

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXXVI

SEPTIEMBRE DE 2012

NÚMERO 140

DIRECTORA DE PUBLICACIONES: MARGARITA PEREA DALLOS



CONTENIDO - CONTENTS

Pág.	Pág.
Bioquímica (Biochemistry)	Historia de la Ciencia (History of Science)
Rendimiento y capacidad antioxidante de extractos de <i>Rosmarinus officinalis</i> , <i>Salvia officinalis</i> y <i>Psidium guajava</i> obtenidos con CO ₂ supercrítico	Unos bocetos atribuidos a Francisco Javier Matís (1763-1851)
[Yield and antioxidant capacity of <i>Rosmarinus officinalis</i> , <i>Salvia officinalis</i> and <i>Psidium guajava</i> extracts obtained with supercritical CO ₂]	¿Autenticidad o fraude?
Edwin Alexander Rodríguez, Anderson Julián Arias, Eva Giselle Vásquez, Jairo René Martínez, Elena E. Stashenko305	[Sketches attributed to Francisco Javier Matís (1763-1851). Authenticity or fraud?]
Botánica (Botany)	Santiago Díaz Piedrahita, José Luis Fernández Alonso399
Las especies del género <i>Axonopus</i> (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Brasil	Química (Chemistry)
[The species of the genus <i>Axonopus</i> (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) in Brazil]	Acoplamiento inverso y mapeo de farmacóforo como herramientas para encontrar nuevos blancos farmacológicos de compuestos naturales
Diego Giraldo – Cañas317	[Reverse docking and pharmacophore mapping as tools to find new pharmacological targets for natural compounds]
Fitopatología (Plant Pathology)	Wilson Maldonado Rojas, Katia Noguera Oviedo, Jesús Olivero Verbel411
Etiología de la punta blanca de la cebolla (<i>Allium fistulosum</i> L.) en la Granja Tesorito, Manizales-Caldas	Zoología (Zoology)
[Etiology of onion (<i>Allium fistulosum</i> L.) white tip at the farm Tesorito, Manizales-Caldas]	Studying primates in eastern Colombia: thirty five years of a primatological life
Rocío Alexandra Ortiz-Paz, Carolina González-Cardona, Jairo Castaño-Zapata365	[Investigando primates en el oriente de Colombia: treinta y cinco años de una vida primatológica]
Genética (Genetic)	Thomas R. Deffler421
Caracterización genética de la población <i>ex situ</i> de <i>Crocodylus intermedius</i> presente en Colombia	El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación
[Genetic characterization of <i>Crocodylus intermedius</i> Colombian <i>ex situ</i> population]	[The context of the snakes of Colombia with an analysis of the threats against their conservation]
Laura Carolina Cuervo Alarcón, Consuelo Burbano Montenegro373	John D. Lynch435
Geología (Geology)	Vida Académica
Geología estructural y estratigrafía del área Majayura (Guajira)	Informe presentado por el académico don José A. Lozano, secretario de la corporación, sobre las actividades desarrolladas durante el año académico 2011-2012451
[Structural Geology and Stratigraphy of the Majayura area, Guajira (Colombia)]	Constitución de la Academia
Carlos A. Vargas, Luis A. Montes, Carlos Ortega385	(Members of the Academy)460
	Publicaciones de la Academia
	(Publications of the Academy)463

RENDIMIENTO Y CAPACIDAD ANTIOXIDANTE DE EXTRACTOS DE *ROSMARINUS OFFICINALIS*, *SALVIA OFFICINALIS* Y *PSIDIUM GUAJAVA* OBTENIDOS CON CO₂ SUPERCRÍTICO

Edwin Alexander Rodríguez, Anderson Julián Árias, Eva Giselle Vásquez, Jairo René Martínez, Elena E. Stashenko*

RESUMEN

Rodríguez, E. A., A. J. Árias, E. G. Vásquez, J. R. Martínez, E. E. Stashenko: Rendimiento y capacidad antioxidante de extractos de *Rosmarinus officinalis*, *Salvia officinalis* y *Psidium guajava* obtenidos con CO₂ supercrítico. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 36 (140): 305-316, 2012. ISSN 0370-3908.

Se obtuvieron extractos de hojas y tallos de salvia (*Salvia officinalis*, Fam. Labiatae) y romero (*Rosmarinus officinalis*, Fam. Labiatae) y de hojas de guayaba (*Psidium guajava* Fam. Myrtaceae), empleando CO₂ en estado supercrítico. Se obtuvieron modelos polinómicos para relacionar el rendimiento de extractos con las condiciones de su obtención. La composición de la fracción volátil de los extractos se determinó por medio de GC-MS. Se midieron la capacidad antioxidante (ORAC) de los extractos y el grado de protección que ofrecen al agregarse a una base cosmética sometida a oxidación lipídica por acción de la radiación UV. El extracto de romero mostró el mayor porcentaje de inhibición de la oxidación lipídica (88%), seguido por el de salvia (76%) y el de hojas de guayaba (43%). Los extractos de romero y salvia exhibieron una capacidad antioxidante alta (1,9 µmol Trolox®/mg), similar a la del BHT y la vitamina E (2,8 y 3,0 µmol Trolox®/mg), mayor que la del extracto de hojas de guayaba (0,7 µmol Trolox®/mg).

Palabras clave: *Salvia officinalis*; *Rosmarinus officinalis*; *Psidium guajava*; fluido supercrítico; antioxidante; ORAC; peroxidación lipídica; hexanal.

ABSTRACT

Extracts from stems and leaves of sage (*Salvia officinalis*, Labiatae Fam.) and rosemary (*Rosmarinus officinalis*, Labiatae Fam.) and from guava leaves (*Psidium guajava*, Myrtaceae Fam.), were obtained using supercritical CO₂. Polynomic models were formulated to relate yield with extraction conditions. The compositions of the volatile fractions of these extracts were determined using GC-MS. Their antioxidant capacity (ORAC) and the protection resultant from their addition to a cosmetic base subjected to lipid peroxidation as a result of its exposure to UV radiation were also measured. The extract from rosemary imparted the highest lipid peroxidation inhibition (88%), followed by those obtained from sage (76%) and guava leaves (43%). Rosemary and sage extracts exhibited a high antioxidant capacity (1,9 µmol Trolox®/mg), similar to those of BHT and vitamin E (2,8 and 3,0 µmol Trolox®/mg), respectively, and higher than that of the guava leaves extract (0,7 µmol Trolox®/mg).

Key words: *Salvia officinalis*; *Rosmarinus officinalis*; *Psidium guajava*; supercritical; antioxidant; ORAC; lipid peroxidation; hexanal

* Centro de Cromatografía y Espectrometría de Masas, CROM-MASS, CIBIMOL, CENIVAM, Universidad Industrial de Santander. Carrera 27, Calle 9, Bucaramanga, Colombia. elena@tucan.uis.edu.co

1. Introducción

La búsqueda de productos de origen natural que permitan sustituir compuestos sintéticos, que actualmente se usan en las industrias alimenticia, de cosméticos, farmacológica y muchas otras, ha adquirido gran importancia. Esto se debe a los posibles efectos adversos y toxicidad reportada de los compuestos sintéticos. El butilhidroxianisol (BHA) y el butilhidroxitolueno (BHT) se han usado ampliamente como agentes antioxidantes, para conservar productos alimenticios (JECFA, 1996). El BHT ha extendido su uso en productos farmacéuticos, vitaminas liposolubles y cosméticos, puesto que les aumenta su estabilidad y tiempo de vida útil (FDA, 1981). La Agencia Internacional para la Investigación del Cáncer (IARC) evaluó el modo de acción del BHA, y encontró evidencia suficiente de acción carcinogénica de este compuesto en animales (IARC, 1986).

Las plantas romero (*Rosmarinus officinalis*, Fam. Labiatae), salvia (*Salvia officinalis*, Fam. Labiatae) y guayaba (*Psidium guajava*, Fam. Myrtaceae) se presentan como una fuente alternativa de compuestos que pueden ser sucedáneos de los antioxidantes de origen sintético. El romero y la salvia, poseen metabolitos secundarios con efectos medicinales reportados (Aim *et al.*, 2005). La actividad antioxidante que se les atribuye, se debe principalmente a la presencia de los ácidos carnósico y rosmarínico (Ibañez *et al.*, 2003; Bisio *et al.*, 1997). Sin embargo, esta actividad biológica depende también de la presencia de compuestos activos, que incluyen terpenoides, flavonoides y ácidos fenólicos (Masaki *et al.*, 1995). La guayaba, especie originaria de América tropical, ha sido objeto de varias investigaciones sobre actividad biológica, que han mostrado que tanto la fruta como la hoja son fuentes de flavonoides, polifenoles y otras sustancias bioactivas (Pérez *et al.*, 2008). Adicionalmente, en las hojas de guayaba se han encontrado ácidos fenólicos tales como el ferúlico, a los cuales se les atribuye su mayor capacidad antioxidante, en comparación con los compuestos presentes en la fruta (Chen *et al.*, 2007).

Existen diferentes formas de extraer los compuestos bioactivos de las plantas. Para seleccionar alguna técnica es necesario tener en cuenta que los compuestos pueden degradarse con la temperatura u oxidarse en presencia de oxígeno y luz. La extracción con fluidos supercríticos es una técnica importante que aprovecha las características de densidad y viscosidad de las sustancias en estados más allá de su punto crítico. El CO₂ es uno de los solventes más usados debido a que el extracto resultante se colecta libre de residuos de solvente, no tiene restricciones medioambientales, ni problemas de regulación en la salud pública (Meireles *et al.*, 2005). El CO₂ en estado supercrítico puede ser utilizado en productos nutracéuticos, funcionales y alimenticios, lo que actualmen-

te es un tema de creciente interés (Sebastián *et al.*, 1998; Martínez, 2008).

El objetivo de este trabajo fue encontrar modelos matemáticos para la predicción del rendimiento de la extracción de salvia, romero y guayaba (hojas) con CO₂ en estado supercrítico. Para cada uno de los 3 extractos se determinaron la composición de su fracción volátil, la actividad antioxidante según el método ORAC, y su comportamiento como inhibidor de la peroxidación de una base cosmética.

2. Materiales y métodos

2.1. Extracción con CO₂ supercrítico

Las hojas y tallos de romero y salvia, con un contenido de humedad entre 20 y 30%, fueron suministradas por la Asociación Municipal de Usuarios Campesinos el Retiro Veredas Aledañas Sucre Santander (ACRESS) en enero de 2011. La empresa Farmavicola S.A. proporcionó las hojas de guayaba en condiciones de humedad similares. Antes de la extracción con CO₂ se realizó un pretratamiento de reducción de tamaño de partícula y de secado. La reducción de tamaño se efectuó en un picador/triturador forrajero TRF 300 (Metalúrgica TRAPP Ltda. Jaraguá do sul, Brasil) acondicionado con un tamiz de 0,8 mm. Posteriormente, el material vegetal picado de cada especie se introdujo por lotes de 0,6 kg en un horno eléctrico de bandejas (INDUMEGAS, Bucaramanga, Colombia) durante 18 horas, para lograr un contenido de humedad menor de 10%. Todas las extracciones con CO₂ supercrítico se realizaron en un equipo Thar modelo SFE-2000-2-FMC50 (Thar Instruments, Inc, Pittsburg, PA, EE.UU.). Su cámara de extracción tiene un volumen de 1,78x10⁻³ m³. El extractor está diseñado para condiciones máximas de presión, flujo de CO₂ y temperatura, de 60 MPa, 12 kg/h y 120°C, respectivamente. El material vegetal se cargó al extractor con una densidad aparente de 370 kg/m³, lo que ocupó cerca del 83% de la cámara de extracción. Estos valores son similares a los utilizados por A. Meireles y colaboradores en los estudios cinéticos de la extracción con CO₂ supercrítico de romero (Meireles *et al.*, 2005). La temperatura de extracción se mantuvo constante en 50°C, teniendo en cuenta los datos de densidad del CO₂ para presiones que se encuentran por encima de 30 MPa, con un valor máximo de 920 ± 39 kg/m³ a esta temperatura (Shi *et al.*, 2009). Los niveles para la presión se seleccionaron con base en estudios sobre la solubilidad del ácido carnósico (compuesto presente en las tres especies) en CO₂, los cuales indicaron que solo se observa un aumento significativo de esta propiedad cuando se opera a presiones superiores a 30 MPa (Rižnar *et al.*, 2008).

Tabla 1. Datos experimentales para el rendimiento de extracción obtenidos del diseño central compuesto

Código del experimento	F, g/min	P,MPa	t, h	Rendimiento (100 x g extracto/g material vegetal seco)		
				Romero	Salvia	Guayaba
-1 -1 -1	25	30	0,5	0,497	0,615	0,279
1 -1 -1	50	30	0,5	0,950	1,108	0,792
-1 1 -1	25	50	0,5	0,863	0,964	0,443
1 1 -1	50	50	0,5	1,098	1,228	0,647
-1 -1 1	25	30	2,0	0,847	1,088	0,553
1 -1 1	50	30	2,0	1,545	1,862	1,168
-1 1 1	25	50	2,0	1,361	1,415	0,821
1 1 1	50	50	2,0	1,924	2,349	1,038
-1 0 0	25	40	1,25	0,871	1,264	0,615
0 -1 0	37,5	30	1,25	0,844	1,368	0,753
0 0 -1	37,5	40	0,5	0,880	0,898	0,462
1 0 0	50	40	1,25	1,588	1,448	0,938
0 1 0	37,5	50	1,25	1,559	1,870	0,832
0 0 1	37,5	40	2,0	1,809	1,917	1,100
0 0 0	37,5	40	1,25	1,050	1,616	0,845
0 0 0	37,5	40	1,25	1,105	1,553	0,843
0 0 0	37,5	40	1,25	1,227	1,543	0,792

2.2. Diseño experimental

La presión (P, 30; 40; 50 MPa), el tiempo de extracción (t, 0,5; 1,25; 2 h) y el flujo de CO₂ (F, 1,5; 2,25; 3 kg/h), se variaron sistemáticamente según un diseño experimental central compuesto, para evaluar sus efectos sobre el rendimiento de extracción de las tres especies vegetales. Los valores entre paréntesis corresponden a los niveles bajo (-1), medio (0) y alto (1) tomados por las variables. El diseño incluyó 8 experimentos en puntos factoriales, 6 en puntos axiales y 3 en puntos centrales (Tabla 1). Los tres experimentos del punto central (0,0,0) se utilizaron para evaluar el error experimental.

Los rendimientos de extracción observados para las 3 especies se muestran en la Tabla 1. Se utilizó una ecuación polinómica de segundo orden para modelar el rendimiento como una función de variables independientes, con base en el análisis de varianza. Se construyeron modelos en los que se conservaron únicamente los coeficientes que presentaran influencia estadísticamente significativa. Los modelos fueron refinados con el método de validación cruzada (dejando fuera un caso a la vez) aplicado a los 17 resultados experimentales.

2.3. Análisis cromatográfico: GC-MS y HPLC.

Los extractos se disolvieron en metanol, se les adicionó *n*-tetradecano como estándar interno y se analizaron en un cromatógrafo de gases GC *Agilent Technologies 6890N Plus*

(AT, Palo Alto, California, EE.UU.), acoplado a un detector selectivo de masas AT MSD 5973, con un puerto de inyección *split/splitless* (relación *split* 1:30) e inyector automático AT 7863. Se usó una columna capilar de sílice fundida, DB-5MS de 60 m x 0,25 mm, D.I., recubierta con una fase estacionaria de 5%-fenil-poli(metilsiloxano) de 0,25 µm de grosor (d_p). La temperatura del horno se programó de 45°C (5 min) hasta 150°C (2 min) a 4°C min⁻¹, luego, hasta 250°C (5 min) a 5°C min⁻¹ y, finalmente, hasta 275°C a 10°C/min, temperatura a la cual permaneció constante durante 15 min.

Para su análisis por cromatografía líquida, los extractos se disolvieron en metanol: ácido acético (0,5%) (1:1). Se utilizó un cromatógrafo líquido AT 1200 con un detector UV-Vis de arreglo de diodos, DAD G1315B y columna KINETICS 2.6u C18 (100 mm x 4,6 mm). La temperatura de la columna se mantuvo en 35 °C y el volumen de muestra inyectada fue de 20 µL. Las fases móviles A y B fueron ácido acético (0.3%) y acetonitrilo, respectivamente. Las condiciones cromatográficas fueron: 0-13 min, 4.5% B; 14-17 min, 15% B; 20-28 min, 22% B, 30-33 min, 100% B; 34-45 min, 4.5% B. Se utilizó un flujo de fase móvil de 1,0 mL/min.

2.4. Preparación de las muestras para la evaluación de su capacidad antioxidante

Cada uno de los extractos de romero, salvia y hojas de guayaba, se diluyó en metanol, seguido de agitación mecánica (vórtice, 30 s) y por ultrasonidos (30 min) y centrifugación

(3500 rpm, 15 min). Se tomó el líquido sobrenadante y se filtró sobre vidrio poroso (0,22 μm).

2.5. Análisis de la capacidad antirradicalaria

La determinación de la capacidad antirradicalaria de los extractos se realizó mediante el ensayo ORAC descrito por Ou y colaboradores (Ou *et al.* 2001). Éste se llevó a cabo en un espectrofotómetro *Modulus™ II, microplate reader*, 645 N de *Turner Biosystems*, (North Mary Avenue, Sunnyvale, CA, EE.UU.) en un rango de longitud de onda de 490-570 nm; las mediciones se realizaron en microplacas de 96 pozos.

2.6. Determinación de la capacidad antioxidante *in-vitro*

La microextracción en fase sólida (SPME) con derivación simultánea sobre la fibra (Stashenko *et al.*, 2000, 2002) se utilizó para medir la inhibición ejercida por los extractos, sobre la peroxidación lipídica de una base cosmética O/W, inducida por radiación UV-A. Mezclas homogéneas de las sustancias de análisis (0,5% en peso) y la base cosmética O/W (Laboratorios MyN Bogotá, Colombia) fueron expuestas durante 12 h a radiación ultravioleta, en un fotorreactor, con el fin de inducir la peroxidación lipídica de la crema cosmética. El avance de la peroxidación se supervisó a través de la cuantificación del hexanal liberado, ya que éste es un producto secundario final de la oxidación de ácidos grasos insaturados, principalmente, el ácido linoleico.

La fibra (PDMS/DVB) de SPME se saturó previamente por exposición a la fase vapor de una solución acuosa de pentafluorofenilhidracina (PFPH); la fibra así preparada, se expuso al espacio de cabeza de la mezcla (base cosmética con extracto SFE), para capturar y derivatizar aldehídos resultantes de su peroxidación, inducida por radiación UV. Las hidrazonas formadas por la reacción entre PFPH y los compuestos carbonílicos presentes en la fase vapor (Stashenko *et al.*, 2002), fueron desorbidas térmicamente por inserción directa de la fibra en el puerto de inyección de un cromatógrafo de gases HP-5890 *Series II* acoplado a un detector de captura de electrones (ECD, ^{63}Ni).

3. Resultados y discusión

3.1. Efecto de los parámetros de extracción.

El análisis de la varianza de las mediciones de los experimentos de extracción SFE de romero (tallos y hojas), salvia (tallos y hojas) y guayaba (hojas) mostró que en todos los casos, la presión, el flujo de CO_2 y el tiempo de extracción, afectaron significativamente el rendimiento de la extracción. Por medio de la regresión lineal múltiple se hallaron los co-

eficientes de modelos polinómicos de 2° orden para relacionar el rendimiento de extracción con estas 3 variables. En procesos de validación cruzada con exclusión de un término a la vez, se utilizaron el error cuadrado medio de la predicción del rendimiento y el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{aj}) como criterios de refinamiento de los modelos. La

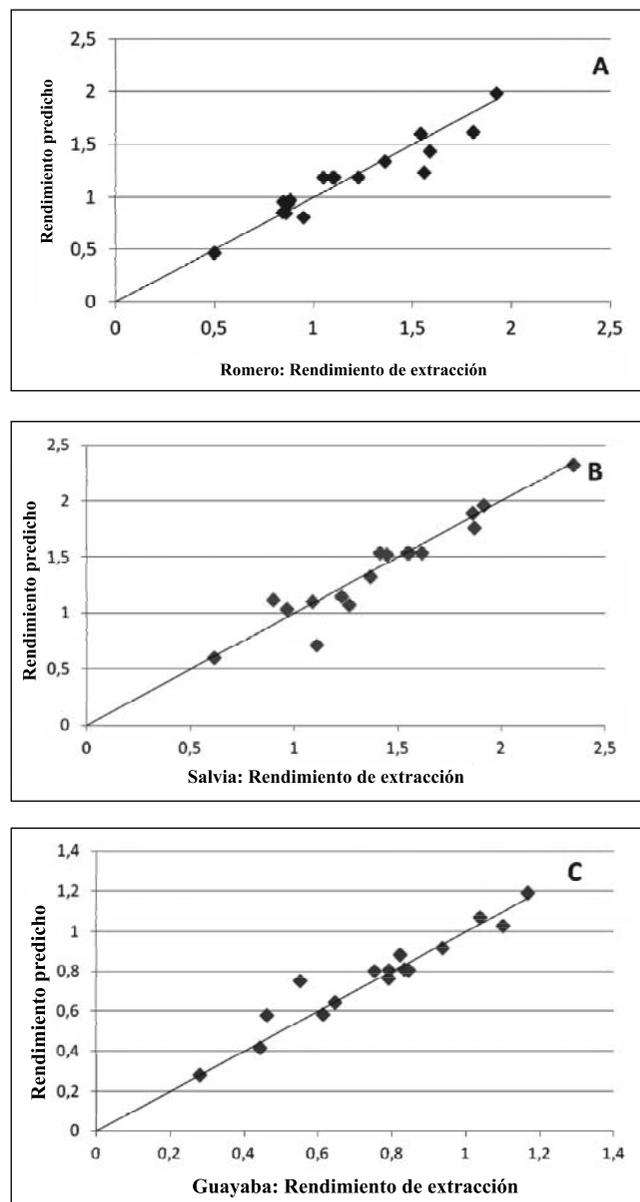


Figura 1. Comparación de los valores de rendimiento de extracción con CO_2 supercrítico predichos, con los valores registrados en el diseño central compuesto. A. Ecuación 1, para la extracción de hojas y tallos de romero. B. Ecuación 2, para la extracción de hojas y tallos de salvia. C. Ecuación 3, para la extracción de hojas de guayaba. La línea recta es una ayuda visual y representa la coincidencia esperada de los valores calculado y experimental.

Figura 1 presenta los gráficos de comparación de los valores de rendimiento de extracción (Y), experimental y predicho, para las 3 especies estudiadas, con los modelos refinados (Ecuaciones 1 – 3).

$$Y_{\text{Romero}} = 1,189 + 0,245F + 0,190P + 0,322t + 0,075Ft - 0,146P^2 + 0,106t^2 \quad (1)$$

$$Y_{\text{Salvia}} = 1,538 + 0,225F + 0,218P + 0,421t + 0,168Ft - 0,243F^2 \quad (2)$$

$$Y_{\text{Guayaba}} = 0,801 + 0,168F + 0,004P + 0,225t - 0,01Ft - 0,064FP - 0,055F^2 \quad (3)$$

Los valores utilizados para las variables F, P y t en estos modelos fueron los resultantes del escalamiento según los niveles bajo (-1) y alto (1) empleados en los experimentos (Tabla 1). En las etapas de la validación cruzada (17 experimentos), el error de ajuste del modelo (ecuación 4) se calculó como la diferencia entre el error experimental total (con base en la varianza de las m réplicas X_i) y la suma de los errores en la predicción (\hat{Y}_i) del experimento excluido. En la Tabla 2 aparecen los valores del error cuadrado medio (RMSE), el error de ajuste registrado en la validación cruzada (ecuación 4) y el coeficiente de determinación de los modelos 1 – 3. El modelo con mejor ajuste fue el obtenido para la predicción del rendimiento de extracción de hojas de guayaba.

$$\text{Error de ajuste} = \sqrt{\frac{\sum(Y_i - \hat{Y}_i)^2 - (\frac{1}{m} \sum(X_i - \bar{X})^2) * n}{n}} \quad (4)$$

Tabla 2. Indicadores de desempeño de los modelos predictivos del rendimiento de la extracción SFE de romero, salvia y guayaba.

Material vegetal sometido a extracción SFE	Error cuadrado medio, RMSE	Error de ajuste del modelo	R ²	R ² _{adj}
Romero	0,0255	0,239	0,88	0,79
Salvia	0,0124	0,172	0,95	0,92
Guayaba	0,0027	0,088	0,96	0,93

Para los 3 modelos, el rendimiento de extracción fue directamente proporcional a las 3 variables estudiadas, aunque su crecimiento no fue monótono, debido a la presencia de términos cuadráticos y de interacción binaria. Las Figuras 2–4 contienen gráficos de contorno para estos 3 modelos, en los que se predicen los valores más altos de rendimiento de extracción para condiciones experimentales externas a la región explorada con el diseño central compuesto. Algunas condiciones de presión y flujo correspondientes a las regiones de mayor rendimiento de extracción predicho no son accesibles experimentalmente ($P > 100$ MPa, $F > 10$ kg/h).

Los mayores rendimientos de extracción experimentales se registraron cuando se utilizaron los niveles altos de F, P y t en la extracción de romero o salvia. En el caso de la extracción de hojas de guayaba, este valor se obtuvo con los niveles altos

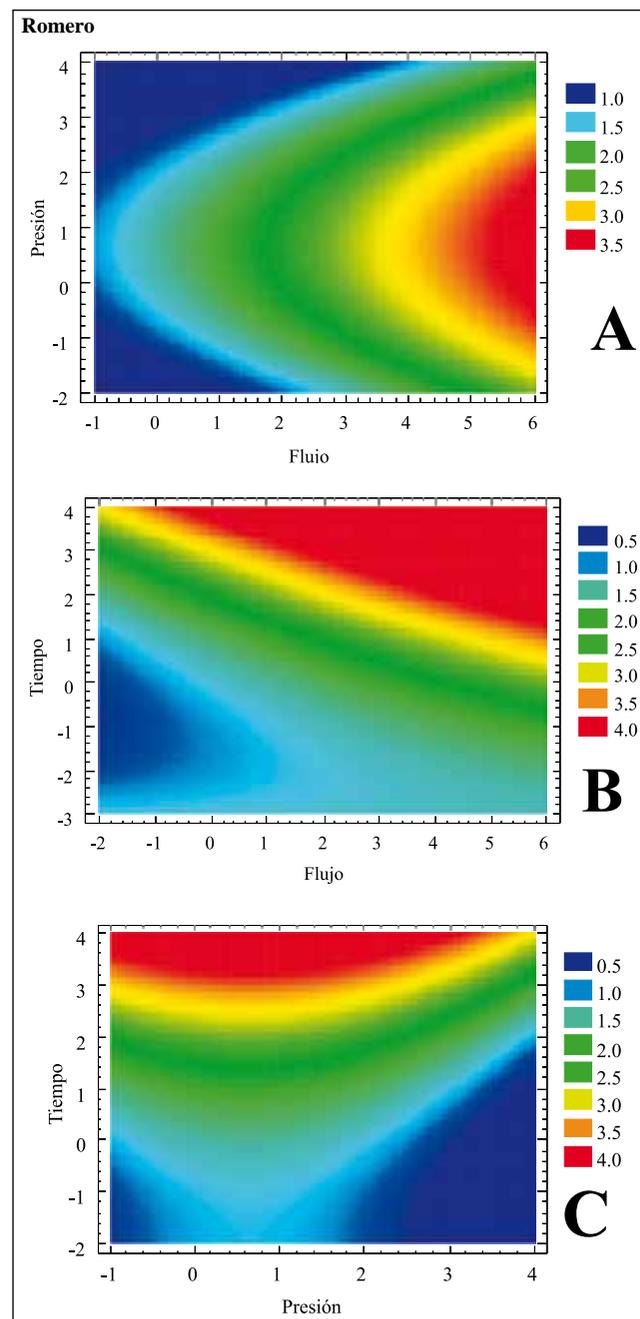


Figura 2. Gráficos de contorno para la superficie de respuesta (rendimiento, masa de extracto/masa de material vegetal) descrita por la ecuación 1, para la extracción de hojas y tallos de romero. A. Presión de CO₂ Vs. Flujo de CO₂. B. Tiempo de extracción Vs. Flujo de CO₂. C. Tiempo de extracción Vs. Presión de CO₂. Variables normalizadas según la **Tabla 1**.

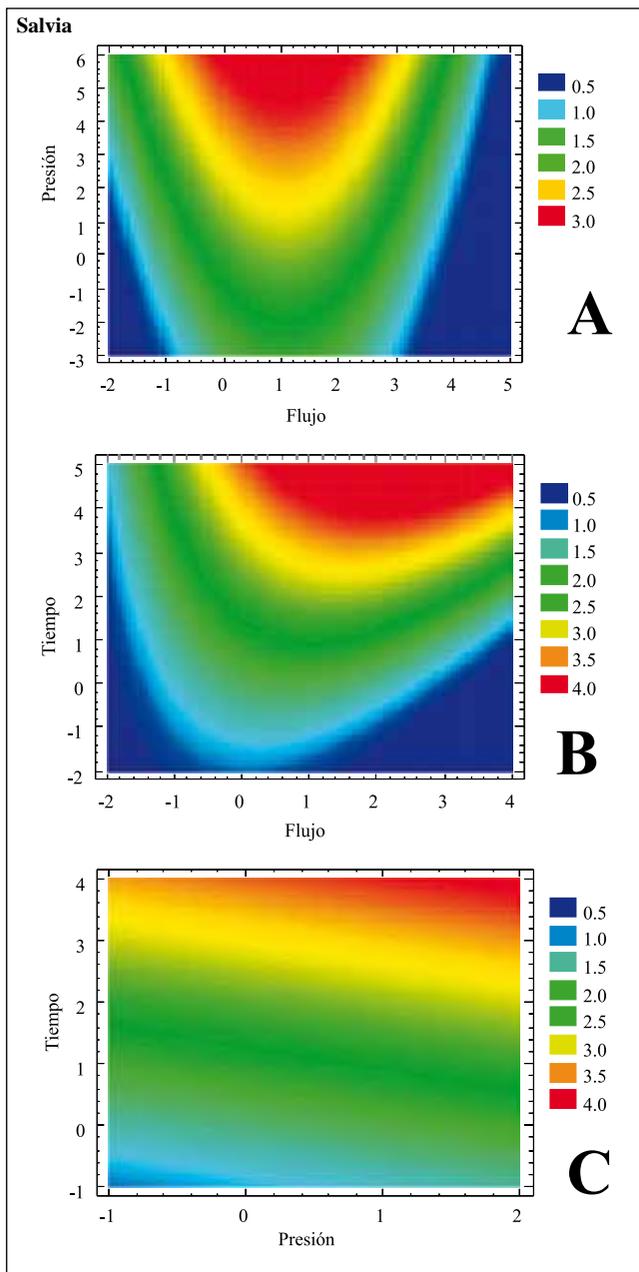


Figura 3. Gráficos de contorno para la superficie de respuesta (rendimiento, masa de extracto/masa de material vegetal) descrita por la ecuación 1, para la extracción de hojas y tallos de salvia. A. Presión de CO_2 Vs. Flujo de CO_2 . B. Tiempo de extracción Vs. Flujo de CO_2 . C. Tiempo de extracción Vs. Presión de CO_2 . Variables normalizadas según la **Tabla 1**.

de F y t y el nivel bajo de P. Según la extrapolación hecha en los gráficos de contorno (Figuras 2-4), para obtener los rendimientos óptimos, se requerirían tiempos de extracción 4, 5 y 6 veces más largos que el nivel superior empleado en

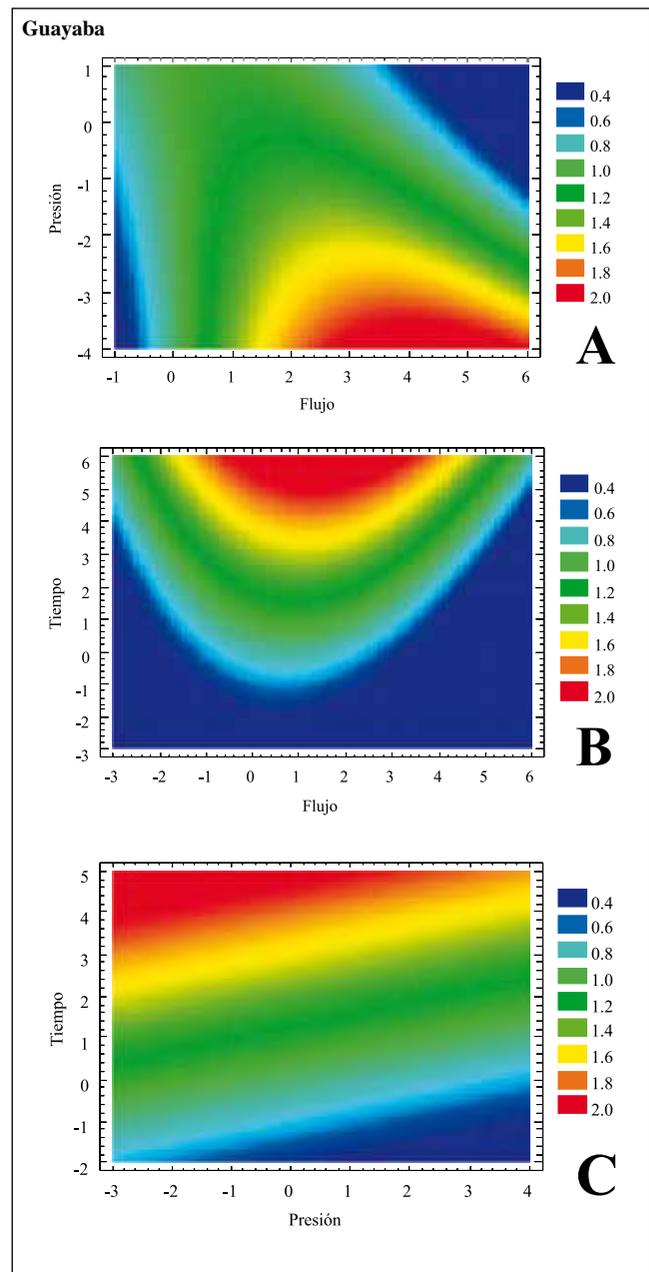


Figura 4. Gráficos de contorno para la superficie de respuesta (rendimiento, masa de extracto/masa de material vegetal) descrita por la ecuación 1, para la extracción de hojas de guayaba. A. Presión de CO_2 Vs. Flujo de CO_2 . B. Tiempo de extracción Vs. Flujo de CO_2 . C. Tiempo de extracción Vs. Presión de CO_2 . Variables normalizadas según la **Tabla 1**.

los experimentos de extracción de romero, salvia y guayaba, respectivamente. Esta dependencia del rendimiento de extracción coincide en general con la encontrada en varios modelos para la extracción SFE de semillas de cilantro (Magoulas *et*

al., 2000). Con base en estos gráficos de contorno, para lograr rendimientos de extracción altos (> 1%) se puede formular la recomendación de usar niveles altos de F, P y t en las extracciones de romero y salvia y niveles altos de F y T y un nivel bajo de P, en la extracción de hojas de guayaba.

3.2 Composición de los extractos, actividad antioxidante e inhibición de la lipoxidación.

Por disolución o arrastre por el CO₂ en estado supercrítico, sustancias de baja masa molecular (mono- y sesquiterpenos), así como otros compuestos más pesados (triterpenos, polifenoles), son retirados del material vegetal y conforman la mezcla llamada extracto SFE. Para determinar su composición se recurre a la cromatografía de gases (para los componentes volátiles y semivolátiles) y a la cromatografía líquida (para las sustancias con baja presión de vapor, poco volátiles). En este trabajo, se utilizó la microextracción en

Tabla 3. Compuestos presentes en la fracción volátil del extracto de romero obtenido mediante extracción con CO₂ supercrítico a 50 MPa, 50 gCO₂/min y 2 h.

Compuesto	IR ^a		Cantidad relativa, %
	Adams, 2007	Experimental	
α- Pineno	932	936	2,5
Canfeno	946	953	2,8
α- Felandreno	1002	1009	0,6
α- Terpineno	1014	1020	0,7
p- Cimeno	1022	1027	0,7
1,8-Cineol	1026	1036	10,1
Alcanfor	1141	1156	13,4
Borneol	1165	1197	0,7
Verbenona	1204	1215	5,3
Acetato de bornilo	1287	1289	0,9
β-Cariofileno	1417	1432	6,1
α- Humuleno	1452	1469	0,9
Óxido de cariofileno	1582	1598	0,8
MS ^b : M ⁺ ; 342 (100), 271 (50), 260(19), 272(12), 229(11), 217(11)	-	2340	3,8
MS ^b : M ⁺ ; 129 (100), 57(34), 57(34), 112 (29), 55(24), 147 (23), 70(23)	-	2386	2,2
MS ^b : M ⁺ ; 340(100), 325(65), 341(27), 282(20), 326(16), 283(13)	-	2419	10,2

a - Índice de retención.

b - Iones principales (*m/z*) en el espectro de masas (impacto de electrones, 70 eV), en orden decreciente de sus intensidades (I, %).

fase sólida para tomar la muestra de las sustancias volátiles del extracto SFE (fracción volátil), a analizar por cromatografía de gases. La composición de la fracción volátil de los extractos SFE aislada por medio de la microextracción en fase sólida, se describe en las Tablas 3-5, en las que se incluyen los índices de retención experimental y reportado en la literatura científica (Adams, 2004) para cada compuesto. El extracto de romero se caracterizó por contener mayoritariamente alcanfor (13,4 %) y 1,8-cineol (10,1%), lo cual coincide con lo determinado en otras investigaciones (Carvalho *et al.*, 2005). De igual forma, se encuentran presentes ciertos terpenos que han sido identificados en el aceite esencial de romero. Verbenona (5,3 %), α-pineno (2,5 %), canfeno (2,8 %) y borneol (0,7 %) resultaron ser característicos de la fracción volátil del extracto; tal como lo describieron Reverchon y colaboradores, quienes reportaron que los compuestos presentes en el extracto SFE, resultan ser los mismos presentes en el aceite esencial, pero con diferentes cantidades relativas (Reverchon *et al.*, 1992).

Tabla 4. Compuestos presentes en la fracción volátil del extracto de salvia obtenido mediante extracción con CO₂ supercrítico a 50 MPa, 50 gCO₂/min y 2 h.

Compuesto	IR ^a		Cantidad relativa, %
	Adams, 2007	Experimental	
β-Pineno	974	981	0,7
1,8-Cineol	1026	1036	5,6
cis-Tuyona	1111	1101	9,1
trans-Tuyona	1112	1122	1,3
Alcanfor	1146	1154	2,9
trans-β-Cariofileno	1417	1432	1,8
α-Humuleno	1452	1469	4,9
Viridiflorol	1608	1627	6,1
Epóxido de humuleno II	1608	1627	0,8
Manool	2056	2077	25,0
MS ^b : M ⁺ ; 342(100), 271(50), 260(21), 272(13), 229(17), 217(12)	-	2340	3,8
MS ^b : M ⁺ ; 340(100), 325(67), 341(26), 326(20), 282(19), 283(16)	-	2419	8,9
MS ^b : M ⁺ ; 342(100), 374(41), 327(42), 274(25), 286(23), 75(17), 243(13)	-	2470	10,6

a - Índice de retención.

b - Iones principales (*m/z*) en el espectro de masas (impacto de electrones, 70 eV), en orden decreciente de sus intensidades (I, %).

Tabla 5. Compuestos presentes en la fase vapor del extracto de hojas de guayaba obtenido mediante extracción con CO₂ supercrítico a 50 MPa, 50 gCO₂/min y 2 h.

Compuesto	IR ^a		Cantidad relativa, %
	Adams, 2007	Experimental	
Limoneno	1034	1024	2,1
1,8-Cineol	1026	1037	0,4
α -Copaeno	1374	1385	6,5
α -Santaleno	1416	1426	0,3
<i>trans</i> - β -Cariofileno	1417	1433	12,8
<i>trans</i> - α -Bergamoteno	1432	1439	6,4
Aromadendreno + (Z)- β -farneseno	1440	1453	1,0
Dauca-5,8-dieno	1471	1461	0,4
α -Humuleno	1452	1469	1,4
9- <i>epi</i> -(E)-Cariofileno	1464	1474	0,7
α -Muuroloeno	1500	1484	1,0
Valenceno	1496	1499	1,3
α -Selineno	1498	1489	6,9
β -Selineno	1504	1509	7,0
Amorfeno	1528	1511	1,0
γ -Cadineno	1513	1524	0,2
δ -Cadineno	1522	1527	1,2
<i>trans</i> -Calameno	1521	1532	2,7
<i>trans</i> -1,4-Cadinadieno	1533	1543	1,8
α -Calacoreno	1544	1554	0,2
Óxido de cariofileno	1582	1598	1,6
Neointermedeol	1676	1658	2,1
MS ^b : 69(100), 95(65), 55(61), M ⁺ ; 424(46), 121(45), 107(43), 109(40)	-	2439	10,5
MS ^b : M ⁺ (-); 249(100), 292(100), 91(38), 193(25), 178(24)	-	2501	3,2
MS ^b : M ⁺ (-); 270(100), 292(90), 193(59), 166(57), 249(52), 269(42), 193(59)	-	2506	5,7
MS ^b : M ⁺ ; 412(50), 289(26), 229(52), 147(23), 124(100), 91(18), 55(31)	-	2536	11,5

a - Índice de retención.

b - Iones principales (*m/z*) en el espectro de masas (impacto de electrones, 70 eV), en orden decreciente de sus intensidades (I, %).

Existe una amplia variación en la composición de los aceites esenciales y extractos de *S. officinalis* de diferentes orígenes. Sin embargo, en la mayoría de los casos se observan 4 compuestos mayoritarios (alcanfor, 1,8-cineol, a- y b-tuonas), cuyas proporciones relativas dan lugar a 5 tipos de aceite

esencial de salvia (Mockuté *et al.*, 2003). En esta investigación también se hallaron estos 4 compuestos mayoritarios en la fracción volátil del extracto SFE de salvia. El diterpeno manool (25%) fue el componente mayoritario de esta fracción volátil, cuya composición fue similar a la reportada por Glisik *et al.* (2010) para extractos de salvia cultivada en Serbia.

