existen básicamente tres categorías de técnicas de medida:

- Eléctricas: Capacitivas, piezoeléctricas, piezoresistivas, de corriente túnel y microondas.
- Magnéticas: Magnetización, magneto-elástica y de campo magnético externo.
- Ópticas: Técnicas de espacio libre y técnicas de guía de onda que utiliza fibra óptica y dispositivos de óptica integrada (Tabib-Azar, 1995).

El problema que aquí se plantea es la medida de la deflexión de una membrana de Si termoneumática, para lo cual se escogió la interferometría de Michelson que corresponde a una técnica óptica de espacio libre. La deflexión de las membranas se consigue aplicando una diferencia de potencial a la resistencia calefactora ubicada en la cavidad de actuación. Al calentar el aire encerrado en la cavidad se incrementa la presión dentro de la misma, generando a su vez la deflexión de la membrana: a esta forma de operación se le denomina actuación termoneumática. A continuación se hace una breve descripción de la estructura de la membrana, de la técnica de medida y de los resultados obtenidos.

Materiales y Métodos

Membrana Termoneumática

Las membranas de Si se utilizan, entre otros, como microactuadores en bombas que manejan pequeños volúmenes de fluido. Uno de los principios de actuación más conocidos es el termoneumático que consiste en disponer

de una cavidad de aire, debidamente sellada, a la cual se le varía la temperatura para conseguir un incremento de la presión interna causando una deflexión en la membrana que sirve de obturador para el fluido circulante.

La figura 1 presenta el corte transversal de una microbomba, donde se observan los distintos componentes que la conforman:

- Unidad de actuación, que consta de la membrana y su unidad calefactora.
- Válvulas, situadas en los orificios de entrada y salida del líquido.
- Cavidad de bombeo, donde la membrana actúa sobre el fluido.
- Canales de entrada y salida.

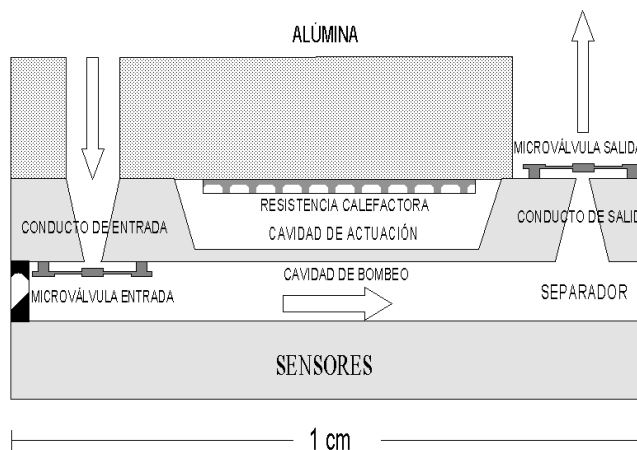


Figura 1. Corte transversal de una microbomba con actuación termoneumática.

La unidad de actuación: La cavidad de aire se consigue mediante ataque anisotrópico del Si con KOH, que es una técnica de fabricación; con este ataque también se configura la membrana. El ataque se controla por tiempo en función del grosor deseado, que puede ser del orden de decenas de micras. La cavidad se cierra mediante un substrato de alúmina (Al_2O_3) que se adhiere al silicio mediante resina epóxica. Esta unión ha de ser perfectamente hermética, ya que de lo contrario no permitiría los cambios de presión necesarios en esta cavidad. El aire se calienta aplicando una diferencia de potencial sobre la resistencia calefactora de Ta_2N , de 0.1 mm de grosor, depositada sobre la alúmina. Los contactos eléctricos de la

resistencia van al exterior a través de unos orificios grabados con láser sobre la alúmina y sobre los que se ha depositado una capa de Au. En el mismo paso de formación de estos orificios se crean los orificios para la entrada y salida del fluido.

La cavidad de bombeo: Es la cavidad por la que pasará el fluido y donde se provocarán las variaciones de presión, por la deflexión de la membrana, para forzar el flujo del fluido. Las variaciones de presión, junto al funcionamiento de las válvulas pasivas, harán que el fluido pase en la dirección indicada en el esquema de la figura 1. Por la parte inferior se dispone un sustrato de silicio con una serie de sensores (de temperatura, presión y químicos) para controlar el funcionamiento del dispositivo y del microdispositivo. La unión de estos dos sustratos de silicio se realiza, al igual que para la cavidad de actuación, mediante resina epóxica. Por supuesto, esta unión también ha de ser perfectamente hermética para evitar fugas de fluido (Carmona, 2000).

La figura 2 muestra la membrana termoneumática, montada sobre un soporte de goma y luego sobre uno de aluminio para facilitar su manipulación experimental, propuesta para ser utilizada en la cavidad de bombeo de la microbomba. La figura 3 presenta las imágenes superior, alúmina, e inferior, silicio, de la membrana de la figura 2.

El proceso de fabricación de las membranas se llevó a cabo en el Centro Nacional de Microelectrónica de Barcelona (CNM), España. La estructura de prueba tiene un

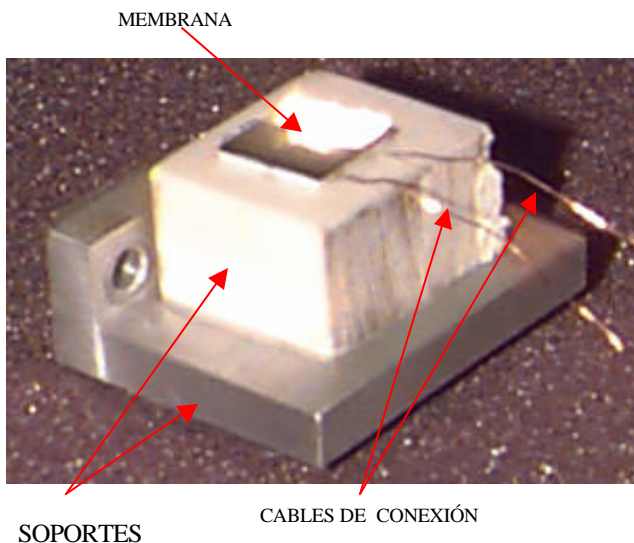


Figura 2. Membrana termoneumática.

área de $4000 \mu\text{m}^2$, $14 \mu\text{m}$ de grosor y una cavidad de actuación con una profundidad de $300 \mu\text{m}$.

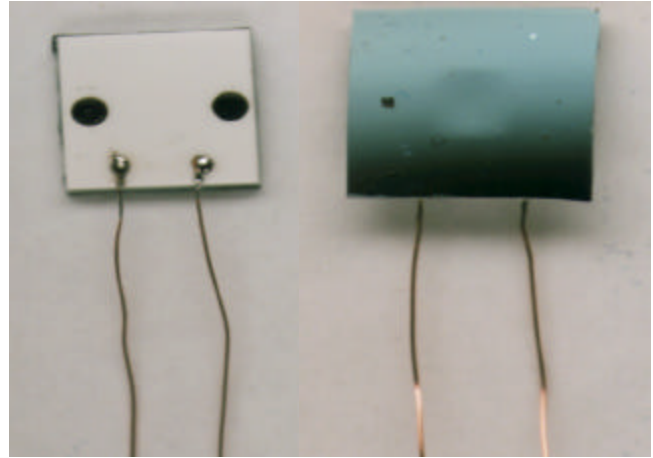


Figura 3. Vistas superior (alúmina) e inferior (silicio) de la cavidad de actuación, a derecha e izquierda respectivamente.

Interferometría Óptica

Entre las técnicas ópticas empleadas para la medida de desplazamientos micrométricos la más conocida es la interferometría láser, la cual suele emplearse en la medida de espesores y análisis de superficies. La interferometría proporciona precisiones por debajo de la longitud de onda del láser que se emplea, es decir, por debajo de $0.5 \mu\text{m}$ cuando se utilizan láseres dentro del espectro visible. No obstante, uno de los principales inconvenientes de las técnicas interferométricas es que proveen un valor indirecto del espesor o desplazamiento medido, ya que se deben contar el número de interferencias (máximos y mínimos) de la señal obtenida para determinar la distancia absoluta (Domingo *et al.*, 2000).

La interferometría óptica es un fenómeno basado en la naturaleza ondulatoria de la luz que permite realizar medidas precisas de las formas o de las distancias, ya que proporciona una resolución extraordinaria y no requiere un contacto físico directo con la superficie sometida a estudio. La expresión matemática que describe la perturbación óptica es una ecuación diferencial parcial homogénea de segundo orden y obedece al principio de superposición. La interferencia óptica se puede decir que es una interacción de dos o más ondas de luz que producen una intensidad resultante, la cual se desvía de la suma de las intensidades componentes.

El principio fundamental de la interferometría consiste en la interacción o interferencia entre dos ondas lumi-

nosas que se encuentran una con otra, de forma parecida a lo que sucede cuando se encuentran dos ondas superficiales en el agua. En cualquiera de estos casos, cuando la cresta de una onda coincide con el valle de la otra, la interferencia es destructiva y las ondas se anulan. Cuando coinciden las dos crestas o los dos valles, las ondas se refuerzan mutuamente, la interferencia es constructiva y las ondas se suman. En la figura 4 se puede observar éste fenómeno.

Los interferómetros pueden dividirse en dos clases:

- Los basados en la división del frente de onda: En este caso se usan porciones del frente de onda primario bien sea directamente como fuentes para emitir ondas secundarias o conjuntamente con sistemas ópticos para producir fuentes virtuales de ondas secundarias. Luego se hace que se encuentren estas ondas secundarias para interferir. Como ejemplo de esto se pueden mencionar el biprisma de Fresnel, los espejos de Fresnel y el espejo de Lloyd.
- Los que se fundamentan en la división de la amplitud: En este caso la onda primaria se divide en dos segmentos los cuales viajan por diferentes caminos antes de recombinarse e interferir.

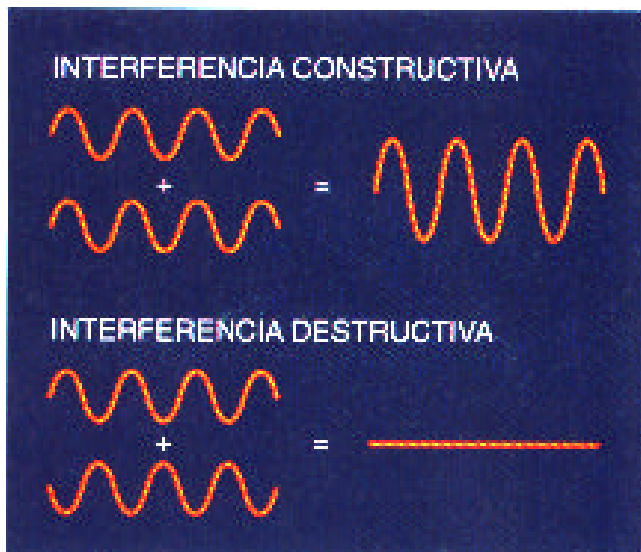


Figura 4. Principio de superposición. Cuando se presenta la interferencia las ondas se suman constructiva o destructivamente.

Dentro de la gran cantidad de interferómetros de división de amplitud el más conocido de todos, e históricamente el más importante, es el Interferómetro de Michelson. Su configuración se ilustra en la figura 5. Una fuente lu-

minosa (la cual puede ser un láser o una placa difusora de vidrio esmerilado iluminada por una lámpara de descarga) emite una onda, parte de la cual viaja hacia la derecha. El espejo semiplatedado en el punto O divide la onda en dos, una parte viajando a la derecha y otra hacia arriba al fondo. Las dos ondas serán reflejadas por los espejos M1 y M2 y regresadas al divisor de haz. Parte de la onda que viene de M2 pasa a través del divisor de haz hacia abajo y parte de la onda proveniente de M1 es desviada por el divisor de haz hacia el detector. Por lo tanto, las ondas se unen y es posible que se produzca interferencia dependiendo del estado de coherencia temporal de la onda electromagnética que ilumina el interferómetro (**Hecht & Zajac, 1977**).

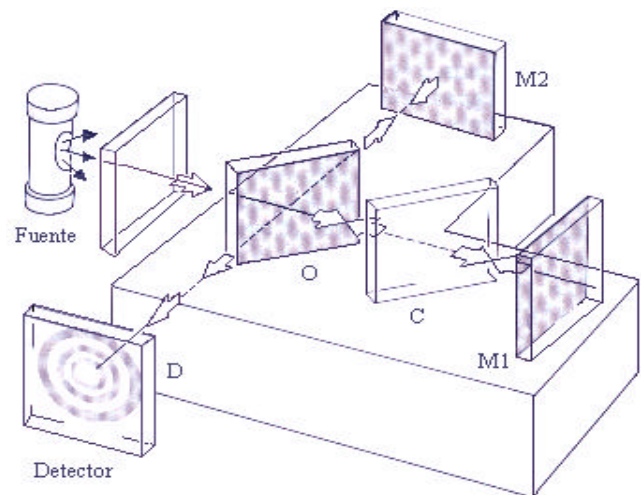


Figura 5. Interferómetro de Michelson.

Obsérvese que un haz pasa a través de O tres veces mientras que el otro pasa una sola vez. En consecuencia, cada haz cruzará igual espesor de vidrio únicamente cuando una placa compensadora, C, se introduzca en el brazo OM1. El compensador es un duplicado exacto del divisor de haz con la excepción de un posible plateado o recubrimiento por una película delgada sobre el divisor de haz. Este último se coloca a un ángulo de 45° tal que O y C sean paralelas una respecto a la otra. Con el compensador en su lugar cualquier diferencia de camino óptico aparece de la diferencia de camino real. Además, debido a la dispersión del divisor de haz, el camino óptico es una función de la longitud de onda, λ . Para un análisis cuantitativo, el interferómetro sin la placa compensadora puede ser usado con una fuente cuasi monocromática. La inclusión del compensador evita el efecto de dispersión, de tal modo que aún una fuente con ancho de banda gran-

de puede llegar a generar franjas observables (Hecht & Zajac, 1977).

La principal ventaja del Interferómetro de Michelson sobre las técnicas primitivas de producir interferencias es que los dos haces están ampliamente separados, pudiéndose variar la diferencia de recorrido ya sea moviendo uno de los espejos o introduciendo una sustancia refringente en la trayectoria de uno de los haces. Las técnicas interferométricas son ampliamente usadas por su gran resolución y para su ejecución se requiere de una radiación coherente temporalmente.

Arreglo Experimental

La figura 6 es un diagrama esquemático del experimento aquí planteado. Comparando este montaje con el interferómetro de Michelson, figura 5, se tiene que: la fuente es un láser de He-Ne, el detector es una cámara CCD, M1 es la membrana bajo prueba, M2 es el espejo y las lentes O y C forman el divisor de haz (Beam Splitter) (Duarte, 2001).

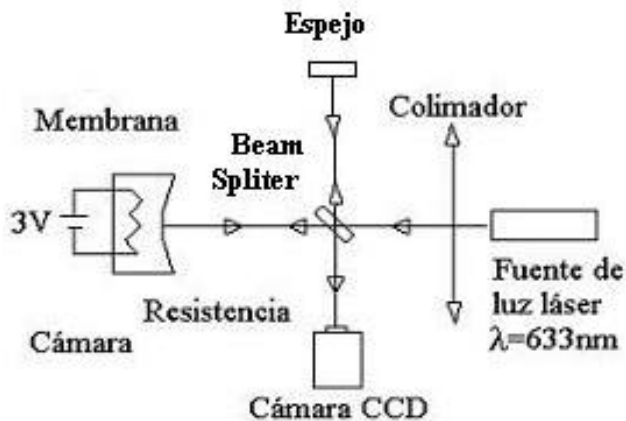


Figura 6. Diagrama esquemático del experimento.

Se aplicó una diferencia de potencial de 3V con una fuente de corriente continua. El montaje experimental se ubicó en una mesa antivibratoria, con colchón de aire, y en un cuarto totalmente aislado de vibraciones mecánicas, para evitar la influencia de ruidos medioambientales dada la gran sensibilidad del dispositivo experimental.

La iluminación se hace con una onda monocromática de un láser de He-Ne con una longitud de onda de $0.633\mu\text{m}$. Un divisor de haz produce los haces de referencia y de prueba. Este último haz incide perpendicularmente a la membrana. La deflexión de la membrana produce una di-

ferencia en el camino óptico, lo cual resulta en una diferencia de fase entre las ondas y se observan bordes oscuros y brillantes. Como se ilumina toda la superficie y cada punto de la membrana presenta una deflexión diferente, el resultado es una imagen bidimensional de interferencias que se pueden observar con una cámara CCD, como se muestra en el siguiente apartado. Estas imágenes se graban en una cinta de video para su posterior análisis.

Descripción matemática del experimento

En la figura 7, S , S_1 y S_2 son rendijas estrechas normales al plano del papel. Todo punto de S_1 y S_2 hace las veces de emisor de ondas esféricas secundarias que interfieren sobre el plano PP_0 . En este apartado se deducirá la ecuación que da la intensidad en cada punto P de la pantalla y el espaciamiento de las franjas de interferencia. En el punto P , coinciden 2 ondas que han efectuado recorridos diferentes S_2P y S_1P . Al superponerse tienen una diferencia de fase dada por

$$d = k\Delta = \frac{2\pi}{\lambda}(S_2P - S_1P) \quad (1)$$

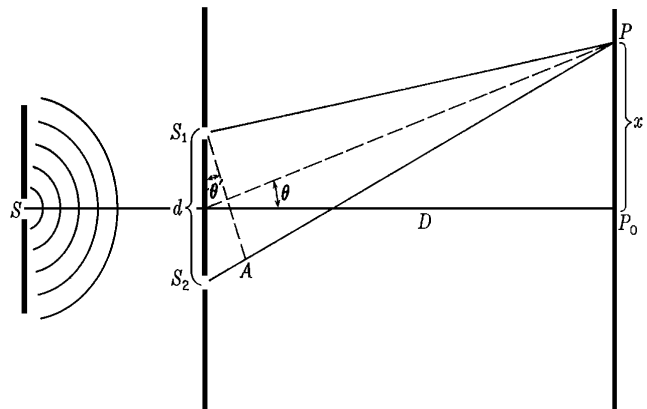


Figura 7. Diferencia de recorrido en el experimento de Young.

Se supone que al salir de S_1 y S_2 las dos ondas están en fase por equidistar ambas rendijas de S . Además, las amplitudes son prácticamente las mismas dado que S_1 y S_2 tienen la misma anchura y están muy próximas. El problema de hallar la intensidad resultante en P se reduce a sumar dos movimientos armónicos simples de igual frecuencia y amplitud pero diferente fase, o sea:

$$A^2 = a_1^2 + a_2^2 + 2a_1a_2 \cos(\mathbf{a}_1 - \mathbf{a}_2)$$

Si $a_1 = a_2$ y se tiene

$$I \approx A^2 = 2a^2(1 + \cos d) = 4a^2 \cos^2 \frac{d}{2} \quad (2)$$

Sí $\delta = 0, 2\pi, 4\pi, \dots$ la intensidad es igual a cuatro veces cada uno de los haces.

Sí $\delta = \pi, 3\pi, 5\pi, \dots$ la intensidad es nula.

Para valores intermedios la intensidad varía entre estos límites de acuerdo con el cuadrado del coseno. En este formulismo, a representa la amplitud de las ondas individuales y A es la amplitud resultante. Ahora se calculará la diferencia de fase en función de la distancia $x = PP_0$, de la separación d entre ambas rendijas y de su distancia D a la pantalla. La diferencia de recorrido correspondiente es la distancia S_2A en la que se han dibujado la línea de trazos S_1A de modo que S_1 y A equidisten de P . En el montaje del experimento de Young, D suele ser varios miles de veces mayor que d o x . Por tanto, los ángulos θ y θ' son muy pequeños y prácticamente iguales. En estas condiciones puede considerarse que el triángulo S_1AS_2 es rectángulo y la diferencia de recorrido es $d \sin \theta'$. $d \sin \theta$. $\tan \theta$. x/D . De este modo:

$$\Delta = d \sin \theta = d \frac{x}{D} \quad (3)$$

Llevando este resultado a la ecuación (1) se obtiene δ :

$$d = k\Delta = \frac{2p}{\lambda} d \sin \theta = \frac{2p}{\lambda} d \frac{x}{D}$$

En este caso la ecuación (2) de la intensidad dará valores máximos, iguales a $4a^2$, siempre que δ sea un múltiplo entero de 2π , y de acuerdo con la ecuación (1), esto ocurrirá cuando la diferencia de recorrido sea un múltiplo entero de λ . Por lo tanto, tenemos:

$$\frac{xd}{D} = 0, \lambda, 2\lambda, 3\lambda, \dots = m\lambda$$

o sea:

$$x = m\lambda \frac{D}{d} \text{ franjas brillantes} \quad (4)$$

El valor mínimo de la intensidad es cero, y ocurre cuando $\delta = \pi, 3\pi, 5\pi, \dots$ Para estos puntos:

$$\frac{xd}{D} = \frac{\lambda}{2}, \frac{3\lambda}{2}, \frac{5\lambda}{2}, \dots = (m + \frac{1}{2})\lambda$$

o sea,

$$x = (m + \frac{1}{2})\lambda \frac{D}{d} \text{ franjas oscuras} \quad (5)$$

El número entero m , que caracteriza una franja brillante particular, se llama *orden de interferencia*. Por lo tanto, las franjas con $m = 0, 1, 2, 3, \dots$ se denominan ordenes cero, primero, segundo, tercero, etc.

De acuerdo con estas ecuaciones, la distancia sobre la pantalla entre dos franjas sucesivas que se obtienen sustituyendo m por la unidad en las ecuaciones (4) y (5), es constante e igual a $\lambda D/d$.

Franjas circulares

Aparecen cuando se utiliza luz monocromática y los espejos están exactamente ajustados, siendo las que se emplean en la mayor parte de medidas con el interferómetro. Los máximos se producirán para aquellos ángulos θ que satisfagan la relación:

$$2d \cos \theta = m\lambda \quad (6)$$

donde d es la separación de los espejos (figura 8).

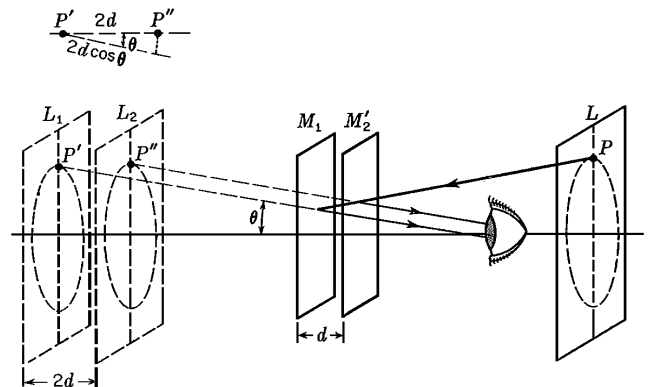


Figura 8. Formación de franjas circulares en el Interferómetro de Michelson.

Puesto que para m , λ y d dados, el ángulo θ es constante, los máximos se encontrarán sobre circunferencias cuyo centro es el pie de la perpendicular trazada desde el ojo a los espejos. La distribución de intensidad en los anillos se deduce de la ecuación (2), en la que la diferencia de fase está dada por la expresión:

$$d = \frac{2p}{l} 2d \cos q$$

La figura 9 muestra franjas circulares observadas en diferentes condiciones. Si la distancia entre M_1 y M'_2 es de unos pocos centímetros, el sistema de franjas es del tipo (a), como con los anillos muy apretados. Acercando lentamente M_1 hacia M'_2 , de modo que d disminuya, un anillo determinado, caracterizado por un valor dado de su orden m , disminuirá de radio, ya que, según la ecuación (6), el producto $2d \cos \theta$ ha de permanecer constante. Por lo tanto, cada vez que $2d$ decrece en λ , o sea d en $\lambda/2$, desaparecerá un anillo en el centro. Ello es consecuencia de que en el centro $\cos \theta = 1$, por lo que la ecuación (6) se convierte en

$$2d = m\lambda \quad (7)$$

Al variar m en una unidad, d varía en $\lambda/2$. Ahora bien: al aproximarse M_1 a M'_2 (figura 9) los anillos van espaciándose cada vez más, como se ve en (b), hasta alcanzarse una posición crítica para la cual la franja central cubre todo el campo, como en (c). Esto ocurre cuando M_1 y M'_2 coinciden exactamente, pues es evidente que en estas condiciones la diferencia de recorrido es nula para todos los ángulos de incidencia. Si seguimos desplazando M_1 en la misma dirección, sobrepasa a M'_2 y vuelven a aparecer nuevas franjas ampliamente espaciadas que se originan en el centro. Al aumentar la diferencia de recorrido estos anillos se irán apretando gradualmente, como puede verse en (d) y (e).

Contando el número de franjas de luz monocromática que pasan por el centro del campo visual al desplazar lentamente el espejo M_1 se tendrá una medida de este desplazamiento en función de la longitud de onda, para la posición d_1 , correspondiente a la franja brillante de orden m_1 , es

$$2d_1 = m_1\lambda$$

y para la d_2 , que da la franja brillante de orden m_2 ,

$$2d_2 = m_2\lambda$$

Restando estas dos ecuaciones:

$$d_1 - d_2 = (m_1 - m_2) \frac{\lambda}{2}$$

por tanto, el desplazamiento de M_1 es igual al número de franjas multiplicado por la semilongitud de onda. Naturalmente, no es necesario que la distancia corresponda a un número entero de semilongitudes de onda. Es fácil apreciar fracciones de desplazamiento de una décima de franja, y con habilidad hasta de un cincuentavo. En este caso, la medida tendría una exactitud de $\lambda/100$ ó 5×10^{-7} cm utilizando luz verde.

Resultados

Para la medida del desplazamiento se utilizaron unidades de actuación constituidas por el substrato de Si (con la membrana), la alúmina y la resistencia calefactora incluyendo los contactos eléctricos externos. Una vez realizado el montaje descrito en el apartado anterior, fue posible observar los anillos de interferencia mostrados en la figura 10.

Los anillos aparecen desde el centro debido a que allí se tiene la mayor deflexión del dispositivo en cada ins-

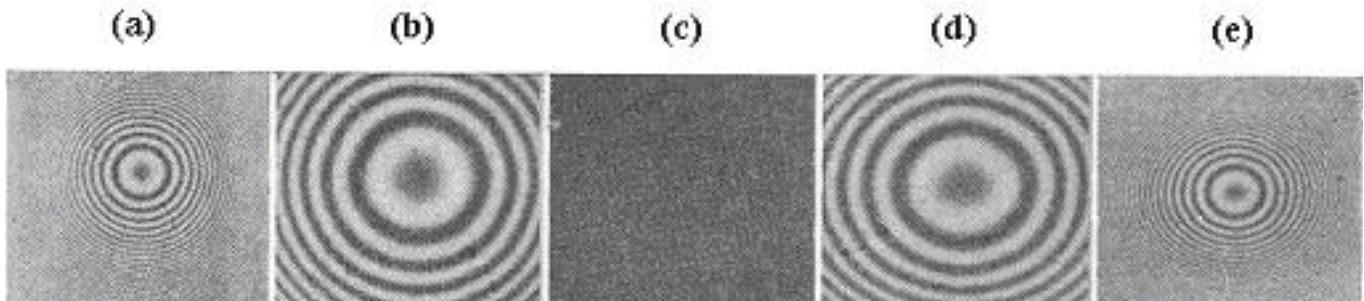


Figura 9. Diversos tipos de franjas observados con el Interferómetro de Michelson. Franjas circulares. La diferencia de recorrido aumenta en ambos sentidos a partir del centro. (Jenkins & White, 1976).

tante de tiempo. La distancia entre dos franjas consecutivas corresponde a $\lambda/2 = 0.316 \mu\text{m}$; de esta manera se obtiene una precisión del orden de las micras.

Con la ayuda de un sistema TV-Vídeo fue posible contar los anillos y medir su tiempo de formación. La figura 11 muestra la interpretación de datos numéricos de la deflexión de la membrana obtenida de la imagen de interferencia (secuencia de anillos). En los primeros cinco minutos la formación de anillos ocurrió de dentro hacia fuera obteniéndose la curva con pendiente positiva. Inmediatamente después de apagar la fuente de alimentación, la formación de anillos fue desde afuera hacia adentro y se obtuvo la curva con pendiente negativa como consecuencia del descenso en la temperatura dentro de la cavidad de actuación. El pico observado posterior a los cinco minutos (320 segundos) corresponde al máximo valor de deflexión de la membrana e identifica su tiempo de respuesta; esto significa que para lograr la máxima deflexión de la membrana se deberá aplicar la señal de excitación durante un tiempo mínimo de 320 segundos. De la figura 11 se puede extraer información sobre la deformación de la membrana; en este caso, para una membrana de $14 \mu\text{m}$ de grosor, y habiendo aplicado la señal de alimentación a la resistencia calefactora durante 320 segundos, se obtiene una deflexión máxima de $53 \mu\text{m}$.

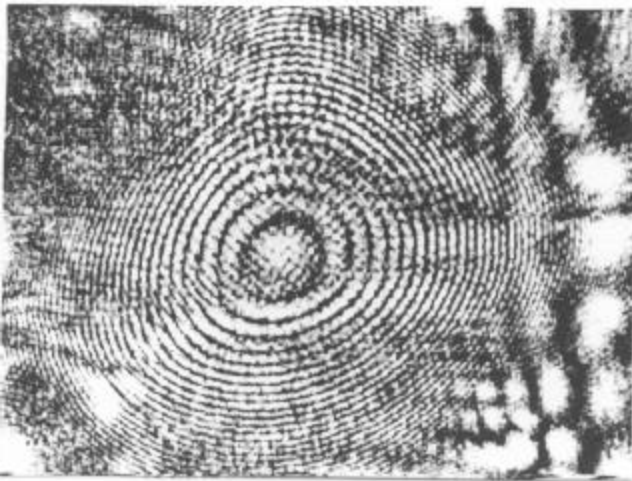


Figura 10. Imagen interferométrica de la deflexión.

Con esta técnica es posible realizar una caracterización precisa del comportamiento dinámico de una membrana; para ello bastará con aplicar una señal cuadrada, con la frecuencia de operación deseada, a la resistencia calefactora en la cavidad de actuación. Igualmente, con el interferómetro de Michelson es posible variar la distancia

entre la membrana y la fuente luminosa para establecer la influencia que dicha variación ejerce sobre la deflexión de la membrana.

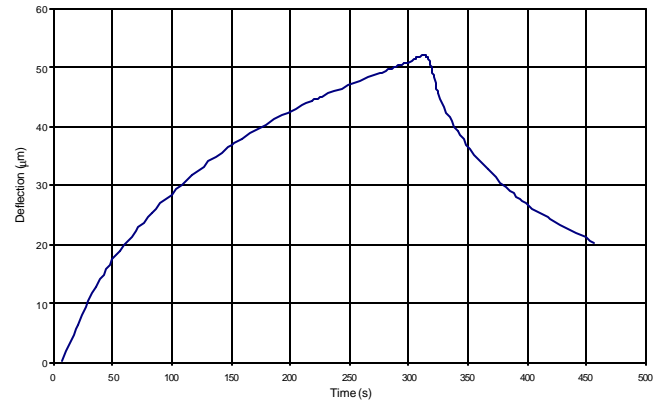


Figura 11. Evolución temporal de la deflexión de una membrana de $14 \mu\text{m}$.

Conclusiones

En el presente trabajo se ha descrito un diseño experimental, basado en el interferómetro de Michelson, para la medida de la distribución de desplazamientos en una membrana termoneumática. Esta membrana se construyó mediante ataque anisotrópico de una oblea de silicio, el cual permite configurar la cavidad de actuación.

Cuando se compara con otras técnicas de medición de pequeños desplazamientos, el interferómetro de Michelson presenta las siguientes ventajas: ofrece resoluciones del orden de las micras, cercanas a la longitud de onda de la fuente luminosa empleada; como resultado del análisis de los anillos de interferencia se puede obtener la respuesta dinámica del dispositivo bajo estudio; permite efectuar estudios de superficies en 3-D y es automatizable.

Como desventajas se tiene que las superficies bajo estudio deben estar muy limpias, el banco óptico debe estar totalmente alejado de cualquier posible ruido o vibración mecánica ya que es muy sensible a este tipo de interferencias, y proporciona medidas indirectas (conteo de anillos).

Por último se puede afirmar que el método aquí planteado, es fácilmente adaptable a la caracterización de dispositivos, con dimensiones reducidas, que presenten como principio de funcionamiento la variación de su geometría.

Bibliografía

- Carmona M.**, 2000. Modelización y test de micromembranas: Aplicación a componentes de microfluídica. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona, España.
- Domingo J., Duarte J. E., Moreno M., Puig M. y Samitier J.**, 2000. Caracterización automática de pequeños actuadores por láser. Memorias del Seminario Anual de Automática, Electrónica Industrial e Instrumentación SAAEI'00, Septiembre 13 a 15 de 2000, Terrasa, Cataluña, España, 253-256.
- Duarte J. E.**, 2001. Diseño y Test de Micromembranas Actuadas Ópticamente. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona, España.
- Duarte J. E., Fernández F. y Moreno M.**, 2005. Caracterización de microactuadores mediante técnicas ópticas. Revista de la Escuela Colombiana de Ingeniería, Año 15, No. 59. 35-38.
- Hecht E. y Zajac A.**, 1977. Óptica. Fondo Educativo Interamericano, S.A., Madrid.
- Jenkins F. A. and White H. E.**, 1976. Fundamentals of Optics. McGraw-Hill, New York.
- Ruiz O., Samitier J., Wenk B., Riethmuller W. and Ramos Martos J.**, 1996. Pendulum type accelerometers based on thick polysilicon surface micromachining. ESSDERC'96 Editions Frontiers, 725-728.
- Tabib-Azar M.** 1995. Sensing means and sensor shells: a new method of comparative study of piezoelectric, piezoresistive, electrostatic, magnetic, and optical sensors. Sensors and Actuators A **48**: 87-100.
- Yamashita K.**, 1998. Miniaturized infrared sensor using silicon diaphragm based on Golay cell. Sensor and Actuators A **66**: 29-32.

Recibido el 15 de junio de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de marzo de 2007

VARISTORES DE SnO_2 OBTENIDOS POR EL MÉTODO DE PRECURSOR POLIMÉRICO (PECHINI)

por

A. Mosquera¹, J. A. Varela² & J. E. Rodríguez-Páez¹

Resumen

Mosquera, A., J. A. Varela & J. E. Rodríguez-Páez: Varistores de SnO_2 obtenidos por el método de precursor polimérico (Pechini). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 89-96, 2007. ISSN 0370-3908.

Los varistores, materiales que cambian su resistencia con el voltaje, son dispositivos muy utilizados en la industria para proteger equipos eléctricos y electrónicos de las sobretensiones. Dadas las exigencias actuales de la tecnología se requieren varistores que cubran un amplio rango de voltaje de ruptura, principalmente valores bajos con rápida respuesta, buen comportamiento en servicio y con microestructura sencilla que facilite su conformación. En este trabajo se indica como obtener la materia prima para fabricar varistores con base en SnO_2 , utilizando el método de precursor polimérico. El polvo cerámico obtenido se caracterizó utilizando difracción de rayos x (DRX) y análisis térmico (TG/ATD). Para determinar su sinterabilidad se realizaron estudios de dilatometría. Las muestras sinterizadas se caracterizaron microestructural, con MEB, y eléctricamente, determinando las curvas características corriente-voltaje de los sistemas estudiados.

Palabras clave: Síntesis, varistores, SnO_2 , precursor polimérico, microestructura, curvas I-V.

Abstract

Varistors, materials that change their resistance with voltage, are very used devices in the industry to protect electric and electronic equipment of the voltage surges. Given the current demands of the technology, varistors is required that cover a wide range of rupture voltage, mainly low voltage values, quick answer, good behavior in service and with simple microstructure that facilitates its conformation. In this work is indicated how to obtain the raw material to fabricate SnO_2 based varistors by polymeric precursor method. The obtained ceramic powder was characterized using X ray diffraction (XRD) and thermal analysis (DTA/TG). To determine their densification were made dilatometric studies, sinterized samples were microstructural(SEM), and electrically characterized to determine the current-voltage characteristics curves of the studied systems.

Key words: Synthesis, varistors, SnO_2 , polymeric precursor, microstructure, I-V curves.

¹ Grupo CYTEMAC. Departamento de Física/FACENED. Universidad del Cauca. Calle 5 # 4-70. Popayán-Cauca/Colombia. Correo electrónico: aamosquera@unicauca.edu.co y jnpaez@unicauca.edu.co Tel. 57-8209800 Ext. 2410. Fax 57-8209860.

² LIEC. Universidad Estadual Paulista. Instituto de Química. Araraquara-Brasil. Correo electrónico: varela@iq.unesp.br

Introducción

Como es conocido muchos circuitos y equipos electrónicos se utilizan a valores de voltaje específicos y no resisten los sobrevoltajes ocasionados por transitorios de tensión que ocurren en la red eléctrica. Por esto se requiere de dispositivos que protejan de las sobretensiones; a estos materiales se les denomina varistores.

El comportamiento eléctrico de un varistor esta descrito por la ecuación no-ohmica (**Matsuoka M.** 1971, **Clarke D.** 1999)

$$J=K.E^{\alpha} \quad (1)$$

donde J representa la densidad de corriente, E el campo eléctrico aplicado, K es una constante relacionada con la resistencia del material y α es el coeficiente de no-linealidad. (**Bacelar W. K. et al.** 2002, **Bueno P. R. et al.** 2000)

Los parámetros más importantes de estos dispositivos son el coeficiente de no-linealidad (α), el campo de Ruptura (E_r) y la corriente de fuga (I_r), parámetros que son controlados por la microestructura del dispositivo, es decir por el tamaño de grano, naturaleza de los bordes de grano y la distribución de dopantes en ella (**Santhosh P.N. et al.** 1997, **Gupta T.K.** 1990).

Recientemente se ha incrementado el interés por el desarrollo de varistores con base en SnO_2 . El SnO_2 es un semiconductor tipo n, con estructura tipo rutilo, y presenta poca densificación debido a que el mecanismo de sinterización que predomina a bajas temperaturas es el de difusión superficial y evaporación-condensación a altas temperaturas, esto debido a altas presiones parciales que presenta el sistema (**Antunes A. C. et al.** 2000). Se ha demostrado que la adición de CoO al SnO_2 permite alcanzar densidades mayores al 97% de la densidad teórica (**Brankovi G. et al.** 2004, **Varela J. A. et al.** 1999) lo que hace posible una mayor densificación y por lo tanto su aplicación en la obtención de varistores. Además, la introducción de otros dopantes como Nb_2O_5 , y Ta_2O_5 al sistema SnO_2 - CoO disminuye la resistencia del grano, reduciendo los valores de voltaje de ruptura (**Antunes A. C et al.** 2000, **Wang Y. J. et al.** 2001).

Los varistores con base en óxido de estaño presentan características eléctricas altamente no lineales, semejantes a las de los varistores comerciales de óxido de zinc (**Pianaro S.** 1995), con la ventaja de que la cerámica de SnO_2 es monofásica facilitando el control microestructural del material, posee elevada resistencia a la degradación (**Pizarro A. R.** 1996) y además, requiere de concentracio-

nes bajas de dopantes para alcanzar buenas características varistoras, y alta densificación, en comparación con los varistores de ZnO (**Cerri J.A. et al.** 1996).

Diferentes métodos de síntesis han sido utilizados en la obtención de la materia prima que se utiliza en la conformación de los varistores de SnO_2 . El más usado es el de mezcla de óxidos sin embargo, por este método, no es posible garantizar una mezcla homogénea de los óxidos componentes del sistema varistor, impidiendo una distribución uniforme de los dopantes en la matriz de SnO_2 . Esto ha llevado a que aumente el interés de desarrollar métodos de síntesis por rutas químicas (**Hohenberger G. et al.** 1992, **Santhosh P.N. et al.** 1997, **Sinha A. et al.** 1997, **Chu S. et al.** 2000). Entre ellos está el método de precursor polimérico, o método Pechini, que ha dado muy buenos resultados en la obtención de otros óxidos de interés industrial (**Pechini M. P.** 1967). Este proceso ya ha sido utilizado por otros investigadores para obtener cerámicas de SnO_2 (**Sinha A. et al.** 1997, **Lorenz A. et al.** 2001). En él se emplean las propiedades que presentan ciertos ácidos α -hidroxicarboxílicos, tales como el cítrico y el glicólico, para formar quelatos con diversos cationes. Los cationes pueden estar en la forma de cloruro, carbonato, hidróxido, nitrato y acetato. Cuando se mezclan los quelatos con un polihidroxialcohol, como el etilenglicol, y se calienta el sistema, estos se poliesterifican formando una resina. La descomposición de la resina, para la obtención del polvo cerámico, requiere de la eliminación por calentamiento de una gran cantidad de materia orgánica (**Zhang R. et al.** 2002). La idea general del método Pechini es redistribuir uniformemente los cationes a nivel atómico a través de la estructura polimérica. El objetivo del presente trabajo fue obtener varistores del sistema Sn-Co-Nb-Ti-Al utilizando materia prima sintetizada por el método Pechini para garantizar una adecuada distribución de los dopantes en la matriz de óxido de estaño. El polvo cerámico obtenido se caracterizó utilizando DRX y ATD/TG y luego se sinterizó. A las muestras sinterizadas de este sistema se les determinaron las curvas I-V.

Procedimiento experimental

Para la obtención del polvo cerámico que se utilizó para conformar los varistores con base en SnO_2 se usaron como precursores: Cloruro de estaño ($\text{SnCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – Mallinckrodt), Acetato de cobalto ($(\text{CH}_3\text{CO}_2)_2\text{CO} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ – Aldrich), Nitrato de aluminio ($\text{Al}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ – Merck), Butóxido de titanio ($\text{C}_{16}\text{H}_{36}\text{O}_4\text{Ti}$ - Aldrich) y Óxido de niobio (Nb_2O_5 – Aldrich); las composiciones molares de los sistemas estudiados se indican en la tabla 1.

El SnO_2 a utilizar en el método Pechini se sintetizó empleando el método de precipitación controlada (**Ararat**

Tabla 1. Diferentes concentraciones de los sistemas Sn-Co-Nb-Ti-Al sintetizados utilizando el método Pechini.

Referencia de la Muestra	Composición (%mol)				
	Sn	Ti	Nb	Co	Al
Tin 1	97.8	1	0.1	1.0	0.05
Tin 2	97.7	1	0.1	1.0	0.20
Tin 3	97.9	1	0.05	1.0	0.05
Tin 4	97.85	1	0.05	1.0	0.10
Tin 5	97.75	1	0.05	1.0	0.20

C. *et al.* 2005). Para ello se partió de una solución 0.3M de $\text{SnCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ a la cual se le adiciono NH_4OH , de manera controlada, hasta alcanzar un pH en la solución de 6,25. Este sólido seco obtenido del filtrado de la suspensión fue el que se utilizó como precursor para obtener los varistores.

Para sinterizar los polvos cerámicos a utilizar en el conformado de los varistores se partió de una mezcla de ácido cítrico (Carlo Erba) y etilenglicol (Mallinckrodt), en una relación de masa 4:1, la cual se calentó a 70°C para favorecer la disolución del ácido cítrico. A esta solución se le adicionaron el SnO_2 , obtenido por precipitación, y los precursores de Co, Nb, Ti y Al en solución acuosa; la mezcla se calentó entre 100 y 150°C obteniéndose una resina debido a la reacción de poliesterificación entre el ácido cítrico y el etilenglicol. La resina obtenida se trató térmicamente entre 200 y 300°C con el fin de eliminar el solvente y conformar los oxicarbonatos de los cationes de interés; posteriormente, este material precalcinado se sometió a tratamiento térmico entre 500 y 600°C para eliminar el material orgánico y obtener la mezcla de los óxidos de interés.

Se utilizó difracción de rayos x (difractor Siemens D-5000), para determinar las fases cristalinas presentes en los polvos cerámicos, y análisis térmicos, diferencial y termogravimétrico (ATD/TG), para estudiar el comportamiento del sistema frente a tratamientos térmicos. Luego, los polvos sintetizados se prensaron uniaxialmente a 20 Mpa obteniéndose pastillas con espesores mayores a 1mm ; estas muestras fueron posteriormente prensadas isostáticamente a 200 Mpa. La densidad en verde del material prensado fue calculada mediante el peso y el volumen de las pastillas. Para conocer la sinterabilidad de los polvos cerámicos obtenidos, se analizó la contracción y la velocidad de contracción de muestras compactadas en una atmósfera de O_2 , utilizando el dilatómetro Netzsch modelo 402E a una velocidad de calentamiento de $5^\circ\text{C}/\text{min}$.

Con base en los datos de dilatometría, las muestras fueron sinterizadas en un horno tubular con atmósfera de O_2 y la densidad de las pastillas se determinó utilizando el método de Arquímedes.

Con el fin de conocer las características eléctricas de las muestras sinterizadas, las pastillas se pulieron hasta alcanzar un espesor de 1mm y se depositó, sobre sus caras paralelas, electrodos de plata para realizar las medidas eléctricas; para ello se utilizó una fuente de voltaje Keithley 237. De las curvas corriente-voltaje obtenidas se determinaron los valores de los parámetros de α y E_r .

La microestructura de las muestras sinterizadas fue analizada empleando MEB. Para ello, las pastillas se atacaron térmicamente 50°C por debajo de la temperatura de sinterización, durante 15 minutos, para resaltar los bordes de grano.

Resultados y discusión

La figura 1 muestra los difractogramas del polvo cerámico obtenido por Pechini. Ellos indican que en las muestras está presente, como fase única, casiterita (PDF 41-1445); la adición de dopantes (Nb, Ti y Al) no genera fases secundarias. Con base en lo anterior, es posible argumentar que los cationes dopantes estén distribuidos homogéneamente en el sólido, donde el SnO_2 es la matriz; ya que el polvo cerámico se genera por calcinación de un polímero orgánico, donde los cationes están distribuidos homogéneamente, no debe ocurrir una descomposición preferencial durante el tratamiento térmico. Por otra parte, los dopantes estarían segregados en la superficie de las partículas de forma homogénea y diluida, no siendo detectados por difracción de rayos X (DRX). El material cerámico obtenido por el método Pechini, y dopado con hasta 15% mol de manganeso, presenta una sola fase cristalina (casiterita), estando el manganeso segregado en la superficie del óxido de estaño (Gouvea D. *et al.* 1996).

Para todas las composiciones estudiadas, las muestras presentan las mismas curvas de ATD/TG; en la figura 2 se ilustra una curva característica. En ella es evidente una pérdida de masa aproximadamente del 75%, entre los 80 y 600°C , debido principalmente, a la eliminación del material orgánico presente en las muestras. La curva característica de ATD, figura 2, presenta picos exotérmicos entre 300 y 600°C que indican la descomposición de la fase orgánica presente y la cristalización de los óxidos correspondientes.

El proceso de sinterización de los sistemas estudiados se ilustra en la figura 3. En las curvas se puede observar

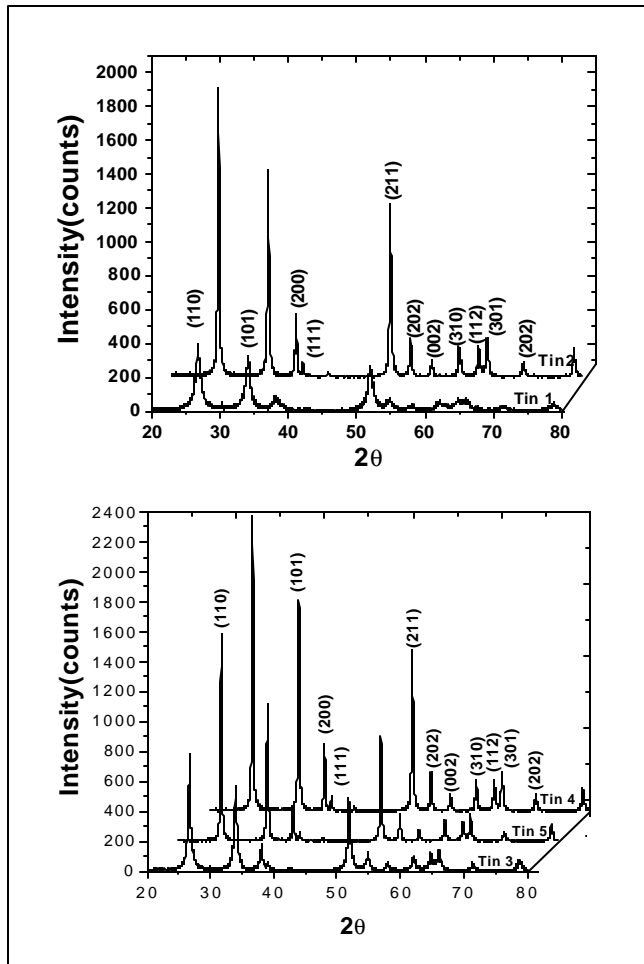


Figura 1. Difractograma de rayos x de los polvos cerámicos sintetizados por el método Pechini.

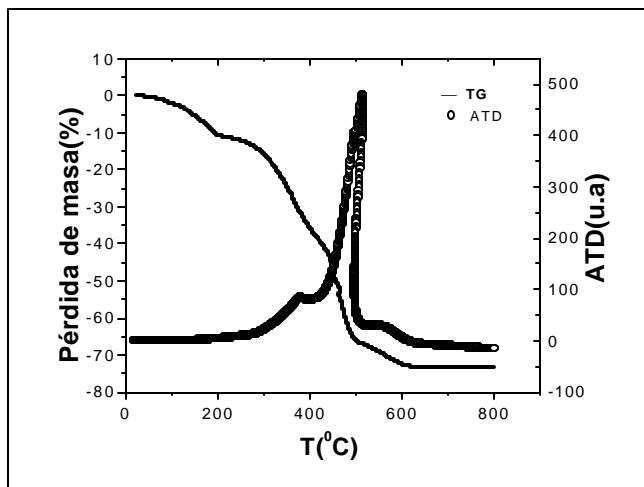


Figura 2. Curvas de ATD/TG correspondientes a los polvos cerámicos obtenidos por el método Pechini.

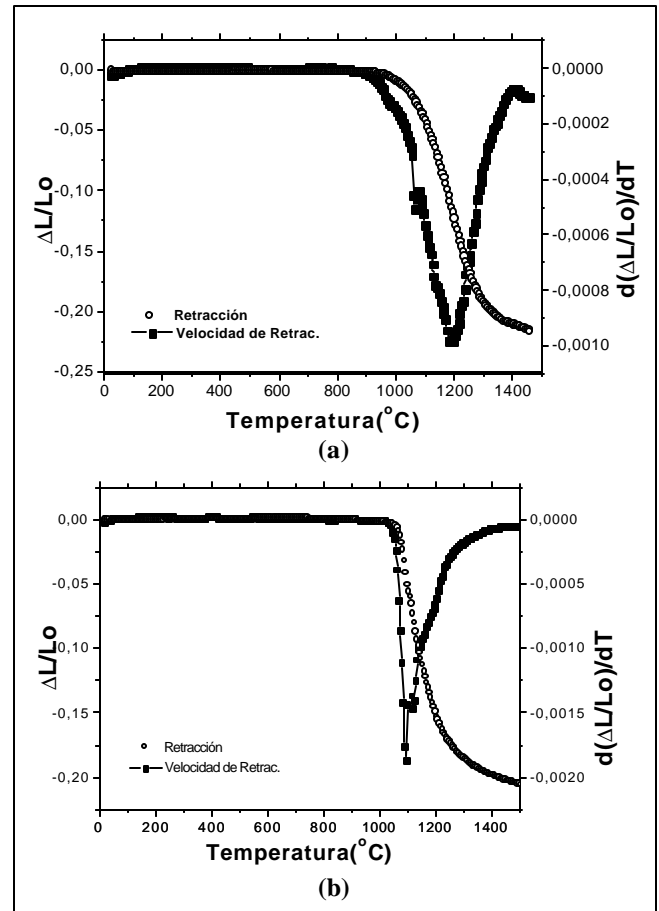


Figura 3. Curvas de contracción y velocidad de contracción, correspondientes a muestras sintetizadas por el método Pechini: (a) muestras con 0.05% en moles de Nb_2O_5 , (b) muestras con 0.1% en moles de Nb_2O_5 .

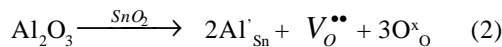
que para temperaturas menores a 900°C , en muestras con 0.05% Nb_2O_5 , y de 1010°C , en muestras con 0.1% Nb_2O_5 , aparentemente no hay contracción; solo para temperaturas mayores a las indicadas el material cerámico comienza a contraerse debido a que se activan los mecanismos de sinterización que favorecen la densificación. La máxima contracción lineal de la muestra sucede a una temperatura de 1180°C , para la que contiene 0.05% Nb_2O_5 , y a 1050°C para la que tiene 0.1% de Nb_2O_5 . Para temperaturas mayores a 1400°C la tendencia es a una estabilización, indicando que hay poca densificación de la muestra favoreciéndose el crecimiento de grano.

La presencia de un segundo pico en la curva de velocidad de contracción para muestras con 0.1% Nb_2O_5 , figura 3 (b), a una temperatura mayor a la de máxima contracción, indica que es probable que existan proble-

mas en el borde de grano que serían superados a mayor temperatura (Leite D, 2002). Para la muestra con 0.05% de Nb_2O_5 , hay un pico adicional a una temperatura menor que la correspondiente a la máxima contracción y que estaría relacionado con el reordenamiento estructural de las partículas dentro del compacto debido, posiblemente, a la existencia de partículas más grandes o a la presencia de aglomerados. Además, existe la posibilidad de eliminación de poros causados principalmente por la heterogeneidad de las partículas y a que aún no se ha iniciado el crecimiento de cuellos entre las partículas (Oliveira M. et al. 2002). Con base en los resultados de dilatometría se optó por sinterizar los sistemas a 1300°C durante 2h a una tasa de calentamiento de $5^\circ\text{C}/\text{min}$.

En la figura 4, se muestran las curvas características de campo eléctrico versus densidad de corriente correspondientes a los sistemas estudiados. Como se observa, los sistemas presentan un comportamiento no lineal, cuyos parámetros eléctricos, obtenidos de la figura 4, se indican en la tabla 2; la muestra Tin1 presenta un bajo valor de α y bajo campo de ruptura, ver tabla 2. La justificación de su bajo valor de α , a pesar de la alta densidad que presenta la muestra, podría estar en la existencia de pocos bordes de granos activos y en una distribución no adecuada de los aditivos en la muestra.

La presencia de Al_2O_3 en las muestras puede aumentar la concentración de defectos en el borde de grano del SnO_2 , debido a la sustitución en la red de Sn^{4+} por el Al^{3+} de acuerdo a la siguiente reacción:



Dicha sustitución facilita la creación de vacancias de oxígeno, cargadas positivamente, que se constituyen en centros aceptores de electrones. Donaciones de electrones pueden provenir de la superficie del borde grano promovándose

Tabla 2. Densidades Relativas en % de la densidad teórica, parámetros eléctricos y tamaño medio de grano de los sistemas Sn-Co-Nb-Ti-Al.

Referencia de la Muestra	ρ_r Relativa (%)	α	$E_r(\text{V/cm})$	T_g (°C)
Tin 1	95.2	2.13	1400	--
Tin 2	97.8	15.97	5475	12.30
Tin 3	94.7	31.32	10080	7.62
Tin 4	93.4	37.30	3081	6.45
Tin 5	97.0	12.43	5454	4.30

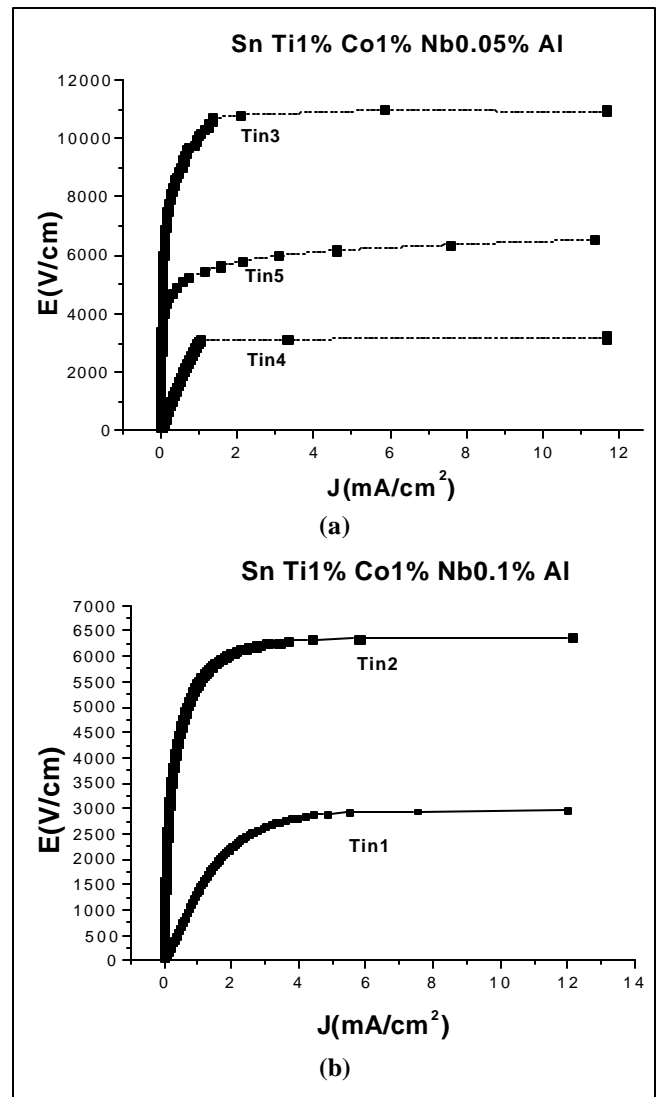


Figura 4. Curvas características E vs J correspondientes a muestras sinterizadas a 1300°C , durante 2 horas, y conformadas a partir de polvos cerámicos sintetizados por Pechini; las muestras contienen diferentes concentraciones de Al_2O_3 , y de Nb_2O_5 : (a) 0.05% en moles de Nb_2O_5 y (b) 0.1% de Nb_2O_5 .

la formación de especies de oxígeno O^- y O_2^- que contribuirían a la formación de barrera de potencial (Pizarro A. R. 1996, Oliveira M. 2002); lo anterior permite justificar la influencia del Al_2O_3 en las propiedades varistoras del sistema Sn-Co-Nb-Ti. Por otro lado, al aumentar el contenido de alúmina en el sistema disminuye el tamaño de grano, T_g en la muestra, como lo indica la tabla 2.

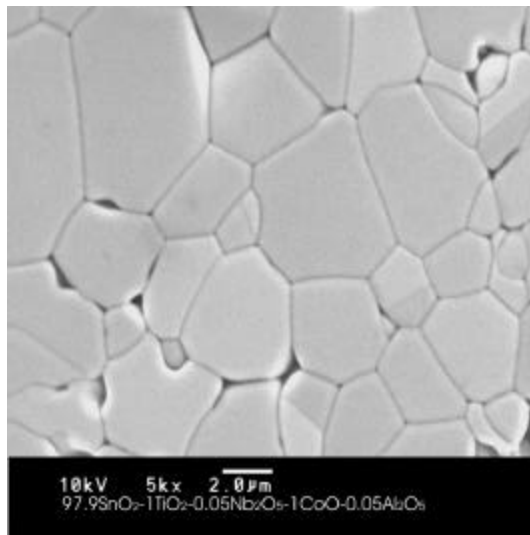
La muestra Tin 4 presenta el mayor coeficiente de no-linealidad $\alpha=37.3$, con un valor $E_r = 3081(\text{V/cm})$. Al incrementar el contenido de Al_2O_3 , como ocurre en la muestra

Tin5, el valor de a disminuye lo que hace pensar que la concentración óptima de Al^{3+} esta alrededor de un 0.1% en moles. Es necesario realizar un trabajo futuro para determinar el porcentaje óptimo de Al^{3+} que sea más favorable al comportamiento varistor de los sistemas de SnO_2 .

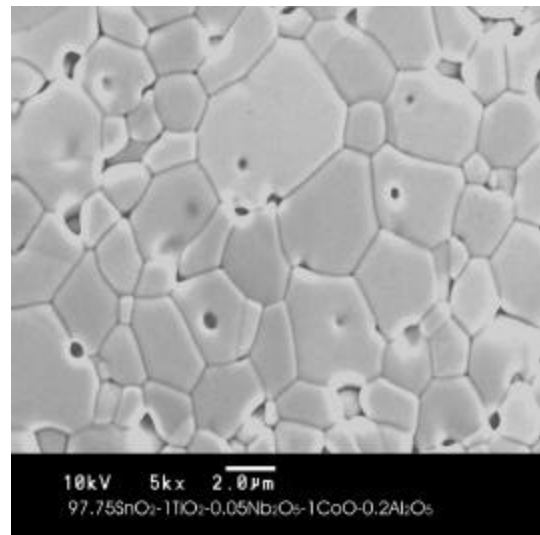
Al observar las microestructuras de las muestras sinterizadas estudiadas, figura 5, se observa porosidad intragranular, en los bordes de grano y dentro de los granos; esto es coherente con las densidades relativas que repre-

sentan las muestras (tabla 2). Lo anterior lleva a suponer que los resultados obtenidos para las propiedades varistoras de las muestras, deben estar afectadas por la porosidad que ellas presentan, lo que orienta a trabajar en la obtención de microestructuras densas donde existan bordes de grano que proporcionen barreras de potencial efectivas.

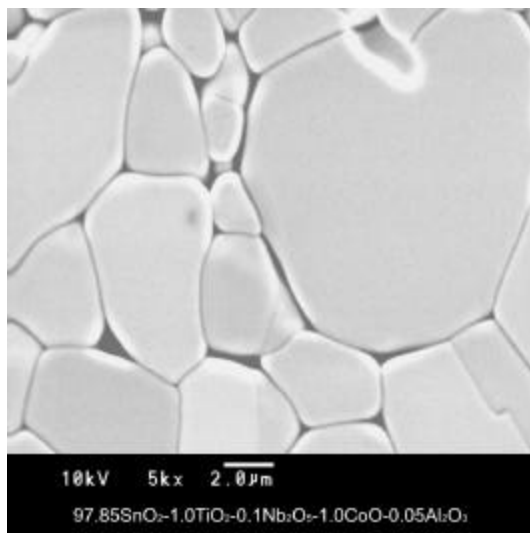
La porosidad que presentan las muestras, conformadas con polvos sintetizados por Pechini, puede ser generada por una inadecuada eliminación de los cloruros,



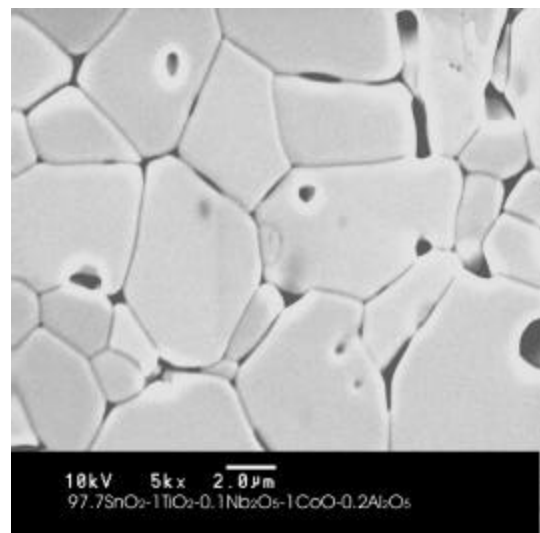
(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 5. Fotografías obtenidas con MEB de muestras sinterizadas a 1300°C, utilizando polvos cerámicos sintetizados por PCH; las muestras contienen diferentes concentraciones de Al_2O_3 y de Nb_2O_5 : (a) y (b) 0.05% en moles de Nb_2O_5 , (c) y (d) 0.1% de Nb_2O_5 .

provenientes del precursor de estaño, que pueden aun estar presentes en el polvo cerámico final y que se hacen evidentes durante la sinterización. Otra fuente de porosidad son los aglomerados que presenta el polvo de partida. Por lo tanto se hace imperioso, para obtener mejores varistores de SnO_2 , determinar un medio efectivo de eliminar los cloruros y una etapa de molienda de los polvos de partida para eliminar los aglomerados; este trabajo se está realizando.

Con base en el estudio realizado queda demostrado, como lo han indicado también otros autores (Santhosh P.N. *et al.* 1997, Sinha A. *et al.* 1997, Chu S. *et al.* 2000, Lorenz A. *et al.* 2001), que el método Pechini es un proceso muy adecuado para sinterizar los polvos cerámicos a utilizar en la conformación de varistores.

Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos se puede concluir lo siguiente:

1. La caracterización eléctrica de los varistores del sistema Sn-Co-Nb-Ti-Al, conformados utilizando polvos cerámicos sintetizados por el método Pechini, presentan comportamiento varistor. Para optimizar las características eléctricas de este sistema se requiere un mejoramiento del proceso de síntesis del polvo cerámico, ya que, al trabajar con el cloruro de estaño como precursor, los iones cloruro afectan la microestructura de las muestras sinterizadas, concretamente la densidad del material y por lo tanto sus propiedades varistoras; hay que determinar un método efectivo para eliminar los cloruros. Por otro lado, hay que adicionar una etapa de molienda de la materia prima para eliminar los aglomerados que ella presenta.
2. La microestructura de las muestras sinterizadas revela un sistema monofásico con crecimiento de grano heterogéneo y un tamaño de grano entre 4.3mm y 12.3mm. La naturaleza monofásica es reiterada por los resultados de DRX.
3. La adición de Al_2O_3 afecta en las propiedades eléctricas del sistema varistor Sn-Co-Nb-Ti-Al, contribuyendo a la formación de la barrera de potencial en los bordes de grano y a la disminución del tamaño de grano. Aparentemente la concentración óptima de Al^{3+} , en el sistema Sn-Co-Nb-Ti-Al, está alrededor del 0.1% ya que con esta concentración se obtuvo el mayor valor de coeficiente de no-linealidad, $\alpha=37.3$ y un valor de $E_f = 3081$ (V/cm).

Agradecimientos

Los autores desean agradecer al proyecto PRO-ALERTA VIII.13 de la red CYTED de Materiales Electrocerámicos, por la ayuda económica brindada al Sr. Adolfo Alfredo Mosquera Lozano para realizar su pasantía en el Laboratorio Interdisciplinar de Cerámicos LIEC- Araraquara/Brasil, al proyecto PROSUR-CNPq/Brasil por el aporte en suministros y reactivos para poder realizar la parte experimental y al convenio CIAM-COLCIENCIAS/Colombia.

Bibliografía

- Ararat C., Varela J. A., Rodríguez J. E. 2005. Uso de métodos químicos para obtener polvos cerámicos del sistema $(\text{Sn,Ti})\text{O}_2$. Bol. Soc. Esp., **44**(4): 215-222.
- Antunes A. C., Antunes S. M., Pianaro S. A., Longo E., Varela J. A. 2000. Effect of Ta₂O₅ doping on the electrical properties of 0.99SnO₂-0.01CoO ceramic, J. Mat. Sci., **46**:1453-1458.
- Bacelar W. K., Oliveira M. M., Souza V. C., Leite E. R., Varela J. A. 2002. Influence of the oxygen adsorbed on tin varistor doped with Co, Mn, And Cr oxides, J. Mat. Sci., **13**: 409-414.
- Brankovi G., Brankovi Z., Davolos M. R., Cilense M., Varela J. A. 2004. Influence of the common varistor dopants (CoO, Cr₂O₃ and Nb₂O₅) on the structural properties of SnO₂ ceramics, Mat. Charac., **54**: 1945-1948.
- Bueno P. R., Oliveira M. M., Cassia-Santos M. R., Longo E., Tebcherani S. M., Varela J.A. 2000. Varistores à base de SnO₂: estado da arte e perspectivas, Cerâmica, **46**(299): 124-129.
- Cerri J. A., Lriyr E. R., Gouvea D., Longo E. 1996. Effect of cobalt (II) oxide and manganese (IV) on sintering of the tin (IV) oxide, J. Ame. Ceram. Soc., **79**(3): 799-804.
- Chu S. Y., Yang T., Chen S. L. 2001. Analysis of ZnO varistors prepared by the sol-gel method, Ceram. Inter., **26**: 733-737.
- Clarke D. R. 1999. Varistor ceramics, J. Am. Ceram. Soc., **82**(3): 485-502.
- Gouvea D., Varela J. A., Smith A., Bonnet J. P. 1996. Morphological characteristics of SnO₂ based powders containing manganese, Eur. J. Solid. State. Inorg. Chem., **33**: 343-354.
- Gupta T. K. 1990. Application of zinc oxide varistors, J. Am. Ceram. Soc., **73**(7): 1817-1840.
- Hohengerger G., Tomandl G. 1992. Sol-gel processing of varistor powders, J. Mater. Res., **79**(3): 546-548.
- Leite D. 2002. Caracterización eléctrica de cerámicas basadas en SnO₂ dopadas con Mn, Nb y Cr, Tesis de Maestría., Instituto de química, UNESP, Araraquara- SP, (en Portugués).
- Lorenz A., Ott J., Harrier M., Preissner A., Schreiber M. 2001. Modified citrate gel routes to ZnO-based varistors, J. Eur. Ceram. Soc., **21**: 1887-1891.
- Matsuoka M. 1971. Noohmic properties of zinc oxide ceramics, Jap. J. Appl. Phys., **10**(10): 736-746.

- Oliveira M. M.** 2002. Estudio de la influencia de los óxidos de Al, Pr, Ce y La en las propiedades varistoras del sistema $\text{SnO}_2\text{CoO.Nb}_2\text{O}_5$ y un nuevo modelo de degradación, Tesis de Doctorado., Centro de Ciencias Exactas y de la Tecnología, Universidad Federal de San Carlos, San Carlos – SP, (en Portugués).
- Oliveira M. M., Bueno P. R., Longo E., Varela J. A.** 2002. Influence of La_2O_3 , Pr_2O_3 and CeO_2 on the nonlinear properties of SnO_2 multicomponent varistor, *Mater. Chem.*, **74**: 150-153.
- Pechini M. P.** 1967. Method of preparing lead and alkaline titanates and niobates and coating method using the same to form a capacitor. U.S. Patent, No. 3330697.
- Pianaro S.** 1995. Propiedades no ohmicas de cerámicas basadas en SnO_2 . Tesis de Doctorado., Centro de Ciencias Exactas y de la Tecnología, Universidad Federal de San Carlos, San Carlos – SP, (en Portugués).
- Pizarro A. R.** 1996. Influencia de dopantes en la degradación de varistores con base en SnO_2 . Tesis de Doctorado., Centro de Ciencias Exactas y de la Tecnología, Universidad Federal de San Carlos, San Carlos – SP, (en Portugués).
- Santhosh P. N., Potdar H. S., Date S. K.** 1997. Chemical synthesis of a new tin based (SnO_2 ; Co, Al, Nb) varistor, *J. Mater. Res.*, **12** (2): 326-328.
- Sinha A., Sharma B. P.** 1997. Novel route for preparation of high voltage varistor powder, *Mater. Res. Bull.*, **32**(11): 1571-1579.
- Takahashi J., Yamai I., Saito H.** 1975. Effect of Nb_2O_5 additive on the sintering of SnO_2 ceramics, *J. Ceram. Soc. Japan.*, **83**: 362.
- Varela J. A., Cerri J. A., Leite E. R., Longo E.** 1999. Microstructural evolution during sintering of CoO doped SnO_2 ceramics, *Ceram Int.*, **25**: 253-256.
- Wang Y. J., Wang J. F., Li H. C., Chen W. B., Su W., Zhong P., Zhang L., Zhao L.** 2001. Effects of niobium dopant on the electrical properties of SnO_2 based varistor system, *J. Mat. Sci.*, **20**: 19-21.
- Zhang R., Lee J., Liu Z. L.** 2002. Pechini process-derived tin oxide and tin oxide-graphite composites for lithium-ion batteries, *J. Pow. Sor.*, **112**: 596-605.

Recibido el 23 de enero de 2007

Aceptado para su publicación el 23 de marzo de 2007

DE LA RELATIVIDAD DE LA INERCIA AL UNIVERSO CERRADO

por

Favio Ernesto Cala Vitery¹, Adrián Ricardo Gómez Plata²
& Javier Fernando Ramos Caro³

Resumen

Cala V., F. Ernesto, A. R. Gómez Plata & J. F. Ramos Caro: De la relatividad de la inercia al universo cerrado. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 97-108. 2007. ISSN 0370-3908.

Mientras buscaba las ecuaciones de campo de la relatividad general, **Einstein** confiaba en que éstas resultasen en concordancia con las ideas de **Mach** sobre el origen material de la inercia. Sin embargo, cuando, asistido por el matemático **M. Grossman**, encontró ecuaciones de campo tensoriales se vio obligado a enfrentar varios problemas para superar el aparente fracaso machiano de su teoría de gravitación preliminar. Las estrategias de **Einstein** para implementar la ‘relatividad de la inercia’ de **Mach** pasaron por imponer condiciones de frontera altamente restrictivas, limitar la covariancia general y, finalmente, cerrar la cosmología. En este artículo se estudia esta intrincada historia.

Palabras clave: Inercia, relatividad, cosmología, Mach, Einstein.

Abstract

Searching for the field equations of general relativity, **Einstein** was confident these could naturally result in agreement with Mach’s ideas on the material origin of inertia. However, when, with the important assistance of the mathematician **Marcel Grossman**, he was able to find tensor field equations he was forced to struggle facing several problems to overcome the apparent Machian failure of his preliminary gravitation theory. Einstein’s strategies to

1 Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia. Investigador del Grupo Matrix UMNG: Colombia. Correo electrónico: favio-cala@gmail.com, matrix@umng.edu.co

2 Universidad Militar Nueva Granada. Bogotá, Colombia. Investigador del Grupo Matrix UMNG. Correo electrónico: adriangomez1975@yahoo.com

3 Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia. Investigador del Grupo Matrix UMNG. Correo electrónico: javiramos1976@gmail.com

implement Mach's 'relativity of inertia' included highly restrictive boundary conditions, limiting general covariance and, finally, modified closed cosmology. This article surveys this entangled history.

Key words: Inertia, Relativity, Cosmology, Mach, Einstein.

1. Introducción

En 1883, en su célebre tratado sobre el desarrollo conceptual de la 'ciencia de la mecánica', **Ernst Mach** insistió en que para librar la mecánica de su gran fantasma metafísico –el espacio absoluto– se precisaba una formulación relacional de la inercia. La idea de **Mach** provenía de su deseo de implementar, hasta sus últimas consecuencias, la relatividad del movimiento entre cuerpos materiales. Para él no resultaba inteligible la idea de un único cuerpo abandonado a sí mismo como postula la ley de la inercia y, por esta vía, mucho menos justificables resultan las mal llamadas seudofuerzas o fuerzas inerciales que parecen tener su origen en aceleraciones con respecto al espacio absoluto o, lo que es igual, con respecto a nada material. La solución planteada por **Mach** consistió en señalar a la materia estelar y al conjunto de relaciones entre objetos materiales coexistentes como la fuente dinámica de la inercia. Pero se sabe que **Mach** nunca llevó a buen concurso sus ideas. El proyecto de formular una teoría general de la relatividad del movimiento en el sentido de **Mach** –también se sabe– fue tozudamente asumido por **Einstein**. Y es que desde que **Einstein** empezara a contemplar formalmente el proyecto de la TGR, a saber, la extensión del principio de relatividad para cubrir todo tipo de movimientos incorporando el aparato de la geometría diferencial, exigía que éste satisficiera el deseo de **Mach** de implementar la *relatividad de la inercia*⁴. De alguna manera, sintéticamente, la persistente influencia de **Mach**, en el contexto de la novedosa teoría de gravitación se resumía bajo el lema de la **hipótesis de la relatividad de la inercia**. **Mach** no refirió sus ideas en estos términos pero **Einstein** había acuñado la hipótesis como uno de sus más preciados objetivos.

En este artículo se estudian las dificultades enfrentadas por **Einstein** en su intento de incorporar la relatividad de la inercia –hasta tomar la forma final del Principio de **Mach**– en su Teoría General de la Relatividad (TGR). Antes de esto es justo advertir que la historia que conduce desde la relatividad especial, pasando

por el principio de equivalencia, para conformar finalmente las ecuaciones de campo gravitacional en la forma definitiva de la TGR ha sido narrada ampliamente. La ardua tarea de revelar incluso importantes detalles de su desarrollo conceptual ha sido bien enfrentada por **John Norton** (1989a, 1989b), **John Stachel** (1989a, 1989b) y otros. Pero, aparte del trabajo específico de **Hoeyer** (1994), la historia de la gestación del Principio de **Mach** en manos de **Einstein** ha sido considerablemente ignorada o, al menos, relegada como un apartado lateral. En nuestro caso resulta significativa pues revela el calvario del propio **Einstein** en su tentativa de hacer una teoría de gravitación e inercia relacional. Siguiéndole desde su ilusión inicial hasta sus sucesivos desencantos se deben ilustrar aspectos importantes sobre la complejidad del asunto y, de paso, se ilustra la motivación fundamental que llevó a **Einstein** a inaugurar la cosmología cerrada.

2. Inercia en la teoría Einstein–Grossman

En 1913 cuando **Einstein**, con la ayuda del matemático **Marcel Grossman**, publicaba su primera teoría tensorial de campo gravitatorio –la llamada teoría *Entwurf*– mostraba su satisfacción a razón de que ésta, aparentemente, al incorporar la relatividad de la inercia resolvía el defecto epistemológico de la postulación de aceleraciones absolutas en la Teoría Especial de la Relatividad (TER). Entonces escribió (**Einstein** 1913a, p. 290):

Durch die skizzierte Theorie wird ein erkenntnistheoretischer Mangel beseitigt, der nicht nur der ursprünglichen Relativitätstheorie, sondern auch der Galilie'schen Mechanik anhaftet und insbesondere von E. Mach betont worden ist. Es ist einleuchtend, daß dem Begriff der Beschleunigung eines materiellen Punktes ebensowenig eine absolute Bedeutung zugeschrieben werden kann wie demjenigen der Geschwindigkeit ... [Es wird] gefordert werden müssen, daß das Auftreten eines Trägheitswiderstandes

⁴Al parecer esta forma de sintetizar las ideas de **Mach** sobre la inercia fue hecha por primera vez en 1912 (Véase **Einstein**, 1912) pero persiste en escritos posteriores a 1916.

an die Relativbeschleunigung des betrachteten Körpers gegenüber andern Körpern geknüpft sei... Es hat sich gezeigt, daß aus den Gleichungen (5) dies Verhalten des Trägheitswiderstandes tatsächlich hervorgeht, welches wir als Relativität der Trägheit bezeichnen können. Dieser Umstand bildet eine der wichtigsten Stützen der skizzierten Theorie.

Einstein parecía convencido de que podía satisfacer la exigencia de la hipótesis de la relatividad de la inercia, es decir, que podía dar cuenta de la resistencia inercial de un cuerpo sin recurrir al espacio absoluto, culpando en cambio de su origen a los cuerpos circundantes.⁵ La teoría *Entwurf*, al igual que la subsiguiente TGR, es una teoría de gravitación que postula un tensor métrico para el espaciotiempo ($g_{\mu\nu}$) y, por lo tanto, una estructura inercial que mediante sus ecuaciones de campo se relaciona con tensores (energía-momento) que dan cuenta del contenido material del universo. Ahora bien, buscando ceñir las ideas de **Mach** a este nuevo paisaje, **Einstein** posteriormente llegaría a vincular la hipótesis de la relatividad de la inercia a la imposición, en el seno de su teoría de gravitación, de la condición de que la métrica ($g_{\mu\nu}$) estuviere completamente determinada por la distribución material ($T_{\mu\nu}$). Sin embargo, contrario a las insinuaciones de **Mach** que parecían reclamar una teoría de gravitación que vinculara de entrada la materia estelar a las leyes de movimiento, **Einstein** al fraguar su primera teoría de gravitación había partido de un enfoque puramente local, que buscaba extender el principio de relatividad a sistemas de referencia arbitrarios⁶. Así que **Einstein**, al decantarse por el formalismo definitivo de la geometría diferencial, perfiló su objetivo buscando las ecuaciones que gobiernan el movimiento de una partícula en la forma de un principio

geodésico:

$$\delta \int ds = 0, \quad ds = (g_{\mu\nu} dx^\mu dx^\nu)^{\frac{1}{2}}.$$

De las leyes del movimiento locales habría que pasar después a las ecuaciones de campo que les amarraban a la materia cósmica. Y así como en la TER, en virtud del principio de relatividad restringido, las ecuaciones de movimiento toman la misma forma en cualquier sistema de referencia inercial, para **Einstein**, atendiendo a su deseo de satisfacer el principio de relatividad generalizado, dichas ecuaciones debían tener la misma forma en cualquier sistema de coordenadas. **Einstein** creía que de esta manera podía garantizar la extensión del principio de relatividad a sistemas no-inerciales arbitrarios.

La demanda de esta covariancia general, que por sí sola parecía resolver la limitación epistemológica de los sistemas de referencia privilegiados, habría de proyectarse al paso siguiente, pues faltaba encontrar las ecuaciones de campo gravitatorio. Y el impulso natural y persistente de **Einstein** fue exigir que sus ecuaciones de campo gravitacional también lo fueran. Aquí es justo señalar que cuando finalmente estas ecuaciones fueron halladas, por primera vez se vislumbró la posibilidad de atar las leyes del movimiento a la materia total del universo —un fuerte guiño a la memoria de **Mach**— y esto supuso la posibilidad de pensar modelos cosmológicos científicamente aceptables. Pero el camino no fue tan simple y la covariancia general supuso dificultades.

Las primeras ecuaciones de campo gravitacional (1913), de la entonces ya bautizada por su principal progenitor con el flamante nombre de *Teoría general de la relatividad*, no fueron completamente covariantes. Sin embargo, esta frustración fue lánguidamente aplacada por su convencimiento de que éstas apuntaban en la dirección que le conducía a implantar satisfactoriamente

⁵Esto dicho mejor en las palabras del propio **Einstein** reza así (**Einstein** 1913b, p.1960):

Von Bewegung, also auch Beschleunigung eines Körpers A an sich zu reden, hat keinen Sinn. Man kann nur von Bewegung bzw. Beschleunigung eines Körpers A relativ zu anderen Körpern B, C usw. Sprechen. Was in kinematischer Beziehung von der Beschleunigung gilt, das dürfte auch von dem Trägheitswiderstande gelten, den die Körper einer Beschleunigung entgegensetzen; es ist a priori zu erwarten, wenn auch nicht gerade notwendig, daß der Trägheitswiderstand nichts anders sei als ein Widerstand gegen Relativbeschleunigung des betrachteten Körpers A gegenüber der Gesamtheit aller übrigen Körper B, C usw. Es ist wohlbekannt, daß E. Mach in seiner Geschichte der Mechanik diesen Standpunkt zuerst mit aller Schärfe und Klarheit vertreten hat ...

⁶Aquí por el enfoque local (de **Einstein**) debe entenderse la usual inclinación a suponer que en las interacciones mutuas entre partículas y las leyes que les gobiernan prevalece la acción de la materia cercana, con lo cual la materia distante y el universo en su conjunto puede ser descontado. En este sentido lo local es contrapuesto a lo global o cosmológico, que debe englobar al universo como un todo. Lo local se refiere a lo cercano y no tiene necesariamente el significado habitual de la localidad asociado a la teoría de campos que le restringe a la acción de la vecindad inmediata y es contrapuesto a la acción a distancia.

el requerimiento machiano de la relatividad de la inercia. Así las cosas, sobre la limitada covariancia de sus ecuaciones no sobra decir que **Einstein** llegó a justificarla, durante el breve período de vida de su incipiente teoría, convenciéndose de que sus ecuaciones de campo no podían satisfacer el requerimiento de la covariancia general al parecer porque ésta limitaba la posibilidad de determinar la métrica del espaciotiempo enteramente a partir de la distribución total de materia. Los argumentos de **Einstein** para justificar la limitada covariancia de sus ecuaciones iniciales fueron el argumento del agujero –*the hole argument*– y otro que corresponde a las limitaciones impuestas por la ley de conservación

$$\sum_{\nu} \frac{\partial(T\sigma_{\nu} + t\sigma_{\nu})}{\partial x_{\nu}} = 0,$$

a los sistemas de coordenadas. Del argumento del agujero se desprenden importantes lecciones sobre el significado físico de la covariancia general. El argumento del agujero fue redescubierto por **Earman** y **Norton** en 1987 y ha supuesto un gran impacto en la discusión filosófica sobre la interpretación de la TGR. Aunque el argumento del agujero rompe de algún modo la línea central de la historia que nos ocupa, por su relevancia éste será tratado más adelante en el apéndice. Volviendo atrás, es justo decir que a pesar de que el vínculo de estos argumentos con las ideas de **Mach** puede resultar discutible, es bien cierto que durante este período –y durante un par de años más– el machianismo de **Einstein** probó ser una intensa fuente de inspiración y aliento para perseverar en el proyecto de la TGR y en la confección de los primeros modelos cosmológicos⁷. Le citamos de una carta a **De Sitter** donde, tras explicar su concepción de las ideas de **Mach** escribía (citado en Hoefler, 1994, p. 304):

Psychologically, this view has played an important role for me, since it gave me the courage to work on, when I absolutely could not find covariant field equations.

No es precipitado afirmar que durante el período de la teoría *Entwurf* (1913–1915), **Einstein** había aliviado

parcialmente la latente tensión entre su deseo de implantar el principio de relatividad general en su teoría y la limitada covariancia de sus ecuaciones invocando la hipótesis de la relatividad de la inercia. En todo caso este resquemor debió carcomerle hasta que en 1915, aliviado de sus espejismos, encontró finalmente las ecuaciones de campo gravitatorio covariantemente generales. Entonces, aunque transitoriamente, pudo acariciar la ilusión de haber edificado unas ecuaciones de campo gravitacional covariantemente generales que consecuentemente, al implantar el principio de relatividad general, salvaban la enfermedad epistemológica que, según él, **Mach** había señalado en los sistemas de referencia privilegiados sin que esto supusiera algún tipo de limitación para la preciada hipótesis de la relatividad de la inercia⁸.

No hay duda de que durante el período de gestación de su TGR, **Einstein** estaba convencido de que la covariancia general de sus ecuaciones era suficiente para garantizar el cumplimiento de sus objetivos machianos. El tensor de energía–momento condiciona la métrica del espaciotiempo mediante ecuaciones de campo covariantes que les relacionan. Ahora, desde esta perspectiva, **Einstein** podía trazar su objetivo a *la Mach*, intentando determinar las ecuaciones de movimiento locales, y por lo tanto la inercia, partiendo de consideraciones cosmológicas que permitían ligar la distribución de la materia cósmica contenida en el tensor de energía–momento ($T_{\mu\nu}$) a las ecuaciones de movimiento (las ecuaciones de las geodésicas) condicionadas por la métrica del espaciotiempo ($g_{\mu\nu}$).

El universo podía ser contemplado como un todo material que dirige los cuerpos en su movimiento local. Pero paradójicamente serían las primeras consideraciones cosmológicas las que vendrían a empantanar el breve idilio entre la TGR y la relatividad de la inercia, obligando a **Einstein** a estudiar nuevas estrategias para restituirlo.

Porque en 1916 cuando **Schwarzschild** construyó su modelo inaugurando de paso la cosmología relativista, lo hizo suponiendo que los valores de las soluciones a las ecuaciones de campo, los $g_{\mu\nu}$, debían tender en el infinito a los valores de la métrica de **Minkowski** ($\eta_{\mu\nu}$).

⁷Para una convincente relación de estos argumentos con el principio de **Mach**, véase **Hoefler** 1994, pp. 297–302.

⁸En *the Foundations of general relativity* **Einstein** recalca su ecuación entre covariancia general y relatividad general. Allí escribía (**Einstein** 1916, p.117) :

The general laws of nature are to be expressed by equations which hold good for all systems of co-ordinates, that is, are co-variant with respect to any substitutions whatever(generally covariant). It is clear that a physical theory which satisfies this postulate will also be suitable for the general postulate of relativity. For the sum of all substitutions in any case includes those which correspond to all relative motions of three-dimensional systems of co-ordinates.

el requerimiento machiano de la relatividad de la inercia. Así las cosas, sobre la limitada covariancia de sus ecuaciones no sobra decir que **Einstein** llegó a justificarla, durante el breve período de vida de su incipiente teoría, convenciéndose de que sus ecuaciones de campo no podían satisfacer el requerimiento de la covariancia general al parecer porque ésta limitaba la posibilidad de determinar la métrica del espaciotiempo enteramente a partir de la distribución total de materia. Los argumentos de **Einstein** para justificar la limitada covariancia de sus ecuaciones iniciales fueron el argumento del agujero *-the hole argument-* y otro que corresponde a las limitaciones impuestas por la ley de conservación

$$\sum_{\nu} \frac{\partial(T\sigma\nu + t\sigma\nu)}{\partial x_{\nu}} = 0,$$

a los sistemas de coordenadas. Del argumento del agujero se desprenden importantes lecciones sobre el significado físico de la covariancia general. El argumento del agujero fue redescubierto por **Earman** y **Norton** en 1987 y ha supuesto un gran impacto en la discusión filosófica sobre la interpretación de la TGR. Aunque el argumento del agujero rompe de algún modo la línea central de la historia que nos ocupa, por su relevancia éste será tratado más adelante en el apéndice. Volviendo atrás, es justo decir que a pesar de que el vínculo de estos argumentos con las ideas de **Mach** puede resultar discutible, es bien cierto que durante este período *-y durante un par de años más-* el machianismo de **Einstein** probó ser una intensa fuente de inspiración y aliento para perseverar en el proyecto de la TGR y en la confección de los primeros modelos cosmológicos⁷. Le citamos de una carta a **De Sitter** donde, tras explicar su concepción de las ideas de **Mach** escribía (citado en **Hofer**, 1994, p. 304):

Psychologically, this view has played an important role for me, since it gave me the courage to work on, when I absolutely could not find covariant field equations.

No es precipitado afirmar que durante el período de la teoría *Entwurf* (1913-1915), **Einstein** había aliviado

parcialmente la latente tensión entre su deseo de implantar el principio de relatividad general en su teoría y la limitada covariancia de sus ecuaciones invocando la hipótesis de la relatividad de la inercia. En todo caso este resquemor debió carcomerle hasta que en 1915, aliviado de sus espejismos, encontró finalmente las ecuaciones de campo gravitatorio covariantemente generales. Entonces, aunque transitoriamente, pudo acariciar la ilusión de haber edificado unas ecuaciones de campo gravitacional covariantemente generales que consecuentemente, al implantar el principio de relatividad general, salvaban la enfermedad epistemológica que, según él, **Mach** había señalado en los sistemas de referencia privilegiados sin que esto supusiera algún tipo de limitación para la preciada hipótesis de la relatividad de la inercia⁸.

No hay duda de que durante el período de gestación de su TGR, **Einstein** estaba convencido de que la covariancia general de sus ecuaciones era suficiente para garantizar el cumplimiento de sus objetivos machianos. El tensor de energía-momento condiciona la métrica del espaciotiempo mediante ecuaciones de campo covariantes que les relacionan. Ahora, desde esta perspectiva, **Einstein** podía trazar su objetivo a *la Mach*, intentando determinar las ecuaciones de movimiento locales, y por lo tanto la inercia, partiendo de consideraciones cosmológicas que permitían ligar la distribución de la materia cósmica contenida en el tensor de energía-momento ($T_{\mu\nu}$) a las ecuaciones de movimiento (las ecuaciones de las geodésicas) condicionadas por la métrica del espaciotiempo ($g_{\mu\nu}$).

El universo podía ser contemplado como un todo material que dirige los cuerpos en su movimiento local. Pero paradójicamente serían las primeras consideraciones cosmológicas las que vendrían a empantanar el breve idilio entre la TGR y la relatividad de la inercia, obligando a **Einstein** a estudiar nuevas estrategias para restituirlo.

Porque en 1916 cuando **Schwarzschild** construyó su modelo inaugurando de paso la cosmología relativista, lo hizo suponiendo que los valores de las soluciones a las ecuaciones de campo, los $g_{\mu\nu}$, debían tender en el infinito a los valores de la métrica de **Minkowski** ($\eta_{\mu\nu}$).

⁷Para una convincente relación de estos argumentos con el principio de **Mach**, véase **Hofer** 1994, pp. 297-302.

⁸En *the Foundations of general relativity* **Einstein** recalca su ecuación entre covariancia general y relatividad general. Allí escribía (**Einstein** 1916, p.117) :

The general laws of nature are to be expressed by equations which hold good for all systems of co-ordinates, that is, are co-variant with respect to any substitutions whatever (generally covariant). It is clear that a physical theory which satisfies this postulate will also be suitable for the general postulate of relativity. For the sum of all substitutions in any case includes those which correspond to all relative motions of three-dimensional systems of co-ordinates.

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}$$

Y esto iba en manifiesta contradicción con la hipótesis de la relatividad de la inercia ya que la imposición de los valores de **Minkowski** como condición de frontera en el infinito parcialmente determinaba la estructura inercial del espaciotiempo. Es decir, de entrada se le asignaba una estructura inercial absoluta al espaciotiempo lejos de la materia sin que ésta pudiera atribuirse a fuentes materiales. La métrica, en general, permite escoger las familias de sistemas de referencia privilegiados (inerciales) del espaciotiempo y la métrica de **Minkowski**, en particular, los escoge como aquellos de la relatividad especial. Que esto, en parte, pudiera hacerse sin recurrir a fuentes materiales debió causar gran malestar a **Einstein**. La inercia recuperaba su estatus absoluto. Seguía sellada a la sustancialidad del espaciotiempo.

La corrosiva objeción epistemológica señalada por **Mach** que hace de la inercia una noción vacía sin la presencia de cuerpos materiales, en manos de **Einstein**, y ante las dudas abiertas ya en su TGR, pasaba por exigir que lejos de cualquier distribución de materia la inercia de un cuerpo debía tender a cero. Según nos cuenta, esto le llevó a mantener la primera estrategia para concebir un modelo cosmológico que concordara con las ideas de **Mach** sobre la inercia. En este sentido, en 1917, en su primer artículo sobre cosmología **Einstein** comentaba (**Einstein** 1917, p. 178):

In a consistent theory of relativity there can be no inertia relatively to 'space', but only an inertia of masses relatively to one another. If, therefore, I have a mass at a sufficient distance from all other masses in the universe, its inertia must fall to zero.

Entender qué, exactamente, significa esto en el contexto de la TGR entraña dificultades. Pero para **Einstein** ciertamente esta idea se tradujo en la exigencia de que las componentes espaciales de la métrica lejos de la materia, en el infinito, debían ser nulas.

Sin embargo, en este punto cabe hacer un paréntesis para volver atrás brevemente y subrayar que tanto las ecuaciones de campo de la teoría *Entwurf* como las posteriores ecuaciones de campo covariantes admiten

la solución de **Minkowski** para el caso de un espaciotiempo vacío ($T_{\mu\nu} \equiv 0$) ¿Por qué entonces esta estructura inercial absoluta, sin fuentes materiales, pareció no molestar a **Einstein** previamente? El interrogante es caldo de especulación. Pero es bastante probable que desde entonces ya contemplara un enfoque semejante al que abordaría al enfrentarse al problema explícitamente abierto por el modelo de **Schwarzschild**. Es probable que desde aquel tiempo **Einstein** ya aspirara a limitar las soluciones a las ecuaciones de campo mediante la imposición de condiciones de frontera apropiadas que permitieran excluir modelos cosmológicos con estructura inercial absoluta, como el de **Minkowski** o cuasi-absoluta como después el de **Schwarzschild**, y que además éstos correspondieran a consideraciones empíricas y cosmológicas físicamente aceptables. En todo caso esta fue la primera herramienta que **Einstein** utilizó para reconciliar sus ecuaciones de campo gravitacional con la relatividad de la inercia, a saber, la imposición de condiciones de frontera en el infinito espacial para redimir el machianismo de sus ecuaciones de campo.

Dada la complejidad de las ecuaciones de campo – ecuaciones diferenciales parciales no lineales de segundo orden– desde la comodidad retrospectiva resulta algo desconcertante pensar que **Einstein** tuviera tanta fe en el alcance de las condiciones de frontera para limitar tan drásticamente las soluciones de sus ecuaciones. Empero, la solución de **Schwarzschild** tenía estructura cuasi-absoluta debido precisamente a la imposición de condiciones de frontera en el infinito que permitían, lejos de cualquier fuente material, atribuir una estructura inercial local que distingue los tipos de movimientos inerciales. Quizá, pensaba **Einstein**, restringiendo estas condiciones imponemos la estructura inercial apropiada.

Ahora bien, la confianza de **Einstein** en la covariancia de sus ecuaciones de campo y en este criterio para satisfacer la demanda de la relatividad de la inercia parece completar su justificado esfuerzo. Y es que los valores de **Minkowski** cambian ante transformaciones de coordenadas. No son invariantes. **Einstein** pareció haber pensado que de alguna manera esto rompía la covariancia general (que por sí sola debía bastar para satisfacer la relatividad de la inercia) de sus ecuaciones de campo al aproximarse al infinito, así que consecuentemente decidió considerar valores para la métrica en el infinito que permanecieran invariantes ante cualquier tipo de transformación. En esto trabajaba durante su visita a Holanda (septiembre de 1916).

Allí sostuvo una fructífera serie de discusiones con el astrónomo **Willem De Sitter** sobre la viabilidad de la hipótesis de la relatividad de la inercia. Los valores que **Einstein** estaba considerando para la métrica, según reporta el propio **De Sitter**, fueron (**De Sitter** 1916, p. 531):

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \infty \\ 0 & 0 & 0 & \infty \\ 0 & 0 & 0 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty^2 \end{pmatrix}$$

A estos valores llegó a llamarlos *valores naturales*. Para **Einstein** la relevancia de estos valores se asentaba en el hecho de que estos permanecen invariantes ante todas las transformaciones $x_\mu \rightarrow x'_\mu$ tales que en el infinito x_4 es función de x'_4 solamente. **Einstein** esperaba que, consiguientemente, la elección de estos valores en la frontera sostuviera la covariancia de las ecuaciones de campo, garante de la relatividad de la inercia⁹.

En febrero de 1917, cuando publicó su modelo cosmológico, **Einstein** ya había desechado el enfoque de las condiciones de frontera en el infinito. **De Sitter** le había criticado por tener que invocar enormes fuentes materiales (*supernatural masses*) muy superiores a las del universo visible para ajustar sus ecuaciones a las condiciones de frontera. **Einstein** pareció no prestar demasiada atención a esta objeción empírica del reputado astrónomo holandés y sin embargo al explicar, en el mismo artículo de febrero de 1917, las razones que le llevaron a abandonar definitivamente el enfoque de las condiciones de frontera en el infinito cuenta que precisamente la imposibilidad para reconciliar dichas condiciones de frontera con la velocidad observada para las estrellas le han convencido del desacierto de tal enfoque.

Einstein, con la ayuda del matemático **J. Grommer**, había calculado unos valores incompatibles con los observados para las velocidades estelares medias ya que, para el caso de un universo isla, lejos del centro de la distribución de materia resultaban excesivamente elevados. Tras justificarlo escribía (**Einstein** 1917 (1952), p. 182):

At any rate, our calculations have convinced me that such conditions of degeneration for the metric in spatial infinity may not be postulated.

Que **Einstein** argumentara, ahora, una refutación empírica para desechar una idea que le había ocupado persistentemente al menos desde principios de 1916, cuando vio la luz el modelo de **Schwarzschild**, no parecía ajustarse mucho a su carácter, dispuesto siempre a empujar hasta el final sus convicciones. Pero es que lo que vino después, lo que en su lugar debía mandar al traste las condiciones de frontera en el infinito, probó ser una de sus más irresistibles ideas. **Einstein** había decidido cerrar el universo.

3. Einstein y De Sitter 'cierran' la Cosmología

Más de tres siglos atrás las observaciones de **Tycho Brahe** habían empezado a fragmentar las esferas tolemaicas, hijas de la cosmología cerrada de la Grecia helenística. **Einstein** sentaba formalmente las bases para cerrar de nuevo el cosmos (al menos espacialmente) desechando finalmente sus condiciones de frontera. En el mismo artículo de febrero de 1917 nos dice (**Einstein** 1917, p. 183):

if it were possible to regard the universe as a continuum which is finite (closed) with respect to its spatial dimensions, we should not have any need at all of any such boundary conditions.

Esta singular aseercción daba origen al modelo cosmológico de **Einstein** (1917). Hacía ya más de un año que **Einstein** había encontrado sus ecuaciones de campo covariantes,

$$R_{\mu\nu} - \frac{1}{2}g_{\mu\nu}R = -8\pi GT_{\mu\nu}.$$

Pero las soluciones a estas ecuaciones de campo pedían el colapso gravitacional para modelos cerrados con distribución homogénea de materia. Y **Einstein** quería un universo estático y cerrado. Así que para contrarrestar la atracción gravitacional modificó sus ecuaciones introduciendo su célebre constante cosmológica (λ). Por consiguiente, su modelo es una solución a las ecuaciones de campo modificadas

$$R_{\mu\nu} - \frac{1}{2}g_{\mu\nu}R - \lambda g_{\mu\nu} = -8\pi GT_{\mu\nu}.$$

El término $-\lambda g_{\mu\nu}$ del lado izquierdo de la ecuación introduce una presión repulsiva de materia. **Einstein** esperaba que esto bastara para balancear el efecto de la atracción gravitacional garantizando así la estabilidad de las soluciones a sus ecuaciones de campo. Reparemos

⁹Sobre la confusión histórica y el desliz semántico que por momentos intercambia los vocablos covariancia, invariancia e incluso equivalencia, véase la elegante distinción de **Friedman** (1983, Cáps. 1 y 2).

ahora en que desde que **Einstein** encuentra sus ecuaciones de campo todo su esfuerzo parece encauzado a construir modelos cosmológicos que cumplan con el requerimiento machiano de la relatividad de la inercia. Esto le llevó a imponer restricciones mediante condiciones de frontera. Cuando se cierra el universo y éstas son finalmente desechadas, la relatividad de la inercia que le ha conducido hasta allí sigue empujando sus convicciones. Es por esto que al introducir la constante cosmológica **Einstein** esperaba también que sus ecuaciones no tuvieran una solución aceptable sin la presencia de fuentes materiales. Pero este nuevo intento de formular un modelo machiano aguardaba una resolución paradójica a la luz de las réplicas de **Willem De Sitter**.

No habían transcurrido dos meses desde la publicación del modelo cosmológico de **Einstein** cuando, en marzo de 1917, **De Sitter** hacía lo propio con el suyo. El modelo de **De Sitter** nacía como reacción directa al modelo de **Einstein**. La razón: la limitada simetría que veía en el modelo de **Einstein**. Volvamos atrás para enfatizar esto brevemente. El modelo de **Einstein** era finito, cerrado esféricamente en sus dimensiones espaciales pero abierto en su dimensión temporal. Por esto se le conoce como el universo cilíndrico. La dimensión temporal podía remontarse desde el infinito en el pasado hasta el infinito en el futuro. Y precisamente este distinto tratamiento para la geometría espacial y la dimensión temporal incomodaban a **De Sitter**. Le resultaban ajenos al elevado espíritu de la Teoría General de la Relatividad.

Pero este malestar no era nuevo. Desde que **Einstein** intentara su enfoque desde las condiciones de frontera le había molestado que esto pasara por suponer que la inercia de un cuerpo en el infinito espacial fuera nula sin que existiera una condición análoga para el tratamiento temporal de la inercia o simplemente una única condición espacio-temporal, acorde con el talante tetradimensional de la Relatividad General.

Por esto su punto de partida, al construir su modelo cosmológico, pasó nuevamente por retomar las condiciones de frontera exigiendo ahora que todas las componentes del tensor métrico, las $g_{\mu\nu}$, fueran nulas en el infinito. A esta condición le llamó el *postulado matemático de la relatividad de la inercia*. Su criterio en este sentido fue expresado de esta forma: (**De Sitter** 1917, pp. 4-5)

Once the system of reference of space - and time- variables has been chosen, [the field] equations determine the $g_{\mu\nu}$ apart from constants of integration, or boundary

conditions at infinity. Only the deviations of the actual $g_{\mu\nu}$ from these values at infinity are thus due to the effect of matter, through the mechanism of [the field equations]. If at infinity all $g_{\mu\nu}$ were zero, then we could say that the whole of inertia, as well as gravitation, is thus produced. This is the reasoning which has led to the postulate that at infinity all $g_{\mu\nu}$ shall be zero. I have called this the mathematical postulate of relativity of inertia.[The Machian] point of view, which denies the logical possibility of the existence of a world without matter, I call the material postulate of relativity of inertia.