En el extracto de hojas de guayaba se encontró mayoritariamente el *trans*- β -cariofileno (12.8 %), seguido de α - y β -selinenos (7.0 % y 6.9 %). Hasta la fecha, solamente se encuentran en la literatura científica 2 reportes sobre composición de extractos SFE de hojas de guayaba. En esos casos no se realizó el muestreo de la fase vapor con SPME, sino que se inyectó la solución de extracto directamente en el cromatógrafo de gases. Las composiciones reportadas son similares a la encontrada en el presente trabajo, aunque hay varias diferencias cualitativas. En el primer caso, los 2 componentes más abundantes fueron b- y a-selinenos (21,3 y 19,3%, respectivamente), seguidos del globulol (18,5%) y del b-cariofileno (15%) (Moura *et al.*, 2011). En el segundo caso, los 3 componentes más abundantes fueron a-selineno (23,7%), b-cariofileno (18,8%) y d-selineno (18,3%) (Sagrero-Nieves *et al.*, 1994). Distinto a lo hallado en el caso del romero, las composiciones reportadas para los aceites esenciales obtenidos de hojas de guayaba difirieron notoriamente de las de los extractos SFE. En el aceite extraído de material vegetal de Nigeria, el limoneno (42,1%) y el b-cariofileno (21,3%) fueron los componentes más abundantes (Ogunwande *et al.*, 2003). En el aceite de hojas de guayaba recolectadas en la Polinesia Francesa, el componente mayoritario fue el b-cariofileno (18,3%) y los sesquiterpenos oxigenados más abundantes fueron selin-11-en-4a-ol (6,9%), a-cadinol (3,6%) y (E)-nerolidol (3,2%) (Adam *et al.*, 2011). Para mostrar la amplitud de las diferentes composiciones encontradas alrededor del mundo, se resalta el caso del aceite obtenido de *P. guajava* cultivada en Brasil, cuyos componentes mayoritarios fueron a-pineno (23,9%), 1,8-cineol (21,4%) y b-bisabolol (9,2%) (da Silva *et al.*, 2003). Mediante cromatografía líquida se detectó la presencia del ácido carnósico en todos los extractos de las tres especies vegetales. Este diterpeno fenólico, que es el más abundante en los extractos de romero (Cavero *et al.*, 2005) y que ha sido relacionado directamente con la actividad antioxidante del romero y de la salvia (Cuvelier *et al.*, 1996; Wellwood, 2004), se encontró en mayor proporción en el extracto de romero (22,3 mg de ácido carnósico/g de extracto); seguido del extracto de salvia (2,8 mg de ácido carnósico/g de extracto) y el de hojas de guayaba (1,1 mg de ácido carnósico/g de extracto). Tanto en el análisis cromatográfico del compuesto patrón como en el de los extractos, se observó la presencia de picos diferentes al correspondiente al ácido carnósico, lo que permite suponer

la posible degradación del compuesto, a productos como el carnosol (Moura *et al.*, 2005), especialmente, al estar disuelto en metanol (Schwarz *et al.*, 1992).

Se ha establecido que los aldehídos de baja masa molecular son productos finales de la peroxidación de los lípidos (Halliwell *et al.*, 1993). Su volatilidad facilita el seguimiento de procesos de peroxidación, por medio del análisis de la fase vapor sobre la muestra, lo cual es aun más sencillo con el uso de la SPME como técnica de muestreo. Varios investigadores han desarrollado métodos analíticos para seguir la peroxidación lipídica con base en la cuantificación de los aldehídos liberados en el proceso (Frankel *et al.*, 1989; Luo *et al.*, 1995) y en este trabajo se utilizó el muestreo por SPME con derivación simultánea de los aldehídos (Stashenko *et al.*, 2002). Se evaluó la disminución del área del hexanal derivado *in-situ* sobre la fibra, como parámetro indicador del efecto protector de la lipoxidación por parte de los extractos. La Figura 5 muestra el decrecimiento del área del hexanal detectado en la fase vapor sobre la base cosmética luego de adicionar los extractos de romero, salvia o guayaba, y someterla a condiciones de peroxidación. En la Tabla 6 se encuentra reportado el correspondiente efecto protector de los extractos y las sustancias antioxidantes de referencia. La protección impartida por los extractos varió entre 43 y 88%; los extractos de romero y salvia presentaron el grado de pro-

tección más alto, logrando superar el 63% determinado para la vitamina E. Extractos acuosos de las hojas de guayaba han demostrado inhibir la oxidación del ácido linoleico en un 94-96% (Chen *et al.*, 2007); de forma similar, se han reportado niveles de inhibición de la peroxidación del 87% para extractos de romero (Gawlik-Dzik *et al.*, 2007), valor muy similar al que se halló en esta investigación.

La actividad antirradicalaria de los extractos de romero y salvia en los que se obtuvo el mayor rendimiento de extracción, resultaron tener el mismo valor de 1.9 $\mu\text{mol Trolox}^{\text{®}}/\text{mg}$ extracto (Tabla 6), contrario a otros análisis en los cuales la actividad antioxidante del romero fue más alta que la de salvia (Ivanović *et al.*, 2009); por otro lado, los valores para los antioxidantes sintéticos BHT y vitamina E, fueron un poco superiores a los valores de los extractos. El ensayo ORAC examina la capacidad de la sustancia bajo ensayo para aniquilar radicales, en medio acuoso. El ensayo de determinación de hexanal se puede implementar tanto en medio acuoso como hidrofóbico y evalúa la capacidad para inhibir la peroxidación lipídica con base en sus resultados, sin distinguir el mecanismo. Debido a que el uso buscado para los extractos de romero, salvia y guayaba es el de agentes antioxidantes para productos cosméticos, este ensayo, por utilizar como sustrato una base cosmética, se constituye en una prueba de desempeño real de estos extractos en la aplicación deseada.

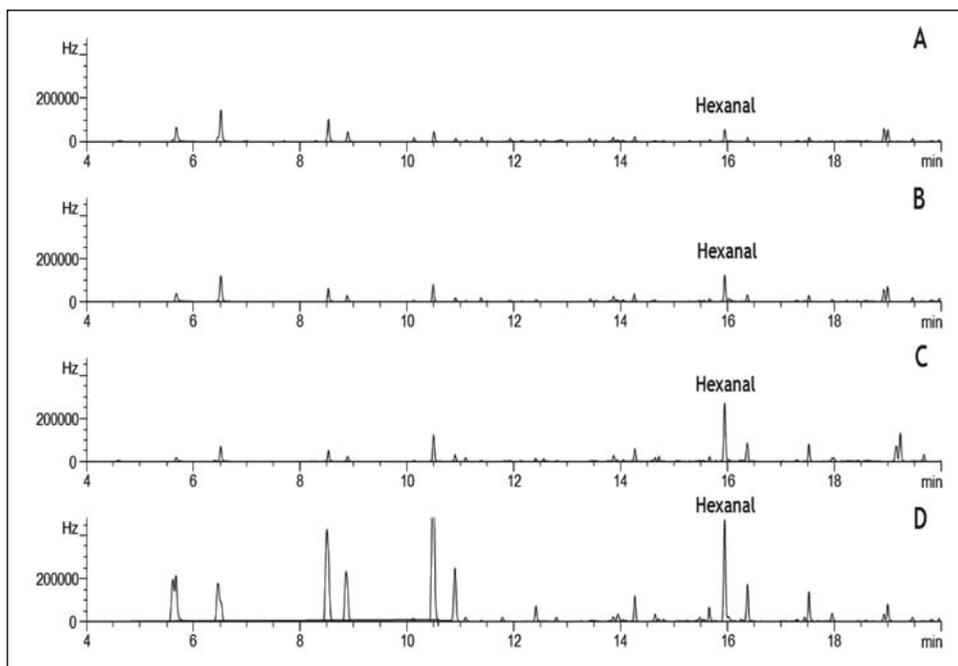


Figura 5. Variación del área cromatográfica del hexanal resultante de la peroxidación lipídica de la base cosmética O/W expuesta a radiación UV, tras la adición de los extractos. **A.** Extracto de romero. **B.** Extracto de salvia. **C.** Extracto de hojas de guayaba. **D.** Base cosmética O/W sin adicional antioxidantes (blanco).

Tabla 6. Efecto protector contra la peroxidación lipídica y actividad antirradicalaria observada para BHT, vitamina E y los extractos de romero, salvia y guayaba.

Muestra	Resultado ORAC μmol Trolox®/mg extracto	Grado de protección, %
Extracto de romero	1,9 ± 0,10	88 ± 3,5
Extracto de salvia	1,90 ± 0,03	76 ± 1,7
Extracto de guayaba	0,70 ± 0,06	43,0 ± 0,6
BHT	2,8 ± 0,15	93 ± 2,2
Vitamina E	3,0 ± 0,26	63 ± 4,5

^a Mediciones hechas por duplicado. Promedio ± desviación estándar.

El mejor desempeño del extracto de romero en la inhibición de la peroxidación, muestra que además del ácido carnósico, cuyo contenido es 10 veces mayor que el del extracto de salvia, existen otros componentes de carácter hidrofóbico que contribuyen a bloquear la peroxidación más eficientemente que los que están presentes en el extracto de salvia.

4. Conclusiones

El rendimiento de la extracción con CO₂ supercrítico de romero, salvia y hojas de guayaba depende de la presión, el flujo y el tiempo de extracción. En los 3 casos se requieren flujos de CO₂ altos (>3 kg h⁻¹) y tiempos de extracción de varias horas para lograr rendimientos de extracción altos (< 1%). Mientras que para romero y salvia el incremento de la presión aumentó el rendimiento, en el caso de las hojas de guayaba, se obtuvieron mayores rendimientos al reducir la presión.

La fracción volátil de los extractos de romero, salvia y hojas de guayaba, se caracterizó por compuestos como alcanfor, 1,8-cineol, manool y *trans*-β-cariofileno, presentes en cantidades relativas menores del 25 %. El extracto de romero mostró los mejores resultados de actividad antioxidante, al inhibir el 88% de la peroxidación lipídica de los ácidos grasos presentes en una base cosmética analizada; igualmente, éste presentó el mayor contenido de ácido carnósico (22,3 μg de ácido carnósico/mg de extracto), lo que explica el alto porcentaje de inhibición de la peroxidación lipídica. Los extractos de salvia y hojas de guayaba con un 76 y 43% de inhibición de la peroxidación, pueden considerarse también como promisorios para reemplazar antioxidantes sintéticos comerciales en productos para el consumo humano.

Agradecimientos

Los autores agradecen la financiación del proyecto a la Gobernación de Santander (Convenio Neomundo-UIS 00001

2010), al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (contrato 2008V3781-3740) y a Colciencias (CENIVAM, contrato RC 245-2011). Así mismo, agradecen a ACRESS y Farmavícola por la provisión del material vegetal y a Laboratorios MyN Ltda. por el suministro de la base cosmética.

Referencias

- Adams, R. P. 2007. Identification of essential oil components by gas chromatography-mass spectrometry. 4a. Ed. Alluredbooks. Carol Stream, Illinois, EE.UU.
- Adam, F., Vahirua-Lechat, I., Deslandes, E., Menut, C. 2011. Aromatic plants of French Polynesia. V. Chemical composition of essential oils of leaves of *Psidium guajava* L. and *Psidium cattleianum* Sabine. J. Essent. Oil Res. **23**(1):98-101.
- Aleksovski S.A., Sovová, H. 2007. Supercritical CO₂ extraction of *Salvia officinalis* L. J. Supercrit. Fluids. **40** (2):239-245.
- Amin, A., Hamza A. A. 2005. Hepatoprotective effects of *Hibiscus*, *Rosmarinus* and *Salvia* on azathioprine introduced toxicity in rats. Life Sci. **77**(3):266-278.
- Bisio, A., Romussi, G., Ciarallo, G., De Tommasi, N. 1997. Flavonoids and triterpenoids from *Salvia blepharophylla*. Pharmazie. **52**:330-331.
- Carvalho Jr., R.N., Lucinewton S., Moura, P., Rosa, T.V., Meireles, M.A.A. 2005. Supercritical fluid extraction from rosemary (*Rosmarinus officinalis*): Kinetic data, extract's global yield, composition, and antioxidant activity. J. Supercrit. Fluids. **35**:197-204.
- Cavero, S., Jaime, L., Martín-Álvarez P.J., Señoráns, F.J., Reglero, G., Ibáñez, E. 2005. In vitro antioxidant analysis of SFE extracts from rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.). Eur. Food Res. Technol. **221**:478-486.
- Chen, H.-Y., Yen, G.C. 2007. Antioxidant activity and free radical-scavenging capacity of extracts from guava (*Psidium guajava* L.) leaves. Food Chem. **101**:686-694.
- Chen, H.-Y., Yen, G.-C. 2007. Antioxidant activity and free radical-scavenging capacity of extracts from guava (*Psidium guajava* L.) leaves. Food Chem. **101**:686-694.
- Cuvelier, M.-E., Richard H., Berset C. 1996. Antioxidative activity and phenolic composition of pilot-plant and commercial extracts of sage and rosemary. J. Am. Oil. Chem. Soc. **73**:645-652.
- FDA. 1981. Number of Brand Name Products in Each Product Code, Cosmetic Product Formulation Data. In *Division of Cosmetics Technology* 33-34, Food and Drug Administration, Washington, DC.
- Frankel, E. N., Hu, M. L., Tappel, A. L. 1989. Rapid headspace gas chromatography of hexanal as a measure of lipid peroxidation in biological samples. Lipids **24** (11):976-981.
- Gawlik-Dziki, U., Świeca, M. 2007. Effect of various pH conditions simulated in vivo on the activity of lipophilic antioxidants isolated from selected spices. Pol. J. Food Nutr. Sci., **57** (3A):19-22.
- Glisik, S., Ivanovic, J., Ristic, M., Skala, D. 2010. Extraction of sage (*Salvia officinalis* L.) by supercritical CO₂: Kinetic data, chemical composition and selectivity of diterpenes. J. Supercrit. Fluids **52**:62-70.
- Halliwell, B., Chirico, S. 1993. Lipid peroxidation: Its mechanism, measurement, and significance. Am. J. Clin. Nutr. **57**: 715S-725S.
- IARC. 1986. *IARC Monographs on the Evaluation of the Carcinogenic Risks of Chemicals to Humans. Some Naturally Occurring and Synthetic Food Components, Furocoumarins.*
- Ibáñez, E., Kubátová, A., Señoráns, F.J., Cavero, S., Reglero, G., Hawthorne, S. B. 2003. Subcritical water extraction of antioxidant compounds from rosemary plants. J. Agric. Food Chem. **51**:375-382.

- Ivanović, J., Đilas, S., Jadranin, M., Vajs, V., Babović, N., Petrović, S., Ižović, I. 2009. Supercritical carbon dioxide extraction of antioxidants from rosemary (*Rosmarinus officinalis* L.) and sage (*Salvia officinalis* L.). J. Serb. Chem. Soc. **74** (7):717–732.
- JECFA. 1996. Toxicological evaluation of certain food additives and contaminants in food. Who Food Additives Series **35**:3–86. Joint FAO/WHO Expert Committee on Food Additives, Geneva.
- Luo, X. P., Yazdanpanah, M., Bhoori, N., Lehotay, D. C. 1995. Determination of aldehydes and other lipid peroxidation products in biological samples by gas chromatography-mass spectrometry. Anal. Biochem. **228**: 294–298.
- Magoulas, K., Louli, V., Papamichail, I. 2000. Supercritical fluid extraction of celery seed oil. J. Supercrit. Fluids **18**:213–226.
- Martínez, J. L. 2008. Supercritical Fluid Extraction of Nutraceuticals and Bioactive Compounds. CRC Press, Boca Ratón, Florida, EE.UU.
- Masaki, H., Sakaki, S., Atsumi, T., Sakurai, H. 1995. Active-oxygen scavenging activity of plant extracts. Biol. Pharm. Bull. **18**:162–166.
- Mockutė, D., Nivinskienė, O., Bernotienė, G., Butkienė, R. 2003. The cis-thujone chemotype of *Salvia officinalis* L. essential oils. Chemija (Vilnius) **14**(4):216–220.
- Moura, P.M., Prado, G.H.C. Meireles, M.A.A, Pereira, C.G. 2012. Supercritical fluid extraction from guava (*Psidium guajava*) leaves: Global yield, composition and kinetic data. J. Supercrit. Fluids **62**:116–122.
- Ogunwande, I. A., Olawore, N. O., Adeleke, K. A., Ekundayo, O., Koenig, W, A. 2003. Chemical composition of the leaf volatile oil of *Psidium guajava* L. growing in Nigeria. Flavour Fragrance J. **18**(2):136–138.
- Ou, B., Hampsch-Woodill, M., Prior, R. 2001. Development and validation of an improved oxygen radical absorbance capacity assay using fluorescein as the fluorescent probe. J. Agric. Food Chem. **49**:4619–4626.
- Pérez, R. M., Mitchell, S., Vargas, R. 2008. *Psidium guajava*: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology. J. Ethnopharmacol. **117**:1–27.
- Reverchon, E., Senatore, F. 1992. Isolation of rosemary oil: Comparison between hydrodistillation and supercritical CO₂ extraction. Flavour Fragrance J. **7** (4):227–230.
- Rižnar, K., Čelan, Š., Škerget, M., Knez, Ž. 2008. Solubility of carnosic acid and carnosol from rosemary extract in supercritical CO₂. Acta Chim. Slov. **55**:516–520.
- Sagrero-Nieves, L., Bartley J.P. Provis-Schwede, A. 1994. Supercritical fluid extraction of the volatile components from the leaves of *Psidium guajava* L. (guava). Flavour Fragrance J. **9**:135–137.
- Schwarz, K.; Ternes, W. 1992. Antioxidative constituents of *Rosmarinus officinalis* and *Salvia officinalis*. II. Isolation of carnosic acid and formation of other phenolic diterpenes. Z. Lebensm.-Unters. Forsch. **195**: 99–103.
- Sebastián, S.L., Ramos, E., Ibáñez, E., Bueno, L., Ballester, J., Tabera, M., Reglero J. 1998. Dearomatization of antioxidant rosemary extracts by treatment with supercritical carbon dioxide. J. Agric. Food Chem. **46**(1):13–19.
- Shi, J., Khatri, M., Xue, S. J., Mittal, G. S., Ma, Y., Li, D. 2008. Solubility of lycopene in supercritical CO₂ fluid as affected by temperature and pressure. Sep. Purif. Technol. **66**:322–328
- da Silva, D. J., Luz, A. I., da Silva, H. L. M., Andrade, E. H., Zoghbi, M. d. G. Maia, J. G. 2003. Essential oils of the leaves and stems of four *Psidium* spp. Flavour Fragrance J. **18**(3):240–243.
- Stashenko, E. E., Puertas, M. A., Salgar, W., Delgado, W., Martínez, J.R. 2000. Solid-phase microextraction with on-fibre derivatisation applied to the analysis of volatile carbonyl compounds. J. Chromatogr. A. **886**:175–181.
- Stashenko, E. E., Puertas, M. Martínez, J.R. 2002. SPME determination of volatile aldehydes for evaluation of in-vitro antioxidant activity. Anal. Bioanal. Chem. **373**:70–74.
- Thorsen, M. A., Hildebrandt, K. S. 2003. Quantitative determination of phenolic diterpenes in rosemary extracts: Aspects of accurate quantification. J. Chromatogr. A. **995** (1-2):119–125.
- Wellwood, C. R. L. 2004. Rosemary A.C. relevance of carnosic acid concentrations to the selection of rosemary, *Rosmarinus officinalis* (L.) accessions for optimization of antioxidant yield. J. Agric. Food Chem. **52** (20):6101–6107.

LAS ESPECIES DEL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE: PANICOIDEAE: PASPALEAE) EN BRASIL*

Diego Giraldo-Cañas**

RESUMEN

Giraldo-Cañas, D.: Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Brasil. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 317-364, 2012. ISSN 0370-3908.

Axonopus P. Beauv. es un género nativo del continente americano, del que se conocen unas 71 especies, principalmente concentradas en el norte de Sudamérica, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Se presenta el estudio taxonómico sinóptico de las especies brasileñas, sus sinónimos, su distribución geográfica y ecológica, sus nombres vernáculos, se comentan algunas particularidades morfológicas, así como relaciones morfológicas de las especies. Se discuten las afinidades morfológicas con *Digitaria*, *Paspalum* y *Spheneria*. Tres nombres se reducen a la sinonimia: *Axonopus apricus* G. A. Black [= *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase ex Hitchc.], *Axonopus arcuatus* (Mez) G. A. Black [= *Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca] y *Axonopus obtusifolius* (Raddi) Chase var. *rolfsii* G. A. Black [= *Axonopus furcatus* (Flüggé) Hitchc.]. Por otra parte, se restablecen las especies *Axonopus conduplicatus* G. A. Black, *Axonopus schultesii* G. A. Black, las que habían sido consideradas en la sinonimia de *Axonopus laxiflorus* (Trin.) Chase, y *Axonopus eminens* (Nees) G. A. Black, la cual había sido ubicada en la sinonimia de *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. Se designa el lectotipo de *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll. Cuatro especies se excluyen de la flora brasileña. Así, el género *Axonopus* queda representado en Brasil por 48 especies, de las cuales 16 son endémicas.

Palabras clave: *Axonopus*, *Centrochloa*, *Digitaria*, *Ophiochloa*, *Paspalum*, *Spheneria*, flora de Brasil, gramíneas neotropicales.

ABSTRACT

Axonopus P. Beauv. is an American genus with ca. 71 species, mainly distributed in northern South America, with some species apparently introduced to the Old World. A synoptical treatment of the Brazilian species is provided, including synonyms, ecological and geographic distribution, common names, comments on particular morphological features, and morphological relationships of the species. The morphological relationships

* Contribución derivada del proyecto "Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales", de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

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

with *Digitaria*, *Paspalum*, and *Spheneria* are discussed. Three names are synonymized: *Axonopus apricus* G. A. Black [= *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase ex Hitchc.], *Axonopus arcuatus* (Mez) G. A. Black [= *Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca], and *Axonopus obtusifolius* (Raddi) Chase var. *rolfsii* G. A. Black [= *Axonopus furcatus* (Flüggé) Hitchc.]. *Axonopus conduplicatus* G. A. Black, *Axonopus schultesii* G. A. Black, and *Axonopus eminens* (Nees) G. A. Black are re-established. The name *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll is lectotypified. Four species are excluded from the Brazilian flora. Thus, a total of 48 *Axonopus* species occur in Brazil, which 16 are endemic.

Key words: *Axonopus*, *Centrochloa*, *Digitaria*, *Ophiochloa*, *Paspalum*, *Spheneria*, Flora of Brazil, Neotropical grasses.

Introducción

La tribu Paspaleae J. Presl comprende 40 géneros y aproximadamente 581 especies, las cuales poseen un número cromosómico básico de $x = 10$, y éstas son principalmente nativas de las Américas (Morrone *et al.*, 2012). A esta tribu pertenece *Axonopus* P. Beauv., un género nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América y se distribuye desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Chile (sólo registrado en la Isla de Pascua) (Giraldo-Cañas, 2008a, 2010), así como en las islas del Caribe, con algunos representantes aparentemente introducidos en África, Australia, Asia tropical y Europa [Portugal (Giraldo-Cañas, 2008a) y Galicia (España) (Romero Buján, 2008)]. De este género se conocen cerca de 71 especies, las cuales están mayormente concentradas en el norte de Sudamérica (Brasil, Venezuela y Colombia) (Black, 1963; Giraldo-Cañas, 2008b). Sus especies crecen, principalmente, por debajo de los 1000 m de altitud, y constituyen importantes elementos en las sabanas naturales, los campos, los cerrados, así como en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos (Escudo Guayanés y Escudo Brasileño) (Giraldo-Cañas, 2007, 2008b, 2010).

Axonopus incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paspaleae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema superior opuesta al eje del raquis y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son: inflorescencias racemosas con espiguillas agrupadas unilateralmente, espiguillas solitarias adaxiales, ausencia de gluma inferior y de pálea inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior estéril (Black, 1963; Giraldo-Cañas, 2007, 2008b, 2010).

La taxonomía de *Axonopus* es complicada y, de hecho, resulta difícil determinar claramente algunos ejemplares, situación que se ve en los herbarios, dada la apreciable cantidad

de determinaciones taxonómicas equivocadas, en las que muchos botánicos (inclusive agrostólogos) confunden no sólo especies de *Axonopus* entre sí, sino que muchas de éstas las ubican en otros géneros (obs. pers.), tales como *Digitaria* Haller y *Paspalum* L., e incluso las ubican en *Chloris* Sw. y *Cynodon* Rich. (estos dos últimos son géneros de la subfamilia Chloridoideae). A ello contribuye la gran uniformidad del género *Axonopus* en sus caracteres morfológicos, ya que apenas existen diferencias interespecíficas, tanto en los órganos vegetativos como en las espiguillas (Giraldo-Cañas, 2000a, 2007).

En este contexto, en Brasil ha habido varias aproximaciones para caracterizar la composición y la taxonomía del género *Axonopus*, ya bien sea a nivel nacional o regional (véanse Dedecca, 1956; Black, 1963; Smith *et al.*, 1982; da Costa Monteiro & Bronzi Pace, 1984; Renvoize, 1984a, 1988; do Carmo Bastos, 1991; Filgueiras, 1995, 2010; Dubs, 1998; Valls *et al.*, 2001; Zuloaga *et al.*, 2003; Sousa da Rocha & Secco, 2004; Quattrocchi, 2006; Dias-Melo *et al.*, 2009; de Oliveira *et al.*, 2009; Salaria *et al.*, 2011; Filgueiras & Rodrigues, 2012), pero los criterios taxonómicos son disímiles y contradictorios, los que en muchos casos están basados en variaciones mínimas y continuas de las dimensiones y la densidad del indumento de hojas y espiguillas, las cuales se ajustan perfectamente a variaciones locales –situación que se refleja principalmente en la aceptación de numerosos binomios o en la curiosa consideración de sinónimos sin el necesario estudio detallado del material tipo– (Tabla 1) (Giraldo-Cañas, 2010). Lo anterior, unido a la urgencia de desarrollar estudios taxonómicos en gramíneas neotropicales y especialmente brasileñas –dada su alta diversidad–, justifican el adelantar un estudio taxonómico con el fin de esclarecer y delimitar las especies brasileñas de *Axonopus*.

Aquí presento una revisión sinóptica de las especies brasileñas de *Axonopus*, con el objetivo de contribuir con el conocimiento de la flora de Brasil, considerada como la más diversa del planeta (McNeely *et al.*, 1990; Giulietti *et al.*, 2005; Fiaschi & Pirani, 2009; Forzza & Leitman, 2010; Giulietti, 2010; Martinelli, 2012) y especialmente de su flo-

ra agrostológica, la cual asciende a 1414 especies (468 endémicas) y 210 géneros (21 endémicos) (Longhi-Wagner, 2012), lo que la ubica como la más rica de todos los países americanos y la segunda a nivel mundial, después de la de China, país en el que las gramíneas están representadas por 1795 especies (810 endémicas) y 226 géneros (siete endémicos) (Wu *et al.*, 2006). Por otra parte, Smith & Wasshausen (1977, 1981), Burman (1985), Castro Souza (2010) y Longhi-Wagner (2012) destacaron la necesidad de aportar nuevos trabajos taxonómicos para las gramíneas brasileñas, toda vez que éstos son muy escasos, máxime en los géneros ricamente diversificados en Brasil como lo es *Axonopus*, el cual ocupa el cuarto lugar en riqueza de especies (48) en la flora agrostológica brasileña, después de *Paspalum* L. (202 especies), *Panicum* L. (57) y *Eragrostis* Wolf (52).

Tabla 1. Número de especies reconocidas por diferentes agrostólogos para el género *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Brasil.

Autor	Año de la publicación	Número total de especies reconocidas para Brasil	Número de especies endémicas reconocidas para Brasil
Dedecca	1956	38	Sin datos
Black	1963	70	29
da Costa Monteiro & Bronzi Pace	1984	45	Sin datos
Zuloaga <i>et al.</i>	2003	53	20
Sousa da Rocha & Secco	2004	75	Sin datos
Quattrocchi	2006	51	24
Filgueiras	2010	54	14
Filgueiras & Rodrigues	2012	54	16
Giraldo-Cañas	*	48	16

* Este estudio.

Materiales y métodos

Estudios exomorfológicos. Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía y sistemática biológicas (Giraldo-Cañas *et al.*, 2012). Seguí el concepto morfológico de especie, con base en los postulados de Crisci (1994), Uribe Meléndez (2008) y Giraldo-Cañas *et al.* (2012), esto es “una especie se define como un conjunto de individuos que presenta un espectro continuo de variación fenotípica y separado de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas; en otras palabras, las especies son hipótesis acerca de la discontinuidad de la naturaleza”. La circumscripción taxonómica infragenérica de *Axonopus* la basé en Giraldo-Cañas (2000b, 2008b), la consideración

de nuevos sinónimos genéricos la basé en López & Morrone (2012), toda vez que dichos autores incluyeron recientemente los géneros *Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga en *Axonopus*, y la ubicación de *Axonopus* en la tribu Paspaleae y la subtribu Paspalinae Griseb. la basé en Morrone *et al.* (2012). Cabe destacar que la descripción genérica aquí presentada la construí con base en todas las especies del género y no sólo sobre la base de las especies brasileñas.

La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales la basé en la terminología clásica agrostológica, excepto en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **entrenudo** (= internodio), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas, utilicé el término *aparatos estomáticos*, que incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostiolo o estoma, así como la cámara subestomática), **tricomos** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a agujijones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfitolitos o silicofitolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **lema inferior** (= lema estéril), **lema superior** (= lema fértil), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariósipside). Así, pretendo contribuir con la estandarización de términos agrostológicos, dado que hay una proliferación de palabras para la morfología de gramíneas, las cuales, en muchos casos, no son homólogas. Con esto quiero contribuir a la imperiosa necesidad de la unificación de términos morfológicos y anatómicos en el contexto de Mayo *et al.* (2008), Assis (2009), Vogt *et al.* (2010) y Schönenberger & von Balthazar (2012). Los términos escritos en negrita corresponden a las formas castellanas adoptadas en la agrostología moderna (Giraldo-Cañas & Peterson, 2009a, 2009b; Giraldo-Cañas, 2010, 2011, 2012a, 2012b; Peterson & Giraldo-Cañas, 2011, 2012).

Estudí las colecciones generales y la mayoría de los materiales tipo de diversos herbarios, tales como AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990). Asimismo, consulté todas las descripciones originales de los taxones aquí considerados. Cabe destacar que las palabras *holotipo*, *isotipo*, *lectotipo*, *isolectotipo* y otras similares, están escritas de acuerdo con Martínez-Laborde *et al.* (2002: xi), autores que adoptaron y aconsejaron las formas sin tilde. Dado que existen numerosas obras con las descripciones y las ilustraciones de las especies aquí tratadas, no repito dicha información y por lo tanto, remito a la literatura citada

para tal fin. Una completa descripción de las formaciones vegetales y unidades fitogeográficas brasileñas se puede encontrar en **Cabrera & Willink** (1980), **Gomes Fernandes & Bezerra** (1990), **de Amarante Romariz** (1996), **de Carvalho & Almeida** (2011) y **Graham** (2011).

Observaciones micromorfológicas de los racimos, la espiguilla y el antecio superior. Las muestras de racimos, espiguillas y antecios superiores –para las observaciones con los microscopios óptico “MO” (Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D. C.) y electrónico de barrido “MEB” (Dirección Académica CEIF de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.)– las obtuve de material seco de herbario. Las muestras para el MEB las monté en microdiscos metálicos, los que recubrí con una cinta de doble faz, la cual permite la adherencia de las muestras. En vista de que el MEB es ambiental, no necesité recurrir a la metalización de las muestras. Cabe destacar que las estructuras reproductivas corresponden a panojas maduras.

Resultados y discusión

Axonopus P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 12, 154 et Tabula Methodica. 1812.

Cabrera Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. ESPECIE TIPO: *Cabrera chrysoblepharis* Lag. [= *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase].

Anastrophus Schltld., Bot. Zeitung (Berlín) 8: 681. 1850. ESPECIE TIPO: *Paspalum platyculmum* Thouars ex Nees [= *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.].

Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. ESPECIE TIPO: *Lappagopsis bijuga* Steud. [= *Axonopus bijugus* (Steud.) Chase = *Eriochloa brasiliensis* Spreng. = *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhlman].

Centrochloa Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 25 (4): 192. 1935. ESPECIE TIPO: *Centrochloa singularis* Swallen [= *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone].

Ophiochloa Filg., Davidse & Zuloaga, Novon 3 (4): 360. 1993. ESPECIE TIPO: *Ophiochloa hydrolithica* Filg., Davidse & Zuloaga [= *Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone].

Plantas herbáceas, gráciles a robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. **Cañas** erectas o geniculadas a decumbentes, simples o ramificadas. **Hojas** basales, caulinares a equitantes; **vainas** comprimidas o no, simples, raramente auriculadas (*A. steyermarkii*, *A. succulentus*), redondas o aquilladas, glabras, hispídas o vilosas; **ligulas** cortamente membranáceas, ciliadas (lígula externa

sólo en *A. junciformis*); **láminas** lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas, pseudopecioladas (sólo en *A. eminens*), aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas. **Inflorescencias** 1-2 (-4), terminales, ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinosoides*) o en las vainas (en algunos ejemplares de *A. furcatus*); **panojas** simples (racimos de primer orden de ramificación) a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal (con ramificación de segundo orden), de varios a numerosos **racimos** espiciformes, delgados, raramente un racimo por panoja (esta última condición sólo observada en *A. bryoides*, *A. fastigiatus* y *A. hydrolithicus*), digitados, subdigitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; **raquis** 0,2-0,7 (-1,4) mm de ancho, triquetro, ocasionalmente alado (condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, entonces los tricomas simples o de base tuberculada, generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación sólo observada en *A. bryoides*, *A. chrysoblepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, y en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*); **pedicelo** acetabuliforme, crateriforme o triquetro; inserción pedicelo-espiguilla semilunar, raramente oblicua (sólo en *A. purpusii*) a más comúnmente horizontal. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, con el **antecio inferior** representado por la lema inferior), muy raras veces con unas pocas espiguillas trifloras en algunas inflorescencias (evento muy escaso en algunas panojas de *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), solitarias, muy raramente geminadas (sólo en unas pocas panojas de *A. anceps*, *A. chimantensis*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), biconvexas, alternas, sobre dos caras del raquis, imbricadas, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides a raramente fusiformes, de contorno lanceolado, dorsalmente comprimidas, las que se desarticulan por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas simples o raramente de base tuberculada, con el dorso de la gluma y de la lema superiores opuesto al eje del raquis (posición adaxial); **gluma inferior** ausente; **gluma superior** y **lema inferior** tan largas como la espiguilla, raramente más cortas que el antecio superior, subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervias; gluma superior extendiéndose debajo del callo como una larga espuela cónica (condición exclusiva de *A. singularis*), entera, raramente erosa; lema inferior generalmente sin setas, raramente con una o dos setas prominentes de base tuberculada (esta última condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea inferior** y **flor inferior** ausentes; **antecio superior** elipsoide, ovado a oblongo, crustáceo, cartilagineo a coriáceo o membranáceo, raramente blando (*A.*

caulescens), ligera a fuertemente papiloso (papilas simples), glabro o con un mechón de tricomas unicelulares simples hacia el ápice o con microtricomas bicelulares distales, pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientras que su lema superior es cobriza; **lema superior** entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinoxoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice o la porción proximal de la misma, o libre y sin cubrir la pálea superior (característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea superior** como la lema superior, entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica sólo observada en *A. bryoides*); **flor superior** perfecta; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas 2**, dispuestas hacia la lema superior, ovadas a oblongas, enteras a sublobadas o erosas, glabras; **estambres 3** (uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales) (2 estambres en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, raramente 3 en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, purpúreas, raramente amarillas; **estilos 2**, estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente amarillos, blancos o blanquecinos. **Cariopsis** elipsoide, obovada, oblonga a ovoide o clavada, dorsiventralmente comprimida; **embrión** 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; **hilo** punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal.

Especie tipo. *Axonopus aureus* P. Beauv. (lectotipo designado por Hitchcock, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 142. 1908). Cabe destacar que Chase (1911) eligió como especie tipo a *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., en la que pasó inadvertida la propuesta anterior de Hitchcock (1908).

Etimología. Del griego *axon* (ἄξων) = eje y *pous* (πούς) = pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones (Dedecca, 1956; Crins, 1991; Quattrocchi, 2006). La historia del género puede ser consultada en Dedecca (1956), Black (1963), Giraldo-Cañas (2001, 2008b) y Cialdella *et al.* (2006).

Tipo fisiológico y anatómico. C₄ NADP-me (MS) (Watson & Dallwitz, 1992; Aliscioni, 2002; Salarinato *et al.*, 2011).

Número básico de cromosomas y nivel de ploidía. $x = 10$ (Watson & Dallwitz, 1992), y el nivel de ploidía varía entre 2x y 10x, con una alta frecuencia de diploides, tetraploides y hexaploides (Giraldo-Cañas, 2008b).

Observaciones. Pohl (1980: 73), Judziewicz (1990: 82) y Davidse (2004: 45) mencionaron en la descripción generica de *Axonopus* que éste posee, aunque raramente, gluma infe-

rior. Asimismo, Salarinato *et al.* (2011) consideraron la presencia de gluma inferior en varias de las descripciones de diferentes especies austroamericanas [e.g. *A. argentinus* Parodi, *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlman, *A. hirsutus* G. A. Black, *A. iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, *A. obtusifolius* (Raddi) Chase, *A. polystachyus* G. A. Black, *A. purpusii* (Mez) Chase y *A. suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi]. No obstante y a pesar de que realicé observaciones detalladas de muchas especies a nivel mundial, representantes de todas las categorías infragenéricas, nunca pude advertir la presencia de dicha gluma inferior, ni siquiera en forma rudimentaria. Es por esto que esta estructura la considero ausente en el género. Por otra parte, varios autores definieron las espiguillas de *Axonopus* como sésiles a brevemente pediceladas (e.g. Black, 1963; Luces de Febres, 1963; Nicora & Rúgolo de Agrasar, 1987; do Carmo Bastos, 1991; Sousa da Rocha & Secco, 2004), pero realmente en este género no hay espiguillas sésiles, todas son subsésiles a cortamente pediceladas.

Características morfológicas y micromorfológicas de la inflorescencia, la espiguilla y el antecio superior. Las inflorescencias son terminales u ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje [*A. triglochinoxoides* (Mez) Dedecca] o en las vainas [en algunos ejemplares de *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc.]. El número de inflorescencias por caña varía entre una y cuatro, aunque normalmente se encuentran una o dos. Las panojas son simples con racimos de primer orden de ramificación a ocasionalmente con ramificación de segundo orden en la porción proximal de la panoja, de varios a numerosos racimos delgados, muy raramente un racimo por panoja [esta última condición sólo observada en *A. bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, *A. fastigiatus* (Nees ex Trin.) Kuhlman y *A. hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone]; los racimos pueden ser digitados o paniculados, y persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; el raquis es de 0,2-0,7 mm de ancho en todas las especies, excepto en *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase (en la que el raquis presenta 1-1,4 mm de ancho) y en *A. hydrolithicus* (raquis 0,9-1,1 mm de ancho), y éste es triquetro, salvo en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, en las que es alado; el raquis es liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, caso en el cual los tricomas son simples o de base tuberculada. El raquis es generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación sólo observada en *A. bryoides*, *A. chrysoblepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, y en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*).

Por su parte, el pedicelo en el género *Axonopus* exhibe una relativa variedad morfológica, la que se manifiesta en su longitud, en la forma de su porción distal y en el tipo de inser-

ción pedicelo-espiguilla. En cuanto a su longitud, ésta comprende desde *ca.* 0,1 hasta 4 mm de largo (en ningún caso el pedicelo es sésil). La forma más común del pedicelo es la acetabuliforme, la cual se encuentra en la mayoría de las especies; sólo unas cuantas especies se apartan de esta forma, en las que el pedicelo es crateriforme [*A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. caulescens* (Mez) Henrard, *A. chrysoblepharis*, *A. comatus* (Mez) Swallen), *A. longispicus* (Döll) Kuhlman.] o triquetro [*A. comans* y *A. siccus* (Nees) Kuhlman.]. En *A. anceps* el pedicelo presenta la región distal con los bordes revolutos. Por su parte, la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal en casi todas las especies estudiadas, salvo en *A. fastigiatus* y *A. conduplicatus* G. A. Black, en las cuales es semilunar, mientras que *A. purpusii* es oblicua.

Las espiguillas del género son bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, al quedar el antecio inferior representado por la lema inferior) y éstas responden al plan básico de las Paniceae (Cialdella & Vega, 1996; Giraldo-Cañas, 2008b). Éstas se disponen en dos hileras alternas del raquis, las cuales son solitarias, subsésiles en la mayoría de las especies estudiadas, excepto en *Axonopus* serie *Barbigeri*, serie en la que la mayoría de sus especies presenta espiguillas pediceladas [*A. anceps*, *A. comatus*, *A. conduplicatus*, *A. eminens* (Nees) G. A. Black, *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., *A. longispicus*, *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlman., *A. surinamensis* (Hochst. ex Steud.) Henrard y *A. triglochinosides*], raramente geminadas, sobre dos caras del raquis, ocasionalmente hundidas en cavidades en el raquis (*A. chrysoblepharis*) y superpuestas secuencialmente.

Las espiguillas varían de elipsoides u ovoides a raramente fusiformes y están dorsalmente comprimidas, las cuales se desarticulan por debajo de la gluma superior. Éstas pueden variar de glabras a puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas son simples a raramente de base tuberculada (*Axonopus* sect. *Lappagopsis*) o ciliadas (*Axonopus* serie *Fastigiati*). Las espiguillas poseen el dorso de la gluma y de la lema superiores opuestos al raquis (posición invertida de la espiguilla, lo que se denomina como espiguillas adaxiales) y éstas no presentan gluma inferior. La gluma superior y la lema inferior son tan largas como la espiguilla, y éstas son subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervias, con los nervios débiles a marcados, el nervio medio es conspicuo o puede estar ausente. La gluma superior se puede extender debajo del callo como una larga espuela cónica, condición exclusiva de *A. singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone. Por su parte, la lema inferior generalmente carece de setas, aunque raramente puede haber una o dos setas prominentes de base tuberculada; esta última característica es propia de *A. bryoides* (una seta) y *A. hydrolithicus* (dos setas).

El antecio superior puede variar de elipsoide a ovoide, y éste presenta el ápice comúnmente obtuso, raramente puede ser agudo, y su consistencia varía de crustácea a coriácea o membranácea, raramente el antecio superior es blando (condición sólo observada en *A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso, las papilas son simples y éstas están dispuestas regularmente sobre toda la superficie de la lema y la pálea superiores; el antecio superior es glabro o con un mechón de macrotricomas unicelulares hacia el ápice de la lema (raramente en lema y pálea superiores), y/o con escasos microtricomas bicelulares fusiformes ubicados en las regiones medial a distal de la lema y la pálea superiores, o con microtricomas bicelulares con la célula distal globosa (esta última característica es exclusiva de *A. singularis*). Los fitolitos (cuerpos de sílice) se localizan en la porción distal de la lema y la pálea superiores, los cuales exhiben diversas formas (halteriformes de centro corto y final convexo, en cruz delgada y circulares a redondeados). Cabe destacar que no he encontrado en ninguna especie aparatos estomáticos en el antecio superior.

El color del antecio superior varía de pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientras que su lema superior es cobriza (esta última característica es propia de *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), y éste es tan largo como la espiguilla o más corto que ella. La lema superior es entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinosides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además, la lema superior puede encerrar ligeramente el ápice o la porción proximal de la pálea superior, o puede ser libre y sin cubrir la pálea superior (característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*). Por su parte, la pálea superior es de textura y ornamento similares a los de la lema superior, y ésta es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica sólo observada en *A. bryoides*). La flor superior es perfecta, con tres estambres –uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales–, raramente puede haber sólo dos estambres, característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, o raramente tres en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*. En las figuras 1 y 2 se presenta la variación morfológica de racimos y espiguillas, en la figura 3 se exhibe la variación del indumento de las espiguillas, en la figura 4 se muestra la variación morfológica de la inserción pedicelo-espiguilla, mientras que en las figuras 5, 6 y 7 se presenta la variación micromorfológica del antecio superior.