El universo de **Einstein** era espacialmente esférico. Su elemento de línea puede inducirse como el de la superficie de una esfera tridimensional inmersa en un espacio euclidiano tetradimensional. Éste típicamente se expresa en coordenadas esféricas polares espaciales r, θ, φ y la coordenada temporal t , así:

$$ds^2 = dt^2 + dr^2 + R^2 \sin^2 \frac{r}{R} [d\varphi^2 + \sin^2 \varphi d\theta^2].$$

Empero **De Sitter** observó que si escoge la proyección estereográfica esta métrica puede escribirse así:

$$g_{ij} = -\frac{\delta_{ij}}{1 + \epsilon r^2} + \frac{\epsilon x_i x_j}{(1 + \epsilon r^2)^2}, \quad g_{44} = 1$$

Esto significa que en la frontera, en el infinito ($r = \infty$), los valores de la métrica de **Einstein** son :

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Se ve que la componente g_{44} rompe la simetría que **De Sitter** buscaba en consonancia con su postulado matemático de la inercia. Cuando **Einstein** cierra el universo espacialmente el elemento de línea correspondiente a la superficie esférica tridimensional (en su proyección estereográfica) comporta la nulidad de las componentes espaciales en el infinito, así que **De Sitter** obtuvo su solución al sumergir una hiper-esfera tetradimensional en un espacio penta-dimensional cuyo elemento de línea, en su respectiva proyección estereográfica:

$$g_{ij} = -\frac{\delta_{ij}}{1 + \epsilon r^2} + \frac{\epsilon x_i x_j}{(1 + \epsilon r^2)^2} \quad g_{44} = \frac{1}{1 + \epsilon r^2},$$

arrojaba los valores esperados para la métrica en el infinito:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

De esta forma **De Sitter** satisfacía su postulado matemático de la relatividad de la inercia, cerrando el cosmos tetra-dimensional para esquivar completamente las condiciones de frontera¹⁰. Pero, y el llamado ahora *postulado material de la relatividad de la inercia* ¿acaso también era cubierto por su modelo cosmológico? Veamos: **Einstein** había argumentado que desechaba el enfoque de la imposición de condiciones de frontera en el infinito espacial objetando la imposibilidad de reconciliarlas con observaciones empíricas pero, si se mira bien, tanto su modelo como después el modelo de **De Sitter** habían sido edificados, por decirlo de alguna manera, partiendo de consideraciones estéticas o si se quiere incluso metafísicas.

Tanto **Einstein** como **De Sitter** sabían *a priori* la forma del universo que querían, cerrado espacial o cerrado espacio-temporalmente, respectivamente. Además de la elevada simetría —más que justificable por la simplicidad matemática que traduce a las complejas ecuaciones de campo— **Einstein** llegó a exigir que su universo fuera estático y caracterizado por una distribución homogénea de materia. Aunque esta última condición parezca justificable atendiendo a consideraciones cosmológicas a gran escala, todo eso vibra en resonancia con consideraciones estéticas que no necesariamente han de corresponder al universo fáctico. Como testimonio de esto se dirá que tanto **Einstein** como **De Sitter** obtuvieron la geometría deseada en sus modelos. Después las ecuaciones de campo les permitirían calcular la cantidad media de materia requerida para curvar el universo en concordancia con sus respectivos elementos de línea. Así las grandes consideraciones empíricas sobre la distribución material, contempladas en el tensor energía-momento, entraban después y fue esto lo que condujo a un interesante desenlace que parecía preluir el fin del hasta entonces indisoluble machianismo

de **Einstein**. Porque al determinar la cantidad media de materia requerida por la geometría espacio-temporal del universo de **De Sitter**, éste encontró que no se requería ninguna. ¡La solución de **De Sitter** a las ecuaciones de campo modificadas era una solución para un universo materialmente vacío! Todo el objetivo de la constante cosmológica parecía venirse al traste¹¹. Tiempo después **Einstein** llegaría a juzgar la inclusión de la constante cosmológica como su más craso error pero recién golpeado por los resultados de **De Sitter** no estaba dispuesto a renunciar a sus más caras convicciones y tuvo fuerzas para encontrar objeciones al modelo de éste último antes de reconocer su validez y renunciar a su profesado machianismo. Leámosle en una carta a **De Sitter** donde con soberbia claridad, enterado ya de los resultados de **De Sitter**, manifiesta (citado en Hoefler, 1994, p. 320):

In my opinion it would be dissatisfying, if there were a conceivable world without matter. The $g^{\mu\nu}$ -field¹² should rather be determined by the matter, and not be able to exist without it. This is the heart of what I understand by the demand for the relativity of inertia. One could just well speak of the 'material conditionedness of geometry'. As long as this demand is not fulfilled, for me the goal of a general relativity was not yet completely achieved. This was first achieved through the introduction of the λ term.

Poco más de un año habría de transcurrir antes de que **Einstein** renunciara a sus infructuosos intentos por impugnar el modelo de **De Sitter**¹³. Volvemos sucintamente al fragmento citado en la carta a **De Sitter**. Si la relatividad de la inercia se disipaba ante la tentativa de **De Sitter**, para **Einstein** sostener el sueño de una auténtica teoría de la relatividad parecía empantanarse. Esto refuerza la profundidad de sus convicciones con respecto a las ideas de **Mach** sobre la inercia. Pues en el mismo año en que su modelo cosmológico y el de **De Sitter** dirimían esta crónica sobre la relatividad de la inercia, en 1917, **Kretschman** abría otra honda grieta en

¹⁰La degeneración de los valores de la métrica en el infinito espacial puede ser, como después se ha visto, un artificio de la elección del sistema de coordenadas. El enfoque de las condiciones de frontera en el infinito es más que espinoso. Aquí simplemente se señala como estrategia histórica de importancia.

¹¹Amén del modelo cosmológico de **De Sitter**, años después, a mediados de los años 20 del siglo XX, **Eddington** probaría que para cualquier modelo cosmológico que no sea perfectamente homogéneo la constante cosmológica no es ninguna garantía de estabilidad y esto sería la puntilla definitiva para **Einstein**.

¹²Los superíndices para las componentes métricas corresponden a la tipografía original del texto citado.

¹³La principal objeción de **Einstein** pasó por señalar una singularidad que después probaría ser una singularidad de coordenadas y no una singularidad intrínseca del espaciotiempo.

sus convicciones rebatiendo, acertadamente, la presunción de que la covariancia general por sí sola implicara el contenido físico de un principio general de relatividad. Sólo a mediados de 1918 **Einstein** reconoció el carácter meramente formal de la covariancia general pero antes, atendiendo a las objeciones de **Kretschman**, todavía refinaba sus ideas sobre la relatividad de la inercia escribiendo (citado de la traducción de Barbour, 1995, p.185 [original en alemán en Einstein, 1918, p. 241]):

The G-field [the metric] is completely determined by the masses of the bodies. Since mass and energy are identical in accordance with the results of the special theory of relativity and energy is described formally by the symmetric tensor $(T_{\mu\nu})$, this means that the G-field is conditioned and determined [bedingt und bestimmt] by the energy tensor of the matter.

Entonces la relatividad de la inercia pasaba a conocerse como el **Principio de Mach**.

Se sabe que gradualmente **Einstein** declinó su abogamiento de las ideas de **Mach** sobre la inercia, llegando incluso a considerar la idea de que la métrica pudiera ser vista como una propiedad intrínseca de la naturaleza, como una especie de propiedad ubicua del espaciotiempo que llegó a merecer el nombre de éter, pero hasta el final de sus días las ideas de **Mach** sobre la inercia, aunque ya no defendidas con la insistente sagacidad de los años de gestación de su teoría de gravitación ni de los primeros años de la cosmología relativista, se resumieron bajo el dudoso título de el **Principio de Mach**.

Es cierto que **Einstein** abdicó de las ideas de **Mach**, pero de los años en que éstas empujaron sus esfuerzos nacieron sus más apreciables monumentos científicos: la *Teoría general de la relatividad* y luego la *Cosmología relativista*. La primera se nutre de muchas fuentes, de muchos elementos formales que finalmente la configuran, pero en la motivación necesaria para sostener esta empresa, según reitera el propio **Einstein**, campea el terco deseo de superar las objeciones de **Mach** al movimiento absoluto y a la sustancialidad del espacio.

Citamos nuevamente a **Mach** de otro de los tantos pasajes premonitorios en que casi pareciera leerse al joven **Einstein** (**Mach** 1883, p. 296):

The natural investigator must feel the need of further insight –of knowledge of the immediate connections, say, of the masses of

the universe. There will hover before him as an ideal an insight into the principles of the whole matter, from which accelerated and inertial motions result in the same way.

Sobre la cosmología relativista ya se ha dicho alguna cosa, así que cerramos este artículo con un pasaje extraído de una conferencia dictada por **Einstein** en Kyoto, en 1922, donde sucintamente se refiere así (en **Ono** 1983, p. 26):

About my work after 1915, I would like to mention only the problem of cosmology. The foundation of this problem comes from the boundary of general theory of relativity and the discussion of the problem of inertia by Mach. Although I did not exactly understand Mach's ideas about inertia, his influence on my thought was enormous.

Apéndice. El agujero de Einstein en la versión de Earman y Norton

En 1913, **Einstein** formuló un argumento que le había convencido de que la covariancia general no podía ser satisfecha en una teoría que determinara causalmente la estructura inercial a partir de la distribución de materia. El argumento parecía sostenido en el **Principio de Mach**. Aquí –en detrimento de la formulación original de **Einstein** en lenguaje de coordenadas– éste es enunciado en el lenguaje de la geometría diferencial siguiendo, en parte, la reconstrucción de **Earman** y **Norton** (1987). Veamos:

Cualquier modelo de la TGR (i.e. una solución a las ecuaciones de campo), que representa un universo posible, es usualmente representado por la tripleta $\langle M, g, T \rangle$. Donde M es una variedad de puntos diferenciable con una cierta estructura topológica, g es el tensor métrico que codifica gravedad, estructura inercial y geometría, y T es el tensor de energía–momento que representa la distribución de materia–energía del universo posible.

La covariancia general de la TGR –y de cualquier teoría similar– implica, por definición, que si cualquier tensor X de la variedad es una solución a las ecuaciones de campo, también lo es el tensor $\phi * X$ que resulta de empujar X mediante la acción de un difeomorfismo activo. En este caso X es cualquier tensor métrico o material que pueda definirse sobre la variedad. Un difeomorfismo activo es esencialmente una transformación de coordenadas que lleva tensores de sus puntos

de origen a otros deformando de paso la forma del tensor. Es importante distinguirlos de los difeomorfismos pasivos que actúan localmente como transformaciones de coordenadas que simplemente rebautizan los puntos de la variedad sin generar *movimientos* ni *deformaciones*. Este tipo de transformaciones pasivas resulta trivial para nuestra discusión ya que cualquier teoría puede hacerse covariante general pasiva simplemente requiriendo que sus ecuaciones de campo sean escritas en forma tensorial (**Kretschman** 1917, **Friedman** 1983). A cambio, un difeomorfismo activo $\phi : M \rightarrow M$ lleva un punto p de M a otro punto $q := \phi(p)$ en M , moviendo o deformando los ‘contenidos’ de la variedad.

El argumento del agujero es posible debido a la libertad para generar modelos de la TGR mediante la acción de este tipo de difeomorfismos activos. El conjunto de estos difeomorfismos forma un grupo denotado habitualmente como $Diff(M)$. Con esto en mente enunciamos el argumento del agujero de **Earman y Norton** en forma compacta:

Sea $U = \langle M, g, T \rangle$ un modelo de la TGR. Por definición, es posible escoger cualquier difeomorfismo $\phi \in Diff(M)$ para generar un nuevo modelo $U^* = \langle M, \phi * g, \phi * T \rangle$ de la TGR. Se escoje $\phi * = id$ (transformación identidad) en toda la variedad M exceptuando una región $H \subset M$ dentro de la cual ϕ difiere suavemente de la identidad. Esta región H es el agujero de **Einstein**. Dentro de éste $\phi * \neq id$. Por conveniencia suponemos que el espaciotiempo M admite una foliación (3+1) mediante rebanadas (hipersuperficies) globales espacialoides (*spacelike*). Es decir, suponemos que podemos partir el espacio-tiempo en tajadas espaciales tabuladas por un parámetro temporal t que aumenta en la dirección futura a medida que nos desplazamos a lo largo de una curva temporaloides (*timelike*). Ahora escojemos $H \subset M$ para $t > 0$.

El resultado de todo esto es que, como $\phi * = id$ para $t \leq 0$, pero difiere suavemente para $t > 0$ (i.e. dentro de $H \subset M$), tenemos dos modelos de la teoría que difieren a partir de $t = 0$. Esto es, $U = \langle M, g, T \rangle$ y $U^* = \langle M, \phi * g, \phi * T \rangle$ son idénticos hasta $t = 0$ pero difieren a partir de entonces¹⁴. Y esto debería entenderse como una violación del determinismo en la TGR ya que la especificación completa del espacio-tiempo y sus

contenidos materiales (g, T) fuera del agujero no determina unívocamente la forma en que éstos se distribuyen dentro de los puntos del agujero. En nuestro caso, con un agujero puesto en el futuro, según la teoría, el futuro no vendría determinado unívocamente por esta especificación completa del pasado. Falla el determinismo.

Pero aquí es importante advertir la forma en que falla el determinismo. Por ejemplo, si el centro de una asteroide χ se encuentra ubicado hoy en el punto p , las ecuaciones de campo más el pasado no podrían determinar si mañana éste pasa por el punto q de M o por el punto r de M . Lo chocante del argumento no es que el determinismo falle, al fin y al cabo, el determinismo no tiene, necesariamente, que ser una camisa de fuerza de nuestras teorías. Ya tenemos a la mecánica cuántica en su interpretación estándar. Lo chocante proviene de la manera en que falla. El indeterminismo del agujero proviene de la imposibilidad para saber qué punto específico de la variedad subyace a qué proceso material concreto.

Las ecuaciones de campo no pueden escoger entre diferentes evoluciones de los campos dentro del agujero. En otras palabras, no pueden seleccionar a $U = \langle M, g, T \rangle$ sobre $U^* = \langle M, \phi * g, \phi * T \rangle$ para determinar si, por ejemplo, el asteroide χ pasará por q de M o por r de M . Pero, el asunto importante es que los modelos U y U^* de la TGR son empíricamente indistinguibles. Comparten la misma variedad espaciotemporal de puntos subyacentes pero discrepan, dentro del hueco, sobre la forma en que los campos y la materia son distribuidos sin que esto suponga ningún tipo de diferencia observacional.

Todos los invariantes de la teoría son preservados ante el tipo de transformaciones que generan el indeterminismo en el agujero. Y en estas circunstancias, quien hace una lectura literal de la variedad como una entidad física real cuyos puntos existen objetivamente y forman el tejido sustancial del espaciotiempo, enfrenta la siguiente traba interpretativa: Si la variedad M es considerada como un espacio físico real en toda regla, esto es, como una entidad capaz de existencia concreta con independencia de la ocurrencia de procesos materiales, entonces –por consistencia– se deben considerar a U y U^* como modelos físicamente, ontológicamente, distintos aunque estos sean empíricamente equivalentes. Esto claramente

¹⁴En la versión original de **Einstein** H no estaba, necesariamente, en el futuro. Pero fuera de H se suponía que el universo estaba lleno de materia ($T \neq 0$), mientras que en su interior no había materia ($T = 0$). Por esto recibió la denominación original de ‘agujero’. El difeomorfismo activo generado por **Einstein** parecía violar ‘la ley de la causalidad’ ya que la materia fuera del hueco no determinaba unívocamente la estructura inercial dentro de éste. Esto, de paso, parecía una violación flagrante del principio **Mach** o de la *condicionalidad material del espacio*, como **Einstein** le llamaba por entonces.

recuerda el viejo argumento de los mundos desplazados de **Leibniz**, donde un universo probable U_i resultaba empíricamente indistinguible de un universo probable U_s , al conservar el conjunto de relaciones entre objetos materiales coexistentes, pero difería de éste por su ubicación en el espacio absoluto. El newtoniano estaba obligado a conceder, dada la identidad presupuesta para los puntos del espacio absoluto, que los dos casos correspondían a situaciones ontológicamente diferentes. En su lugar **Leibniz** apelaba al Principio de Identidad de los Indiscernibles (PII) para concluir que se trataba de dos representaciones de un mismo universo. En la terminología y contexto actuales la identidad de los indiscernibles recibe el nombre de *Equivalencia de Leibniz*. Este principio puede enunciarse así:

Equivalencia de Leibniz (LE): Dos distribuciones de campos relacionadas por un difeomorfismo activo representan la misma situación física, esto es, $U = \langle M, g, T \rangle$ y $U^* = \langle M, \phi * g, \phi * T \rangle$ son equivalentes para cualquier $\phi \in Diff(M)$.

En resumen, según **Earman** y **Norton**, al considerar la existencia objetiva de los puntos de la variedad se debe rechazar la LE y concluir extrañamente que la TGR es una teoría indeterminista. Por supuesto que las leyes de la física pueden admitir el indeterminismo, bien sea porque la teoría sea intrínsecamente probabilista, bien sea por la presencia de singularidades, o por la incursión de *invasores espaciales* (**Earman**, 1986 Cáp. 3). Pero todas estas parecen aceptables (o buenas) razones físicas. La cuestión es que el determinismo debería fallar por buenas razones de la física y no por compromisos con alguna doctrina ontológica que de entrada lo proscriba. Según **Earman** y **Norton** el determinismo merece una oportunidad.

Los filósofos han visto diversas reacciones al argumento del agujero, pero la mayoría concuerdan con **Earman** y **Norton** en que el determinismo merece una oportunidad en la interpretación de la TGR, al fin y al cabo, esta es la forma habitual de concebir la teoría en la práctica científica. Es un indeterminismo que no afecta la determinación predictiva empírica de la teoría. Esto es raro.

Por esto la mayoría suscribe la LE y rechaza la idea de que la variedad exista objetivamente sin la presencia de campos físicos o métricos. La conclusión es la misma a la que **Einstein** llegó escapando del agujero, esto es, que los puntos de la variedad no tienen significado ontológico independiente, es decir, que presuponer la identidad primitiva de los puntos de la variedad lleva al tipo de

indeterminación 'ingenua' que le hizo caer en el agujero desde el principio.

Esta es ciertamente la posición ampliamente mayoritaria entre filósofos del espacio-tiempo y cosmólogos activos. En su famoso tratado sobre la estructura del universo a gran escala, **Hawking** y **Ellis** (1973) simplemente se refieren a todos los modelos isomorfos de la TGR relacionados mediante $Diff(M)$ como una clase equivalente que representa la misma solución de las ecuaciones de campo (i.e. un único universo posible) sin ninguna mención al argumento del agujero. La presentación de **Wald** (1984) es similar.

La presunción tácita de la LE, común a prácticamente todas las representaciones de la TGR, prohíbe la individuación apriorística de los puntos de la variedad. Para elevarlos a a la categoría de eventos se requiere, como **Einstein** declaraba, la ocurrencia de coincidencias espacio-temporales y esto requiere la presencia de algún campo físico sobre la misma.

Del argumento del agujero resulta el siguiente corolario: *En la TGR los puntos de la variedad no tienen identidad primitiva.*

Agradecimientos

Favio Cala Vitery desea agradecer al doctor **Carl Hoefler** de la Universidad Autónoma de Barcelona por su lectura y comentarios sobre versiones preliminares de este artículo. También al Centro de Estudios en Historia de las Ciencias (CEHC) de la misma Universidad, en cabeza de su director **Xavier Roqué**, por el importante apoyo institucional y de archivo durante la documentación para la investigación de la que resulta este artículo. Por último a un anónimo revisor científico quien contribuyó con pertinentes observaciones a mejorar la presentación de este artículo.

Bibliografía

- [1] **De Sitter, W.** (1916) 'On the relativity of inertia in Einstein's theory', *Proceedings of the Section of sciences, Koninklijke Akademie van Wetenschappen*, **19**, pp. 527-532.
- [2] **De Sitter, W.** (1917) 'On Einstein's theory of gravitation and its astronomical consequences. Third paper', *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, **78**, pp. 3-28.
- [3] **Barbour, J.** (1995) 'Selected Passages on Machian Ideas', en *Einstein Studies*, vol 6, pp. 180-187. Birkhäuser. Boston.
- [4] **Earman, J.** (1986) *A Primer on Determinism*. D. Reidel. Dordrecht, The Netherlands.
- [5] **Earman, J. & Norton, J.** (1987) 'What Price Space-Time Substantivalism? The Hole Story', *British Journal for The Philosophy of Science*, **38**, pp. 515-525.

- [6] **Einstein, A.** (1912) 'Gibt es eine Gravitationswirkung die der elektrodynamischen Induktionswirkung analog ist?' *Vierteljahrsschrift für Gerichtliche Medizin*, **44**, pp. 37-40.
- [7] **Einstein, A.** (1913a) 'Phisikalische Grundlagen einer Gravitationstheorie', *Naturforschende Gesellschaft Vierteljahrsschrift*, **58**, pp. 284-290.
- [8] **Einstein, A.** (1913b) 'Zum gegenwärtigen Stande des Gravitationsproblems', *Physikalische Zeitschrift*, **14**, pp. 1249-1266.
- [9] **Einstein, A.** (1916) 'Die Grundlage der allgemeinen Relativitätstheorie', *Annalen der Physik*, **49**, (translation published in: *The Principle of Relativity*, collection of papers by A. Einstein et al., Dover. New York, 1952, pp. 111-164.
- [10] **Einstein, A.** (1917) 'Cosmological Considerations on The General Theory of Relativity', en *The Principle of Relativity*, pp. 177-188. Dover. New York. 1952.
- [11] **Einstein, A.** (1918) 'Prinzipielles zur allgemeinen Relativitätstheorie', *Annalen der Physik*, **55**, pp. 241-244.
- [12] **Einstein, A.** (1993) *The Collected Papers of Albert Einstein, Volume 5: The Swiss Years: Correspondence, 1902-1914*. Martin J. Klein, A. J. Kox & Robert Schulmann (Eds). Princeton University Press. Princeton.
- [13] **Friedman, M.** (1983) *Foundations of Space-Time Theories*. Princeton University Press. Princeton.
- [14] **Hawking, S. W. & Ellis, G. F. R.** (1973) *The Large Scale Structure of Space-Time*. Cambridge University Press. Cambridge.
- [15] **Hofer, C.** (1994) 'Einstein's Struggle for a Machian Gravitation Theory', *Studies for the History and Philosophy of Science*, **25** (3), pp. 287-335.
- [16] **Kretschman, E.** (1917) *Annalen der Physik* **53**, pp. 576-591.
- [17] **Mach, E.** (1883) *The Science of Mechanics*. Trad. de T. J. Mc Cormack. Open Court. La Salle, Illinois. 1960.
- [18] **Norton, J. D.** (1989a) 'What was Einstein's Principle of Equivalence?', en Howard, D. & Stachel, J., (eds.) *Einstein and the History of General Relativity*, pp. 5-47. Birkhäuser. Boston.
- [19] **Norton, J. D.** (1989b) 'How Einstein found his Field Equations, 1912-1915', en Howard, D. & Stachel, J., (eds.) *Einstein and the History of General Relativity*, pp. 101-159. Birkhäuser. Boston.
- [20] **Ono, Y. A.** (1983) 'Einstein's Speech at Kyoto University, December 14, 1922', *NTM. Schriftenreihe für Geschite der Naturwissenschaften, Technik, und Medizin*, **20**, pp. 26-27.
- [21] **Stachel, J.** (1989a) 'The Rigidly Rotating Disc as the Missing Link in the History of General Relativity', en Howard, D. & Stachel, J., (eds.) *Einstein and the History of General Relativity*, pp. 48-62. Birkhäuser. Boston.
- [22] **Stachel, J.** (1989b) 'Einstein's Search for General Covariance, 1912-1915', en Howard, D. and Stachel, J., (eds.) *Einstein and the History of General Relativity*, pp. 63-100. Birkhäuser. Boston.
- [23] **Wald, R. M.** (1984) *General Relativity*. University of Chicago Press. Chicago.

Recibido el 28 de septiembre de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de enero de 2007

VENENOS DE SERPIENTES Y MOLÉCULAS ANTIVENENO

por

Juan Fernando Duque Osorio¹, Adalberto Sánchez¹, Leonardo Fierro¹,
Silverio Garzón¹ & Rafael Santiago Castaño¹

Resumen

Duque Osorio, J.F., A. Sánchez, L. Fierro, S. Garzón & R.S. Castaño: Venenos de serpientes y moléculas antiveneno. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 109-137, 2007. ISSN 0370-3908.

Los accidentes ofídicos pueden producir hemorragias (causadas por SVMPs), mionecrosis (causadas por PLAs) y dolor, y anualmente 50 mil de éstos son fatales, especialmente en los trópicos. Las terapias convencionales por inmunoglobulinas son sólo parcialmente efectivas y pueden producir efectos inmunes adversos, por lo cual se están estudiando proteínas antiveneno naturales de mamíferos [DM43 (antihemorrágica) y DM64 (antimiotóxica) de la zarigüeya (Marsupialia: *Didelphis*)] que han demostrado ser más efectivas. Además las PLAs y SVMPs venenosas tienen sus contrapartes endógenas normales no venenosas (PLAs y MMPs) en animales como los humanos, y cuando el balance entre estas últimas y sus inhibidores se rompe, se producen patologías como: artritis, arterioesclerosis, asma, diabetes, choques sépticos, neoplasias, inflamaciones, psoriasis, reumatismo, etc. Además de estos aspectos médicos se repasa la evolución de las serpientes y sus sistemas de veneno, concluyéndose que falta información sobre, entre otros: la parafilética y muy diversa familia “colubridae”; “carreras armamentistas evolutivas” entre serpientes venenosas y sus presas; la inusual (desafía la teoría neutral de la evolución molecular) y acelerada evolución de las moléculas de veneno de serpientes.

Palabras clave: α 1B-Glico proteína, *Didelphis*, evolución, familia supergen de las inmunoglobulinas, mamíferos (Mammalia), proteínas antiveneno (anti-SVMP, DM64, DM43, OPRIN, PLIs, PO41), serpientes (Serpentes), veneno de serpientes (PLAs, SVMPs), toxicología, Viperidae.

Abstract

Venom snake bites can produce hemorrhages (caused by SVMPs), myonecrosis (caused by PLAs) and pain. Annually, 50,000 of these bites are fatal, especially in the tropics. Conventional therapies with immunoglobulins are only partially effective and can produce adverse immune effects.

t Correo electrónico: juanferduque@hotmail.com

1 Grupo de Biología Integrativa, Escuela de Ciencias Básicas Médicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle, Cali-Colombia.

Hence natural antivenom proteins from mammals, which are potentially more effective and secure, are being studied [Opossum's (Marsupialia: *Didelphis*) DM43 (antihemorrhagin) and DM64 (antimytotoxic protein)]. Moreover, venom PLAs and SVMPs have nonvenom normal endogen counterparts (PLAs y MMPs) in animals like humans, and when the balance between the latter and their inhibitors is disrupted, the following pathologies can happen: arthritis, arteriosclerosis, asthma, diabetes, septic shocks, neoplasias, inflammations, psoriasis, rheumatism, etc. Additionally to this medical aspects, snake and their venom systems evolution is reviewed, and it is concluded that there are research opportunities, in (among other topics): the paraphyletic and very diverse "colubridae"; "evolutionary arms races" between snakes and their prey; the unusual (defies the neutral theory of molecular evolution) and accelerated evolution of snake venom molecules.

Key words: α 1B-Glico protein, *Didelphis*, evolution, immunoglobulin supergene family, mammals (Mammalia), antivenom proteins (anti-SVMP, DM64, DM43, OPRIN, PLIs, PO41), snakes (Serpentes), snake venom (PLAs, SVMPs), toxinology, Viperidae.

Abreviaciones (en su mayoría provenientes del inglés): **3D** (tridimensional), **3FTx** (3 Finger Toxin), **α 1BG** (α 1B-Glico Proteína), **ABF-Dm** (Anti-Bothropic Fraction of *Didelphis marsupialis*), **ADAM** (A Desintegrin-like And Metalloprotease domains), **AHF** [Mongoose (Mammalia: Carnivora: Herpestidae: *Herpestes*) Anti-Hemorrhagic Factor: **AHF1/2 y 3**], **CK** (Creatine Kinase), **CRISP** (Cysteine Rich Secretory Protein), **CRD** (Carbohydrate Recognition Domain), **CTLD** (C-Type Lectin-like Domain), **Da** (Dalton, unidad de masa molecular), **DM** [grupo de proteínas antiveneno de serpientes extraídas de mamíferos, cuyos miembros típicos son aquellas extraídas de la Zarigüeya (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae: *Didelphis marsupialis*): **DM40, 43, 64**], **FSIG** (Familia Supergen de las Inmunoglobulinas), **GBL** (Galactose Binding Lectins), **kDa** (Kilo-Dalton = 1,000 Daltons), **LDH** (Lactate Deshidrogenase), **LRRs** (Leucine Rich Repeats), **Lyt2** (Proteína de Superficie de Linfocitos T Murinos. Homóloga a T8 de Humanos), **MDC** (Metalloprotease, Desintegrin-like, Cysteine-rich), **MHC** (Major Histocompatibility Complex), **MMPs** (Matrix Metallo-Proteases), **Mt** (Mitoxina), **NCBI** (National Center for Biotechnology Information, National Library of Medicine, National Institutes of Health, USA: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), **NGF** (Nerve Growth Factor), **OPRIN** [Opossum (*Didelphis virginiana*) Proteinase Inhibitor], **PLA** (Phospholipase A), **PLI** (Phospholipase Inhibitor), **PO41** [*Philander opossum* (Didelphidae) Metalloproteinase Inhibitor], **SVMP** (Snake Venom Metallo-Protease), **T8** (Proteína de Superficie de Linfocitos T Humanos. Homóloga a la Lyt2 de Murinos), **Thy-1** (o CD90. Polipéptido de superficie de Timocitos y linfocitos T periféricos Murinos), **TIMP** (Tissue Inhibitor of Metallo-Proteases), **UPAR** (Urokinasetype Plasminogen Activator Receptor).

Introducción

1.1 Características e incidencias de los accidentes ofídicos: Las mordeduras de serpientes venenosas producen daño tisular local en forma de hemorragias, edema, mionecrosis y dolor intenso (Neves-Ferreira *et al.*, 1997; Thwin & Gopalakrishnakone, 1998), y efectos sistémicos como alteraciones en el proceso de coagulación y liberación de sustancias farmacológicamente activas como histamina, serotonina y bradiquinina (Neves-Ferreira *et al.*, 2000); todo lo cual puede llevar a la muerte de la víctima. Cerca del 15%, de las aproximadamente 3,000 especies vivas de serpientes, son consideradas como peligrosas para los humanos (Gold *et al.*, 2002), todas las cuales pertenecen al grupo tradicionalmente llamado superfamilia Colubroidea (colubroides: Fry *et al.*, 2003; Fry, 2005; Vidal, 2002). La distribución filogenética de este y los demás grupos de serpientes han sido esquema-

tizados en la figura 1. Aunque los envenenamientos por mordeduras de serpientes no son reportados en su totalidad y su incidencia global no es bien entendida (Perales & Domont, 2002), se estima que anualmente suceden en el mundo 5 millones de accidentes ofídicos, los cuales causan unas 50,000 muertes, especialmente en las áreas rurales de Asia, Sur América y África (Lizano *et al.*, 2003; Perales & Domont, 2002), sin contar los muchos que no son reportados (Gold *et al.*, 2002). Según Gold *et al.* (2002) en Estados Unidos se reportan oficialmente un promedio anual de 6,000 mordeduras, de las cuales 2,000 lo son por parte de serpientes venenosas, y 5 o 6 resultan ser fatales (Gold *et al.*, 2002). La mayoría de estos accidentes en EUA son producidos por serpientes del género *Crotalus* (Viperidae: Crotalinae) y suceden generalmente en el suroeste del país, pues en el este prácticamente estas serpientes han sido erradicadas (Gold *et al.*, 2002). Según Mattison (1995) las estadísticas en Sur América son ex-

tremadamente difíciles de conseguir dado el alto número de nativos americanos que no tienen contacto con el mundo exterior. El mismo autor cita como ejemplo la tribu Waorani de Ecuador, sobre la cual se estima que casi el 5% de sus muertes son causadas por mordeduras de serpientes, y que cerca del 80% de su población ha sido mordida al menos una vez en su vida. En otras partes de Suramérica cerca del 0.5 % de la población es mordida por serpientes al año, pero solo una fracción pequeña de estos accidentes son fatales. La mayoría de estos accidentes en Sur América son causados por vipéridos (Mattison, 1995), de los cuales según Neves-Ferreira *et al.* (1997) un 90% son causados por serpientes del género *Bothrops*, reduciéndose la tasa de mortalidad del 8% al 2.4% con cuidado médico adecuado. Se toman, de una forma muy categórica, como las más venenosas a las serpientes elápidas y vipéridas, y como las menos venenosas a las “colúbridas”. Sin embargo según Chiszar & Smith (2002) no todos los elápidos y vipéridos son peligrosos para los humanos, y reportan que hay venenos de colúbridos que pueden causar síntomas serios e incluso fatales a animales grandes como *Homo sapiens*; todo esto dentro de su completa revisión sobre envenamientos por colúbridos en Estados Unidos, dentro de lo cual destacan que muchos de los accidentes ofídicos por colúbridos en este país están aumentando por la importación de especies de serpientes exóticas para fines comerciales o experimentales, sobre las cuales se creía que su toxicidad era poca. Así, muchos de estos casos son sufridos por herpetólogos y funcionarios de zoológicos. Lo mismo fue encontrado por Gutiérrez & Sasa (2002) en su revisión sobre envenamiento por colúbridos en México y Centro América, dentro de la cual llaman la atención sobre la poca información epidemiológica sobre accidentes ofídicos y sobre lo poco que se sabe de la farmacología de los venenos de colúbridos de esta región de América. Dicen que mientras los envenamientos por vipéridos tienden a ser sufridos por los pies de personas que trabajan en el campo, las de colúbridos lo son por las manos de quienes las manipulan intencionalmente (herpetólogos y similares). En el mismo estudio (Gutiérrez & Sasa, 2002) se sugiere una explicación de porque la incidencia de envenamientos por parte de vipéridos es mayor, aún cuando hay muchas más especies de colúbridos: estos últimos son cazadores activos y por lo tanto muy móviles, por lo cual cuando se ven amenazados por un humano tienden a huir. En cambio los vipéridos son cazadores pasivos que esperan a su presa (sit and wait predators), es decir son de poca movilidad, por lo cual no van a estar tan prestos a huir ante la amenaza de un animal. De todos modos, los datos de Gutiérrez & Sasa (2002) confirman la mayor “peligrosi-

dad” de los venenos de vipéridos comparados con los de los “colúbridos”. De los reportes revisados en este último estudio para México y Centro América, se desprende que la mayoría de accidentes con “colúbridos” no pasaron de inflamación, dolor y eritema locales, y que en ningún caso llegaron a ser de naturaleza sistémica. Según Gutiérrez & Sasa (2002) el panorama en Sur América sería muy parecido. En cambio los venenos de vipéridos y elápidos producen síntomas más graves que se extienden a nivel sistémico.

1.2 Evolución y clasificación de las serpientes: Según Mattison (1995) los fósiles más antiguos de serpientes corresponden a los géneros *Lapperontophis* y *Simoliophis*, habiendo sido el primer género una serpiente terrestre de lo que ahora es el norte de África y el segundo una serpiente marina del Cretácico [hace 100 millones de años (ma)] que se distribuía por el norte de África y sur de Europa en lo que entonces era un mar. Sin embargo no se encontraron más datos sobre estos dos géneros. Según Mattison (1995) hace 65 millones de años, cuando se extinguieron la mayoría de dinosaurios, las serpientes ya se habían diversificado y extendido, pues durante este período se han encontrado serpientes fósiles por todo el mundo. El grupo más generalizado de serpientes actuales son los scolecofidios, compuesto por especies de hábitos fosoriales. Por esto, en los esquemas taxonómicos antiguos las serpientes eran relacionadas estrechamente con otros reptiles escamosos fosoriales y sin extremidades, los amphisbaenidos y los dibamidos (Lee & Scanlon, 2002).

Sin embargo, estudios más recientes (Townsend *et al.*, 2004) han demostrado que el grupo más estrechamente relacionado con las serpientes son los lagartos anguimorphos varanoideos (Lee & Scanlon, 2002). Es por esto que en la figura 1 se han utilizado estos lagartos, como grupo externo para enraizar la filogenia de serpientes. Esta no relación estrecha entre serpientes y otros grupos de reptiles escamosos sin extremidades, se ve reforzada por el hecho de que las familias extintas Pachyophiidae (*Pachyophis*, *Pachyrhachis* y *Haasiophis*), Madtsoiidae (*Wonambi*: Scanlon & Lee, 2000) y Dinilysiidae (*Dinilyisia*) son formas presumiblemente no fosoriales (Lee & Scanlon, 2002), de lo cual se concluye que los hábitos fosoriales de Scolecophidia fueron secundariamente adquiridos y no representan una condición ancestral para las serpientes (Scanlon & Lee, 2000).

Teniendo en cuenta esto y que tanto las serpientes extintas y los reptiles escamosos vivos más emparentados con las serpientes, tienden a ser animales relativamente

grandes y con hábitos predatorios activos, ya sea terrestres o acuáticos, es muy posible que las serpientes hayan evolucionado de formas que vieron reducidas en sus extremidades durante la adquisición de movimientos natatorios tipo anguila o movimientos de deslizamiento en vegetación densa.

Las serpientes se originaron a principios del Cretácico hace más de 135 millones de años (ma; **Mattison, 1995**). Las características y relaciones de las primeras serpientes son algo enigmáticas y controversiales, pues la mayoría de fósiles son solo fragmentos. Como ejemplo de estas controversias, y en contraposición a los estudios revisados hasta aquí y en los cuales se basa la figura 1, **Tchernov et al. (2000)** proponen que Pachyophiidae es el grupo hermano de Macrostromata, dentro de un estudio donde describen a *Haasiophis*, un fósil del cretácico medio a tardío. En esta controversia del grupo Tchernov (artículo publicado en Science) por un lado y el de Lee & Scanlon (Nature) por el otro, **Greene & Cundall (2000)** han toma-

do partido por el primero, defendiendo la posición de Pachyophiidae dentro de Alethinophida, diciendo que las semejanzas entre lagartos mosasauroideos (Anguimorpha) y serpientes son superficiales, y que el hecho de que *Pachyrhachis* y *Haasiophis* tengan extremidades pélvicas no los acerca a estos lagartos, pues dicen ellos que es posible que estas extremidades no sean homólogas a los de otros tetrápodos (así tengan elementos óseos similares) y que sean una adquisición nueva de estos géneros fósiles. **Vidal & Hedges (2002)**, en el marco de una muy aclaratoria filogenia molecular de serpientes, toman una posición neutral entre estas dos posiciones, llamando la atención sobre el hecho de que ambos escenarios (origen acuático o origen fosorial) son igualmente plausibles desde el punto de vista de las filogenias actuales. Toda esta controversia no solo tiene que ver con la posición filogenética de unos grupos fósiles, si no en el fondo se trata de como evolucionaron las serpientes a partir de otros lagartos. Uno de los fósiles menos incompletos es el género *Wonambi* (Matdsoiidae) descrito por **Scanlon & Lee**

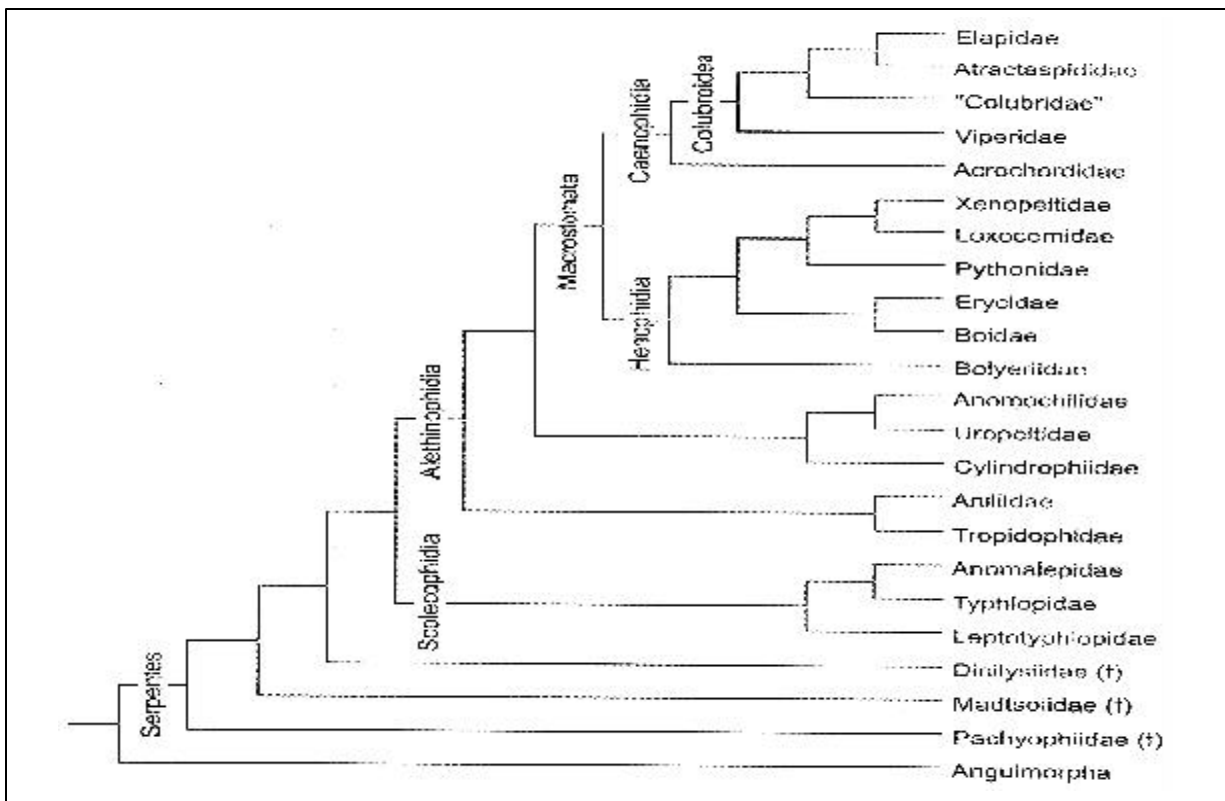


Figura 1. Filogenia de las serpientes a nivel de familias. Basada en las filogenias moleculares de **Heise et al. (1995)**, **Kelly et al. (2003)**, **Vidal & Hedges (2002)** y **Slowinski & Lawson (2002)**, complementadas con las filogenias paleontológicas de **Scanlon & Lee (2000)** y **Lee & Scanlon (2002)**. Pachyophiidae, Matdsoiidae y Dinilysiidae son a familias extintas (†). El grupo de lagartos más estrechamente relacionado con las serpientes es Anguimorpha (**Townsend et al., 2004; Lee & Scanlon, 2002**), y por lo tanto, se usa como grupo externo para enraizar el árbol.

(2000), el cual le permitió a este grupo defender una posición filogenética basal no solo para esta familia extinta, sino para Pachyophiidae y Dinilysiidae también. Según **Scanlon & Lee** (2000) los matdsoiidos eran serpientes de tamaño medio a gigante, que vivieron desde mediados del Cretácico (hace unos 100 ma) hasta el Pleistoceno (hace 1.7 ma). Otro estudio de este grupo (**Caldwell & Lee**, 1997), donde se revisa el estatus filogenético del fósil marino cretácico *Pachyrhachis* (Pachyophiidae), está en línea con la posición de Scanlon & Lee, donde se la asigna a Pachyophiidae la posición más basal dentro de las serpientes, seguido por Madstoiidae y Dinilysiidae, y se defiende un origen acuático para las serpientes, y una estrecha relación de estas con lagartos anguimorfos varanoideos como parientes vivos más próximos y mosasauroides como parientes fósiles más cercanos. Esta posición es la que aquí se ha representado en la figura 1.

Aunque son animales con un plan corporal muy conservado (cuerpos alargados sin extremidades visibles externamente), las serpientes son grupo zoológico muy exitoso que ha invadido un rango muy amplio de ambientes (**Lee & Scanlon**, 2002), ocupando hábitats terrestres, arbóreos, fosoriales y acuáticos, en todos los continentes exceptuando la antártica (**Townsend et al.**, 2004). Esta gran diversidad junto con un plan corporal conservado a dificultado obtener clasificaciones y filogenias comprensivas y aceptadas por la mayoría de autores, basadas en caracteres morfológicos (**Kelly et al.**, 2003). La distribución de las aproximadamente 3,000 especies de serpientes vivas (**Fry et al.**, 2003; **Vidal**, 2002; **Vidal & Hedges**, 2002) no es homogénea en las familias (**Mattison**, 1995). Por ejemplo solo la familia “colubridae”, la más diversa, comprende dos tercios de las especies existentes (**Pough et al.**, 1999). Las serpientes actuales se dividen en dos grandes grupos: Scolecophidia y Alethinophidia (**Kelly et al.**, 2003; **Vidal**, 2002; **Vidal & Hedges**, 2002). Como ya se dijo, el grupo más basal de serpientes vivas es Scolecophidia, el cual incluye miembros con características primitivas, de cuerpos pequeños y hábitos fosoriales, que se alimentan principalmente artrópodos (**Vidal**, 2002; **Vidal & Hedges**, 2002) de forma frecuente, mientras que la mayoría de aletínofidios (referidos como “serpientes típicas”) no son fosoriales y se alimentan de presas grandes y de forma infrecuente, pues su tendencia evolutiva más importante es el aumento de su apertura bucal y la independencia de sus mandíbulas, lo cual les permite ingerir presas más grandes que ellas mismas (**Vidal**, 2002; **Vidal & Hedges**, 2002).

Dentro de este último grupo (Alethinophidia) tradicionalmente se ha tomado como su subgrupo más basal a

Anilioidea [Uropeltidae, Aniliidae (*Anilius*), Cyliodrophiidae (*Cyliodrophis*) y *Anomochilus*], grupo conformado por especies que en su mayoría son fosoriales (**Caldwell & Lee**, 1997; **Vidal & Hedges**, 2002). Sin embargo, estudios moleculares recientes (**Vidal & Hedges**, 2002; **Slowinski & Lawson**, 2002) han puesto de relieve que “Anilioidea” es polifilético, y que los géneros tradicionalmente incluidos dentro de este grupo forman en realidad dos clados soportados no solo por datos moleculares si no también por su distribución. Así, sobre todo según **Vidal & Hedges** (2002), existe un grupo de “Anilioideos” Americanos formado por *Anilius*, y sorpresivamente por *Tropidophis* y *Trachyboa*, dos géneros que hacen parte de la familia (o subfamilia) Tropidophidae *sensu stricto* la cual en estudios sistemáticos morfológicos ha sido posicionada entre Henophidia y Caenophidia (**Lee & Scanlon**, 2002; **Scanlon & Lee**, 2000). Según **Vidal & Hedges** (2002) el otro grupo de “Anilioideos” serían los asiáticos conformados por Cyliodrophiidae, Uropeltidae y Anomochilidae (*Anomochilus*).

El otro grupo de aletínofidios es Macrostromata, último que a su vez está dividido en: Henophidia (Boidae, Erycidae, Pythonidae, Loxecemidae, Xenopeltidae, Bolyeriidae) y Caenophidia (Acrochordidae + Colubroidea). La posición de Loxecemidae, Xenopeltidae y Bolyeriidae, entre otros, ha sido controversial. Géneros como *Ungaliophis* y *Exiliboa* (que tradicionalmente han sido clasificados dentro de Tropidophidae), de acuerdo a los estudios moleculares seguidos aquí (**Vidal & Hedges**, 2002; **Slowinski & Lawson**, 2002) pertenecen a Erycidae, grupo este que dependiendo del tratamiento dado a los datos, resulta estar embebido en o ser la familia hermana de Boidae. Henophidia incluye entonces todas las serpientes gigantes, boas, anacondas y pitones. Según **Mattison** (1995) los boidos, que junto con los pitónidos son los grupos más representativos de Henophidia, ya estaban presentes después del Cretácico, tiempo en el cual alcanzaron el pico de su especiación y formaban la familia dominante de serpientes. Dos diferencias importantes entre boidos y pitónidos es que los primeros están ubicados en el nuevo mundo y son vivíparos, mientras que los segundos se encuentran en África, Asia y Australia y se reproducen por medio de huevos (**Mattison**, 1995; **Pough et al.**, 1999). En ambos grupos existen especies con focetas termorreceptoras alrededor de sus mandíbulas, las cuales les ayudan a detectar presas de “sangre caliente” como mamíferos (**Mattison**, 1995). Los henofidios son menos derivados que los cenofidios, pues entre otras cosas (como la forma de capturar y neutralizar las presas), las boas (Boidae) y pitones (Pythonidae) tienen vestigios de cintura pélvica, lo cual se puede ver por la presencia de pequeñas garras

en el lugar de las extremidades posteriores. Estas garras generalmente son más grandes en machos que en hembras, y son utilizados por los primeros para estimular a las últimas durante el cortejo (**Mattison, 1995**).

Una diferencia ecológica puesta de relieve por **Vidal & Hedges (2002)** entre Henophidia y Caenophidia, es la forma como neutralizan sus presas. Los primeros realizan una captura unimodal, con sus sistemas de alimentación y locomoción acoplados durante la neutralización de la presa. En cambio los Cenofidios, también conocidos como “serpientes avanzadas”, utilizan modos alternos de captura complementados, en muchos casos, con inyección de saliva venenosa (=venenos de serpientes), es decir sus sistemas de alimentación y locomoción están desacoplados durante la neutralización de la presa. Dentro de Caenophidia, el grupo más grande entonces es Colubroidea, las cuales comprenden el 80% (2,500) de especies de especies vivas recocidas (**Fry et al., 2003; Kelly et al., 2003**) y constituyen el único grupo de serpientes venenosas (**Fry et al., 2003; Fry, 2005; Vidal, 2002**). Es reconocido que el grupo que junto a Colubroidea forma Caenophidia, son los acuáticos Acrocórdidos (**Vidal, 2002**). Según **Kelly et al. (2003)** y **Vidal (2002)**, aunque la composición y distribución de las familias colubroideas ha sido controversial, en la actualidad se reconocen formalmente cuatro familias colubroideas: Atractaspididae (3% de la diversidad de colubroideos, 70 especies, familia conformada por especies venenosas y cavadoras de Africa y el medio oriente; **Mattison, 1995**); Viperidae (el 10% de los colubroideos, 240 sps), Elapidae (12%, 270 sps) y “Colubridae” (75%, 1850 sps). La familia más diversa de serpientes entonces son los “colúbridos”, los cuales se han adaptado a casi todos los nichos ecológicos posibles (**Mattison, 1995**). El único continente donde los Colúbridos no son el grupo de ofidiofaúnico dominante es Australia. La diversificación de los “colúbridos” se hace patente en el Mioceno (22.5 a 5.5 ma; **Mattison, 1995; Pough et al., 1999**), lo cual coincide con la desaparición de los linajes de serpientes más antiguos y la disminución de Boidos, los cuales probablemente fueron entonces reemplazados por los primeros (**Mattison, 1995**). También durante el Mioceno se han encontrado representantes fósiles de otras dos familias de colubroideos: Viperidae y Elapidae. En conclusión y según el registro fósil, la gran diversidad Colubroidea se hace patente en el Mioceno (**Mattison, 1995**), lo cual, estaría relacionado con el surgimiento en este grupo de la habilidad de matar por medio de venenos (**Pough et al., 1999**). Sin embargo según **Fry (2005) & Vidal (2002)**, el surgimiento de los sistemas venenosos y la radiación Colubroidea, habrían empezado antes hace 60 o 80 millones de años (Cretácico-Paleoceno). Los “colúbridos” se caracteri-

zan por tener cuerpos relativamente alargados, escamas grandes en sus cabezas y grandes ojos. Algunos son vivíparos y otros ovíparos. Algunos “colúbridos” son venenosos pero sus métodos para desplegar el veneno no son tan complejos como los de los vipéridos (estas diferencias serán repasadas en el aparte de Evolución de Veneno de Serpientes). Pocas especies de colúbridos son peligrosas para el hombre, y solo el 30 al 40% de ellos posee glándula de Duvernoy, localizada en la región maxilo-temporal y especializada en la producción de veneno (**Kardong, 2002**).

Sin embargo, de todas estas características comunes y teniendo en cuenta su descomunal diversidad comparada con otras familias de serpientes, **Mattison et al. (1995)** dijo que las investigaciones futuras seguramente dividirán a “Colubridae” en familias más pequeñas. Y esto está resultando ser cierto. En las filogenias de Caenophidia construidas por **Kelly et al. (2003)** con base a 4 genes mitocondriales (Cytb, ND4, 12s y 16s rRNA), no se pudo recuperar un “Colubridae” monofilético (por eso se pone entre comillas) de acuerdo a la concepción tradicional de esta familia. Aunque a grandes rasgos, se recuperaron las principales familias de cenofidios, lo cual se ve reflejado en la figura 1, subfamilias como Pareatinae, Homalopsinae, Psammophiinae, Xenodermatinae, Pseudoxyrophiinae, Lamprophiinae (Boodontinae) quedaron en este estudio (**Kelly et al. 2003**) fuera de lo que sería este “nuevo colubridae”. De estas subfamilias, las tres primeras se recuperaron como grupos externos de “Colubridae” + Elapidae. Natricinae, otra familia tradicionalmente colúbrida, quedó dentro de este “Colubridae” redefinido pero de forma difilética. De los hallazgos de este estudio (**Kelly et al., 2003**) con respecto a “Colubridae”, el más sorprendente es que la subfamilia tradicionalmente colúbrida Xenodermatinae (=Xenoderminae) no solo quedó fuera de “Colubridae”, sino que se recuperó como grupo hermano de *Acrochordus* (Acrochordidae) en una ubicación basal dentro de Caenophidia (fuera de Colubroidea), quedando entonces este último grupo definido así: Caenophidia = (Acrochordidae + Xenodermatinae, Colubroidea).