Afinidades genéricas. En la subtribu Paspalinae, *Axonopus* presenta afinidades morfológicas con *Paspalum* –de hecho, un gran número de sus especies fue descrito originalmente en *Paspalum* o considerado en éste (véanse Flüggé, 1810;

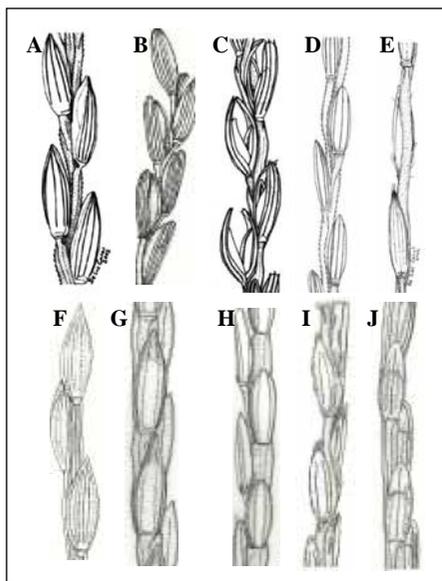


Figura 1. Variación morfológica de racimos y espiguillas de algunas especies brasileñas de *Axonopus*. **A.** *Axonopus anceps* [Maguire et al. 32000 (NY)]; **B.** *Axonopus carajasensis* [Daly et al. 1990 (MG)]; **C.** *Axonopus leptostachyus* [Gutiérrez & Ladino 201 (COL)]; **D.** *Axonopus scoparius* [Giraldo-Cañas et al. 2702 (COAH)]; **E.** *Axonopus triglochinos* [Echeverry 5073 (COL)]; **F.** *Axonopus oiapocensis* [von Luetzelburg 20299 (US)]; **G.** *Axonopus compressus* [Jorgenson 32 (COL)]; **H.** *Axonopus fissifolius* [Cortés 6 (COL)]; **I.** *Axonopus purpusii* [Giraldo-Cañas & López 2625 (COAH)]; **J.** *Axonopus centralis* [Mora 1310 (COL)].

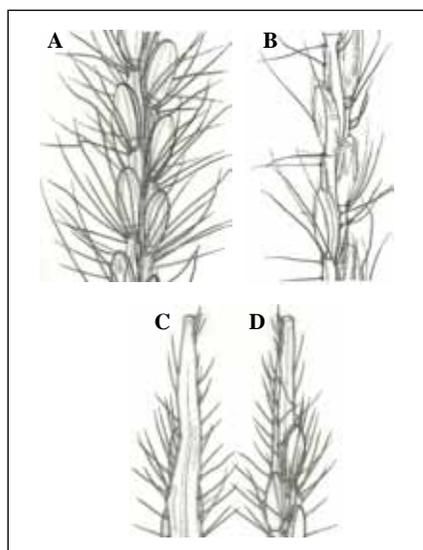


Figura 2. Variación morfológica de racimos y espiguillas de algunas especies brasileñas de *Axonopus*. **A.** *Axonopus aureus* [Giraldo-Cañas 2638 (COL)]; **B.** *Axonopus senescens* [Blydenstein & Saravia 1098 (COL)]; **C y D.** *Axonopus chrysoblepharis* [Giraldo-Cañas & López 2641 (COAH)].

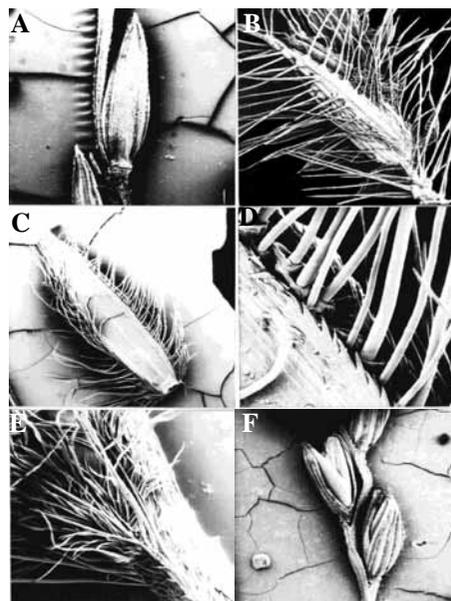


Figura 3. Indumento de la espiguilla en algunas especies brasileñas de *Axonopus*. **A.** *Axonopus leptostachyus* [Lægaard & Mayorga17467 (COL)]; **B.** *Axonopus brasiliensis* [Killeen 2788 (SI)]; **C.** *Axonopus fastigiatus* [Irwin & Soderstrom 5214 (US)]; **D.** *Axonopus fastigiatus* [Irwin & Soderstrom 5214 (US)]; **E.** *Axonopus marginatus* [Santos 2157 (R)]; **F.** *Axonopus anceps* [Lægaard & Mayorga17500 (COL)].

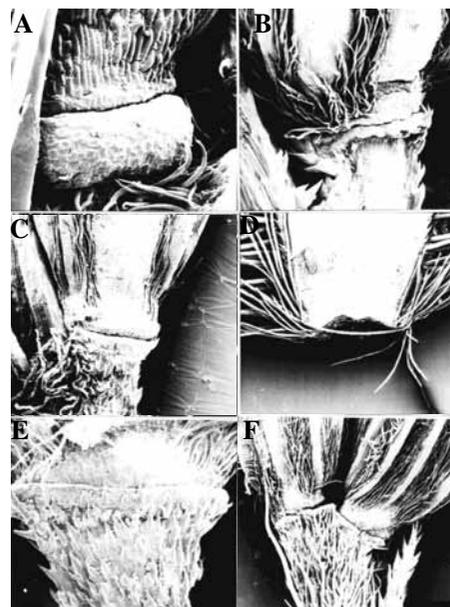


Figura 4. Variación morfológica de la inserción pedicelo-espiguilla de algunas especies brasileñas de *Axonopus*. **A.** *Axonopus chrysoblepharis* [Davidse 2881 (MO)]; **B.** *Axonopus anceps* [Lægaard & Mayorga17500 (COL)]; **C.** *Axonopus leptostachyus* [Lægaard & Mayorga17467 (COL)]; **D.** *Axonopus fastigiatus* [Irwin & Soderstrom 5214 (US)]; **E.** *Axonopus senescens* [Hook s.n. (NY)]; **F.** *Axonopus scoparius* [Plowman et al. 2290 (COL)].

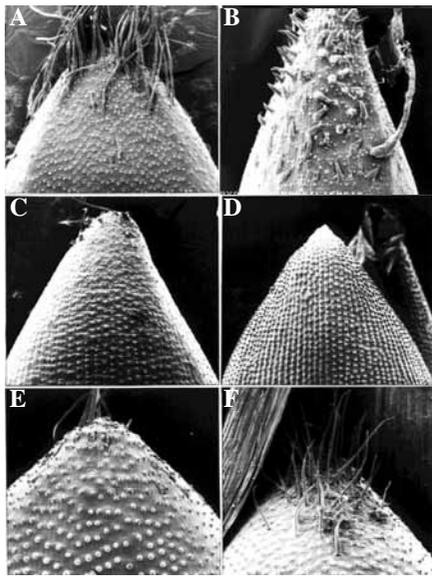


Figura 5. Variación morfológica del antecio superior de algunas especies brasileñas de *Axonopus* (vistas generales de la región distal del antecio del lado de la lema superior). **A.** *Axonopus caulescens* [Huber 9707 (MO)]; **B.** *Axonopus brasiliensis* [Calderón et al. 2575 (US)]; **C.** *Axonopus conduplicatus* [Irwin et al. 23465 (NY)]; **D.** *Axonopus eminens* [Mori et al. 16638 (CEPEC)]; **E.** *Axonopus equitans* [Soderstrom 1009 (NY)]; **F.** *Axonopus longispicus* [Hitchcock 17114 (MO)].

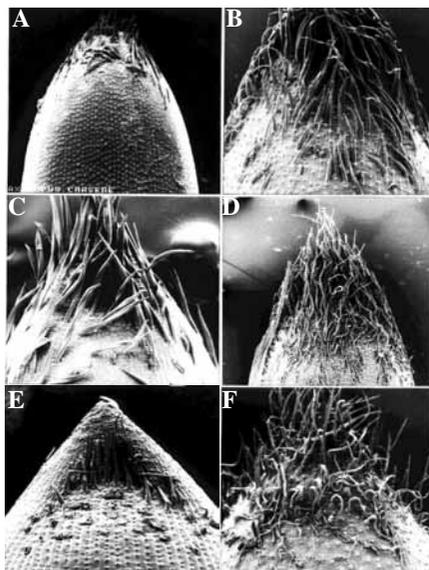


Figura 6. Variación morfológica del antecio superior de algunas especies brasileñas de *Axonopus* (vistas generales de la región distal del antecio del lado de la lema superior). **A.** *Axonopus chaseae* [Davidse et al. 12220a (MO)]; **B.** *Axonopus comans* [Irwin et al. 10606 (NY)]; **C.** *Axonopus marginatus* [Santos 2157 (R)]; **D.** *Axonopus pubivaginatatus* [Lima 53 (COL)]; **E.** *Axonopus singularis* [Swallen 3704 (US)]; **F.** *Axonopus surinamensis* [Hooek 245 (VEN)].

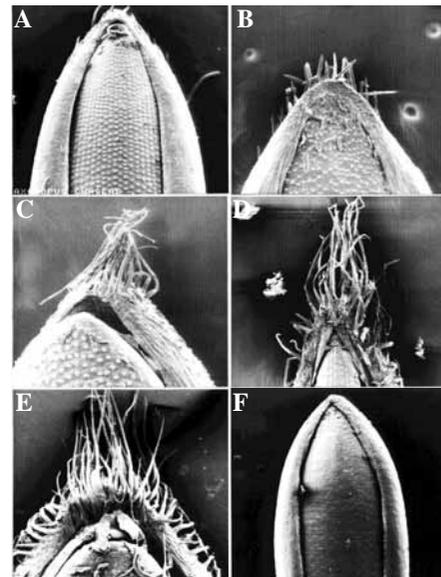


Figura 7. Variación morfológica del antecio superior de algunas especies brasileñas de *Axonopus* (vistas generales de la región distal del antecio del lado de la pálea superior). **A.** *Axonopus chaseae* [Davidse et al. 12220a (MO)]; **B.** *Axonopus purpusii* [Giraldo-Cañas & López 2578 (COAH)]; **C.** *Axonopus senescens* [Blydenstein & Saravia 1098 (COL)]; **D.** *Axonopus triglochinooides* [Davidse 16826 (MO)]; **E.** *Axonopus comatus* [Maguire et al. 30148 (NY)]; **F.** *Axonopus aureus* [Giraldo-Cañas & López 2591 (COAH)].

Trinius, 1820, 1826, 1828, 1834; **Raddi**, 1823; **Nees ab Esenbeck**, 1829; **Döll**, 1877; **Hackel**, 1890; **Mez**, 1917a, 1917b, 1921; entre otros), o raramente en *Panicum* (véase **Steudel**, 1853-1855)—, pero ambos géneros se distinguen por la orientación de la espiguilla con relación al raquis, la que es adaxial en *Axonopus* y abaxial en *Paspalum*, y además, en *Axonopus* las espiguillas son biconvexas, mientras que en *Paspalum* son generalmente plano-convexas o cóncavo-convexas, a veces biconvexas (**Watson & Dallwitz**, 1992; **Giraldo-Cañas**, 2001, 2008b).

Clayton & Renvoize (1999) también relacionaron a *Axonopus* con *Spheneria* Kuhl.¹, un género monotípico de Brasil, Guyana y Surinam, quizás porque en ambos géneros la gluma inferior está ausente, y adicionalmente, estos autores consideraron a *Spheneria* como un género derivado de *Centrochloa*, el cual a su vez lo reconocieron como un género derivado de *Axonopus* (véase la figura 19 de **Clayton & Renvoize**, 1999: 269). Cabe destacar que *Centrochloa* fue

¹ Ejemplares examinados de *Spheneria kegelii* Kuhl.: Brasil. G. A. Black 51-12361 (COL), G. A. Black 55-18555 (COL), G. Prance et al. 4844 (US). En Judziewicz (1990) y en Giraldo-Cañas (2008b) se pueden encontrar imágenes de esta especie.

recientemente incluido en *Axonopus* (López & Morrone, 2012). No obstante, *Spheneria* –el que también fue ubicado recientemente en la subtribu Paspalinae por Morrone *et al.* (2012)– posee espiguillas abaxiales y su pálea superior es biaquillada y ésta está casi completamente cubierta por la lema superior, mientras que en *Axonopus* las espiguillas son adaxiales, su pálea superior es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última condición es exclusiva de *Axonopus bryoides*), y el antecio superior presenta los márgenes de la lema superior enrollados sobre la pálea superior, y donde la lema superior encierra ligeramente el ápice de la pálea superior, pero sin llegar a cubrirla en más de la mitad de su área (Watson & Dallwitz, 1992; Giraldo-Cañas, 2001, 2008b). Al respecto, Judziewicz (1990) cree que *Spheneria* estaría más relacionado con *Paspalum*, en vista de que ambos géneros poseen espiguillas abaxiales, hipótesis que sigo aquí, toda vez que la orientación de la espiguilla, ya bien sea ésta adaxial o abaxial, es clave en la delimitación de géneros en la subfamilia Panicoideae.

Asimismo, *Axonopus* es superficialmente similar a *Digitaria* –un género de la tribu Paniceae R. Br.–, pero este último taxón se aparta por tener espiguillas agrupadas en pares, tríadas, tétradas e incluso en grupos de cinco y con orientación abaxial y además, en *Digitaria* la lema superior presenta los bordes membranáceos, generalmente hialinos y plegados sobre la pálea superior (Watson & Dallwitz, 1992; Giraldo-Cañas, 2001, 2004, 2005, 2008b).

Importancia económica del género *Axonopus*. Unas pocas especies han sido reconocidas de interés práctico, principalmente para céspedes en jardines y campos deportivos, y entre las más propagadas se destacan *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. y *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl. Otras especies son consideradas forrajeras naturales de mediano valor, como por ejemplo *A. compressus*, *A. fissifolius*, *A. furcatus*, *A. purpusii*, *A. scoparius* y *A. suffultus*. Dentro de éstas, *A. scoparius* es, quizás, la más importante económicamente, tanto en Mesoamérica como en el norte de Sudamérica, principalmente en la región andina, ya que se le cultiva como pastura fresca. Sousa Silva (1990) destacó que dos especies de *Axonopus* presentes en el cerrado brasileño, *A. barbiger* (Kunth) Hitchc. (= *A. siccus*) y *A. marginatus* (Trin.) Chase, están entre las principales gramíneas con valor forrajero. Según Filgueiras (1995), *A. aureus* y *A. chrysoblepharis* son buenas forrajeras, mientras que *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. presenta un valor medio como forrajera. En Brasil se emplean dos especies como ornamentales, *A. aureus* y *A. brasiliensis*, y se les denomina “siemprevivas” (Giulietti *et al.*, 1996).

Clasificación infragenérica. Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunir las

en grupos bien definidos –salvo tres especies, las cuales recientemente López & Morrone (2012) transfirieron de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* y *Ophiochloa*) al género *Axonopus*, ya que dichos autores no las ubicaron en ninguna de las secciones establecidas para el género; éstas son *A. bryoides*, *A. hydrolithicus* y *A. singularis*–. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas, 2000b, 2008b) (Tabla 2): *Axonopus* sect. *Axonopus*, *Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Axonopus* sect. *Senecentia* Gir.-Cañas. Los caracteres que delimitan las secciones son:

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus*.** ESPECIE TIPO: *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. (= *Milium compressum* Sw.).

Raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los tricomas nunca son de base tuberculada; espiguillas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con tricomas tiesos de base tuberculada; antecio superior pajizo a castaño oscuro, piloso o glabro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas, desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y la isla de Pascua (Chile) e islas del Caribe, con algunas especies introducidas a África, Australia, Europa (España y Portugal), Hawai e Indonesia. Esta sección es la más homogénea y compleja, la cual reúne alrededor de 62 especies.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase,** Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 134. 1911. *Cabrera* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Paspalum* sect. *Axonopodes* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 78. 1829. *Panicum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 193, 195. 1834. *Paspalum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 113. 1877. ESPECIE TIPO: *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase (= *Cabrera chrysoblepharis* Lag.).

Raquis escasa a más frecuentemente densamente piloso, con tricomas tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espiguillas y ocultándolas; espiguillas glabras o con tricomas simples esparcidos; antecio superior castaño a castaño oscuro, glabro, lustroso. Esta sección está comprendida por dos especies, *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase. *Axonopus* sect. *Cabrera* se distribuye desde el sur de México hasta Paraguay y el sur de Brasil.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase,** Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 135. 1911. *Lappagopsis* Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. ESPECIE TIPO:

Lappagopsis bijuga Steud. [= *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. (= *Eriochloa brasiliensis* Spreng.)].

Raquis y espiguillas cubiertas (o sólo espiguillas) con tricomas tiesos de base tuberculada, blanco-hialinos, nunca dorados; antecio superior castaño a castaño oscuro o negruzco, piloso en la porción distal. Esta sección es endémica de Bolivia, Brasil y Paraguay, y está conformada por sólo tres especies [*A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.].

Axonopus P. Beauv. sect. Senescentia Gir.-Cañas, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 24 (91): 185. 2000. ESPECIE TIPO: *Axonopus senescens* (Döll) Henrard (= *Paspalum senescens* Döll).

Raquis piloso, con tricomas de base tuberculada, blanquecinos a hialinos; espiguillas con pilosidad estriado-hirtela a hispida longitudinalmente entre los espacios internervales, los tricomas simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo, con penacho distal o sin el mismo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Sudamérica: Orinoquia colombiana, Amapá (Brasil), así como en la Guayana Francesa; posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

Clave para diferenciar las secciones del género *Axonopus* P. Beauv.

1. Raquis glabro, raramente piloso, entonces los tricomas simples. *Axonopus* sect. *Axonopus*
- 1'. Raquis piloso, entonces los tricomas de base tuberculada.
2. Antecio superior pajizo; tricomas del raquis blanquecinos a hialinos. *Axonopus* sect. *Senescentia*
- 2'. Antecio superior castaño a negruzco; tricomas del raquis blancos o dorados.
3. Tricomas del raquis blancos; espiguillas pilosas con tricomas de base tuberculada; antecio superior piloso en la porción distal. *Axonopus* sect. *Lappagopsis*
- 3'. Tricomas del raquis dorados; espiguillas glabras o pilosas, entonces los tricomas simples; antecio superior glabro. *Axonopus* sect. *Cabrera*

Black (1963), en su tratado sobre el género, describió una serie de categorías infragenéricas para *Axonopus* sect. *Axonopus*, que se resumen a continuación (Tabla 2):

Axonopus sect. *Axonopus*
 serie 1: *Axonopus*
 serie 2: *Barbigeri* G. A. Black

subserie *Ancipites* G. A. Black, subserie *Barbigeri* G. A. Black, subserie *Scoparii* G. A. Black

serie 3: *Suffulti* G. A. Black
 serie 4: *Capillares* G. A. Black
 serie 5: *Fastigiati* G. A. Black

La homogeneidad que dentro de las secciones es regla en *Axonopus*, conduce a que la organización propuesta por **Black** (1963) sea un tanto arbitraria, principalmente en lo que se refiere a las subseries de *Axonopus* serie *Barbigeri*, puesto que varias especies son entidades intermedias entre varias subseries y aparecen ubicadas en claves diferentes, que deberían en teoría, mantenerse alejadas si se tratara de una clasificación menos artificial (**Giraldo-Cañas**, 2007, 2008b). Por otra parte, las subseries de *Axonopus* serie *Barbigeri* no son monofiléticas (**Giraldo-Cañas**, 2007). Así, **Black** (1963) agrupó las especies del género basado en similitudes y no en sinapomorfías. En apariencia, parecería que el deseo de **Black** (1963) no fue establecer grupos naturales, sino más bien, reducir el número de entidades con las que debía trabajar en cada uno de los taxones considerados, en un intento por facilitar el complejo reconocimiento de las especies.

Clave para diferenciar las series de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus*

1. Antecio superior castaño a castaño oscuro. *Axonopus* serie *Suffulti*
- 1'. Antecio superior pajizo a verde claro.
2. Plantas anuales. *Axonopus* serie *Capillares*
- 2'. Plantas perennes.
3. Gluma superior largamente ciliada. *Axonopus* serie *Fastigiati*
- 3'. Gluma superior no ciliada.
4. Gluma superior y lema inferior con nervios marcados, prominentes, el nervio medio frecuentemente prominente. *Axonopus* serie *Barbigeri*
- 4'. Gluma superior y lema inferior con nervios no marcados, el nervio medio por lo regular ausente. *Axonopus* serie *Axonopus*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Axonopus* presentes en Brasil

1. Articulación pedicelo-espiguilla oblicua *Axonopus purpusii*
- 1'. Articulación pedicelo-espiguilla horizontal.
2. Hojas con lígula externa. *Axonopus junciformis*

Tabla 2. Características de las subdivisiones infragenéricas de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae).

Características	Sección <i>Axonopus</i> Serie <i>Axonopus</i>	Sección <i>Axonopus</i> Serie <i>Barbigeri</i>	Sección <i>Axonopus</i> Serie <i>Capillares</i>	Sección <i>Axonopus</i> Serie <i>Fastigiati</i>	Sección <i>Axonopus</i> Serie <i>Suffulti</i>	Sección Cabrera	Sección <i>Lappagopsis</i>	Sección <i>Senescentia</i>
Hábito	Perenne	Perenne	Anual	Perenne	Perenne	Perenne o anual	Perenne	Perenne
Filotaxis	Caulinar	Caulinar, equitante, basal	Caulinar	Caulinar	Caulinar, equitante	Caulinar	Caulinar, basal	Caulinar
Panoja	Simple	Simple, raras veces compuesta (algunos racimos con ramificación de segundo orden)	Simple	Simple	Simple, raras veces compuesta (algunos racimos con ramificación de segundo orden)	Simple	Simple	Simple
Raquis con tricomas de base tuberculada (y color de los tricomas)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes (dorados)	Presentes (blanco-hialinos)	Presentes (blanquecino-hialinos)
Espiguilla	Subsésil	Subsésil a pedicelada	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil
Espiguilla con tricomas de base tuberculada	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes
Nervios de la gluma superior y la lema inferior	Notorios	Notorios a muy fuertes	Notorios	Notorios (los laterales escabriúsculos a fuertemente escabrosos)	Notorios a débiles	Débiles	Notorios	Notorios
Color del antecio superior	Pajizo	Pajizo	Pajizo a castaño muy claro	Pajizo o castaño	Castaño a castaño oscuro	Castaño a castaño oscuro	Castaño a castaño oscuro o negruzco	Pajizo
Ornamento del antecio superior	Ornamentado	Ornamentado a muy ornamentado	Poco ornamentado	Ornamentado	Poco ornamentado	Poco ornamentado	Ornamentado a muy ornamentado	Ornamentado
Número total de especies	Ca. 17	25	3	2	15	2	3	1
Número de especies en Brasil**	10	17	3	2	7	2	3	1
Nivel de ploidía	2x,4x,6x, 8x,10x	2x, 6x, 8x	2x, 4x	Sin registros	2x, 4x	2x	Sin registros	Sin registros
Distribución geográfica	EE.UU. a Argentina y Uruguay e Isla de Pascua (Chile) (algunas especies introducidas en el Viejo Mundo)	Sudamérica (al este de los Andes)	México, Meso y Sudamérica	Bolivia y Brasil	Meso y Sudamérica	Meso y Sudamérica	Bolivia, Paraguay y sur de Brasil	Norte de Sudamérica

** Recientemente, **López & Morrone** (2012) transfirieron tres especies de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga) al género *Axonopus*. No obstante, dichos autores no ubicaron las tres especies en ninguna de las secciones establecidas para el género. Éstas son *Axonopus bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, *Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone y *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone; dichas especies y sus características no están incluidas en esta tabla. Así, el género *Axonopus* está representado en Brasil por 48 especies.

- 2'. Hojas sin lígula externa.
3. Espiguillas híspidas, los tricomas unicelulares, rígidos, blanquecinos, plateados, purpúreos o fuscocineros, largos, hasta 1,8 mm de largo. *Axonopus marginatus*
- 3'. Espiguillas glabras a esparcidamente pilosas, entonces los tricomas unicelulares, suaves, blanquecinos, cortos, hasta 0,8 mm de largo.
4. Plantas cespitosas.
5. Espiguillas largamente lanceoladas; antecio superior 0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla..... *Axonopus centralis*
- 5'. Espiguillas elipsoides o elíptico-oblongas; antecio superior 0,1-0,9 mm más corto que la espiguilla.
6. Espiguillas 2,9-3,5 mm de largo; gluma superior 5-nervia. *Axonopus rupestris*
- 6'. Espiguillas 2,0-2,5 mm de largo; gluma superior 2-4-nervia.
7. Espiguillas elíptico-oblongas, 2,0-2,2 mm de largo; gluma superior 2-nervia..... *Axonopus grandifolius*
- 7'. Espiguillas elipsoides, 2,1-1,5 mm de largo; gluma superior 2-4-nervia..... *Axonopus polystachyus*
- 4'. Plantas estoloníferas.
8. Antecio superior 1,2-2,5 mm más corto que la espiguilla. *Axonopus furcatus*
- 8'. Antecio superior 0,1-0,7 mm más corto que la espiguilla.
9. Espiguilla 2,1-4,0 mm de largo; antecio superior 0,1-0,7 mm más corto que la espiguilla; cariopsis 1,6-1,9 mm de largo. *Axonopus compressus*
- 9'. Espiguilla 1,5-1,9 mm de largo; antecio superior 0,1-0,2 mm más corto que la espiguilla; cariopsis 1,0-1,4 mm de largo. *Axonopus fissifolius*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black presentes en Brasil

1. Hojas equitantes.
2. Láminas oblongo-lineares. *Axonopus conduplicatus*
- 2'. Láminas lanceoladas a ovado-lanceoladas.
3. Lígula < 0,4 mm de largo.
4. Antecio superior ovoide; anteras 0,8-1,2 mm de largo; filamentos 0,5-0,8 mm de largo; pedicelos 0,5-1,0 mm de largo. *Axonopus comatus*
- 4'. Antecio superior elipsoide; anteras (2,0-) 2,5-2,8 mm de largo; filamentos 0,4-0,6 mm de largo; pedicelos 0,3 mm de largo. *Axonopus pubivaginatius*
- 3'. Lígula > 0,4 mm de largo.
5. Espiguillas subsésiles, pedicelos ca. 0,1 mm de largo;

6. Espiguillas 2,3-2,5 mm de largo; gluma superior 5-nervia; vainas glabras; ápice de las láminas agudo. *Axonopus equitans*
- 6'. Espiguillas 1,9-2,9 mm de largo; gluma superior 7-nervia; vainas ciliadas; ápice de las láminas acuminado. *Axonopus amapaensis*
- 5'. Espiguillas pediceladas, pedicelos 0,3-2,7 mm de largo.
7. Antecio superior con un penacho de macrotricomas y tan largo como la espiguilla ó 0,1-0,2 mm más corto que ésta; espiguillas elipsoides a ovoides, 1,7-3,0 mm de largo; gluma superior con nervios escabriúsculos. *Axonopus anceps*
- 7'. Antecio superior glabro en toda su extensión y 0,3-0,5 mm más corto que la espiguilla; espiguillas elíptico-oblongas, 2,5-2,7 mm de largo; gluma superior con nervios lisos..... *Axonopus laxiflorus*
- 1'. Hojas no equitantes.
8. Follaje basal.
9. Pedicelos triquetros; lodículas cuneadas; lígula 0,3 mm de largo; anteras 2,4-2,7 mm de largo. *Axonopus comans*
- 9'. Pedicelos acetabuliformes; lodículas oblongas; lígula 0,1-0,2 mm de largo; anteras 0,9-1,0 mm de largo. *Axonopus triglochinoideis*
- 8'. Follaje caulinar.
10. Gluma superior fuertemente surcada entre los nervios. .. *Axonopus carajasensis*
- 10'. Gluma superior sin surcos entre los nervios.
11. Lígula > 0,6 mm de largo.
12. Espiguillas (3,4-) 3,6-4,0 mm de largo; antecio superior (0,9-) 1,2-1,4 mm más corto que la espiguilla; lodículas sublobadas; pedicelos crateriformes. *Axonopus longispicus*
- 12'. Espiguillas (2-) 2,2-2,7 (-3,2) mm de largo; antecio superior 0,1-0,4 mm más corto que la espiguilla; lodículas enteras; pedicelos acetabuliformes. *Axonopus scoparius*
- 11'. Lígula < 0,5 mm de largo.
13. Pedicelos crateriformes o triquetros.
14. Lígula 0,4 mm de largo; follaje caulinar notoriamente dístico; láminas lanceoladas; racimos 2-4 (-5) por panoja; pedicelos crateriformes; antecio superior blando..... *Axonopus caulescens*
- 14'. Lígula 0,2 mm de largo; follaje caulinar no dístico; láminas filiformes a lineares; racimos (2-) 7-45 por panoja; pedicelos triquetros; antecio superior coriáceo. *Axonopus siccus*
- 13'. Pedicelos acetabuliformes.

15. Espiguillas < 2 mm de largo; antecio superior de igual longitud que la espiguilla; anteras 1,4 mm de largo; láminas pseudopecioladas. *Axonopus eminens*

15'. Espiguillas (2,2-) 2,6-3,0 (-3,5) mm de largo; antecio superior más corto que la espiguilla; anteras 0,8-1,0 mm de largo; láminas sin pseudopecíolo.

16. Antecio superior 0,2-0,4 mm más corto que la espiguilla; gluma superior 5-nervia, todos los nervios prominentes; lodículas enteras. *Axonopus surinamensis*

16'. Antecio superior 0,7-1,0 mm más corto que la espiguilla; gluma superior 2-5-nervia, el nervio medio ausente o más tenue que los laterales; lodículas sublobadas.
..... *Axonopus leptostachyus*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black presentes en Brasil

1. Antecio superior con un penacho de macrotricomas; gluma superior 5-7-nervia; racimos con un raquis de 0,2 mm de ancho. *Axonopus oiapocensis*

1'. Antecio superior glabro en toda su extensión; gluma superior 2-4-nervia; racimos con un raquis de 0,3-0,7 mm de ancho.

2. Espiguillas 1,0-1,5 mm de largo; racimos con un raquis de 0,3-0,5 mm de ancho. *Axonopus capillaris*

2'. Espiguillas 1,7-2,0 mm de largo; racimos con un raquis de 0,7 mm de ancho. *Axonopus complanatus*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black presentes en Brasil

1. Espiguillas elípticas, acuminadas, 3,2-4,5 mm de largo; gluma superior con los nervios laterales escabriúsculos; antecio superior acuminado, pajizo, ca. 3 mm de largo; 1-2 racimos por panoja, usualmente conjugados. *Axonopus fastigiatus*

1'. Espiguillas oblongas, agudas, 1,9-2,1 mm de largo; gluma superior con los nervios laterales fuertemente escabrosos; antecio superior obtuso, castaño con la porción distal pajiza, ca. 1,5 mm de largo; 3-10 racimos por panoja, alternos o subdigitados. *Axonopus kuhlmannii*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black presentes en Brasil

1. Hojas basales conspicuamente equitantes.
..... *Axonopus flabelliformis*

1'. Hojas basales fasciculadas o espaciadas a lo largo de las cañas.

2. Cañas conspicuamente ramificadas en sus porciones medias. *Axonopus ramosus*

2'. Cañas simples o levemente ramificadas en sus porciones basales.

3. Plantas con rizomas estoloniformes... *Axonopus argentinus*

3'. Plantas con rizomas cortos.

4. Raquis de los racimos glabros (sólo escabriúsculo).
..... *Axonopus hoehnei*

4'. Raquis de los racimos pilosos.

5. Plantas con rizomas falciformes gruesos e innovaciones cubiertas por numerosos catafilos. *Axonopus pressus*

5'. Plantas con rizomas pero éstos nunca falciformes y sin innovaciones cubiertas por catafilos.

6. Antecio superior oblongo-elíptico, 1,2-2,0 mm de largo, con unos pocos y cortos macrotricomas distales; raquis de los racimos 0,3-0,5 mm de ancho; pedicelos 0,1-0,2 mm de largo. *Axonopus polydactylus*

6'. Antecio superior elipsoide, 1,8-2,4 mm de largo, glabro; raquis de los racimos 0,4-0,7 mm de ancho; pedicelos 0,2-0,5 mm de largo. *Axonopus suffultus*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase presentes en Brasil

1. Raquis 0,4-0,6 mm de ancho, fértil en toda su extensión; espiguillas no hundidas dentro del raquis; pedicelos acetabuliformes; cariopsis obovada a elíptica; lígula < 0,3 mm de largo. *Axonopus aureus*

1'. Raquis 1,0-1,5 mm de ancho, con la porción distal estéril (sin espiguillas); espiguillas hundidas en cavidades cupuliformes dentro del raquis; pedicelos crateriformes; cariopsis ova-da; lígula > 0,4 mm de largo. *Axonopus chrysolepharis*

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase presentes en Brasil

1. Raquis glabro; antecio superior ovoide de ápice obtuso.
..... *Axonopus chaseae*

1'. Raquis hirsuto, los tricomas de base tuberculada; antecio superior elipsoide de ápice agudo a acuminado.

2. Hojas basales flabeladas; la lema superior cubre ca. 3/5 partes de la pálea superior; el ápice de la pálea superior completamente cubierto por la lema superior; macrotricomas sólo en la lema superior; cuerpos de sílice del antecio superior halteriformes y en cruz delgada. *Axonopus herzogii*

2'. Hojas basales fasciculadas; la lema superior cubre ca. 1/3 parte de la pálea superior; el ápice de la pálea superior ligeramente libre de la lema superior; macrotricomas tanto en la lema superior como en la pálea superior; cuerpos de sílice del antecio superior sólo halteriformes.
..... *Axonopus brasiliensis*

Clave para diferenciar las tres especies de *Axonopus* P. Beauv. sin asignación a sección alguna en Brasil

1. Gluma superior con una extensión inferior a manera de una larga espuela cónica..... *Axonopus singularis*
- 1'. Gluma superior sin ninguna extensión inferior.
2. Lema inferior con una sola seta; espiguillas 1,4-1,6 mm de largo; gluma superior enervia. *Axonopus bryoides*
- 2'. Lema inferior con dos setas; espiguillas 2,3-3,1 mm de largo; gluma superior 2-nervia. *Axonopus hydrolithicus*

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPUS* SER. *AXONOPUS*

Axonopus centralis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. TIPO: Panamá. Canal Zone, Culebra to Pedro Miguel, among grass, open grassland, along railway, 28 ago 1911, A. S. Hitchcock 7928 (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus columbiensis Henrard, Blumea 5 (1): 278-279. 1942. TIPO: Colombia: Magdalena: Santa Marta, near Bonda, 150 ft., 22 sep 1898-1901, H. H. Smith 183 (holotipo L, isotipos MO!, NY, US!, fotografías de dos isotipos en COL!).

Axonopus rivularis G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 250. 1957. TIPO: Venezuela. Amazonas: Río Orinoco, Río Cuao, Danta Falls, Danto Paso, wet banks along rocks, alt. 460 ft., 20 nov 1948, B. Maguire & L. Politi 27349 (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Henrard (1942, como *Axonopus columbiensis*), Swallen (1955), Maguire & Wurdack (1957, como *Axonopus rivularis*), Black (1963), Luces de Febres (1963), Pohl (1980), Anton (1982), Pohl & Davidse (1994), Sousa da Rocha & Secco (2004).

Distribución y hábitat. *Axonopus centralis* se distribuye en Brasil (Amazonia), Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Venezuela (Giraldo-Cañas, 2012b). Aunque ampliamente distribuida, ésta es una especie poco frecuente dada la escasez de las colecciones. Esta especie crece en pastizales, matorrales y terrenos modificados, preferentemente húmedos y sombríos. 0-300 m alt.

Observaciones. Esta especie es fácilmente reconocible por sus espiguillas largamente lanceoladas de 2,8-4,0 mm de largo, por su gluma superior lingüiforme y por tener el antecio superior notoriamente más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto).

En varios de los ejemplares examinados de otros países, encontré anteras abortivas, lo que indicaría que esta especie es cleistógama (Giraldo-Cañas, 2012b). La cleistogamia la inferí de acuerdo con los planteamientos de Zuloaga *et al.* (1987) y Morrone *et al.* (1996), esto es: las flores cleistógamas se detectaron por presentar, en espiguillas maduras de panojas exertas, los estambres y los estigmas encerrados dentro del antecio superior y sobre la porción apical de la cariopsis. Las espiguillas cleistógamas de *A. centralis* –por estar ubicadas en panojas exertas (espiguillas expuestas)– corresponden al tipo “IV” propuesto por Campbell *et al.* (1983).

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: In Igarapé immediately above Barcelos, serra da Neblina, Rio Negro, Rio Cauaburí, 28 oct 1965, B. Maguire *et al.* 60040 (NY).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 12. 1812. *Milium compressum* Sw., Prodr. [Swartz] 24. 1788. *Paspalum compressum* (Sw.) Raspail, Ann. Sci. Nat. (París) 5: 301. 1825, nom. illeg. hm. *Paspalum compressum* (Sw.) Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 23. 1829, isonym. TIPO: Jamaica. India occidentalis, sin localidad, sin fecha, *Shakespear s. n.* (holotipo S, isotipo BM).

Paspalum platycaulon Poir., Encycl. 5: 34. 1804. *Anastrophus platycaulis* (Poir.) Nash ex Small, Fl. S.E. U.S. 79. 1903. TIPO: Puerto Rico. Sin localidad, sin fecha, *Ledru s. n.* (holotipo P, isotipos US!).

Paspalum macropodium Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 19. 1853. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. var. *macropodius* (Steud.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 82. 1963. TIPO: Ecuador. Guayas: banks of Guayaquil River, sin fecha, W. Jameson 556 (holotipo P, isotipos K, SI, US!).

Anastrophus compressus Schltr. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877, nom. inval., como sinónimo de *Paspalum platycaulon* Poir.

Paspalum paschale Stapf, Bull. Misc. Inform. Kew 1913: 117. 1913. *Axonopus paschalis* (Stapf) Pilg., Nat. Hist. Juan Fernández 2: 63. 1922. TIPO: Chile. Easter Island: Common in hill of middle Island, abr 1911, F. Fuentes 25 (holotipo K, isotipo US!).

Axonopus arsenei Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. TIPO: México. Michoacán: Loma Santa María, vicinity of Morelia, 2050 m, 17 sep 1910, G. Arsène 6952 (holotipo US!).

Axonopus multipes Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. TIPO: México. Veracruz: Veracruz, sandy prai-

rie, sea level, 31 ago 1910, A. S. Hitchcock 6578 (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *jesuiticus* Araújo, Bol. Secr. Est. Negoc. Agr. Ind. E Com. (Pôrto Alegre, Brasil) 100: 36. 1943. *Axonopus jesuiticus* (Araújo) Valls, Fl. Fanerogam. Estado São Paulo 1: 136. 2001. TIPO: Argentina. Misiones: sin recolector (holotipo sin localizar, según Salariato 2012).

Axonopus rosenfurtii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. TIPO: Uruguay. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, B. Rosengurt B-3818 ½ (holotipo US!, isotipos COL!, SI!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *australis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 81. 1963. TIPO: Argentina. Misiones: Posadas, in ruderatis prope "La Granja" frequens, 11 nov 1907, E. L. Ekman 599 (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Milium compressum* y *Paspalum platycaulon*), Trinius (1826, 1828, como *Paspalum platycaule*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum compressum*), Döll (1877, como *Paspalum platycaulon*), Chase (1911), Luces (1942), Hitchcock (1950), Swallen (1955), Dedecca (1956), Crowder (1960), Black (1963), Luces de Febres (1963), Rosengurt et al. (1970), Gould (1979), Häfliger & Scholz (1980), Pohl (1980), Anton (1982), Judziewicz (1990), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga et al. (1994), Renvoise (1984a, 1998), Valls et al. (2001), Catasús Guerra (2002), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Giraldo-Cañas (2008a), Salariato et al. (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. Esta especie es quizás la que presenta la más amplia área de distribución, tanto latitudinal como altitudinal, la cual comprende desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Dado que recientemente Giraldo-Cañas (2008a) propuso reducir *A. paschalis* a la sinonimia de *A. compressus*, el área de la distribución geográfica de esta última debe extenderse a la Isla de Pascua (Chile). Asimismo, *A. compressus* ha sido introducida en el trópico y subtrópicos del Viejo Mundo (África, Asia y Oceanía) (Giraldo-Cañas, 2008a), mientras que otros autores consideran a esta especie como cosmopolita (Zuloaga et al., 1994). *Axonopus compressus* crece en suelos húmedos, en sabanas, en arenas blancas, campos de pastoreo, claros de bosque, bordes de camino y terrenos de cultivo. 0-3000 m alt.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, debido principalmente a su amplia distribución geográfica –tanto

latitudinal como altitudinal– y a su naturaleza poliploide, lo que se traduce en una morfología muy amplia (Giraldo-Cañas, 2008b). Es por esto que *A. compressus* posee numerosos sinónimos (36 en total, véanse Zuloaga et al., 2003 y Giraldo-Cañas, 2008a), pues frecuentemente se han propuesto binomios con base en esta variación morfológica, los cuales corresponden a poblaciones con extremos morfológicos de la misma entidad biológica.

Cabe destacar que *A. compressus* es afín y frecuentemente confundida con *A. fissifolius*, de la que se distingue por el ancho de las láminas, el tamaño de las espiguillas, los pedicelos y el largo relativo entre el antecio superior y la espiguilla. Esta especie es ampliamente cultivada por sus cualidades como forrajera y formadora de césped (Giraldo-Cañas, 2012b). Véanse las observaciones dadas para *A. polystachyus*.

Nombres vernáculos. Capim cabiú, capim de nó, capim erva tapê, capim grama, erva tapê, grama argentina, grama de capao, grama de jardim, grama jesuita, grama jesuítica, grama missioneira, grama ouro, grama preta, grama tapê de folha larga.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Plateau of northern massif of Serra Araca, 1200-1400 m, 19 feb 1984, G. Prance et al. 29180 (INPA, NY, SI). **PARÁ:** Rio Maicurú, Cateia, 15 jul 1957, G. A. Black 57-20133 (R). **PARANÁ:** Município Palmas, 20 km NW of Palmas, 4 dic 1971, L. Smith et al. 15633 (SI, US). **RIO DE JANEIRO:** Teresópolis, granja Comari, 11 feb 1964, A. Castellanos 24578 (COL). Parque Nacional do Ita-Mata, 400 m, 30 ene 1975, R. Klein 11171 (SI, US). **RIO GRANDE DO SUL:** Fazenda Aguada, Camaqua, 12 may 1946, J. R. Swallen 9273 (SI). **SANTA CATARINA:** Rio Chapecó, Abelardo Luz, 28 feb 1964, A. Castellanos 24654 (COL). Agostinho da Luz, Cristo, Nova Veneza, 250 m, 8 ene 1976, R. Klein & A. Bresolin 11401 (SI, US). Sin localidad, enero de 1954, J. Mattos 918 (SI, US). **SÃO PAULO:** Estação Biológica Alta da Serra, 790-800 m, ene-feb 1930, A. Chase 10711 (US).

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum fissifolium* Raddi, Agrostogr. Bras. 26. 1823. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 13 (9): 172. 1923, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Guanabara, sin fecha, G. Raddi s. n. (holotipo PI, isotipos BM, FI, US!).

Paspalum compressum (Sw.) P. Beauv. var. *arenarium* Bertoni, Anales Ci. Parag. 2: 153. 1918. TIPO: Paraguay-Argentina. Sin localidad, 19 oct 1908, M. Bertoni 4866 (holotipo W, isotipo US!).

Axonopus stragalus Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 472. 1922. TIPO: Guyana. Mazaruni-Potaro: vicinity of Penal Settlement, on west side of Essequibo River, near mouth of Mazaruni River, open sandy moist soil along road through forest, growing with *Axonopus compressus*, 3 dic 1919, A. S. Hitchcock 17065 (holotipo US!, isotipos MO!, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Axonopus ater Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. TIPO: Panamá. Canal Zone: Gatun, moist clay, on side of cut, no runners, 2 sep 1911, A. S. Hitchcock 7976 (holotipo US!).

Axonopus affinis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 28: 180. 1938. TIPO: Estados Unidos de América. Mississippi: Waynesboro, in low moist ground, 2 oct 1896, T. H. Kearney Jr. 175 (holotipo US!, isotipos MO!, US!).

Axonopus hirsutus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 55. 1963. TIPO: Bolivia. Santa Cruz: Portachuelo, sin fecha, J. Steinbach in Hb. Osten 14598 (error en la etiqueta respectiva por 14958) (holotipo US!, isotipos IAN, R).

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhl. var. *coronatus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 58. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Diamantina, Serra de San Antonio, wet sandy spot, open campo, 1200-1300 m, 27-30 dic 1929, A. Chase 10406 (holotipo US!, isotipo MO!, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Raddi (1823, como *Paspalum fissifolium*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum fissifolium*), Döll (1877, como *Paspalum fissifolium*), Hitchcock (1950, como *Axonopus affinis*), Swallen (1955, como *Axonopus affinis*), Dedecca (1956), Black (1963), Luces de Febres (1963, como *Axonopus affinis*), Rosengurtt *et al.* (1970, como *Axonopus affinis*), Gould (1979, como *Axonopus affinis*), Häfliger & Scholz (1980, como *Axonopus affinis*), Pohl (1980, como *Axonopus affinis*), Anton (1982), Renvoize (1984a, 1998), Judziewicz (1990), do Carmo Bastos (1991), Gould & Shaw (1992, como *Axonopus affinis*), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga *et al.* (1994), Renvoize (1998), Valls *et al.* (2001), Catasús Guerra (2002), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Giraldo-Cañas (2008a), Dias-Melo *et al.* (2009), Salariato *et al.* (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus fissifolius* se distribuye desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Esta especie ha sido introducida en varias regiones tropicales de Asia y Oceanía (Dr.

J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), así como en Europa (España y Portugal) (Giraldo-Cañas, 2008a; Romero Buján, 2008). *Axonopus fissifolius* crece en campos inundables o en sabanas secas o húmedas, barrancos arenosos, grietas de afloramientos rocosos, bordes de camino, claros de bosque y potreros. 0-2200 m alt.

Observaciones. Después de examinar el holotipo de *A. hirsutus* depositado en US, pude advertir que no hay diferencias notables ni significativas para mantener a este binomio como especie aparte [situación contraria a la considerada por Salariato *et al.* (2011: 250)], y así coincido con Davidse (2004: 52), quien subordinó a *A. hirsutus* como un sinónimo más de *A. fissifolius*. Tradicionalmente, la separación entre *A. hirsutus* y *A. fissifolius* se basaba en características vegetativas, principalmente referidas a la pilosidad de las vainas y las láminas foliares, un carácter que tiene una enorme variación, no sólo en las especies de *Axonopus*, sino también en un amplio número de gramíneas (Giraldo-Cañas, 2012b).

Axonopus fissifolius, junto con *A. compressus*, *A. purpusii* y *A. scoparius*, constituyen el grupo de mayor importancia económica del género dadas sus cualidades como plantas forrajeras. Por otra parte, merece destacarse que la información existente indica que *A. fissifolius*, al igual que *A. compressus* y *A. purpusii*, constituyen tres complejos poliploides (Giraldo-Cañas, 2008b). Así, la gran variabilidad morfológica que exhiben estas tres especies podría ser atribuible, en parte, a la poliploidía que presentan. Del mismo modo, el hecho de encontrar altos niveles de ploidía en estas tres especies, nos estaría indicando que se trata de especies paleopoliploides (Giraldo-Cañas, 2008b). Véanse además las observaciones dadas para *A. compressus*.

Nombres vernáculos. Grama jesuítica, grama tubarão, grama missioneira, grama tapete.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Manaus, estrada Manaus-Caracará km 3, 15 sep 1968, W. Rodrigues 8553 (INPA). MATO GROSSO: Between Rondonópolis and São Lourenço, 9 abr 1930, A. Chase 11913 (MO). MINAS GERAIS: Rodovia de Ouro Preto a Mariana, subida a Pico do Itacolomé, 24 feb 1993, F. Zuloaga & O. Morrone 4713 (SI). By Rio Cumbuca, about 3 km N of Mucugé on the Andaraí road, 850 m, 5 feb 1974, R. Harley 16013 (CEPEC).

Axonopus furcatus (Flüggé) Hitchc., Rhodora 8 (95): 205. 1906. *Paspalum furcatum* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 114. 1810. *Anastrophus furcatus* (Flüggé) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 162. 1912. TIPO: Estados Unidos de

América. Carolinas, sin fecha, *Bosc s. n.* (holotipo no ubicado, isotipo US!).

Paspalum obtusifolium Raddi, Agrostogr. Bras. 23. 1823. *Anastrophus obtusifolius* (Raddi) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 162. 1912. *Axonopus obtusifolius* (Raddi) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 13 (9): 171. 1923. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Guanabara, sin fecha, *G. Raddi s. n.* (holotipo PI, isotipos FI, US!).

Axonopus chaseanus (Raddi) Herter, Revista Sudamer. Bot. 9: 111. 1953, nom. illeg. superfl.

Axonopus obtusifolius (Raddi) Chase var. *rolfsii* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 71. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Viçosa, 640 m, 11 abr 1925, *A. Chase 9447* (holotipo US!, isotipos F, MO!, US!, fotografías del holotipo y de dos isotipos en COL!), **syn. nov.**

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Paspalum furcatum*), Raddi (1823, como *Paspalum obtusifolium*), Trinius (1826, 1828, como *Paspalum obtusifolium*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum obtusifolium*), Döll (1877, como *Paspalum furcatum*), Hitchcock (1950), Dedecca (1956, como *Axonopus obtusifolius*), Black (1963), Chase & Luces de Febres (1972), Anton (1982), Renvoize (1984a, como *Axonopus obtusifolius*), Valls *et al.* (2001, *Axonopus obtusifolius*), Catasús Guerra (2002), Quattrocchi (2006), Salariato *et al.* (2011, como *Axonopus obtusifolius*), Salariato (2012, como *Axonopus obtusifolius*).

Distribución y hábitat. *Axonopus furcatus* se distribuye, de manera disyunta, en los Estados Unidos de América, Cuba, así como en Brasil (Giraldo-Cañas, 2010). Esta especie también ha sido citada para Argentina –como *A. obtusifolius*– por Zuloaga *et al.* (2003) y Salariato *et al.* (2011). *Axonopus furcatus* prefiere los suelos arenosos de tierras bajas y húmedas, y también se le encuentra en áreas degradadas y ambientes secundarios abiertos. 0-1000 m alt.

Observaciones. *Axonopus furcatus* había sido tradicionalmente separada de *A. obtusifolius* únicamente por su distribución geográfica, ya que la primera era reconocida exclusivamente para los Estados Unidos de América y Cuba, mientras que la segunda para Brasil. No obstante, y después de examinar el material tipo de ambos binomios, así como una gran cantidad de especímenes de los tres países mencionados, no pude advertir ninguna diferencia entre los mismos y por lo tanto, propuse esta sinonimia (Giraldo-Cañas, 2010). Anton (1982) ya había sugerido la afinidad entre *A. furcatus* y *A. obtusifolius*, aunque no propuso la sinonimia respectiva.

Así, esta situación se suma a otros ejemplos de gramíneas con distribución disyunta en el continente americano, como

es el caso de *Eragrostis spicata* Vasey, la que se distribuye en Texas (EE. UU.) y Baja California (México), así como en Paraguay y el centro-norte de Argentina (Peterson & Giraldo-Cañas, 2012); *Muhlenbergia paniculata* (Nutt.) Columbus, la que se extiende desde las praderas del centro de Canadá hasta el noroeste de México, con una disyunción en el centro-norte de la Argentina (Peterson & Giraldo-Cañas, 2011); *Muhlenbergia torreyi* (Kunth) Hitchc. ex Bush, cuya área de distribución se extiende desde el sudoeste de los Estados Unidos de América hasta el norte de México, con un área disyunta en el norte de Argentina (Peterson & Giraldo-Cañas, 2011); *Piptochaetium uruguense* Griseb., la que se distribuye en México así como en Argentina, Paraguay, Uruguay y sur de Brasil (Cialdella, 2012); *Trisetum cernuum* Trin., la que se distribuye en Norteamérica y sur de Chile y Argentina (Finot, 2012). Igualmente, la disyunción en gramíneas no sólo se da a nivel específico, también a nivel genérico; tal es el caso de *Blepharidachne* Hack. (Chloridoideae: EE.UU, México y Argentina), *Erioneuron* Nash (Chloridoideae: EE.UU, México, Argentina y Bolivia), *Monanthocloë* Engelm. (Chloridoideae: Cuba, EE.UU, México y Argentina), *Munroa* Torr. (Chloridoideae: Canadá, EE.UU, México, Argentina, Bolivia, Chile y Perú), *Scleropogon* Phil. (Chloridoideae: EE.UU, México, Argentina y Chile), *Tridens* Roem. & Schult. (Chloridoideae: EE.UU, México, Argentina, Brasil, Cuba, Guyana, Paraguay, Uruguay y Venezuela) (Nicora & Rúgolo de Agrasar, 1987; Peterson *et al.*, 2001), *Catabrosa* P. Beauv. (Pooideae: Canadá, EE.UU., Groenlandia, Argentina, Bolivia y Chile), *Podagrostis* (Griseb.) Scribn. & Merr. (Pooideae: Canadá, EE.UU., Argentina y Chile) (Nicora & Rúgolo de Agrasar, 1987; Soreng *et al.*, 2003), *Bromidium* Nees & Meyen (Pooideae: EE.UU., México, Argentina, Brasil, Chile, Paraguay, Perú y Uruguay) y *Koeleria* Pers. (Pooideae: Canadá, EE.UU., México, Argentina, Bolivia, Chile, Perú y Uruguay) (Soreng *et al.*, 2003). A los anteriores casos de gramíneas disyuntas entre Norte y Sudamérica, se les suma numerosos ejemplos correspondientes a varias especies de los géneros *Carex* L., *Cyperus* L., *Eleocharis* R. Br. y *Scirpus* L. de la familia Cyperaceae (véase Guaglianone & Ueno, 1990).

Nombres vernáculos. Capim doce, grama branca, grama comum, grama de fôlha larga, grama de tubarão, grama dos pastos.

Material adicional examinado. BRASIL. MINAS GERAIS: Juiz de Fôra, 675 m, 20 feb 1925, *A. Chase 8539* (MO, US), 800 m, 24 feb 1925, *A. Chase 8622* (COL, MO, US). **PARANÁ:** Ypiranga, sin fecha, *P. Dusén 3928* (R). **RIO DE JANEIRO:** Cabo Frio, feb 1951, *L. Mello 1088* (R). **SANTA CATARINA:** Rio Caveira, Biguaçu, 5 m alt., 11 feb 1976, *A. Bresolin 1194* (SI). Joinville, 3 ene 1950, *D.*

Hans 321 (R). **SÃO PAULO**: Jacareí, fazenda Santa Ana, 15 dic 1952, *O. Boelcke 6787* (SI). Yguape, Morro das Pedras, dic 1917, *A. Brade 7851* (R). São Paulo, Dep. de Ind. Animal, 17 ene 1938, *J. R. S. Zamith 39590 u 85* (US-1817119: en la ficha aparecen los dos números asignados a *Zamith*; no obstante, uno puede corresponder a la serie de *Zamith*, y el otro al número consecutivo en el herbario SP).

***Axonopus grandifolius* Renvoize**, Kew Bull. 39 (1): 183. 1984. TIPO: Brasil. Bahia: Serra do Sincorá, by Rio Cumbuca, about 3 km N of Mucugê on the Andarái road, on conglomerate sandstone rock with partly burnt-over vegetation among rocks by river and neighbouring hillside, ca. 850 m, 5 feb 1974, *R. M. Harley et al. 16012* (holotipo CEPEC, isotipos K, MO!, U, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Renvoize (1984a, 1984b), Quattrocchi (2006), de Oliveira *et al.* (2009).

Distribución y hábitat. *Axonopus grandifolius* es endémica del estado de Bahia (Brasil) y crece en campos abiertos y campos rupestres. 500-1100 m alt.

Observaciones. *Axonopus grandifolius* es parecida a *A. polydactylus* (Steud.) Dedecca (de la serie *Suffulti*), de la que se distingue fácilmente por la coloración del antecio superior (blanquecino y pálido en *A. grandifolius* y café oscuro y brillante en *A. polydactylus*) y por el tamaño de las espiguillas (2-2,2 mm de largo en *A. grandifolius*, 1,2-2 mm en *A. polydactylus*).

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Município Lençóis, rodovia de Lençóis a Remanso, 4 km de Remanso, 10 feb 1994, *F. Zuloaga et al. 4764* (MO, SI). Município Palmeiras, Pai Inacio, Morro do Pai Inacio, campo rupestre, 1070 m, 11 feb 1994, *F. Zuloaga et al. 4782* (MO, SI).

***Axonopus junciformis* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 48. 1963. TIPO: Brasil. Mato Grosso: West of Santa Rita do Araguaya (Goiás), ca. 10 km south of Santa Rita do Araguaya, on Rio Araguaya, summit leaning, colony, sandy campo, 7 abr 1930, *A. Chase 11868* (holotipo US!, isotipo COL!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Anton (1982).

Distribución y hábitat. *Axonopus junciformis* es endémica del estado Mato Grosso (Brasil) y sólo se conoce del material tipo. Esta especie crece en campos de suelos arenosos. 0-500 m.

Observaciones. Esta especie es fácilmente reconocible, ya que es la única en el género que presenta lígula externa. Es

curioso que Dubs (1998) no haya citado a *A. junciformis* en su lista de tipos de angiospermas de Mato Grosso.

***Axonopus marginatus* (Trin.) Chase ex Hitchc.**, Contr. U.S. Natl. Herb. 17 (3): 226. 1913. *Paspalum marginatum* Trin., Gram. Panic.: 90. 1826. *Axonopus marginatus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Serra da Lapa (Serra do Cipó), nov 1824, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE, isotipos, LE, US!).

Paspalum marginatum Trin. var. *longeciliium* Hack., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 7: 370. 1909. *Axonopus longecilius* (Hack.) Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 22. 1938. TIPO: Paraguay. Amambay: Sierra de Amambay, Ponta Porá, dic 1907, *E. Hassler 9746 (leg. Rojas)* (holotipo W, isotipos BAA, G, SI, US!).

Paspalum erythrochaetum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 32. 1917. TIPO: Brasil. Goiás: sin localidad, 7 may 1896, *A. F. M. Glaziov 22478* (holotipo B, isotipos BAA, US!).

***Axonopus apricus* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 43. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Chapeo do Sol, Serra do Cipó (110 km northeast of Belo Horizonte), 1000-1100 m, 28 mar-1° abr 1925, *A. Chase 9215* (holotipo US!), **syn. nov.**

Descripción e iconografía. Trinius (1826, 1828, 1834, como *Paspalum marginatum*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum marginatum*), Döll (1877, como *Paspalum marginatum*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Renvoize (1984a, 1998), Zuloaga *et al.* (1994), Giraldo-Cañas (2000b), Valls *et al.* (2001), Quattrocchi (2006), Salariato *et al.* (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus marginatus* se distribuye en el centro y el sur de Brasil, así como en Bolivia, Paraguay y en la provincia de Misiones (nordeste de Argentina). Esta especie crece en sabanas y campos bajos e inundables, así como en suelos arenosos y en campos sujetos a fuegos periódicos. 0-1200 m alt.

Observaciones. En el caso de la nueva sinonimia aquí propuesta, Zuloaga *et al.* (2003: 117) consideraron la posibilidad de que *A. apricus* fuera sinónimo de *A. marginatus*. No obstante, dichos autores no formalizaron esta sinonimia, por lo que la doy a conocer después de examinar los materiales tipo depositados en el herbario US, ya que no hay diferencias morfológicas significativas entre dichos materiales de ambos binomios. Véanse las observaciones dadas para *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.

Nombre vernáculo. Capim mimoso.

Material adicional examinado. BRASIL. GOIÁS: Serra do Caiapó, ca. 33 km S of Caiaponia on road to Jataí, 800-1000 m, 18 oct 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom* 6989 (NY, SI). Serra do Caiapó, ca. 20 km S of Caiaponia on road to Jataí, 800-1000 m, 31 oct 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom* 7600 (NY, SI), 7618 (NY, SI). **MINAS GERAIS:** Anyonio Justiniano, 17 km S of Oliveira, 875 m, 16 mar 1925, *A. Chase* 8905 (MO, US). Município Jaboticatubas, serra do Cipó, 1050-1100 m, 22 nov. 1965, *G. Eiten & L. Eiten* 6774 (MO). Rod. Fernão Dias (município Bromadinho), 16 ene 1972, *G. Hatschbach* 28654 (COL). **PARANÁ:** Jaguaraiava, parque Estadual do Cerrado, 13 dic 1992, *Z. Rúgolo et al.* 1735 (SI). Vila Vehla, 17 nov 1964, *E. Santos* 2157 (R), 17 nov 1964, *J. Sacco* 2363 (COL, R).

***Axonopus polystachyus* G. A. Black**, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 62. 1963. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. var. *polystachyus* (G. A. Black) L. B. Sm. & Wassh., Fl. Il. Catarin. I (Gramin.): 1125. 1982. TIPO: Brasil. Paraná: Capão Bonito, ad marginem silvae primaeva in terra humida (Serra do Mar, Ypiranga locis graminosis subpaludosis), ca. 780 m, 16 ene 1914, *P. Dusén* 14404 (holotipo US!, isotipos COL!, F, K, MO!, S, SI, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Descripción e iconografía. **Black** (1963), **Anton** (1982), **Valls et al.** (2001), **Dias-Melo et al.** (2009), **Salariato et al.** (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus polystachyus* es endémica de Brasil (sudeste y sur). Ésta crece en campos húmedos, cerrados y en bordes de caminos, así como en suelos modificados. 500-900 m alt.

Observaciones. *Axonopus polystachyus* es morfológicamente afín a *A. compressus* por tener espiguillas de tamaño similar, antecio superior pajizo, más corto que la gluma superior y la lema inferior. Esta especie se distingue de *A. compressus* por tener la última un hábito estolonífero y por ser plantas gráciles, de menor porte, de 10-70 (-80) cm de alto (vs. 40-100 cm en *A. polystachyus*), y por poseer espiguillas ovoides (vs. largamente elipsoides en *A. polystachyus*) (**Salariato et al.** 2011).

Es curioso que la ficha del holotipo de US tiene la siguiente información "Paraná: Capão Bonito, ad marginem silvae primaeva in terra humida (Serra do Mar, Ypiranga locis graminosis subpaludosis), c. 780 m s. m.", mientras que en la ficha del isotipo de MO dice "Paraná: Serra do Mar, Ypiranga locis graminosis subpaludosis".

Nombre vernáculo. Grama missioneira acu.

Material adicional examinado. BRASIL. PARANÁ: Município Curitiba, Campo Largo near Curitiba, 15 feb 1946, *J. R. Swallen* 8569 (US). Município Jaguaraiava, Barra do Rio das Mortes, Rio Jaguaraiava, 810 m, 18 ene 1965, *L. Smith et al.* 14755 (SI, US). Banhado-Piroquara, 20 feb 1946, *J. R. Swallen* 8649 (COL, MO, US).

***Axonopus purpusii* (Mez) Chase**, *J. Wash. Acad. Sci.* 17: 144. 1927. *Paspalum purpusii* Mez, *Bot. Jahrb. Syst.* 56 (Beibl. 125): 10. 1921. TIPO: México. Veracruz: Zacuapán, may 1907, *C. A. Purpus* 2450 (holotipo B, isotipos F, MO!, US!, SI).

Paspalum platycaulon Poir. var. *parviflorum* Döll, *Fl. Bras.* 2 (2): 102. 1877. TIPO: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *C. de Jelski s. n.* (holotipo W, isotipo US!).

Paspalum flexile Mez, *Bot. Jahrb. Syst.* 56 (Beibl. 125): 9. 1921. *Axonopus flexilis* (Mez) Henrard, *Blumea* 4 (3): 510. 1941. TIPO: Brasil. Acre: Serra do Mal, Surumú, Rio Branco, sep 1909, *E. Ule* 8020 (holotipo B, isotipos BAA, IAN, MP, US!).

Axonopus anomalus Swallen, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 29 (6): 268. 1948. TIPO: Venezuela. Yaracuy: Savanna east of Urachiche, 455 m, 29 may 1944, *J. A. Steyermark* 56846 (holotipo US!).

Axonopus purpusii (Mez) Chase var. *glabrescens* Valls ex Longhi-Wagner, *Iheringia, Bot.* 38: 28. 1988, nom. nud.

Descripción e iconografía. **Mez** (1921, como *Paspalum purpusii*), **Swallen** (1955), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Pohl** (1980), **Anton** (1982), **Judziwicz** (1990), **Pohl & Davidse** (1994), **Zuloaga et al.** (1994), **Renvoize** (1998), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Salariato & Morrone** (2006), **Salariato et al.** (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus purpusii* se distribuye desde México hasta Bolivia y Paraguay. Esta especie crece en sabanas, pastizales y en áreas con vegetación abierta y secundaria. 0-1000 m alt.

Observaciones. *Axonopus purpusii* presenta la inserción espiguilla-pedicelo oblicua. Esta característica peculiar (única en el género), sumada a la pilosidad hispida de sus espiguillas, la distinguen fácilmente de las demás especies de *Axonopus* (**Giraldo-Cañas**, 2012b). Véanse las observaciones dadas para *A. fissifolius* y *A. senescens* (Döll) Henrard.

Cabe destacar que **Nicora & Rúgolo de Agrasar** (1998: 187) consideraron a *Paspalum flexile* como un sinónimo de *A. fissifolius*, pero realmente el material tipo de este binomio se ajusta perfectamente a *A. purpusii*.

Nombre vernáculo. Capim pancua.

Material adicional examinado. BRASIL. DISTRITO FEDERAL: Burned-over campo, Brasília, 700-1000 m, 7 sep 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom 6081* (NY, SI, US). **MATO GROSSO:** Campo Grande, 540-550 m, 7-11 feb 1930, *A. Chase 10791* (MO); 90 km N of Xavantina, 300-400 m, 12 oct 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom 6770* (NY, SI, US). **RORAIMA:** Ilha de Maracá, município Alto Alegre, SEMA Estação, 7 jun 1986, *M. Hopkins et al. 548* (INPA, NY, SI).

Axonopus rupestris **Davidse**, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74 (2): 416. 1987. TIPO: Brasil. Goiás: Município Presidente Kennedy, road from highway BR-153 to Itaporá, 12 km west of village of Presidente Kennedy, fazenda Primavera along Ribeirão Feíinho, in cracks and shallow, gravelly soil in depressions on granitic rock outcrop, 400-500 m, 1 feb 1980, *T. Plowman et al. 8216* (holotipo MG, isotipos F, MO!, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. **Davidse** (1987).

Distribución y hábitat. *Axonopus rupestris* es endémica de Brasil (estado Goiás) y sólo se conoce del material tipo. Esta especie crece en afloramientos graníticos rocosos. 400-500 m alt.

Observaciones. Véanse las observaciones dadas para *A. triglochinosoides*.

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPUS* SER. *BARBIGERI* G. A. BLACK

Axonopus amapaensis **G. A. Black**, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 104. 1963. TIPO: Brasil. Amapá: A beira da estrada de Rodagem, Macapa-Clevelandia entre os km 106 e 110, 27 jul 1951, *G. A. Black & R. L. Fróes 51-12400* (holotipo IAN, isotipo US!).

Descripción e iconografía. **Black** (1963), **Anton** (1982).

Distribución y hábitat. Esta especie es endémica de Brasil y sólo se ha documentado en los estados de Amapá, Amazonas y Pará (**Black**, 1963). *Axonopus amapaensis* se encuentra en campos y en orillas de caminos. 0-200 m.

Observaciones. Esta especie es fácilmente reconocible por su porte robusto (hasta de 1,6 m de altura), por su hábito cespitoso y estolonífero, así como por su cañas plurinodes.

Nombre vernáculo. Capim roxo.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAPÁ: Sin más datos, *G. A. Black 51-18490* (COL, US).

Axonopus anceps (**Mez**) **Hitchc.**, *Man Grasses W. Ind.*, U. S. Dept. Agr. Misc. Publ. No. 243: 190. 1936. *Paspalum*

anceps **Mez**, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 61. 1917. TIPO: Brasil. Amazonas: prope Barra ad Rio Negro, ene 1851, *R. Spruce 1259* (*Paspalum* 28) (holotipo K, isotipos B, BM, M, NY!, P, US!).

Paspalum scoparium **Flüggé** var. *parviflorum* **Döll**, *Fl. Bras.* 2 (2): 107. 1877. TIPO: Brasil. Amazonas: Manaus, *R. Spruce 1259* (holotipo K).

Axonopus pruinosus **Henrard**, *Blumea* 5 (3): 527. 1945. TIPO: Brasil. Amazonas: auf Bergen bei Quarai am oberen Muíam, Rio Branco, Surumu, feb 1910, *E. Ule 8022* (holotipo L, isotipos IAN, K, MG, US!, fotografías del holotipo y dos isotipos en COL!).

Axonopus caracarahyensis **G. A. Black & Fróes**, *Bol. Técn. Inst. Agron.* N. 20: 34. 1950. TIPO: Brasil. Roraima: Território do Rio Branco, campos gerais da região de Caracarahy, 6 feb 1948, *R. L. Fróes 23615* (holotipo IAN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus erectus **Swallen**, *Fieldiana, Bot.* 28 (1): 19. 1951. TIPO: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, between Mission of Santa Teresita de Kavanayén northwest to Río Karuai, on large mesa, 1220 m, 26 oct 1944, *J. A. Steyermark 59400* (holotipo US!, isotipos COL!, F, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus aturensis **Lucas**, *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 15 (80): 23. 1953. TIPO: Venezuela. Amazonas: en la sabana en sitios guijos de Atures, 26 jun 1942, *L. Williams 15928* (holotipo VEN, isotipos US!).

Descripción e iconografía. **Mez** (1917a, como *Paspalum anceps*), **Henrard** (1945, como *Axonopus pruinosus*), **Steyermark** (1951, como *Axonopus erectus*), **Lucas** (1953, como *Axonopus aturensis*), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Anton** (1982), **Judziwicz** (1990), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004, como *Axonopus pruinosus*), **Quattrocchi** (2006), **Giraldo-Cañas** (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus anceps* se distribuye en Brasil, Colombia, Guyana, Trinidad y Tobago y Venezuela. Esta especie crece en diferentes tipos de sabana –tanto secas como húmedas y arboladas y no arboladas– de la Orinoquia y el norte de la Amazonia brasileña, y en praderas, lajas y afloramientos rocosos del Escudo Guayanés. También se le encuentra en los límites con los bosques de galería y en otras formaciones arbóreas secundarias. Es una especie frecuente aunque no dominante. 0-1200 m alt.

Observaciones. Las cañas ocasionalmente muestran alternancia de macroblastos y braquiblastos, de las que nacen a partir de los nudos de estos últimos, hojas de vainas equitan-

tes y flabeladas, con algunas raíces desarrolladas en la base del respectivo nudo. Raramente se pueden encontrar algunas espiguillas geminadas o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso de espiguillas trifloras, un evento muy raro en Panicoideae (**Giraldo-Cañas**, 2004, 2008b).

Por su hábito robusto, sus hojas basales y equitantes y con frecuencia pruinosas, *A. anceps* podría ser confundida con *A. conduplicatus*. No obstante, ambas especies se pueden diferenciar fácilmente por el indumento de las vainas (hispido en *A. anceps* vs. nunca hispido en *A. conduplicatus*), por la forma de las láminas foliares (lanceoladas en *A. anceps* vs. oblongo-lineales en *A. conduplicatus*), por el número de racimos de la panoja (20-100 en *A. anceps* vs. 6-15, raramente hasta 20 en *A. conduplicatus*), por la longitud de las espiguillas (regularmente 1,9-2,6 mm en *A. anceps* vs. 2,8-3,4 mm en *A. conduplicatus*), por la pilosidad distal del antecio superior [densamente piloso en *A. anceps* (penacho distal) vs. laxa y cortamento piloso en *A. conduplicatus*] y por la forma de las lodículas (generalmente sublobadas en *A. anceps* vs. enteras en *A. conduplicatus*).

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Campo Amélia, Faz. Belo Horizonte, entre ig. Acajatuba e margem direita do Rio Negro, 21 abr 1986, *G. Prance et al.* 30065 (MO). **MINAS GERAIS:** Rodovia de Conceição do Mato Dentro a Serro, BR-010, 10 km N de Conceição do Mato Dentro, 800 m, 18 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4604 (SI). **PARÁ:** Município Obidos, Campos do Ariramba, campos próximos ao Igarapé Mutum e Rio Ariramba, 4 dic 1987, *C. Farney & E. Batista* 2065 (NY, SI). Município Oriziminá, Igarapé Jaramacará, campos de Ariramba, campina com afloramiento de rochas, 4 dic 1987, *G. Martinelli et al.* 12271 (MO). **RORAIMA:** Along BR 174 road, Caracará and Rio Branco (Raft), 9 nov 1977, *L. Coradin & M. dos R. Cordeiro* 1058 (INPA). Caracará, campo, 27 abr 1974, *J. Pires et al.* 14309 (INPA, MO).

***Axonopus carajasensis* Bastos**, Bol. Mus. Paraense Emílio Goeldi, N. S., Bot. 7 (2): 476. 1991. TIPO: Brasil. Pará: Marabá, Serra dos Carajás, "N1", 25 km NW of camp at Serra Norte, 13 dic 1981, *D. Daly et al.* 1990 (holotipo MG, isotipos COL!, MO!, NY!).

Descripción e iconografía. do Carmo Bastos (1991), Sousa da Rocha & Secco (2004), de Oliveira *et al.* (2009).

Distribución y hábitat. Esta especie es endémica de Brasil y sólo se conoce del material tipo. *Axonopus carajasensis* crece en áreas pantanosas y en campos de los afloramientos rocosos de la Serra dos Carajás (Pará) (do Carmo Bastos, 1991; de Oliveira *et al.*, 2009). 600-800 m alt.

Observaciones. *Axonopus carajasensis* es fácilmente reconocible por la naturaleza de sus espiguillas, en las que la gluma superior es fuertemente surcada entre los nervios, característica poco frecuente en el género, la cual es compartida con *A. suffultiformis* G. A. Black, una especie endémica de la Guayana venezolana. No obstante, *A. suffultiformis* es una especie fácil de reconocer por sus vainas notoriamente flabeladas, sus láminas caducas y por su raquis piloso, características ausentes en *A. carajasensis*.

***Axonopus caulescens* (Mez) Henrard**, Blumea 4 (3): 510. 1941. *Paspalum caulescens* Mez, Bot. Jahrb. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. TIPO: Guyana. Mazaruni-Potaro: Am Ufer eines Baches beim Dorfe Roraima, 1200 m, dic 1903, *E. Ule* 8533 (holotipo B, isotipos IAN, K, L, MG, U, US!).

Descripción e iconografía. Mez (1921, como *Paspalum caulescens*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus caulescens* se distribuye en el Escudo Guayanés (Guyanas, Brasil y Venezuela) y recientemente fue citada para Bolivia (Salariato *et al.*, 2011). Esta especie es común en afloramientos rocosos, en sabanas y praderas de suelos arenoso-pedregosos, en arbustales y en menor medida en turberas. *Axonopus caulescens* forma densas colonias cerca de caídas de agua y bancos de arena en las riberas de los ríos y pequeñas colonias en grietas de rocas. En ocasiones, *A. caulescens*, junto con *Panicum chnoodes* Trin. (Poaceae) y *Stegolepis guianensis* Klotzsch ex Kornicke (Rapateaceae), dominan la vegetación herbácea de las cimas de algunos tepuyes. 500-2400 m alt.

Observaciones. *Axonopus caulescens* es fácilmente reconocible por su aspecto delicado y por sus hojas caulinares notoriamente dísticas. Por otra parte, es la única especie de *Axonopus* serie *Barbigeri* que presenta antecio superior blando. Por su hábito ramificado, *A. caulescens* se asemeja a *A. ramosus* Swallen (*Axonopus* serie *Suffulti*), de la que se diferencia, principalmente, por la coloración de su antecio superior (pajizo en *A. caulescens* vs. castaño oscuro en *A. ramosus*), por el mayor tamaño de sus espiguillas (2,4-2,8 mm de largo en *A. caulescens* vs. 1,2-1,6 mm en *A. ramosus*) y por los nervios de la gluma superior (5 y fuertes en *A. caulescens* vs. 2-4 y débiles en *A. ramosus*). *Axonopus caulescens* exhibe una pequeña variación en sus caracteres morfológicos, a pesar de presentar un amplio espectro altitudinal.

Material adicional examinado. BRASIL. RORAIMA: Serra do Sol, rio Branco, 2050-2200 m, *B. Maguire* 40437 (US).

***Axonopus comans* (Trin. ex Döll) Kuhlman**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11):

87. 1922. *Paspalum comans* Trin. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 109. 1877. *Axonopus comans* (Trin. ex Döll) Henrard, Meded. Rijks-Herb. 47: 2. 1922, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. São Paulo: Ribeirão d'Arca, año 1818, *F. Sellow s. n.* (holotipo B, isotipos LE-TRIN, US!).

Paspalum uninode Hack., Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 79: 67. 1908. *Axonopus uninodis* (Hack.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 102. 1963. TIPO: Brasil. São Paulo: Pilar, between Alto da Serra and Santos, año 1902, *M. Wacket s. n.* (holotipo W, isotipos MO!, US!).

Paspalum plumosum Henrard, Meded. Rijks-Herb. 47: 1. 1922. *Axonopus plumosus* (Henrard) Henrard, Meded. Rijks-Herb. 47: 2. 1922. TIPO: Paraguay. East of the Cordillera Villa Rica, 24 sep 1874, *B. Balansa 105* (holotipo L, isotipos G, US!).

Axonopus camargoanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 102. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Maicurú, São Francisco near Limpo do Alemães, 16 ago 1955, *G. A. Black & J. Abbott 55-18676* (holotipo US!, isotipos IAN, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Axonopus kleinii L. B. Sm. & Wassh., Bradea 2 (35): 244. 1978. TIPO: Brasil. Santa Catarina: Município Campo Alegre, Morro Iquererim, alpine campo, 1300-1500 m, 8 nov 1956, *L. B. Smith & R. Klein 7432* (holotipo US!, isotipos HBR, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Döll (1877, como *Paspalum comans*), Dedecca (1956), Black (1963), Smith & Wasshausen (1978, como *Axonopus kleinii*), Anton (1982), Zuloaga et al. (1994), Valls et al. (2001), Sousa da Rocha & Secco (2004, como *Axonopus camargoanus*), Giraldo-Cañas (2008b), Salariato et al. (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus comans* se distribuye en Brasil y Paraguay. Esta especie crece en campos, al lado de arroyos y en bordes de bosque. 200-1500 m alt.

Observaciones. Esta especie presenta una gran variación en la pilosidad y en el tamaño de la espiguilla, por lo que tal variación fue interpretada por autores anteriores como especies diferentes. Aquí he preferido considerar a esta especie como una entidad polimorfa, donde los extremos de variación morfológica corresponderían a condiciones ambientales diferentes.

Nombre vernáculo. Grama do descampado.

Material adicional examinado. BRASIL. DISTRITO FEDERAL: Brasília, Tamanduá, Gama, 6 nov 1976, *A. Allem*

357 (MO). Brasília, cabeça do Veado, 15 sep 1980, *T. Filgueiras 759* (MO). Brasília, área da Proflora entre Taguatinga e Braslândia, 9 ago 1981, *T. Filgueiras 905* (COL, MO). Creek valley, Córrego Gama, between Gama and Brasília, near road to Anápolis, 1175 m, 26 sep 1965, *H. Irwin et al. 8687* (COL, MO, NY, US). Gallery forest and adjacent meadow, ca. 7 km E of Brasília, near Sobradinho, 1200 m, 30 sep 1965, *H. Irwin et al. 8824* (MO). Ca. 2 km S of Sobradinho, 1100 m, 7 oct 1965, *H. Irwin et al. 9043* (MO), *9046* (MO). Confluence of Rio Torto with Lagoa Paranoá, Brasília, 975 m, 9 oct 1965, *H. Irwin et al. 9078* (COL, MO). Marshy campo, adjacent to gallery forest, immediately W of Sector Industrial, Brasília, 1100 m, 23 nov 1965, *H. Irwin et al. 10606* (MO, NY). GOIÁS: Município Alto Paraiso, parque nacional Chapada dos Veadeiros; vereda Córrego dos Ingleses, 1120 m, 27 sep 1995, *T. Filgueiras & F. Oliveira 3250* (IBGE, SI). Serra dos Cristais, 6 km S of Cristalina, 1125 m, 2 nov 1965, *H. Irwin et al. 9817* (MO). MATO GROSSO: Vicinity of Barra do Garças, ca. 50 km N of Barra do Garças on road to Xavantina, 300-400 m, 16 oct 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom 6942* (NY, SI, US). MINAS GERAIS: Serra do Caraça, ca. 70 km SE de Belo Horizonte, beira de mata e campo rupestre, caminando para a cascatinha, 13 nov 1977, *N. Da Cruz & G. Shepherd 6369* (NY). PARANÁ: Porta Grossa, ad Fontem, 10 dic 1903, *P. Dusén 2523* (MO).

Axonopus comatus (Mez) Swallen, Fieldiana, Bot. 28 (1): 21. 1951. *Paspalum comatum* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 67. 1917. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Sin localidad, sin fecha, *A. F. M. Glaziou 15700* (holotipo B, isotipos BAA, K, US!).

Axonopus villosus Swallen, Fieldiana, Bot. 28 (1): 21. 1951. TIPO: Venezuela. Amazonas: Summit of Cerro Duida, savanna hills, 1025-1200 m, 2 sep 1944, *J. A. Steyermark 58226* (holotipo F, isotipo US!, fotografía del isotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum comatum*), Steyermark (1951, como *Axonopus villosus*), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004, como *Axonopus villosus*), Giraldo-Cañas (2008b, como *Axonopus villosus*).

Distribución y hábitat. *Axonopus comatus* se distribuye en la Guayana venezolana (estados Amazonas y Bolívar), así como en el sudeste de Brasil, en donde sólo se conoce de la localidad tipo. Esta especie es frecuente en las praderas y los herbazales guayaneses venezolanos sobre turba en altiplanicies y áreas montanas. Merece destacarse, que si bien esta especie es frecuente en algunos ambientes guayaneses de Venezuela, su presencia en Brasil puede corresponder a una extinción, ya que sólo se conoce de la localidad tipo (Rio de Janeiro). 1000-2200 m.

Observaciones. Después de estudiar los materiales tipo de *A. comatus* y *A. villosus* depositados en el herbario US, no encontré diferencia alguna entre ambos materiales y por lo tanto, propuse dicha sinonimia (Giraldo-Cañas, 2010). **Steyermark** (1951) y **Anton** (1982) ya habían sugerido la afinidad entre *A. comatus* y *A. villosus*, aunque no propusieron la sinonimia respectiva.

Por otra parte, cabe destacar que *A. comatus* es afín *A. schultesii* G. A. Black, una especie endémica de la Guayana colombo-venezolana (quizás se le encuentre en la porción brasileña de Roraima). No obstante, *A. schultesii* se diferencia principalmente por sus vainas glabras, por el mayor número de racimos por panoja (hasta 20 en *A. schultesii* vs. hasta 17 en *A. comatus*), generalmente por una mayor longitud de sus pedicelos (0,3-1,8 mm de largo, raramente hasta ca. 3 mm en *A. schultesii* vs. 0,5-1,0 mm en *A. comatus*), por sus espiguillas elipsoides de contorno lanceolado (ovoideas en *A. comatus*), por su antecio superior elipsoide (ovoide en *A. comatus*), por la mayor relación del antecio superior respecto de su espiguilla (0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla en *A. schultesii* vs. del mismo o hasta 0,4 mm más corto en *A. comatus*) y por el denso penacho en la región distal del antecio superior (penacho laxo en *A. comatus*).

***Axonopus conduplicatus* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 115. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: 5-10 km west of Diamantina, Serra de San Antonio, sand between boulder campo, 1300-1500 m, 30 dic 1929, *A. Chase 10431* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. **Black** (1963), **Renvoise** (1984a), **Giraldo-Cañas** (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus conduplicatus* es endémica de Brasil. Esta especie es propia de sabanas arenosas y/o rocosas, arbustales, campos rupestres y afloramientos rocosos de las sierras de Mato Grosso, Minas Gerais y Bahia. 900-1500 m alt.

Observaciones. Por su hábito robusto, por sus hojas basales, equitantes y con frecuencia pruinosas, *A. conduplicatus* podría ser confundida con algunos representantes de *A. anceps* (véanse las observaciones dadas para *A. anceps* para separar y distinguir fácilmente a ambas especies). **Anton** (1982), **Zuloaga et al.** (2003) y **Quattrocchi** (2006), consideraron a *A. conduplicatus* en la sinonimia de *A. laxiflorus* (Trin.) Chase, propuesta que no sigo ya que ambas entidades son muy diferentes. *Axonopus conduplicatus* tiene pedicelos de 0,6-1,0 (-1,6) mm de largo (1,5-2,0 mm de largo en *A. laxiflorus*), presenta espiguillas ovoideas a elipsoides (elíptico-oblanceoladas en *A. laxiflorus*), de (2,6-) 2,8-3,4 (-3,7) mm de largo (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), pilosas (glabras a gla-

brescentes en *A. laxiflorus*), su gluma superior posee nervios escabridos (lisos en *A. laxiflorus*), y el antecio superior es tan largo como la espiguilla ó 0,1-0,3 mm más corto que ésta (siempre más corto en *A. laxiflorus*), el cual es piloso en la porción distal de la lema superior (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). Por lo tanto, restablezco el estatus de especie para *A. conduplicatus*.