Otra familia de colubroideos, los elápidos, incluyen las cobras, serpientes marinas, serpientes coral y varias especies Australianas que han evolucionado ocupando los nichos disponibles por la relativa escasez de colúbridos y vipéridos en este país-continente. Por lo tanto los elápidos son la principal familia de serpientes en Australia. Según **Pough et al. (1999)** los elápidos son predadores que buscan activamente su presa (a diferencia de los vipéridos, ver más adelante). En el estudio molecular filogenético de Caenophidia de **Kelly et al. (2003)** se recuperó un Elapidae aceptablemente tradicional (es decir no tan “podado” como “Colubridae”) dentro

de lo cual hay que destacar que se confirma el hecho de que Hydrophiinae es una subfamilia dentro de Elapidae. Los hidrófinos son serpientes marinas generalmente muy venenosas e incluyen a géneros como *Hydrophis*, *Pelamis*, *Enhydrina*, *Lapemis*. Dentro de los hidrófinos también se encuentran los elápidos terrestres de Australia, Papua y Melanesia (Vidal, 2002). El otro grupo de elápidos son los elapinos, que incluyen especies terrestres de África, Asia y América (Vidal, 2002). Con respecto a Elapidae, e interpretando el último árbol filogenético (Consenso Bayesiano) del estudio de molecular de Kelly *et al.* (2003) se podría llegar a concluir que dentro del Elapidae que ellos recuperaron, quedarían incluidas las familias tradicionalmente colúbridas como Pseudoxyrophiinae y Lamprophinae (Boodontinae). A diferencia de “Colubridae”, Vidal (2002) dice que Elapidae es un agrupamiento monofilético bien soportado por estudios morfológicos y moleculares. El último hallazgo de importancia de Kelly *et al.* (2003) con respecto a los elápidos, es que se recuperó como su grupo hermano a los atractaspídeos (*Atractaspis* y *Aparallactus*).

Los vipéridos son tradicionalmente considerados como la familia de serpientes más “avanzada” (Mattison, 1995), pero de acuerdo a las filogenias recientes revisadas aquí (Kelly *et al.*, 2003; Slowinski & Lawson, 2002; Vidal & Hedges, 2002), aparecen siempre como la familia más basal dentro de Colubroidea. Parecen a haber evolucionado después de que Australia se separara del resto de Gondwana, por lo cual no se encuentran en este continente. En el resto del mundo tienen una distribución más amplia, incluyendo la serpiente que vive a más altura (Himalayas). Los colmillos de los vipéridos están articulados, de modo que pueden ser retraídos cuando no están en uso (solenoglifos, definido más adelante). Según Pough *et al.* (1999) los vipéridos son predadores que esperan y emboscan a su presa (sit and wait predators). Un grupo de vipéridos de América y partes de Asia ha desarrollado un par de focetas (pits) termorreceptoras entre los ojos y las narinas por lo cual son conocidos como “pit vipers”. Estas focetas son estructuralmente diferentes a las de los Boidos por lo cual se concluye que han evolucionado independientemente (Mattison, 1995). Otro grupo de vipéridos Americanos son fácilmente reconocibles por el cascabel en sus colas (serpientes cascabel). Dentro de la filogenia molecular de Caenophidia de Kelly *et al.* (2003) y en línea con lo que se reconoce formalmente (Vidal, 2002) se recuperaron cuatro subfamilias vipéridas, una de ellas polifilética (entre comillas): Crotalinae (*Crotalus*, *Agkistrodon*), Azemiophinae, “Viperinae” y Causinae (*Causus*). Sin embargo este último género puede ser considerado como un viperino (según NCBI), caso en el cual la filogenia de Kelly *et al.* (2003) estaría reconociendo tres

subfamilias monofiléticas (Crotalinae, Azemiophinae y Viperinae) dentro de un Viperidae monofilético también.

Para concluir los comentarios sobre la sistemática de serpientes, se debe aclarar que aunque la filogenia aquí mostrada sigue los estudios revisados, particularmente los moleculares (Heise *et al.*, 1995; Kelly *et al.*, 2003; Vidal & Hedges, 2002; Slowinski & Lawson, 2002), por simpleza, tradicionalidad y conveniencia y como ya se ha venido discutiendo, se incluyeron en la figura 1 familias que formalmente son reconocidas, pero que en algunos estos estudios fueron detectadas preliminarmente como poli- y/o parafiléticas. Este es el caso por ejemplo de Boidae y sobre todo de “Colubridae” [Fry & Wüster (2004) reconocen que siguen usando este término por conveniencia], familia que ha sido reciente y ampliamente reconocida como parafilética, no solo por las filogenias moleculares revisadas aquí (Kelly *et al.*, 2003) sino por las revisiones de evolución de venenos de serpientes de Fry *et al.* (2003), Kardong (2002) & Vidal (2002). Es por eso que aquí siempre se ha puesto esta familia dentro de comillas. Con base en los estudios moleculares revisados (Kelly *et al.*, 2003; Vidal & Hedges, 2002; Slowinski & Lawson, 2002), se podría decir que en el futuro cercano se reconocerán formalmente dos grupos monofiléticos principales dentro de Colubroidea: Viperidae y Colubridae-Elapidae (incluyendo Atractaspidae).

1.3 Evolución del veneno de serpientes: Aunque ya no son utilizados como caracteres filogenéticos formales (Lee & Scanlon, 2002; Vidal, 2002), pues representan clasificaciones descriptivas a las cuales diferentes linajes han llegado por evolución convergente (Pough *et al.*, 1999), a la hora de hablar de evolución de ofidios y sus venenos, es importante repasar las categorías en que se clasifican las serpientes según las características de su dentición maxilar (basado en Lee & Scanlon, 2002; Pough *et al.*, 1999, Vidal, 2002):

- Aglifas: Ausencia de dientes maxilares con surcos. Algunos “colúbridos” presentan esta condición (Vidal, 2002).
- Opistoglifas (opisto = atrás, glifo = hueco): Serpientes que tienen uno o más dientes alargados (colmillos) en la parte de atrás de la maxila con dientes más pequeños en el frente. Estos colmillos pueden tener un surco que ayude a conducir el veneno a la herida de la víctima. Algunos “colúbridos” tienen este tipo de configuración (Fry & Wüster, 2004).
- Proteroglifas (proto = primero): Incluyen elápidos como cobras, mambas, serpientes coral y serpientes

marinas. De hecho **Vidal** (2002) dice que todos los elápidos presentan proteroglia, la cual se caracteriza por colmillos huecos permanentemente erectos y relativamente pequeños ubicados en el frente de la maxila y seguidos de dientes más pequeños.

- Solenoglifas (solen = tubería): A este tipo pertenecen los vipéridos. En estas serpientes los colmillos huecos son los únicos dientes de la maxila y rotan de modo que pueden ser “guardados” en el techo de la boca cuando no están en uso. Esto les permite tener colmillos largos que inyectan el veneno profundamente en la víctima. Por poseer este tipo de aparato venenoso, que se considera el más complejo, es que antes los vipéridos eran referidos como la familia de serpientes “más avanzada” (**Vidal**, 2002), sin embargo, y como ya se dijo, los vipéridos se ubican actualmente en la base del árbol colubroideo. El género *Atractaspis* (Atractaspididae) también tienen un aparato solenoglifo, pero no es homólogo al de los vipéridos (**Vidal**, 2002).

Estas últimas observaciones, junto con las “sorpresas” y relaciones filogenéticas no resueltas entre colubroideos, son usadas por **Vidal** (2002) para atacar la antigua visión de que las serpientes venenosas estaban evolucionando de forma lineal de sistemas aglifo-opistoglifos “colúbridos” a la solenoglifia vipérida; pues las diferentes configuraciones de la dentadura maxilar han aparecido y desaparecido varias veces de forma independiente en grupos de colubroideos con posiciones más o menos derivadas en el árbol de este grupo. De todo lo repasado hasta ahora se concluye entonces de que la evolución de los colubroideos y sus sistemas de veneno es algo mucho más complejo que una secuencia lineal donde se aumenta progresivamente la complejidad y letalidad de estos sistemas. Como ejemplo de esto, hay que tener en cuenta que la solenoglifia, configuración de la dentadura maxilar que tradicionalmente ha sido vista como la más sofisticada, es típica de los vipéridos, los cuales han resultado estar ubicados en la posición más basal de árbol filogenético colubroideo, gracias a los más recientes estudios moleculares (**Heise et al.**, 1995; **Kelly et al.**, 2003; **Vidal & Hedges**, 2002; **Slowinski & Lawson**, 2002).

Kardong (1996) llama la atención sobre la ligereza con que se escribe sobre venenos de serpientes y su evolución. Hace un llamado a diferenciar entre roles biológicos (observables en la naturaleza) y propiedades (observables en el laboratorio) de las secreciones para no llegar a denotar una sustancia erróneamente como veneno, solo por sus efectos clínicos. Por ejemplo, si se inyec-

ta saliva humana a una persona, esta sufrirá localmente de edema, dolor, eritema y alteraciones funcionales, signos clínicos típicos de un envenenamiento, pero será que por esto se puede decir que *Homo sapiens* es una especie venenosa (**Kardong**, 1996, 2002)? Dentro de estas críticas, llama la atención sobre la adopción de significados más estrictos. Para venenos cita: “Es una sustancia tóxica producida por una planta o animal en un altamente especializado órgano o grupo de células, y la cual es desplegada durante el acto de morder o picar” (**Russell**, 1980 citado por **Kardong**, 1996). En este sentido dice que hay varios grupos animales que independientemente han evolucionado sistemas venenosos, con una variada gama de roles adaptativos como la inmovilización, paralización, muerte o liquificación de la presa o adversario; usando estructuras ponzoñosas, dientes o espinas, y desplegando estos venenos por medio de comportamientos pasivos (como esperar a que la presa o adversario pase sobre espinas venenosas esparcidas) o activas (morder o picar a la presa o adversario). Es importante clarificar estos conceptos antes de hablar de evolución de venenos en serpientes.

El único grupo de serpientes venenosas son entonces los colubroideos, al principio de cuya radiación en el período Cretácico hace 60 a 100 ma, evolucionaron las glándulas productoras de veneno (**Fry et al.**, 2003; **Fry** 2005; **Fry & Wüster**, 2004; **Vidal**, 2002); por lo cual la anteriormente llamada “glándula de Duvernoy” de los colúbridos [nombrada así en honor del Anatomista Francés que hizo su primera descripción en 1832 (**Chiszar & Smith**, 2002)] es homóloga a las glándulas de veneno del resto de colubroideos. La evolución de venenos que pudieran ayudar a matar y digerir presas sin forcejear (**Pérez & Sánchez**, 1999), pudo haber sido una característica clave que les permitió a los colubroideos liberarse de las limitantes morfofuncionales de matar por medio de constricción [**Pough et al.** (1999): músculos estranguladores que limitan la velocidad de locomoción] y poder así diversificarse y especializarse para la rápida locomoción en los habitats abiertos típicos del Mioceno (22 ma; **Pough et al.**, 1999), época en la cual la diversidad de colubroideos se hace patente (**Mattison**, 1995). **Kardong** (1996) no está de acuerdo con la homología entre la glándula de Duvernoy de colúbridos por un lado, y vipéridos y elápidos por otro, pues la de estos dos últimos dos grupos, son accionadas por músculos estriados especializados de las maxilas derivados de aductores mandibulares, tienen reservorio grande con veneno listo para ser usado, y tienen conductos conectados a colmillos huecos (proteroglia y solenoglifia) que inyectan los venenos profundamente en la víctima (**Kardong**, 2002). **Kardong** (1996, 2002) dice que el rol biológico del veneno de los colúbridos es controlar a la presa y el del

veneno de elápidos y vipéridos es matar rápidamente. Las críticas de **Kardong** (1996) no paran allí. Dice que es muy común pensar que los venenos de serpientes evolucionaron como adaptaciones predatorias, que empezaron siendo poco venenosas para llegar a ser muy venenosas en algunas especies. Critica esta postura dentro de su llamado a ser estrictos a la hora de hablar de venenos de serpientes, y a diferenciar, no solo entre roles y propiedades de secreciones, sino también entre diferentes roles biológicos; y dice que los sistemas venenosos en colúbridos tienen diferente rol que el del resto de colubroideos, para con todo esto criticar la postura de la mayoría de autores. Sin embargo, teniendo en cuenta que es muy posible que los venenos de serpientes sean secreciones digestivas modificadas (posiblemente pancreáticas: **Fry**, 2005; **Vidal**, 2002), y los demás datos repasados hasta ahora (como el hecho de que entre las serpientes actuales las mayores tendencias evolutivas tienen que ver con alimentación) es más parsimonioso pensar lo que ha se ha sostenido aquí, y es que los sistemas de veneno de serpientes son una sinapomorfia (carácter derivado compartido) de los cenofidios, más exactamente de los colubroideos, que se derivó de características pre-existentes del sistema digestivo y que ha alcanzado composición química y grados de morbilidad, toxicidad, mortalidad y métodos de entrega al adversario variables entre los diferentes miembros de este grupo de serpientes. Entonces es esta la postura más aceptada (**Pough et al.**, 1999; **Fry**, 2005; **Fry & Wüster**, 2004; **Vidal**, 2002), es decir la homología de los sistemas venenosos en la base de radiación Colubroidea. En una publicación posterior, **Kardong** (2002) sigue defendiendo la saludable necesidad de rigurosidad en los conceptos a la hora de hablar de evolución de venenos de serpientes, pero reconoce la homología (sin olvidar las diferencias repasadas) entre la glándula de Duvernoy de los “colúbridos” y la glándula de veneno de las serpientes “verdaderamente venenosas”: Elapidae y Viperidae. Entonces, a diferencia de estas últimas familias, y resumiendo a **Kardong** (2002) los argumentos para no calificar a los colúbridos como serpientes verdaderamente venenosas es que su aparato venenoso no está tan especializado para inyectar el veneno rápida y profundamente, sus venenos carecen de algunas propiedades enzimáticas de los verdaderos venenos, la mayoría de secreciones de glándula de Duvernoy no tienen Fosfolipasas A₂ (PLA₂) y además no tienen el rol biológico de matar rápidamente al adversario. Sin embargo el mismo **Kardong** (2002) nombra excepciones a esto, pues los géneros colúbridos *Dispholidus*, *Rhabdophis*, *Philodryas* y *Thelotornis* quienes poseen glándula de Duvernoy, producen venenos que matan rápidamente a la presa, y que incluso han producido muertes humanas cuando serpientes de estos géneros muerden para defenderse. En este artículo entonces, **Kardong**

(2002) hace un excelente repaso sobre la evolución y funciones de los venenos de serpientes, y muestra una posición más en línea con el resto de autores repasados aquí.

El resultado práctico de todo esto es que los colubroideos no colúbridos han sido más estudiados que estos últimos (**Fry et al.**, 2003), lo cual podría ser médicamente aceptable por la mayor venenosidad de elápidos y vipéridos. Sin embargo, como tácitamente lo advierten (**Fry et al.**, 2003), dado que “Colubridae” es un agrupamiento artificial, contiene especies que tradicionalmente no han sido estudiadas por ser tomados como colúbridos poco peligrosos, pero que en la realidad pueden ser especies que tengan una relación filogenética más estrecha con especies vipéridas y elápidas “verdadera y peligrosamente venenosas”, que con otros “colúbridos”. Así se puede estar dejando de estudiar especies con toxinas interesantes, solo por el hecho de estar erróneamente clasificadas como “colúbridos”. Lo anterior desde un punto de vista médico, porque de cualquier forma, este sesgo investigativo es inaceptable desde el punto de vista estrictamente biológico, máxime cuando los “colúbridos” forman la gran mayoría de colubroideos y sus relaciones filogenéticas moleculares y sus “venenos” han sido poco estudiados (**Fry et al.**, 20003; **Fry & Wüster**, 2004; **Gutiérrez & Sasa**, 2002; **Vidal**, 2002).

En todas estas discusiones sobre la evolución de los sistemas de veneno en las serpientes, los mismos venenos no son tenidos en cuenta muchas veces (**Fry & Wüster**, 2004). Según los mismos autores, las toxinas encontradas en venenos de serpientes se derivan de proteínas que son reclutadas al arsenal químico de la serpiente, y aunque sufren modificaciones, conservan su motivo molecular original. Esto permite estudiar filogenéticamente los componentes de un veneno y contrastar estos datos con la filogenia de la especie, para así llegar a conclusiones sobre la evolución del veneno. El trabajo de estos autores (**Fry & Wüster**, 2004) muestra que varias familias de toxinas fueron reclutadas por los sistemas venenosos de serpientes antes de la diversificación de los existentes linajes de serpientes colubroideas. Esto se confirmó para cinco de las ocho familias de toxinas analizadas (inhibidores de proteasas tipo Kunitz, toxinas CRISP, GBL y NGF, Peptidasas M12B). Sin embargo **Fry** (2005) dice que CRISP (presentes en varios grupos animales incluidos venenos alergénicos de insectos y moléculas antifúngicas en plantas) y Kallikreina (familia presente en secreciones de varios tejidos, incluida la saliva humana) pueden ser proteínas que ya estaban presentes en los tejidos salivares que dieron origen a la glándula de veneno, dado que estas proteínas también están presentes en los sistemas vene-

nosos (no homólogos a los de las serpientes) de lagartos helodermátidos y que el último ancestro común de estos dos grupos era un lagarto varanoideo basal sin características venenosas. Por lo cual en estos dos casos (CRISP y Kallikreina) no se podría hablar de reclutamiento (Fry, 2005).

En el caso de las PLA₂s es claro que hubo al menos dos eventos de reclutamiento, lo que resultó en que los elápidos posean PLA₂s de la clase I de tipo pancreático (I PLA₂s) mientras que los vipéridos secreten II PLA₂s que son de tipo sinovial (la clasificación de las PLA₂s será ampliamente revisada mas adelante), todo lo cual confirma que estas toxinas evolucionaron independientemente y homoplásicamente (convergentemente) en estas dos familias de serpientes colubroideas (Fry & Wüster, 2004). Proteínas tipo lectina fueron reclutadas al menos dos veces también: las GBL en la base del árbol colubroideo y las lectinas tipo C después por los vipéridos, lo que resultó en que esta familia tenga ambas toxinas de tipo lectina. Un caso parecido fue hallado para las toxinas natriuréticas, en las cuales un tipo (ANP/BNP) fue reclutado al principio de la radiación colubroidea, mientras que el otro: CNP [también presente en el veneno del ornitorrinco (Mammalia: *Platypus*)] lo fue exclusivamente después por los vipéridos. La toxina CNP de los vipéridos es altamente conservada, tanto que la secuencia de esta toxina extraída de las glándulas venenosas del vipérido *Bothrops jararaca* resultó ser virtualmente idéntica a un transcrito cerebral de la misma especie. Otra familia de toxinas reclutada por los vipéridos después de su divergencia de los demás linajes colubroideos son las toxinas de tres dedos (3FTxs). Estos datos según Fry & Wüster (2004) demuestran que el último ancestro común de los colubroideos ya poseía un complejo veneno compuesto por al menos cinco de las familias de toxinas hoy compartidas por elápidos y vipéridos. Después de esto, cada linaje de colubroideos empezó independientemente a reclutar otras familias de proteínas. Como ejemplos adicionales de esto, las sarafotoxinas son exclusivas de atractaspídidos. Exclusivos de elápidos son la acetilcolinesterasa, factor venenoso de cobras, factor Xa, toxinas activadoras de protrombina, factor V, péptido tipo prokinectina, wapinas, y toxinas con dominio SPRY. Además de las familias reclutadas exclusivamente por vipéridos ya nombradas, los venenos de esta familia también son los únicos en contener: péptidos miotóxicos, peptidasas S1, toxinas tipo factor de crecimiento vascular y waglerinas.

Según los mismos autores (Fry & Wüster, 2004), la falta de toxinas de colúbridos bien caracterizadas (Gutiérrez & Sasa, 2002), le quita fuerza probatoria a su

hipótesis sobre la evolución del veneno de serpientes. Sin embargo, dado la cercanía (y casi imposible delimitación de acuerdo a las filogenias moleculares revisadas) entre “Colubridae” y Elapidae, es muy posible que las toxinas que hasta ahora se creen exclusivas de la última familia, también estén presentes en la primera (“Colubridae”). En un estudio posterior del mismo grupo (Fry, 2005) se amplian estos resultados utilizando el mismo enfoque (contraste de filogenias de las serpientes colubroideas vs. filogenias de familias selectas de toxinas). Dado que se ha postulado el origen evolutivo pancreático de las secreciones venenosas de las serpientes, se creía que el análisis de sus toxinas iba a revelar un origen parecido de las mismas. Sin embargo el estudio de Fry (2005) reveló que este no es el caso, pues se encontró que los sistemas venenosos de las serpientes han reclutado proteínas de diversos tejidos, sin ningún patrón aparente, excepto en que todas las proteínas reclutadas eran secretorias. Además se encontró que aquellas que tuvieran extensivo enlazamiento cruzado de cisteínas han sido más reclutadas, y además son las que mas se han diversificado en familias multigénicas de toxinas, lo cual se podría explicar por la estabilidad molecular que brinda este tipo de estructura, permitiendo esto “la experimentación evolutiva” en ciertos residuos, sin perder la estabilidad estructural global y conformacional 3D de la proteína; esto no sería posible por ejemplo en proteínas globulares sin enlaces covalentes, en las cuales el cambio de un solo residuo puede destabilizar completamente la estructura 3D, inutilizándola. Este sesgo hacia proteínas con enlaces cisteína, en el reclutamiento de toxinas de serpientes, también ha sido observado en los venenos de otros grupos animales (Fry, 2005).

De los estudios de este grupo (Fry & Wüster, 2004; Fry, 2005) y de los de otro grupo (Deshimaru *et al.*, 1996; Ohno *et al.*, 2003), se concluye entonces que los venenos de serpientes evolucionaron por duplicación de genes y reclutamiento de éstos como toxinas, con la subsiguiente diversificación y atípica evolución exónica acelerada de las “proteínas hijas” en los diferentes linajes, conservando estas su estructura tridimensional, gracias enlaces cisteínicos, y adquiriendo funciones diferentes por medio del reemplazo de residuos puntuales, como será ampliado mas adelante para el caso de las PLA₂s. Estos estudios (Fry, 2005; Fry & Wüster, 2004) concluyen invitando a hacer más investigación en este campo [particularmente y como ya se dijo, en los “colúbridos”, cuyos venenos no han sido tan investigados por no ser tan letales como los de elápidos y vipéridos (Gutiérrez & Sasa, 2002)] pues con respecto a venenos de serpientes faltan muchas preguntas de tipo evolutivo en ser respondidas.

Uno de los componentes más importantes de los venenos de serpientes son las PLA₂s. La evolución de estas moléculas fue revisada por **Ohno et al.** (2003), quienes dicen, como es común en otros grupos de proteínas, que las PLA₂ se originaron por duplicación de genes a partir de un gen ancestral. Cada gen “hijo”, liberado de la selección conservadora sobre la función ancestral, fue adquiriendo nuevas funciones. Estos grupos (**Deshimaru et al.**, 1996; **Ohno et al.**, 2003) dicen que apartir análisis genéticos queda claro que las PLA₂s han evolucionado de una manera acelerada, adquiriendo sus diferentes isoformas efectos diferentes (miotóxicos, neurotóxicos, edematogénicos, etc., siendo lógicamente el efecto miotóxico el principal y más común de las PLA₂s venenosas de serpientes) por medio del reemplazo evolutivo de ciertos aminoácidos y con la conservación de la misma estructura 3D. Esto podría estar relacionado, al menos en parte, con una observación curiosa. En la mayoría de genes, los intrones son mas variables que los exones (parte que contiene la información de la proteína), pero Ohno et al. (2003) encontraron que para las PLA₂s sucede lo contrario, lo cual no puede ser explicada por la extendida teoría neutral de la evolución molecular de Kimura (Kimura, 1983 citado por **Ohno et al.**, 2003), pues entre otras cosas, la tasa de sustitución no-sinónima en las regiones codificantes de proteína (exones) son iguales o mayores a las sinónimas (neutras). Además, esta evolución acelerada de las PLA₂s se confirmó con análisis moleculares comparativos que demostraron que los exones están evolucionando más rápido que los intrones, y que estos últimos están evolucionando a tasas similares a genes comunes. Estos análisis comparativos incluyeron a PLA₂s de mamíferos (y por lo tanto no venenosas) las cuales no mostraron señas de estar sufriendo evolución acelerada. Esta evolución acelerada no sería exclusiva de las PLA₂s ofídicas, pues otros componentes del veneno de serpientes muestran esta tendencia también, como por ejemplo las lectinas tipo C (**Ohno et al.**, 2003) y serin-proteasas (**Deshimaru et al.**, 1996) de vipéridos. Este grupo concluye entonces que el mecanismo como se ha producido la diversidad de PLA₂s venenosas de serpientes (y de otros componentes de estos venenos) es por medio de selección natural de mutaciones puntuales, y no por conversión génica (**Deshimaru et al.**, 1996; **Ohno et al.**, 2003).

1.4. Componentes de los venenos de serpientes: Los venenos de serpientes son secreciones de naturaleza seromucosa que de forma muy general y atendiendo criterios fármaco-cinéticos, se pueden clasificar en toxinas o enzimas (**Chippaux & Goyffon**, 1998; **Pérez & Sánchez**, 1999), haciendo la salvedad y como expodrá mas adelante,

que hay componentes de venenos que muestran ambos tipos de actividad:

Toxinas: Son proteínas de peso molecular variable, generalmente menos de 30kDa, que tienen como blancos, a receptores específicos de membranas celulares. Su especificidad puede ser neurológica, cardiovascular, muscular o no diferenciada de acuerdo a la distribución de sus receptores diana. Su efecto farmacológico es proporcional a la cantidad de toxina introducida, es decir son dependientes de la dosis. Los venenos de elápidos son ricos en toxinas (**Chippaux & Goyffon**, 1998).

Enzimas: Son abundantes en vipéridos, también son proteínas pero sus pesos moleculares son generalmente mayores a los de las toxinas. Sus propiedades catalíticas (lo cual las diferencia de las toxinas) tienen dos efectos principales. Primero, su producto de degradación, así sea tóxico, no tiene, en principio, propiedades inmunogénicas para el organismo envenenado. Segundo, sus efectos farmacológicos dependen más del tiempo que de la dosis (**Chippaux & Goyffon**, 1998).

En una clasificación menos general y siguiendo a los mismos autores (**Chippaux & Goyffon**, 1998) las sustancias presentes en los venenos de serpientes se pueden dividir en:

- **Neuro- y/o Mio-Toxinas:** Las más importantes son las neurotoxinas pre-sinápticas con actividad fosfolipásica y las neuro-toxinas post-sinápticas parecidas al curaré.
- **Toxinas** que se acoplan de receptores membranales induciendo citolisis.
- **Hemorraginas (SVMPs):** Causan daño a endotelios vasculares.
- **Factores** que influyen la coagulación sanguínea: Son numerosos pero la mayoría son enzimas que convierten el fibrinógeno en fibrino-péptidos.
- **Enzimas:** Tienen estructura y actividad variadas pero generalmente muestran menos toxicidad que las neuro-toxinas.

Por ser los componentes más importantes de los venenos de serpientes, y por ser los inhibidos por las proteínas antiveneno de serpientes de mamíferos (**Neves-Ferreira et al.**, 2002) a ser ampliadas aquí mas adelante, se procede a ampliar las Miotoxinas y Hemorraginas.

1.4.1. Hemorraginas (SVMPs): Las proteasas en general se clasifican en serin-proteasas, cistein-proteasas,

aspartato-proteasas y metalo-proteasas (**Gutiérrez & Rucavado, 2000; Matsui et al., 2000; Pérez & Sánchez, 1999**). Las metaloproteasas se dividen a su vez en las familias: astacinas, serralisinas y matrixinas. Las SVMPs se clasifican entonces en la familia astacinas, subfamilia reprotisinas o adamalisinas (**Neves-Ferreira et al., 2000; Perales & Domont, 2002**). Esta subfamilia también incluye a las proteínas ADAM también conocidas como MDC, las cuales generalmente son proteínas integrales membranales multidominio que muestran alrededor de un 25% de indentidad secuencial con las SVMP y participan en procesos como la fertilización y neurogénesis (**Jia et al., 1996; Neves-Ferreira et al., 2002; Perales & Domont, 2002**). Las reprotisinas (SVMPs y ADAMs) comparten con metaloproteasas matriciales una topología general conservada, un motivo consenso para el enlazamiento de zinc y una metionina estrictamente conservada cerca de los sitios activos. Por todo esto las reprotisinas son clasificadas también como metzincinas (**Neves-Ferreira et al., 2002; Matsui et al., 2000**). Dependiendo de la estructura de su dominio (proteasa, tipo desintegrina, rico en cisteína y/o tipo lectina) las SVMPs se clasifican en tipo PI a PIV (**Gutiérrez & Rucavado, 2000; Jia et al., 1996; Neves-Ferreira et al., 2000; Neves-Ferreira et al., 2002**). Las PI presentan solamente el dominio proteasa. Las PII tienen un dominio tipo desintegrina en ubicación carboxi-terminal con respecto al dominio proteasa. Las PIII tienen, después de los dos anteriores, un dominio rico en cisteínas. Las PIV, adicionalmente a los dominios anteriores, tienen un dominio tipo lectina en posición carboxiterminal (**Neves-Ferreira et al., 2002; Perales & Domont, 2002**).

Entonces las SVMP son zinc-metaloproteasas, que constituyen importantes componentes del veneno de la mayoría de vipéridos (**Bjarnason & Fox, 1994; Kamiguti et al., 1998**), y que actuando con alta especificidad por su sustrato (tejido conectivo, componentes de membranas basales y matrices extracelulares que rodean a vasos sanguíneos pequeños; **Bjarnason & Fox, 1994; Kamiguti et al., 1996; Matsui et al., 2000**), afectan la interacción entre las membranas basales y las células endoteliales (**Gutiérrez & Rucavado, 2000**) y producen la extravasación de contenido capilar (**Gutiérrez & Rucavado, 2000; Neves-Ferreira et al. 1997; Neves-Ferreira et al., 2000; Perales & Domoni, 2002**). Las SVMP pueden degradar fibrinógeno, fibronectina, laminina, colágeno IV (no colágeno I, II y V), gelatininas de colágeno y nidógeno (**Perales & Domont, 2002**). Además de esto las SVMP afectan la coagulación (**Bjarnason & Fox, 1994**) y adicionalmente producen mionecrosis, inflamación y edema secundarios a la hemorragia. Existe una amplia varie-

dad de SVMP en serpientes, debido a la variedad de dominios presentes en cada una de ellas, con efectos particulares también variados (**Bjarnason & Fox, 1994**).

El párrafo anterior estaría mostrando un panorama en el cual las SVMPs estarían produciendo principalmente hemorragia local. Sin embargo, dados, entre otros, sus efectos anticoagulantes esto no es del todo cierto. **Kamiguti et al.** (1996) dicen que los venenos de vipéridos producen, entre otras cosas, hemorragia local y sistémica; y para probar el papel en esto de las SVMPs examinan los efectos de una de las hemorraginas más nombradas en la literatura sobre venenos de serpientes, la jararagina de *Bothrops jararaca* (Viperidae), sobre las plaquetas y el sistema plasmático homeostático de la víctima. Según los mismos autores (**Kamaguti et al., 1996**) la jararagina es una SVMP de alto peso molecular que causa la pérdida del receptor colágeno $\alpha 2\beta 1$ integrina de las plaquetas (para lo cual serían críticos los dominios desintegrina de la SVMP) y degrada el factor proteínico de adhesión plasmática de von Willebrand (**Matsui et al., 2000**). La alteración de estos elementos confirma que las SVMP además de causar hemorragia local, también lo hacen a nivel sistémico (**Kamaguti et al., 1996**).

Las metaloproteasas también son llamadas por **Pérez & Sánchez** (1999) matrix metaloproteasas (MMP) y sus inhibidores (Tissue Inhibitors of Metaloproteases; TIMP). Estas moléculas existen endógenamente y están implicadas en varios procesos fisiológicos normales, como la embrión-morfo-génesis; cuando se rompe el balance entre ellas se producen varias enfermedades como artritis, diabetes, neoplasias, arterioesclerosis, y condiciones oftálmicas, periodontales, y ortopédicas. El ataque por parte de SMVP estaría rompiendo el equilibrio entre metaloproteasas y sus inhibidores (**Pérez & Sánchez, 1999**), como lo sugieren **Biardi et al.** (2000) en su estudio de las capacidades antiveneno del suero de ardillas (Mammalia: Rodentia: Sciuridae: *Spermophilus*) en el cual en contraron indicios de las SVMP pueden aumentar la actividad de las metaloproteasas endógenas de la presa, para maximizar así los efectos hemorrágicos. Este desbalance explicaría porque algunas manifestaciones del envenamiento por serpientes, tienen rasgos comunes con las enfermedades acabadas de mencionar. Todo esto hace de los estudios de las SVMPs y de las metaloproteasas en general, un objetivo muy importante para el desarrollo de inhibidores que puedan contrarrestar estos efectos de los venenos de serpientes (**Gutiérrez & Rucavado, 2000**), además de su potencial uso en aplicaciones médicas en problemas tipo trombosis (**Matsui et al., 2000**), y de otros tipos ya nombrados (**Pérez & Sánchez, 1999**).

1.4.2. Miotoxinas: Al menos tres grupos de componentes de venenos de serpientes se sabe que producen efectos miotóxicos directos (Figura 2; **Gutiérrez & Ownby 2003; Lizano et al., 2003; Lomonte et al., 2003; Rocha et al., 2002**):

a) Miotoxinas Pequeñas: Polipéptidos de cadena simple altamente básicos de 42 a 45 aminoácidos vinculados cruzadamente por tres puentes disulfuro, tales como la miotoxina a y crotaminas, las cuales no son enzimáticamente activas y se encuentran típicamente en vipéridos como *Crotalus* y *Sistrurus*.

c) Cardiotoxinas: Polipéptidos básicos presentes en algunos elápidos como *Naja naja atra*, la cobra Taiwanesa. Estas proteínas son del tipo 3FTx, contienen 60 aminoácidos y 4 enlaces disulfuro (Yu, 1998).

c) Fosfolipasas A₂ (PLA₂s): No son exclusivas de los venenos de serpientes y se clasifican en tres clases principales (**Ohno et al., 2003; Okumura et al., 2002; Okumura et al., 1999; Ownby et al. 1998**): Las I PLA₂s presentes en los venenos de elápidos. Son altamente tóxicas y además de efectos miotóxicos, también tienen actividad neurotóxica (**Lomonte et al., 2003; Murakami & Arni, 2003**). Las II PLA₂ se encuentran en vipéridos y tienen actividad miotóxica. Y aunque no están presentes en serpientes, hay que mencionar las III PLA₂, típicas del veneno de abejas (**Ownby et al. 1998**). Para entender mejor la clasificación de las miotoxinas de venenos de serpientes, se incluye el siguiente esquema (Figura 2).

1.4.2.1. Fosfolipasas A₂ (PLA₂s): Son una gran familia de proteínas que tienen funciones moleculares parecidas y muestran homología considerable (**Soares et al., 2003**). Han sido encontradas principalmente en venenos de serpientes y tejidos de mamíferos, en los cuales están involucradas en diversas funciones normales y en patologías como reuma-

tismo, osteoartritis, asma, psoriasis y choque séptico. Las PLA₂s son moléculas que hidrolizan el enlace acil-éster en la posición sn2-acil de glicerofosfolípidos liberando 3-sn-lisofosfoglicéridos y ácidos grasos (**Ohno et al., 2003; Okumura et al., 2002; Okumura et al., 1999; Ownby et al. 1998; Perales & Domont, 2002**). Además de sus efectos miotóxicos, ciertas isoenzimas de PLA₂s pueden presentar efectos neurotóxicos, anticoagulantes, edematogénicos y/o cardiotoxicos (**Deshimaru et al., 1996; Ohno et al., 2003**). Estos efectos no solo dependen de las propiedades de la PLA₂, sino también de la presencia de receptores específicos o aceptores de estas proteínas en las células diana (**Perales & Domont, 2002**). Estos receptores pueden agruparse en dos tipos principales: M (muscular) y N (neuronal). Las PLA₂s no son exclusivas de los venenos y se clasifican en tres clases principales de acuerdo a su estructura primaria, en el modo de los apareamientos disulfuro, requerimientos de calcio y localización celular (**Ohno et al., 2003; Perales & Domont, 2002; ver Figura 2**):

I PLA₂s: Son estructuralmente similares a las PLA₂ pancreáticas secretadas presentes en mamíferos. Esta clase también incluye a las PLA₂s presentes en espermatozoides humanos. En cuanto a serpientes están presentes en los venenos de elápidos (Elapinae e Hydrophiinae: **Ohno et al., 2003; Perales & Domont, 2002**). Son altamente tóxicas y además de efectos miotóxicos, también tienen actividad neurotóxica pre-sináptica (**Lomonte et al., 2003; Murakami & Arni, 2003**).

II PLA₂s: Son estructuralmente similares a las PLA₂s secretorias-inflamatorias-no-pancreáticas o sinoviales (**Fry & Wüster, 2004**) encontradas en mamíferos. También se encuentran en plaquetas, mucosa gástrica y endotelio vascular. Los venenos de vipéridos contienen esta clase de PLA₂, la cual puede a su vez ser dividida en diferentes tipos de miotoxinas, principalmente por dife-

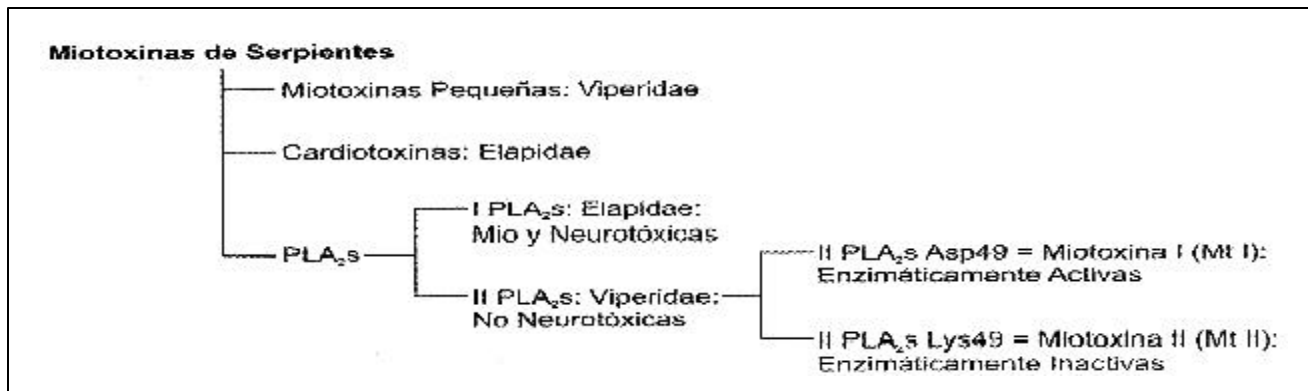


Figura 2. Clasificación de las miotoxinas de veneno de serpientes. Realizada con datos de Lomonte et al. (2003) y Ohno et al. (2003).

rencias aminoacídicas en la posición 49 (**Ohno et al.**, 2003). Son dos grupos principales: la miotoxina I (mtI) que contiene Asparagina en la posición 49 (Asp49) y la miotoxina II que tiene Lisina en la misma posición (Lys49), lo cual hace que tenga muy poca o ninguna actividad catalítica (**Lizano et al.**, 2003; Perales & Domont, 2002; Rocha *et al.*, 2002).

Las I y II PLA₂ constan de 118 a 124 aminoácidos y contienen 7 puentes disulfuro (**Ohno et al.**, 2003). Las II PLA₂ Lys 49 (mtII) han sido revisadas por **Lomonte et al.** (2003) dentro de lo cual cabe destacar que los estudios confirman que este grupo no tiene actividad enzimática en contraste a las II PLA₂ Asp49 (mtI). Las miotoxinas II son homodímeros que tienen dos conformaciones, abierto y cerrado, formando una especie de tenaza con dominios C-terminales a cada extremo. Estos dominios y particularmente su posiciones 115-129 parecen ser los sitios claves para su acción en contra de membranas biológicas, pues son ricos en residuos catiónicos e hidrofóbicos. Los dominios N-terminales parecen ayudar en el contacto de la proteína con la membrana. Las partes de la proteína que entran en contacto con la membrana a desconfigurar, están cargadas positivamente e interactúan con fosfolípidos cargados negativamente. Parece que las II PLA₂ Lys49 no necesitan la presencia de moléculasceptoras en las membranas, para atacar a las mismas. En contraste a las II PLA₂ Lys49, parece que las II PLA₂ Asp49 no utilizan su región C-terminal como un efector para hacer daño membranar (**Núñez et al.**, 2001). Una de las proteínas antiveneno a ser ampliada aquí, DM64, es específica para las II PLA₂, teniendo máxima actividad en contra de la miotoxina II (II PLA₂ Lys49) según **Rocha et al.** (2002).

1.5. Factores antiveneno de serpientes: Las serpientes tienen en su sangre compuestos que inhiben sus propios venenos (**Higashino et al.**, 2002; **Lizano et al.**, 2003). Así como se ampliaron los dos componentes más importantes del veneno de serpientes, las Hemorragias (SVMPs) y Miotoxinas (PLA₂s), se ampliará hasta un nivel general, la información sobre los inhibidores de estas toxinas, encontradas en las propias serpientes:

1.5.1 Inhibidores de SVMPs (antihemorrágicas) de serpientes: **Pérez & Sánchez** (1999) hacen una buena revisión sobre este tema, en la cual narran como los investigadores a principios de siglo creían que la inmunidad de las serpientes a sus venenos se debía a que carecían de receptores celulares a sus propios venenos, y años después se pensó que esta inmunidad se iba adquiriendo por mordeduras ocasionales entre congéneres. Hoy sabemos

que esta inmunidad se da por factores protectores de la sangre (**Higashino et al.**, 2002; **Lizano et al.**, 2003) que vienen codificados genéticamente. Así como los venenos varían interespecíficamente, las proteínas antiveneno veneno también varían, mostrando estas mayor actividad protectora entre más emparentada sea la serpiente de la cual proviene el veneno con que se están probando estas defensas (**Pérez & Sánchez**, 1999).

Dado que las SVMPs son importantes componentes en el veneno de vipéridos (**Bjarnason & Fox**, 1994; **Kamiguti et al.**, 1998), es en esta familia de serpientes donde más se han estudiado antihemorrágicas ofídicas, como se puede concluir de la revisión de **Pérez & Sánchez** (1999). Por ejemplo **Ovadia & Kochva** (1977) estudiaron el factor antihemorrágico de *Vipera palaestinae* (Viperidae) y encontraron que este era una proteína termoestable con un peso molecular de 56kDa. **Ovadia** (1978) amplió este estudio, encontrando que este factor antihemorrágico de *Vipera palaestinae* efectivamente inhibe todos los efectos antihemorrágicos de su veneno, además de los venenos de otros dos vipéridos: *Echis colorata* y *Cerastes cerastes*. También se encontró que este factor tiene actividad de caseinasa y es digerible por tripsina. Es estable en temperaturas altas y pH de 6.0 a 9.5, siendo su punto isoeléctrico de 4.7 y un peso molecular de 80,000. **Weissenberg et al.** (1991) purificaron los factores antihemorrágicos de *Crotalus atrox* (Viperidae: Crotalinae), los cuales fueron capaces de inhibir los efectos hemorrágicos y proteolíticos del veneno de la misma especie. Estos factores protectores resultaron ser glicoproteínas ácidas estables hasta temperaturas de 85°C y a pH 1.3 a 11.5 por 30 minutos y con masas moleculares entre 65 y 80 kDa. El factor antihemorrágico de *Vipera palaestinae* (**Ovadia**, 1978) no formó líneas de precipitación en las pruebas de inmunodifusión de lo cual se concluyó que este factor no es una inmunoglobulina y más bien es una fracción tipo albúmina o a-globulina. Otros estudios sobre factores antihemorrágicos de vipéridos como *Crotalus*, *Vipera* y *Trimeresurus* dieron resultados similares a los ya repasados para *Vipera* y *Crotalus* (**Pérez & Sánchez**, 1999), de lo cual se concluyó que estos factores son superficialmente similares a los factores antihemorrágicos extraídos de mamíferos (**Pérez & Sánchez**, 1999; **Ovadia**, 1978). Sin embargo la gran mayoría de anti-hemorrágicas de mamíferos conocidas hasta ahora pertenecen a la FSIG como las extraídas *Didelphis*, *Philander* y *Herpestes* (ampliadas en el aparte de mamíferos), y las extraídas de serpientes como la de *Trimeresurus flavoviridis* (Viperidae), pertenecen a la superfamilia de las cistaínas (**Neves-Ferreira et al.**, 1997), de lo cual es razonable concluir que las antihemorrágicas

de mamíferos y serpientes han evolucionado por vías diferentes.

Para entender esta aparente contradicción, es aclarante el hecho de que **Perales & Domont** (2002) dicen que las anti-SVMP ya sean ofídicas o de mamíferos, se pueden clasificar por dos criterios: propiedades fisicoquímicas y por su secuencia aminoacídica. Por el primer criterio, las antihemorraginas se pueden clasificar en bajo (40 a 95 kDa) y alto (700 a 1090 kDa) pesos moleculares. Y por secuencias aminoacídicas se pueden afiliar a las siguientes familias de proteínas: Cistaína, FSIG y Lectina-P35-ficolina/opsonina. Así por criterios fisicoquímicos la mayoría de antihemorraginas son de bajo peso molecular, exceptuando la NtAH de la serpiente no venenosa *Natrix tessellata* (Colubridae). Esta antihemorragina tiene una masa molecular de 888 kDa, es un heterotrímero constituido por subunidades de 70, 100 y 150 kDa, presentes en proporciones todavía desconocidas (**Perales & Domont**, 2002). Las otras hemorraginas de alto peso molecular, son las de mamíferos “insectívoros” las cuales serán ampliadas en el aparte correspondiente. Hechas las comparaciones hasta aquí, se podría concluir que las antihemorraginas de mamíferos y serpientes son similares (pues la mayoría tienen pesos moleculares similarmente bajos), pero teniendo en cuenta homologías secuenciales, la mayoría de antihemorraginas de mamíferos pertenecen a la FSIG (exceptuando otra vez las de los “insectívoros” que pertenecen a la familia Lectina-P35-Ficolina/Opsonina) y la mayoría de anti-SVMP de serpientes (al menos de vipéridas) a la Familia de las Cistaínas, como el HSF de *Trimeresurus flavoviridis* y BJ46a de *Bothrops jararaca* (**Perales & Domont**, 2002).

1.5.2. Inhibidores de PLA₂s (PLIs) de serpientes: Los PLIs aislados de sangre de serpientes son glicoproteínas ácidas oligoméricas, con masas moleculares entre 75 y 180 kDa formadas por 3 a 6 subunidades de 20 a 50 kDa vinculadas por enlaces no-covalentes (**Perales & Domont**, 2002). Estas proteínas aparentemente son producidas en el hígado y se han clasificado en tres grupos de acuerdo a tres tipos de PLIs originalmente encontradas por **Ohkura et al.** (1997) en la serpiente Vipérida China *Agkistrodon blomhoffii*:

a) Las PLIs α: Son proteínas globulares compuestas de subunidades con pesos de 20-25kDa, 147 aminoácidos y un sitio de N-glicosilación. Forman estructuras de 3-6 subunidades asociadas no-convalentemente con masas reportadas entre 75-120 kDa (**Lizano et al.**, 2003; **Okumura et al.**, 2002). La característica típica de las PLIs α es la presencia de dominios C-tipo lectina (CTLDs) también

conocidos como motivos de reconocimiento de carbohidrato (CRDs). Estos dominios comprenden aproximadamente el 67% de cada subunidad y están cerca de la porción N-terminal, la cual juega un papel muy importante en el acoplamiento de una PLIα a la PLA a inhibir (**Nobuhisa et al.**, 1998). Son típicas de los vipéridos (**Kogaki et al.**, 1989; **Lizano et al.**, 1997; **Lizano et al.**, 2000; **Ohkura et al.**, 1993; **Soares et al.**, 2003) y son específicas para las II PLA₂s ácidas (**Okumura et al.**, 1999).

b) PLIs β: Son proteínas globulares de 160kDa compuestas de 3 subunidades de aproximadamente 50kDa y 308 aminoácidos y 4 sitios de glicosilación por subunidad. Lo más característico de las PLIs β es la presencia de 9 repeticiones ricas en Leucina (LRRs), cada una de 24 aminoácidos de largo y comprendiendo el 67% de cada subunidad (**Lizano et al.**, 2003; **Okumura et al.**, 2002; **Perales & Domont**, 2002). Las PLIs β son específicas para las II PLA₂ básicas (**Okumura et al.**, 1999) y son típicas de vipéridos (**Okumura et al.**, 1998) aunque también han sido encontradas en *Elaphe quadrivirgata*, un colúbrido (**Okumura et al.**, 2002).

c) PLIs γ: Se caracterizan por tener motivos estructurales de tres dedos, constituidos por dos patrones en tandem de residuos de cisteína (**Perales & Domont**, 2002). Estos motivos se encuentran en proteínas tan diversas como la superfamilia Ly-6 (Ly-6A/E, Ly-6C, Thb y CD59), el receptor activador de plasminogeno tipo urokinasa (UPAR) y las α-neurotoxinas de veneno de serpientes (**Lizano et al.**, 2003; **Ohkura et al.**, 1994a). Las PLIs γ son proteínas de 90 kDa compuestas de subunidades de 25 a 30 kDa. Cada una de estas subunidades presenta dos (two three finger) de los motivos estructurales mencionados (**Okumura et al.**, 2002), de los cuales uno juega un papel muy importante en el acoplamiento de estas PLIs a las PLAs que inhiben (**Nobuhisa et al.**, 1998; **Thwin et al.**, 2000). A diferencia de las otras PLIs, las PLIs γ no son tan específicas, pudiendo actuar contra PLA₂s I, II y III (**Lizano et al.**, 2003; **Okumura et al.**, 1999). Las PLIs γ han sido encontradas en vipéridos (**Fortes-Dias, et al.**, 1994; **Lizano et al.**, 1997; **Nobuhisa et al.**, 1997; **Ohkura et al.**, 1997; **Perales et al.**, 1995), colúbridos (**Okumura et al.**, 1999), elápidos (**Ohkura et al.**, 1994a,b; **Hains & Broady**, 2000; **Hains et al.**, 2000; **Hains et al.**, 2001), boídos (**Thwin et al.**, 2000) e hidrófinos (**Ohkura et al.**, 1999). Se ha propuesto que las PLIs γ tienen una relación evolutiva con las neurotoxinas y citotoxinas con motivos de tres de dedos de venenos de elápidos (3FTxs; **Perales & Domont**, 2002).

La distribución de estos inhibidores no es entonces especie-específico. Sin embargo los diferentes PLIs ex-

traídos hasta ahora tienden a mostrar mayor especificidad de acción en contra del tipo de PLA₂s específicas presentes en los venenos de las especies de donde son extraídos (Lizano *et al.*, 2000; Perales & Domont, 2002).

1.6. Factores antiveneno de serpientes en grupos no ofídicos: Aunque más de la mitad de factores anti-veneno de serpientes han sido aislados de estos animales (Thwin & Gopalakrishnakone, 1998), otros grupos, especialmente algunos mamíferos (Domont *et al.* 1991), muestran grados variables de resistencia al veneno de serpientes. Incluso se han encontrado este tipo de factores en aves, más específicamente en una especie de gallina (*Gallus domesticus*) de la cual se ha extraído un factor sérico de alto peso molecular que es activo en contra de los efectos letales, hemorrágicos y defibrinogénicos del veneno de *Vipera russellii* (Alam & Gomes, 1997 citado por Thwin & Gopalakrishnakone, 1998). Además de fuentes animales, Hains *et al.* (2000) reportan estudios donde PLIs han sido extraídos de plantas, hongos y bacterias; siendo tanto el interés de investigación que despiertan estas moléculas por su potencial terapéutico, que incluso Eli Lilly ha desarrollado el PLI sintético LY311727 (Schevitz *et al.*, 1995) específico contra la II PLA₂ humana secretoria no pancreática.

Estas resistencias se pueden explicar por la presencia de proteínas neutralizadoras en la sangre que inhiben factores tóxicos importantes de los venenos (Domont *et al.*, 1991; Fortes-Dias *et al.*, 1994; Neves-Ferreira *et al.*, 2000; Perales & Domont, 2002). Estas proteínas neutralizadoras generalmente se encuentran en la fracción de albúmina o α -globulina del plasma sanguíneo. Los factores antiveneno de serpientes pueden ser entonces anti-hemorrágicos, anti-neurotóxicos, anti-miotóxicos, o combinaciones de estos (Jurgilas *et al.*, 2003; Thwin & Gopalakrishnakone, 1998).