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Serra do Rio de Contas, 12-14 km N of town of Rio de Contas, on the road to Mato Grosso, dry quartzite hillside with disturbed woodland on lower slopes, and scrub above, 1200 m, 17 ene 1974, *R. Harley et al. 15207* (CEPEC, COL, K, MO, US). Município Rio de Contas, de Jussiape a Rio de Contas, 6 km de Rio de Contas, 900 m, 13 feb 1994, *F. Zuloaga et al. 4828* (IBGE, MO, SI). **MINAS GERAIS:** Serra de Espinhaço, ca. 35 km SW of Gouveia, km 243 on M. G. 259, 1080 m, 2 feb 1972, *W. Anderson et al. 35122* (COL, MO, NY). Serra do Cipó, 110 km NE of Bello Horizonte, 1200-1300 m, 28 mar/abr 1° 1925, *A. Chase 9154* (NY), *9170* (MO, NY). Serra do O. Preto, en lugares pedregosos, 1300 m, dic 1897, *L. Damazio 2170* (R, tres exsiccados). Município Santa Bárbara, Parque Natural Caraça, Trilha em direção ao Pico da Carapuça, campo rupestre próxima a Capela do Sagrado Coração, 1500 m, 16 ene 1994, *R. Harley et al. 13866* (COL, MO). BR-259, 10 km S de Gouveia, 22 ene 1978, *G. Hatschbach 40824* (MO). Serra de Espinhaço, ca. 33 km NE of Francisco Sá, road to Salinas, 1100 m, 11 feb 1969, *H. Irwin et al. 23105* (MO). Serra de Espinhaço, ca. 18 km W of Grão Mogol, 950 m, 17 feb 1969, *H. Irwin et al. 23465* (COL, MO, NY, RSA). Cipó, da serra, 15 ene 1951, *A. Macedo 2998* (MO). Rodovia de Diamantina a Medanha, BR-367, 12 km de Diamantina, campo rupestre, 1350 m, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4637* (MO, SI). Parque Natural de Caraca, 15 km de Barro de Cocais, 1200 m, 22 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4684* (SI).

***Axonopus eminens* (Nees) G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 92. 1963. *Paspalum eminens* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 30. 1829. TIPO: Brasil. Brasilia aequatoriali, sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, SI, US!).

Axonopus gentilis Henrard, Blumea 5 (1): 276. 1942. TIPO: Suriname. Upper Sipaliwini: Camp IV, savannah, 23 oct 1935, *H. E. Rombouts 203* (holotipo L, isotipo U).

Axonopus eminens (Nees) G. A. Black var. *bolivianus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 93. 1963. TIPO: Bolivia. Beni: near Reyes, on dry pampas near woods, 300 m, abr 1947, *H. C. Cutler 9088* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum eminens*), Henrard (1942, como *Axonopus gentilis*), Black (1963), Anton (1982), Renvoize (1984a, 1998), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus eminens* se distribuye en Bolivia, Brasil, Guyana, Surinam y Venezuela. A esta especie se le encuentra en cerrados, campos y sabanas húmedas. 150-1100 m alt.

Observaciones. *Axonopus eminens* se distingue por su hábito muy robusto y por sus espiguillas pequeñas y ovadas, las cuales son tan largas como su antecio superior respectivo. Además, *A. eminens* es la única especie del género con hojas pseudopecioladas, lo que permite reconocerla fácilmente. No obstante, *A. eminens* podría ser confundida con *A. siccus*, aunque pueden distinguirse por la forma de las láminas foliares (lanceoladas a lineares y de ápice agudo en *A. eminens* vs. filiformes a lineares y de ápice largamente atenuado en *A. siccus*), por el tamaño de las espiguillas (1,5-2,0 mm de largo en *A. eminens* vs. 1,8-3,0 mm en *A. siccus*) y por la forma del antecio superior (ovoide en *A. eminens* vs. elipsoide en *A. siccus*). A pesar de las diferencias antes anotadas y de las hojas pseudopecioladas de *A. eminens*, Salariato *et al.* (2011) la ubicaron en la sinonimia de *A. siccus*, propuesta que no comparto y por lo tanto, restablezco la especie.

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Area controle da caraiba metais, 18 feb 1983, L. Noblick *et al.* 2595 (CEPEC). DISTRITO FEDERAL: On road to Gama, DF16, 3-7 km from junction with BR040, in Cerrado, 1100 m, 10 jul 1984, S. Mori *et al.* 16638 (CEPEC, MO, NY). GOIÁS: Chapada dos Veadeiros, ca. 20 km W of Veadeiros, 1000 m, 10 feb 1966, H. Irwin *et al.* 12514 (COL, RSA).

Axonopus equitans Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 301. 1917. TIPO: Trinidad y Tobago. Port of Spain: Fort George Road, grassland, 2 nov-7 dic 1912, A. S. Hitchcock 9988 (holotipo US!, isotipos COL!, F, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus oteroi G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 126. 1963. TIPO: Brasil. Paraná: Guaíra (Salto das Sete Quédas), encontrada pequena formação de bélas touceiras, viçosas, à entrada da mata no Salto, 7 abr 1939, J. Ramos de Otero 273 (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus equitans* se distribuye en Brasil (Maranhão, Paraná), Guayana Francesa, Surinam,

Trinidad y Tobago y Venezuela. Esta especie crece en lajas y afloramientos rocosos, en bordes de bosques de galería, bancos de arena fluvial, en sabanas húmedas o en sabanas arboladas con *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). 100-400 m alt.

Observaciones. Por su hábito, *A. equitans* podría ser confundida con *A. pubivaginatus* Henrard. Sin embargo, *A. equitans* posee una lígula de mayor tamaño (0,5-0,7 mm de largo vs. 0,2 mm en *A. pubivaginatus*), espiguillas menores (2,3-2,5 mm de largo vs. 2,7-3,5 mm en *A. pubivaginatus*), antecio superior con un penacho apical mucho más laxo (denso en *A. pubivaginatus*) y la relación del antecio superior respecto de su espiguilla es mucho menor en *A. equitans* (0,10-0,25 mm más corto vs. 0,25-0,50 mm más corto en *A. pubivaginatus*).

Material adicional examinado. BRASIL. MARANHÃO: Município Loreto, ca. 38 km SSE of city of Loreto, in the valley Vão das Traíras, 15 feb 1970, G. Eiten & L. Eiten 10528 (MO). Município Loreto, ilha de Balsas, between the Balsas and Parnaíba rivers, ca. 30 km S of Loreto, Gallery forest of the brook gully, Grota do Tucunzinho, 300 m, 15 feb 1970, G. Eiten & L. Eiten 10621 (MO), 10634 (MO).

Axonopus laxiflorus (Trin.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum laxiflorum* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 148. 1834. *Anastrophus laxiflorus* (Trin.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 163. 1912. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Serra da Lapa, in saxosis pratisque humidis, nov 1824, G. H. von Langsdorff s. n. (holotipo LE-TRIN, isotipos COL!, US!).

Descripción e iconografía. Trinius (1834, como *Paspalum laxiflorum*), Nash (1912, como *Anastrophus laxiflorus*), Anton (1982).

Distribución y hábitat. *Axonopus laxiflorus* es endémica de Brasil. Chase (1911) y Nash (1912, como *Anastrophus laxiflorus*) la citaron para Guatemala y México [con base en el ejemplar de Guatemala S. F. Blake 7766 (US!), el cual fue determinado por Agnes Chase como *A. laxiflorus*, espécimen que a su vez es el holotipo de *A. rhizomatosus* Swallen (= *A. poiophyllus* Chase)], pero realmente *A. laxiflorus* es exclusiva de la Serra da Lapa, en el estado de Minas Gerais. Esta especie crece en sabanas arenosas y húmedas de tierras bajas. De *A. laxiflorus* sólo se conoce el material tipo.

Observaciones. Cabe destacar que Anton (1982), Zuloaga *et al.* (2003, 2008) y Quattrocchi (2006), consideraron a *A. conduplicatus* y a *A. schultesii* en la sinonimia de *A. laxiflorus*, propuesta que no sigo, ya que las tres entidades son muy diferentes. Véanse las observaciones dadas para *A.*

conduplicatus para diferenciarla de *A. laxiflorus*. Ahora bien, en cuanto a *A. schultesii* se refiere –una especie endémica de la Guayana colombo-venezolana–, ésta tiene espiguillas elipsoides (elíptico-oblongadas en *A. laxiflorus*), de (2,9) 3,0-4,0 (-5,0) mm de largo (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), glabrescentes a leve y cortamente pilosas entre los espacios internervales marginales o hacia la inserción con el pedicelo (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), y su antecio superior es 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,3-0,5 mm más corto en *A. laxiflorus*), el cual es densamente piloso en su porción distal (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). No obstante, es innegable que *A. laxiflorus* es muy cercana a *A. schultesii*, pero quizás la característica más importante para separarlas tiene que ver con la naturaleza del antecio superior, una estructura clave en el reconocimiento de las especies del género (Giraldo-Cañas, 2008b), toda vez que éste es glabro en *A. laxiflorus* [situación destacada por **Trinius** (1834), al referirse a su antecio superior “*flosculis prorsus homogeneis*”], mientras que en *A. schultesii* –así como en *A. conduplicatus*– éste es siempre piloso en su extremo distal. Cabe resaltar que estudié el material tipo y numerosos ejemplares de *A. schultesii* (Colombia y Venezuela) y de *A. conduplicatus* (Brasil). Por lo tanto, restablezco el estatus de especie para *A. schultesii*.

Por otra parte, **Nash** (1912: 163) mencionó que el antecio superior de *A. laxiflorus* (citado como *Anastrophus laxiflorus*) tenía un penacho de tricomas en el ápice, quizás porque sus observaciones estuvieron basadas en el ejemplar de Guatemala *S. F. Blake 7766* (US!), el cual fue determinado por Agnes Chase como *A. laxiflorus*, espécimen que a su vez es el holotipo de *A. rhizomatosus* (= *A. poiophyllus*), y esta característica es propia de *A. poiophyllus* (observaciones personales).

Axonopus leptostachyus (Flüggé) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922. *Paspalum leptostachyum* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 122. 1810. TIPO: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo B-W, isotipo US!).

Axonopus macrostachyus Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 301. 1917. TIPO: Trinidad y Tobago. Trinidad: Pitch Lake and vicinity, low open ground, 7 dic 1912, *A. S. Hitchcock 10093* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus paranaensis Parodi, Revista Arg. Agron. 28 (3-4): 111. 1961. *Axonopus paranaensis* Parodi ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 87. 1963, nom. illeg. superfl. TIPO: Argentina. Misiones: río Paraná, puerto “La Mina”, abundante en praderas bajas, 22 ene 1922, *L. R. Parodi 4266* (holotipo BAA, isotipos IAN, SI, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Paspalum leptostachyum*), **Henrard** (1942), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Anton** (1982), **Judzewicz** (1990), **do Carmo Bastos** (1991), **Zuloaga et al.** (1994, como *Axonopus paranaensis*), **Renvoize** (1998), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Salariato & Morrone** (2006), **Giraldo-Cañas** (2000b, 2008b), **Salariato** (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus leptostachyus* se distribuye en el nordeste de la Argentina (Corrientes, Formosa, Misiones), región oriental de Bolivia, Brasil, llanos de Colombia y Venezuela, Escudo Guayanés (Colombia, Guyanas y Venezuela) y Paraguay. Aunque ampliamente distribuida, *A. leptostachyus* es una especie poco frecuente. Esta especie crece en lugares bajos e inundables, orillas y bancos de arena de ríos y, en sabanas secas o húmedas, arboladas o no. Ocasionalmente se le encuentra en bordes de bosque y en afloramientos rocosos. 50-900 m alt.

Observaciones. *Axonopus leptostachyus* es afín a *A. scoparius* y a *A. siccus*. De la primera se distingue, principalmente, por las dimensiones de su lígula (0,2-0,4 mm de largo en *A. leptostachyus* y 1,0-3,0 mm de largo en *A. scoparius*), inflorescencia simple en *A. leptostachyus*, mientras que en *A. scoparius* es compuesta, por la relación del antecio superior con respecto a la espiguilla, donde en *A. leptostachyus* el antecio es 0,6-1,0 mm más corto que la espiguilla y 0,10-0,35 mm más corto en *A. scoparius*, y por el ancho de la lámina, el cual corresponde a 3-10 (-13) mm en *A. leptostachyus* y 5-37 mm en *A. scoparius*. Por otra parte, *A. scoparius* es una especie ruderal. De *A. siccus* se diferencia, principalmente, por la lígula, la que en *A. siccus* es largamente pestañosa; además, esta especie presenta láminas revolutas, filiformes a lineares y, al igual que *A. scoparius*, presenta el antecio superior 0,10-0,35 mm más corto que la espiguilla.

Por sus características exomorfológicas (plantas robustas, perennes, cespitosas, rizomatosas, raquis glabro y escabriúsculo, gluma superior 2-5-nervia y nervios marcados), *A. leptostachyus* debe ser ubicada en *Axonopus* serie *Barbigeri*, contrario a la ubicación dada por **Black** (1963) y **Anton** (1982, 1986), quienes la ubicaron en *Axonopus* serie *Axonopus*. Esta nueva ubicación se respalda aún más con los análisis filogenéticos presentados por **Giraldo-Cañas** (2007), pues en todos los cladogramas siempre aparecía formando un subgrupo con *A. scoparius*. Al respecto, **Henrard** (1942) ya había sugerido la relación de *A. leptostachyus* con otras especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* (*A. pubivaginatatus* y *A. surinamensis*). En ocasiones, el antecio superior de *A. leptostachyus* es dorado, lo que se prestaría a confusión con los miembros de *Axonopus* serie *Suffulti*, aunque en esta serie el antecio superior es castaño y además, los nervios de

la gluma superior en los representantes de *Axonopus* serie *Suffulti* son débiles. Véanse las observaciones dadas para *A. longispicus* y *A. surinamensis*.

Nombres vernáculos. Capim imperial, pahlha branca, pasto imperial.

Material adicional examinado. BRASIL. MATO GROSSO: Município Poconé, km 13-MT3 (Transpantaneira), 9 feb 1978, *A. Allem & G. Vieira 1621* (MO). Rio Arinos, 9 ene 1915, *J. Kuhlmann 79* (R). **PARÁ:** Obidos, em torno da serra do Escama, perto do lago Pauxí, 22 may 1957, *G. A. Black et al. 57-19455* (COL). Barra do Río São Manoel, ilha de várzea de campo com gado, 14 ene 1952, *J. Pires 3932* (NY). Sin localidad precisa: Abaixo da barra do Camararí, ene 1912, *F. Hoehne 5297* (R).

Axonopus longispicus (Döll) Kuhlman., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum longispicum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 105. 1877. TIPO: Brasil. Amazonas: Manaos, ene 1851, *R. Spruce 1382* (*Paspalum* 33) (holotipo K, isotipos BR, FREI, GH, M, P, US!).

Axonopus hitchcockii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 106. 1963. TIPO: Guyana. Vicinity of Tumatumari, on Potaro River, 3-4 ene 1920, *A. S. Hitchcock 17364* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Döll (1877, como *Paspalum longispica*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004, como *Axonopus hitchcockii*), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus longispicus* se distribuye en el norte de Brasil así como en la Guayana Francesa, Guyana y Venezuela (Giraldo-Cañas, 2008b). Esta especie fue citada para Colombia por Judziewicz (1990), Zuloaga et al. (2003), Davidse (2004) y Salariano et al. (2011), pero a pesar de haber examinado numerosos ejemplares de un gran número de herbarios, aún no he detectado especímenes colombianos de ésta. *Axonopus longispicus* crece a orillas de ríos y arroyos. Se estima que esta especie es poco frecuente dada la escasez de las colecciones. 100-1150 m alt.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. leptostachyus*, de la que se separa fácilmente, ya que *A. longispicus* tiene espiguillas de 3,4-4 mm de largo (2,2-3,5 mm en *A. leptostachyus*) y antecio superior 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,7-1,0 mm más corto en *A. leptostachyus*). Véanse las observaciones dadas para *A. triglochoides*.

Material adicional examinado. BRASIL. PARÁ: Bom Jardim, Rio Sao Manoel, a 50 km da Fóz, várzea alta, 2 ene 1952, *J. Pires 3735* (NY).

Axonopus pubivaginatus Henrard, Blumea 5 (1): 276. 1942. TIPO: Surinam. Boven Sipaliwini, Kamp B, 20 ene 1936, *H. E. Rombouts 395 H* (holotipo L, isotipos COL!, IAN, K, MO!, U, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Axonopus maguirei G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9: 252. 1957. TIPO: Brasil. Território do Rio Branco, Serra Tepequem, valley woodland south of airstrip, elev. 700 m, 29 nov 1954, *B. Maguire & C. K. Maguire 40108* (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus sulcatus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 94. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Macapá, planta do campo a sombra de diversos arvores, 24 abr 1924, *J. G. Kuhlmann 2073* (holotipo US!, isotipo probablemente en R, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus pubivaginatus Henrard var. *tomentosus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 110. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Vigia, Campina do Pahlha, 21 ene 1950, *G. A. Black 50-8687* (holotipo IAN, isotipos COL!, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus pubivaginatus Henrard var. *limae* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 111. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Ilha do Marajó, Rio Camará, vegetação herbacea dos campos da fazenda Santa Rita, Retiro Pau Grande, mar 1950, *R. Lima 53* (holotipo IAN, isotipos COL!, R!, US!).

Descripción e iconografía. Henrard (1942), Maguire & Wurdack (1957, como *Axonopus maguirei*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus pubivaginatus* se distribuye en Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam (Giraldo-Cañas, 2008b). Esta especie fue citada para Colombia por Black (1963), Judziewicz (1990), Zuloaga et al. (2003) y Quattrocchi (2006), sobre la base del ejemplar *H. H. Smith 2165* (NY!), pero realmente dicho ejemplar corresponde a la especie *A. scoparius* (obs. pers.). Esta especie crece en campos, cerrados, sabanas arboladas con arbolitos del género *Byrsonima* (Malpighiaceae) y no arboladas, en sabanas de arenas blancas, bordes de bosque y en áreas degradadas. 0-700 m alt.

Observaciones. Por su hábito, *A. pubivaginatus* podría ser confundida con *A. flabelliformis* Swallen (*Axonopus* serie

Suffulti). De ésta se separa fácilmente por el tamaño de la espiguilla (en *A. flabelliformis* la espiguilla mide 1,2-1,5 mm de largo) y por la coloración del antecio superior, ya que *A. flabelliformis* posee un antecio café, color que no se presenta en ninguna especie de *Axonopus* serie *Barbigeri*. Además, en *A. flabelliformis* la gluma superior y la lema inferior son muy frágiles y 2-nervias, mientras que su antecio superior es tan largo o levemente más largo que su respectiva espiguilla y, éste no presenta penacho.

Axonopus pubivaginat presenta una gran variación en la pilosidad de sus hojas, producto quizás de su amplio espectro ambiental, puesto que la presencia de tricomas modifica el balance energético de la planta, reduce el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, los extremos ambientales explicarían esta plasticidad fenotípica en el indumento de la hoja. Véanse las observaciones dadas para *A. equitans*.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAPÁ: Município Calçoene, BR 156, 12 km W of Calçoene, 8 dic 1984, *S. Mori & R. Cardoso 17300* (MO, NY). Município Macapá, Parque Florestal da Fazendinha, road from Macapá to Fazendinha, 8 km S of Macapá, 16 dic 1984, *S. Mori 17401* (MO, NY). Próximo do km 9 da BR Macapá-Oiapoque; campo natural de terra firme, 16 abr 1982, *N. Rosa et al. 4245* (INPA, SI). **PARÁ:** Município Vigia, campina do Palha, 20 ene 1950, *G. Black 50-8653* (COL). Município Vigia, campina de Caembé, 22 ene 1950, *G. Black 50-8741-1/2* (COL, IAN, paratipos de *A. pubivaginat* var. *limae*). Martins Pnheiro, campina do Mangaba, solo arenoso, campo, 27 feb 1975, *L. Coradin 95* (MO). Município Vigia, ca. 14 km ESE of Vigia, campina do São Benedito; savanna woodland or open, treeless *Lagenocarpus* savanna with adjoining gallery forest, white-sand savanna, 50 m, 1 abr 1980, *G. Davidse et al. 17735* (INPA, MO). Município Marapanim; just E of the fishing village of Camara which is ca. 11 km NW of Marudá, grassy area in *Byrsonima* savanna, 2-20 m, 3-4 abr 1980, *G. Davidse et al. 17827* (INPA, MO). Município Tucuruí, 16 km E of Represa Tucuruí (Rio Tocantins), along new road (PA-263); growing in cleared and burned area at edge of white sand campina, 70 m, 18 mar 1980, *T. Plowman et al. 9751* (COL, INPA, MO). **RORAIMA:** 65 km NW of Boa Vista. Within a radius of 15 km from the village of Taiano, along roads and in agricultural fields, weedy habitats, dry sandy-clay soil, 160 m, 11 oct 1977, *L. Coradin & M. Dos R. Cordeiro 629* (MO, NY).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 45. 1922. *Paspalum scoparium* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 124. 1810. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922, isonym.

TIPO: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo P-BONPL, isotipo US!).

Paspalum iridifolium Poepp., Reise Chile 2: 324. 1836. *Axonopus iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. TIPO: Perú. In *Collibus sylvaticis ad Cochero*, año 1828, *E. F. Poeppig 24* (holotipo W, isotipos COL!, LE, US!).

Panicum columbiense Kuntze, Rev. Gen. 3 (3): 360. 1898. *Anthaeantia columbiensis* (Kuntze) Schum., Just's Bot. Jahresber. 261: 329. 1900. TIPO: Colombia. Antioquia: Medellín, *A. Posada Arango 11* (holotipo B).

Axonopus deludens Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. TIPO: México. Jalisco: Barranca near Guadalajara, 20 oct 1903, *C. G. Pringle 8761* (holotipo US!, isotipos CM, MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Paspalum fournierianum Ricker & Schell. var. *maximum* Thell., Mém. Soc. Sci. Neuchâtel 5: 344. 1913. TIPO: Colombia. Antioquia: ago, sin año, *P. F. Mayor 394* (holotipo no localizado, isotipo US!).

Paspalum mathewsii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus mathewsii* (Mez) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 432. 1927. Sintipos: 1 de 2. Perú. Sin localidad, sin fecha, *W. Mathews 3239* (sintipo B, isosintipos GH, K, US!). 2 de 2. Ecuador. In jugo centrali Andunum, 2200 m, *André 4322* (sintipo no localizado).

Paspalum tripinnatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 64. 1917. TIPO: Bolivia. La Paz: Yungas austr., Sirupaya, Yanacachi, sin fecha, *O. Buchtien 410* (holotipo B, isotipo US!).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. f. *matogrossense* Kuhl., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. TIPO: Brasil. Margens do Rio Juruena, abaixo do barra do Camararé, ene 1912, *F. C. Hoehne 5297 (134)* (holotipo no localizado).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. var. *glabriusculus* Kuhl., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Sabará, Minas, ene 1916, *F. C. Hoehne 6676* (holotipo no localizado).

Axonopus micay Flüggé ex Hitchc. ex Pérez Arbeláez, Pl. Útil. Colombia (ed. 2): 113. 1947, nom. nud.

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. fo. *typica* Kuhl., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67: 53. 1948, nom. inval. TIPO: Brasil. Exp.

Arinos-Tapajós, Rio Arinos, ene 1915, *J. G. Kuhlmann* 79-80 (holotipo no localizado).

Axonopus micay García-Barriga, *Caldasia* 8: 432. 1960. TIPO: Colombia. Antioquia: Medellín, “yerba micay”, ca. 1500 m, 11 jun 1930, *W. A. Archer* 99 (holotipo COL!, isotipos MO!, US!).

Axonopus mexicanus G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 144. 1963. TIPO: México. Sinaloa: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Unión to Durango, 1280 m, 27 sep 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder* 2445 (holotipo IAN, isotipo US!).

Descripción e iconografía. *Flüggé* (1810, como *Paspalum scoparium*), *Nees ab Esenbeck* (1829, como *Paspalum scoparium*), *Döll* (1877, como *Paspalum scoparium*), *Mez* (1917a, como *Paspalum mathewsii*), *Dedecca* (1956), *Crowder* (1960), *Black* (1963), *Luces de Febres* (1963), *Pohl* (1980), *Anton* (1982), *Tovar* (1993), *Pohl & Davidse* (1994), *Renvoize* (1998), *Valls et al.* (2001), *Davidse* (2004, como *Axonopus iridifolius*), *Sousa da Rocha & Secco* (2004), *Quattrocchi* (2006), *Giraldo-Cañas* (2008a, 2008b), *Salariato et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus scoparius* se distribuye en México, Mesoamérica, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (*Giraldo-Cañas*, 2012b), y sólo se le conoce como planta cultivada o ruderal. Esta especie crece en orillas de caminos, campos abandonados, pastizales, áreas degradadas y en bordes de bosque. 0-2800 (3300) m alt.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, tanto en su hábito como en la coloración de sus espiguillas; así, se reconocen dos formas, una más baja denominada vulgarmente como “capim micay”, y otra de hábito robusto y generalmente con mayor número de racimos por inflorescencia, denominada principalmente como “capim imperial”. El número de racimos por inflorescencia es ampliamente variable, incluso en un mismo individuo puede haber 3 a 27, 24 a 81 ó 43 a 95 racimos por inflorescencia. Esta variación se da incluso en miembros de una misma población, establecida en un área que varía ambientalmente en muy cortas distancias. Es por esto que la amplia variación exhibida por esta especie se debe más a la adaptación por plasticidad que a diferencias genéticas interpopulacionales (*Giraldo-Cañas*, 2008b).

Raramente se pueden encontrar algunos racimos proximales con unas pocas espiguillas geminadas, o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso de espiguillas trifloras (*Giraldo-Cañas*, 2004, 2008b). Véanse las observaciones dadas para *A. leptostachyus*.

Nombres vernáculos. Capim colombiano, capim colúmbia, capim imperial, capim micay, capim venezuela.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Sin datos, *P. Lisbôa & B. de Albuquerque* 971 (INPA). **DIS-TRITO FEDERAL:** Brasília, bacia do Rio Sao Bartolomeu, 27 dic 1979, *E. Heringer et al.* 3002 (R). **MINAS GERAIS:** Parque natural de Caraca, 15 km de Barrao de Cocais, 1200 m, 22 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4688 (SI, dos exsiccados). **PARÁ:** Belém, cultivada no I.A.N., procedente da Univ. Rural, km 47, 9 ene 1952, *G. Black* 52-14121 (R). **PARANÁ:** Município Piraquara, Estrada da Graciosa, Alto da Serna, 14 dic 1952, *G. Hatschbach* 2949 (SI). **RIO DE JANEIRO:** Município Resende, Itatiaia National Park, Mt. Itatiaia in valley of the creek, Rio Campo Belo, 750 m, 25 jul 1966, *G. Eiten & L. Eiten* 7387 (MO).

Axonopus siccus (Nees) *Kuhlman*, *Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas* 67 (11): 87. 1922. *Paspalum siccum* Nees, *Fl. Bras. Enum. Pl.* 2 (1): 28. 1829. TIPO: Brasil. Minas Gerais: in districtu Adamantum, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipo US!).

Paspalum pellitum Nees ex Trin., *Gram. Panic.* 89. 1826. *Paspalum pellitum* Nees, *Fl. Bras. Enum. Pl.* 2 (1): 29. 1829, nom. illeg. superfl. *Paspalum barbatum* Nees var. *pellitum* (Nees ex Trin.) *Döll*, *Fl. Bras.* 2 (2): 108. 1877. *Anastrophus pellitus* Schlecht. ex Jackson, *Index Kew.* 1: 118. 1893. *Axonopus pellitus* (Nees ex Trin.) Hitchc. & Chase, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 18 (7): 301. 1917. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *F. Sellow* 257 (holotipo LE, isotipos B, BAA, COL!, SI, US!).

Paspalum barbatum Nees ex Trin., *Sp. Gram.* 1: 98. 1827, hom. illeg. superfl., non *Paspalum barbatum* (Trin.) *Schult.*, 1827. *Paspalum barbigerum* Kunth, *Révis. Gramin.* 1: 24. 1829. *Axonopus barbiger* (Kunth) Hitchc. (como “*barbigerus*”), *Contr. U.S. Natl. Herb.* 24 (8): 433. 1927. TIPO: Brasil. Brasilia meridionalis: Sin fecha, *F. Sellow s. n.* (holotipo LE, isotipos SI, US!).

Paspalum barbatum Nees var. *laxius* *Döll*, *Fl. Bras.* 2 (2): 108. 1877. *Axonopus siccus* (Nees) *Kuhlman* var. *laxior* (*Döll*) *G. A. Black*, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 99. 1963. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *L. Riedel* 891 (holotipo LE, isotipo US!).

Paspalum barbatum Nees var. *scabrum* *Pilg.*, *Bot. Jahrb. Syst.* 30 (Beibl. 1): 130. 1901. *Axonopus siccus* (Nees) *Kuhlman* var. *scaber* (*Pilg.*) *G. A. Black*, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 99. 1963. TIPO: Brasil. Mato Grosso: Cuiabá, abr 1899, *H. Meyer* 521 (holotipo B, isotipos SI, US!).

Paspalum ulei Hack., Osterr. Bot. Z. 51: 240. 1901. *Axonopus ulei* (Hack.) Dedecca, Bragantia 15: 276. 1956. LECTOTIPO [designado por Salariato *et al.*, Ann. Missouri Bot. Gard. 98 (2): 263. 2011]: Brasil. Santa Catarina: Sin localidad, mar 1894, *E. Ule 3526* (lectotipo W, isolectotipos SI, US!).

Axonopus barbatus (Trin.) Kuhl., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 45. 1922, nom. illeg., basado en hom. illeg. (*Paspalum barbatum* Nees).

Axonopus perlongus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 89. 1963. TIPO: Brasil. Mato Grosso: Três Lagôas, sandy clay cerrado aberto, 300-325 m, 4-5 feb 1930, *A. Chase 10730* (holotipo US!, isotipos K, MO!, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus swallenii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 92. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Santarém, open sandy land, 19-26 ene 1934, *J. R. Swallen 3258* (holotipo US!, isotipos COL!, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus barbiger (Kunth) Hitchc. var. *venturii* G. A. Black (como "*barbigerus*"), Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 97. 1963. TIPO: Argentina. Tucumán: Departamento Burruyacu, cerro del Campo, 2000 m, 29 may 1930, *S. Venturi 10242* (holotipo US!, isotipos IAN, LIL, SI).

Axonopus rojasii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 100. 1963. TIPO: Paraguay. Piribebuy: entre rocas pedregadas, salto Piraretá, mar 1942, *T. Rojas 9515* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus pilosus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 100. 1963. TIPO: Bolivia. Tarija: Tucumilla bei Tarija, 2600 m, 30 mar 1904, *K. Fiebrig 2782* (holotipo GH, isotipos BAA, SI, US!, fotografía del isotipo en COL!).

Axonopus malmei G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 101. 1963. TIPO: Brasil. Rio Grande do Sul: Pôrto Alegre, Morro da Polícia, in declivibus montis, 21 feb 1902, *G. O. A. Malme 1402* (holotipo GH, isotipos SI, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus monticola G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 107. 1963. TIPO: Brasil. São Paulo: Campos do Jordão, Serra Mantiqueira, moist campo, 1600 m, 20-22 may 1925, *A. Chase 9859* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus monticola G. A. Black var. *barbinodis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 108. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Ouro Preto (Villa Rica), steep open or-

sky slope, 1100 m, 7 abr 1925, *A. Chase 9353* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. **Trinius** (1826, 1828, 1834, como *Paspalum barbatum* y *Paspalum pellitum*), **Nees ab Esenbeck** (1829, como *Paspalum barbatum*, *Paspalum pellitum* y *Paspalum siccum*), **Döll** (1877, como *Paspalum barbatum* y *P. siccum*), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Rosengurt et al.** (1970, como *Axonopus barbigerus*), **Anton** (1982), **Renvoize** (1984a, como *Axonopus bargiberus* y como *Axonopus pellitus*, 1998, como *Axonopus barbigerus*), **Zuloaga et al.** (1994), **Valls et al.** (2001), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Salariato & Morrone** (2006), **Giraldo-Cañas** (2008b), **Dias-Melo et al.** (2009), **Salariato et al.** (2011), **Salariato** (2012).

Distribución y hábitat. Esta especie se distribuye en Argentina (norte), Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. *Axonopus siccus* crece en campos, sabanas de diferente tipo, en arbustales, en escarpes rocosos, en grietas de afloramientos rocosos, en bordes de bosque y en zonas alteradas, tanto de zonas bajas como de zonas montañosas. *Axonopus siccus* es una especie muy frecuente, ampliamente distribuida y además, forma matas densas en variados ambientes. 100-2800 m alt.

Observaciones. *Axonopus siccus*, al igual que varias de las especies del género, presenta una gran variación morfológica, la cual se verificó en la gran cantidad de ejemplares examinados. Esta variación podría ser derivada de la gran amplitud ecológica de la especie, representada principalmente en la gama de formaciones vegetales en que está presente y en su amplio espectro altitudinal. La variación morfológica se presenta principalmente en la pilosidad de las hojas y las espiguillas, dimensiones de la planta y espiguillas y en la forma de las hojas. Por lo regular, las poblaciones brasileñas de *A. siccus* son las más pubescentes. A raíz de su amplia distribución latitudinal y altitudinal, se han propuesto varios binomios, los cuales corresponden a meras variantes locales. Esta situación es corroborada con el análisis de una gran cantidad de especímenes, entre ellos el estudio detallado de material tipo, lo que permitió reconocer los sinónimos arriba detallados para *A. siccus*. Véanse las observaciones dadas para *A. eminens* y *A. leptostachyus*.

Nombre vernáculo. Capim cabeludo.

Material adicional examinado. **BRASIL. BAHIA:** Serra do Sincorá, ca. 10 km N of Barra da Estiva, on Ibicora road, by the Río Preto, in grassland with low shrubs over white sand and crystalline quartz, 1100 m, 2 mar 1974, *R. Harley 15863* (CEPEC, K). Município Palmeiras, morro do Pai Inácio, 1070 m, 11 mar 1994, *F. Zuloaga et al. 4780* (SI). **DIS-TRITO FEDERAL:** Fazenda Água Limpa, en campo quei-

mado, 9 ene 1990, *D. Alvarenga & F. Oliveira 584* (IBGE, SI). Entre Sobradinho y Planaltina, 5 km de Sobradinho, 19 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2021* (IBGE, SI). Summit of Chapada da Contagem, ca. 10 km E of Brasília, 1100 m, 12 ene 1966, *H. Irwin et al. 11583* (COL, NY, US). GOIÁS: São Gabriel, campo de Murundum, 20 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2039* (IBGE, SI). Município Alto Paraíso de Goiás, 7 km N de Alto Paraíso, 21 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2070* (IBGE, SI). Rodovia 040, Cristalina a Paracatu, 8 km depois Cristalina, 26 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2170* (IBGE, SI). Serra dos Pireneus, among sandstone rocks, rocky slopes and adjacent sandy fields, ca. 20 km E of Pirenópolis, 1000 m, 14 ene 1972, *H. Irwin et al. 34088* (COL, US). Serra dos Pireneus, Cerrado and adjacent slope forest, ca. 18 km E of Pirenópolis, 1000 m, 18 ene 1972, *H. Irwin et al. 34526* (COL, MO, NY, RSA, US). MATO GROSSO: Between Campo Grande and Dourados, 400-450 m, 14-17 feb 1930, *A. Chase 10903* (MO, US). 7 km SW of Xavantina; in cerrado on a rocky ridge, 600 m, 3 abr 1968, *J. Ratter et al. 808* (K, NY). MINAS GERAIS: Serra do Espinhaço, serra do Cipó, 1125 m, 18 feb 1972, *W. Anderson et al. 36258* (COL, NY, RSA, US). Italcolumy, east of Ouro Preto, 1400 m, 8 abr 1925, *A. Chase 9386* (NY, US). Serra do Curral, SE of Bello Horizonte, 1000 m, 19 mar 1925, *A. Chase 8920* (F, MO, US). Lagoa Santa, 42 km N of Bello Horizonte, 850-900 m, 23-24 mar 1925, *A. Chase 9022* (MO, US). Hargreaves, 1350-1400 m, 21-22 dic 1929, *A. Chase 10241* (MO, US). Serra do Espinhaço, ca. 33 km NE of Francisco Sá, road to Salinas, 1100 m, 11 feb 1969, *H. Irwin et al. 23104* (RSA, US). Serra do Cabral, creek margin in campo; cerrado and campo on middle slopes; ca. 2,5 km W of Cantoni, 850 m, 9 mar 1970, *H. Irwin et al. 27281* (COL, NY, US). Serra do Espinhaço, Pico De Itacolomé, ca. 2 km S of Ouro Preto, 1600 m, 30 ene 1971, *H. Irwin et al. 29369* (COL, RSA). Parque nacional do Caparaó, 2000 m, 1 abr 1989, *P. Krieger 23575* (COL). Rodovia de Cardeal Mota a Conceição do Mato Dentro, BR-010, 5 km de Cardeal Mota; en campo rupestre con Bambusoideae, Velloziaceae, *Echinochloa*; en suelo arcilloso, 17 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4566, 4570, 4582, 4595* (SI). BR-367, 3 km al N de Madanha, en cerrado, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4643, 4645* (SI). 15 km de Curvelo a Cordisburgo, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4659* (SI). Sierra da Piedade, Santuario, en campo rupestre, 1700 m, 21 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4673* (SI). PARANÁ: 13 km NE of Atuba (which is just outside of Curitiba) along highway 116; in natural grassland without shrubs, 890 m, 9 mar 1976, *G. Davidse et al. 10966* (COL, MO). 6 km E of Virmond along highway BR-277 to Curitiba, 780 m, 14 mar 1976, *G. Davidse et al. 11285* (COL). 4 km E of Guarapuava along highway BR-277 to Curitiba, 1050 m, 15 mar 1976, *G. Davidse et al. 11311* (COL). 17 km N of Castro along highway

PR-11, 960 m, 15 mar 1976, *G. Davidse et al. 11390* (MO). Pinhaes, in campo, 12 feb 1914, *P. Dusén 14502* (SI, US). SANTA CATARINA: Perto de Lajas, no campo, 18 feb 1958, *J. Anattos 5197* (SI, US). Entre Irani e Ponta Serrada, 27 feb 1964, *A. Castellanos 24605* (COL). SÃO PAULO: Campos do Jordão, serra Mantiqueira, 1600 m, 20-22 may 1925, *A. Chase 9858* (MO). Sin localidad precisa: nos campos da serra do Itatiaia, 1900 m, mar 1894, *E. Ule 242* (R).

Axonopus surinamensis (Hochst. ex Steud.) Henrard, *Blumea* 5 (1): 275. 1942. *Panicum surinamense* Hochst. ex Steud., *Syn. Pl. Glumac.* 1: 42. 1853. TIPO: Surinam. Sin localidad, sin fecha, *F. W. Hostmann & A. Kappler 1283* (holotipo P, isotipos BM, G, IAN, K, MO!, P, U, US!).

Paspalum fockei Mez, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 62. 1917. *Axonopus fockei* (Mez) Henrard, *Blumea* 4 (3): 510. 1941. TIPO: Suriname. Paramaribo, año 1835, *H. O. Focke s. n.* (holotipo no localizado, probablemente en B, isotipo US!).

Axonopus surinamensis (Hochst. ex Steud.) Henrard var. *imberbis* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 125. 1963. TIPO: Brasil. Amazonas: Rio Içana, praia próxima à Malacacheta, em pura areia, 8 may 1948, *G. A. Black 48-2564* (holotipo IAN, isotipos COL!, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum fockei*), Henrard (1942), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus surinamensis* se distribuye en Venezuela, Guayana Francesa, Surinam y Brasil. A esta especie siempre se le ha encontrado en sabanas de terrenos arenosos. 100-500 m alt.

Observaciones. Por su hábito, podría ser confundida fácilmente con *A. leptostachyus*. Sin embargo, *A. surinamensis* presenta un número menor de entrenudos, los nervios de su gluma superior (5-nervia) son todos prominentes, mientras que en *A. leptostachyus* (gluma superior 2-5-nervia) el nervio medio es tenue o nulo y por último, el antecio superior de *A. surinamensis* es tan sólo 0,25-0,40 mm más corto que su respectiva espiguilla, mientras que en *A. leptostachyus* es 0,6-1,0 mm más corto. Por otra parte, las lodículas de *A. surinamensis* son enteras, mientras que las de *A. leptostachyus* son sublobadas.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Rio Içana, praia próxima à Malacacheta, em pura areia, 8 may 1948, *G. A. Black 48-2564* (COL, US).

Axonopus triglochinoxides (Mez) Dedecca, *Bragantia* 15: 280. 1956. *Paspalum triglochinoxides* Mez, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 61. 1917. TIPO: Colombia. Guainía: (“Brasilia: Prov. Amazonas ad Casiquiare fluvii ostia”) ad flum. Guainía, Rio Negro supra ostium fluminis Casiquiare, insula arenosa inundata fl. Guainía, año 1854, R. Spruce 3756 (holotipo no localizado, probablemente en B, isotipos BR, G-Bois, K, US!, W).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum triglochinoxides*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. Esta especie crece en una pequeña porción guayanesa (área amazónica) compartida por Brasil, Colombia y Venezuela. *Axonopus triglochinoxides* habita en suelos arenosos o rocosos a orillas de ríos y lagos. Especie poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones. 50-150 m alt.

Observaciones. Por su hábito (plantas de aspecto delicado, hojas basales, fasciculadas, numerosas), por sus inflorescencias no exertas y por el tamaño de sus espiguillas (3,0-4,7 mm de largo), *A. triglochinoxides* es fácilmente distinguible de las restantes especies. Sin embargo, Davidse (1987) la relaciona con la especie *A. rupestris* Davidse de Goiás (Brasil), la que pertenece a *Axonopus* serie *Axonopus*. De ésta se distingue, principalmente, por la longitud del pedicelo (0,5-0,8 mm en *A. triglochinoxides* vs. 0,1 mm en *A. rupestris*), por el mayor tamaño de las espiguillas (3,0-4,7 mm de largo vs. 2,9-3,5 mm en *A. rupestris*), por sus espiguillas glabras (prominentemente pubescentes en *A. rupestris*), por la longitud de la lema inferior [tan larga como la gluma superior en *A. triglochinoxides* vs. más corta (0,2-0,3 mm) que la gluma superior en *A. rupestris*] y por el penacho apical de su antecio superior (antecio superior glabro en *A. rupestris*).

Por otra parte, *A. triglochinoxides* es la única en el género que presenta la lema superior con asperezas marginales. Con base en las numerosas observaciones realizadas en otros géneros de las Panicoideae y en la revisión de abundante bibliografía, se podría concluir que la presencia de estas asperezas marginales en la lema superior sería única en dicha subfamilia. *Axonopus triglochinoxides* es la especie que presenta el mayor número de autapomorfias entre todas las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri*, lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (Giraldo-Cañas, 2007).

Es necesario destacar que Lucas (1942: 91), consideró en la sinonimia de *A. longispicus* a *A. triglochinoxides* (como *Paspalum triglochinoxides*), situación que no comparto ya que ambas especies son totalmente diferentes y por ningún motivo se prestan a confusión alguna, toda vez que *A. triglochinoxides*

corresponde a plantas gráciles (plantas robustas en *A. longispicus*), posee un follaje basal fasciculado (follaje dispuesto a lo largo de las cañas en *A. longispicus*), lígulas de 0,1-0,2 mm (de más de un mm en *A. longispicus*), láminas foliares lineares a aciculares (lanceoladas en *A. longispicus*), pedúnculos de 6-7 cm de largo (de 35-70 cm en *A. longispicus*), panojas de 6-8 cm de largo (de 10-30 cm en *A. longispicus*), 2-3 racimos por panoja (2-15 racimos en *A. longispicus*), pedicelos de 0,5-0,8 mm de largo (de 0,2-0,4 mm en *A. longispicus*), gluma superior con el nervio medio y los adyacentes tenues y los marginales engrosados (todos los nervios prominentes en *A. longispicus*), antecio superior elíptico y 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla (ovoide y 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla en *A. longispicus*), lodículas oblongas (sublobadas en *A. longispicus*) y anteras doradas a cobrizas (purpúreas a negruzcas en *A. longispicus*).

No he tenido acceso a ningún ejemplar brasileño de la especie. Por lo tanto, los datos sobre morfología y anatomía de esta especie los obtuve con base en los especímenes de Colombia [*G. Davidse* 16826 (COL, MO), *R. Echeverry* 5073 (COAH, COL, TOLI), *R. Spruce* 3756 (US)] y Venezuela [*F. Guanchez & Varadarajan* 2574 (MO, VEN), *B. Stergios & G. Aymard* 8985 (MO)]. No obstante, *A. triglochinoxides* fue citada para Brasil por Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Zuloaga *et al.* (2003), Quattrocchi (2006), Filgueiras (2010) y Filgueiras & Rodrigues (2012), razón por la cual la incluyo en este tratamiento. Además, como se mencionó anteriormente, esta especie crece en una pequeña porción guayanesa (área amazónica) compartida por Brasil, Colombia y Venezuela.

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPUS* SER. *CAPILLARES* G. A. BLACK

Axonopus capillaris (Lam.) Chase, *Proc. Biol. Soc. Wash.* 24: 133. 1911. *Paspalum capillare* Lam., *Tabl. Encycl.* 1: 176. 1791. *Anastrophus capillaris* (Lam.) Nash, *N. Amer. Fl.* 17 (2): 161. 1912. TIPO: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *J. B. Leblond s. n.* (holotipo P-LA, isotipo US!).

Paspalum extenuatum Nees, *Fl. Bras. Enum. Pl.* 2 (1): 25. 1829. *Axonopus extenuatus* (Nees) Kuhl., *Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas* 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. Bahía: Joazeiro et Terram Novam, mar, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, US!).

Paspalum minutum Trin., *Linnaea* 10 (3): 293. 1836. TIPO: Perú. Ad Cuchero in cultis vulgaris, 1829, *E. F. Poeppig s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos SI, US!).

Descripción e iconografía. Flügge (1810, como *Paspalum capillare*), Trinius (1826, 1828, como *Paspalum capillare*),

Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum capillare* y *Paspalum extenuatum*), **Döll** (1877, como *Paspalum capillare* y *Paspalum extenuatum*), **Nash** (1912, como *Anastrophus capillaris*), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Gould** (1979), **Pohl** (1980), **Judziewicz** (1990), **do Carmo Bastos** (1991), **Tovar** (1993), **Pohl & Davidse** (1994), **Renvoize** (1984a, 1998), **Valls et al.** (2001), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Salariato et al.** (2011).

Distribución y hábitat. A esta especie se le encuentra desde el estado de Veracruz (México) hasta Bolivia y Brasil (**Giraldó-Cañas**, 2012b). *Axonopus capillaris* crece en rastros de zonas bajas, así como en campos, cerrados, pastizales, áreas rocosas, claros y sabanas. 0-1100 m alt.

Observaciones. Esta especie es fácilmente distinguible por su hábito y por su carácter anual. No obstante, bajo un examen ligero, *A. capillaris* puede ser confundida con una especie del género *Paspalum* L. (*P. orbiculatum* Poir., situación frecuente en los ejemplares de herbario, observación personal), pues presentan un aspecto semejante en sus estructuras vegetativas y reproductivas, además ambas especies no poseen gluma inferior y comparten una distribución geográfica similar en el continente americano. Sin embargo, *A. capillaris* se separa de ésta por la posición y la forma de las espiguillas (espiguillas bi-convexas con el dorso de la lema superior hacia afuera del raquis, características propias del género *Axonopus*, vs. espiguillas plano-convexas con el dorso de la lema superior hacia adentro del raquis, características del género *Paspalum*). Además, *A. capillaris* se diferencia fácilmente por su carácter anual, por su hábito cespitoso (estolonífero en *P. orbiculatum*), por su raquis triquetro (angostamente alado en *P. orbiculatum*) y por el tamaño y la forma de las espiguillas (1,0-1,5 mm de largo y ovoides a elipsoides en *A. capillaris* vs. 0,8-1,2 mm de largo y suborbiculares y obtusas en *P. orbiculatum*). Véanse las observaciones dadas para *A. complanatus*.

Nombres vernáculos. Capim de sapo, capim mão de sapo.

Material adicional examinado. BRASIL. GOIÁS: Serra Geraldo Paraná, ca. 1 km S of São João da Aliança, 850 m, 16 mar 1971, *H. S. Irwin et al.* 31971 (COL, NY). **MINAS GERAIS:** Ouro Preto, Villa Rica, 7 abr 1925, *A. Chase* 9343 (MO). 18 km SW of the intersection of highway 381 and 267 near (7 km W of) Campanha, 910 m, 26 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10650 (COL, MO). **PARANÁ:** 3 km NE of São João da Aliança, 1070 m, 22 mar 1973, *W. Anderson* 7749 (MO).

Axonopus complanatus (**Nees**) **Dedecca**, *Bragantia* 15: 265. 1956. *Paspalum complanatum* Nees, *Fl. Bras. Enum. Pl.*

2 (1): 22. 1829. TIPO: Brasil. Bahia: ad Altmada, prope Joazeiro ad flume S. Francisco, nec non inter Serra dos Dois Irmãos et Oeiras, abr, sin año, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipo US!).

Descripción e iconografía. **Trinius** (1826, 1834, como *Paspalum complanatum*), **Nees ab Esenbeck** (1829, como *Paspalum complanatum*), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Valls et al.** (2001), **Dias-Melo et al.** (2009).

Distribución y hábitat. *Axonopus complanatus* es endémica de Brasil y se distribuye en áreas abiertas de tierras bajas, tanto conservadas como con diferente grado de alteración antrópica. 0-1000 m alt.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. capillaris*, de la que se separa principalmente por el tamaño de las espiguillas (1,7-2,0 mm de largo en *A. complanatus*, 1,0-1,5 mm en *A. capillaris*). Véanse las observaciones dadas para *A. oiapocensis*.

Material adicional examinado. BRASIL. CEARÁ: Camocim to Granja, 16 may 1934, *J. R. Swallen* 4624 (R).

Axonopus oiapocensis **G. A. Black**, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 154. 1963. TIPO: Brasil. Amapá: Oyapoc, Rocha Momperé, jul 1927, *P. von Luetzelburg* 20299 (holotipo IAN, isotipos R, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. **Black** (1963), **Judziewicz** (1990), **Quattrocchi** (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus oiapocensis* es exclusiva de una pequeña región del río Oiapoque, entre los límites de Brasil (Amapá) y la Guayana Francesa. Esta especie crece en sabanas y áreas rocosas con vegetación abierta. 0-300 m. De Brasil sólo se conoce el material tipo.

Observaciones. *Axonopus oiapocensis* es similar a *A. complanatus*, en virtud de su hábito, inflorescencias y tamaño y forma de las espiguillas. Sin embargo, éstas se pueden reconocer fácilmente, ya que *A. oiapocensis* presenta gluma superior y lema inferior 5-7-nervias (2-4-nervias en *A. complanatus*) y antecio superior con un pequeño penacho de macrotricomos (antecio superior glabro en *A. complanatus*).

ESPECIES DE AXONOPUS P. BEAUV. SECT. AXONOPUS SER. FASTIGIATI G. A. BLACK

Axonopus fastigiatus (**Nees ex Trin.**) **Kuhlmann**, *Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas* 67 (11): 87. 1922. *Paspalum fastigiatum* Nees ex Trin., *Gram. Panic.* 100. 1826. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Sin localidad, sin fecha, *Nees ab Esenbeck s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos US!).

Paspalum fastigiatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 33. 1829. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Serra de Gram Mogol et versus Formigas, jun, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipo US!), nom. illeg. superfl. et hom.

Paspalum canaliculatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 33. 1829. *Axonopus canaliculatus* (Nees) Kuhlman, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Serra de Gram Mogol et flumen S. Francisci, jul, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo no localizado, isotipos LE, US!).

Descripción e iconografía. Trinius (1826, 1834, como *Paspalum fastigiatum*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum canaliculatum* y *Paspalum fastigiatum*), Döll (1877, como *Paspalum canaliculatum* y *Paspalum fastigiatum*), Dedecca (1956), Black (1963), Renvoize (1984a), Valls et al. (2001), Quattrocchi (2006), Dias-Melo et al. (2009).

Distribución y hábitat. *Axonopus fastigiatum* es endémica de Brasil (Bahia, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais y São Paulo). Esta especie crece en áreas montanas abiertas y húmedas y en campos rupestres. 600-1300 m alt.

Observaciones. Es curioso que Nash (1912: 162) ubicó a *A. fastigiatum* (como *Paspalum fastigiatum*) en la sinonimia de *A. compressus*, a pesar de las marcadas diferencias entre ambas entidades, diferencias que se evidencian en la ubicación de las dos especies en series taxonómicas distintas. Véanse las observaciones dadas para *A. herzogii*.

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Município Correntina-Ba, Fazenda Jatobá, Vereda do Rio Veredao, 8 ago 1992, *M. Aparecida da Silva et al.* 1586 (SI). DISTRITO FEDERAL: Chapada da Contagem, ca. 20 km E of Brasília, 700-1000 m, 17 ago 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom* 5214 (MO). Parque municipal do Gama, ca. 20 km S of Brasília, 700-1000 m, 31 ago 1964, *H. Irwin & T. Soderstrom* 5792 (NY, SI). MINAS GERAIS: Cruzamento das estradas Morro do Pilar e Conceição, km 137, 5 abr 1951, *G. A. Black & M. Magalhães* 51-11805 (COL). Distrito Diamantina, Barao, Serra de Capao, 1240 m, 21 may 1931, *Y. Mexia* 5880 (COL, MO, R, RSA). Rodovia de Cardeal Mota a Conceição do Mato Dentro, BR-010, serra do Cipó, km 120, en campo rupestre, 1300 m, 23 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4693 (SI), 4699 (SI), 4702 (SI).

Axonopus kuhlmannii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 156. 1963. TIPO: Brasil. Mato Grosso: Campo dos Urupás, ene 1919, *J. G. Kuhlmann* 1730 (holotipo IAN, isotipos COL!, RB, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Salariato et al. (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus kuhlmannii* se distribuye en Brasil, de la que sólo se conocen unos pocos ejemplares de Guaporé (Rondônia) y Mato Grosso, y recientemente fue citada para la provincia de La Paz (Bolivia) (Salariato et al., 2011). Esta especie crece en sabanas y campos abiertos húmedos. 100-300 m alt.

Observaciones. A esta especie no se le había reconocido ningún estatus formal en el catálogo de las gramíneas del Nuevo Mundo (véase Zuloaga et al., 2003: 126), hasta que recientemente, la reconocí como especie válida (Giraldo-Cañas, 2010). Cabe destacar que la especie *A. kuhlmannii* no fue tratada ni mencionada en estudios o listas posteriores a Black (1963) (e.g. Anton, 1982; Renvoize, 1984a; Dubs, 1998; Longhi-Wagner et al., 2001; Sousa da Rocha & Secco, 2004; de Oliveira et al., 2009; Filgueiras, 2010). *Axonopus kuhlmannii* es una especie muy peculiar, ya que es la única en el género que posee la gluma superior con los nervios laterales fuertemente escabrosos, y además, presenta el antecio superior castaño con su extremo distal pajizo. Estas características la hacen fácilmente reconocible, no sólo en la serie *Fastigiati* sino entre todas las especies del género.

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPUS* SER. *SUFFULTI* G. A. BLACK

Axonopus argentinus Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 15. 1938. *Axonopus argentinus* Parodi var. *genuinus* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 15. 1938, nom. inval. TIPO: Argentina. Entre Ríos: Concordia, hab. campo ca. de la Est. Agronomía, 22 ene 1922, *L. R. Parodi* 4649 (holotipo BAA, isotipos IAN, SI, US!).

Axonopus argentinus Parodi f. *hirsutus* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 18. 1938. TIPO: Argentina. Entre Ríos: Dpto. Concordia, Concordia, feb 1930, *L. R. Parodi* 9584 (holotipo BAA, isotipo IAN).

Axonopus argentinus Parodi var. *glabriflorus* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 19. 1938. TIPO: Uruguay. Salto, ene 1937, *G. Orihuela* 60, *Hb., Mus. Nac. Montevideo* 5038 (holotipo BAA, isotipos BAA, US!).

Axonopus argentinus Parodi var. *glabripes* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 19. 1938. *Axonopus argentinus* Parodi subsp. *glabripes* (Parodi) Roseng., B. R. Arrill. & Izag., Gram. Urug. 293. 1970. TIPO: Argentina. Entre Ríos: Dpto. Concordia, Pedermar (sic, Pedernal), may 1933, *J. Friedermann* 60 (holotipo BAA, isotipo IAN).

Axonopus suffultus (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi var. *pubiflorus* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 23. 1938. *Axonopus argentinus* Parodi subsp. *pubiflorus* (Parodi) Roseng., B. R. Arrill. & Izag., Gram. Urug. 293. 1970.

TIPO: Uruguay. Montevideo: Sayago, 22 dic 1921, *L. R. Parodi 91* (holotipo BAA, isotipos IAN, SI, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus ramboi G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 134. 1963. TIPO: Brasil. Rio Grande do Sul: Camará, in dumetis, 30 ene 1948, *B. Rambo 36460* (holotipo US!, isotipo K, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus paraguayensis G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 135. 1963. TIPO: Paraguay. Caapucú, Est. Barrerito, campo orillas montes, ene 1949, *T. Rojas 13103a* (holotipo US!, isotipo K, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus hagenbeckianus (Kuntze) Parodi var. *pratensis* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 141. 1963. TIPO: Brasil. Rio Grande do Sul: Porto Alegre, Morro da Gloria, 26 oct 1945, *B. Rambo 29313* (holotipo US!, isotipo LIL, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. *Dedecca* (1956), *Black* (1963), *Rosengurtt et al.* (1970), *Anton* (1982), *Nicora & Rúgolo de Agrasar* (1987), *Zuloaga et al.* (1994), *Valls et al.* (2001, como *Axonopus ramboi*), *Cialdella et al.* (2006), *Salariato & Morrone* (2006), *Salariato et al.* (2011), *Salariato* (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus argentinus* crece en el sudeste y el sur de Brasil, así como en Argentina, Paraguay y Uruguay. Esta especie es frecuente en bordes de montes, campos semihúmedos y en suelos arenosos-rocosos de áreas secas. 0-500 m alt.

Observaciones. Esta especie exhibe una amplia variación en el porte de las plantas, en el indumento de las vainas, las hojas y los pedicelos, así como en el tamaño de las hojas y los racimos, razón por la cual se han considerado para ésta varios taxones infraespecíficos (véase *Cialdella et al.*, 2006). Por lo anterior, *A. argentinus* también debe ser considerada como una especie polimorfa.

Material adicional examinado. BRASIL. RIO GRANDE DO SUL: Uruguaiana, 9 dic 1945, *J. R. Swallen 7638* (MO, US). **SANTA CATARINA:** Município Lajes, Lajes, 3 ene 1946, *J. R. Swallen 8110* (MO, US).

Axonopus flabelliformis Swallen, *Bull. Torrey Bot. Club* 75 (1): 82. 1948. TIPO: Guyana. Half-way station between Wismar and Rockstone, Demerara River, in sandy soil, 30 dic 1919-ene 1920, *A. S. Hitchcock 17275* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus purpurellus Swallen, *Bull. Torrey Bot. Club* 75 (1): 83. 1948. TIPO: Surinam. Vicinity Sectie O, km 68,

on wet sandy soil, 19 oct 1944, *B. Maguire & G. Stahel 24997* (holotipo US!, isotipos MO!, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus kaietukensis Swallen, *Bull. Torrey Bot. Club* 75 (1): 83. 1948. TIPO: Guyana. Kaieteur Plateau, Kaieteur Savannahs, locally frequent, rocky dry ground, 14 may 1944, *B. Maguire & D. B. Fanshawe 23454* (holotipo US!, isotipos F, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus tamayonis Lucas, *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 15 (80): 21. 1953. TIPO: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, Santa Elena, en el cerro Okurimá, 11 feb 1946, *F. Tamayo 2747* (holotipo VEN!, isotipos F, MO!, US!, fotografías del holotipo y de dos isotipos en COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *camporum* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 145. 1963. TIPO: Guayana Francesa. Estrada Sinnamary-Iracoubo, km 13, campo, 29 oct 1954, *G. A. Black & R. M. Klein 54-17390* (holotipo IAN, isotipos CAY, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *decipiens* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 146. 1963. TIPO: Surinam. Poika Savanna, 4 jul 1951, *A. T. Semple 381* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. *Lucas* (1953, como *Axonopus tamayonis*), *Black* (1963), *Anton* (1982), *Judziwicz* (1990), *Davidse* (2004), *Sousa da Rocha & Secco* (2004, como *Axonopus kaietukensis*), *Cialdella et al.* (2006), *Quattrocchi* (2006), *Salariato et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus flabelliformis* es una especie sudamericana (Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela); cabe resaltar que *Quattrocchi* (2006: 260) citó a esta especie para Centroamérica, pero en realidad *A. flabelliformis* es exclusiva de Sudamérica (*Giraldo-Cañas*, obs. pers.; *Cialdella et al.*, 2006). Ésta crece en sabanas, en afloramientos rocosos con vegetación abierta y en herbazales de arenas blancas. 0-2200 m alt.

Observaciones. Por su hábito y su aspecto flabeliforme, *A. flabelliformis* podría ser confundida con *A. pubivaginatius* (serie *Barbigeri*). De ésta se separa fácilmente por el tamaño de la espiguilla (1,2-2,0 mm en *A. flabelliformis*, 2,7-3,5 mm en *A. pubivaginatius*) y por la coloración del antecio superior (café en *A. flabelliformis*, pajizo en *A. pubivaginatius*). Además, en *A. flabelliformis* la gluma superior y la lemma inferior son escariosas y 2-3nervias (membranáceas y 3-5-nervias en *A. pubivaginatius*), su antecio superior es tan largo o levemente más largo que su respectiva espiguilla (más corto en *A. pubivaginatius*) y éste es glabro (raramente con unos

pocos microtricomas distales pero sin llegar nunca a constituir un penacho), mientras que *A. pubivaginitus* presenta un denso penacho de macrotricomas en su antecio superior.

Por otra parte, *A. flabelliformis* es cercana a la especie venezolana *A. magallanesiae* Gir.-Cañas, en razón a su hábito y sus hojas conspicuamente equitantes. No obstante, éstas se pueden separar por el tamaño de las espiguillas (2,2-2,5 mm de largo en *A. magallanesiae* vs. 1,2-2,0 mm de largo en *A. flabelliformis*), por la gluma superior (4-5-nervia en *A. magallanesiae* vs. 2-3-nervia en *A. flabelliformis*), por el cuello de las hojas (conspicuo en *A. magallanesiae* vs. imperceptible en *A. flabelliformis*), por la longitud de la lígula (0,5 mm en *A. magallanesiae* vs. 0,3 mm en *A. flabelliformis*), por el número de racimos por panoja [3-5 racimos en *A. magallanesiae* vs. (3-) 7-19 (-30) racimos en *A. flabelliformis*] y por el ancho del raquis (0,4-0,5 mm de ancho en *A. magallanesiae* vs. 0,5-1,2 mm en *A. flabelliformis*).

Axonopus flabelliformis es una especie muy variable en cuanto a la pilosidad de sus hojas, las cuales pueden variar de glabras a hirsutas. Esta variación la verifiqué en ejemplares de Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guayana, Surinam y Venezuela.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Itabaul, Rio Aracá, sub-afl. do Rio Negro, caatinga, 26 oct 1952, *R. L. Fróes & G. Addison 29114* (COL). Basin of Rio Negro, Cuyari-miri, 31 ene 1942, *B. Krukoff 12443/187* (NY). Manaus, Itacoatiara highway, Rio Urubu, north of road, right bank, 4 abr 1967, *G. Prance et al. 4744* (COL, INPA, MO, NY). Manaus, *B. de Albuquerque 1104* (INPA). Tunuí, Rio Içana, 25 oct 1921, *Luetzelburg 22410* (R). Tunuí, 17 oct 1921, *Luetzelburg 22954* (R).

***Axonopus hoehnei* G. A. Black**, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 143. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Lageado, Rio Tapajós, feb 1912, *F. C. Hoehne 5310 (134)* (holotipo IAN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Sousa da Rocha & Secco (2004), Cialdella et al. (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus hoehnei* es endémica de Brasil y sólo se conoce del estado de Pará. Esta especie crece en campos abiertos de suelos arenosos y sujetos a inundación periódica. 100-500 m alt.

Observaciones. *Axonopus hoehnei* es afín a *A. pennellii* G. A. Black (una especie de Colombia y Venezuela) (ambas especies pertenecen a la serie *Suffulti*). De ésta se diferencia, principalmente, por la longitud de su lígula (0,1-0,3 mm en *A. hoehnei*; 0,3-0,6 mm en *A. pennellii*), por el ancho del raquis (0,6-0,8 mm en *A. hoehnei*; 0,4 mm en *A. pennellii*) y

por la pilosidad de las espiguillas, las cuales son densamente pilosas en *A. hoehnei* y puberulentas en *A. pennellii*, y además, en *A. hoehnei* la gluma superior no es ciliada, característica exhibida por *A. pennellii*.

Material adicional examinado. BRASIL. PARÁ: Alto Tapajós, Rio Cururú, Region of Missão Velha, 200 m, 13 feb 1974, *W. Anderson et al. 10908* (MO, NY). Lageado, Rio Tapajós, feb 1912, *F. C. Hoehne 5309 (134)* (IAN, US).

***Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca**, *Bragantia* 15: 273. 1956. *Paspalum polydactylon* Steud., *Syn. Pl. Glumac.* 1: 19. 1853. TIPO: Brasil. Bahia: sin localidad, sin fecha, *P. Salzmänn s. n.* (holotipo P, isotipos BAA, US!).

Paspalum arcuatum Mez, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 60. 1917. *Axonopus arcuatus* (Mez) G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 137. 1963. *Axonopus arcuatus* (Mez) Dedecca, *Bragantia* 15: 288, 289. 1956, comb. illeg. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Sin localidad, ago 1889, *A. F. M. Glaziou 17933* (holotipo B, isotipos BAA, GDEL, K, P, US!), **syn. nov.**

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum arcuatum*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Renvoize (1984a), Sousa da Rocha & Secco (2004), Cialdella et al. (2006), Quattrocchi (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus polydactylus* es endémica de Brasil (norte y nordeste). Esta especie crece en cerrados y restingas, de suelos rocosos o arenosos. 0-1500 m alt.

Observaciones. Después de haber examinado los materiales tipo depositados en US, propongo reducir a *A. arcuatus* a la sinonimia de *A. polydactylus*, ya que no hay diferencias significativas en sus estructuras reproductivas para separar ambas especies. Véanse las observaciones dadas para *A. grandifolius*.

Es curioso que **Zuloaga et al. (2003: 125, 2008: 809) y Quattrocchi (2006: 261)** consideraron a *A. gracilis* G. A. Black (una especie endémica de Venezuela) y a *A. polydactylus* como sinónimos, a pesar de que ambas especies son muy diferentes. Así, *A. gracilis* posee espiguillas de 2,6-2,8 mm de largo (1,2-2,0 mm en *A. polydactylus*), gluma superior y lema inferior 4-nervias (2-nervias en *A. polydactylus*), pedicelos escabriúsculos (glabros o pubérulos en *A. polydactylus*), raquis escabriúsculo y ondulado (pubérulo o hispídulo y ondulado a marcadamente sinuoso en *A. polydactylus*), panojas con 3-4 racimos (5-30 racimos en *A. polydactylus*) y lígulas de 0,2-0,4 mm de largo (0,4-0,5 mm en *A. polydactylus*). No obstante, las dos especies presentan un hábito semejante (plantas perennes, cespitosas, rizomatosas, con cañas plurinodes, vainas estriadas y glabras, nudos glabros,

cuello inconspicuo, lígula pestañosa, láminas lineares principalmente basales, inflorescencias con pedúnculo aplanado, estriado y glabro).

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Espigão Mestre, 750-800 m, 8 mar 1972, *W. Anderson et al.* 36823 (MO). 6 km N of Alagoinhas along Highway BR-116, 200 m, 30 mar 1976, *G. Davidse et al.* 11742 (COL, MO). Rio Piau, ca. 225 km SW of Barreiras on road to Posse, 850 m, 12 abr 1966, *H. Irwin et al.* 14656 (NY). Upper slopes of the Espigão Mestre, ca. 32 km W of Barreiras, 600 m, 5 mar 1971, *H. Irwin et al.* 31571 (COL, NY). **GOIÁS:** Rio da Prata, ca. 6 km S of Posse, 800 m, 7 abr 1966, *H. Irwin et al.* 14512 (NY). Município Tocantinópolis, ribeirão do Corrego, 55 km SW of Estreito along Belém-Brasília highway (BR 153), 27 feb 1980, *T. Plowman et al.* 9241 (INPA). **MARANHÃO:** Município Imperatriz, Belém-Brasília highway (BR 010), 30 km S of Imperatriz, 28 feb 1980, *T. Plowman et al.* 9283, 9291 (INPA). Carolina to San Antonio de Balsas, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen* 4034 (R). **MINAS GERAIS:** Serra do Espinhaço, Serra de Itabirito, 1500 m, 10 feb 1968, *H. Irwin et al.* 19768 (MO, NY). **PARÁ:** Município de Maracanã, ca. 73 airline km NE of Castanhal, savanna adjoining the village of Martins Pinheiro, Campo Martins Pinheiro, *Axonopus* mixed tree savanna on sandy soil (*Byrsonima*, *Curatella*, *Hancornia speciosa*) and adjoining gallery forest, 6 apr 1980, *G. Davidse* 17963 (INPA, MO). Município Tucuruí, Breu Branco, km 40 S of represa Tucuruí along highway BR 422, 17 mar 1980, *T. Plowman et al.* 9663 (INPA)

Axonopus pressus (Nees ex Steud.) Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 23. 1938. *Paspalum pressum* Nees ex Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 23. 1853. TIPO: Brasil. sin localidad, año 1836, *F. Sellow* 5638 (holotipo B, isotipos BAA, LE-TRIN, US!, P).

Axonopus derbyanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 127. 1963. TIPO: Brasil. Mato Grosso: Campo Grande, campo, 540-550 m, 7-11 feb 1930, *A. Chase* 10836 (holotipo US!, isotipos MO!, NY, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus derbyanus G. A. Black var. *parvispicula* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 130. 1963. TIPO: Brasil. Goiás: Goiandira, gravelly campo, 800-825 m, 26 mar 1930, *A. Chase* 11552 (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. *Dedecca* (1956), *Black* (1963), *Anton* (1982), *Zuloaga et al.* (1994), *Renvoize* (1998), *Valls et al.* (2001), *Sousa da Rocha & Secco* (2004), *Cialdella et al.* (2006), *Quattrocchi* (2006), *Salariato et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus pressus* se distribuye en Brasil, Paraguay y el este de Bolivia. Esta especie crece en cerrados, campos abiertos, barrancos y en bordes de caminos de suelos arenosos. 100-1400 m alt.

Observaciones. *Axonopus pressus* es afín a *A. suffultus*. Sin embargo, esta última especie se reconoce por el color glauco y violáceo de sus vainas y láminas, por la disposición dística de las vainas, por las láminas de mayor tamaño, por el cuello indistinguible, por el raquis de las inflorescencias rala a densamente piloso y por la ausencia de innovaciones comprimidas lateralmente cubiertas por numerosas vainas (véase *Cialdella et al.*, 2006).

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: Espigão Mestre, ca. 100 km WSW of Barreiras, 760 m, 6 mar 1972, *W. Anderson et al.* 36658 (COL, NY). 6 km N of Alagoinhas along highway BR-116, 200 m, 30 mar 1976, *G. Davidse et al.* 11739 (COL, MO). 8 km W of Barreiras along highway BR-242, 500 m, 7 abr 1976, *G. Davidse et al.* 12079 (NY). **DISTRITO FEDERAL:** Barragem da Paranoa, 26 feb 1992, *T. Filgueiras* 2180 (SI). Chapada da Contagem, ca. 20 km NE of Brasília D. F., 1000 m, 28 oct 1965, *H. Irwin et al.* 9651 (NY). **GOIÁS:** Ao longo da rodovia Brasília-Cristalina, ca. 16 km antes de Cristalina, 26 feb 1992, *T. Filgueiras* 2134 (SI). Niquelândia, Macedo, ca. 18 km N de Niquelândia, 13 abr 1992, *T. Filgueiras* 2278 (IBGE, MO, SI). **MARANHÃO:** Município Imperatriz, Bananal, 15 km S of Imperatriz along Belém-Brasília highway, 290 m, 29 feb 1980, *T. Plowman et al.* 9345 (MO). Barra do Corda to Grajahú, 1-5 mar 1934, *J. R. Swallen* 3733 (NY). Sin datos, *T. Plowman et al.* 9292 (INPA). **MINAS GERAIS:** Serra do Curral, SE of Bello Horizonte, 1000 m, 19 mar 1925, *A. Chase* 8918 (MO). Ca. 8 km NW of Congonhas along Highway 135 to Belo Horizonte, 970 m, 28 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10789 (COL, MO). 61 km W of Pará de Minas along highway 262 to Uberaba, 750 m, 28 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10824 (MO, NY). Município Ibiá, ca. 8 km E of the Araxá junction on highway 262 to Belo Horizonte, 890 m, 29 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10867 (MO). Serra do Cipó, 3 mar 1958, *Heringer & Castellanos* 22013 (R). Ca. 33 km NE of Francisco Sá, road to Salinas, 1100 m, 11 feb 1969, *H. Irwin et al.* 23102 (NY). Serra do Espinhaço, ca. 18 km E of Diamantina, 900 m, 16 mar 1970, *H. Irwin et al.* 27690 (COL, NY). 4 km W de Tiradentes, 26 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4737 (SI). **PARÁ:** Município Conceição do Araguaia, 4 km W of town center along highway PA-150, 21 feb 1980, *T. Plowman et al.* 8988 (INPA). **PARANÁ:** 2 km W of the intersection of Highway PR-11 and the Rio Itarare at the border between Paraná and São Paulo, 620 m, 15 mar 1976, *G. Davidse et al.* 11377 (COL, MO). Jaguarahyva, 22

mar 1911, *P. Dusén 11686* (NY). **SÃO PAULO:** Município São José dos Campos, 600 m, 21 mar 1962, *I. Mimura 323, 330* (NY). Serra da Cunha, 1200 m, 14 mar 1939, *M. Kuhlmann & A. Gehrt s. n.* (SI).

Axonopus ramosus Swallen, Contr. U.S. Natl. Herb. 29: 413. 1950. TIPO: Surinam. Joints in bedrock, Savanna I, Table Mountain (Tafelberg), 565 m, 19 sep 1944, *B. Maguire 24816* (holotipo NY, isotipos F, U, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Cialdella *et al.* (2006), Quattrocchi (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus ramosus* se distribuye en Surinam, Guayana Francesa y norte de Brasil (Amapá) (Cialdella *et al.*, 2006). Esta especie fue citada para Venezuela por Davidse (2004), pero hasta el presente no he encontrado ejemplares venezolanos de ésta. *Axonopus ramosus* crece en áreas montañosas, en laderas rocosas, así como en sabanas arenosas y rocosas. 0-800 m alt.

Observaciones. Véanse las observaciones dadas para *A. caulescens*.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAPÁ: Inseberg Talousken, Massif des Tumuc-Humac, 11 ago 1993, *J. de Granville et al. 12239* (MO, US).

Axonopus suffultus (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 23. 1938. *Paspalum suffultum* J. C. Mikan ex Trin., Neue Entdeck. Pflanzenk. 2: 46. 1821. *Panicum suffultum* (J. C. Mikan ex Trin.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 364. 1898. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlmann. var. *suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Herter, Anales Mus. Hist. Nat. Montevideo 3 (1): 49. 1929. *Axonopus suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941, nom. illeg. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *J. C. Mikan s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos SI, US!).

Panicum hagenbeckianum Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3 (3): 361. 1898. *Anthaenantia hagenbeckiana* (Kuntze) K. Schum., Just's Bot. Jahresber. 261: 329. 1900. *Axonopus hagenbeckianus* (Kuntze) Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3 (17): 21. 1938. LECTOTIPO [designado por Salariato *et al.*, Ann. Missouri Bot. Gard. 98 (2): 265. 2011]: Argentina-Bolivia. Gran Chaco, sin fecha, *C. F. Hagenbeck s. n.* (lectotipo US!; isolectotipo BAA).

Paspalum iridaceum Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. *Axonopus iridaceus* (Mez) Hitchc. & Chase ex Rojas, Revista Jard. Bot. Mus. Hist. Nat. Paraguay 2: 160.

1930. *Axonopus iridaceus* (Mez) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941, nom. illeg. superfl. *Axonopus hagenbeckianus* (Kuntze) Parodi var. *iridaceus* (Mez) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 140. 1963. TIPO: Paraguay. Amambay: Sierra de Amambay, oct 1912, *E. Hassler 11413* (holotipo B, isotipos BAA, SI, US!, G, MO!).

Axonopus chloridiformis Herter, Revista Sudamer. Bot. 10: 130. 1956, nom. nud.

Descripción e iconografía. Trinius (1826, 1828, 1834, como *Paspalum suffultum*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum suffultum*), Mez (1921, como *Paspalum iridaceum*), Dedecca (1956), Black (1963), Rosengurtt *et al.* (1970), Anton (1982), Zuloaga *et al.* (1994), Valls *et al.* (2001), Cialdella *et al.* (2006), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Salariato *et al.* (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus suffultus* se distribuye en el sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y el nordeste y el centro de Argentina. Esta especie crece en campos abiertos y pastizales de suelos arenoso-arcillosos o pedregosos. 0-1700 m alt.

Observaciones. Véanse las observaciones dadas para *Axonopus pressus*.

Nombre vulgar. Palha-dura.

Material adicional examinado. BRASIL. PARANÁ: Ponta Grossa, ene 1950, *A. Arroyo 64* (SI). Município Palmas, 24 km NW of Palmas, 4 dic 1971, *L. Smith et al. 15644* (SI, US). SANTA CATARINA: Município Abelardo Luz, 12 km north of Abelardo Luz, 900-1000 m, 15 nov 1964, *L. Smith & M. Kein 13338* (SI, US), 8 dic 1964, *L. Smith & M. Kein 13861* (SI, US).

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *CABRERA* (LAG.) CHASE

Axonopus aureus P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 12. 1812. 1812. *Paspalum aureum* (P. Beauv.) Kunth, Nov. Gen. Sp. 1: 93. 1816. *Digitaria aurea* (P. Beauv.) Spreng., Syst. Veg. 1: 272. 1825. *Panicum aureum* (P. Beauv.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. Neotipo (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 88. 1990): Guayana Francesa. Savanne Corossy, PK 111 de la route Cayenne-St. Laurent, 27 dic 1986, *G. Cremers 9571* (neotipo US!, isoneotipos B, BR, CAY, INPA!, MG, MO!, MY, NY, P, PORT, U, VEN).

Paspalum chrysostachyum Schrad., Mant. 2: 176. 1824. *Panicum chrysostachyum* (Schrad.) Trin., Mem. Acad. Imp.

- Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. *Axonopus chrysostahyus* (Schrad.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 54. 1940. TIPO: Brasil. Bahia: Comechativá, in campis ad Vals, sin fecha, *M. A. P. zu Wied Neuwied s. n.* (holotipo B, isotipos BAA, NY, US!).
- Paspalum canescens* Nees ex Trin., Gram. Panic.: 89. 1826. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos B, K, SI, US!).
- Paspalum pulchrum* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 79. 1829, como "*Paspalus pulcher*". *Panicum pulchrum* Willd. ex Spreng., Syst. Veg. (ed. 16) 1: 272. 1824, pro syn., nom. nud. *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. LECTOTIPO (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 89. 1990): América del Sur. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. Humboldt s. n.* (lectotipo B, isolectotipo BM).
- Paspalum ramosissimum* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 80. 1829, como "*Paspalus ramosissimus*". *Axonopus ramosissimus* (Nees) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. SINTIPOS: 1 de 2. Brasil. Habitat in Brasilia australiori, sin fecha, *F. Sellow s. n. [277]* (sintipo B-W, isosintipos BAA, L, US!); 2 de 2. Brasil. In campis 1690-1800 ped. atis ad Taubaté, prov. S. Pauli, ad Formigas, in monte Serra do Gram Mogol, prov. Minarum, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo M).
- Paspalum chrysocomum* Trin ex Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, nom. inval.
- Paspalum exasperatum* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, como "*Paspalus exasperatus*", nom. illeg. superfl. *Axonopus exasperatus* (Nees) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 168. 1963, nom. illeg. TIPO: Brasil. Bahia: ad margines sylvaram prope Ferradas prov. Bahiensis, in via Felisbertiana, quae decendit e Minis, dic, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, P, US!).
- Panicum holochrysum* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834. *Axonopus holochrysus* (Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. SINTIPOS: 1 de 2. Brasil. S. da Chapada, in saxosis, rupibus, may 1827, *sin datos del recolector* (sintipo no localizado, isosintipo LE-TRIN); 2 de 2. Brasil. Scora da Chapada, in saxosis rupibusque, año 1829, *G. H. von Langsdorff s. n.* (sintipo LE-TRIN, isosintipo US).
- Paspalum radiatum* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834, nom. inval. *Axonopus radiatus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922.
- Panicum chrysodactylon* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus chrysodactylus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. "V. spp. Bras.", sin más datos.
- Panicum chrysites* Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1853. *Paspalum chrysites* (Steud.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 117. 1877. *Axonopus chrysites* (Steud.) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. TIPO: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *M. Leprieur s. n.* (holotipo P, isotipos BM, MO!, SI, US!).
- Paspalum gnaphalioideum* Müll. Hal., Bot. Zeitung (Berlín) 19 (45): 332. 1861. TIPO: Surinam. In arenosis prope Jodensavanne, nov 1845, *Kegel s. n.* (holotipo B).
- Paspalum pulchrum* Nees var. *angustifolium* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 116. 1877. TIPO: Surinam. Feb-abr 1844, *A. Kappeler 1524* (holotipo P, isotipos US).
- Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black var. *glabratus* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 173. 1963. LECTOTIPO (aquí designado): Brasil. In saxosis prope Cuiabá et ad Hytú, sin fecha, *L. Riedel s. n. [921]* (US!, fotografía en COL!).
- Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *psilachne* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Kuhlm. var. *psilachne* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 167. 1963. TIPO: Brasil. Bahia: sin localidad, sin fecha, *J. Blanchet 2443* (holotipo LE, isotipos BM, IAN, MO!, US!).
- Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *villosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 172. 1963. *Axonopus carinato-vaginatius* (Mez) H. Scholz var. *sprucei* (G. A. Black) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. TIPO: Brasil. Pará: Santarém, sin fecha, *Spruce 661* (holotipo US, isotipo K).
- Paspalum carinato-vaginatium* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 31. 1917. *Axonopus carinato-vaginatius*

(Mez) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. TIPO: Brasil. Goiás: sin localidad, años 1894-1895, A. F. M. *Glaziou* 22406 (holotipo ?, isotipo US!).

Paspalum holochrysum Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941, nom. nud.

Axonopus minutus Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 22. 1953. TIPO: Venezuela. Amazonas: Sierra de Marahuaca, Alto Orinoco, sin fecha, *Barnes* 28 (holotipo VEN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus burchellii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 165. 1963. TIPO: Brasil. Goiás: Porto Real, sin fecha, *W. J. Burchell* 8661 (holotipo US!, isotipos GH, K, US!).

Axonopus paucisetosus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 170. 1963. TIPO: Brasil. Maranhão: Carolina to San Antonio de Balsas, among rocks, top of rocky hill, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen* 4053 (holotipo US!, isotipo NY!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus tenuis Renvoize, Kew Bull. 39 (1): 182. 1984. TIPO: Brasil. Bahía: Serra do Sincorá, Lagoa Encantada, 19 km N.E. of Ibicoara near Brejão, lake side marsh, with some standing water, and disturbed vegetation near cultivation, 1000 m, 1 feb 1974, *R. M. Harley et al.* 15788 (holotipo CEPEC, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Descripción e iconografía. **Trinius** (1826, 1828, como *Paspalum aureum*, *Paspalum canescens* y *Paspalum chrysostachyum*), **Nees ab Esenbeck** (1829, como *Paspalum canescens*, *Paspalum chrysostachyum*, *Paspalum exasperatum*, *Paspalum pulchrum* y *Paspalum ramosissimum*), **Stuedel** (1853-1855, como *Panicum aureum*, *Panicum chrysites*, *Panicum chrysodactylon*, *Panicum chrysostachyum* y *Panicum holochrysum*), **Döll** (1877, como *Paspalum chrysites*, *Paspalum chrysodactylon*, *Paspalum chrysostachyum*, *Paspalum pulchrum* y *Paspalum radiatum*), **Nash** (1912), **Mez** (1917b, como *Paspalum carinato-vaginatatum*), **Luces** (1953, como *Axonopus minutus*), **Swallen** (1955), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Luces de Febres** (1963, como *Axonopus pulcher*), **Pohl** (1980), **Renvoize** (1984a, 1998, como *Axonopus canescens*), **Judziwicz** (1990), **Tovar** (1993), **Pohl & Davidse** (1994), **Giulietti et al.** (1996), **Giraldo-Cañas** (2001, 2008b), **Valls et al.** (2001), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Dias-Melo et al.** (2009), **de Oliveira et al.** (2009, como *Axonopus tenuis*).

Distribución y hábitat. *Axonopus aureus* se distribuye desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y el sur de Brasil (**Giraldo-Cañas**, 2012b). Esta especie habita en sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le en-

cuentra en bajas y medias altitudes en ambientes montanos. Muy abundante en las sabanas de los Llanos de Colombia y Venezuela, así como en los campos y los cerrados de Brasil, donde crece asociada con varias especies de *Trachypogon* (Poaceae: Andropogoneae), *Byrsonima* spp. (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). También se le encuentra en varias formaciones de los escudos Guayanés y Brasileño, en los bordes de bosques y carreteras y en zonas de vegetación secundaria baja y alterada. 0-2100 m alt.

Observaciones. *Axonopus aureus* es una especie muy variable, tanto en sus caracteres vegetativos como en sus estructuras reproductivas (**Giraldo-Cañas**, 2012b). Esta plasticidad fenotípica puede explicarse por su variabilidad genética, donde los extremos ambientales seleccionan unas u otras características, pues a esta especie se le encuentra tanto en sitios húmedos como secos, en suelos pobres o ricos en nutrientes y con diferentes texturas, y también muestra gradiente altitudinal amplio. Entre las estas características más destacables está la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas, la que podría modificar el balance energético de la planta, reduciría el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, el polimorfismo exhibido por *A. aureus* aumentaría la capacidad de la especie para colonizar un mayor espectro de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver con las dimensiones de las plantas y de sus espiguillas, al igual que la forma del antecio superior. *Axonopus aureus* puede presentar individuos anuales o perennes, lo que puede interpretarse como una importante estrategia de la especie para sobrevivir en un ambiente particular.