1.6.1. Proteínas antiveneno de serpientes extraídas de mamíferos (Mammalia): Según Martínez *et al.* (1999) resistencia a veneno de serpientes ha sido reportada en varios grupos de mamíferos desde 1895 (Phisalix & Bertrand, 1895, citados por Pérez & Sánchez, 1999). Pérez *et al.* (1978) citados por Martínez *et al.* (1999) mostraron que 14 de 40 endotermos estudiados en Texas fueron capaces de neutralizar el veneno de *Crotalus atrox* (Viperidae: Crotalinae). Para facilitar la comprensión de los géneros de mamíferos cuya resistencia a veneno de serpientes será revisada, se incluye la figura 3 donde se presenta la distribución filogenética más aceptada actualmente para los principales grupos de mamíferos vivos.

Siendo entonces esta figura bien dicente, y para no salirse del espectro cubierto en esta revisión, no se va a

hacer un comentario tan largo como el que se hizo con respecto a la sistemática de serpientes, pero brevemente se puede decir que al igual que estas y aunque los registros fósiles tiendan a mostrar fechas más recientes de aparición, los principales grupos de mamíferos (lo que en taxonomía tradicional se llama ordenes) ya estaban presentes antes del fin del Cretácico, hace 65 ma (Allard *et al.*, 1999). Esto es importante con respecto a lo que se revisará aquí, pues como se verá más adelante con ejemplos concretos, el desarrollo de resistencia por parte de mamíferos a componentes del veneno de serpientes, es un evento evolutivo que toma largos tiempos geológicos de interacción entre especies presas (mamíferos) y sus predadores ofídicos. De acuerdo a lo encontrado en la literatura reciente disponible en línea revisada para hacer este escrito, resistencia al veneno de serpientes se ha encontrado en mamíferos roedores tipo ratón (Rodentia: Muridae y Heteromyidae), ardillas (Rodentia: Sciuridae), insectívoros (Eulipotyphla o "Insectivora": Erinaceidae), mangostas (Carnivora: Herpestidae), zarigüeyas (Marsupialia: Didelphidae). La lista más completa con géneros de mamíferos para los cuales existen reportes sobre resistencia a veneno de serpientes es dada por Pérez & Sánchez (1999):

"Insectívoros" (Eulipotyphla): Erizo europeo (Erinaceidae: *Erinaceus* y *Hemiechinus*), musaraña (Soricidae: *Crocidura*), topo (Talpidae: *Talpa*).

Roedores (Rodentia): Tipo hamster (Cricetidae: *Mesocricetus*, *Microtus*, *Neotoma*, *Oryzomys*, *Peromyscus*, *Sigmodon*), rata común (Muridae: Murinae: *Rattus rattus*), ratones de bolsillo (Heteromyidae: *Liomys* y *Perognathus*), lirón (Myoxidae: *Eliomys*), ardillas (Sciuridae: *Spermophilus*).

Marsupiales (Marsupialia): Zarigüeyas (Didelphidae: *Didelphis*, *Lutreolina* y *Philander*).

Carnívoros (Carnivora): Mangosta (Herpestidae: *Herpestes* y *Suricata*), mapache (Procyonidae: *Procyon*), tejón americano (Mustelidae: *Taxidea*), zorrillo (Mephitidae: *Mephitis*).

La mayoría de proteínas antiveneno extraídas hasta ahora de mamíferos son anti-hemorráginas (o anti-SVMP = anti Snake Venoms Metalloproteases) y comparten varias características como ser glicoproteínas ácidas altamente estables en rangos amplios de pH y temperatura, no poseer actividad proteolítica, no ser inuglobulinas y no ser susceptibles a hidrolización por las SVMPs (Domont *et al.*, 1991; Neves-Ferreira *et al.*, 1997; Neves-Ferreira *et al.*, 2000; Pérez & Sánchez, 1999). Esta última característica indica que estas anti-hemorráginas no son parte

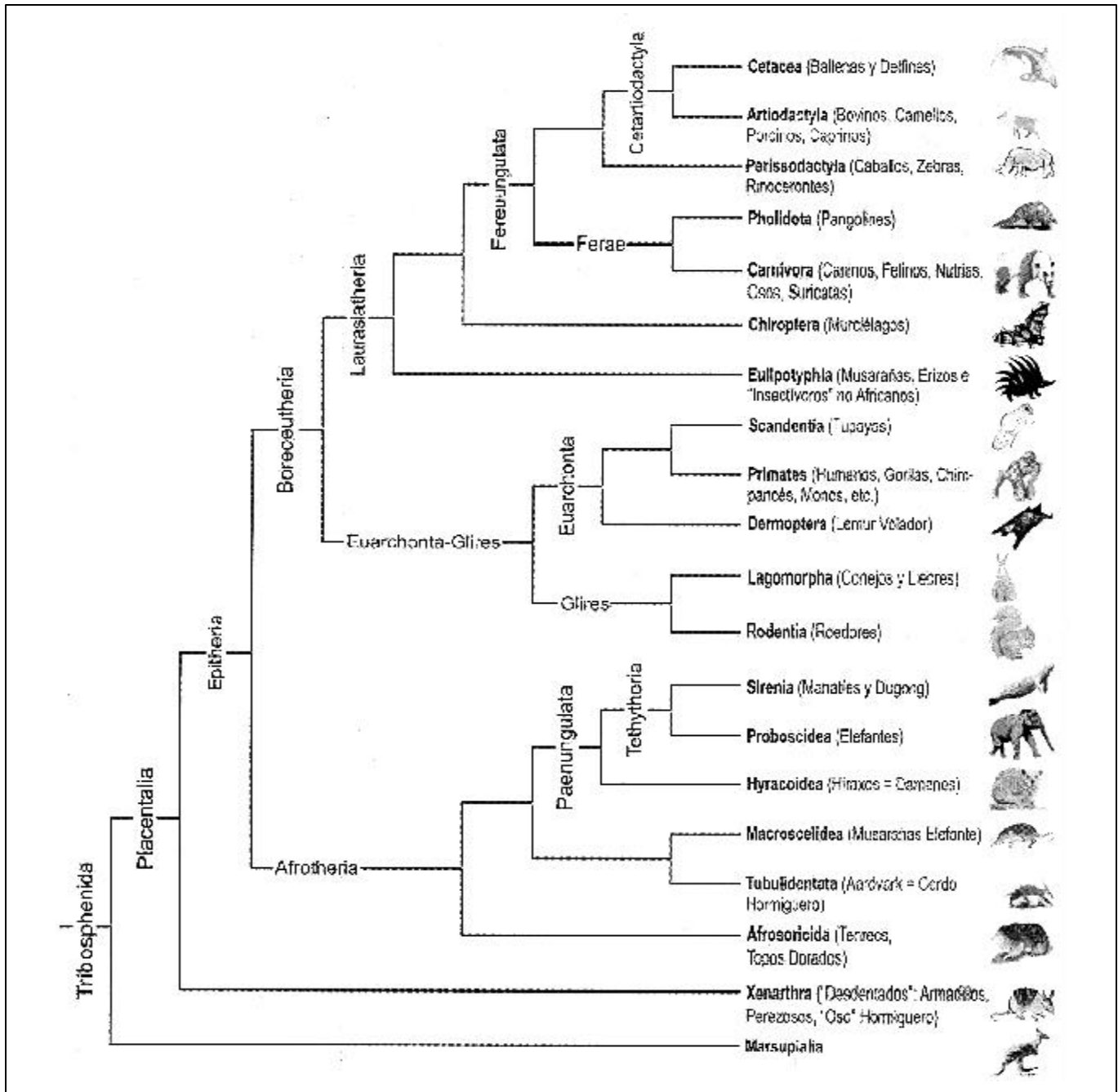


Figura 3. Árbol filogenético de los mamíferos tribosfénicos vivos. Tribosphenida incluye a todos los mamíferos vivos, excepto a *Ornithorhynchus* (Mammalia: Monotremata). Realizado con datos de Allard *et al.* (1999), Liu *et al.* (2001), Murphy *et al.* (2001) y Springer & de Jong (2001).

del sistema inhibitor de proteasas del plasma, pues los miembros de este último si son típicamente inactivados por proteólisis causada por SVMPs (Neves-Ferreira *et al.*, 1997). Con respecto a la masa molecular parece haber dos grupos de anti-hemorrinas (Perales & Domont,

2002): de alto y bajo peso molecular. Las de bajo peso (52 a 95kDa) incluyen las extraídas de *Didelphis* y *Philander* (Marsupialia: Didelphidae): DM40, DM43, OPRIN; AHF1, 2, 3 extraídas de *Herpestes* (Carnivora: Herpestidae); y presumiblemente las de roedores (García

& Pérez, 1984), aunque las afiliaciones de los factores antihemorrágicos de roedores no han sido inequívocamente determinadas (Perales & Domont, 2002). Las antihemorráginas de bajo peso molecular además de ser miembros de la FSIG también tienen en común el formar complejos no covalentes con la SVMP a inhibir (Neves-Ferreira *et al.*, 1997; Neves-Ferreira *et al.*, 2000; Thwin & Gopalakrishnakone, 1998). Estos inhibidores de SVMPs o anti-hemorráginas, no son efectivos contra serinproteasas de venenos, ni contra enzimas no venenosas como tripsina, quimotripsina, termolisina ni colegenasa microbiana. El otro grupo de anti-hemorráginas son las de alto peso (Neves-Ferreira *et al.*, 2000), que van de 700 a 1090 kDa (Perales & Domont, 2002) como la β -Macroglobulina de 700 kDa (de-Wit & Westrom, 1987a y b) y la erinacina de 1000 kDa (Omori-Satoh *et al.*, 2000) extraídas del erizo europeo (Eulipotyphla: Erinaceidae: *Erinaceus europaeus*). A continuación se ampliará la información sobre algunas de estas proteínas antiveneno de serpientes extraídas de mamíferos, haciendo énfasis en las tipo DM extraídas de didélfidos y herpéstidos.

1.6.1.1. Antihemorráginas de alto peso molecular de mamíferos “Insectívoros” (Eulipotyphla): Los mamíferos insectívoros, en términos generales son animales pequeños tipo musaraña, que se alimentan predominantemente de invertebrados. “Insectívora” se ha puesto aquí hasta ahora entre comillas porque de acuerdo a su concepción tradicional ha resultado ser un grupo difilético, teniendo en cuenta las más actualizadas filogenias moleculares (Murphy *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2001; Symonds, 2005; Springer & de Jong, 2001). Este “Insectívora” tradicional esta formado por al menos dos clados no relacionados directamente por un ancestro común reciente: uno originario del antiguo continente de Laurasia (los actuales Europa, Asia, Norte y Centro América, y el Caribe) llamado Eulipotyphla (o verdaderos insectívoros) que incluye las familias Erinaceidae, Soricidae, Talpidae y Solenodontidae, y uno Africano llamado Afrosoricida o Tenrecoidea que incluye las familias Tenrecidae y Chrysochloridae (Symonds, 2005). Por esto de ahora en adelante, y por continuidad terminológica con los artículos revisados sobre resistencia a venenos, el término “Insectívoros” se utilizará como uno informal y sinónimo del ahora más aceptado Eulipotyphla.

Omori-Satoh *et al.* (1994) sugieren que la resistencia a venenos puede ser un fenómeno común en mamíferos “insectívoros”. El mismo grupo empieza a comprobar esto en otro estudio (Omori-Satoh *et al.*, 1998) al encontrar que extractos musculares de los eulipotiflos *Erinaceus europaeus* (Erinaceidae), *Crocidura rossula* (Soricidae),

Talpa europaea (Talpidae) mostraron significativa actividad antihemorrágica contra el veneno de *Bothrops jararaca* (Viperidae), siendo mayor la de *Erinaceus*, el erizo europeo. Como se verá más adelante para el caso de una especie de ardilla (*Spermophilus*), este tipo de protección se da por contacto con el predador, por lo cual llama la atención que estos eulipotiflos, que son animales que en su mayoría son propios del viejo mundo, muestren actividad antiveneno en su sangre, contra las toxinas de una serpiente propia del nuevo mundo como *Bothrops jararaca*.

La actividad antihemorrágica de extractos musculares de *Erinaceus* fue evaluada por Omori-Satoh *et al.* (1994), quienes encontraron fuerte inhibición por parte de estos extractos de la actividad hemorrágica de venenos de serpientes vipéridas de los géneros *Bitis*, *Bothrops*, *Vipera*, *Agkistrodon* y *Crotalus*. Previamente, factores antihemorrágicos plasmáticos de este erizo fueron extraídos por de-Wit & Westrom (1987a), pudiéndose purificar en este estudio 3 macroglobulinas: $\alpha 2$, $\alpha 2\beta$ y β , las cuales fueron capaces de neutralizar totalmente la actividad hemorrágica del veneno de *Vipera berus* (Viperidae), pero no se hizo distinción en la actividad de cada una. El mismo grupo investigativo pero en otro estudio (de-Wit & Westrom, 1987b) caracterizó estas macroglobulinas, encontrando que la $\alpha 2$ es un homotetramero con una masa molecular de 800,000 homólogo a la $\alpha 2$ macroglobulina humana, la $\alpha 2$ globulina de rata, $\alpha 1$ macroglobulina de perro y $\alpha 2$ macroglobulina rápida de cerdo. La $\alpha 2\beta$ macroglobulina de erizo europeo resultó ser un homodímero de un peso molecular de 450,000 a 500,000. La β macroglobulina de erizo tiene un peso molecular de 700,000 con subunidades de 34,000 y 39,000 y mostró reacción cruzada con la $\alpha 2$ macroglobulina lenta de cerdo. Aunque se encontró que las tres macroglobulinas tenían actividad inhibitoria de proteasas, de-Wit & Westrom (1987b), en contradicción con su otro estudio (de-Wit & Westrom, 1987a), encontraron que solo la β macroglobulina tienen actividad antihemorrágica en contra del veneno de *Vipera berus*. Explican esto por las diferencias estructurales entre la β , $\alpha 2$ y $\alpha 2\beta$ macroglobulinas, lo cual puede hacer que estas dos últimas sean más susceptibles a inactivación por parte de proteasas de veneno. En contraste a las otras antihemorráginas extraídas de mamíferos (Omori-Satoh *et al.*, 2000), de-Wit & Westrom (1987b) encontraron que la β -macroglobulina de erizo europeo, además de actividad anti-hemorrágica, también inhibió la actividad proteolítica de serinproteasas como tripsina y quimiotripsina.

Omori-Satoh *et al.* (2000) extrajeron otro factor antihemorrágico de *Erinaceus*, llamado erinacina, para la

cual se halló un peso de 1,000 kDa, y la presencia de unidades α y β , con pesos de 37 y 35 kDa, respectivamente, en razón de 1:2. La erinacina inhibe la actividad hemorrágica y proteolítica de la principal metaloproteasa hemorrágica del veneno de *Bothrops jararaca* (Viperidae), en cantidades equimolares de erinacina y hemorragina. **Omori-Satoh et al.** (2000) encontraron que la erinacina no inhibe serin-proteasas como tripsina y quimiotripsina. Las dos subunidades de la erinacina tienen dominios tipo colágeno y fibrinógeno, homólogos a proteínas de la familia de lectinas ficolina y opsonina P35 humana, proteínas para las cuales se ha sugerido un rol en la primera línea de defensa en contra de microorganismos patógenos.

1.6.1.2. Antihemorráginas de bajo peso molecular de mamíferos: Las anti-hemorráginas de bajo peso molecular (52 a 90kDa) forman complejos no covalentes con la SVMP a inhibir, con estequiometría equimolar. De estas anti-SVMP de mamíferos, las más documentadas son las de marsupiales didélfidos (DM40, 43, PO41 y OPRIN) y las de la mangosta (Carnivora: Herpestidae: *Herpestes AHF1/2, 3*), las cuales son homólogas a la α 1BG humana, y por lo tanto, miembros de la FSIG. Presumiblemente pertenecen a este grupo de bajo peso molecular las antihemorráginas encontradas en roedores.

1.6.1.2.1. Antihemorráginas de bajo peso molecular extraídas de roedores (Mammalia: Rodentia): En uno de los reportes disponibles en línea más antiguos donde se habla de resistencia de roedores a venenos ofídicos, se encontró que **Ovadia & Kochva** (1977) evaluaron la neutralización de venenos de 3 serpientes vipéridas (*Vipera palaestinae*, *Echis colorata* y *Pseudocerastes fieldi*) y una elápidia (*Walterinnesia aegyptia*) por parte de varios animales, incluidos serpientes, lagartos y mamíferos. En cuanto a estos últimos encontraron que la mangosta (Carnivora: Herpestidae: *Herpestes*) mostró alta resistencia a estos venenos mientras que la mostrada por el hamster (Rodentia: Cricetidae: Cricetinae: *Mesocricetus auratus*) fue moderada. Sin embargo *in vitro* el suero del hamster mostró incluso más capacidad neutralizadora que la del erizo europeo *Erinaceus* (Eulipotyphla: Erinaceidae). Siguiendo en orden cronológico estos primeros estudios disponibles en línea sobre roedores y venenos de serpientes, **Pérez et al.** (1978) evaluaron la resistencia de 40 especies animales al veneno de *Crotalus atrox* (Viperidae: Crotalinae) encontrando que cuatro animales (tres roedores y un carnívoro) dieron positivo tanto en las pruebas de precipitación como en las de actividad antihemorrágica en contra del veneno. Los animales fueron el mapache (Carnivora: Procyonidae: *Procyon lotor*), una especie de ratón de bolsillo (Rodentia: Heteromyidae: *Liomys*

irroratus) y un roedor tipo hamster (Rodentia: Cricetidae: Neotominae: *Neotoma micropus*). El suero de esta última especie fue analizado en el mismo estudio (**Pérez et al.**, 1978) encontrándose que era capaz de neutralizar todos los factores hemorrágicos de *Crotalus* pero no los factores letales de venenos de elápidos.

Pérez et al. (1979) evaluaron la actividad antihemorrágica del suero de un marsupial y dos roedores: *Didelphis virginiana* (Marsupialia: Didelphidae), *Neotoma micropus* (Cricetidae: Neotominae) y *Sigmodon hispidus* (Cricetidae: Sigmodontinae), en contra del veneno de *Crotalus atrox*, encontrándose que las tres especies son resistentes al veneno de esta serpiente, mostrando la actividad antihemorrágica de las muestras de suero, clasificada de mayor a menor, el siguiente orden: *Didelphis virginiana*, *Neotoma micropus* y *Sigmodon hispidus*. Con respecto a esta última especie **Pichyangkul & Pérez** (1981) reportaron que su suero contiene un factor que neutraliza la actividad hemorrágica del veneno de *Crotalus atrox*. Este factor no mostró actividad en contra de las enzimas gelatinasa o caseinasa y mostró ser estable en un rango de pH de 3 a 10. Su peso molecular está cerca de 90,000 y su punto isoeléctrico en 5.4. En otro estudio realizado en la misma época y en la misma familia de roedores, **de-Wit** (1982) reportó disminución significativa de los efectos hemorrágicos del veneno de *Agkistrodon contortrix phaeogaster* (Viperidae: Crotalinae) por parte del suero de dos roedores: *Microtus* (Cricetidae: Arvicolinae) y *Neotoma* (Cricetidae: Neotominae), de lo cual los autores sugieren que la resistencia a venenos ofídicos en las presas de las serpientes puede ser más común de lo que antes se pensaba.

La resistencia de otros roedores, las ardillas Californianas (Rodentia: Sciuridae: *Spermophilus beecheyi*), al veneno de *Crotalus viridis oreganus* fue evaluada directamente (inyección de 1-40 mg/kg de veneno en ardillas) e indirectamente (inyección de veneno en ratones inoculados con suero de esta ardilla) por **Poran et al.** (1987), quienes encontraron que la actividad anti-veneno del suero de esta ardilla (medida en reducción de mortalidad, necrosis y tiempo de recuperación) variaba considerablemente de acuerdo a si la ardilla provenía de poblaciones expuestas a la presencia de *Crotalus* o no; encontrándose que el suero proveniente de poblaciones expuestas era de tres a cinco veces más efectivo que el de poblaciones no expuestas. **Poran et al.** (1987) dicen que esta variación intraespecífica en la efectividad del suero de esta ardilla es probablemente el resultado de la selección natural diferencial impuesta por el grado de presencia de *Crotalus* en las diferentes poblaciones de esta especie de *Spermophilus beecheyi*. En un

estudio mucho más reciente se amplían los datos sobre la interacción entre estas dos especies (**Biardi et al.**, 2000) y se refuerza la concepción de que la variación poblacional en la efectividad antiveneno del suero de esta ardilla es innata, y por lo tanto es de origen evolutivo y no fisiológico. Relacionado con esto, se llama la atención sobre el hecho de que la simpatria entre *Spermophilus beecheyi* y *Crotalus viridis oreganus* es muy antigua, y viene desde finales del Pleistoceno como lo demuestra el registro fósil (**Biardi et al.**, 2000) o incluso antes desde el Mioceno, épocas en las cuales crotálicos y *Otospermophilus* (ancestro de estos roedores sciuridos modernos) podrían haber interactuado. Actualmente *Spermophilus beecheyi* puede constituir hasta un 67% de la dieta de *Crotalus viridis oreganus*, en ciertos lugares. Al igual que **Poran et al.** (1987), **Biardi et al.** (2000) también probaron las actividades antiveneno, particularmente la capacidad anti-hemorrágica del suero de poblaciones de esta ardilla sometidas a diferentes grados de predación por parte de *C. viridis*. Encontraron que el suero de ardillas históricamente no enfrentadas a estas serpientes, puede incluso maximizar los efectos de estos venenos, lo cual sugiere que las hemorraginas del veneno de las serpientes pueden incluso aprovechar las metaloproteasas endógenas presentes en el mamífero presa, para así maximizar su efecto tóxico. La efectividad del suero de una población de *Spermophilus* no depende tanto de la densidad actual de *Crotalus* (lo cual aduciría a adaptaciones fisiológicas) sino del tiempo de interacción con esta serpiente (adaptación evolutiva), lo cual constituye un interesante modelo de “carrera armamentista evolutiva” entre esta serpiente y este roedor. En línea con esto **Biardi et al.** (2000) dicen que por ejemplo el inhibidor de proteasa a₁ humano bloquea la acción de toxinas de venenos de serpientes solo transitoriamente, mientras que el mismo inhibidor de la zarigüeya (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae) efectivamente inhibe metaloproteasas de *Crotalus atrox*. Todo esto confirma entonces que la evolución en una proteína de un efecto inhibidor, depende de que haya una interacción larga en el tiempo, geológicamente hablando, entre la especie que está desarrollando el inhibidor con la especie productora del veneno.

No se encontró mucha más información sobre caracterización de factores antiveneno en roedores. **Martínez et al.** (1999) muestra algunas características de los inhibidores de metaloproteasas (anti-hemorraginas) de *Spermophilus mexicanus*. Se encontró que el suero de esta ardilla mantiene actividad anti-hemorrágica entre pH 2 y 12. El factor anti-hemorrágico tiene un peso de 52 kDa y un punto isoeléctrico de 4.9. Teniendo en cuenta estos datos, **Martínez et al.** (1999) tácitamente comparan este factor

antihemorrágico de *Spermophilus* con los mucho más caracterizados y conocidos de marsupiales didelfidos. Y este factor anti-hemorrágico de *Spermophilus* no sería el del único roedor comparable a los de *Didelphis*, pues **García & Pérez** (1984) purificaron y caracterizaron un factor anti-hemorrágico de *Neotoma micropus*, para el cual se encontró un pH isoeléctrico de 4.1, un peso molecular 54,000 y el cual dicen estos autores (**García & Pérez**, 1984) que parece ser similar al de *Sigmodon* y *Didelphis*. Teniendo en cuenta todo esto, no sería arriesgado sugerir que todos estos factores anti-hemorrágicos de roedores pertenecen al grupo de bajo peso molecular y deben ser similares a los de *Didelphis*.

1.6.1.2.2. Antihemorraginas tipo DM de la Mangosta (Mammalia: Carnivora: Herpestidae: *Herpestes*): **Factores AHF1/2 y 3: Tomihara et al.** (1987) extrajeron tres factores anti-hemorrágicos del suero de este carnívoro: AHF1, AHF2 y AHF3. Los 3 factores inhibieron la actividad hemorrágica de HR1 y HR2, dos hemorraginas de la serpiente *Trimeresurus flavoviridis* (Viperidae: Crotalinae). Mostraron estos factores protectores un peso molecular de 65 kDa y fueron estables en un rango de temperatura de 0 a 60°C, y a un rango de pH de 2.0 a 11.0. **Qi et al.** (1994a) además hallaron que AHF1, AHF2 y AHF3 son glicoproteínas monoméricas que contienen 4.2%, 13.6% y 6.0% de carbohidratos como glucosa, respectivamente. Hallaron además que están compuestos de 600 aminoácidos de composición similar. Después de examinar los 32 aminoácidos de la secuencia aminoterminal, encontraron que AHF1 y AHF2 tenían la misma secuencia aminoacídica, la cual mostró una homología de 68.7% con AHF3, 42.3% con OPRIN (esta es una proteína anti-hemorrágica de marsupiales didelfidos que será ampliada más adelante) y 50% con α 1BG. Sin ser inmunoglobulinas, y como se verá para las antihemorraginas de *Didelphis*, AHF1/2 y 3 de *Herpestes* pertenecen a la FSIG. Para confirmar esto el mismo grupo en otro estudio (**Qi et al.**, 1994b) fraccionaron en varios péptidos el factor AHF1 para que ver que fragmentos eran homólogos a la α 1BG. Encontraron que 13 péptidos de AHF1 presentaban homologías con porciones de uno de los cinco dominios de α 1BG. Después de secuenciar los fragmentos se encontró una identidad de 40.2% (36/92 a.a.) entre AHF1 y el dominio I de α 1BG. Otros grupos de péptidos de AHF1 obtenidos por **Qi et al.** (1994) mostraron los siguientes porcentajes de homología con los demás dominios de α 1BG: dominio II (62.5), III (45.6), IV (44.7) V (45.9). Para una identidad total de 46.4% (167/360 a.a.) entre los péptidos secuenciados de AHF1 y α 1BG. Además de conservar varios sitios para puentes de disulfuro (7 de 10 cisteínas en el mismo lugar), las dos proteínas también

mostraron sitios comunes para el enlace de sus azúcares. Con estos datos, entre otros, **Qi et al.** (1994b) confirman entonces que AHF1 es homóloga a otros factores antihemorrágicos de mamíferos como OPRIN y es miembro de la FSIG.

1.6.1.2.3. Antihemorrágicas de Zarigüeyas (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae): Complejo Anti-Botrópico (ABC): Perales et al. (1994) aislaron una fracción antibotrópica (anti veneno de *Bothrops jararaca*) del suero didélfidos sur americanos: *Didelphis marsupialis*, *Philander opossum* y *Lutreolina crassicaudata*. En el mismo estudio (**Perales et al.**, 1994) se aisló un complejo antibotrópico (ABC) de la fracción antibotrópica (ABF) en las tres especies. Estos complejos resultaron estar compuestos por dos subunidades de pesos moleculares de 48,000 y 43,000, de las cuales las subunidades de 48,000 de las tres especies resultaron ser altamente homólogas. En línea con lo anterior, otros estudios han mostrado que el suero de algunos marsupiales suramericanos (*Didelphis marsupialis* y *Philander opossum*), inhiben la liberación de enzimas sarcoplásmicas (CK y LDH) de músculo esquelético, inducida por el veneno de *Bothrops jararacussu* (**Melo & Suarez-Kurtz**, 1988). En otro estudio (**Soares et al.**, 1997) encontraron que el complejo anti-botrópico (ABC) de *Didelphis albiventris*, aislado del suero de este animal, tiene carácter ácido y contiene 2 cadenas de 45 y 48 kDa. Este complejo resultó ser efectivo para neutralizar los efectos hemorrágicos, miotóxicos, edematogénicos y mionecróticos de los venenos de tres especies de *Bothrops*, dentro de lo cual cabe destacar que este ABC también disminuyó considerablemente la actividad de las PLA₂s de estos venenos (**Soares et al.**, 1997). El ABC extraído de *Didelphis marsupialis* (**Neves-Ferreira et al.**, 1997), es un complejo de dos glicoproteínas ácidas de un peso molecular de 42,600 y 48,500, que mostró actividad anti-hemorrágica, anti-letal, anti-edematogénica y anti-mionecrótica. El suero del cual fue extraído este ABC de *Didelphis marsupiales* resultó ser más efectivo en neutralizar los efectos hemorrágicos de venenos de crotalinos que de viperinos. Este ABC inhibió casi completamente la hidrólisis de caseína y fibrinógeno por parte del veneno de *Bothrops jararaca*. De importancia para su actividad anti-hemorrágica, el ABC también inhibió la digestión por parte del veneno, de proteínas de la matriz extracelular como fibrina, fibrinógeno, gelatinas I y V, laminina, fibronectina y colágeno IV. Estas proteínas son importantes componentes de la membrana basal de capilares, y por lo tanto uno de los blancos de las SVMPs en su actividad hemorrágica. Teniendo en cuenta toda esta actividad inhibitoria del ABC, no es una sorpresa que sus efectos anti-hemorrágicos sean al menos seis veces más potentes

que los conseguidos con antivenenos convencionales comerciales (**Neves-Ferreira et al.**, 1997). ABC no pudo ser hidrolizado por el veneno de *B. jararaca*, lo cual, y como ya se vio, es una característica común de las antihemorrágicas; como también lo es el hecho de que el ABC inactiva las SVMPs formando complejos no covalentes con estas últimas. Además de ser probado con venenos, el ABC también lo fue con otras enzimas proteolíticas. Se encontró por ejemplo que en vez de ser un inhibidor de quimiotripsina, el ABC es un sustrato de esta enzima, ya que fue digerido por la misma. Además de ser incapaz de inhibir la quimiotripsina, el ABC tampoco pudo inhibir otras enzimas proteolíticas no-venenosas como tripsina y colagenasa bacteriana (**Neves-Ferreira et al.**, 1997), lo cual no es una sorpresa teniendo en cuenta las características comunes de estas anti-hemorrágicas.

1.6.1.2.3.1. Antihemorrágicas tipo DM de Didelphis marsupialis (Marsupialia: Didelphidae): DM40 y DM43: Estudios posteriores han tratado de aislar y caracterizar factores protectores específicos del ABC de *Didelphis*, con el fin de diferenciar cuales son efectivos y específicos contra los diferentes efectos de los venenos de serpientes. En este sentido al menos 2 proteínas, DM40 y DM43 han sido aisladas de *Didelphis marsupiales*, bautizadas de acuerdo a la especie de procedencia y peso molecular, y caracterizadas como inhibidoras de los efectos hemorrágicos producidos por metaloproteasas presentes en venenos de serpientes (**Neves-Ferreira et al.**, 2000). Encontraron un peso molecular de 40,318 para DM40 y 42,373 y 43,100 para DM43. Estos dos pesos de DM43 encontrados en abundancias similares, indican la presencia de isoformas probablemente con diferencias en su contenido de ácido N-acetilneuramínico, lo cual ya ha sido reportado en anti-hemorrágicas de serpientes y mamíferos (**Neves-Ferreira et al.**, 2000). Se encontró que ambas proteínas eran muy ácidas con puntos isoeléctricos por debajo de 3.5; un total de 287 aminoácidos y un porcentaje de 20.5 de carbohidratos (ch) para DM40, y 276 aa y 29% ch para DM43. La glicosilación permite que estas proteínas sean solubles, sin lo cual no serían funcionales. Estas dos anti-hemorrágicas tienen composición aminoácídica similar, con alrededor del 45% del total de sus aminoácidos presentando propiedades hidrofóbicas. Según **Neves-Ferreira et al.** (2000) similares porcentajes se encuentran en a1BG y en las otras anti-hemorrágicas homólogas a ella (*Herpestes edwardsii*: AHF1/2 y AHF3; *Didelphis virginiana*: OPRIN). Y también como en otras proteínas de este grupo, se encontraron puentes disulfuro, vinculando seis cisteínas. La secuencia N-terminal de DM40 y DM43 resultó ser idéntica excepto por una diferencia en la posición 9, la cual es arginina en DM40 y

prolina en DM43. DM40 y DM43 mostraron actividad anti-hemorrágica en contra de la jararagina de *Bothrops jararaca*. Además en ensayos de laboratorio, DM40 y DM43 inhibieron la típica hidrólisis que produce el veneno de *Bothrops jararaca* del fibrinógeno, fibronectina y caseína. DM43 también mostró efectos anti-letales, anti-edematogénicos y anti-hiperalgésicos contra este veneno. Sin embargo, como se ha encontrado para otras proteínas de este grupo, se demostró que DM40 y DM43 no tienen actividad enzimática (Neves-Ferreira *et al.*, 2000). Como sucede con todas las anti-hemorraginas, DM40 y DM43 inhiben la toxina al formar complejos inactivos solubles no-covalentes con una razón molar de 1:1 (toxina:inhibidor). En otro estudio del mismo grupo (Neves-Ferreira *et al.*, 2002), en el cual se concentraron en las propiedades de DM43, se halló que esta es una proteína de 42,691 kDa de los cuales el 21% corresponde a glicosilación. El peso de la proteína nativa es de 78kDa, de lo cual se concluyó que existe como un homodímero. Presenta una similaridad del 51% con α 1BG y homología con otras anti-SVMP: 86% con OPRIN de *Didelphis virginianus* [de hecho Neves-Ferreira *et al.* (2000) dicen que DM43 es la contraparte de OPRIN en *Didelphis marsupialis*] y del 44% con AHF-1 (Mangosta: *Herpestes edwardsii*). El mismo grupo (Neves-Ferreira *et al.* 2000) detectó una homología mas limitada con los dominios tipo-Ig de las moléculas KIR2 y KIR3, las cuales son receptores que se encuentran en células asesinas. DM43 inhibe la actividad fibrinogenolítica de las proteínas hemorrágicas botrolisina y jararagina formando complejos estables (estequiometría 1:1) con ambas metaloproteinasas. Como lo proponen Rocha *et al.* (2002) para DM64, Neves-Ferreira *et al.* (2002) proponen que DM43 sea considerada una proteína del sistema inmune innato, principalmente porque estructuralmente tiene muchas características comunes a los miembros de la FSIG, y porque ambas proteínas tienen la función de ofrecer protección circulatoria contra toxinas extranjeiras.

1.6.1.2.3.2. Antihemorragina tipo DM de *Didelphis virginiana*: OPRIN: Catanese & Kress (1992) aislaron y caracterizaron esta proteína a partir de *Didelphis virginiana*. Encontraron que OPRIN tiene una masa de 52 kDa, y está conformado por una sola cadena polipeptídica y residuos de carbohidratos. Esta proteína tiene un punto isoelectrico entre 3.4 y 3.6., siendo estable y funcional en un rango de pH de 2.5 a 11.5 y hasta a 70°C. Contiene cuatro puentes disulfuro y presenta un 26% de glicosilación. OPRIN inhibió completamente las metaloproteasas de los vipéridos *Crotalus atrox*, *Crotalus basiliscus* y *Bitis arietans*, formando complejos metaloproteasa/OPRIN, como es típico de estos inhibidores de SVMPs.

Un dato importante es que estos autores (Catanese & Kress, 1992) hallaron que mientras el suero completo de *Didelphis virginiana* era activo tanto contra la metaloproteasa HT-a (la hemorragina más activa de las dos) y HT-b de *C. atrox*, OPRIN solo lo es contra HT-b, a partir de lo cual, entre otros datos, estos autores predijeron que *Didelphis virginiana*, tenía al menos otra anti-hemorragina además de OPRIN. Como ya se repasó aquí, esto resultó cierto con la caracterización de DM40 y DM43 (contraparte de OPRIN) por Neves-Ferreira *et al.* (2000). Continuando con OPRIN, se halló que esta proteína solo inhibió parcialmente a metaloproteasas de *Crotalus adamanteus* (60%) y del elápidio *Dendroaspis agusticeps* (67%). Como era de esperarse de acuerdo a las características comunes repasadas aquí, para estas anti-SVMPs, OPRIN no presentó actividad inhibitoria en contra de metaloproteasas bacterianas, serin-proteasas de venenos, tripsina bovina, chimotripsina, elastasa porcina, papaína, pepsina, carboxipeptidasas A ni B. OPRIN tiene 211 am. inoácidos idénticos a α 1BG humana, conformando esto un 36.5% de homología. Se halló un 46.2% de homología entre las secuencias amino-terminales de estas dos proteínas. Como se ampliará mas adelante, la α 1BG tiene cinco dominios, de los cuales OPRIN muestra homología con los tres primeros (I a III), estando conformada esta última (OPRIN) por cuatro dominios (Catanese & Kress, 1992).

1.6.1.2.3.3. Antihemorragina tipo DM de *Philander opossum* (Marsupialia: Didelphidae): PO41: Jurgilas *et al.* (2003) aislaron otra proteína anti-hemorrágica de otro mamífero marsupial suramericano: *Philander opossum* (Marsupialia: Didelphidae). Se trata de la glico-proteína PO41 bautizada, como las anteriores, por el animal de donde fue extraída y por su peso molecular: 41,330 Da. El peso de la proteína nativa resultó de 81.5 kDa, de lo cual se concluyó que esta existe como dímero también, ya sea como homodímero o como heterodímero formado por monómeros muy similares. PO41 presentó reacción cruzada con la fracción antibotrópica de *Didelphis marsupialis* (ABF-Dm) por lo cual se concluyó que los factores antihemorrágicos de ambos animales tienen similaridad antigénica. PO41 fue caracterizada como una proteína fuertemente ácida con un punto isoelectrico por debajo de 3.5, compuesta de 272 aminoácidos de los cuales un 42.5% son hidrofóbicos. Los contenidos de cisteínas (6) y metioninas (4) son similares a las de DM40 y DM43, caracterizadas por Neves-Ferreira *et al.* (2000). Según el grupo que la aisló (Jurgilas *et al.*, 2003), la naturaleza ácida de PO41 se puede deber a la presencia de altas cantidades de residuos de aspartato y glutamato o la presencia de ácido siálico, oligosacárido frecuentemente

encontrado en glicoproteínas. La secuencia N-terminal de PO41 tiene 30 aminoácidos y es homóloga a la de DM40 (83.4%), DM43 (93.4) y OPRIN (84.6%). De acuerdo a los ensayos cromatográficos, **Jurgilas et al.** (2003) llegaron a la conclusión de que aunque PO41 actúa como dímero, forma complejos no covalentes con la SVMP a inhibir, con una estequiometría de 1 subunidad de PO41: 1 molécula de SVMP, como ya se observó para DM40 y DM43 (**Neves-Ferreira et al.**, 2000). Las SVMPs empleadas para probar la capacidad antihemorrágica de PO41 por parte de **Jurgilas et al.** (2003) fueron jararagina y botrolisina, ambas extraídas de la serpiente *Bothrops jararaca*. Los efectos proteolíticos y hemorrágicos de estas dos SVMPs fueron completamente inhibidos por PO41. De su similitud con DM40, 43 y OPRIN, se concluyó que PO41 también pertenece a la FSIG.

1.6.1.3. PLI tipo DM Extraído de *Didelphis marsupialis*: DM64: La proteína DM64, aislada y caracterizada por **Rocha et al.** (2002) del suero de la zarigüeya o chucha común *Didelphis marsupialis* (Mammalia: Marsupialia), es el primer inhibidor de miotoxinas aislado del suero de un mamífero, y le confiere a este marsupial inmunidad natural contra los efectos miotóxicos de las II PLA₂s, uno de los principales componentes del veneno de serpientes vipéridas, de las cuales estos marsupiales son predadores ocasionales. Sin embargo no evita los efectos anticoagulantes ni intracerebroventriculares letales de las II PLA₂ Asp49 (mt I). Estos últimos son efectos enzimáticos de estas II PLA₂, lo cual corroboró que en estas moléculas, las porciones miotóxicas son diferentes a las enzimáticas, siendo DM64 capaz de inhibir las primeras mas no las últimas. Las II PLA₂ Lys49 (mt II), como ya se dijo, carecen de efectos catalíticos, por lo cual DM64 inhibió completamente los efectos de esta toxina. **Rocha et al.** (2002) hallaron que DM64 es una glicoproteína ácida con un punto isoeléctrico de 4.5, compuesta por 15% de carbohidrato y con un peso molecular de 63,659 Da. Mediante técnicas cromatográficas se sugirió que la proteína nativa existe como un dímero de 110 kDa. Esta proteína mostró homología estructural con DM43 y a OPRIN (contraparte de DM43 en *Didelphis virginianus*: **Neves-Ferreira et al.**, 2000). Se halló una homología del 78% con DM43 y OPRIN, y de un 50% con la α 1BG humana, miembro esta última de la FSIG (**Ishioka et al.**, 1986). Estas proteínas presentan dominios tipo Ig: 5 en DM64 (**Rocha et al.**, 2002) y α ₁B-glicoproteína (**Ishioka et al.**, 1986), y 3 en DM43 (**Neves-Ferreira et al.**, 2002). Otras diferencias entre DM64 y DM43 incluyen un gap, en la primera (DM64), de cinco aminoácidos en el tercer dominio (**Rocha et al.**, 2002), en un loop que se cree es importante para la acción anti-metaloproteasa de DM43 (**Neves-**

Ferreira et al., 2002). La diferencia mas importante entre DM43 y DM64 es que esta última, y como ya se implicó, tiene dos dominios adicionales en el extremo C-terminal. Según **Rocha et al.** (2002) esto sugiere que la región de enlace con la miotoxina puede estar presente en estos dominios adicionales tipo Ig, y que por lo tanto estas dos diferencias (gap amino-acídico y dos dominios adicionales) podrían explicar la diferencia de función entre DM43 (anti-metaloproteasa) y DM64 (anti-miotoxina).

1.7. Afiliaciones de las proteínas antiveneno tipo DM:

Las proteínas antiveneno tipo DM repasadas aquí, es decir: DM40, DM43 (**Neves-Ferreira et al.**, 2000); DM64 (**Rocha et al.**, 2002); OPRIN (**Catanese & Kress**, 1992); PO41 (**Jurgilas et al.**, 2003) AHF1/2 y AHF3 (**Qi et al.**, 1994a, 1994b) por propiedades fisico-químicas (**Perales & Domont**, 2002) son antihemorráginas de bajo peso molecular (excepto DM64 que es una anti-miotoxina). Además, funcionalmente, y sin considerarlas inmunoglobulinas, se pueden clasificar como parte de los mecanismos naturales o innatos de inmunidad (**Lizano et al.**, 2003; **Neves-Ferreira et al.**, 2002; **Perales & Domont**, 2002; **Rocha et al.**, 2002), dado que cumplen con la primera y más importante característica de las tres que se requieren para esta clasificación: estos mecanismos están presentes antes de la exposición a las macromoléculas extrajeras, es decir, están disponibles como macro-moléculas solubles circulantes en la sangre, listas a proteger contra la toxina (**Lizano et al.**, 2003), así está nunca haya entrado antes a la sangre del animal. Y teniendo en cuenta sus secuencias aminoacídicas (**Perales & Domont**, 2002) y por ende sus altas homologías con la α 1BG humana, son clasificados como miembros de la FSIG. De hecho OPRIN y DM64, son tomadas como α 1BGs de *Didelphis*, según **Catanese & Kress** (1992) y **Lizano et al.** (2003), respectivamente. Por lo tanto las proteínas tipo DM son α 1BGs.

1.7.1. α 1B-Glicoproteína Humana (α 1BG) y Familia Supergen de las Inmuglobulinas (FSIG): La α 1BG estudiada por **Ishioka et al.** (1986), tiene un peso molecular de 68 kDa, un porcentaje de carbohidratos de 13.3, y presencia de heterogenicidad electroforética cerca de su punto isoeléctrico (4.4 a 4.6). Consiste de un solo polipéptido de 474 aminoácidos con cuatro oligosacáridos glucosalinos, dentro de lo cual cabe destacar un alto contenido de Leucina (12.0 mol %). Tiene 10 residuos de cisteína vinculados por 5 puentes disulfuro. La α 1BG presenta duplicación interna y contiene 5 dominios estructurales repetidos, cada uno con 92-98 residuos. La homología entre los 5 dominios es estadísticamente significativa; es posible que el dominio III sea el que evolutivamente este más cerca del

bloque primordial de unos 95 aminoácidos, pues es el que mas homología guarda con los demás dominios de la misma proteína y con otras proteínas de la FSIG como el receptor poli-Ig (**Ishioka et al.**, 1986). Las proteínas tipo DM, por su homología con la α 1BG, han sido clasificadas dentro de la FSIG. Una familia supergen es un conjunto de familias multigénicas relacionadas por sus secuencias, es decir por ancestría común, pero no necesariamente con funciones similares, y a su vez una familia multigénica es un grupo de genes homólogos con funciones similares (**Hood et al.**, 1985). Muchos genes de la FSIG son inmunoglobulinas y/o están involucrados en la respuesta inmune de vertebrados, y están constituidas por unidades polipeptídicas de origen evolutivo común. Las similitudes entre estas unidades homólogas se registran a niveles estructurales primarios, secundarios y terciarios (**Hood et al.**, 1985), como también a nivel de organización génica. Cada unidad homóloga tiene aproximadamente 110 amino-ácidos y tiene un puente central de disulfuro a lo largo de 65 de ellos. Cada unidad homóloga se pliega para formar una estructura terciaria conservada, llamada el plegamiento de los anticuerpos. Pares de unidades homólogas se pliegan para formar dominios discretos. Otros miembros de la FSIG son polipéptidos de superficie celular que ayudan en la respuesta inmune de vertebrados y están constituidos por una o más unidades homólogas tipo inmunoglobulinas. A nivel de DNA, cada unidad homóloga es generalmente codificada por un exón particular, lo cual muestra una relación entre las características estructurales de estas proteínas y la distribución intrones/exones de los genes correspondientes (**Hood, et al.**, 1985). El gen que dio origen a la FSIG, podría haber sido uno que codificara para una proteína de superficie celular, la cual a su vez estaría conformada

por un péptido líder, una inmunoglobulina y una región transmembranal. La tendencia a interactuar entre sí de las unidades de homología de esta familia supergen, sugieren que la proteína primordial de la misma podría haber sido un homodímero. Y la gran variedad de proteínas presentes en esta familia supergen podría haberse obtenido por los siguientes procesos: 1) Mutación, delección e inserción de nucleótidos. 2) Mutación, delección, duplicación y entrecruzamiento de exones. 3) Duplicación y delección de genes. 4) Duplicación de familias multigénicas completas.

De esta forma la evolución de las proteínas miembros la familia supergen de las inmunoglobulinas se aceleró, a medida que los cambios iban sucediéndose en niveles jerárquicos genéticos mas complejos e inclusivos, es decir de nucleótidos individuales a familias multigénicas completas (**Hood et al.**, 1985). Teniendo en cuenta la figura 4, la familia supergen de las inmunoglobulinas se inicio por un receptor de superficie celular, el cual dio origen a los siguientes "linajes" principales: la glicoproteína Thy1, el receptor Poli-Ig, Inmunoglobulinas Pesadas, Lyt2 (molécula T8), Receptores de Células T, MHC (Complejo de Histocompatibilidad Mayor). Según **Ishioka et al.** (1986) la α 1BG humana muestra homología estadísticamente significativa con el componente secretorio de la IgA humana (IgA-SC) y también con la porción extracelular del receptor para el transporte transepitelial de inmunoglobulinas poliméricas (IgA e IgM). **Mostov et al.** (1984) citados por los mismos **Ishioka et al.** (1986) resumieron el largo nombre de esta última proteína como Receptor Poli-Ig o Poli-IgR, y dijeron que este es el precursor de la IgA-SC. En pocas palabras esto lo que está diciendo es que es la α 1BG muestra homología estadísticamente sig-

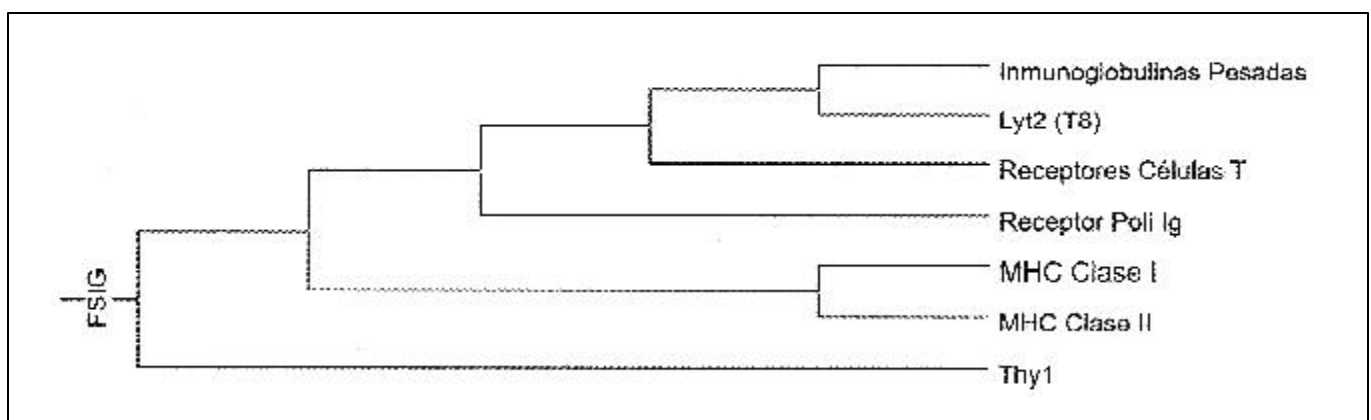


Figura 4. Filogenia de la Familia Supergen de las Inmunoglobulinas (FSIG). Propuesta filogenética sobre las relaciones evolutivas entre los principales miembros de la FSIG modificada a partir de Hood *et al.* (1985) quienes se basaron en la similitud secuencial y estructural (exónica/intrónica) entre los genes en cuestión.

nificativa con el Poli-IgR. Por lo tanto se puede decir que las proteínas antiveneno tipo DM pertenecen al linaje Poly-IgR de la genealogía de la FSIG (Figura 4; Hood *et al.*, 1985)? Si la respuesta a esta pregunta es positiva, y teniendo en cuenta que según los mismos autores (Hood *et al.*, 1985) el Poli-IgR está compuesto de 5 dominios como lo están DM64 y α 1BG, se podría pensar que DM43, que tiene 3 dominios, desciende de DM64 y no al revés como lo sugieren Rocha *et al.* (2002)?

Discusión, conclusiones y preguntas pendientes

Además de las anteriores preguntas, ciertamente esta revisión deja mas cuestiones por resolver y ayuda a identificar aspectos interesantes a investigar en cuanto a serpientes, sus venenos y sus defensas. Es un “macro-tema” que invita a ser abordado desde varias disciplinas. Se necesita por ejemplo ayuda de la Epidemiología y ramas relacionadas para mejorar la calidad y cantidad de las estadísticas de accidentes ofídicos. En cuanto a biología, falta recabar mas datos de tipo morfológico (fósiles), biogeográfico y molecular para llegar a construir filogenias ofídicas menos controversiales. Dentro de esto se destacan dos grandes temas a investigar: uno es la evolución de las primeras serpientes (origen acuático, terrestre o fosorial?), y las relaciones del grupo mas diverso y menos estudiado de serpientes: los “colúbridos”. Tienen los sistemas de veneno de los colubroideos un origen común? Parece que sí, pero esto debe ser investigado mas a fondo, dentro de lo cual, hacen falta otra vez, mas estudios sobre los venenos de colúbridos. La acelerada evolución de los venenos de serpientes reta la extendida teoría neutral de la evolución molecular, lo cual también resulta interesante. Además estos venenos y las defensas que han evolucionado en las principales presas de las serpientes colubroideas, los mamíferos, son un interesante escenario para estudiar casos de “carreras armamentistas evolutivas”. De aquí saldrían varias preguntas, como: así como los venenos de serpientes están evolucionando de una forma acelerada, lo están las defensas contra estos en mamíferos también? Teniendo en cuenta lo revisado para las propiedades antihemorrágicas del suero de ardillas del género *Spermophilus* se podría decir que no, pues la variación interpoblacional en la efectividad de estas defensas da para pensar que el desarrollo de éstas depende de largos tiempos geológicos de exposición a sus predadores venenosos vipéridos. Pero teniendo en cuenta que también se han observado propiedades antihemorrágicas en sueros de otros roedores, como múridos y heterómidos, y teniendo en cuenta que Rodentia es el grupo de mamíferos que más rápido está evolucionando (camadas grandes y generaciones cortas), no estaría este grupo, o al menos

los “roedores tipo ratón” evolucionando defensas antiveneno de serpientes de una forma acelerada también? Curiosamente, así como en serpientes el grupo más diverso y menos estudiado son los colúbridos, en cuanto a defensas antiveneno de serpientes, el grupo de mamíferos menos estudiado son los roedores, los cuales también son el más diverso de la clase Mammalia.

Pasando a campos mas aplicados de la biología, es decir la medicina, otras preguntas interesantes son: ¿Cuándo aparecieron, cómo evolucionan y cómo llevan a cabo, a nivel molecular, su acción antiveneno las a1BGs tipo DM? Las respuestas a estas preguntas ayudarían al desarrollo de terapias anti-ofídicas más efectivas, pues los antivenenos convencionales son algunas veces solo parcialmente efectivos y pueden producir reacciones inmunes adversas como choques anafilácticos, siendo los PLIs y anti-SVMPs naturales potencialmente más efectivos (Hains & Broady, 2000, Lizano *et al.*, 2003; Neves-Ferreira *et al.*, 1997, 2000; Ovadia, 1978; Pérez & Sánchez, 1999; Soares *et al.*, 2003; Thwin & Gopalakrishnakone, 1998, Weissenberg *et al.*, 1991). Estos es lo que aquí se ha llamado el interés directo de la medicina en estos temas: el desarrollo de mejores terapias anti-ofídicas. Además, y como ya se dijo, las SVMPs y PLAs de serpientes también tienen sus contrapartes endógenas normales no venenosas, y muchas enfermedades son el resultado de la disrupción del balance natural entre estas y sus inhibidores: entre PLAs y PLIs: asma, choques sépticos, inflamación, osteoartritis, reumatismo (Soares *et al.*, 2003; Thwin *et al.*, 2000); y entre MMPs y TIMPs: arterioesclerosis, artritis, diabetes, neoplasias, y condiciones oftálmicas, ortopédicas y periodontales (Pérez & Sánchez, 1999). En este sentido por ejemplo Hains & Broady (2000) encontraron en el elárido Australiano *Notechis ater* un PLI (NAI) que inhibe la II PLA₂s humanas involucradas en artritis. Por lo tanto entre mas se sepa de SVMPs y PLAs venenosas y de sus moléculas inhibidoras, mas cerca se estará de darle solución a estas patologías (Hains & Broady, 2000). Esto constituye un interés directo de la medicina en estos temas: el parecido de las interacciones de PLAs-PLIs y SVMPs-antiSVMPs, y las patologías no venenosas mencionadas.

Agradecimientos

Los autores de esta revisión agradecen, por posibilitar la ejecución del proyecto del cual hace parte la misma, a las directivas del Grupo de Biología Integrativa de la Escuela de Ciencias Básicas Médicas de la Facultad de Salud de la Universidad del Valle, y especialmente al Director del Postgrado de dicha Escuela, Dr. Leonardo Fierro, por la diligencia y deferencia mostrada.

Bibliografía

- Allard M.W., Honeycutt R.L. & M. J. Novacek.** 1999. Advances in Higher Level Mammalian Relationships. *Cladistics* 15: 213-219.
- Biardi J.E., Coss R.G. & D.G. Smith.** 2000. California Ground Squirrel (*Spermophilus beecheyi*) Blood Sera Inhibits Crotalid Venom Proteolytic Activity. *Toxicon* 38(5): 713-721.
- Bjarnason, J.B. & J.W. Fox.** 1994. Hemorrhagic Metalloproteases from Snake Venoms. *Pharmac. Ther.* 62 (3): 325-372.
- Caldwell M.W. & M.S.Y. Lee.** 1997. A Snake with Legs From the Marine Cretaceous of the East. *Nature* 386: 705-709.
- Catanese J.J. & L.F. Kress.** 1992. Isolation from Opossum Serum of a Metalloproteinase Inhibitor Homologous to Human α 1B-glycoprotein. *Biochemistry* 31: 410-418.
- Chippaux J.P. & Goyfon M.** 1998. Venoms, Antivenoms and Immunotherapy. *Toxicon* 36(6):823-846.
- Chiszar D. & H.M. Smith.** 2002. Colubrid Envenomations in the United States. *J. Toxicol.—Toxin Reviews* 21(1&2): 85–104.
- de-Wit C.A.** 1982. Resistance of the Prairie Vole (*Microtus ochrogaster*) and The Woodrat (*Neotoma floridana*), in Kansas, to Venom of the Osage Copperhead (*Agkistrodon contortrix phaeogaster*). *Toxicon* 20(4): 709-714.
- _____ & **B.R. Westrom.** 1987a. Venom Resistance in The Hedgehog, *Erinaceus europaeus*: Purification and Identification of Macroglobulin Inhibitors as Plasma Antihemorrhagic Factors. *Toxicon* 25(3): 315-23.
- _____. 1987b. Purification and Characterization of α 2-, α 2 β - and β -Macroglobulin Inhibitors In the Hedgehog, *Erinaceus europaeus*: β -Macroglobulin Identified as the Plasma Antihemorrhagic Factor. *Toxicon* 25(11): 1209-1219.
- Deshimaru M., Ogawa T., Nakashima K., Nobuhisa I., Chijiwa T., Shimohigashi Y., Fukumaki Y., Niwa M., Yamashina I., Hattori S. & M. Ohno.** 1996. Accelerated Evolution of Crotalinae Snake Venom Gland Serine Proteases. *FEBS Lett* 397(1): 83-88.
- Domont G.B., Perales J. & H. Moussatche.** 1991. Natural Anti-Snake Venom Proteins. *Toxicon* 29(10):1183-94.
- Fortes-Dias C.L., Diniz C.R., Liu T.H. & Y. Lin.** 1994. A Phospholipase A_2 Inhibitor from the Plasma of the South American Rattlesnake (*Crotalus durissus terrificus*). *J Biol Chem* 269: 15641-15646.
- Fry B.G.** 2005. From Genome to “Venome”: Molecular Origin and Evolution of the Snake Venom Proteome Inferred From Phylogenetic Analysis of Toxin Sequences and Related Body Proteins. *Genome Research* 15: 403-420.
- _____, **Wüster W. R, Ramjan S.F.R., Jackson T., Martelli P. & R.M Kini.** 2003. Analysis of Colubroidea snake Venoms by Liquid Chromatography with Mass Spectrometry: Evolutionary and Toxinological Implications. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 17: 2047 - 2062.
- _____ & **W. Wüster.** 2004. Assembling an Arsenal: Origin and Evolution of the Snake Venom Proteome Inferred from Phylogenetic Analysis of Toxin Sequences. *Molecular Biology and Evolution* 21(5): 870-883.
- García V.E. & J.C. Pérez.** 1984. The Purification and Characterization of an Antihemorrhagic Factor in Woodrat (*Neotoma micropus*) Serum. *Toxicon* 22(1): 129-138.
- Gold B.S., Dart R.C. & R.A. Barish.** 2002. Bites of Venomous Snakes. *N. Engl. J. Med.* 347: 347-356.
- Greene H.W. & D. Cundall.** 2000. Limbless Tetrapods and Snakes with Legs. *Science* 287:1939-1941.
- Gutiérrez J.M. & A. Rucavado.** 2000. Snake Venom Metalloproteases: Their Role in The Pathogenesis of Local Tissue Damage. *Biochimie* 82(9-10): 841-50.
- Gutiérrez J.M. & M. Sasa.** 2002. Bites and Envenomations by Colubrid Snakes in Mexico and Central America. *J. Toxicol-Toxin Reviews* 21(1&2):105-115.
- Gutiérrez J.M. & C.L. Ownby.** 2003. Skeletal Muscle Degeneration Induced by Venom Phospholipases A_2 : Insights Into the Mechanisms of Local and Systemic Myotoxicity. *Toxicon* 42(8): 915-931.
- Hains P.G. & K.W. Broady.** 2000. Purification and Inhibitory Profile of Phospholipase A_2 Inhibitors from Australian Elapid Sera. *Biochem J* 346: 139-146.
- Hains P.G., Sung K.L., Tseng A. & K.W. Broady.** 2000. Functional Characteristics of a Phospholipase A_2 Inhibitor from *Notechis ater* Serum. *J Biol Chem* 275: 983-991.
- _____, **Nield B., Skuloski S., Dunn R. & K. Broady.** 2001. Sequencing and Two-dimensional Structure Prediction of a Phospholipase A_2 Inhibitor from the Serum of the Common Tiger Snake (*Notechis scutatus*). *J Mol Biol* 312: 875-884.
- Heise P.J., Maxson L.R., Dowling H.G. & S. B. Hedges.** 1995. Higher-Level Snake Phylogeny Inferred from Mitochondrial DNA Sequences of 12s rRNA and 16s rRNA Genes. *Mol Biol Evol* 12(2): 259-265.
- Higashino K., Yokota Y., Ono T., Kamitani S., Arita H. & K. Hanasaki.** 2002. Identification of a Soluble Form Phospholipase A_2 Receptor as a Circulating Endogenous Inhibitor for Secretory Phospholipase A_2 . *J Biol Chem* 277(16): 13583-13588.
- Hood L., Kronenberg M. & T. Hunkapiller.** 1985. T Cell Antigen Receptors and the Immunoglobulin Supergene Family. *Cell* 40: 225-229.
- Ishioka N., Takahashi N. & F.W. Putnam.** 1986. Amino Acid Sequence of Human Plasma α -1B-glycoprotein: Homology to the Immunoglobulin Supergene Family. *PNAS* 83: 2363-2367.
- Jia L.G., Shimokawa K., Bjarnason J.B. & J.W. Fox.** 1996. Snake Venom Metalloproteases: Structure, Function and Relationship to the ADAMs Family of Proteins. *Toxicon* 34(11-12): 1269-1276.
- Jurgilas P.B., Neves-Ferreira A.G.C., Domont G.B. & J. Perales.** 2003. PO41, a Snake Venom Metalloprotease Inhibitor Isolated From Philander Opossum Serum. *Toxicon* 42: 621-628.
- Kamiguti A.S., Hay C.R., Theakston R.D. & M. Zuzel.** 1996. Insights into the Mechanism of Haemorrhage Caused by Snake Venom Metalloproteases. *Toxicon* 34(6): 627-642.

- _____. **Zuzel M. & R.D. Theakston.** 1998. Snake Venom Metalloproteases and Disintegrins: Interactions With Cells. *Braz J Med Biol Res* 31(7): 853-62.
- Kardong K.V.** 1996. Snake Toxins and Venoms: An Evolutionary Perspective. *Herpetologica* 52(1): 36-46.
- _____. 2002. Colubrid Snakes and Duvernoy's "Venom" Glands. *J. Toxicol.—Toxin Reviews* 21(1&2): 1-19.
- Kelly C.M.R., Barker N.P. & M.H. Villet.** 2003. Phylogenetics of Advanced Snakes (Caenophidia) Based on Four Mitochondrial Genes. *Systematic Biology* 52(4):439-459.
- Kogaki H., Inoue S., Ikeda K., Samejima Y., Omori-Satoh T. & K. Hamaguchi.** 1989. Isolation and Fundamental Properties of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the Blood Plasma of *Timeresurus flavoviridis*. *J Biochem* 106: 966-971.
- Lee M.S.Y. & J.D. Scanlon.** 2002. Snake Phylogeny Based on Osteology, Soft Anatomy and Ecology. *Biol Rev Camb Philos Soc* 77: 333-401.
- Lizano S., Lomonte B., Fox J.W. & J.M. Gutiérrez.** 1997. Biochemical Characterization and Pharmacological Properties of an Inhibitor of Basic Phospholipase A₂ Myotoxins from the Plasma of the Snake *Bothrops asper*. *Biochem J* 326: 853-859.
- _____, **Angulo Y., Lomonte B., Fox J.W., Lambeau G., Lazdunski M. & J.M. Gutiérrez.** 2000. Two Phospholipase A₂ Inhibitors from the Plasma of *Cerrophidion (Bothrops) godmani* which selectively inhibit two different Group II Phospholipase A₂ Myotoxins from its own Venom: Isolation, Molecular Cloning and Biological Properties. *Biochem J* 346: 631-639.
- Lizano S., Domont G. & J. Perales.** 2003. Natural Phospholipase A₂ Myotoxin Inhibitor Proteins from Snakes, Mammals and Plants. *Toxicon* 42: 963-977.
- Liu F.G.R., Miyamoto M.M., Freire N.P., Ong, P.Q., Tennant M.R., Young T.S. & K.F. Gugel.** 2001. Molecular and Morphological Supertrees for Eutherian (Placental) Mammals. *Science* 291: 1786-1789.
- Lomonte B., Angulo Y. & L. Calderón.** 2003. An Overview of Lysine-Phospholipase A₂ Myotoxins from Crotalid Snake Venoms and their Structural Determinants of Myotoxic Action. *Toxicon* 42(8): 885-901.
- Martínez R.R., Pérez J.C., Sánchez E.E. & R. Campos.** 1999. The Antihemorrhagic Factor of the Mexican Ground Squirrel, (*Spermophilus mexicanus*). *Toxicon* 37: 949-954.
- Matsui T., Fujimura Y. & K. Titani.** 2000. Snake Venom Proteases Affecting Hemostasis and Thrombosis. *Biochim Biophys Acta* 1477(1-2): 146-156.
- Mattison C.** 1995. *The Encyclopedia of Snakes*. Facts on Life, Inc. New York. 256 pp.
- Melo P.A. & G. Suarez-Kurtz.** 1988. Release of Sarcoplasmic Enzymes from Skeletal Muscle by *Bothrops jaracussu* venom: Antagonism by Heparin and by the Serum of South American Marsupials. *Toxicon* 26(1):87-95.
- Murakami M.T. & R.K. Arni.** 2003. A Structure Based Model for Liposome Disruption and the Role of Catalytic Activity in Myotoxic Phospholipase A₂s. *Toxicon* 42(8): 903-913.
- Murphy W. J., Eizirik E., Johnson E., Zhang Y.P., Ryder O.A. & S.J. O'Brien.** 2001. Molecular Phylogenetics and the Origins of Placental Mammals. *Nature* 409: 614-618.
- Nei M. & S. Kumar. 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press. 333 pp.
- Neves-Ferreira A.G.C., Perales J., Ovidia M., Moussatché H. & G.B. Domont.** 1997. Inhibitory Properties of the Antibiothropic Complex from the South American Opossum (*Didelphis marsupialis*) Serum. *Toxicon* 35(6): 849-863.
- _____, **Cardinale N.; Rocha S.L.G., Perales J. & G.B. Domont.** 2000. Isolation and Characterization of DM40 and DM43, Two Snake Venom Metalloprotease Inhibitors from *Didelphis marsupialis* Serum. *Biochim Biophys Acta* 1474: 309-320.
- _____, **Perales J., Fox J.W., Shannon J.D., Makino D.L., Garratt R.C. & G.B. Domont.** 2002. Structural and Functional Analyses of DM43, a Snake Venom Metalloprotease Inhibitor from *Didelphis marsupialis* Serum. *J Biol Chem* 277: 13129-13137.
- Nobuhisa I., Inamasu S., Nakai M., Tatsui A., Mimori T., Ogawa T., Shimohigashi Y., Fukumaki Y., Hattori S., Kihara H. & M Ohno.** 1997. Characterization and Evolution of a Gene Encoding a *Timeresurus flavoviridis* Serum Protein that Inhibits Basic Phospholipase A₂ Isozymes in the Snake's Venom. *Eur J Biochem (FEBS)* 249: 838-845.
- Nobuhisa I., Chiwata T., Fukumaki Y., Hattori S., Shimohigashi Y. & M. Ohno.** 1998. Structural Elements of *Timeresurus flavoviridis* Serum Inhibitors for Recognition of its Venoms Phospholipase A₂ Isozymes. *FEBS Lett.* 429: 385-389.
- Núñez C.C., Angulo Y. & B. Lomonte.** 2001. Identification of the Myotoxic site of the Lys49 Phospholipase A₂ from *Agkistrodon piscivorus piscivorus* Snake Venom: Synthetic C-terminal Peptides from Lys49, but not from Asp49 Myotoxins, Exert Membrane-damaging Activities. *Toxicon* 39(10): 1587-1594.
- Ohkura N., Inoue S., Ikeda K. & K. Hayashi.** 1993. Isolation and Amino Acid Sequence of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the Blood Plasma of *Agkistrodon blomhoffii siniticus*. *J Biochem* 113: 413-419.
- _____. 1994a. The Two Subunits of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the Plasma of Thailand Cobra Having Structural Similarity to Urokinase-type Plasminogen Activator Receptor and LY-6 Related Proteins. *Biochem Biophys Res Commun* 204: 1212-1218.
- _____. 1994b. Isolation and Characterization of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the blood plasma of the Thailand Cobra, *Naja naja kaouthia*. *Biochem Biophys Res Commun* 200: 784-788.
- Ohkura N., Okuhara H., Inoue S., Ikeda K. & K. Hayashi.** 1997. Purification and Characterization of Three Distinct Types of Phospholipase A₂ Inhibitors from the Blood Plasma of the Chinese Mamushi, *Agkistrodon blomhoffii siniticus*. *Biochem J* 325: 527-531.
- Ohkura N., Kitahara Y., Inoue S., Ikeda K. & K. Hayashi.** 1999. Isolation and Amino Acid Sequence of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the Blood Plasma of the Sea Krait, *Laticauda semifasciata*. *J Biochem* 125: 375-382.

- Ohno M., Chijiwa T., Oda-Ueda N., Ogawa T. & S. Hattori.** 2003. Molecular Evolution of Myotoxic Phospholipases A₂ from Snake Venom. *Toxicon* 42(8): 841-854.
- Okumura K., Ohkura N., Inoue S., Ikeda K. & K. Hayashi.** 1998. A Novel Phospholipase A₂ Inhibitor with Leucine-rich Repeats from the Blood Plasma of *Agkistrodon blomhoffii siniticus*: Sequence Homologies with Human Leucine-rich a₂-glycoprotein. *J Biol Chem* 273: 19469-19475.
- _____, **Masui K., Inoue S., Ikeda K. & K. Kayashi.** 1999. Purification, Characterization and cDNA Cloning of a Phospholipase A₂ Inhibitor from the Serum of the Non-venomous Snake *Elaphe quadrivirgata*. *Biochem J* 341: 165-171.
- Okumura K., Inoue S., Ikeda K. & K. Hayashi.** 2002. Identification of β-type Phospholipase A₂ Inhibitor in a Nonvenomous Snake, *Elaphe quadrivirgata*. *Arch Biochem Biophys.* 408: 124-130.
- Omori-Satoh T., Nagaoka Y. & D. Mebs.** 1994. Muscle Extract of Hedgehog, *Erinaceus europaeus*, Inhibits Hemorrhagic Activity of Snake Venoms. *Toxicon* 32 (10): 1279-1281.
- Omori-Satoh T., Takahashi M., Nagaoka Y. & D. Mebs.** 1998. Comparison of Antihemorrhagic Activities in Skeletal Muscle Extracts from Various Animals Against *Bothrops jararaca* Snake Venom. *Toxicon* 36 (2): 421-423
- _____, **Yamakawa Y. & D. Mebs.** 2000. The Antihemorrhagic Factor, Erinacin, from the European Hedgehog (*Erinaceus europaeus*), a Metalloprotease Inhibitor of Large Molecular Size Possessing Ficolin/Opsonin P35 Lectin Domains. *Toxicon* 38(11): 1561-1580.
- Ovadia M. & E. Kochva.** 1977. Neutralization of Viperidae and Elapidae Snake Venoms by Sera of Different Animals. *Toxicon* 15(6): 541-547.
- Ovadia M.** 1978. Purification and Characterization of an Antihemorrhagic Factor from the Serum of the Snake *Vipera palaestinae*. *Toxicon* 16(6): 661-672.
- Ownby C.L., Colberg T.R. & H.S. Selistre-de-Araujo.** 1998. Phospholipase A₂ Toxins: Diversity in Structure and Function. 12th World Congress on Animal, Plant and Microbial Toxins. *Toxicon* 36(9): 1219-1232.
- Perales J., Moussatche H., Oliveira B., Marangoni S. & G.B. Domont.** 1994. Isolation and Partial Characterization of an Antibothropic Complex From Serum of South American Didelphidae. *Toxicon* 32: 1237-1249.
- Perales J., Villela C.G., Domont G.B., Chourmet V., Saliou B., Moussatché H., Bon C. & G. Faure.** 1995. Molecular Structure and Mechanism of Action of the Crotoxin Inhibitor from *Crotalus durissus terrificus* Serum. *Eur J Biochem (FEBS)* 227:19-26.
- Perales J. & G.B. Domont.** 2002. Are Inhibitors of Metalloproteases, Phospholipases A₂ and Myotoxins Members of the Innate Immune System?. Pp: 435-455 *En: Menéz A. (ed.). Perspectives in Molecular Toxinology.* John Wiley & Sons. 485 pp.
- Pérez J.C., Haws W.C., García V.E. & B.M. Jennings.** 1978. Resistance of Warm-Blooded Animals to Snake Venoms. *Toxicon* 16(4): 375-383.
- _____, **Pichyangkul S. & V.E. García.** 1979. The resistance of three species of warm-blooded animals to western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*) venom. *Toxicon* 17(6): 601-607.
- _____, **& E.E. Sánchez.** 1999. Natural Protease Inhibitors to Hemorrhagins in Snake Venoms and Their Potential Use in Medicine. *Toxicon* 37(5): 703-28.
- Pichyangkul S. & Pérez J.C.** 1981. Purification and Characterization of a Naturally Occurring Antihemorrhagic Factor in The Serum of The Hispid Cotton Rat (*Sigmodon Hispidus*). *Toxicon* 19(2): 205-215.
- Poran N.S., Coss R.G. & E. Benjamini.** 1987. Resistance of California Ground Squirrels (*Spermophilus beecheyi*) to the Venom of the Northern Pacific Rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*): A Study of Adaptive Variation. *Toxicon* 25(7): 767-777.
- Pough F.H., Janis C.M. & J.B. Heiser.** 1999. Vertebrate Life. Fifth Edition. Prentice Hall Inc., Simon & Shuster Inc. New Jersey. 733 pp.
- Qi Z.Q., Yonaha K., Tomihara Y. & S. Toyama.** 1994a. Characterization of the Antihemorrhagic Factors of Mongoose (*Herpestes edwardsii*). *Toxicon* 32(11): 1459-1469.
- Qi Z.Q., Yonaha K., Tomihara Y. & S. Toyama.** 1994b. Isolation of Peptides Homologous to Domains of Human a1B-Glycoprotein From a Mongoose Antihemorrhagic Factor. *Toxicon* 33 (2):241-245.
- Rocha S.L.G., Lamonte B., Neves-Ferreira A.G.C., Trugilho M.R.O., Junqueira-de-Azevedo I.L.M., Ho P.L., Domont G.B., Gutiérrez J.M. & J. Perales.** 2002. Functional Analysis of DM64, an Antimyotoxic Protein with immunoglobulin-like Structure from *Didelphis marsupialis* serum. *Eur J Biochem* 269: 6052-6062.
- Scanlon J.D. & M.S. Lee.** 2000. The Pleistocene Serpent Wonambi and the Early Evolution of Snakes. *Nature* 403(6768): 416-420.
- Schevitz R.W., Bach N.J., Carlson D.G., Chirgadze N.Y., Clawson D.K., Dillard R.D., Draheim S.E., Hartley L.W., Jones N.D. & E.D. Mihelich.** 1995. Structure-Based Design of the first Potent and Selective Inhibitor of Human Non-Pancreatic Secretory Phospholipase A₂. *Nat Struct Biol* 2(6): 458-465.
- Slowinski J.B. & R. Lawson.** 2002. Snake Phylogeny: Evidence From Nuclear and Mitochondrial Genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 194-202.
- Soares A.M., Rodrigues V.M., Borges M.H., Andriao-Escarso S.H., Cunha O.A., Homsí-Brandeburgo M.I. & J.R. Giglio.** 1997. Inhibition of Proteases, Myotoxins and Phospholipases A₂ from Bothrops Venoms by the Heteromeric Protein Complex of *Didelphis Albiventris* Opossum Serum. *Biochem Mol Biol Int* 43(5): 1091-1099.
- Soares A.M., Marcussi S., Stábeli R.G., França S.C., Giglio J.R., Ward R.J. & E.C. Arantes.** 2003. Structural and Functional Analysis of BmjMIP, a Phospholipase A₂ Myotoxin Inhibitor Protein from *Bothrops moojeni* plasma. *Biochem Biophys Res Comm* 302:193-200.
- Springer M.S. & W.W. de Jong.** 2001. Which Mammalian Supertree to Bark Up?. *Science* 291: 1709-1711.

- Symonds M.R.** 2005. Phylogeny and Life Histories of the 'Insectivora': Controversies and Consequences. *Biol Rev Camb Philos Soc* 80(1): 93-128.
- Tchernov E., Rieppel O., Zaher H., Polcyn M.J. & L.L. Jacobs.** 2000. A Fossil Snake with Limbs. *Science* 287: 2010-2012.
- Thwin M.M. & P. Gopalakrishnakone.** 1998. Snake Envenomation and Protective Natural Endogenous Proteins: A Mini Review of Recent Developments. *Toxicon* 36(11): 1471-1482.
- _____, **Gopalakrishnakone P., Kini R.M., Armugam A. & K. Jeyaseelan.** 2000. Recombinant Antitoxic and Anti-inflammatory Factor from the Nonvenomous Snake *Python reticulatus*: Phospholipase A₂ Inhibition and Venom Neutralizing Potential. *Biochemistry* 39: 9604-9611.
- Tomihara Y., Yonaha K., Nozaki M., Yamakawa M., Kamura T. & S. Toyama.** 1987. Purification of three antihemorrhagic factors from the serum of a mongoose (*Herpestes edwardsii*). *Toxicon* 25(6): 685-689.
- Townsend T.M., Larson A., Louis E. & J.R. Macey.** 2004. Molecular Phylogenetics of Squamata: The Position of Snakes, Amphisbaenians, and Dibamids, and the Root of the Squamate Tree. *Systematic Biology* 53(5):735-757.
- Vidal N.** 2002. Colubroid Systematics: Evidence for an Early Appearance of the Venom Apparatus Followed by Extensive Evolutionary Tinkering. *J Toxicol Toxin Rev* 21:21-41.
- _____, **S.B. Hedges.** 2002. Higher-Level Relationships of Snakes Inferred from Four Nuclear and Mitochondrial Genes. *C.R. Biologies* 325: 977-985.
- Weissenberg S., Ovadia M., Fleminger G. & E. Kochva.** 1991. Antihemorrhagic Factors from the Blood Serum of the Western Diamondback Rattlesnake *Crotalus atrox*. *Toxicon* Volume 29(7): 807-818.
- Yu C.** 1998. The NMR Studies of Cardiotoxins from Taiwan cobra (*Naja naja atra*): Structure, Dynamics, Folding and Interaction. 12th World Congress on Animal, Plant and Microbial Toxins. *Toxicon* 36(9): 1233-1263.

Recibido el 27 de febrero de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de enero de 2007

SUPERVIVENCIA DE LOS SAURIOS DEL JARDÍN BOTÁNICO DE BARRANQUILLA

por

Jorge Ferrer C. ¹ & Marlon González V. ²

Resumen

Ferrer, J. & M. González: Supervivencia de los saurios del Jardín Botánico de Barranquilla. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 139-144, 2007. ISSN 0370-3908.

Se presenta un listado de 10 especies de saurios presentes en el Jardín Botánico de Barranquilla, producto de 48 días de muestreos, 11 de ellos nocturnos, entre los meses de diciembre de 1999 a octubre del 2000 y febrero y marzo del 2004. Se hace una anotación breve para cada especie y se mencionan los lugares dentro del jardín donde se les observó. Se destaca una aparente concentración de especies habitantes de la hojarasca que vienen a ser pequeñas lagartijas de las especies *Lepidoblepharis sanctaemartae*, *Bachia bicolor* y *Gymnophthalmus speciosus* entre otras. Adicionalmente se proveen claves de identificación de estas especies presentes en el Jardín Botánico de Barranquilla.

Palabras clave: Saurios, lagartijas, Jardín Botánico, hojarasca, claves taxonómicas.

Abstract

We record 10 species of lizards found in the Botanical Garden of Barranquilla (Colombia), because of 48 days and 11 night of search between Decembers of 1999 to October 2000 and February and March of 2004. We make short comments of species and its space distribution for habitats. There is an apparent concentration of species among the leaf litter as *Lepidoblepharis sanctaemartae*, *Bachia bicolor* and *Gymnophthalmus speciosus* between others. Additionally we provide a taxonomic key of lizards occur in Botanical Garden of Barranquilla.

Key words: Saurian, lizards, Botanical Garden, leaf litter, taxonomic keys.

¹ Biólogo, asociado al Centro de Investigaciones de la Corporación Universitaria de la Costa. Colombia. Correo electrónico: jferrerficus@yahoo.com

² Biólogo, Universidad del Atlántico. Colombia. Correo electrónico: mg_vargas19f@yahoo.com.mx

Introducción

A partir de los datos de **Sánchez et al.** (1996) & **Ayala** (1986), se puede deducir que existen reportadas alrededor de 35 especies de saurios para las tierras bajas del caribe colombiano de esta cifra se estiman unas 30 especies en el Departamento del Atlántico (**Cuentas et al.** 2002), muchos de ellos habitantes típicos del bosque seco tropical, algunos otros también habitan el bosque húmedo y zonas áridas, pero lo más sorprendente es que algunas de estas especies se pueden hallar en una zona verde de la ciudad de Barranquilla denominada Jardín Botánico de Barranquilla, ubicado en el centro-occidente de la ciudad, en plena zona residencial.

A pesar de presentarse la tendencia mencionada por **Müller** (1979) referente a la notable disminución de la riqueza de la fauna en el medio urbano, el JBB parece ser un refugio apropiado de al menos 10 lagartijas las cuales se registraron durante recorridos diurnos en dicho jardín.

Nunca antes se había referenciado a las especies del JBB y los datos a nivel del departamento aun son insuficientes, es por eso que el principal objetivo de este estudio fue proveer un listado de especies, y como es poco lo que se conoce de algunas de estas se presentan breves apuntes derivado de las observaciones de campo relativas a los lugares en los que fueron registrados los animales dentro del JBB.

Descripción del área de estudio

El estudio se llevó a cabo entre los meses de diciembre de 1999 y octubre del 2000 en el JBB, ubicado al centro oriente de la ciudad (Car. 9 A entre las calles 43 y 44) y tiene aproximadamente una extensión de 7 ha (**figura 1**); este medio se sujeta a los valores de precipitación de la ciudad que es de 800 mm promedio anual y una temperatura de 25°C promedio anual (**IGAC** 1994). El JBB no posee una formación o estructura de la vegetación definida que se ajuste a alguna de las que caracteriza a la región debido a que su origen es de tipo antropogénico, pero posee un gran conjunto de árboles como *Terminalia catappa* (almendra), *Albizia guachapele* (pizquín) y *Pseudobombax septenatum* (majagua) que suelen ser los más frecuentes, otras especies también presentes son: *Mangifera indica* (mango) y *Ceiba pentandra* (ceiba), se da la presencia de elementos de porte bajo como *Gliricidia sepium* (matarraton), *Crecentia kujete* (totumo), *Tecoma stan* (flor amarillo) y *Cordia dentata* (uvita mocosa), cubiertas por enredaderas como *Merremia aegyptia* (campanita), *Momordica charantia* (balsamina) y *Sarcostema glaucum* (corrimiento). Se aprecia también un grupo de

especies herbáceas en los sectores abiertos y ligeramente sombreados, entre las especies que componen este grupo está *Amaranthus dubius* (bleo de perro) y *Achyranthes adspersa* (cadillo). Una característica del área arbolada es que el suelo tiende a estar cubierto por una capa de hojarasca que aparentemente se hace más espesa hacia los muros y mayas que rodean el JBB (y donde además se da la presencia de termiteros); Aunque el jardín tiene un muro de unos 0.8 mts de altura y sobre este una maya de 2.5 mts de alto, adolece del vertimiento clandestino de basuras y desechos orgánicos, además posee un arroyo con flujo continuo procedente al parecer de un afloramiento del nivel freático y otra a partir de aguas del alcantarillado derivado de las residencias aledañas.

Materiales y métodos

Se realizaron un total de 48 muestreos entre los meses de diciembre de 1999 y octubre del 2000 con una duración de un día y una distribución de cuatro días cada mes, haciendo recorridos libres por todo el jardín de 9:00–12:00 y de 14:00–17:00 horas, en cada jornada se revisó en la hojarasca, troncos de árboles, debajo de rocas y a la orilla del arroyo. Durante los recorridos se registraron las especies con la que se tenía contacto visual y se anotaba

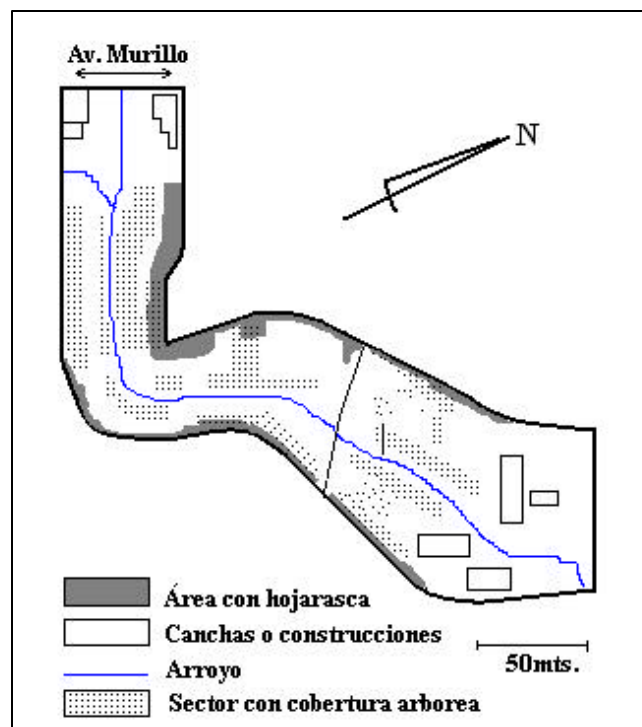


Figura 1. Mapa del Jardín Botánico de Barranquilla, con los sectores de hojarasca y cobertura arborea.

el lugar de avistamiento; debido a que el JBB no presenta una formación o estructura de la vegetación definida que se ajuste a alguna descrita, se optó por distribuirla por presencia o ausencia de estructuras vegetales o del arroyo de esta manera: Árboles (Arb), Arbustos (A), suelo-hojarasca (SH), suelo-herbácea y pasto (Shp) y arroyo (Arr), además se describen algunas particularidades oportunistas de las especies observadas en el JBB, entre ellas las dimensiones de los huevos cuando eran encontrados.

La información consignada en este documento es de tipo preliminar y descriptivo. Para la identificación de los ejemplares, inicialmente se hicieron visitas a la colección de referencias de la Universidad del Atlántico (UARC) y se tuvo en cuenta las claves taxonómicas ofrecidas por **Donoso** (1968), y la consulta de los trabajos de **Dunn** (1944) & **Rengifo et al.** (1999).

De los individuos que se capturaron, algunos se seleccionaron para sacrificarlos en xilocaína, fijados en formol al 10%, etiquetados, preservados en alcohol al 70% y depositados en la UARC.

Resultados

Se registraron en total 10 especies de lagartijas distribuidas en cinco familias: Gekkonidae (*Gonatodes albugularis*, *Hemidactylus brookii* y *Lepidoblepharis sanctaemartae*), Gymnophthalmidae (*Bachia bicolor*, *Gymnophthalmus speciosus* y *Leposoma rugiceps*), Iguanidae (*Iguana iguana*), Polychrotidae: (*Anolis auratus*) y Teiidae: (*Ameiva ameiva* y *Cnemidophorus lemniscatus*).

A continuación se presenta una lista comentada relevante a cada especie y las que fueron colectadas para preservación presentaran el respectivo código de museo:

Gonatodes albugularis: Es una lagartija muy recurrente que suele verse con facilidad en los muros y paredes de las viviendas (en exteriores) en Barranquilla; en el JBB fue observada en todas las ocasiones, la mayoría de las veces sobre troncos de árboles, en los escombros, muros y también en la hojarasca donde solo se observó a hembras y juveniles, de hecho se encontraban con frecuencia huevos de esta especie en la bases de los árboles cubiertos por la hojarasca o entre los escombros en cualquier mes del año, mientras que ningún macho se observó en este lugar; dos huevos avistados presentaron los siguientes diámetros (mayor y menor en mm.): 7.9, 4.1; 5.0, 4.2.

Hemidactylus brookii: Esta es un de las especies de fauna introducidas en América del sur procedente de África

(**Dunn**, 1944). La mayoría fueron observados durante la noche y algunos fueron vistos de día en oquedades de árboles, otros en los muros y eventualmente a los juveniles adheridos a los muros ligeramente cubiertos por la hojarasca.

Lepidoblepharis sanctaemartae: Es quizás la especie que más abunda en el JBB, se encuentra exclusivamente en la hojarasca y debajo de troncos podridos cercanos a la hojarasca, reflejando una tendencia que también se da en su medio natural (**Sexton et al.** 1964), se observaron tanto adultos como juveniles e incluso, al remover la hojarasca se encontraron varios huevos de apariencia redondeada como los de *Gonatodes albugularis* pero notablemente más pequeños, esto fue durante el mes de junio, cinco de estos huevos se midieron dando los siguientes valores en sus diámetros (mayor y menor en mm.): 5.0, 4.2; 5.0, 4.0; 4.9, 4.1; 5.0, 4.2; 4.9, 4.0; los huevos generalmente se encontraban agrupados de a cuatro, tres de ellos fueron tomados el 23 de junio, mantenidos a una temperatura de aproximadamente 25°C, todos eclosionaron a los 24, 25 y 31 días después de ser tomados, dos neonatos midieron 10 mm y uno 0.9 mm de LRC; en el mes de noviembre se observó una copula que consistió en una sujeción dorsal del macho sobre la hembra sin necesidad de morderla, una breve sacudida o temblor del macho y su posterior separación de la hembra. Es de anotar que los ejemplares fueron examinados a partir de su coloración *in vivo*, ocurre que los machos presentan una franja parecida a una diadema en la región parietal de color amarillo intenso y gula rojiza, mientras que en las hembras el amarillo es más opaco y la gula es blanca o crema. Código UARC 000085.

Bachia bicolor: Esta es otra especie que resulta común de observar en la hojarasca y rocas cerca a la hojarasca; probablemente sea menos abundante que *Lepidoblepharis sanctaemartae*; de esta especie se hallaron adultos todos los muestreos y ocho juveniles para los meses de enero y febrero. Código UARC 000092.

Gymnophthalmus speciosus: Es una de las especies menos observadas (ocho veces), se halló en la hojarasca (tanto dentro de ella como superficialmente) o debajo de rocas cerca de la misa. No se observaron juveniles. En una ocasión cuando se capturó un individuo de esta especie regurgitó al instante un juvenil de *Lepidoblepharis sanctaemartae*, indicando su actividad predatora sobre este gécónido. Código UARC 000068.

Leposoma rugiceps: Solo se observó tres veces y donde la hojarasca se hace aparentemente más abundante. Todos los individuos adultos, uno en el mes de marzo y

dos en julio, en este último registro se les halló junto a un hormiguero. Código UARC 000084.

Iguana iguana: Se le halló en todos los muestreos entre árboles y arbustos con una o dos observaciones por muestreos. En abril se observó un juvenil entre los arbustos junto al arroyo, de resto todos fueron adultos. Esta especie es víctima en este lugar de la caza indiscriminada.

Anolis auratus: se encontró entre las herbáceas de lugares soleados; de los doce individuos observados seis eran machos, cuatro hembras y dos juveniles (uno en marzo y el otro en mayo), es de destacar que la mayoría de los encuentros (nueve) con esta especie fue entre las 10:00 y 11:30 am.

Tabla 1. Número de especies por familias del JBB y las tierras bajas del Caribe.

Familia	JBB	Tierras bajas del Caribe
Gekkonidae	3*	11
Gymnophthalmidae	3	7
Iguanidae	1	1
Polychrotidae	1	8
Teiidae	2	5

*Una especie introducida.

Ameiva ameiva: después de *I. iguana* es la lagartija de mayor tamaño en el JBB; también es víctima de la caza indiscriminada por ocio. Se le encontró en casi todos lados del JBB sobre todo a nivel del suelo en los claros de los conjuntos de vegetación arbustiva o donde está la basura y rara vez se le vio husmeando entre la hojarasca; es quizás otra especie abundante. Según **Lescure & Gasc** (1986) es una especie heliófila.

Cnemidophorus lemniscatus: Al igual que *Ameiva ameiva* suele ser muy común en el JBB y husmea por todos lados sobre todo en los espacios abiertos, soleados y donde esta la basura para alimentarse de moscas y otros insectos atraídos por la putrefacción, es muy recurrente observar a juveniles y algunos adultos trepando arbustos y muros. También es una especie heliófila (**Lescure & Gasc** 1986).

Discusión

La lista aquí presentada ofrece 10 especies, **Sánchez et al.** (1996) & **Ayala** (1986) han registrado alrededor de 35 especies para las tierras bajas del caribe (tabla 1), al menos por debajo de los 1000 m.s.n.m. distribuidas en

ocho familias, de las cuales tres no están en el JBB, estas son Anguillidae, Corytophanidae y Tropicuridae, sin embargo a nivel del número de especies se pudiera reportar una cifra mayor en el jardín teniendo presente que los muestreos diurnos fueron más frecuentes, limitando la observación de más especies de hábitos nocturnos reportadas para el departamento como los gecónidos *Thecadactylus rupicauda* y *Hemidactylus palaichthus*.

En cuanto a la distribución dentro del JBB, se tiene que la especie de acuerdo a sus hábitos y adaptaciones ocupa un lugar específico, en la tabla 2 se observa que la mitad del total de lagartijas se encuentran en la hojarasca, en el caso de *Lepidoblepharis sanctaemartae*, *Gymnophthalmus speciosus*, *Bachia bicolor* y *Leposoma rugiceps* solo se les halló allí, lo que indica que no solo se trata de su refugio sino que es allí donde realizan su ciclo de vida. Otros detalles como los huevos encontrados de *Lepidoblepharis sanctaemartae*, la presencia de hembras y juveniles de *Gonatodes albogularis* dentro de la hojarasca podría aparentemente indicar que es utilizado como lugar de desove y de mantenimiento de juveniles y que una vez que son adultos buscan otros lugares (como en el caso de la última especie citada) además la presencia de canales de termiteros en la hojarasca, podría ser un recurso alimenticio que pre-dispondría la presencia de estas lagartijas y haciendo que la hojarasca sea uno de los lugares de crucial importancia para ellas en el JBB.

Iguana iguana y *Hemidactylus brookii* como era de esperarse, muestran hábitos arborícolas. Un hecho preocupante es la caza a la cual es sometida la especie *I. iguana*, solo por ocio, probablemente sea esta la razón por la cual casi no se observaron individuos en fase juvenil considerando la vulnerabilidad de la hembra cuando desova en el suelo. Por otro lado el registro de *H. brookii* refleja la

Tabla 2. Lista de especie según los lugares en que les avistó.

Especie	Lugar
<i>Ameiva ameiva</i>	SHP, A, Arr
<i>Anolis auratus</i>	SHP
<i>Bachia bicolor</i>	SH
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	SHP, Arr, A
<i>Gonatodes albogularis</i>	SH, Arb
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	SH
<i>Hemidactylus brookii</i>	Arb
<i>Iguana iguana</i>	Arb
<i>Leposoma rugiceps</i>	SH
<i>Lepidoblepharis sanctaemartae</i>	SH

SHP: suelo-herbáceas-pasto; SH: suelo-hojarasca; Arr: arroyo; Arb: árboles, A: arbustos.

posibilidad de estar presentes otras especies de hábitos nocturnos.

Los espacios soleados con abundante vegetación de matorral donde se encontraron los individuos de *Anolis aeneus* son el lugar propicio para su alimentación, debido a que este escenario es un atractivo para insectos voladores que constituyen parte importante de su dieta.

Las dos especies de Teiidos registradas en el jardín cumplen su función al ocupar las áreas con más oportunidad para el forrajeo y el consumo de insectos voladores presentes en los basureros.

El número total de lagartijas corresponde a 1/3 de la cantidad presumible estimada por **Cuentas et al.** (2002), algunas de este grupo ya han sido descritas como especies asociadas al medio urbano, como *Hemidactylus brookii*, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Gonatodes albogularis* (**Dunn 1945 & Lescure & Gasc 1986**) mientras que a otras se les señala como habitantes del bosque seco o húmedo de tierras bajas como *Leposoma rugiceps*, *Gymnophthalmus speciosus*, *Lepidoblepharis sanctamartae*, *Bachia bicolor* e *Iguana iguana* (**Dunn 1945, Ávila 1995, Rengifo et al. 1999 & Sexton et al. 1964**); no obstante las cuatro primeras de estas especies resultan desconocidas respecto a sus poblaciones naturales en los bosques secos del norte de Colombia, por tanto el JBB se convierte en un lugar propicio para tener una aproximación cuantitativa de las poblaciones de estos habitantes de la hojarasca y vendrían a ser convenientes para ajustar un estudio de estas especies en su propio entorno natural, el bosque seco, del cual quedan unos pocos relictos en el Atlántico, con tendencias a desaparecer, pero que de cualquier forma no se encuentra tan bruscamente influido por el hombre como se da en el JBB, haciendo prudente impulsar programas de educación ambiental por parte de las autoridades ambientales de la ciudad para el mejoramiento sanitario del JBB.

Clave taxonómica para una apropiada identificación de los saurios del JBB registrados en este estudio.

1. Escamas dorsales cicloideas, cuadradas, hexagonales o rectangulares2
- 1'. Escamas dorsales granulares 10
2. Un dedo pedial. *B. bicolor*
- 2'. Cinco dedos pediales3
3. Cresta dorsal o gular presente4
- 3'. Cresta gular o dorsal ausente5

4. Escamas ventrales quilladas *A. aeneus*
- 4'. Escamas ventrales lisas *I. iguana*
5. Orificio ótico igual o mayor tamaño que el ojo6
- 5'. Orificio ótico ausente o de menor tamaño que el ojo7
6. 29 o mas escamas ventrales (transversalmente) *A. ameiva*
- 6'. Menos de 29 escamas ventrales (transversalmente) *C. lemniscatus*
7. Los dedos dilatados en lamelas divididas *H. brookii*
- 7'. Los dedos cilíndricos8
8. Dedos con estuche *L. sanctaemartae*
- 8'. Dedos sin estuche *G. albogularis*

Agradecimientos

A los estudiantes del programa de biología de la Universidad del Atlántico: Yamilet Domínguez, Greicy Goenaga, Nancy Martínez, Cesil Solís, Juan Carlos Bohórquez, Wilmer Núñez, Julio Acuña, Edien De La Rans, Blanca García, Moisés Alexander, Isis Arias, Urbano Mendoza, Luz Daris de Alba, por su apoyo en la fase de campo. A la bióloga Luz Miriam Moreno por permitirnos ingresar y analizar las muestras de la Colección de Referencias de la Universidad del Atlántico.

Bibliografía

- Ayala, S. C.** 1986. Saurios de Colombia: lista actualizadas y distribución de ejemplares colombiano en museos. Rev. Caldasia. 15(71-75): 555-575.
- Avila-Peres, T. C. S.** 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zool. Verh. Leiden 299.
- Cuentas, D., R. Borja, J. D. Lynch, & J. M. Rengifo.** 2002. Anuros del departamento del Atlántico y norte de Bolívar. Edit. Cency 21. Barranquilla.
- Donoso, R.** 1968. Lizard of Venezuela, Checkling list and keys. Rev. Caribbean Journal Science 8(3 - 4): 105-121.
- Dunn, E. R.** 1944. Los géneros de anfibios y reptiles de Colombia II. Orden delos saurio. Rev. Caldasia 3 (11): 73 - 110.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC)** 1994. Características geográficas del Departamento del Atlántico, Bogotá.
- Lescure, J. & J. P. Gasc.** 1986. Partage de l' espace forestier par les amphibiens et les reptiles en Amazonie du nord- ouest. Rev. Caldasia 15(71-75): 707-723.

Müller, P. 1979. Introducción a la zoogeografía. Edt. Blume. Barcelona, España. 231p.

Renjifo, J. M. & M. Lundberg. 1999. Guía de campo. Anfibios y reptiles de Urrá. Edit. Colina, Medellín-Colombia.

Sánchez, H., O. Castaño & G. Cárdenas. 1996. Diversidad de los reptiles en Colombia. Pg 300-325. En estudio de la diversidad biótica de Colombia I. Edit. O.P. Gráficas Cali-Colombia.

Sexton, O., H. Heatwole & D. Knight. 1964. Correlation of microdistributive of some panamaman reptiles and amphibians with structural organization of the habitat. Rev. Caribbean journal science 4(1): 261-295.

Recibido el 24 de junio de 2005

Aceptado para su publicación el 15 de marzo de 2007

ESTUDIOS EN SISTEMÁTICA DE DISMORPHIINI (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) I: MORFOLOGÍA DE HUEVOS Y SU IMPORTANCIA TAXONÓMICA

por

Jorge Llorente-Bousquets¹ & Jimena Castro Gerardino¹

Resumen

Llorente-Bousquets, J. & J. Castro Gerardino: Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 145-164, 2007. ISSN 0370-3908.

Se describen y comparan los huevecillos de 19 especies o subespecies de cinco géneros de Dismorphiini. La caracterización e ilustración de los huevos considera los principales rasgos de la estructura del corion: número de ejes longitudinales (cortos y largos) y de costillas. También se ofrecen los colores del huevo, que es una característica específica, y las proporciones de longitud y máximo diámetro de anchura. En algunos casos se dan medidas de tamaño. Se tipifican cuatro modelos de huevo: elipsoidal alargado o fusiforme, globular meloniforme, barrilete y espicular acuminado en el área micropilar. De las descripciones se hacen comparaciones y se comentan sus posibles implicaciones taxonómicas.

Palabras clave: *Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia*, *Moschoneura*, Dismorphiini, Colombia, Ecuador, morfología de huevos.

Abstract

Eggs of 19 species or subspecies in five genera of Dismorphiini are described. The characterization and illustration of the eggs takes into consideration the main traits of the structure of the chorion: the number of (short or long) longitudinal axes and ribs. The colours of the egg are also considered, being a specific characteristic, as well as the proportions of length and maximal diameter of width. In some cases measurements are given. Four models of eggs are typified: widened-ellipsoidal or fusiform, globular-meloniform, barrel-shaped and acuminate-spicular. Comparisons are drawn from the descriptions and their possible taxonomic implications commented.

Key words: *Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia*, *Moschoneura*, Dismorphiini, Colombia, Ecuador, eggs' morphology.

¹ Museo de Zoología. Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. Postal 70-399. México 04510 D. F. 20 MÉXICO. Correo electrónico: jlb@hp.fciencias.unam.mx Este trabajo se realizó bajo los auspicios de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) y la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Introducción

El uso de caracteres morfológicos de estados juveniles, para la caracterización de grupos o el establecimiento de relaciones de afinidad evolutiva entre los Insecta, con mayor frecuencia es en el estadio larval y a nivel fálico o suprafálico (Costa *et al.*, 2006). En muchos Lepidoptera, el desconocimiento de los estados juveniles es tal que solo complementariamente, o en ocasiones singulares, son utilizados en estudios de la sistemática de un grupo, aunque a menudo no son considerados, en especial los huevecillos (*v. gr.* Kristensen, 1975; Ackery *et al.*, 1999). Por lo general, el uso de caracteres juveniles es marginal y asistemático en Papilionoidea, aunque han habido excepciones notables en algunas familias (Müller, 1886). De hecho, los estudios de estados juveniles en esta superfamilia están en su infancia o etapa descriptiva y exploratoria. No obstante, en algunos taxones de Riodinidae y Lycaenidae, por ejemplo, el estudio de la morfología de los huevos lleva grandes progresos con el uso del microscopio electrónico de barrido (Downey & Allyn, 1980, 1984).

Las compilaciones de datos sobre huevos en los trabajos de García-Barros y colaboradores es meritoria, pero su síntesis básicamente se circunscribe a los aspectos de tamaño y su variación, más con propósitos ecológicos que sistemáticos (García-Barros, 1992, 2000 a,b; García-Barros & Martín, 1995; García-Barros & Munguira, 1997). De gran interés para la sistemática son los estudios de ultraestructura coriónica en Insecta de Margaritis (1985), Margaritis & Mazzini (1998) y Kambysellis *et al.*, (1999), aun cuando no se dedican directamente a los Lepidoptera. En esta línea, uno de los trabajos más clásicos y completos es el de Hinton (1981) en tres volúmenes.

En Pieridae solo se cuenta con datos muy generalizados de la morfología de los huevos y la variedad de ellos (Llorente-Bousquets, 1984; Ackery *et al.*, 1999; Korshunov, 2002; Llorente-Bousquets & Le Crom, 2004). Un ejemplo de datos generales de los huevos en Pieridae lo expresa Torres-Bauzá (1999).