En este estudio he preferido considerar a *A. aureus* como una entidad polimorfa, donde los extremos de variación, que anteriormente fueron interpretados como nuevos taxones, los reconozco como meras variantes continuas en respuesta a condiciones ambientales locales. Por esta razón, propuse nuevos sinónimos para esta especie (**Giraldo-Cañas**, 2001), con base en la creencia de que modificaciones de este tipo (fenotípicas), responden, antes que a verdaderas diferencias genotípicas, a factores ecológicos y/o climáticos. También el análisis de gran número de ejemplares de todo el continente americano resultó coadyutorio en tal sentido. Otra de las razones que sustenta la sinonimia propuesta para esta especie, es el estudio de las características del ornamento del antecio superior (**Giraldo-Cañas**, 2001, 2008b), las cuales exhiben una mínima variación, lo que impide que sean usadas con fines diagnósticos para reconocer varias especies. Además, la forma del antecio superior, la cual es muy variable en *A. aureus*, tampoco reviste importancia para separar especies.

La lectotipificación para *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll la realicé sobre la base de la elec-

ción inédita de Garofalo (1988: 78). Véanse las observaciones dadas para *A. chrysoblepharis*.

Nombres vernáculos. Rabo de rapoza, capim de carneiro, capim de cerrado, capim ourinho, capim perdiz, siempreviva.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAPÁ: Sin datos, *J. Hook* 8826 (INPA). **AMAZONAS:** Sin datos, *G. T. Prance et al.* 3374 (INPA); *N. A. Rosa* 3632 (INPA). **BAHIA:** Maraú, Restinga, 6 oct 1965, *R. Belém* 1859 (MO). Município Santa Cruz Cabralia, km 15 da estrada Santa Cruz Cabralia-Porto Seguro, 5 nov 1983, *R. Callejas et al.* 1668 (MO, NY). 8 km SW of Mucugé, on road from Cascavel near fazenda Paraguacú, 1000 m, 6 feb 1974, *R. M. Harley* 16071 (MO). Serra do Curral Feio, 16 km NW of Lagoinha on side road to Minas do Mimoso, 950-1000 m, 8 mar 1974, *R. M. Harley* 17018 (MO). Sin datos, 12 jul 1995, *G. Hatschbach et al.* 63039 (INPA). Município Mucuri, a 7 km al NW de Mucuri, 14 sep 1978, *S. Mori et al.* 10483 (MO). Maraú, 3.8 km N of the Rio de Contas at Itacaré ferry crossing on road to Maraú, 10 m, 5 ago 2002, *W. W. Thomas et al.* 13125 (COL, NY). Município Camacari, Praia do Forte, 8 feb 1994, *F. Zuloaga et al.* 4747 (SI). Município Mucugé, de Mucugé hacia Cascabel, 13 km al S de Mucugé, 960 m, 12 feb 1994, *F. Zuloaga et al.* 4802 (IBGE, MO, SI). **DISTRITO FEDERAL:** Bacia do Rio Sao Bartolomeu, campo bajo, 23 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2117 (SI). Apa da Cafuringa, 29 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2256 (SI). Summit of Chapada da Contagem, ca. 10 km E of Brasília, 1100 m, 12 ene 1966, *H. S. Irwin et al.* 11584 (COL, NY). Município Guarái, 10 km N of Guarái along Belém-Brasília highway (BR-153), 400 m, 26 feb 1980, *T. Plowman et al.* 9151 (MO, NY). **GOIÁS:** 2-4 km by road N of Funil and the Rio Paraná, 600 m, 14 mar 1973, *W. Anderson* 7027 (MO, NY). Serra Dourada, ca. 16 km (straight line) S of Goiás Velho, cerrado on SE slopes, ca. 950 m, 11 may 1973, *W. Anderson* 10128 (COL, NY). Between Viannapolis and Ponta Funda, 900-1000 m, 17 mar 1930, *A. Chase* 11334 (MO). Município São Gabriel, campo limpo a margen da rodovia Brasília-São Gabriel, 19 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2032 (SI). São Gabriel, campo de Murundum, 20 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2045 (SI). São Joao de Aliança, campo limpo em encosta, 20 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2051 (SI). Município Alto Paraiso de Goiás, 7 km N de Alto Paraiso, 21 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga* 2067 (SI). Rodovia BR-040, 35 km O de Cristalina, próximo ao rio São Bartolomeu, 7 feb 1994, *G. Hatschbach et al.* 59903 (SI). Contraforte Central, cerrado and gallery woods, ca. 27 km NE of Catalão, 875 m, 23 ene 1970, *H. S. Irwin et al.* 25243 (COL, NY). Município Tocantins, morro na entrada para Macedo Vehlo, lado esquerdo, 16 jun 1996, *F. Oliveira et al.* 557 (IBGE, SI). **MARANHÃO:** Município Impera-

triz, 15 km S of Imperatriz along Belém-Brasília highway (BR-010), 290 m, 29 feb 1980, *T. Plowman et al.* 9343 (MO, NY). Carolina to San Antonio de Balsas, rocky hill, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen* 4053 (NY, US). **MINAS GERAIS:** Serra do Espinhaço, ca. 10 km SW of Diamantina, 1250 m, 3 feb 1972, *W. Anderson et al.* 35225 (COL, NY). Ca. 4 km W of Campos Altos along highway 262 to Uberaba, 1160 m, 29 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10844 (MO). Ca. 8 km E of the Araxá junction on highway 262 to Belo Horizonte, município Ibiá, cerrado grassland, 890 m, 29 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy* 10879 (COL, MO). Rodovia de Cardenal Mota a Conceição do Mato Dentro (BR-010), 17 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4585 (SI). Rodovia de Serro a Diamantina, 20 km después de Serro, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4628 (SI). BR-259, km 506 entre Gouveia y P. Juscelino, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4657 (SI). Rodovia de Barroso a Tiradentes (MG-265), 25 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4724 (SI). Tiradentes, en bajo, lugar inundado, 26 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone* 4730 (SI). Sin datos, *G. J. Shepherd et al.* 7045 (INPA). **PARÁ:** Alto Tapajós, Rio Cururú, 10-15 km downstream from Missao Cururú, 130 m, 16 feb 1974, *W. Anderson* 11018 (NY, SI). Ilha do Marajó, Rio Canará, campos da fazenda Santa Rita, Retiro Pau-Grande, mar 1950, *R. Lima* 49 (COL). **RORAIMA:** Ilha de Maracá, 17 jun 1986, *M. Hopkins et al.* 838 (INPA). Boa Vista-Mucujai, 6 ago 1995, *I. Miranda* 770 (INPA).

***Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. *Cabrera chrysoblepharis* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Panicum chrysoblephare* (Lag.) Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1855. *Paspalum chrysoblephare* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. TIPO: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *L. Neé s. n.* (holotipo MA, isotipo BAA).

Paspalum excavatum Nees ex Trin., Gram. Panic.: 88. 1826. *Axonopus excavatus* (Nees ex Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. TIPO: Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos BM, SI, US!).

Paspalum immersum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 82. 1829. *Panicum immersum* (Nees) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Axonopus immersus* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. SINTIPOS: 1 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius* 549 (sintipo ?, isosintipos LE, US!); 2 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo US!); 3 de 3. Brasil. Minas Ge-

rais: sin localidad, sin fecha, *L. Riedel s. n.* (sintipo US!), nom. illeg. superfl., como *Paspalus immersus*.

Paspalum appendiculatum J. Presl, Reliq. Haenk. 1 (4-5): 211. 1830. *Axonopus appendiculatus* (J. Presl) Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 300. 1917. TIPO: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *T. Haenke s. n.* (holotipo PR, isotipo US!).

Paspalum immersum Nees var. *pilosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 114. 1877. *Axonopus aureus* P. Beauv. var. *pilosus* (Döll) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. TIPO (probable): Brasil. Goiás: sin fecha, *W. J. Burchell 6847 ó 6875* (holotipo probablemente en US).

Panicum savannarum Schltldl. ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 161. 1963, nom. inval.

Descripción e iconografía. **Trinius** (1826, como *Paspalum excavatum*), **Nees ab Esenbeck** (1829, como *Paspalum immersum*), **Steudel** (1853-1855, como *Panicum chrysoblephare*, *Panicum immersum*), **Döll** (1877, como *Paspalum chrysoblephare* y *Paspalum immersum*), **Nash** (1912), **Luces** (1942), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Luces de Febres** (1963), **Pohl** (1980), **Renvoize** (1984a, como *Axonopus appendiculatus*, 1998), **Judziewicz** (1990), **Tovar** (1993), **Pohl & Davidse** (1994), **Zuloaga et al.** (1994), **Giraldo-Cañas** (2001, 2008b), **Valls et al.** (2001), **Davidse** (2004), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Salariato et al.** (2011).

Distribución y hábitat. Esta especie se distribuye desde Guatemala hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil. Esta especie fue citada para México por **Garofalo** [1988, aunque sin mencionar especímenes pero la consideró en su mapa de distribución (Fig. 71) para el sur de México] y **Zuloaga et al.** (2003). No obstante, a pesar de que he estudiado una abultada cantidad de ejemplares de numerosos herbarios de todo el continente, nunca he encontrado un espécimen perteneciente a esta especie que respalde su presencia en la flora mexicana (**Giraldo-Cañas**, 2012b). *Axonopus chrysoblepharis* crece en diferentes tipos de sabana o pastizales de tierras bajas; ocasionalmente se le encuentra en bajas y medianas alturas en regiones montañas. Aunque ampliamente distribuida, es una especie poco frecuente. 0-1600 m alt.

Observaciones. *Axonopus chrysoblepharis* es una especie fácilmente distinguible por la disposición de sus espiguillas (las cuales están hundidas en depresiones del raquis) y por el ancho del raquis (1,0-1,5 mm de ancho). Entre las especies de *Axonopus* estudiadas, ésta es la única que presenta diferencias marcadas entre la gluma superior y la lema inferior en cuanto al número de nervios y la posición e intensidad de

éstos. Además, en *A. chrysoblepharis* los racimos presentan una prolongación estéril, en la que se evidencian cicatrices de espiguillas o espiguillas reducidas a su gluma superior y lema inferior justo en la región terminal, mientras que en el resto del género los racimos son fértiles en toda su extensión y rematan en una espiguilla fértil (**Giraldo-Cañas**, 2000a), excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*. Por otra parte, esta especie es la que presenta el mayor número de autapomorfías dentro del género *Axonopus* (seguida por *A. triglochinosoides*), lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (**Giraldo-Cañas**, 2007).

En lo que se refiere a las características del antecio superior en las dos especies de *Axonopus* sect. *Cabrera*, éste es muy parecido, diferenciándose básicamente por la densidad de papilas (14-19 papilas/10.000 µm² en *A. aureus*, 18-22 papilas/10.000 µm² en *A. chrysoblepharis*) y porque las papilas de *A. chrysoblepharis* son un poco más grandes, dándole así un aspecto más rugoso a la superficie del antecio superior. Por otra parte, esta especie, al igual que *A. aureus*, puede presentar individuos anuales o perennes, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se desarrolla. Por lo tanto, la longevidad de una planta es una respuesta ecológica que no puede ser usada como característica diagnóstica para separar especies.

Material adicional examinado. **BRASIL. BAHIA:** Cerrado ca. 5 km W of Cocos, near limestone boulders, 530 m, 17 mar 1972, *W. Anderson et al. 37125* (MO, NY, RSA). **GOIÁS:** Fazenda Buracao, ca. 35 km (by road) N of Goiânia, 19 abr 1988, *R. Brooks et al. BRASPEX-127* (MO, NY, SI). Município Niquelândia, estrada após a fazenda Traíras, ca. 3 km tercera ponte, 13 may 1996, *F. Oliveira et al. 527* (IBGE, SI). Município Niquelândia, ca. 40 km em direção a CODEMIN, primera entrada antes do posto, na placa Rosariana, 15 may 1996, *F. Oliveira et al. 539* (IBGE, SI). **MATO GROSSO:** Aquidauana, 181 m, 26 feb 1930, *A. Chase 11053* (MO). **MINAS GERAIS:** Rio Pandeiros, ca. 52 km by road W of Januária near road to serra das Araras, in sandy cerrado, 520 m, 21 abr 1973, *W. Anderson 9342* (COL, NY). Corinto, fazenda do Diamante, base of Serra do Angico, scrubby, open woods in dry, red clay, 600 m, 15 abr 1931, *Y. Mexia 5623* (MO). **PARANÁ:** Capao Bonito, 790 m, 19 mar 1915, *P. Dusén 16838* (SI).

ESPECIES DE AXONOPUS P. BEAUV. SECT. LAPPAGOPSIS (STEUD.) CHASE

Axonopus brasiliensis (Spreng.) Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 47. 1922. *Eriochloa brasiliensis* Spreng., Syst. Veg. 1: 249. 1825. *Paspalum brasiliense* (Spreng.) Hack., Ergebn. Bot. Exp. Sudbras. 1: 7. 1906. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *Otto s. n.* (holotipo B, isotipo US!).

Paspalum dissitiflorum Trin., Gram. Panic.: 92. 1826. *Paspalum dissitiflorum* Trin. ex Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 32. 1829, nom. illeg. superfl. *Anastrophus dissitiflorus* Schldl. ex Jackson, Index Kew. 1 : 118. 1893. *Axonopus dissitiflorus* (Trin.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 135. 1911. *Axonopus dissitiflorus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. Barra da Jiquitiba, in campis glareosis, nov 1824, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos B, LE-TRIN, SI, US!).

Lappagopsis bijuga Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. *Axonopus bijugus* (Steud.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 136. 1911. LECTOTIPO (designado por G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 159. 1963): Brasil. Santa Catarina: Ilha de Santa Catarina, sin fecha, *J. S. D. d'Urville s. n.* (lectotipo P, isolectotipos BAA, US!).

Descripción e iconografía. **Trinius** (1826, 1828, 1834, como *Paspalum dissitiflorum*), **Nees ab Esenbeck** (1829, como *Paspalum dissitiflorum*), **Döll** (1877, como *Paspalum dissitiflorum*), **Dedecca** (1956), **Black** (1963), **Renvoize** (1984a, 1998), **Zuloaga et al.** (1994), **Giulietti et al.** (1996), **Valls et al.** (2001), **Giraldo-Cañas** (2000b, 2002, 2008b), **Sousa da Rocha & Secco** (2004), **Quattrocchi** (2006), **Dias-Melo et al.** (2009), **Salariato et al.** (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus brasiliensis* es la especie de la sect. *Lappagopsis* que presenta la distribución más amplia, la cual se extiende desde los estados de Amazonas y Bahia hasta Paraná (Brasil), Paraguay y oriente de Bolivia. Esta especie crece en áreas abiertas de serranías y cerros, en sabanas de arenas blancas, en campinas y en afloramientos rocosos del Escudo Brasileño. 50-1300 m alt.

Observaciones. Bajo un examen ligero, *A. brasiliensis* podría ser confundida con una especie del género *Panicum* (*P. brachystachyum* Trin., una especie endémica de la sierra de Cipó en el estado de Minas Gerais, Brasil), pues presentan un hábito y una inflorescencia muy similares y además, ambas especies poseen espiguillas y pedicelos con tricomas de base tuberculada. Sin embargo, pueden diferenciarse fácilmente por la presencia de gluma inferior en *P. brachystachyum*, la que está ausente en todas las especies del género *Axonopus*. Por otra parte, *A. brasiliensis* podría ser confundida con *Paspalum verrucosum* Hack., ya que presentan una morfología y un hábito semejantes. Ambas especies presentan pocos racimos (1-2 en *P. verrucosum*, 2-9 en *A. brasiliensis*) y poseen espiguillas con tricomas de base tuberculada. No obstante, éstas se distinguen por la ausencia de tricomas de base tuberculada en los pedicelos y en el raquis de *P. verrucosum*, por la presencia de espiguillas geminadas en *P. verrucosum*,

las cuales son solitarias en *A. brasiliensis*, y por la posición de las espiguillas (adaxiales en *A. brasiliensis*, abaxiales en *P. verrucosum*). Por último, en *P. verrucosum* el antecio superior es pajizo, mientras que en *A. brasiliensis* es castaño oscuro. *Paspalum verrucosum* está distribuida en el sur de Brasil, así como en Bolivia, Paraguay y Argentina.

Nombres vernáculos. Capim branco, siempreviva.

Material adicional examinado. BRASIL. AMAZONAS: Estrada Transamazonica, Capoeira de terra firme, 2 jun 1976, *T. Bahia 64* (MO). Transamazon highway, 9 km W of Rio dos Pombos, ca. 1.5 km E of Igarapé dos Pombos, and ca. 64 km E of the Aripuana, in open areas of white sand soil campina with large superficial rocks, 18 jun 1979, *C. Calderón et al. 2575* (INPA, MO, US). Transamazon Highway, 53 km W of Aripuana river, campina region, 29 jun 1979, *C. Calderón & O. Monteiro 2716* (INPA, SI, US). Estrada do Estanho, road to Igarapé Preto, ca. 60-62 km SE of Transamazon Highway, in campos or open areas of savanna, 3 jul 1970, *C. Calderón et al. 2761* (INPA, MO, US). Nova Prainha, 10 ago 1976, *C. Mota & O. Monteiro s. n.* (INPA); idem, 23 jul 1976, *C. Mota & O. Monteiro s. n.* (INPA). **BAHIA:** Município Lençóis, Arredores de Lençóis, caminho para Barro Branco, en solo arenoso, ca. 400 m, 1 nov 1979, *S. Mori 12937* (MO). Município Rio de Contas, de Rio de Contas a Pico das Almas, 5 km de Rio de Contas, 1050 m, 14 feb 1994, *F. Zuloaga et al. 4831* (IBGE, MO, SI). **DISTRITO FEDERAL:** Fazenda Agua Limpa, ca. 9 km do canto sul da cerca da Reserva Ecológica do IBGE, 14 dic 1989, *M Aparecida da Silva & M. Pereira Neto 857, 861* (IBGE, SI). Ca. 20 km S of Brasília on road to Goiânia, near Rio Melchoir, 1125 m, 25 sep 1965, *H. Irwin et al. 8656* (COL, NY). **GOIÁS:** Serra do Caiapó, ca. 30 km S of Caiaponia, 950-1200 m, 29 abr 1973, *W. Anderson 9412* (MO, NY). Serra dos Cristais, 6 km S of Cristalina, 1125 m, 2 nov 1965, *H. Irwin et al. 9812* (NY, VEN). **MATO GROSSO:** Rodovia Nobres-Diamantina, Serra do Tombador, 22 oct 1995, *G. Hatschbach et al. 63750* (INPA). Campus da Universidade Federal de Mato Grosso, 19 feb 1976, *M. Macedo et al. 293* (INPA). Sin localidad, mar 1909, *F. Hoehne 1472* (R). **MINAS GERAIS:** Entre Pirapora e Montes Claros, várzea das Palmas, 18 sep 1963, *A. Castellanos 24229* (COL). Faria, serra da Bocaina, 1000-1200 m, 6 ene 1930, *A. Chase 10518* (MO). Rodovia de Sabará a Caeté, 8 km W de Caeté, en cerrado, 21 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4664* (SI). **PARANÁ:** Sin localidad, 24 oct 1908, *P. Dusén 6962* (MO). Vila Velha, 17 nov 1964, *E. Santos 2125* (R).

Axonopus chaseae **G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 157. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Uberlandia, Uberabinha, sandy clay campo, erect small tufts, 850-

870 m, mar 1930, *A. Chase 11232* (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Giraldo-Cañas (2002).

Distribución y hábitat. *Axonopus chaseae* es endémica de Brasil y se distribuye en el cerrado de los estados de Bahia y Minas Gerais. Esta especie es poco frecuente dada la escasez de sus colecciones. 700-900 m alt.

Observaciones. Por su hábito, su inflorescencia, su raquis glabro y sus espiguillas pilosas con tricomas blanquecinos de base tuberculada, *A. chaseae* podría confundirse con *Paspalum ammodes* Trin., una especie de Brasil, este de Bolivia y Paraguay. No obstante, ambas especies pueden diferenciarse fácilmente por la posición de las espiguillas (adaxiales en *A. chaseae* vs. abaxiales en *P. ammodes*), por el tamaño de las espiguillas (2,2-2,5 mm en *A. chaseae* vs. 2,7-3,8 mm en *P. ammodes*) y por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. chaseae* vs. pajizo en *P. ammodes*).

Material adicional examinado. BRASIL. BAHIA: 22 km S of the Rio Galheirao along Highway BR-020, treeless cerrado grassland, 860 m, 8 abr 1976, *G. Davidse et al. 12220-A* (MO). MINAS GERAIS: Município Patrocínio, in cerrado, 14 nov 1988, *J. Felfili et al. 8* (IBGE, SI).

Axonopus herzogii (Hack.) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24 (8): 431. 1927. *Paspalum herzogii* Hack., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 7: 50. 1909. TIPO: Bolivia. Santa Cruz: Santiago de Chiquitos, cerro San Miserate, may 1905, *T. Herzog 866* (holotipo W, isotipos SI, US!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Renvoize (1998), Giraldo-Cañas (2002), Quattrocchi (2006), Salariano *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus herzogii* se distribuye en Rondônia, Mato Grosso (Brasil) y en las provincias de La Paz y Santa Cruz (Bolivia). Esta especie crece en sabanas y afloramientos rocosos. 100-1000 m alt.

Observaciones. *Axonopus herzogii* es fácilmente reconocible por sus hojas flabeladas y por la morfología y el ornamento de su antecio superior. No obstante, podría confundirse con algunos ejemplares de *Axonopus marginatus* de Argentina, Brasil, Bolivia y Paraguay (sect. *Axonopus*), puesto que esta especie presenta espiguillas densamente pilosas, aunque pueden separarse fácil y principalmente por la naturaleza de los tricomas, tuberculados en *A. herzogii*, simples en *A. marginatus* y por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. herzogii* vs. pajizo en *A. marginatus*). *Axonopus herzogii* también podría ser confundida con algunos ejemplares de

Axonopus fastigiatus, una especie brasileña de la serie *Fastigiati* de la sect. *Axonopus*, pero se diferencian básicamente por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. herzogii* vs. pajizo en *A. fastigiatus*) y por la distribución de los tricomas en las espiguillas (en los espacios internervales en *A. herzogii* vs. marginales en la gluma superior en *A. fastigiatus*). Por otra parte, tanto *A. marginatus* como *A. fastigiatus* poseen raquis glabro, mientras que en *A. herzogii* éste es hirsuto con tricomas de base tuberculada, característica que ayuda eficazmente a separar estas especies. Dado que se conocen muy pocas colecciones de la especie, se infiere que ésta puede estar en riesgo de extinción, pues vive en áreas que están siendo alteradas drásticamente por el hombre.

Material adicional examinado. BRASIL. RONDÔNIA: Guajará-Mirim-Subbase Proj. RADAM, estrada do Palheta frontera Brasil-Bolivia, terreno argiloso, 28 abr 1976, *M. Cordeiro 905* (MO).

ESPECIE DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *SENESCENTIA* GIR.-CAÑAS

Axonopus senescens (Döll) Henrard, Blumea 5 (3): 529. 1945. *Paspalum senescens* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. *Axonopus canescens* Döll ex Henrard (error por *Axonopus senescens*), Blumea 4 (3): 509. 1941. TIPO: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *F. R. Leprieur 264* (holotipo P, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Descripción e iconografía. Döll (1877, como *Paspalum senescens*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Giraldo-Cañas (2000b), Quattrocchi (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus senescens* se distribuye en Amapá (Brasil), en la Guayana Francesa y en la Orinoquia colombiana (departamento de Casanare). Esta especie crece en diferentes tipos de sabanas, en medio de matrices dominadas por varias especies de los géneros *Trachypogon* Nees, *Panicum*, *Paspalum*, *Andropogon* L. y *Axonopus*. *Axonopus senescens* es una especie poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones. 0-500 m alt.

Observaciones. Las espiguillas de *A. senescens* son similares a las de *A. purpusii*, en cuanto a su indumento hispido. No obstante, *A. senescens* tiene macrotricomas de base tuberculada en el raquis (característica ausente en *A. purpusii*) y la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal (oblicua en *A. purpusii*).

Material adicional examinado. BRASIL. AMAPÁ: Sin más datos, *J. T. Baldwin 4052* (US), 4-6 mar 1944, *J. R. Swallen 7017* (US), 7018 (US), 7030 (US).

ESPECIES SIN ASIGNACIÓN A NINGUNA SECCIÓN DE *AXONOPUS*

Recientemente, **López & Morrone** (2012) con base en un análisis molecular y morfológico, transfirieron tres especies de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* y *Ophiochloa*) al género *Axonopus*. No obstante, dichos autores no ubicaron las tres especies en ninguna de las secciones establecidas para el género, y por el momento, no se pueden ubicar en las categorías infragenéricas, ya que se requiere de más análisis de tipo cladístico. Éstas son:

***Axonopus bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone**, Syst. Bot. 37 (3): 675. 2012. *Ophiochloa bryoides* G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls, Syst. Bot. 31 (3): 493-495. 2006. TIPO: Brasil. Goiás: Municipio Alto Paraíso, Chapada dos Veadeiros, ca. 5 km SE of São Jorge, Rio São Miguel, Vale da Lua, 898 m, 11 jul 2005, G. H. Rua & R. C. Oliveira 641 (holotipo CEN).

Descripción e iconografía. Rua *et al.* (2006, como *Ophiochloa bryoides*), de Oliveira *et al.* (2009, como *Ophiochloa bryoides*).

Distribución y hábitat. *Axonopus bryoides* es endémica de Brasil y sólo se conoce del material tipo. Esta especie crece en rocas de las riberas y los rápidos del río São Miguel en el Vale da Lua. 800-1000 m alt.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. hydrolithicus*, de la que se separa fácilmente, ya que *A. bryoides* tiene la lema inferior con una sola seta (dos setas en *A. hydrolithicus*), posee espiguillas de 1,4-1,6 mm de largo (2,3-3,1 mm en *A. hydrolithicus*) y gluma superior enervia (2-nervia en *A. hydrolithicus*).

***Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone**, Syst. Bot. 37 (3): 675. 2012. *Ophiochloa hydrolithica* Filg., Davidse & Zuloaga, Novon 3 (4): 360. 1993. TIPO: Brasil. Goiás: Municipio de Niquelândia, Macedo, ca. 20 km N de cidade, crescendo dentro d'água, sobre pedras, em pequeno riacho temporário e brejo adjacente, única população vista, 4 ago 1992, T. S. Filgueiras & R. D. Lopes 2438 (holotipo SP, isotipos CANB, IBGE, ISC, K, L, LE, MO!, PRE, RB, SI, UB, UFG, US!).

Descripción e iconografía. Filgueiras *et al.* (1993, como *Ophiochloa hydrolithica*), de Oliveira *et al.* (2009, como *Ophiochloa hydrolithica*).

Distribución y hábitat. *Axonopus hydrolithicus* es endémica de Brasil y se distribuye en áreas rocosas con vegetación abierta o en sustratos rocosos en bordes de bosques de galería, así como en rocas ribereñas y en rocas de rápidos de pequeños ríos permanentes o temporales. 0-500 m alt.

Observaciones. Véanse las observaciones dadas para *A. bryoides*.

Material adicional examinado. BRASIL. BRASÍLIA D. F.: Niquelândia, ca. 2 km da estrada para Macedo Velho, 21 jun 1995, M. L. Fonseca *et al.* 380 (SI).

***Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone**, Syst. Bot. 37 (3): 675. 2012. *Centrochloa singularis* Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 25 (4): 192. 1935. TIPO: Brasil. Maranhão: between Barra do Corda and Grajahú, open sandy places, 1-5 mar 1934, J. R. Swallen 3703 (holotipo US!).

Descripción e iconografía. Swallen (1935, como *Centrochloa singularis*), Smith & Wasshausen (1981, como *Centrochloa singularis*), Giraldo-Cañas (2008b, como *Centrochloa singularis*).

Distribución y hábitat. *Axonopus singularis* es endémica de Brasil (Goiás y Maranhão) y crece en áreas abiertas de sustratos arenosos. 100-500 m.

Observaciones. Esta especie es fácilmente reconocible entre todas las especies de *Axonopus*, ya que es la única en la que la gluma superior se extiende debajo del callo como una larga espuela cónica.

Material adicional examinado. BRASIL. GOIÁS: Municipio Tocantinópolis, Riberão do Córrego, 55 km of Estreito along Belém-Brasília highway (BR153), 480 m, 27 feb 1980, T. Plowman *et al.* 9200 (INPA). **MARANHÃO:** Barra do Corda to Grajahú, open Chapada, 1-5 mar 1934, J. R. Swallen 1570 (MO); between Barra do Corda and Grajahú, open sandy places, 1-5 mar 1934, J. R. Swallen 3704 (US); Municipio Estreito, cerrado, 220 m, 17 mar 1985, J. Valls *et al.* 8361 (SI).

TAXONES EXCLUIDOS (los nombres en negrita corresponden a las especies aceptadas en la actualidad)

Axonopus araujoii Valls ex Longhi-Wagner, Iheringia, Bot. 38: 28. 1988, nom. nud. (estatus indeterminado).

Axonopus attenuatus (J. Presl) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922 [= ***Axonopus elegantulus*** (J. Presl) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24 (8): 433. 1927]. **Dedecca** (1956: 272) citó a *A. attenuatus* para Brasil; no obstante, esta especie es exclusiva de los Andes de Perú (**Cialdella et al.**, 2006).

Axonopus casiquiarensis Davidse, Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 419. 1987. Esta especie fue citada para Brasil por **Davidse** (2004: 50), pero hasta el presente no he encontrado ningún ejemplar brasileño de ésta.

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *itirapinensis* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 82. 1963. No tuve acceso al material tipo de este taxón y por lo tanto, no puedo conferirle ningún reconocimiento por el momento. **Zuloaga et al.** (2003: 122) lo ponen en la sinonimia de *A. polystachyus* G. A. Black, pero podría ser un sinónimo de *A. compressus* (Sw.) P. Beauv.

Axonopus digitatus (Sw.) P. Beauv., *Ess. Agrostogr.* 12, 154, 167. 1812 = *Digitaria nuda* Schumacher.

Axonopus pennellii G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 142. 1963.: Esta especie fue citada para Brasil por **Zuloaga et al.** (2003) y **Filgueiras** (2010), pero ésta sólo se conoce de los departamentos de Casanare y Meta (Colombia) (**Giraldo-Cañas**, datos sin publicar) y del estado Barinas (Venezuela) (**Cialdella et al.**, 2006).

Axonopus proximus (Mez) Parodi, *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 8: 36. 1950 = *Paspalum proximum* Mez.

Axonopus repens (P. J. Bergius) Torrend, *Broteria* 2: 119. 1933 = *Paspalum repens* P. J. Bergius.

Axonopus schultesii G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 123. 1963. Esta especie fue citada para Brasil (estado Amazonas) por **Davidse** (2004: 53), pero hasta el presente no he encontrado ningún ejemplar brasileño de ésta.

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A todo el personal científico y técnico de los herbarios AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, por su valioso apoyo durante la visita a sus instalaciones o por el préstamo de sus colecciones del género *Axonopus*. A la Red Latinoamericana de Botánica RLB (Santiago, Chile) por la financiación inicial de la investigación del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4) y por la financiación del viaje al herbario MEXU (México D. F.). Al Jardín Botánico de Nueva York (EE.UU.) por financiar el viaje y la estadía en la ciudad de Nueva York. A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República, Colombia) por financiar dos viajes y las estadías en los EE.UU. A los herbarios Nacional de los Estados Unidos de América "US" (Washington D. C., EE.UU.), Jardín Botánico Rancho Santa Ana "RSA" (Claremont, California, EE.UU.), Jardín Botáni-

co de Missouri "MO" (St. Louis, Missouri, EE.UU.) e Instituto de Botánica Darwinion "SI" (Buenos Aires, Argentina), por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. La Universidad Nacional de Colombia financió la visita al herbario INPA (Manaos, Brasil). A los doctores F. O. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), P. M. Peterson (US), R. Soreng (US), S. Lægaard (AAU) y J. F. Veldkamp (L), por sus valiosas colaboración e información y enriquecedores comentarios. Al Centro de Equipos Interfacultades "CEIF" (Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.) por su colaboración en el uso del microscopio electrónico de barrido. A los doctores Throsten Lumbsch y Christine Niezgodá del *Field Museum of Chicago* (EE.UU.) por permitir usar las ilustraciones de gramíneas de la Flora Costaricensis [*Fieldiana, Bot. (New Series)* 4; Pohl (1980)]. Este artículo es una contribución derivada del proyecto "Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales", de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

Bibliografía

- Aliscioni, S.** 2002. Contribución a la filogenia del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **89**: 504-523.
- Anton, A.** 1982. *Las especies de Axonopus sección Axonopus: sinopsis morfológica y taxonómica*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (Argentina) (inédita).
- Anton, A.** 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana* **27**: 157-168.
- Assis, L. C. S.** 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* **25**: 528-544.
- Black, G. A.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* **5**: 1-186.
- Burman, A. G.** 1985. Nature and composition of the grass flora of Brazil. *Willdenowia* **15**: 211-233.
- Cabrera, A. L. & A. Willink.** 1980. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, monografía nro. 13, serie de Biología, Washington D. C. 2^{da}. edición.
- Campbell, C., J. Quinn, G. Cheplick & T. Bell.** 1983. Cleistogamy in grasses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **14**: 411-441.
- Castro Souza, V.** 2010. Publicações em taxonomia no Brasil: um panorama do momento atual. En: M. L. Absy, F. D. de Almeida Matos & I. Leão do Amaral (organizadoras), *Diversidade vegetal brasileira. Conhecimento, conservação e uso*: 335-339. 61^o Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil, Manaus.
- Catasús Guerra, L. J.** 2002. Las gramíneas (Poaceae) de Cuba, II. *Cavendishia Altera* **3**: 1-163.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **24**: 103-160.
- Chase, A. & Z. Luces de Febres.** 1972. *Primer libro de las gramíneas*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Lima.
- Cialdella, A. M.** 2012. *Piptochaetium*. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), *Flora Argentina. Flora Vasculare de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 2*: 481-495, Monocotyledoneae-Poaceae: Pooideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA

- IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).
- Cialdella, A. M., O. Morrone & F. O. Zuloaga.** 2006. Revisión de las especies de *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae), serie *Suffulti*. Ann. Missouri Bot. Gard. **93**: 592-633.
- Cialdella, A. M. & A. S. Vega.** 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). Darwiniana **34**: 173-182.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize.** 1999. *Genera Graminum: Grasses of the World*. Kew Bull., Additional series **13**: 1-389. Royal Botanic Gardens, Kew, 3^{ra} edición.
- Crins, W.** 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. J. Arnold Arbor., suppl. ser. **1**: 171-312.
- Crisci, J.** 1994. La especie: realidad y conceptos. En: J. Lorente Bousquets & I. Luna (compiladores), *Taxonomía biológica*: 53-64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.
- Crowder, L. V.** 1960. *Gramíneas y leguminosas forrajeras en Colombia*. Boletín Técnico Nro. 8, Ministerio de Agricultura de Colombia, Oficina de Investigaciones Especiales, Centro Nacional de Investigaciones Agrícolas "Tibaitatá", Bogotá D. C.
- da Costa Monteiro, M. & L. Bronzi Pace.** 1984. Anatomia foliar de *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. Atas Soc. Bot. Brasil **2** (5): 37-44.
- Davidse, G.** 1987. Four new species of *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) from Tropical America. Ann. Missouri Bot. Gard. **74**: 416-423.
- Davidse, G.** 2004. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Venezuelan Guayana **8**: 45-62.
- Dedecca, D. M.** 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). Bragantia **15** (19): 251-296.
- de Amarante Romariz, D.** 1996. *Aspectos da vegetação do Brasil*. 2^a. ed., Lemos Editorial & Gráficos Ltda., São Paulo.
- de Carvalho, C. J. B. & E. A. B. Almeida** (eds.). 2011. *Biogeografia da América do Sul. Padrões e processos*. Editora Roca Ltda., São Paulo.
- de Oliveira, R. P., H. M. Longhi-Wagner, T. S. Filgueiras, A. Costa da Mota & P. Lage Viana.** 2009. Poaceae. En: A. M. Giulietti, A. Rapini, M. J. Gomes de Andrade, L. Paganucci de Queiroz & J. M. Cardoso da Silva (organizadores), *Plantas raras do Brasil*: 326-340. Conservação Internacional, Universidade Estadual de Feira de Santana, Belo Horizonte.
- Dias-Melo, R., F. Moreira Ferreira & R. Campostrini Forzza.** 2009. Panicoideae (Poaceae) no parque estadual de Ibitipoca, Minas Gerais-Brasil. Bol. Bot. Univ. São Paulo **27**: 153-187.
- do Carmo Bastos, M.** 1991. A flora rupestre da serra de Carajás (Gramineae). II. Gênero *Axonopus* P. Beauv. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot. **7**: 473-483.
- Döll, J. C.** 1877. Gramineae I. Paniceae. Fl. Bras. **2**: 33-342.
- Dubs, B.** 1998. *Prodromus Florae Matogrossensis*. Part I. Checklist of Angiosperms & Part II. Types from Mato Grosso. Betrona Verlag, Künstnacht.
- Fiaschi, P. & J. R. Pirani.** 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. J. Syst. Evol. **47**: 477-496.
- Filgueiras, T. S.** 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. **17**: Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiânia.
- Filgueiras, T. S.** 2010. *Axonopus*. En: R. Campostrini Forzza & P. Leitman (coordinadoras), Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil **2**: 1470-1472. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Filgueiras, T. S., G. Davidse & F. Zuloaga.** 1993. *Ophiochloa*, a new endemic serpentine grass genus (Poaceae: Paniceae) from the Brazilian Cerrado vegetation. Novon **3**: 360-366.
- Filgueiras, T. S. & R. S. Rodrigues.** 2012. *Axonopus*. En: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, <http://florado-brasil.jbrj.gov.br/2012/FB013032>, consultado el 31 de mayo de 2012.
- Finot, V. L.** 2012. *Trisetum*. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 2: 354-365, Monocotyledoneae-Poaceae: Pooideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).
- Flüggé, J.** 1810. *Graminum monographiae. Pars I. Paspalus. Reimaria*. Impensis F. Perthes et J. H. Besser, Hamburgo.
- Forzza, R. C. & P. M. Leitman.** 2010. Diversidade brasileira: quanto e donde? En: M. L. Absy, F. D. de Almeida Matos & I. Leão do Amaral (organizadoras), *Diversidade vegetal brasileira. Conhecimento, conservação e uso*: 343-346. 61^o Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil, Manaus.
- Garofalo, B. M.** 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera (Gramineae: Paniceae)*. Thesis Master of Science, Iowa State University, Ames (inédita).
- Giraldo-Cañas, D.** 2000a. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. Darwiniana **38**: 209-218.
- Giraldo-Cañas, D.** 2000b. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **24** (91): 183-191.
- Giraldo-Cañas, D.** 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **25** (95): 207-223.
- Giraldo-Cañas, D.** 2002. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **26** (98): 13-23.
- Giraldo-Cañas, D.** 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Caldasia **26**: 1-35.
- Giraldo-Cañas, D.** 2005. Las especies colombianas del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Caldasia **27**: 25-87.
- Giraldo-Cañas, D.** 2007. Análisis filogenético del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) con base en caracteres morfológicos y anatómicos. Biodiversidad **26**: 9-27.
- Giraldo-Cañas, D.** 2008a. Revisión del género *Axonopus* (Poaceae: Paniceae): Primer registro del género en Europa y novedades taxonómicas. Caldasia **30**: 301-314.
- Giraldo-Cañas, D.** 2008b. Sistemática del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y revisión de las especies de la serie *Barbigeri*. Serie Biblioteca José Jerónimo Triana **17**: 1-211. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giraldo-Cañas, D.** 2010. Novedades taxonómicas en *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Brasil. Rodriguésia **61**: 137-142.
- Giraldo-Cañas, D.** 2011. Una nueva especie de *Arthropogon* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y primer registro del género en Colombia. Caldasia **33**: 397-412.
- Giraldo-Cañas, D.** 2012a. Primer registro de *Chrysopogon aciculatus* (Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae) en Sudamérica. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **36** (138): 5-14.
- Giraldo-Cañas, D.** 2012b. Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en México. Caldasia **34**: 325-346.
- Giraldo-Cañas, D. & P. M. Peterson.** 2009a. Revisión de las especies del género *Sporobolus* (Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae) del noroeste de Sudamérica: Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela. Caldasia **31**: 41-76.