Los datos sobre la morfología de huevos de Pieridae están dispersos en muy variados trabajos: observaciones ocasionales de oviposición, ciclos o historias de vida, algunas revisiones o monografías y libros dedicados a una región o país; para ello se puede consultar la compilación de García-Barros (2000). Este autor obtuvo en la bibliografía datos de tamaño de huevos de menos de 90 especies de la familia Pieridae de un total de 1000 que existen en todos los continentes; de Dismorphiinae solo

menciona a cuatro de un total de cerca de 80 especies, y de solo dos géneros de un total de siete.

Estudios de morfología de huevos de Pieridae, que ilustren y comparen a especies próximas, son realmente escasos y solo podemos ejemplificar con el de Eitschberger (1983), que integra los trabajos de Coolidge & Newcomer (1903), Coutsis (1970) y Henriksen & Kreutzer (1982) sobre especies de *Pieris* holárticas. Este trabajo prácticamente es el único que comprende el estudio de variación interespecífica de algunos de los caracteres morfológicos y cromáticos de los huevecillos (*v. gr.* ejes longitudinales, número de costillas y forma del huevo), así como la comparación en un grupo supragenérico de los Pieridae.

De las Dismorphiini son muy pocos los trabajos que se conocen de huevos. Éstos, por lo común se resumen en datos de tamaño y color general para el género *Dismorphia* (*sensu stricto*) (Young, 1972; Aiello, 1980; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Llorente-Bousquets, 1984; Torres-Bauzá, 1991). El desconocimiento de los huevos de Dismorphiini se puede reconocer en la obra de Le Crom *et al.* (1994), en particular en su lámina 40 de ciclos biológicos de Pieridae, donde se destacan orugas y crisálidas desconocidas de varios géneros, pero están ausentes los huevos.

Llorente-Bousquets (1984) descubrió que el tamaño, la forma y el color en las tres especies del complejo *jethys* son notablemente distintos; en efecto, estos caracteres con otros de genitales y ciertas marcas alares diagnostican bastante bien a cada especie. Sin embargo, son los rasgos de los huevos los que parecen ser más convincentes en la aclaración de este problema taxonómico, que permaneció sin resolverse por más de 100 años (*v. gr.* Godman & Salvin, 1879-1901; Talbot, 1932; Brown, 1944; Hoffmann, 1940; Lamas, 1979), y que fue generado por la gran similitud de las especies en su patrón de diseño alar: *Enantia melite* Linnaeus, 1763, *E. jethys* Boisduval, 1836, *E. citrinella* Felder & Felder, 1861 y *E. albania* Bates, 1894, descritas insuficientemente desde hace más de 140 años y promoviendo la creencia en especies crípticas.

Éstos y otros hallazgos en atributos antenales, contorno y venación alar, genitales masculinos y femeninos, así como de androconias alares (Llorente-Bousquets, 1984; Llorente-Bousquets & Castro, 2004), llevaron a los autores a efectuar investigaciones detalladas sobre tales caracteres y su distributividad en varias especies y géneros de Dismorphiini. Con base en ello presentamos el primer trabajo sobre huevos y sus caracteres en algunas especies

de cinco géneros de Dismorphiini (*Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia* y *Moschoneura*), como parte del proyecto 'Biología y filogenia de los Pieridae neotropicales' iniciado en 1999 en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

Material y Métodos

Obtención de ejemplares. Se efectuaron recolecciones de hembras de distintas especies de Dismorphiini en diversas localidades de Colombia, Ecuador y Perú entre 1999 y 2001. Al momento de recolectar cada individuo, por lo general se conservó vivo dentro de una bolsa de papel glacile con los datos correspondientes; todas estas bolsas a su vez se colocaron en cajas de plástico para su protección durante el viaje. Cuando las exploraciones de campo eran muy prolongadas (más de seis días), o bien cuando la recolección era muy productiva y los ejemplares no se examinarían inmediatamente, se procedió a extirpar los abdómenes para guardarlos en tubitos cerrados herméticamente con alcohol etílico al 70%, donde el color de los huevecillos se conservaba hasta por cerca de 15 días o poco más. Cada tubito se rotuló con el número del ejemplar correspondiente y apuntado en la bolsa de papel glacile respectiva que contenía el tórax y la cabeza del ejemplar, y que más tarde fue preparado y determinado taxonómicamente.

Diseción de abdómenes. Se obtuvieron ejemplares de más de 20 especies, cuyos abdómenes fueron disectados y examinados cuidadosamente bajo el microscopio estereoscópico; se usó un microscopio Wild Heerbrugg TYP 308700, Makroskop M 420 (Wild) y cámara Wild MP512. Con alfileres de distintos grosores y tamaños, incluidos en palitos de madera o en un mango de plástico, se elaboraron los instrumentos de disección; éstas se efectuaron en cajas de petri con agua destilada. Se separaron los genitales femeninos de los ovarios y se limpiaron ambas estructuras del cuerpo graso y otros tejidos u órganos o adherencias. Los ovarios, en su mayoría, fueron comparados respecto al color con el catálogo de Ridgway (1912). Cada *corpus bursae* y estructuras asociadas de las distintas especies fueron limpiadas, estudiadas y dibujadas, pero son motivo de otro trabajo comparativo. Lo mismo ocurrió con las antenas y alas en el resto de los organismos.

Llorente-Bousquets (1984) estudió los huevecillos de Dismorphiini ayudado de lentes translúcidos de colores para contrastar el corion y poderlos examinar y comparar más fácilmente. Sin embargo, esta técnica es débil e insuficiente para resaltar de modo adecuado las estructuras

coriónicas de interés. Por ello se decidió innovar otra técnica y así se hicieron pruebas con distintos tipos de colorantes (verde, azul, rojo y combinaciones de ellos), para teñir diferencialmente los huevos, eligiendo finalmente el azul de metileno por su accesibilidad, costo y mejores resultados respecto a la calidad de la tinción, rapidez de ésta y su permanencia. Por el examen en la literatura, puede ser que esta técnica se considere original y de gran utilidad para el estudio sucesivo del corion de los huevecillos en Papilionoidea. Se presentan tres huevos en fotografías que ilustran el resultado de la técnica (Fig. 1), en representantes de los géneros *Pseudopieris*, *Lieinix* y *Dismorphia*.

Prevía a la tinción de los huevos (corion), éstos se extrajeron de la cubierta transparente y tubular de los ovarios. Casi siempre se obtuvieron los dos primeros de cada ovariola (a veces solo uno, el primero), que son 16, y que por lo común están maduros y tienen el color básico inicial al momento de la fertilización u oviposición; se sabe que este color cambia después de la fecundación y formación del cigoto y embrión respectivo. Tal color fue determinado, en la gran mayoría de las disecciones, con el mismo catálogo citado (Ridgway, 1912) bajo el microscopio estereoscópico, bajo las mismas condiciones de iluminación en todos los casos para no introducir variables adicionales en las comparaciones cromáticas.

Se estudiaron de cinco a diez huevecillos coloreados de cada individuo, distinguiendo en cada uno el número de ejes cortos y largos longitudinales, así como el número de costillas (Fig. 2). Tales caracteres resultaron en los de mayor importancia y facilidad de estudio. Para el examen del área micropilar en el ápice del huevecillo no se contó con microscopio electrónico, que por necesidad es

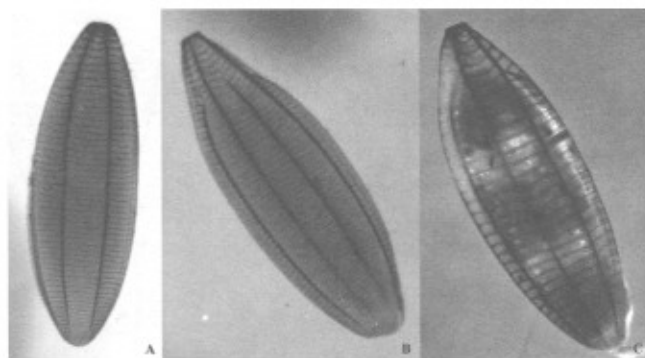


Figura 1. Fotografías de huevecillos de tres especies de Dismorphiini. A. *Pseudopieris viridula*, B. *Lieinix nemesis*, C. *Dismorphia crisia*, con aplicación de azul de metileno para contrastar ejes y costillas.

requerido de acuerdo con el tamaño reducido de dicha área. En la figura 2 se destacan algunas de las estructuras más importantes que se citan en las descripciones.

La disposición o sucesión de ejes cortos y largos permitió, en primera instancia, advertir que el corion puede presentar tres tipos de simetría: asimétricos, simetría radial y simetría bilateral (Fig. 2). Advertimos que éste es un envoltorio de protección del cigoto y del embrión y no el organismo mismo, por lo cual no debemos sorprendernos ante tal situación. Lo que es importante primero es registrar los tipos de simetría, determinar si existe una simetría dominante, o bien si hay una fórmula más recurrente en la disposición de ejes cortos y largos en las poblaciones de huevecillos de un mismo individuo, y a su vez en distintos individuos. Así mismo de otros caracteres que adelante se citan.

Un eje largo recorre desde la base hasta el micrópilo. Un eje corto no alcanza el área micropilar, pues se sus-

pendido previamente por una o más costillas (Fig. 2). Tal situación se puede esquematizar y exponer en una fórmula del tipo siguiente: $LC_6LC_5LC_6LC_4LC_3LC_5$ (fórmula ampliada) que expresa la sucesión de ejes, en este caso la simetría radial, y los subíndices corresponden al número de costillas anteriores al área micropilar que alcanza cada eje corto (C). L, desde luego es un eje largo que abarca toda la longitud desde la base al área del micrópilo, en la cúspide del huevo. Los gráficos de las fórmulas ampliadas se ilustran al lado del esquema o dibujo del huevecillo por especie-subespecie (Figs. 3-21). En la descripción, al final, se dan más casos pero con la fórmula abreviada o condensada, esto es, anteponiendo un número arábigo cuando hay repetición de ejes cortos o largos *v. gr.* 2LC2L3CLC2LC. Por convención siempre se inician las fórmulas a partir de un eje largo (L); en la ilustración comienza en el nivel superior.

También para cada huevo se contó el número de costillas que hay desde la base al área micropilar, esto en va-

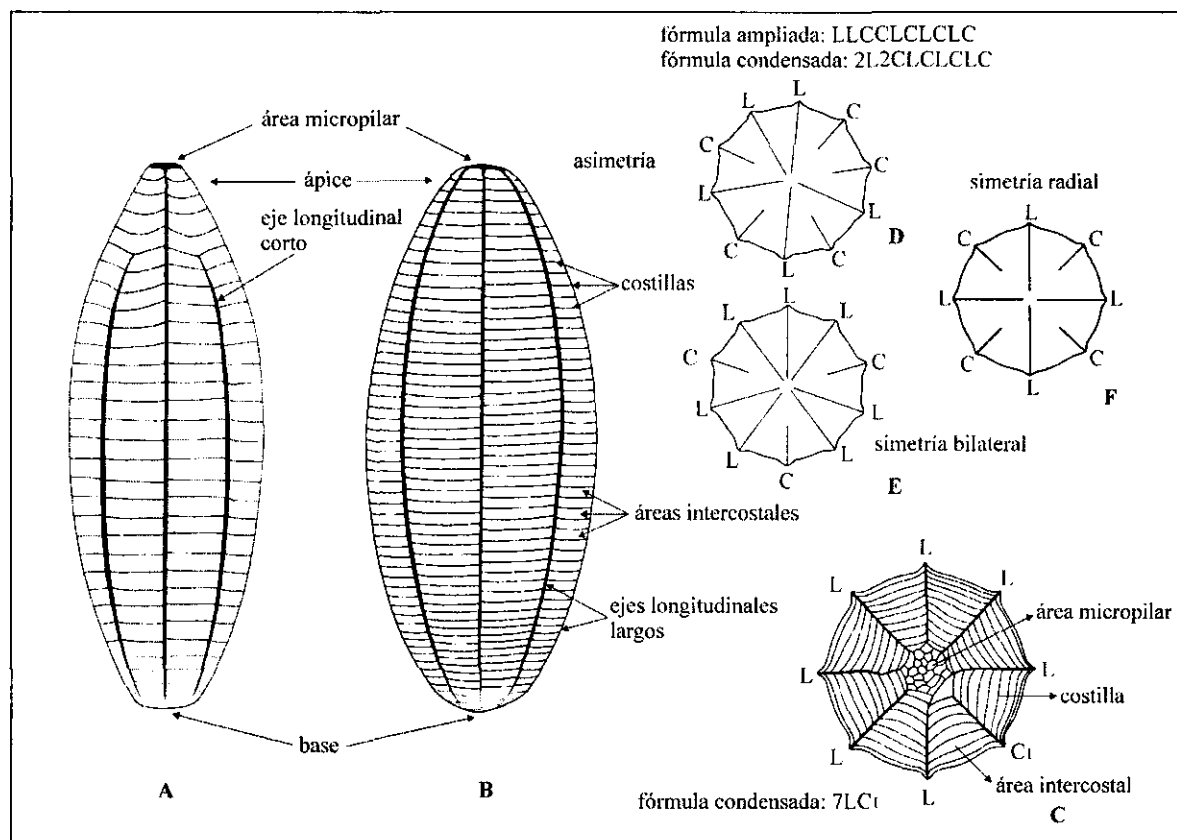


Figura 2. Esquema de huevos de Dismorphiini mostrando áreas, rasgos, tipos de simetría y fórmulas. A. *Dismorphia crisia*. B. *Pseudopieris viridula*. C. Área micropilar de *L. nemesis*. D-E, *P. viridula*: D. Asimetría. E. Simetría bilateral. F. Simetría radial en *D. theucharila*.

rias vistas. Las costillas que van de un eje a otro no son completamente rectas, sino un poco deprimidas o cóncavas y algo irregulares, como microcrenuladas.

De este modo el número y la sucesión de ejes, cortos y largos, con cada fórmula predominante, y la cantidad de costillas, entre otros caracteres, fueron considerados para caracterizar a cada especie. En algunos casos se contó con una sola hembra, pero en varios casos se contó con al menos dos o más; a veces de distintos lugares geográficos. No hubo diferencias relevantes, en todos los casos, respecto al número de costillas o ejes para caracterizar a cada especie; pero hasta ahora la variedad y disposición de ejes cortos hacen pensar en un tipo de "huella dactilar", más que en una uniformidad o carácter constante a nivel de especie. No obstante, en algunos casos podrían indicar relaciones entre grupos de especies y géneros. El color de los huevecillos casi siempre fue constante a nivel de especie, pero no se halló evidencia alguna para tomarse en cuenta como constancia a nivel genérico.

En algunas especies se ofrece información del número de huevos y estado del desarrollo de éstos en las ovariolas.

A continuación la lista de ejemplares examinados, conservando el orden en que fueron elaboradas las disecciones; tales números se refieren en las descripciones y pies de figura de ilustraciones:

1. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente & Germán Amat Leg. 1250 m. Cafetal.

2. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente & Germán Amat Leg. 1250 m. Cafetal.

3. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1250 m. Cafetal.

4. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente & Germán Amat Leg. 1250 m. Cafetal.

5. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente & Germán Amat Leg. 1250 m. Cafetal.

6. *Lieinix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8.vii.2000. Jorge Llorente & Germán Amat Leg. 1250 m. Cafetal.

7. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1850 m. Vegetación riparia.

8. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1850 m. Vegetación riparia.

9. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1350 m. Cafetal.

10. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1350 m. Cafetal.

11. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1850 m. Vegetación riparia.

12. *Lienix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1350 m. Cafetal.

13. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1350 m. Cafetal.

14. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, San Antonio de Tena. 29.vii.2000. Jorge Llorente Leg. 1400 m. Vegetación riparia. Cafetal.

15. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

16. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 6.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

17. *Dismorphia amphione beroe* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, Girardot, río Bogotá. 7.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 300 m. Vegetación riparia.

18. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, vereda Laguneta. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1900 m. Vegetación riparia.

19. *Lieinix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, Tena, vereda Laguneta. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1900 m. Vegetación riparia.

20. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. Cafetal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

21. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. Cafetal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

22. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

23. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. N. Peláez *Leg.*

24. *Dismorphia arcadia diana* Lamas, Llorente & Rodríguez, 2004

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. Jorge Llorente & N. Peláez *Leg.*

25. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

26. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

27. *Dismorphia leywi dolorita* Fassl, 1910

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

28. *Dismorphia leywi dolorita* Fassl, 1910

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

29. *Enantia lina agatha* Lamas, Llorente & Constantino, 2004

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance. 20.x.2000. J.Llorente & L.Constantino *Leg.*

30. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20.x.2000. J. Llorente & L. Constantino *Leg.*

31. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20. x. 2000. J. Llorente & L.Constantino *Leg.*

32. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20.x. 2000. J. Llorente & L.Constantino *Leg.*

33. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

34. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

35. *Dismorphia lewyi leonora* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

36. *Dismorphia teresa* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. sotobosque. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

37. *Dismorphia zaela abilene* (Hewitson, [1872])

Cascada San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña *Leg.*

38. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)
 Cascada San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña Leg.
39. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)
 Cascada de San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña Leg.
40. *Dismorphia arcadia lucilla* Butler, 1899
 Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. S/Compositae. J. Llorente & P. Oña Leg.
41. *Dismorphia lewyi leonora* (Hewitson, 1869)
 Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. S/Compositae. J. Llorente Leg.
42. *Dismorphia theucharila avonia* (Hewitson, 1867)
 Río San Pedro, San Pedro, Lita, Imbabura, Ecuador. 1100 msnm. 24.xii.2000. J. Llorente-Bousquets & D. Castro Leg.
43. *Dismorphia amphione discrepans* Butler, 1896
 Río San Pedro, San Pedro, Lita, Imbabura, Ecuador. 1100 msnm. 24.xii.2000. J. Llorente-Bousquets & D. Castro Leg.
44. *Moschoneura ela xanthella* Le Crom, Llorente & Fagua, 2004
 Lumbaqui, Sucumbíos, Ecuador. 600 msnm. 31.xii.2000. J. Llorente & D. Castro Leg.
45. *Dismorphia lua lua* (Hewitson, 1869)
 Cascada San Rafael, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 1200 msnm. 19.iii.2001. J. Llorente & D. Castro Leg.
46. *Moschoneura pinthous monica* Lamas, 2004
 Bosque Bavaria, Villavicencio, Meta, Colombia. 500 msnm. 11.iv.2001. J. Llorente & D. Castro Leg.
47. *Enantia lina mercenaria* (C. Felder & R. Felder, 1861)
 Bosque Bavaria, Villavicencio, Meta, Colombia. 500 msnm. 12.iv.2001. Walter Winhard Leg.

Resultados

El orden genérico adoptado en los resultados sigue el arreglo de Llorente-Bousquets (1984) & Llorente-Bousquets & Castro (2004b). El agrupamiento de especies en el género *Dismorphia* no sigue autor alguno; éste se determinó por una combinación de caracteres del corion

como son principalmente: forma del huevo, número de ejes y costillas, tipos de base y ápice, así como la distancia de la base del huevo en la que se alcanza la máxima amplitud de diámetro. La sucesión de figuras en láminas pretende seguir esta semejanza de caracteres, aunque tales agrupamientos no son naturales.

En cada subtítulo por taxón, las descripciones, se hacen siguiendo el patrón siguiente: medidas y proporciones largo-ancho del huevo; forma del huevo, de la base y su ápice, acentuación del constreñimiento apical (por número de costillas o longitud proporcional); número de costillas, mínimo, máximo y promedio o predominancia; número de ejes longitudinales (largos y cortos) y tipos de simetría; algunas fórmulas reconocidas (abreviadas); distancia de ejes cortos a área micropilar. Color de los huevos (coloquialmente y de acuerdo con el catálogo de Ridgway (1912)), así como cambios en su color. Número y color de los huevos maduros por ovariola y, si fue posible, de inmaduros. Finalmente, área de proveniencia de ejemplares y algunas comparaciones.

Consideramos importante destacar que el color de los 'huevos' se debe al material interno del corion. El corion es blanquecino, translúcido o ligeramente pardo en pocas ocasiones. Los cambios de color después de la fertilización o la oviposición se deben a la formación del embrión y/o la exposición al medio ambiente. Se debe entender que lo impreciso de los términos y adjetivos se genera por hablar coloquialmente de huevo y corion, además de que, a menudo, ya no se trata de un huevo sino de un embrión. Así, el color 'perlado', blanquecino u otros que se destacan en las descripciones de ciclos de vida por diversos autores, deben tomarse con toda la provisionalidad o imprecisión correspondiente.

Lista de especies

1. *Pseudopieris viridula viridula* (Figs. 3 y 4)

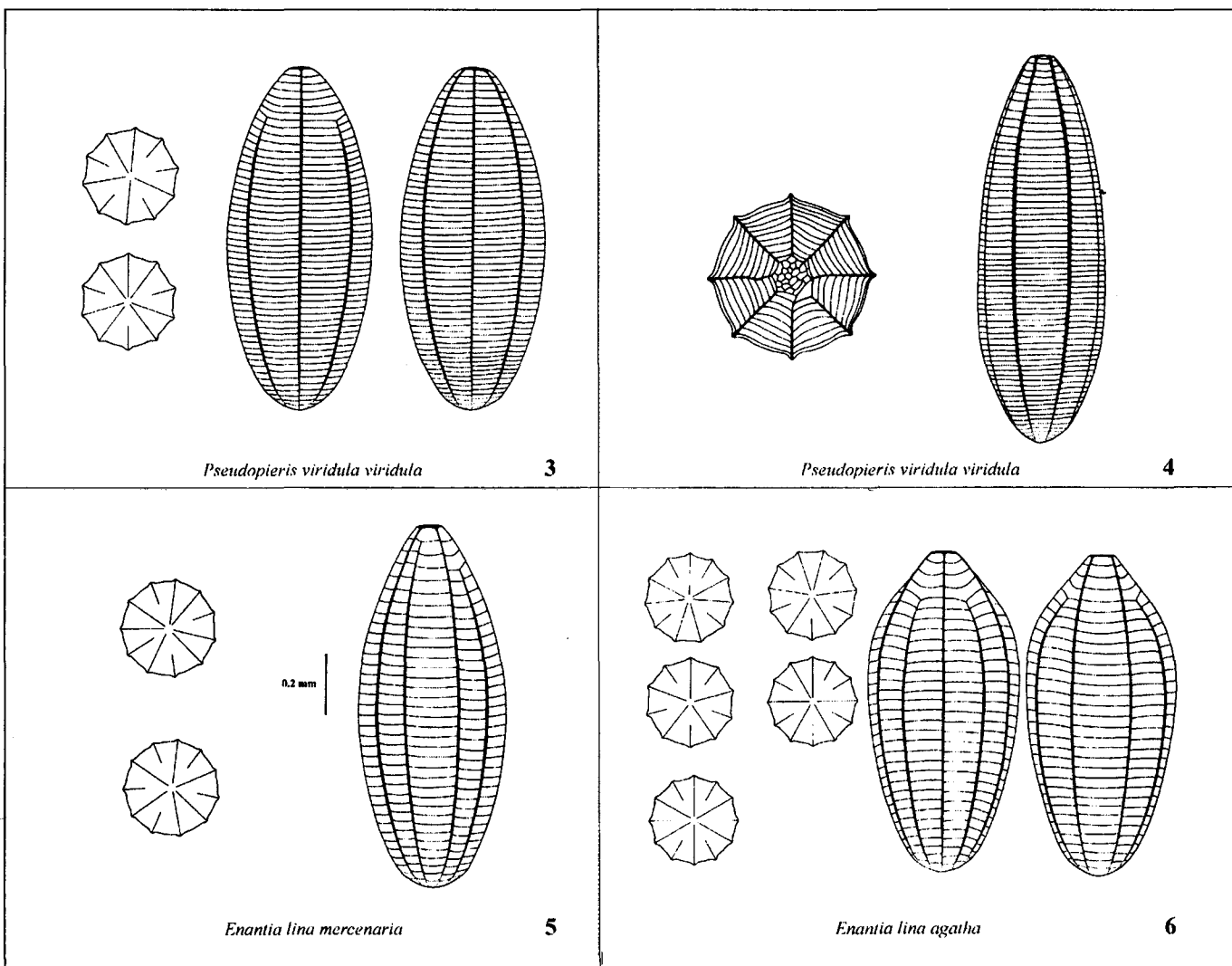
Los huevos miden cerca de 1.5 mm a 1.8 mm de largo. Los huevos son 2.48 veces más largos que la máxima anchura, pero pueden ser 2.9 veces más largos. La forma del huevo en la base es convexa y casi igual que el ápice, aunque este último es ligeramente aplanado. No se acentúa notablemente el adelgazamiento en la parte superior del huevo; siempre es un elipsoide alargado, angosto y simétrico (fusiforme), de tal manera que el máximo diámetro lo alcanza a la mitad de la longitud. Tal adelgazamiento del huevo que culmina en el ápice, se incrementa un poco desde la sexta costilla (superior), aunque se inicia aproximadamente a tres cuartos de la longitud del huevo. Posee de 55 a 68 costillas y de 8 a 10 ejes

longitudinales. Se presentan huevos con simetría bilateral, pero pueden ser asimétricos. Las fórmulas reconocidas son: LCCLCLCLCL, LLCLLCLLCL y LLLC₁LLLL. Los ejes cortos casi siempre quedan de cuatro a diez costillas del área micropilar, aunque a menudo hay casos de ejes cortos a una o dos costillas del área micropilar. El color de los huevos es grisáceo; según catálogo de Ridgway entre grayhis lavender 57''» VB-V f y light campanula blue 55* B-V d. En algunos huevos de distintas hembras el color puede variar en la tonalidad grisácea; al seguir a Ridgway es rood' lavender 57''» VB-V f a lilac gray 59''» f. Los huevecillos cambian a color rojizo cuando están fertilizados. Hay muchos huevos maduros por ovariola y varias decenas hialinos o blanquecinos por

madurar. Los ejemplares estudiados provienen de dos áreas: Magdalena medio y Cali (16, 30-32). Se observaron algunas diferencias: los huevos del individuo de Magdalena con menos ejes longitudinales y los ejes cortos casi alcanzan el área micropilar; además de diferencias en tonalidad. Dos ejemplares de Cali fueron tomados *ex copula*.

2. *Enantia lina mercenaria* (Fig. 5)

Los huevos miden 1.25 mm de largo y 0.52 mm de ancho máximo. La relación entre la amplitud y la longitud de los huevos es de 2.42 veces más largos que la máxima anchura. La forma del huevo es la de un elipsoide cuasisimétrico, cuya base es convexa y el ápice es aplana-



Figuras 3-6. Vistas de huevos, área micropilar y esquemas de simetría en: 3. *Pseudopieris v. viridula* (30-32), 4. *Pseudopieris v. viridula* (16), 5. *Enantia lina mercenaria* (47), 6. *Enantia lina agatha* (29). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

do. El ápice es ligeramente más agudo que la base. El adelgazamiento acentuado es leve y ocurre en la parte superior del huevo desde la octava costilla; el máximo diámetro lo alcanza a la mitad de la longitud. Posee 35 costillas y 11 ejes longitudinales. Los huevos son asimétricos y las fórmulas registradas son las siguientes: LLCLLCLCLL y LCLCLLCLCL. Los ejes cortos casi siempre quedan de una a tres costillas del área micropilar. Un ejemplar estudiado de Villavicencio, Meta (47). Los huevos fueron más largos que en *E. l. agatha* y cuando menos con dos costillas más.

3. *Enantia lina agatha* (Fig. 6)

Los huevos son 2.13 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y el ápice es más aplanado que en *P. viridula*. La forma del huevo es semielíptica, con adelgazamiento acentuado en la parte superior; el máximo diámetro está a tres quintas partes de la longitud. El adelgazamiento del huevo se acentúa desde la séptima costilla superior. Posee 31 a 33 costillas y de 10 a 12 ejes longitudinales. Los huevos pueden presentar simetría bilateral, radial o ser asimétricos. Las fórmulas reconocidas son: LCLLCLLCLL; LCLCLCLCLL; LCLCLCLCLL; LCCLCLCLCLL y LCLCLCLCLL. Los ejes cortos casi siempre quedan de dos a cinco costillas (más frecuentemente tres o cuatro) del área micropilar. Los ejes cortos se encuentran en una ligera depresión. El color de los huevos es verde muy claro; según catálogo Ridgway un poco más pálidos que el ural green pl. XVIII 35' green f. Un ejemplar estudiado (29) de Cali, conteniendo numerosos huevecillos.

4. *Lieinix nemesis nemesis* (Fig. 7)

Los huevos presentan una longitud 2.81 veces mayor que la máxima amplitud. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide angosto con la base convexa y el ápice aplanado. El ápice es más agudo que la base. El adelgazamiento acentuado en la parte superior ocurre hacia los dos tercios; el diámetro máximo se encuentra desde las dos quintas partes hasta la mitad de la longitud. El adelgazamiento del huevo se incrementa desde la novena costilla superior, a más de cuatro quintos de la longitud. Presentan 50 costillas y de 11 a 12 ejes longitudinales. Los huevos presentan simetría bilateral y radial, con las fórmulas siguientes: LCLLCLLCLL; LCLLCLLCLL; LCLLCLLCLL; LCLLLLCLL y LCLLCLLCLL. Los ejes cortos quedan a ocho costillas del área micropilar. El color de los huevos es verde claro; según el catálogo Ridgway entre clear yellow green 31 Y-G b y light viridine yellow 29GG-Y d. Cuatro huevos por ovariola están bien desarrollados; los poco desarrollados son blanquecinos. Otras fórmulas

son: 2LC2LCLC2LC, 2LC2LCLCLCLC, 2LC2LC2LCLC, 2LCLC2LCLCLC, 3LCLC2LCLC, y otras más. De la misma área se estudiaron tres ejemplares (6, 12 y 19), muy similares en el color de huevos y con gran variabilidad en sus fórmulas.

5. *Dismorphia thermesia minima*

Los huevos miden entre 1.3 y 1.4 mm de longitud. Los huevos son muy aguzados hacia el ápice. Se encuentran poco más de 10 huevos bien desarrollados; de uno a dos por ovariola. El color de los huevos es entre lila-morado y rojo-violeta; según catálogo Ridgway entre pausy purple pl. XII 69 RV-R k y Schoenfeld's purple pl. XXVI 69' RV-R i. Se examinaron cuatro ejemplares (3, 9, 15 y 22) del Magdalena medio, Colombia.

6. *Dismorphia lua lua* (Fig. 8)

Los huevos son 1.43 veces más largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y bastante obtusa, mientras que el ápice es un poco más agudo, pequeño y no es aplanado. El adelgazamiento se inicia a los dos tercios de longitud, y se acentúa cerca del ápice, desde la sexta costilla superior a 8/9 de su longitud. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide con diámetro amplio y cuyo máximo lo alcanza desde la mitad hasta dos tercios de su longitud. Posee de 44 a 46 costillas y de 16 a 20 ejes longitudinales cuya disposición conforma asimetrías. Las fórmulas son más complejas que en otras especies y presentan la siguiente configuración: $LC_5C_3LC_3C_3LLC_3C_3LC_3C_5$ y $LLCLCLCLLLLCLL$. La presencia de ejes cortos y largos es muy variable. Advuértase que fue el único caso en que hay ejes muy cortos que se ubican entre dos cortos y éstos a su vez entre dos largos; se trata de una peculiaridad en la estructura de los huevos. Los ejes cortos alcanzan desde la costilla sexta superior hasta la penúltima. El ejemplar fue recolectado muy temprano (07:00 h) y con una enorme cantidad de huevecillos en cada ovariola. La forma globular de los huevos estudiados en este ejemplar, posiblemente puedan indicar inmadurez. Solo se examinó un ejemplar (45) del Napo de Ecuador.

7. *Dismorphia lewyi dolorita* (Fig. 9)

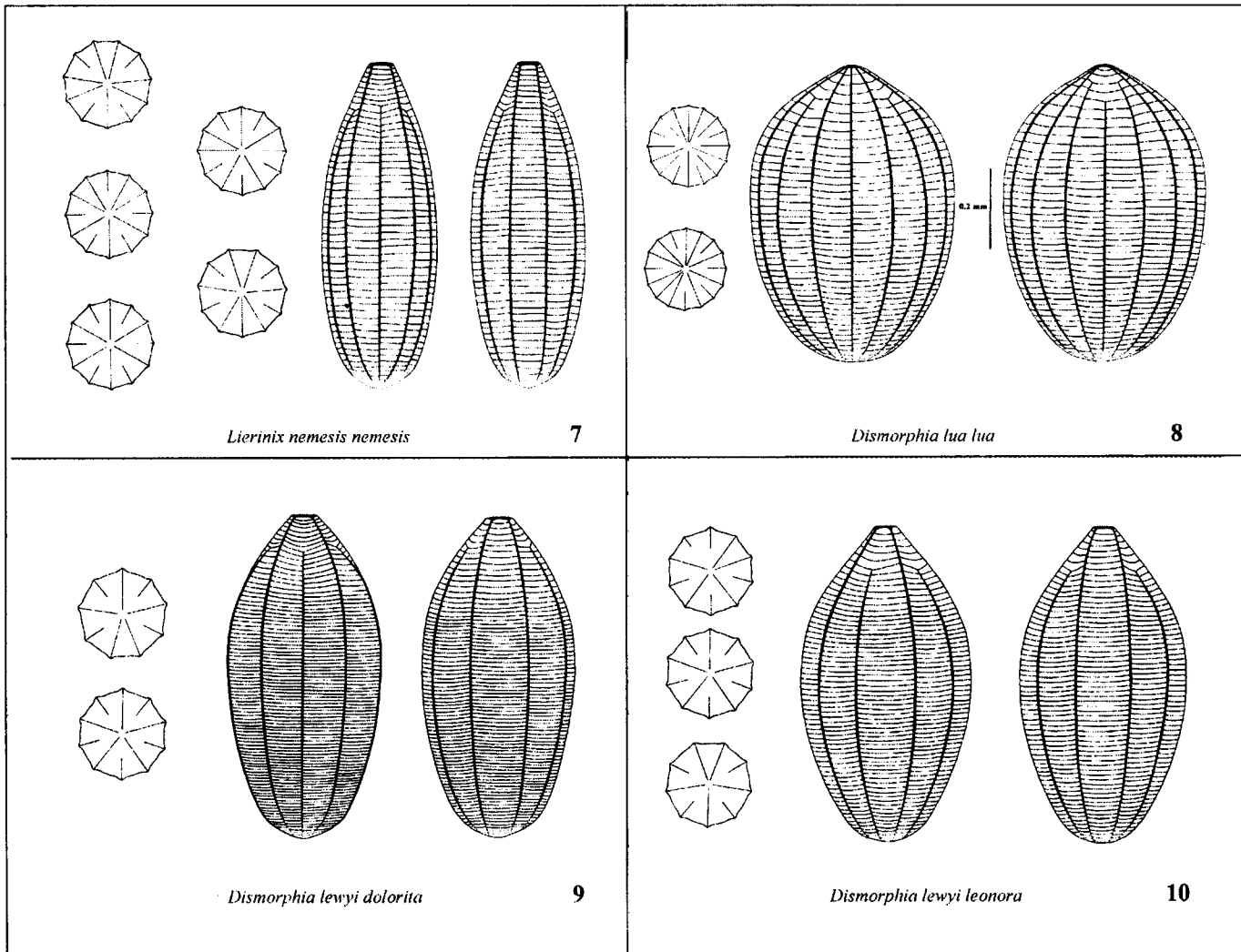
Los huevos son 2.08 veces más largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y un poco obtusa; el ápice es más agudo y aplanado. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide con diámetro máximo desde la mitad a dos tercios de la longitud. El adelgazamiento inicia hacia el final de los dos tercios superiores; tal reducción es uniforme hasta el ápice. Presenta de 74 a 94 costillas (más a menudo entre 80 y 90), que se encuentran más separadas unas de otras conforme se acercan al ápice.

Los ejes longitudinales van de 9 a 10 y presentan simetría bilateral o radial. Las fórmulas son las siguientes: LCLCLCLC y LCLCLCLC. Los ejes cortos llegan desde la novena a la quinta costillas superiores. El color de los huevos es verde pálido; según catálogo Ridgway entre light viridine green 33 GY-G f y pale cendre green 35 green f. Los huevos inmaduros ya tienen formados ejes y costillas pero son globulares. Solo los huevos maduros presentan diferenciación en el ápice. Se examinaron dos ejemplares (27 y 28) de Medellín, Colombia.

8. *Dismorphia lewyi leonora* (Fig. 10)

Los huevos miden 0.91 mm de largo y 0.49 mm de ancho máximo. La longitud de los huevos es 1.86 veces más

largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y algo obtusa, mientras que el ápice es un poco más agudo y aplanado. Su forma es elipsoidal y cuasisimétrica, de tal manera que el diámetro máximo se encuentra casi a la mitad de la longitud. Aunque no hay un adelgazamiento notablemente acentuado, cerca del ápice del huevo comienza a adelgazarse a partir de la sexta costilla superior, cerca de 6/7 de su longitud. Muestra de 63 a 72 costillas y de 9 a 10 ejes longitudinales que conforman simetrías bilaterales o bien pueden ser asimétricos. Las fórmulas son las siguientes: LLCLCLCLCC; LCLCLCLC y LCLCLCLC. A veces hay ejes longitudinales hipercortos. Los ejes cortos alcanzan desde la décima a la sexta costillas superiores, regularmente 6 a 7 del área micropilar. Los huevos son color verde muy claro, pero tal vez, en este



Figuras 7-10. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 7. *Lieinix n. nemesis* (6, 12, 19), 8. *Dismorphia lua lua* (45), 9. *D. lewyi dolorita* (27, 28), 10. *D. lewyi leonora* (35, 41). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

caso, el tiempo prolongado en alcohol, pudo disminuir la intensidad del color; por ello no se evaluó el color de acuerdo con el catálogo Ridgway. Se observaron gran cantidad de huevos por ovariola. Se examinaron dos ejemplares (35, 41) del Napo (1900 msnm) en Ecuador.

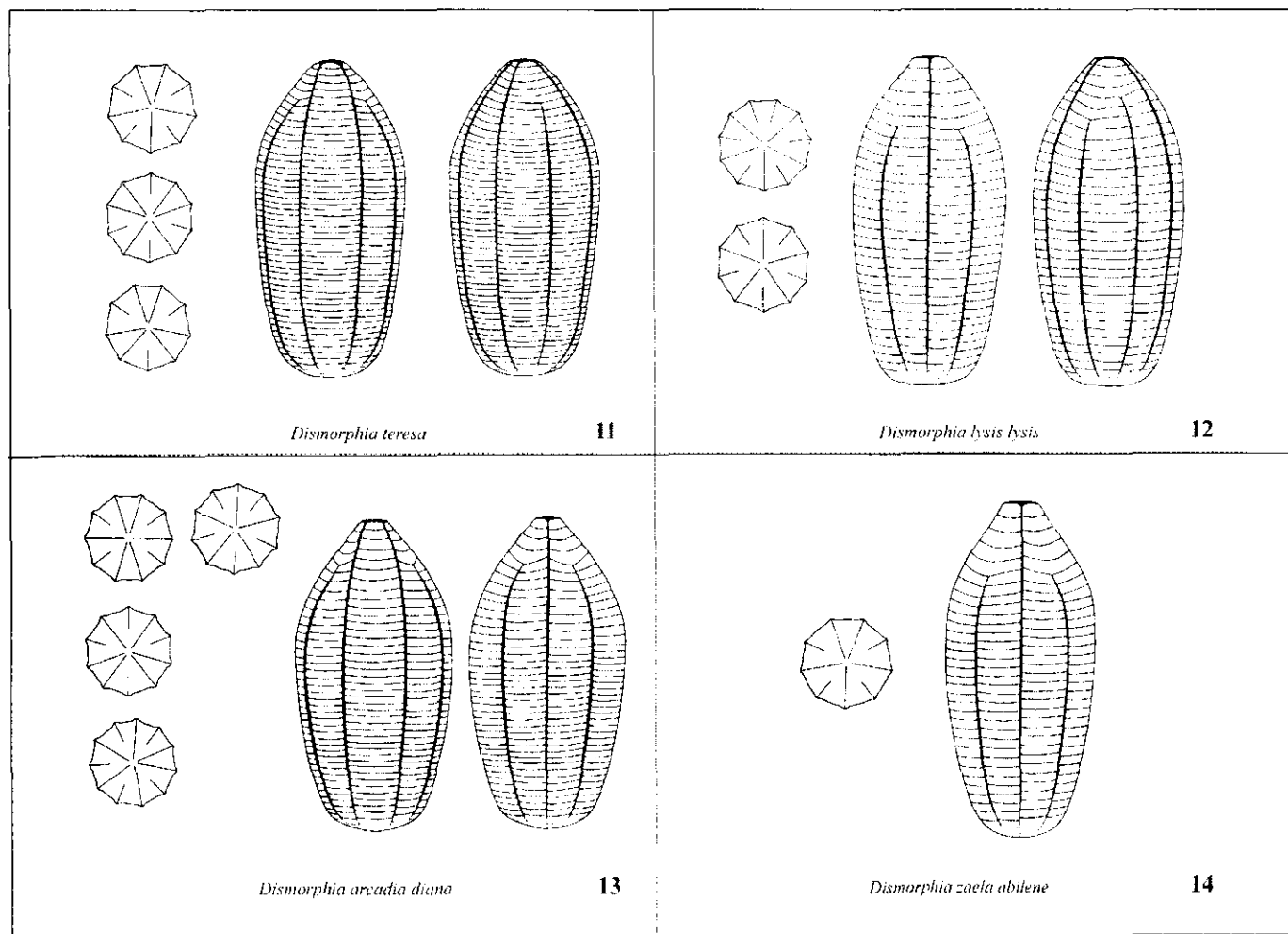
9. *Dismorphia teresa* (Fig. 11)

La longitud de los huevos es 2.11 veces mayor que su máxima amplitud. La base es casi dos veces más ancha que el ápice y ésta es casi aplanada; el ápice es levemente redondeado. El diámetro máximo ocurre hacia los dos tercios, pero en la mitad proximal el huevo es de diámetro amplio. No hay adelgazamiento acentuado del ápice y la forma del huevo es elipsoidal pero no simétrica, pues es como un barrilete. Presenta entre 47 y 52 costillas, y entre 9 y 10 ejes longitudinales que conforman simetrías bila-

terales. Las fórmulas son las siguientes: LCLCLCLCL; CLLCLCLCLL y LCLLCLLCL. Los ejes cortos alcanzan la quinta o sexta costillas superiores. Los huevos son de color verde-amarillo; según el catálogo Ridgway, entre barium yellow pl. XVI, 23' yellow d y pale chalcedony yellow pl. XVII, 25' YG-Y f. Solo se pudo examinar un ejemplar del Napo, Ecuador.

10. *Dismorphia lysis lysis* (Fig. 12)

Los huevos son 2.18 veces más largos que anchos. Su forma es semielipsoidal, la base es plana y amplia, bastante más ancha que el ápice aplanado. El diámetro máximo lo alcanza muy poco antes de la mitad de la longitud del huevo, éste se mantiene hasta las dos terceras partes de la longitud, donde comienza a reducirse, acentuándose hacia la novena costilla superior, más o menos a



Figuras 11-14. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 11. *Dismorphia teresa* (36), 12. *D. lysis lysis* (33, 34, 38, 39), 13. *D. arcadia diana* (24), 14. *D. zaela abilene* (37). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

tres cuartos de su longitud. El huevo comienza a adelgazarse desde la sexta costilla superior, más o menos a tres cuartos de su longitud. Presenta de 34 a 36 costillas y de 10 a 11 ejes longitudinales. Su simetría puede ser radial o bilateral. Las fórmulas reconocidas son las siguientes: LCLCLCLCC y LCLCLCLC. Los ejes cortos están de tres a seis costillas del área micropilar. Los huevos son de color verde claro; según el catálogo Ridgway, un poco más claro que el pale dull green yellow pl. XVII, 27' G-Y f. Se examinaron huevos de cuatro ejemplares (33, 34, 38 y 39) de la misma área: Napo de Ecuador (1200-1900 msnm).

11. *Dismorphia arcadia diana* (Fig. 13)

La longitud de los huevos es dos veces mayor que su amplitud. Los huevos son elipsoidales con una base convexa y obtusa, y cuyo ápice es más agudo y aplanado que la base. El adelgazamiento se inicia en la onceava costilla y se acentúa desde la octava. El máximo diámetro se encuentra a partir de casi las tres quintas partes de la longitud. Posee 41 a 43 costillas y entre 10 y 11 ejes longitudinales. Los huevos pueden ser asimétricos o con simetría bilateral. Las fórmulas observadas son las siguientes: LCLCLCLC; LCLCLCLC y LCLCLCLC. Los ejes cortos más a menudo están a tres o cuatro costillas del área micropilar. Se observaron cerca de 20 huevos por ovariola. Los huevos son de color verde claro; según catálogo Ridgway entre night green y emerald green pl. VI 33* GY-G-35 green. Otras fórmulas son: 2LCLCLCLC y 2LC2LCLCLC. Solo se pudo examinar un ejemplar (24) el cual presenta color de huevos similar a *D. a. lucilla* (40).

12. *Dismorphia zaela abilene* (Fig. 14)

La longitud de los huevos es 2.27 veces mayor que su amplitud máxima. La base es levemente convexa y muy obtusa, mientras que el ápice es poco más agudo y aplanado. Se presenta un adelgazamiento acentuado cerca del ápice, a partir de la quinta costilla superior. La forma del huevo es elipsoidal y asimétrica pues aunque el diámetro máximo lo alcanza cerca de la mitad de su longitud, éste se mantiene hasta los tres cuartos de la longitud, como un barrilete. Posee 28 a 35 costillas (más a menudo 34) y 9 ejes longitudinales que conforman una simetría bilateral. A partir de la quinta costilla superior el espacio intercostelar aumenta a casi lo doble que las anteriores. La fórmula es la siguiente: LCLCLCLC. Los ejes cortos alcanzan la quinta o sexta costillas superiores. Se distinguieron más de 50 huevos por ovariola, con numerosos huevos maduros e inmaduros en todos los estados de desarrollo. El color de los huevos es verde muy claro. Solo se examinó un ejemplar del Napo, Ecuador (37).

13. *Dismorphia medora medora* (Fig. 15)

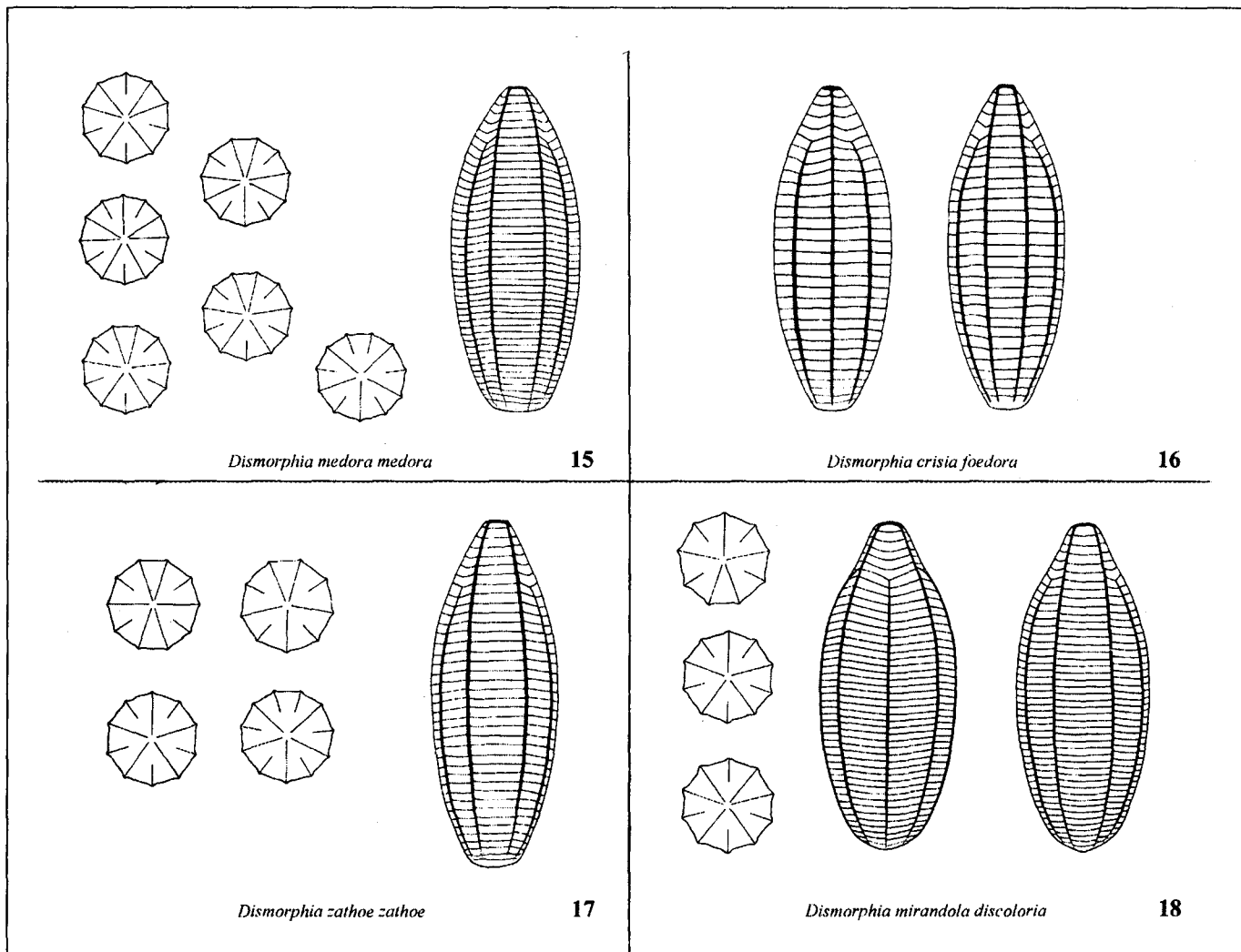
En estos huevos la longitud es 2.53 veces mayor que su máxima amplitud. La base es levemente aplanada y cuatro veces más ancha que el ápice que es más agudo y también aplanado. El adelgazamiento comienza a los dos tercios de la longitud, y se acentúa hacia la novena costilla ó 7/9 de la longitud. La forma es un elipsoide angosto y cuasisimétrico, en el cual el diámetro máximo está desde la mitad a los dos tercios de la longitud del huevo. Presenta 44 costillas y entre 10 y 12 ejes longitudinales que casi siempre conforman simetrías bilaterales, pero ocasionalmente son asimétricos. Las fórmulas son las siguientes: LLCLCLCLC; LCLLCLCLC; LCLLCLCLC; LCLCLCLCC y LCLCLCLC. Con frecuencia los ejes cortos alcanzan la sexta costilla superior. El color de los huevos es verde-azul; según catálogo de Ridgway entre light blue-green (pl. VII 39 B-G, J) y light sulphat green (pl. XIX 39' B-G, b). Otras fórmulas de sucesión de ejes son: 2LC2LCLCLC, 2LCLC2LCLCLC, 2LC2LCLCLC, 2LCLCLCLC, 2LC2LC2LCLC y LCLCLCLC2CC. Se examinaron tres ejemplares (7, 8 y 18) de la misma área en la parte alta del Magdalena medio de Colombia.

14. *Dismorphia crisis foedora* (Fig. 16)

Los huevos miden 1.65 mm de largo y 0.59 en su diámetro mayor. Los huevos presentan una longitud 2.79 veces mayor que su máxima amplitud. La base del huevo es plana y un poco más ancha que el ápice también aplanado. Su forma es elipsoidal y relativamente simétrica, por lo cual el diámetro máximo lo alcanza desde las dos quintas partes y lo mantiene hasta las dos terceras partes de su longitud, donde inicia un adelgazamiento hacia la décima costilla, que se acentúa un poco más a partir de la quinta costilla. Presenta 30 costillas y por lo menos nueve ejes longitudinales, con la fórmula: LCLCLCLC. Los ejes cortos llegan hasta la quinta costilla superior. El color de los huevos es verde intenso; según catálogo Ridgway tyrolite green 39 B-G b. Cuenta con cientos de huevos maduros e inmaduros en sus ovarios. Se examinaron huevos de tres ejemplares (1, 4 y 11) de la misma área.

15. *Dismorphia zathoe zathoe* (Fig. 17)

Los huevos miden casi 1.4 mm de largo, con una amplitud menor a 0.5 mm. Los huevos son 2.74 veces más largos que la máxima anchura. La base es reducida y convexa, mientras que el ápice es poco más agudo y aplanado. Prácticamente no se acentúa el adelgazamiento cerca del ápice; la forma es un elipsoide angosto y simétrico cuyo diámetro máximo se encuentra a la mitad de su longitud y se conserva hasta los 3/5, esto es un poco más allá. Presenta de 35 a



Figuras 15-18. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 15. *Dismorphia m. medora* (7, 8 y 18), 16. *D. crista foedora* (1, 4, 11), 17. *D. zathoe zathoe* (2, 5, 10, 13, 14, 20, 21), 18. *D. mirandola discoloria* (23, 25, 26). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

38 costillas y de 9 a 11 ejes longitudinales (principalmente 10) que se disponen en simetrías bilaterales o radiales. Los espacios intercostelares son iguales a todo lo largo de su longitud, excepto los más próximos a la base. Las fórmulas son las siguientes: LCLCLLCLCL; LCLCLCLCL; LCLCLCLCLC y LCLCLCLCLCC. A menudo los ejes cortos alcanzan la séptima costilla superior. Los huevos son de color magenta (entre lila y morado); según catálogo Ridgway entre magenta 67' V-R y eupatorium purple 67» V-R. Algunos huevos menos desarrollados son amarillo obscuro y otros aún menos desarrollados son blanquecinos. Otras fórmulas son: 2LCLC2LCLC y 2LCLCLCLC. Cuenta con pocos huevos maduros e inmaduros. Se estudiaron huevos de siete ejemplares (2, 5, 10, 13, 14, 20 y 21)

del Magdalena medio de Colombia, sin advertir mayores diferencias que las anotadas.

16. *Dismorphia mirandola discoloria* (Fig. 18)

Los huevos son 2.44 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y poco obtusa y el ápice es un poco más agudo y algo redondeado. La forma del huevo es cuasielipsoidal y relativamente simétrica, por lo que el diámetro máximo se encuentra hacia la mitad de su longitud. Aunque el adelgazamiento es progresivo, se acentúa cerca del ápice hacia la sexta costilla superior, a las 4/5 partes de su longitud. Presenta entre 44 y 45 costillas, y entre 9 y 10 ejes longitudinales que casi siempre

conforman simetrías bilaterales o radiales. Las fórmulas son las siguientes: LCLLLCLC; LCLCLCLC y LLCLCLLLC. Los ejes cortos con frecuencia alcanzan la quinta o sexta costillas superiores, rara vez menos o más. El espacio intercostelar es notoriamente mayor entre las últimas ocho costillas superiores, que en las previas. Se examinaron tres ejemplares (23, 25 y 26) del área de Medellín, Colombia.

17. *Dismorphia amphione discrepans* (Fig. 19)

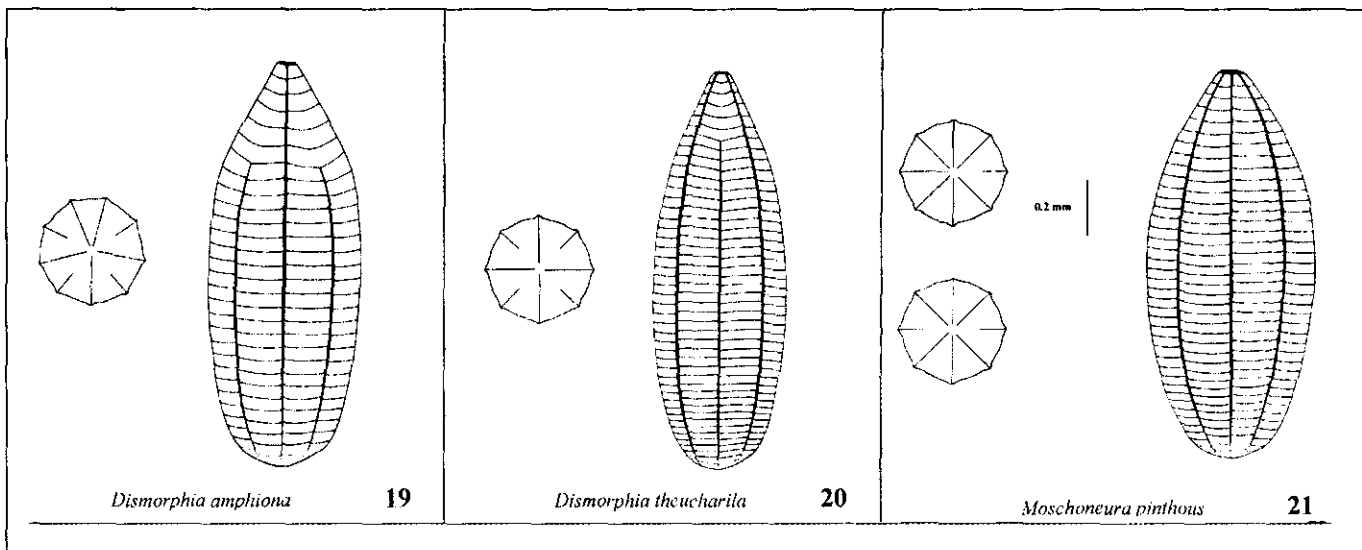
Los huevos miden cerca de 1.6 mm de largo y poco más de 0.5 mm de ancho. La longitud de los huevos es 2.64 veces mayor que la anchura máxima. Respecto a su forma, se trata de un elipsoide angosto cuya base es convexa y el ápice es bastante más agudo que la base y aplanado. Existe un adelgazamiento acentuado en la parte superior del huevo y el máximo diámetro se encuentra a poco más de la mitad de la longitud. El adelgazamiento acentuado comienza desde la novena costilla superior, a poco más de tres cuartos de la longitud del huevo, y se incrementa hacia la sexta costilla. Presenta 29 a 31 costillas y 9 ejes longitudinales con simetría bilateral. La fórmula registrada es la siguiente: LCLCLCLC. Los ejes cortos distan del área micropilar de seis a nueve costillas. Se distinguió una enorme masa de huevecillos en todos los estados de desarrollo (ejemplar 43); sin embargo, en un ejemplar de *D. a. beroe* (17), los huevos estuvieron ausentes y no se trataba de un ejemplar "volado".

18. *Dismorphia theucharila avonia* (Fig. 20)

Los huevos son muy largos y delgados, de casi 2 mm de largo. Los huevos son 2.91 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y más ancha que el ápice, el cual es bastante agudo y levemente redondeado. No hay un adelgazamiento acentuado cerca del ápice. La forma del huevo es la de un elipsoide angosto y más aguzado hacia el ápice. El diámetro máximo se encuentra de los 4/9 a la mitad de su longitud. El adelgazamiento del huevo se acentúa ligeramente a partir de la sexta costilla superior casi a 4/5 de su longitud. Presenta 44 a 45 costillas y 8 ejes longitudinales que conforman una simetría radial. La fórmula es la siguiente: LCLCLCLC. Por lo común los ejes cortos alcanzan la sexta costilla superior, algunas veces la cuarta o la quinta. El color de los huevos es verde claro. Se observaron pocos huevos maduros; los inmaduros no aparecen en estados intermedios con los maduros. Se examinaron varios ejemplares del Pacífico de Ecuador, pero solo de uno (42) se estudiaron con detalle los huevecillos.

19. *Moschoneura pinthous* (Fig. 21)

Los huevos miden 1.45 mm de largo. Los huevos son 2.31 más largos que la anchura máxima. La base es levemente convexa y obtusa; el ápice es un poco más agudo y aplanado. No hay adelgazamiento acentuado cerca del ápice y la forma del huevo es la de un elipsoide simétrico, cuyo diámetro máximo se encuentra a la mitad de su lon-



Figuras 19-21. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 19. *Dismorphia amphione discrepans* (17), 20. *D. theucharila avonia* (42), 21. *Moschoneura pinthous monica* (46). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

gitud. Presenta 36 a 39 costillas y 8 ejes longitudinales que forman simetrías bilaterales. Las fórmulas son las siguientes: LLCLLLL y LLCLLCL. Puede advertirse la escasez de ejes cortos y éstos entre cinco y diez costillas antes del área micropilar, pero más frecuentemente cinco o seis. En los dos individuos estudiados de este género, el huevo próximo a oviponer presenta color naranja intenso. Dos de los últimos huevos por ovariola se presentan bien desarrollados; hay muy pocos huevos en estado de desarrollo primario. Los huevos de *M. ella xanthella* (44) se advierten mucho más largos y delgados que *M. p. monica* (46), pero ambos tienen un número muy similar de costillas (36 a 38 *pinthous* y 39 *ella*).

Las formas del huevo pueden resumirse o conceptualizarse en las siguientes cuatro categorías:

1. Elipsoidal alargado o fusiforme: más de dos veces largo que el máximo ancho; simétrico y con base y ápice igualmente redondeados, pero adelgazados o agudos en sus extremos.

2. Barrilete: base plana o cuasiplana, a menudo amplia, máximo diámetro entre los $3/5$ y $4/5$ de longitud del huevo; con la mitad inferior con diámetro igual o subigual, a manera de un barril grande y amplio (cuasicúbico en su mitad inferior o más).

3. Espicular acuminado: la mitad inferior con base obtusa y alcanzando el máximo diámetro hacia la mitad de la longitud; se estrecha más en la mitad superior, constriñéndose aún más a partir de los ejes cortos, terminando el ápice ligeramente truncado o en punta.

4. Globular, meloniforme o semiesférico: como un elipsoide donde el largo es entre una y dos veces el máximo diámetro del ancho; la base y el ápice son obtusos, redondeados.

Discusión

Hay muy pocos trabajos sobre morfología del corion en Pieridae (Eitschberger, 1983) y éstos no se han efectuado con el suficiente detalle para extraer información de relevancia taxonómica. La gran mayoría de los trabajos son muy generales en la descripción morfológica del corion de los Pieridae (mencionando que son 'fusiformes', con costillas y el color postfertilización); no se conocen estudios comparativos en especies de Dismorphiinae respecto al estado oval. En el género paleártico *Leptidea* los estudios tendientes a descubrir su filogenia han estado centrados en algunos de los caracteres del adulto y moleculares (Martin *et al.*, 2003; Mazel, 2005). En

Dismorphiini, sólo los géneros *Dismorphia* y *Enantia*, en particular *D. amphiona* y *Enantia* grupo *jethys*, han recibido atención en este aspecto (Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Llorente-Bousquets, 1984; Torres-Bauzá, 1991).

Los dibujos de Korshunov (2002: 201) son de los pocos que ilustran distintos tipos de huevo en Pieridae paleárticos. En éstos se advierte que el único huevo realmente fusiforme es el de *Colias hyale* y cercanamente el de *Leptidea sinapis*; el resto son ovoidales o en barrilete, pero todos semitruncados y no acuminados (*Aporia*, *Pieris*, *Anthocharis* y *Gonepteryx*). Esto contrasta con la descripción de Ackery *et al.* (1999: 280): "Pierid eggs are spindle-shaped and ribbed, and often white, yellow, orange or red". Los datos de forma y color reunidos hasta ahora en Dismorphiini, y otros en la literatura, amplían notablemente la diagnosis esquemática de estos autores.

Las ilustraciones de Korshunov (2002) también muestran, en una de sus vistas, que se ha enfatizado en la forma de huso (fusiforme), porque los 'huevos', si son vistos desde arriba, aparecen adelgazados hacia la punta, aunque esto no ocurre en su base. El adelgazamiento apical del corion, al parecer, está muy generalizado entre las especies de Pieridae. Según Stearn (1993: 313), *fusiformis* implica adelgazado en ambos extremos. Por lo tanto la aplicación de fusiforme ha sido incorrecta en numerosos casos. La apariencia, más que el estudio detallado, ha llevado a esa aplicación.

Por otra parte, de Korshunov (2002) también se puede deducir que algunos autores advierten solo la presencia y número de ejes o 'costillas' longitudinales pero dan poca importancia al número de costillas verdaderas *v. gr.* Young (1972: 166) & Braby (2004: 18). Una descripción más precisa de los huevos desde una vista superior es la de (Eitschberger, 1983); no obstante reconoce esencialmente el número de ejes longitudinales al referirse a Coutsis (1970) y otros. Preferimos distinguir como ejes longitudinales (cortos y largos) de las costillas, que además se disponen horizontalmente, por el mayor grosor de los primeros.

Éste es el primer trabajo que efectúa una investigación detallada de los huevecillos en más de un género de la subfamilia y tal vez la 'novedad' del método (material fresco más tinción) ha hecho posible la investigación. Advertimos que el método es muy simple y puede aprovecharse para investigar la morfología del abdomen (interna y externa), entre otros las proporciones entre los segmentos, que pueden tener significado genérico (Llorente-Bousquets & Castro *in prep.*). Además es una forma de obtener material fresco para estudiar genitales femeninos,

pues las técnicas a partir de material de museo son bastante complicadas y difíciles. Por otra parte, el estudio de la reproducción en los Dismorphiinae hace necesario obtener este tipo de materiales para estudiar las ovarias y la maduración de los huevos. Aunque el propósito de este trabajo tiene fines taxonómicos, parece importante señalar que estudios ontogénicos del embrión y del corion, relaciones entre sus estructuras y fisiología, así como el papel adaptativo que pueden jugar distintas formas coriónicas en ambientes diferentes, pueden ser nuevas avenidas de investigación, indispensables para mejores interpretaciones que las que aquí se realizan.

Es importante resaltar que la ausencia de este tipo de estudios del corion en 'huevos' de Dismorphiini no se habían ejecutado, porque las especies de este grupo a menudo llegan a ser bastante escasas en la naturaleza, en especial algunas especies. Además de ello, las hembras casi siempre son más raramente vistas que los machos. Tal situación puede deberse por razones de mimetismo batesiano (Rettenmeyer, 1970; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983) y fenómenos de protandria y de selección de hábitat diferencial entre machos y hembras de una misma especie (Llorente-Bousquets, 1984).

Torres-Bauzá (1991) indicó que los trabajos sobre ciclos de vida en *Dismorphia* se reducen a seis citas en la literatura; Le Crom *et al.* (2004) adicionan ilustraciones de otras especies de Dismorphiini. Sin embargo, sólo tres ofrecen datos estructurales de los huevecillos y esto es para dos subespecies de *D. amphione* y la especie próxima *D. spio* de Panamá, México y Puerto Rico respectivamente: *D. a. beroe*, *D. a. lupita* y *D. spio* (Aiello, 1980; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Torres-Bauzá, 1991). En este trabajo se agrega *D. a. discrepans* del Ecuador.

Las cuatro poblaciones subespecíficas coinciden en el número de costillas (transversales en la nomenclatura de Torres-Bauzá, 1991), 30 o 31 costillas en las tres subespecies citadas y en *D. a. discrepans* de 29 a 31. El número de ejes longitudinales (cortos y largos, o 'costillas' longitudinales en la terminología de Torres-Bauzá, 1991) coincide con *D. a. beroe* y *D. spio*; igualmente la longitud del huevo está en el intervalo de coincidencia señalado por los autores citados; así mismo con el color verde y la distancia de los ejes cortos al área micropilar. El único caso divergente es el de *D. a. lupita* pues el número de costillas es de 12 y el color al tiempo de la oviposición es lila suave, observaciones que habrían de repetirse en material fresco. La gran mayoría de los huevos de Dismorphiinae cambia a un color marfil o perlado,

poco después de su oviposición, y más adelante a amarillo o verde pardo según sea el color de la larva de primer estadio. En la literatura, con frecuencia se refieren estos colores que son constantes interespecífica e intergenéricamente y son cambios constantes en huevos ya fertilizados con colores distintos en su origen, aunque hay excepciones (ver descripción en *Moschoneura*). Con la fertilización el color original cambia.

Lo que parecen indicar estos resultados y comparaciones es que la búsqueda de material fresco: hembras recién recolectadas y diseccionadas al microscopio, debe ser la norma en estos estudios, para evitar la confusión que generan los cambios por la fertilización ovárica.

Por otra parte, es importante destacar que el color original en los huevos puede ser de valor específico o subespecífico, pero los matices hay que ofrecerlos con precisión de acuerdo a catálogo de referencia. Nosotros ocupamos uno de los más conocidos en ornitología, porque se adecuó a la naturaleza de la investigación; lo que otros catálogos no hacían.

Una comparación equivalente entre *D. zalea oreas* estudiada por Young (1972) y *D. z. abilene* estudiada aquí no es posible por la insuficiencia de datos y la posibilidad de que Young haya confundido los huevos con *D. crisia virgo*.

A partir del caso de *D. amphione* y *D. spio* (muy próxima a la primera) de lugares tan distantes como Puerto Rico, noroeste de México, Panamá y oeste de Ecuador; en que se advierte constancia en el número de costillas, distancia de ejes cortos al micropilo, forma, tamaño promedio y promedio de longitud/anchura y fórmula de simetría, posiblemente indique valor taxonómico para agrupar proximidad genealógica. Se podría argüir que eso no pasa en otras especies y subespecies, como es el caso aquí de *E. lina* spp. Al parecer éste sería un caso atípico, pues el examen de genitales femeninos y masculinos en varias subespecies de la putativa *E. lina* indican que tal vez se está comprendiendo un conjunto de especies crípticas, donde es indispensable un examen más profundo, variado y cuidadoso de sus caracteres. Algo similar ya ha pasado en el género *Enantia* (especies amarillo-naranjas) hace dos décadas y media cuando con una síntesis prematura Lamas (1979, 2004b) ubicó en un especie politípica lo que hoy se trata cuando menos de cinco especies reunidas en dos o tres grupos en distintas subregiones del Neotrópico (Lamas, 2004a), de acuerdo con los principios morfológicos, sistemáticos y biogeográficos planteados por Llorente-Bousquets (1984). Sin embargo, hasta ahora solo estamos reuniendo la evidencia para demos-

trar el caso del complejo lina, en el cual los huevos también parecen ser indicación; al igual como ocurrió en el complejo jethys (Llorente-Bousquets, 1984). Mucho trabajo de campo y comparación esperan para solucionar este problema (Lamas, 2004b; Llorente-Bousquets & Castro, 2004b). Si se probara la conformación del complejo lina por varias especies, sería un caso más de la actitud 'lumper' (Mayr, Linsley & Usinger, 1953) que prevalece en varias partes del catálogo editado por Lamas (2004a), al usar de modo extremo el concepto de especie politípica en ausencia de evidencia (Llorente-Bousquets, 1984) para proponer tales hipótesis.

Llorente-Bousquets & Garcés (1983) & Llorente-Bousquets (1984) destacaron algunos caracteres del huevo en los Dismorphiinae que prometían ser de valor taxonómico, entre ellos citaron: forma del huevo, número de ejes longitudinales (cortos y largos) y su diferenciación, número de costillas y el tamaño, considerando longitud y máximo diámetro de anchura, además del color. Este estudio demuestra que en efecto son de importancia; sin embargo se hace necesario precisar las distintas formas, que no es solo una como se cita en la literatura (fusiforme o 'spindle-shaped'). La condición fusiforme puede incluir tres posibles subcategorías según sean las bases y ápices, según cómo y dónde se alcance el adelgazamiento apical, y hasta que nivel o proporción del largo se mantenga ese diámetro máximo o submáximo en el corion. La amplitud y convexidad de la base, el acentuamiento de la reducción del diámetro hacia el área apical, y si éste acaba en punta (plano o convexo) o si es ligeramente truncado, parecen ser de valor en sí mismos. De este modo 'fusiforme' a lo más podría considerarse una condición generalizada. Cabe mencionar que la forma de huevos globulares o meloniformes (Stearn, 1993) en Dismorphiini rompe con tal generalización. Este hallazgo y las fotografías de *Pieris* de Eitschberger (1983), que muestran un especie de corona en el borde del área micropilar para algunas especies, o la convergencia de ejes cortos que terminan después en el área micropilar, condiciones que no se han visto en Dismorphiini, plantean una exploración mayor en los Pieridae. En las especies de *Pieris* ya se observa una base amplia en la mitad inferior del huevo (Eitschberger, 1983: 579, figs.), lo cual también rompe con la condición fusiforme con la que se describen los huevos de Pieridae.

A pesar que el número de ejes longitudinales parecen diagnosticar algunos grupos de especies *v. gr.* *D. lua* y *D. lewyi*, no se aplica a muchos casos. Se podría reconocer que no son números precisos de ejes, y que la diferenciación y secuencia de cortos y largos (en el corion) se presta

a distintas fórmulas, las que aquí se han consignado y de las cuales aún no es posible su uso como carácter diagnóstico. No obstante, se han destacado tres condiciones generales: asimetría, simetría radial y simetría bilateral.

La posible función de los ejes cortos indicada por Torres-Bauzá (1991), hacen pensar que este carácter es bastante plástico, pues podría estar ligado a adaptaciones de distintas condiciones de temperatura y humedad que el corion debe soportar para proteger al huevo y al embrión. Sin embargo, aún en especies de amplia distribución como *D. amphione* hay relativa constancia (Torres-Bauzá, 1991), mientras que en otras de distribución estenotópica presentan mayor variación. Por ello es necesario explorar estadísticamente este carácter y por ahora solo mantenerlo como variación individual y tal vez poblacional.

Respecto al tamaño del huevo (corion) es importante mencionar que este varía en una misma población geográfica para especies como *D. spio* (Torres-Bauzá, 1991); sin embargo, es más constante en la proporción largo/ ancho máximo. Por ende se recomienda tomar esta medida para hacer comparaciones, más que el largo o el ancho independientemente.

Del recuento histórico de Brady *et al.* (2006), se advierte que los caracteres de estados juveniles, particularmente huevos, en la práctica son muy escasos y han sido olvidados en su uso para el análisis de las relaciones filogenéticas. Aunque lo mismo ocurre con otros sistemas de caracteres (Ackery *et al.*, 1999). No obstante estos autores y Wahlberg & Nylin (2003) indican la necesidad de estudiar estados juveniles para resolver (apoyar o refutar) los patrones genealógicos propuestos hasta ahora. Por ende consideramos que este estudio se encamina a tal búsqueda, pues los caracteres del corion y sus tendencias evolutivas han sido poco estudiadas. Asimismo otros caracteres que los autores de este trabajo han adelantado: organitos antenales, androconias alares, genitales masculinos y femeninos, segmentos abdominales y varios aspectos de la venación alar.

Pseudopieris presentó de 8 a 10 ejes longitudinales y 55 a 68 costillas, mientras que *Moschoneura* ocho ejes longitudinales y 36 a 39 costillas. No hay semejanza coriónica entre estos géneros excepto en la forma de los huevos. *Pseudopieris* presenta simetría coriónica de los tres tipos (asimetría, radial y bilateral) mientras que en *Moschoneura* siempre fue bilateral.

Por lo pronto, con los datos reunidos en este trabajo, no es posible apoyar la relaciones intergenéricas resultado del análisis de Brady *et al.* (2006). Otros caracteres como los

sulci y sedas de las antenas (Castro & Llorente-Bousquets, en prep.), así como caracteres alares y genitales no acercan a *Pseudopieris* y *Moschoneura*. El primero es un género más cercano a *Enantia* (pigmentos y androconias) y con un gran número de especializaciones (*sulci*), que los acerca a *Dismorphia* pero no a *Moschoneura*. *Pseudopieris* posiblemente constituye una subtribu hermana del resto de los géneros de Dismorphiini de acuerdo con los cinco cladogramas obtenidos por Castro (2005).

Las relaciones *Enantia* y *Patia* planteadas por Braby *et al.* (2006) son igualmente controversiales con lo que nosotros hemos hallado: Llorente-Bousquets (1984) mostró que el número de *sulci* es completamente distinto en *Patia* (13-15) respecto al resto de los géneros Dismorphiini (7-9). Castro (2005) & Castro Llorente-Bousquets (en prep.) han comprobado esto en dos especies de *Patia*, pero también advierten similitud al compartir gran número de *pseudosulci* (Llorente-Bousquets & Castro, 2004a); no obstante, los *sulci* de *Enantia* son muy poco diferenciados en comparación con los de *Patia*, que se acercan más a los de *Dismorphia*.

La búsqueda de evidencia adicional a la reunida por Klots (1933), Ehrlich (1958) y otros para el descubrimiento de la genealogía de los Pieridae continúa avanzando, por lo que hacer afirmaciones como la que hacen Braby *et al.* (2006): "Our study represents the first rigorous phylogenetic analysis of the Pieridae, and indeed the first comprehensive phylogenetic study of a higher butterfly taxon at the familial level to date", por demás resulta anacrónica en el sentido de historia de la ciencia, pues los estudios de Klots y Ehrlich representaron lo mismo para su época y condiciones.

Aún faltan por examinar varios sistemas de caracteres e interpretarlos, así como contrastarlos con las hipótesis hasta ahora planteadas. Se trata de sistemas que comprenden caracteres relativamente complejos, algunos ultraestructurales y de estadios juveniles, que nos permitirán comparar los resultados alcanzados por los autores citados. El trabajo de Braby *et al.* (2006) constituye un avance extraordinario que muestra multitud de hipótesis sistemáticas y biogeográficas en los Pieridae, que deberían reexaminarse a la luz de evidencia o métodos nuevos.

Agradecimientos

Han sido muchas las instituciones y personas que nos han dado facilidades y ayuda en campo y gabinete para avanzar en nuestros estudios de Dismorphiini: Colciencias, PUCE, Fundación Otonga, DGAPA- UNAM y CONACyT y, en especial, el Instituto de Ciencias Natura-

les de la Universidad Nacional de Colombia. En el trabajo de campo fue muy importante el apoyo de John Jairo Arias, Diego Tobar, Luis Miguel Constantino, Nicolás Peláez, Curtis Callahan, Armando Luis, Carmen Pozo, los hermanos Tapia (Ítalo, Eliceo y Queti), Jean François Lecrom, Germán Amat, Fernanda Salazar, Walter Winhard, Giovanni Onore, Gerardo Lamas, Ángel Viloria, Daniela Campuzano y Pierina Oña. Todos ellos participaron en una o más exploraciones en Colombia, Ecuador o Perú. Los dibujos de Edgar Palacio y el empeño por la precisión y exactitud de los rasgos de los huevos han sido cruciales en este trabajo. Gonzalo Andrade y Jaime Uribe del ICN permitieron el uso de instalaciones, microscopios y cámara fotográfica, los que facilitaron el trabajo de disección y estudio. Con gran gratitud Jorge Llorente expresa su reconocimiento a Gonzalo Andrade y Jaime Aguirre que gestionaron su estancia en el Instituto de Ciencias Naturales de la UNAL. Arthur Shapiro nos suministró el trabajo de Eitschberger y Anita Hoffmann nos lo tradujo, gracias a ambos. Isabel Vargas fue solícita en la bibliografía sobre el tema.

Bibliografía

- Ackery, P. R., R. de Jong & R. I. Vane-Wright. 1999. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea, pp. 263-300. In: *Lepidoptera. moths and butterflies Vol. 1: Evolution, systematics, and biogeography. Vol. IV Part. 35 (Arthropoda: Insecta)*. N. P. Kristensen (Ed.). *Handbook of Zoology* (Maximilian Fischer, Ed.). Walter de Gruyter. Nueva York.
- Aiello, A. 1980. Life history of *Dismorphia amphiona beroe* (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphiinae) in Panama. *Psyche*, 87 (3-4): 171-175.
- Bates, H. W. 1864. New species of butterflies from Guatemala and Panama, collected by Osbert Salvin and F. du Cane Godman. *Entomologist's Monthly Magazine*, 1(1): 1-6.
- Boisduval, J. B. 1836. *Suites à Buffon. Histoire naturelle des insectes. Spécies général des Lépidoptères*. Roret, Paris.
- Braby, M. F. 2004. *The complete field guide to butterflies of Australia*. CSIRO Publ. Collingwood.
- _____, R. Vila & N. Pierce. 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 147: 239-275.
- Brown, F. M. 1944. Notes on Mexican butterflies II. Pieridae. *Journal of the New York Entomological Society*, 52(1): 99-119.
- Castro, J. G. 2005. Estudio de caracteres micromorfológicos en mazas antenales de los géneros de Dismorphiini (Pieridae: Dismorphiinae) y su uso en análisis filogenético. Tesis Maestría en Ciencias Biológicas. Fac. Ciencias. UNAM. 164 p.
- Coolidge, K. R. & E. J. Newcomer. 1908. The life-history of *Pontia castoria* Reakirt. *Entomological News*, 19: 314-315.

- Costa, C., S. Ide & C. E. Simonka. 2006. *Insetos imaturos: metamorfose e identificação*. Holos Editora. Riberão Preto. 249 p.
- Coutsis, J. G. 1970. Description of the egg and larva of *Pieris krueperi* Staudinger. *Entomologist*, **103**: 75-76.
- Downey, J. C. & A. C. Allyn. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **34**(2): 133-145.
- _____ & A. C. Allyn. 1984. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. *Bulletin of the Allyn Museum*, **84**: 1-44.
- Ehrlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, **39**(8): 305-370.
- Eitschberger, U. 1983. Systematische Untersuchungen am *Pieris napi-bryoniae*-Komplex (s. l.) (Lepidoptera, Pieridae). vol. 1, 504 p.; vol. 2, 601 p. Markleuthen, Alemania.
- Felder, C. & R. Felder. 1861. Lepidoptera nova Columbiae. *Wiener entomologische Monatschrift*, **5**(3): 72-87.
- García-Barros, E. 1992. Evidence for geographic variation of egg size and fecundity in a Satyrine butterfly, *Hipparchia senile* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae-Satyrinae). *Graellsia*, **48**: 45-52.
- . 2000a. Body size, egg size, and their interspecific relationships with the ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**: 251-284.
- . 2000b. Egg size in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a summary of data. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **35**: 90-136.
- & J. Martín. 1995. The eggs of the European satyrine butterflies (Nymphalidae): external morphology and its use in systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **115**: 73-115.
- & M. L. Munguira. 1997. Uncertain Branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, **61**: 201-221.
- Godman, E. D. & O. Salvin. 1879-1901. *Biologia Centrali-Americana. Lepidoptera-Rhopalocera*. Dulau & Co. Bernard Quaritch. Londres.
- Henriksen, H. J. & I. Kreutzer. 1982. *The butterflies of Scandinavia in nature*. Skandinavisk Bogforlag, Odense.
- Hinton, H. E. 1981. *Biology of insect eggs: 3 volumes*. Pergamon, Oxford.
- Hoffmann, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, **11**(2): 639-739.
- Johanson, B. 1763. *Centuria insectorum rariorum*. Upsala. 32 p.
- Kambysellis, M. P., L. Margaritis & E. M. Craddock. 1999. Egg coverings, insects, pp. 971-990 In: *Encyclopedia of Reproduction*, Vol. I. Academic Press. Nueva York.
- Klots, A. B. 1933. A generic revision of the Pieridae together with a study of the male genitalia. *Entomologica Americana*, **12**(3-4): 139-242 + 13 láms.
- Korshunov, Y. P. 2002. Bulavousye cheshchekrylye severnoj Azii [Mariposas del este de Asia del norte]. KMK press. Moscú. 425 p.
- Kristensen, N. P. 1975. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung*, **14** (1976): 25-33.
- Lamas, G. M. 1979. Los Dismorphiinae (Pieridae) de México. América Central y las Antillas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, **5**(1): 3-37.
- (Ed.). 2004a. Checklist: Part 4A, Hesperioidea-Papilionoidea. Vol. 5A, Part 4A, pp. 439. In: *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera (J. B. Heppner, ed.).
- . 2004b. Twenty-five new Neotropical Dismorphiinae (Lepidoptera: Pieridae). *Revista Peruana de Entomología*, **44**: 17-38.
- Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis Sistemática y Biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial al género *Enantia* Hübner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomologica Mexicana*, **58**: 1-207.
- & A. R. Garcés. 1983. Notas sobre *Dismorphia amphiona lupita* Lamas (Lepidoptera: Pieridae) y observaciones sobre algunos complejos miméticos en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, **8** (2): 27-39.
- & J. Castro. 2004a. Subfamilia Dismorphiinae Schatz, 1886, pp. 14-16. In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- & J. Castro. 2004b. Genero *Enantia* Hübner [1819], pp. 36-39. In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- & J. F. Lecrom. 2004. Familia Pieridae Swainson, 1820, pp. 11-14 In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- Margaritis, L. H. 1985. Structure and physiology of the eggshell, pp. 153-230 In: *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Vol. I (G. A. Kerkut & L. I. Gilbert, Eds.). Pergamon, Nueva York.
- & M. Mazzini. 1998. Structure of the egg, pp. 995-1037. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. IIC, Insecta. Wiley-Liss. Nueva York.
- Martin, J. F., A. Gilles & H. Descimon. 2003. Species concepts and sibling species: the case of *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali* (Lepidoptera) pp. 459-476. In: *Butterflies ecology and evolution taking flight*. CL. Boggs, W. B. Watt & P. R. Ehlich, eds. University of Chicago Press. Chicago.
- Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger. 1953. *Methods and principles of Systematic Zoology*. McGrawHill. Nueva York. 328 p.
- Mazel, R. 2005. Éléments de phylogénie dans le genre *Leptidea* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Pieridae, Dismorphiinae). *Revue Association Roussillonaise d'Entomologie*, **14**(3): 98-111.
- Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphaliden raupen. Versuch eines natürlichen systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)* **1**(3/4): 417-678.

- Rettenmeyer, C. W.** 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, **15**: 43-74.
- Ridgway, R.** 1912. *Color standards and color nomenclature* 43 pp + 53 pls. Published by the author. Washington, D. C.
- Stearn, W. T.** 1993. *Botanical Latin: History, grammar, syntax, terminology and vocabulary*. David & Charles Publs. Devon.
- Talbot, G.** 1932. Pieridae. *Lepidopterorum Catalogus*, **32(53)**: 1-320.
- Torres-Bauzá, J. A.** 1991. Biología de *Dismorphia spio* (Godart) en Puerto Rico (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphiinae). *Caribbean Journal of Science*, **27** (1-2): 35-45.
- Torres-Bauzá, J. A.** 1999. Ciclo de vida de *Eurema leuce antillarum* Hall (Lepidoptera: Pieridae) en Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, **35** (3-4): 195-200.
- Wahlberg, N. & S. Nylin.** 2003. Morphology versus molecules: resolution of the positions of *Nymphalis*, *Polygonia* and related genera (Lepidoptera: Nymphalidae). *Cladistics*, **19**: 213-223.
- Yoshimoto, H.** 2000. Wood whites (Pieridae), the most primitive pierids? *Butterflies*, **26**: 52-59.
- Young, A. M.** 1972. Notes on the life cycle and natural history of *Dismorphia virgo* (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphinae) in Costa Rica. *Psyche*, **79** (1): 165-178.

Recibido el 16 de noviembre de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de enero de 2007

UN NUEVO CASO DE ALERTA SOBRE POSIBLE AMENAZA A UNA FAUNA NATIVA DE ANFIBIOS EN COLOMBIA: PRIMER REPORTE DE LA RANA TORO (*LITHOBATES CATESBEIANUS*) EN LA SABANA DE BOGOTÁ

por

John Jairo Mueses-Cisneros & Gustavo Ballén*

Resumen

Mueses-Cisneros, J.J. & G. Ballén. Un nuevo caso de alerta sobre posible amenaza a una fauna nativa de anfibios en Colombia: Primer reporte de la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) en la Sabana de Bogotá. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 165-166, 2007. ISSN 0370-3908.

Se reportan por primera vez dos ejemplares de rana toro (*Lithobates catesbeianus*) en dos sitios distintos de Bogotá. Conociendo el efecto devastador que ha ocasionado esta especie a las poblaciones nativas de anfibios donde ha sido introducida, se alerta sobre el posible peligro que pueden correr las especies de anfibios de la Sabana de Bogotá si no se tiene un control sobre el manejo y comercio de esta especie.

Palabras clave: Rana toro, Bogotá, especie introducida, conservación.

Abstract

Two specimens of bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in two different localities of Bogotá are reported. Knowing the devastating effect that this species produces to the native populations of amphibians where it is introduced, we warn of the possible danger that the species of amphibians of the Sabana of Bogotá can suffer if no controls on the management and trade of this species are done.

Key words: Bullfrog, Bogotá, introduced species, conservation.

* Laboratorio de anfibios, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Correo electrónico: jjmueses@gmail.com; gaballench@gmail.com

Veinte años después de la introducción de la rana toro en Colombia, *Lithobates catesbeianus* ha sido reportada en los departamentos de Antioquia, Caldas, Cundinamarca, Sucre, Tolima, Valle del Cauca (**Rueda-Almonacid** 2000) y recientemente **Lynch** (2005) reportó el caso de posible amenaza para la fauna nativa del este de los andes colombianos, al encontrar dos renacuajos de rana toro en un charco en los alrededores de Santa María Boyacá.

Tan sólo tres meses después de publicado el último reporte de rana toro, el 30 de marzo de 2006 hemos colectado una hembra adulta de *L. catesbeianus* (ICN 53280) de 160,2 milímetros LRC (Longitud Rostro Cloaca) en un charco de 440 m² de área, localizado detrás del departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia. Posterior a la captura, seis muestreos adicionales tanto diurnos como nocturnos fueron realizados en el lapso de un mes, pero únicamente se capturaron adultos y renacuajos de *Dendropsophus labialis*, lo cual nos permite concluir que no existe una población establecida de *L. catesbeianus* en esta localidad y que por el contrario, fue un sólo el ejemplar liberado.

Hasta el momento estamos convencidos que este ejemplar llegó hasta el charco únicamente con la ayuda de una persona que produjo su liberación; quizá llegando primero hasta el departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia en donde continuamente se requieren de anuros para realizar prácticas introductorias de anatomía o fisiología de anfibios, pudo ser traída de algún lugar aledaño a Bogotá como El Alto de Chinauta o Melgar en donde ha sido reportada la especie (**Rueda-Almonacid** 2000) o tal vez el ejemplar fue obtenido en una de las tiendas de mascotas y finalmente liberado en el charco, pero ninguna de estas posibilidades ha sido comprobada.

Para conocer qué tan fácil es la comercialización de rana toro en Bogotá, hemos visitado 36 tiendas de mascotas ubicadas en la carrera 14 entre calles 52 y 57 y 15 locales de mascotas en la plaza de mercado del Barrio El Restrepo. En el primer sector en una de las 36 tiendas es posible obtener adultos a 10.000 pesos colombianos y renacuajos a 3.000 pesos, mientras que en los 15 locales visitados en el Barrio El Restrepo es posible conseguir renacuajos de rana toro desde 3.000 pesos. Adicionalmente en el primer lugar, al preguntar sobre el sitio de procedencia de los individuos que comercializan, los vendedores dicen traerlos del llano (departamento del Meta), pero hasta el momento no se ha comprobado este reporte.

Dos y medio meses después de la captura de este individuo recibimos en el laboratorio de anfibios del Instituto de Ciencias Naturales, una hembra adulta de 122,4

milímetros LRC (ICN 53281), colectada por Marco Fidel Rocha el 9 de junio de 2006 en un parqueadero del Aeropuerto El Dorado. La rana fue encontrada a las 3:00 pm al pie de un árbol junto al parqueadero de la DIAN, muy cerca del maletero del muelle internacional.

Independientemente de cuáles sean las razones por las cuales los dos ejemplares llegaron a la Sabana de Bogotá, el haberlos encontrado es preocupante pues sin realizar una búsqueda intencional hemos obtenido el reporte de dos registros en menos de tres meses. Lo anterior nos lleva a alertar a los encargados de las prácticas académicas, para que los especímenes que no utilizan no sean liberados en cualquier sitio; así como a las autoridades ambientales locales para que prohíban la venta y/o comercialización de rana toro y controlen la movilización de esta especie en los puertos aéreos y terrestres. Además es necesario realizar búsquedas intencionales exhaustivas en los humedales de Bogotá, principalmente en aquellos cercanos al aeropuerto El Dorado para descartar la existencia de posibles poblaciones de rana toro.

Hasta el momento *L. catesbeianus* ha ocasionado un efecto devastador sobre las especies nativas principalmente de anfibios y peces en aquellas localidades donde ha sido liberada (**Daza Vaca & Castro Herrera** 2000); por esta razón, cualquier nuevo reporte de rana toro constituye una alerta de posible amenaza especialmente para las especies locales de anfibios.

Agradecimientos

A Sandy Arroyo, Herón Romero, Diana Patricia Fernández y Marcela Celis por su ayuda en la colecta del primer ejemplar. A Marco Fidel Rocha y a Lady Rocha por la captura del segundo ejemplar y por la información suministrada.

Bibliografía

- Daza Vaca, J. D. & F. Castro Herrera.** 2000 ["1999"]. Hábitos alimenticios de la Rana toro (*Lithobates catesbeianus*) Anura: Ranidae, en el Valle del Cauca, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **23** (suplemento especial): 265-274.
- Lynch, J. D.** 2005. An alert concerning a possible threat to the amphibian fauna east of the Andes: Discovery of the American Bullfrog in eastern Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **29** (113): 589-590.
- Rueda Almonacid, J. V.** 2000 ["1999"]. Situación actual y problemática generada por la introducción de "Rana toro" a Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **23** (suplemento especial): 367-393.

Recibido el 22 de junio de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de enero de 2007

SOME CONSIDERATIONS ON THE *EX-SITU* MANAGEMENT AND CARE OF GLASSFROG EGG MASSES AND TADPOLES (ANURA: CENTROLENIDAE)

by

Marco Rada^{1,2}, Santiago J. Sánchez-Pacheco¹ & Álvaro Andrés Velásquez-Álvarez¹

Resumen

Rada, M., S.J. Sánchez-Pacheco & A.A. Velásquez-Álvarez: Some Considerations on the ex-situ management and care of glassfrog egg masses and tadpoles (Anura: Centrolenidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 167-170, 2007. ISSN 0370-3908.

Se presentan datos relacionados con el mantenimiento, crecimiento y diferenciación de las larvas de anuros de la familia Centrolenidae en condiciones controladas. Se discute la importancia de llevar a cabo este tipo de procesos como herramienta útil en la descripción y comparación de las larvas de los centrolénidos.

Palabras clave: Centrolenidae, manejo *ex-situ*, postura, renacuajos.

Abstract

A methodology is presented for the captive management of anuran larvae of the family Centrolenidae under controlled conditions. The importance to make and enhance this process as a useful tool to describe and compare centrolenid larvae is discussed.

Key words: Centrolenidae, egg mass, *ex-situ* management, tadpoles.

Introduction

One of the tools used in the description of larvae of anurans of the family Centrolenidae has been the

management of egg masses in the laboratory (e.g. **Hoffman**, 2004). However, published details on the proper procedures for captive management of the eggs and tadpoles are scant. Few studies have reported aspects on the

¹ Anfibios y Reptiles, Conservación Internacional-Colombia & Laboratorio de Herpetología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., Colombia.

² Corresponding author: radamarco@hotmail.com

centrolenid larvae care and management under controlled ex-situ conditions. **Villa & Valerio** (1982) highlighted the importance of maintaining a constant water flow. **Hoffman** (2004) presented similar conclusions, and described how a continuous change of water and the use of materials from the collection site were fundamental in completing metamorphosis in *Cochranella pulverata*. Although **Villa & Valerio** (1982) and **Hoffman** (2004) mentioned several management conditions, they do not report a specific methodology. Authors have not paid the necessary attention to include details on the methodology of their studies, despite mentioning that the animals were held in ex-situ conditions.

Herein we present some simple, low-cost procedures for the care and captive management of Glassfrog egg masses and tadpoles, from the moment of collection to the emergence of froglets, including details on the basic controlled conditions of the enclosures where the tadpoles are raised.

Collection of postures and their transportation

We suggest collecting various egg masses, including the entire leaf where the mass is found, as well as the male that is taking care of them, in order to determine the species. The eggs should preferably be in an early developmental stage, when the size of the yolk is greater than of the embryo. If they are found in a more advanced state, the movement during transportation can cause them to hatch prematurely and die. The egg masses should be placed in a plastic bag (30 x 20 cm approx.) and spray with water from the stream where the nests were found. Extreme care should be taken in order to avoid contact between the sides of the bag and the egg masses during transportation. Before placing the egg mass in the bag, it is important to take notes of the following characteristics of the egg masses: 1) location of the egg mass (e.g., on the top, underside, or tip of a leaf), 2) height of the egg mass over the water, 3) type of vegetation where the eggs masses are deposited, 4) color of the egg mass (e.g. dark or light eggs, green or white masses), 5) description of the general shape of the egg mass (eg., globular or one-layered), 6) number of masses and the number eggs in each, and 7) position and location of the male with respect to the egg mass.

Appropriate aquaria (Figure 1).

All aquaria should be at least 25 cm in length and 40 cm in width and fitted with certain basic implements, which are as follows (These supplies are easily found in pet stores):

An air motor that generates the necessary oxygen for tadpoles, as well as creating a small but constant flow of water. The inclusion of two or three pieces of finely porous glass (10 x 10 cm) can facilitate the attachment of algae onto their surface. A small sample of algae can easily grow and constitute a source of food for the tadpoles. If possible, the algae should be obtained at the same site of the egg masses, and can be collected by scraping the surfaces of rocks submerged in the stream. Fish food can be sprinkled in the aquarium before adding water. A water filter keeps the water clean and provides additional flow. A chlorine eliminator will remove the chlorine commonly found in water when it is processed for human use. A few drops of alcian blue in the water will prevent the growth of bacteria and fungi; however, the quantity should be much less than that used for fish in order to allow algae growth (1 drop per 8 gallons is recommended). An aquarium lid or canopy should cover the enclosure completely while at the same time allowing for feeding activities. A thermometer that allows the monitoring of ambient temperature within the aquaria. In some cases the following optional equipment is also useful: A pH monitor and a thermostat. The latter will be useful to increase the temperature of the aquarium in cases where egg masses are from areas with higher temperatures than the ex-situ environmental. In contrast, if the egg masses are from areas with lower temperatures than the ex-situ environment, it is recommended to use a mechanism to cool the water. In both cases, the key is to replicate the temperature conditions of the collection place to prevent mortality.

Centrolenid larvae will look for refuge under substrates in the bottom of the aquarium. While in nature larvae are often found in leaf litter or mud at the bottom of streams; stones of various sizes or sand are more useful in an artifi-



Figure 1. Illustration depicting an appropriate aquarium set up and environment for the care and management of centrolenid egg masses and tadpoles.

cial environment to maintain clean water and control of the aquarium conditions.

Location of aquaria and egg masses

Aquaria should be located where they receive natural light but not direct sun light, which will help algae growth. The egg masses are carefully attached to the aquarium lid, using string to secure the leaf to the lid, so that the eggs hang vertically. It is important to recreate the position in which the egg mass was found, whether on the top or underside of the leaf and take care that the mass does not receive direct sunlight. The egg mass must remain moist, which can be achieved by spraying water. Egg masses are sensitive to fungi, thus extreme care should be taken to avoid contamination, especially by reducing handling (McDiarmid & Altig, 1999).

Care and management of tadpoles

It must be kept in mind that constant changes of water are important for the maintenance of the centrolenid tadpoles environment (Villa & Valerio 1982; Hoffman, 2004). The changes of water allow elimination of waste that is not captured by the filter, offers additional oxygen, and keeps the water pH around neutral values. We suggest changing the water once or twice a week. Water, either from rain or tap, should be set aside for at least one or two days before, in order to allow the chlorine to settle.

Tadpoles should be fed once a day with small quantities of fish food (0.3 gr approx.); so as to reduce accumulation of residue in the aquarium and maintain the availability of algae. It is recommended not to change the type of food offered once a food source is established, it could increase the mortality rate. The quantity of food provided should vary with tadpole growth rates, sprinkling at first a fine dust, and later fragments of flakes.

Once tadpoles reach an advanced developmental stages (39 or 40 *sensu* Gosner, 1960), they can be placed in a small plastic container with water and stones or any object that allows froglets to climb. During this stage, and in the absence of the air motor, water should be changed every two days to keep oxygenation. Feeding during this stage continues as before. Metamorphosed juveniles can be moved into a terrarium and the feeding changed to fruit flies or small insects.

Preparation and preservation

In order to develop a detailed study and evaluation of the characteristics and changes during tadpole growth, continuous observation is required. It is recommended to

generate a developmental series by preserving one or two individuals frequently (once or twice a week or every two weeks depending on the number of larvae). Larvae should be euthanized in a 10% formalin solution, and later they should be changed to a new 10% formalin solution for permanent preservation. Larvae must not be crushed in the container vials because it will cause body deformation and poor preservation. Tadpoles from developmental series must be clearly tagged according to the frequency of preservation, and not crushed altogether in a single vial. See McDiarmid & Altig (1999) for more information on tadpole and egg preservation and storage

Comments

Development of larvae in aquaria has been shown to be practical and very useful for those interested in describing larvae that are difficult to observe and to collect in the field or to assign to a given species. The success of the development of the larvae from eggs to juveniles is important because it allows researchers to 1) identify the taxon in question when a parent was not captured, 2) to study certain behavioral aspects at the larval phase, 3) to monitor the development and growth of tadpoles (ontogenetic changes) and 4) to get information on the morphology of the tadpoles for future taxonomic diagnosis and comparisons between species. Its applicability and success depends on the rigor of care and management, which have already been demonstrated by some authors (see Villa & Valerio, 1982; Ibáñez-D. *et al.* 2000; Jaramillo *et al.* 1999; Hoffman, 2004). Unfortunately, those previous studies did not provide the necessary details to allow replication of their methods.

Our study includes six species from high and medium altitude regions of Colombia (*Centrolene buckleyi*, *Centrolene hybrida*, *Cochranella daidalea*, *Cochranella* sp., *Hyalinobatrachium ibama* and *H. colymbiphyllum*), but this method is certainly useful for lowland species. During the learning phase, several errors, including failure in the frequency of water change, changing the type of food during care, inadequate transport, and use of a thermostat too powerful for the aquarium size, were incurred on the management of two species (*C. buckleyi* and *H. colymbiphyllum*), producing the death of specimens.

Continuous observation of the tadpoles is very important during the developmental process. This allows the creation of a temporal record of the changes that occur throughout the care and management of tadpoles (color, ontogenetic change and other characteristics), as well as allowing some insight into certain behavioral patterns which would otherwise be very difficult to observe.

Through experience we have learned to maintain the tadpoles in healthy conditions. This achievement is reflected in the success rate in the growth and differentiation of larvae of three species, with a low mortality rate ($\pm 20\%$) in aquaria where this method has been implemented. An example, with respect of timing of growth and differentiation of tadpoles is the case of *Cochranella daidalea*. We collected a freshly laid egg mass and two weeks elapsed before the larvae hatched (stage 24 *sensu* Gosner, 1960), seven weeks passed from the moment the larvae emerged until they reached stage 26, seven more weeks to observe stage 29, five additional weeks until stage 35 was reached, until the froglet finally emerged after one and a half more months. Obviously, these time periods will vary according to the species, individuals and conditions (*e.g.*, temperature, food and pH), but it is important to remember that it is key to allow the specimens to reach advanced stages of differentiation for a better comparison and description of the tadpoles, a process which requires much time and attention. Descriptions in early stages of development tend to show few differences in characteristics such as the dorsal shape of the body, snout, dorsal and ventral fins and the interorbital distance, not allowing for identification of the larvae of known species.

Acknowledgements

We want to express our gratitude to José Vicente Rueda-Almonacid, John D. Lynch, Ariadne Angulo, Juan Manuel Guayasamín, Diego F. Cisneros-Heredia, Jorge Gualdrón Duarte and Mónica Jiménez for their helpful comments and corrections to this manuscript. Pedro A. Galvis, José Vicente Rueda-Almonacid, César Barbosa, and Julia Günther assisted and actively participated in the collection of egg masses. Diego Rincón and Andrés González-Hernández provided the aquarium illustration.

Conservation International-Colombia, the Fondo para la Acción Ambiental y la Niñez and the Darwin Initiative sponsored some of our field research trips in Colombia (Endanger species program "Jorge Hernández-Camacho", grants CO245-2 & CO 310). The senior author would like to thank Lina Paola Rubio for her unconditional patience and collaboration with the care of specimens during fieldwork. We wish to thank Hannah Stutzman and Nelson Hernando Leguizamo for helping us translate the manuscript.

Literature cited

- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- Hoffman, H. 2004. Description of the previously unknown tadpole of *Hyalinobatrachium pulveratum* (Anura: Centrolenidae). *Rev. Biol. Trop.*, 52(1): 219-228.
- Ibáñez-D., R., F. E. Jaramillo-A. & C. A. Jaramillo-A. 1999. Ampliación del ámbito de distribución y descripción del renacuajo de la rana de cristal *Hyalinobatrachium aureguttatum* (Anura: Centrolenidae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 23 (suplemento especial): 293-298.
- Jaramillo, F. E., C. A. Jaramillo & R. Ibáñez. 2000 "1999". Renacuajo de la rana de cristal *Hyalinobatrachium colymbiphyllum* (Anura: Centrolenidae). *Rev. Biol. Trop.*, 45(2): 867-870.
- McDiarmid, R. W. & R. Altig. 1999. Research; Materials and Techniques. pp. 7 - 23. In: McDiarmid, R. W. and R. Altig (Eds.). *Tadpoles, The Biology of Anuran Larvae*. The Univ. of Chicago Press.
- Villa J. & C. E. Valerio. 1982. Red, white and brown. Preliminary observation on the color of the centrolenid tadpole (Amphibia: Anura: Centrolenidae). *Brenesia*, 19(20): 1-16.

Recibido el 12 de mayo de 2006

Aceptado para su publicación el 17 de febrero de 2007