- Giraldo-Cañas, D. & P. M. Peterson.** 2009b. El género *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Muhlenbergiinae) en Colombia. *Caldasia* **31**: 269-302.
- Giraldo-Cañas, D., P. M. Peterson & I. Sánchez Vega.** 2012. The genus *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) in northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Peru): Morphological and taxonomic studies. *Biblioteca José Jerónimo Triana* **24**: 1-195. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giulietti, A. M.** 2010. Angiospermas do Brasil: estado do conhecimento, formação de recursos humanos e perspectivas. En: M. L. Absy, F. D. de Almeida Matos & I. Leão do Amaral (organizadoras), *Diversidade vegetal brasileira. Conhecimento, conservação e uso*: 330-334. 61° Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil, Manaus.
- Giulietti, A. M., R. M. Harley, L. P. de Queiroz, M. G. L. Wanderley & C. van den Berg.** 2005. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. *Conservation Biology* **19**: 632-639.
- Giulietti, A. M., M. G. L. Wanderley, H. Longhi-Wagner, J. R. Pirani & L. Parra.** 1996. Estudos em "sempre-vivas": taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasileira* **10**: 329-377.
- Gomes Fernandes, A. & P. Bezerra.** 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Stylus Comunicações, Fortaleza.
- Gould, F. W.** 1979. Poaceae. Flora of the Lesser Antilles **3**: 25-220.
- Gould, F. W. & R. B. Shaw.** 1992. *Gramineae. Clasificación Sistemática*. AGT Ed., S.A., México D. F.
- Graham, A.** 2011. *A natural history of the New World. The ecology and evolution of plants in the Americas*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Guaglianone, E. R. & O. Ueno.** 1990. A disjunct species in *Eleocharis* (Cyperaceae). *Darwiniana* **30**: 223-229.
- Hackel, E.** 1890. *The true grasses*. Henry Holt & Company, Nueva York.
- Häfliger, E. & H. Scholz.** 1980. *Grass weeds 1. Weeds of the subfamily Panicoideae*. CIBA-GEIGY Ltd., Basle.
- Henrard, J. T.** 1942. Some new species of *Axonopus* (Gramineae). *Blumea* **5**: 274-279.
- Henrard, J. T.** 1945. On a new species of *Axonopus* from South America, with critical observations. *Blumea* **5**: 525-529.
- Hitchcock, A. S.** 1908. Types of American grasses: a study of the American species of grasses described by Linnaeus, Gronovius, Sloan, Swartz and Michaux. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **12**: 11-158.
- Hitchcock, A. S.** 1950. *Manual of the grasses of the United States*. United States Department of Agriculture, Miscellaneous Publication No. 200, Government Printing Office, Washington D. C.
- Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett.** 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Judziwicz, E. J.** 1990. Family 187. Poaceae (Gramineae). A. Gorts-van Rijn (ed.), Flora of the Guianas, Series A, Phanerogams **8**: 1-727. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Longhi-Wagner, H. M.** 2012. Poaceae: an overview with reference to Brazil. *Rodriguésia* **63**: 89-100.
- López, A. & O. Morrone.** 2012. Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: Morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Syst. Bot.* **37**: 671-676.
- Luces, Z.** 1942. *Géneros de las gramíneas venezolanas*. Boletín Técnico No. 4, Ministerio de Agricultura y Cría, Tipografía Garrido, Caracas.
- Luces, Z.** 1953. Especies de gramíneas nuevas para la ciencia. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* **15** (80): 3-29.
- Luces de Febres, Z.** 1963. *Las gramíneas del Distrito Federal*. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- McNeely, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier & T. B. Werner.** 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN-WWF, Gland.
- Maguire, B. & J. J. Wurdack.** 1957. The Botany of the Guayana highland-Part II. *Mem. New York Bot. Gard.* **9**: 235-392.
- Martinelli, G.** 2012. *Manual operacional. Avaliação de risco de extinção das espécies da flora brasileira*. Centro Nacional de Conservação da Flora – Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Martínez-Laborde, J. B., F. Chiang & R. Kiesling.** 2002. Presentación a la edición en español. Págs. ix-xiv. En: R. Kiesling (ed.), *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis)*. Edición en español, Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires.
- Mayo, S. J., R. Allkin, W. Baker, V. Blagoderov, I. Brake, B. Clark, R. Govaerts, C. Godfray, A. Haigh, R. Hand, K. Harman, M. Jackson, N. Kilian, D. W. Kirkup, I. Kitching, S. Knapp, G. P. Lewis, P. Malcolm, E. von Raab-Straube, D. M. Roberts, M. Scoble, D. A. Simpson, C. Smith, V. Smith, S. Villalba, L. Walley & P. Wilkin.** 2008. Alpha E-Taxonomy: Responses from the systematics community to the biodiversity crisis. *Kew Bull.* **63**: 1-16.
- Mez, C.** 1917a. Genus *Paspali* species novae. XIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* **15**: 60-76.
- Mez, C.** 1917b. Genus *Paspali* species novae. VIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* **15**: 27-32.
- Mez, C.** 1921. Neue gramineen. *Bot. Jahrb. Syst.* **56** (Beibl. 125): 1-12.
- Morrone, O., L. Aagese, M. A. Scataglini, D. L. Salaricato, S. S. Denham, M. A. Chemisquy, S. M. Sede, L. M. Giussani, E. A. Kellogg & F. O. Zuloaga.** 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics* **28**: 333-356.
- Morrone, O., A. S. Vega & F. O. Zuloaga.** 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). *Candollea* **51**: 103-138.
- Nash, G. V.** 1912. Poales. Poaceae (pars). *N. Amer. Fl.* **17** (2): 99-196.
- Nees ab Esenbeck, C. G.** 1829. *Agrostologia brasiliensis*. En: C. F. P. Martius (ed.), *Fl. Bras. Enum. Pl.* **2** (1): 1-608.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1998. Tipos de Gramineae conservados en el herbario Gaspar Xuárez, Buenos Aires (BAA) procedentes de Berlín (B). *Darwiniana* **36**: 163-199.
- Peterson, P. M. & D. Giraldo-Cañas.** 2011. Las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Argentina. *Caldasia* **33**: 21-54.
- Peterson, P. M. & D. Giraldo-Cañas.** 2012. *Eragrostis*. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), *Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 1*: 178-203, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).
- Peterson, P. M., R. J. Soreng, G. Davidse, T. S. Filgueiras, F. O. Zuloaga & E. J. Judziwicz.** 2001. Catalogue of New World grasses (Poaceae): II. Subfamily Chloridoideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **41**: 1-255.
- Pohl, R. W.** 1980. Family 15. Gramineae. *Flora Costaricensis*. *Fieldiana, Bot. (New Series)* **4**: 1-608.

- Pohl, R. W. & G. Davidse.** 1994. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Mesoamericana 6: 356-359.
- Quattrocchi, U.** 2006. *CRC World dictionary of grasses. Common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology.* Vol. I. CRC Press - Taylor & Francis Group, Boca Ratón (Florida, EE. UU.).
- Raddi, G.** 1823. *Paspalus*. **Agrostogr. Bras. 3: 23-30.**
- Renvoize, S. A.** 1984a. *The grasses of Bahia.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Renvoize, S. A.** 1984b. New grasses from Bahia. *Kell Bull.* **39:** 179-183.
- Renvoize, S. A.** 1988. *Hatschbach's Paraná grasses.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Renvoize, S. A.** 1998. *Gramíneas de Bolivia.* The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Romero Buján, M. I.** 2008. *Catálogo da flora de Galicia.* Instituto de Biodiversidade Agrária e Desenvolvimento Rural IBADER, Lugo.
- Rosengurtt, B., B. Arillaga de Maffei & P. Izaguirre de Artucio.** 1970. *Gramíneas uruguayas.* Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo.
- Rua, G. H., R. C. Oliveira & J. F. M. Valls.** 2006. *Ophiochloa bryoides* (Poaceae, Paniceae), a new grass species from central Brazil. *Syst. Bot.* **31:** 493-496.
- Salariato, D. L.** 2012. *Axonopus* P. Beauv. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), *Flora Argentina. Flora Vasculare de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 1:* 262-270, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).
- Salariato, D. L. & O. Morrone.** 2006. *Axonopus* P. Beauv. En: A. M. Molina & Z. E. Rúgolo de Agrasar (eds.), *Flora Chaqueña –Argentina–: Familia Gramíneas.* Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria **23:** 432-446. Buenos Aires.
- Salariato, D. L., F. O. Zuloaga & O. Morrone.** 2011. Contribución al conocimiento de las especies del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Sudamérica austral. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **98:** 228-271.
- Schönenberger, J. & M. von Balthazar.** 2012. Modern plant morphological studies. *Bot. J. Linnean Soc.* **169:** 565-568.
- Smith, L. B. & D. C. Wasshausen.** 1977. Os gêneros de gramíneas no Brasil. *Bradea* **2:** 221-228.
- Smith, L. B. & D. C. Wasshausen.** 1978. Notas sobre gramíneas brasileiras. *Bradea* **2:** 243-250.
- Smith, L. B. & D. C. Wasshausen.** 1981. Chave para os gêneros das gramíneas brasileiras. *Bradea* **3:** 1-36.
- Smith, L. B., D. C. Wasshausen & R. M. Klein.** 1982. Gramíneas. *Paspalum* até *Zea*. Fl. II. Catarinense **3:** 910-1407.
- Soreng, R. J., P. M. Peterson, G. Davidse, E. J. Judziewicz, F. O. Zuloaga, T. S. Filgueiras & O. Morrone.** 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **48:** 1-730.
- Sousa da Rocha, A. & R. Secco.** 2004. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **18:** 295-304.
- Sousa Silva, C.** 1990. Botanical resources from Neotropical savannas. En: G. Sarmiento (compilador), *Las sabanas americanas: aspecto de su biogeografía, ecología y utilización:* 126-140. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Steudel, E. G.** 1853-1855. Synopsis Plantarum Graminearum. En: E. G. Steudel (ed.), *Synopsis Plantarum Glumacearum I:* 1-475.
- Steyermark, J. A.** 1951. Contributions to the flora of Venezuela. *Fieldiana, Bot.* **28:** 1-242.
- Swallen, J. R.** 1935. *Centrochloa*, a new genus of grasses from Brazil. *J. Wash. Acad. Sci.* **25:** 190-193.
- Swallen, J. R.** 1955. Flora of Guatemala. Part II: Grasses of Guatemala. *Fieldiana, Bot.* **24:** 1-390.
- Tovar, Ó.** 1993. Las gramíneas (Poaceae) del Perú. *Ruizia* **13:** 1-480.
- Trinius, C. B.** 1820. *Fundamenta Agrostographiae.* J. G. Heubner, Viena.
- Trinius, C. B.** 1826. *De Graminibus Paniceis: Disertatio botanica altera.* Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).
- Trinius, C. B.** 1828. *Species Graminum. Iconibus et descriptionibus illustravit.* Vol. 1. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).
- Trinius, C. B.** 1834. Panicearum genera retractavit speciebusque compluribus illustravit. *Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat.* **3, 1 (2-3):** 90-355.
- Uribe Meléndez, J.** 2008. Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Caldasia* **30:** 49-94.
- Valls, J. F. M., H. M. Longhi-Wagner & I. I. Boldrini.** 2001. *Axonopus.* En: H. M. Longhi-Wagner, V. Bittrich, M. G. Lapa Wanderley & G. J. Sheperd (eds.), *Fl. Fanerogâmica do Estado de São Paulo 1* (Poaceae): 129-140.
- Vogt, L., T. Bartolomaeus & G. Giribet.** 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics* **26:** 301-325.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz.** 1992. *The grass genera of the world.* CAB International, Wallingford.
- Wu, Z. Y., P. H. Raven & D. Y. Hong** (eds.). 2006. Poaceae. *Flora of China* **22:** 1-653. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Zuloaga, F. O., J. Dubcovsky & A. Sáenz.** 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). *Darwiniana* **28:** 191-217.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng & E. J. Judziewicz.** 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristoidae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **46:** 1-662.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, S. Nozawa & M. Ramia.** 2008. Poaceae. En: O. Hokche, P. E. Berry & O. Huber (eds.), *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela:* 789-818. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, Z. E. Rúgolo de Agrasar, A. M. Anton, M. O. Arriaga & A. M. Cialdella.** 1994. Gramineae V. Fl. Paraguay **23:** 1-327.

FITOPATOLOGÍA**ETIOLOGÍA DE LA PUNTA BLANCA DE LA CEBOLLA
(*ALLIUM FISTULOSUM L.*) EN LA GRANJA TESORITO,
MANIZALES-CALDAS****Rocío Alexandra Ortiz-Paz[§], Carolina González-Cardona* y Jairo Castaño-Zapata******RESUMEN**

Ortiz-Paz R.C., C. González-Cardona, J. Castaño-Zapata: Etiología de la punta blanca de la cebolla (*Allium fistulosum L.*) en la granja Tesorito, Manizales-Caldas. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 365-371, 2012. ISSN 0370-3908.

La Punta blanca de la cebolla de rama es una enfermedad endémica en la granja Tesorito de la Universidad de Caldas, cuyo agente causante es desconocido; por lo tanto, se realizó esta investigación, pretendiendo a través de una serie de tratamientos, descartar las hipótesis que existen acerca de la causa de la enfermedad, como lo son deficiencias nutricionales y daños por nematodos fitoparásitos. El estudio se realizó en un invernadero ubicado en la Universidad de Caldas, bajo un sistema de cultivo hidropónico. Se utilizaron cinco dosis de boro: 0,5 1,0 20 40 y 60 ppm en un diseño de bloques al azar, con cuatro repeticiones y seis plántulas por repetición. Se determinó incidencia de la enfermedad, altura de plántulas y peso seco de raíces y follaje. Se encontró una relación directa entre la concentración de boro (B) e incidencia de la Punta blanca, e inversa con relación a la altura de las plántulas y peso seco. Se demostró que la Punta blanca es causada por exceso de B, el cual induce clorosis y deformación apical de las hojas, seguido de debilitamiento y muerte de las hojas, síntomas característicos de la enfermedad.

Palabras clave: abiótico, fitotoxicidad, boro.

ABSTRACT

The onion's white tip is an endemic disease at the Tesoritos' farm of the Universidad de Caldas, whose causal agent is unknown, therefore, this research was conducted, seeking through a series of treatments, to discard assumptions that exist about the cause of the disease, such as nutritional deficiencies and damage by plant parasite nematodes. This study was conducted at the Universidad de Caldas, under a hydroponic system. Five doses of boron were used: 0,5 1,0 20 40 and 60 ppm in a completely block design, with five repetition and six seedlings per repetition. It was determined disease incidence, height of seedlings and dry weigh of roots and foliage. It was found a direct relation between boron (B) concentration and disease incidence and inverse in relation to seedlings' height and dry weigh of both roots and foliage. It was demonstrated that the white tip of onion is

* Candidatas a Magister en Fitopatología. Programa de Maestría en Fitopatología. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Correos electrónicos: roalorpaz@hotmail.com, carolina2783@gmail.com.

** Profesor Titular. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad de Caldas. Correo electrónico: jairo.castano_z@ucaldas.edu.co

caused by excess of B, which induces chlorosis and apical deformation of the leaves, followed by weakness and death of the leaves, typical symptoms of the disease.

Key words: abiotic, phytotoxicity, boron.

Introducción

La cebolla de rama (*Allium fistulosum* L.), es la hortaliza más importante económicamente después del tomate, su producción mundial es de 180,243.000 t en una extensión de 1.308.000 ha (FAO, 2010), con un rendimiento promedio de 11,7 t ha⁻¹ (DANE, 2011) y un consumo per cápita de 4,4 kg/año (CCI, 2009; Espinoza, 2008). Los principales productores de cebolla en el mundo son China y la India con 15,6 y 6,5 millones de t, respectivamente (DANE, 2011).

En Colombia, la cebolla se encuentra dentro de las cuatro principales especies hortícolas cultivadas, ocupando el 12,9% de la superficie cosechada en el ámbito nacional (Pinzón, 2004). En el año 2010, se sembraron en Colombia 4.670 ha, con una producción de 106.502 t y un rendimiento de 22,8 t ha⁻¹ (AGRONET, 2012; Pinzón, 2004).

Las principales zonas productoras, se encuentran en Aquitania (Boyacá), donde se cultivan alrededor de 1.168 ha con una participación en la producción nacional de 42,55%, Santander con 1.094 ha, correspondientes a una participación de 27,16% en la producción nacional y Nariño con un área sembrada de 741 ha; también son importantes los departamentos de Antioquia, Huila y Valle del Cauca. En otros departamentos como Cauca, Risaralda y Caldas, se siembra con menor intensidad que en las áreas mencionadas (AGRONET, 2012).

La cebolla de rama, es una de las hortalizas que tiene mayor demanda en consumo fresco, generando uno de los consumos per cápita más altos con 8,32 kg/año, después del tomate con 9,4 kg/año y superior a la cebolla de bulbo con 6,0 kg año⁻¹ (CCI, 2004).

Para obtener una producción de cebolla con un valor comercial aceptable, se requiere de un manejo integrado del cultivo, debido a que numerosos factores limitan el sistema de producción de esta hortaliza en el país, disminuyendo los rendimientos (Ceballos, 2005).

Un factor limitante en la producción de cebolla es la enfermedad conocida como Punta blanca, enfermedad que se presenta desde los primeros estados de desarrollo de las plántulas (Figura 1A) afectando severamente la producción (Figura 1B), la cual es endémica en la vereda de Maltería, municipio de Manizales-Caldas, cuyo verdadero agente causante es des-

conocido. Al respecto, con el fin de dilucidar las posibles causas de la enfermedad, Ballesteros *et al.* (2006) realizaron un estudio en la granja Tesorito, de la Universidad de Caldas, en Manizales (Caldas), localizada a 2.350 msnm, con temperatura media de 17°C, humedad relativa media de 78% y precipitación anual de 1.800 mm. En este estudio se evaluaron diferentes fertilizantes foliares (Agro-K®, Cosmocel®, Cosmo-ión boro®, Sulfato de amonio®, Cosmo-oil® e Inex-A®), el nematocida Carbofuran y el fungicida Fosetil-AI, sin lograr disminuir la incidencia de la enfermedad, por lo que se descartó que fuera causada por una deficiencia nutricional, nematodos fitoparásitos u hongos fitopatógenos.

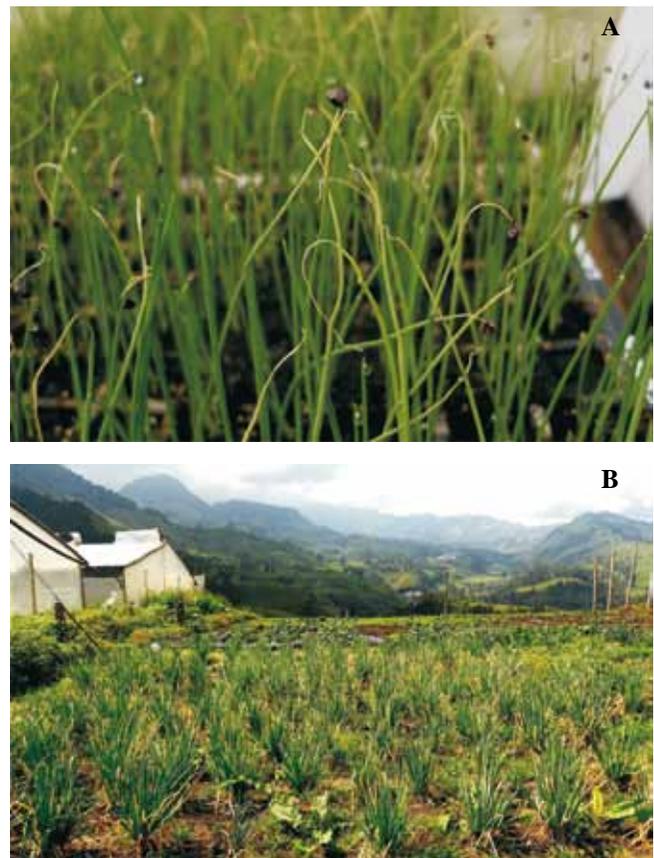


Figura 1. Síntomas típicos de la Punta blanca en cebolla de rama. A. Plántulas mostrando los primeros síntomas de la enfermedad. B. Cultivo severamente afectado por la Punta blanca en la granja Tesorito.

En el mismo sitio, los autores sembraron cebolla de rama Tokio Long White y utilizaron diferentes tratamientos a base de fertilización edáfica con Fosfato de amonio di básico, DAP (compuesto de 18% de nitrógeno y 46% de fósforo) más elementos menores suplidos con Agrimins (8-5-0-6) y Carbofuran, los cuales no tuvieron efectos significativos sobre la incidencia de la enfermedad, demostrando, como en el estudio anterior, que la Punta blanca no es causada ni por nematodos, ni por deficiencias nutricionales. Estos investigadores, adicionalmente tomaron muestras de suelo, que fueron enviadas al laboratorio de Suelos y Fertilidad de la Universidad de Caldas, con el fin de realizar la determinación de bases (Potasio, Calcio, Magnesio y Sodio), elementos menores (Hierro, Manganeso, Zinc y Cobre) por el método de Absorción Atómica, y la determinación de B disponible por el Método de Azometina-H. Los resultados confirmaron una concentración alta de B ($1,8 \text{ mg kg}^{-1}$), lo que sugirió que la Punta blanca era causada por exceso de este elemento. Esto motivó a establecer otra siembra en la finca La Meseta, vereda Los cuervos, municipio de Villamaría-Caldas, ubicada a 1.370 msnm, con temperatura media de 20°C , humedad relativa media de 80% y precipitación anual de 2.748 mm, con un contenido de B de $0,9 \text{ mg kg}^{-1}$, equivalente a la mitad de B de los suelos de la granja Tesorito. Como resultado, se observan contrastes en la expresión de síntomas entre plántulas provenientes de suelos con diferente contenido de B (Figura 2).

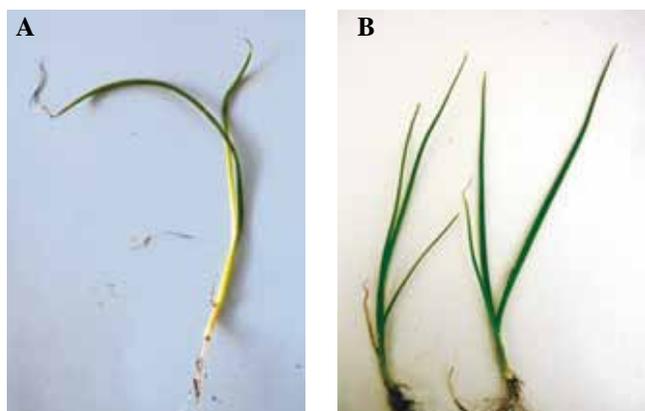


Figura 2. Plántulas de cebolla de rama provenientes de suelo con un diferente contenido de boro (B). **A.** $1,8 \text{ mg kg}^{-1}$, mostrando síntomas de Punta blanca y **B.** $0,9 \text{ mg kg}^{-1}$, mostrando síntomas ligeros de Punta blanca.

Para las plantas el B es un nutriente esencial. Parece tener un papel fundamental en el mantenimiento de la estructura de la pared celular (mediante formación de grupos cis-diol) y de las membranas. Es un elemento poco móvil en el floema, por ello los síntomas de deficiencia suelen aparecer en las

hojas jóvenes y los de toxicidad en las hojas maduras. El síntoma visible más común en plantas expuestas a un exceso de B es la presencia de quemaduras, que aparecen como parches cloróticos o necróticos con frecuencia en los márgenes y extremos de las hojas maduras (Eaton, 1944). Por ejemplo en banano (*Musa* sp.) (Vargas-Calvo, 2007) y en rambután (*Nephelium lappaceum*) (Vargas-Calvo et al., 2009) el exceso de B causa necrosis marginal e irregular continua en las hojas, y en el caso particular de la cebolla, las concentraciones altas de B causan clorosis y necrosis en el ápice de las hojas (Schwartz & Moham, 1995).

El B es esencial para las plantas superiores, pero, respecto a su función es uno de los menos entendidos de todos los elementos menores (Stangoulis & Graham, 2007). La toxicidad por B es un desorden importante que puede limitar el crecimiento de las plantas en suelos de ambientes áridos y semiáridos a través del mundo. El conocimiento que se tiene de la toxicidad por B es más bien limitado y fragmentado (Nable et al., 1997).

Este estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de diferentes concentraciones de B en la incidencia de la Punta blanca de la cebolla de rama y en el desarrollo de las plantas, en un sistema de cultivo hidropónico bajo invernadero.

Materiales y Métodos

La investigación se realizó en un sistema de cultivo hidropónico en el Jardín Botánico de la Universidad de Caldas, ubicado a una altitud de 2.150 msnm, temperatura promedio de 21°C y humedad relativa del 65%. Se utilizaron semillas de cebolla de rama, variedad Junca, recomendada para clima frío-medio, las cuales se sembraron en recipientes de icopor, que contenían un sustrato de cascarilla de arroz ($0,4 \text{ kg}$), previamente desinfectado con hipoclorito de sodio al 5% y lavado con agua corriente durante dos días.

Los componentes de la solución madre para preparar la solución nutritiva (SN) o de Hoagland, se describen en la Tabla 1. A la SN modificada, contenida en cada recipiente de plástico, se le reguló la conductividad eléctrica a $2,2 \text{ mM}$, para lo cual se utilizó un conductímetro marca Hanna, serie 93,02.

Para la aplicación de la SN, se elaboró un sistema de plástico, donde, al regar las plantas manualmente, este sistema recogía la SN y a través de una perforación la conducía finalmente a recipientes de plástico de 20 L de capacidad, en los cuales se adicionó de forma independiente cinco concentraciones de B: 0,5 1 20 40 y 60 ppm.

Se trasplantaron 120 plántulas (con una altura promedio de 10 cm), las cuales se establecieron en un diseño de bloques

completamente al azar, con cinco tratamientos y cuatro repeticiones, donde cada repetición estuvo conformada por seis plantas útiles. Las plantas se regaron dos veces por día con la preparación de la SN modificada.

Tabla 1. Componentes de la solución madre para preparar la solución nutritiva.

Compuesto	Concentración
Ca(NO ₃) ₂ * 4H ₂ O	1 M 236 g/L
KNO ₃	1 M 101 g/L
MgSO ₄ * 7H ₂ O	1 M 247 g/L
KH ₂ PO ₄	1 M 136 g/L
CaH ₄ (PO ₄) ₂ * 2H ₂ O	0,01 M 2,1g/L
K ₂ SO ₄	0,5 M 87 g/L
CaSO ₄ * 2H ₂ O	0,01 M 1,7 g/L
Quelato de hierro*	0,1 % g/L
Oligoelementos **	

Fuente: **Malaver & Cantillo**, 1989.

* La concentración del quelato de hierro depende de su composición y de la marca de la empresa que la produce. Con algunos productos debe aumentarse la concentración hasta 1%.

** La disolución de oligoelementos tiene la siguiente composición: MnCl₂ * 4H₂O 1,8g; ZnSO₄ 0,3g; CuSO₄ * 5H₂O 0,1g; H₂MnO₄ 0,1g; agua destilada hasta completar un litro.

Variables evaluadas

Luego del trasplante de las plántulas (15 de abril de 2012), la incidencia de la enfermedad y la altura se registraron durante ocho semanas (hasta el 17 de junio de 2012); el peso seco se evaluó al final del estudio.

Incidencia de la enfermedad (%). Se contó el número de plantas con síntomas de la enfermedad por repetición y la incidencia se determinó como el número de plantas que presentaron síntomas de la enfermedad, expresado en porcentaje.

Altura de plantas (cm). Con ayuda de una cinta métrica, se tomó de forma individual la altura de cada planta, desde la base hasta el ápice de la hoja más sobresaliente.

Peso seco (g). Las plantas se removieron de cada sitio, se colocaron individualmente en sobres de papel y se rotularon. Luego se llevaron una estufa a 70 °C durante 24 h. Finalmente se pesaron.

Análisis estadístico

Con los datos de cada variable, se realizó un análisis de varianza, y la prueba de comparación de medias de Tukey al

5% de probabilidad, mediante el programa estadístico SAS, North Carolina, 2009. Versión 9,0.

Resultados y Discusión

El análisis de varianza para las variables incidencia de la enfermedad y altura de las plántulas, mostró diferencias altamente significativas entre los tratamientos (Tabla 1). La incidencia de la enfermedad estuvo directamente relacionada con la concentración de B en la SN, de tal manera que al cabo de ocho semanas de evaluación, con la concentración más baja (0,5 ppm), se obtuvo la incidencia más baja (4,17%) y, con la concentración más alta (60 ppm), se obtuvo la incidencia más alta de la enfermedad (100%). Con los demás tratamientos de B, en concentraciones de 1 ppm, 20 ppm y 40 ppm, los porcentajes de incidencia de la Punta blanca fueron 41,67%, 70,83% y 95,83%, respectivamente (Tabla 2). Las hojas de las plantas de cebolla con la concentración más baja de B conservaron el color verde y generalmente no se presentó clorosis, a diferencia del follaje de las plantas tratadas con concentraciones altas de B, las cuales presentaron síntomas severos de clorosis y deformación apical de las hojas (Figuras 3A, 4A,B).

Tabla 1. Análisis de varianza del efecto del boro (B) sobre la incidencia de la Punta blanca y la altura de las plántulas de cebolla de rama, variedad Junca, bajo condiciones controladas.

Fuente de variación	G. L.	Variables de respuesta	
		Incidencia (%)	Altura (cm)
Modelo	42	3609,47 **	99,22 **
Bloque	3	6,36	0,74
Tratamiento (T)	4	13400,91 **	461,67 **
Lectura (L)	7	10154,20 **	227,51 **
T * L	28	960,55 **	25,93 **
Error	120	44,35	0,57
R ²		0,96	0,98
C. V. (5%)		21,82	4,67

** Denota diferencias altamente significativas.

La altura de las plantas estuvo influenciada inversamente con la concentración de B en la SN (Tabla 2). Con la concentración más baja de B (0,5 ppm), se alcanzó una altura promedio de 30,87 cm en comparación con las plantas tratadas con 60 ppm de B, cuya altura promedio fue de 13,69 cm (Figuras 2B, 3C). Con los demás tratamientos de B en concentración de 1 ppm, 20 ppm y 40 ppm, se obtuvo alturas de 23,33 18 40 y 15,12 cm, respectivamente. Con 60 ppm, de B, las hojas primarias y secundarias fueron las más afectadas y luego de que las lesiones se extendían por toda la hoja, se desprendían fácilmente de la planta, quedando inmersas en el sustra-

to de cascarilla de arroz. De acuerdo a Reid *et al.* (2004), el B puede causar una disrupción en el desarrollo de las paredes celulares de las células vegetales, lo cual puede ser la causa del desprendimiento de las hojas afectadas.

Tabla 2. Efecto del boro (B) sobre la incidencia de la Punta blanca y altura de plantas en cebolla de rama, variedad Junca, bajo condiciones controladas.

B (ppm)	Variables de respuesta	
	Incidencia (%)	Altura (cm)
0,50	4,17 e*	30,87 a
1,00	41,67 d	23,33 b
20,00	70,83 c	18,40 c
40,00	95,83 b	15,12 d
60,00	100,00 a	13,79 e
DMS (10%)	4,56	0,52

* Promedios seguidos por letras diferentes, indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey (P < 0,05).

La prueba Tukey al 5%, demostró diferencias altamente significativas entre los tratamientos evaluados para peso seco del follaje y peso seco total al final del ensayo. Esta prueba no evidenció efectos estadísticamente significativos para el peso seco de raíces (Tabla 3). Con el tratamiento de B en la concentración más baja (0,5 ppm) se obtuvo el mayor valor promedio de peso seco aéreo y peso seco total (1,38 g y 1,73 g) y se incrementó el peso seco aéreo promedio de la cebolla en 1,16 g respecto al tratamiento de B en mayor concentración (60 ppm). Con el tratamiento de mayor concentración de B, el peso seco aéreo y el peso seco total adquirieron los valores más bajos (0,22 g y 0,42 g) (Tabla 4). Se ha demostrado que plantas de vid (*Vitis vinifera L.*) sometidas a ele-

vados niveles de B muestran reducción del desarrollo radical (Gunes *et al.*, 2006), lo que concuerda con lo observado en este estudio (Figura 4B), reducción que está asociada a una alteración de la división celular en el meristemo apical de las raíces (Liu *et al.*, 2000).

Tabla 3. Análisis de varianza del efecto del boro (B) sobre el peso seco de la cebolla de rama variedad Junca, bajo condiciones controladas.

Fuente de variación	G. L.	Variables de respuesta		
		Peso seco de hojas	Peso seco de raíces	Peso seco total
Bloques	3	0,01	0,02	0,04
Tratamiento (T)	4	0,53 **	0,06	0,98 **
Error	12	0,01	0,04	0,05
R ²		0,99	0,89	0,86
C. V. (5%)		6,49	18,4	18,38

** Denota diferencias altamente significativas.

Tabla 4. Efecto del boro (B) sobre el peso seco de la cebolla de rama variedad Junca, bajo condiciones controladas.

Boro (ppm)	Peso seco de hojas	Peso seco de raíces	Peso seco total
0,50	1,38 a	0,35 a	1,73 a
1,00	1,15 b	0,25 a	1,40 ab
20,00	0,83 c	0,18 a	1,01 bc
40,00	0,42 d	0,16 a	0,91 c
60,00	0,22 e	0,20 a	0,42 d
DMS (10%)	0,11	0,46	0,50

* Promedios seguidos por letras diferentes, indican diferencias significativas entre tratamientos, según la prueba de Tukey (P < 0,05).

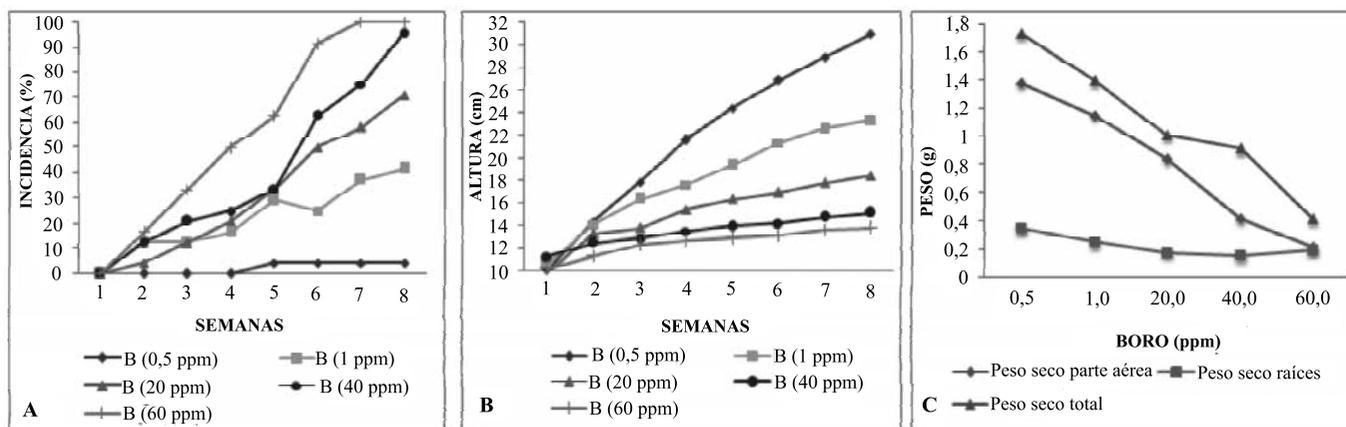


Figura 3. Efecto diferentes concentraciones de boro (B) sobre la cebolla de rama, variedad Junca, bajo condiciones de invernadero **A.** Incidencia de la Punta blanca, **B.** Altura de plantas, **C.** Peso seco de las plantas.

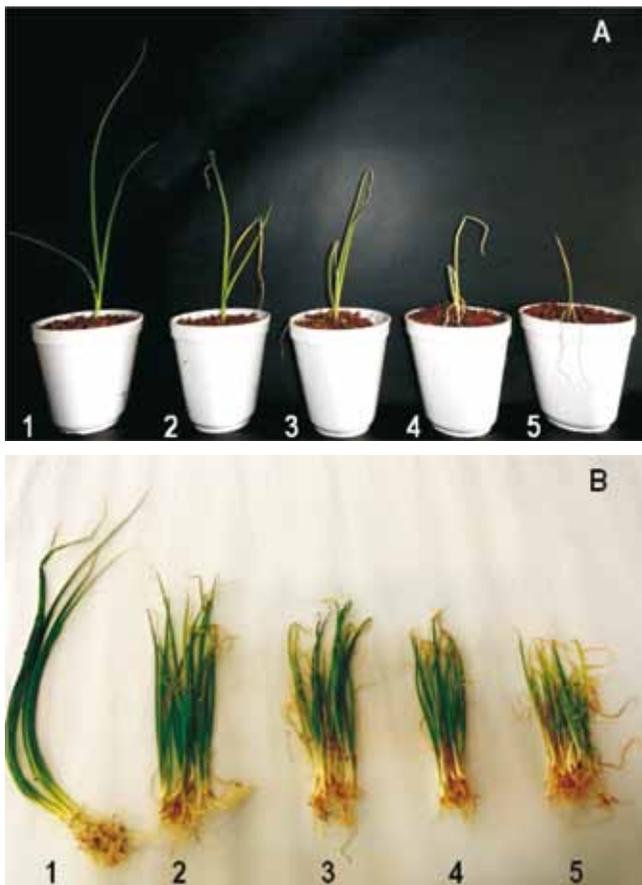


Figura 4. Efecto de cinco concentraciones de boro (B) sobre el desarrollo de síntomas de la Punta blanca en cebolla de rama, variedad Junca, bajo condiciones controladas. **A.** Obsérvese la severidad de la enfermedad y disminución de la altura de las plántulas con el incremento de la concentración de boro. **B.** Obsérvese el efecto de la concentración de boro sobre el desarrollo de síntomas, reducción del tamaño de plántulas y desarrollo radical. **1** = 0,5 ppm, **2** = 1 ppm, **3** = 20 ppm, **4** = 40 ppm, **5** = 60 ppm.

Los coeficientes de determinación (R^2), para las variables incidencia de la enfermedad, altura, peso seco aéreo, peso seco de las raíces y peso seco total oscilaron entre el 0,86 y 0,99, lo cual demuestra su grado de confiabilidad (Tablas 1, 3).

Conclusiones

Se demostró que el B en concentraciones elevadas en solución nutritiva, causa fitotoxicidad en las plantas de cebolla de rama variedad Junca, las cuales manifestaron clorosis, encrepamiento apical, tejido foliar débil y muerte de las hojas, síntomas característicos de la Punta blanca de la cebolla de rama.

Existe una relación inversa entre la concentración de B y el desarrollo de las plántulas de cebolla de rama: A mayor concentración de B, menor es la altura de las plántulas, menor el desarrollo de las raíces y peso seco del follaje y viceversa.

Agradecimiento

A la profesora Carmen Soledad Morales Londoño, directora del laboratorio de Química y Fertilidad de Suelos de la Universidad de Caldas, por el asesoramiento en el diseño del experimento.

Referencias Bibliográficas

- AGRONET, 2012.** Producción de cebolla junca en Colombia. Reportes estadísticos del sector agropecuario con base en evaluaciones agropecuarias del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. En línea: <http://www.agronet.gov.co/agronetweb1/Estad%C3%ADsticos/ReportesEstad%C3%ADsticos.aspx> Consulta: Noviembre de 2012.
- Ballesteros, A. F., Galvis, A., Toro, H. & Ceballos, N.** 2006. Factores asociados a la Punta blanca en el cultivo de la cebolla (*Allium fistulosum* L.). Trabajo de grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad de Caldas. 67 p.
- Ceballos, N., Serna, A., Arbeláez, L., Correa, J. & Orozco, F.** 2006. Efecto de tres tipos de fertilización sobre el desarrollo, rendimiento y calidad de la cebolla Junca (*Allium cepa* L.) en la granja Tesorito. Universidad de Caldas. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Manizales. 14 p.
- Corporación Colombia Internacional, CCI.** 2004. Monitoreo de mercados. Mercado Nacional de Frutas y Hortalizas. Abril-junio. 4 p.
- Corporación Colombia Internacional.** 2009. La horticultura. En línea: <http://www.cci.org.co/ccinew/pdf/SEMBREMOS/JULIO%202010%20REVISTA%2013/produccion.pdf>. Consulta: junio, 2012.
- Departamento Administrativo Nacional de Estadística, DANE.** 2011. Resultados encuesta nacional agropecuaria, ENA. Bogotá, Colombia. 181 p.
- Eaton, F.** 1944. Deficiency, toxicity and accumulation of boron in plants. *Journal of Agricultural Research* **69**: 237-277.
- Espinoza, M.** El cultivo de la cebolla. 2008. En línea: <http://www.ergonomix.com/MA-agricultura/cultivos-tropicales/articulos/cultivo-cebolla-t2198/078-p0.htm>. Consulta: junio de 2012.
- Gunes, A., Soylemezoglu, G., Inal, A., Bagci, E.G., Coban, S. & Sahin, O.** 2006. Antioxidant and stomatal responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. *Scientia Horticulturae* **110**: 279-284.
- Liu, D., Jiang, W., Zhang, L. & Li, L.** 2000. Effects of boron ions on root growth and cell division of broadbean (*Vicia faba* L.). *Israel Journal of Plant Science* **48**: 47-51.
- Malaver, H. & Cantillo, H.** 1989. Ejercicios de laboratorio para el curso de fisiología vegetal. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Palmira.
- Nable, R. O., Bañuelos, G. S. & Paull, J. G.** 1997. Boron toxicity. *Plant and Soil* **198**: 181-198.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, FAO.** 2010. En línea: <http://www.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?> Consulta: junio de 2012.
- Pinzón, H.** 2004. El cultivo de la cebolla de rama. Manual Técnico. Tibiatá, Colombia. 40 p.

- Reid, R., Hayes, J., Post, A. & Stangoulis, J.** 2004. A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants. *Plant Cell and Environment* **25**: 1405-1414.
- Schwartz, H. F. & Mohan, S. K.** 1995. *Compendium of Onion and Garlic Diseases and Pests*. APS Press, St. Paul, MN. 127 p.
- Stangoulis, J. C. R. & Graham, R. D.** 2007. Boron and plant diseases. Pp. 207 – 214. In: Datnoff, L. E. *et al.* (Editors). *Mineral Nutrition and Plant Disease*. APS Press. St. Paul, Minnesota U.S.A.
- Vargas-Calvo, A., Arias, F., Serrano, E. & Arias, O.** 2007. Toxicidad de B en plantaciones de banano (*Musa AAA*) en Costa Rica. En: *Agronomía Costarricense* **31**(2): 21-29.
- Vargas-Calvo, A.** 2009. Síntomas asociados con altas concentraciones de boro en Rambután (*Nephelium lappaceum*). En: *Agronomía Mesoamericana* **20**(1): 121-126.

GENÉTICA

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LA POBLACIÓN *EX SITU* DE *CROCODYLUS INTERMEDIUS* PRESENTE EN COLOMBIA

Laura Carolina Cuervo Alarcón*; Consuelo Burbano Montenegro**

RESUMEN

Cuervo Alarcón L.C., C. Burbano Montenegro: Caracterización genética de la población *ex situ* de *Crocodylus intermedius* presente en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 373-383, 2012. ISSN 0370-3908.

Se realizó el estudio genético de la población *ex situ* de *Crocodylus intermedius* que se encuentra en la Estación de Biología Tropical Roberto Franco, con el fin de establecer su potencial genético y los cruces adecuados para su manejo. Se emplearon primers heterólogos para la amplificación de loci microsatélite, encontrándose tres sistemas monomórficos y seis polimórficos con 2 a 16 alelos. Los adultos difieren en el número de juveniles de los cuales son padres candidatos lo que indicaría diferencias en la reproducción; 121 juveniles no tienen padres potenciales en los adultos y se consideraron de origen externo. No hubo diferencias entre H_e y A entre los adultos y los juveniles lo que indica que no se ha presentado una pérdida de diversidad genética. Se diseñaron cruces entre pares de individuos con un coeficiente $r=0$ para aumentar la heterocigosidad; es importante que todos los individuos se reproduzcan para evitar la pérdida de diversidad alélica y una diferenciación de la población *ex situ* con respecto a la población silvestre.

Palabras clave: *Crocodylus intermedius*, población *ex situ*, riqueza alélica, heterocigosidad, cruces.

ABSTRACT

A genetic study of *Crocodylus intermedius ex situ* population was made. This population is located in the Estación de Biología Tropical Roberto Franco. The aim of this study is to establish the *ex situ* population genetic potential and propose mating pairs for its management. Heterologous primers were used for microsatellite loci amplification; three of them were monomorphic and six polymorphic with 2 to 16 alleles. Adults were parent candidates of a different number of juveniles, which suggest differences in reproduction. Also, 121 juveniles did not have adult parent candidates, for that reason they were considered from external origin. Between adults and juveniles there were not differences in H_e and A , which means that genetic diversity loss was not found. Mating pairs are proposed between individuals with a $r=0$ coefficient to increase heterozygosity. Every individual should reproduce to avoid allelic richness loss and genetic population differentiation from wild population.

Key Words: *Crocodylus intermedius*, *ex situ* population, allelic richness, heterozygosity, mating pairs.

* Universidad Nacional de Colombia, MSc. lccuervoa@unal.edu.co

** Profesora departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, MSc. mdburbanom@unal.edu.co

1. Introducción

Muchas especies vegetales y animales alrededor del mundo están en peligro de extinción principalmente como resultado de actividades humanas tales como la sobreexplotación de recursos, la introducción de especies exóticas y la contaminación (Landweber y Dobson, 1999). En Colombia, una de las especies más perjudicadas por la actividad humana es *Crocodylus intermedius*, también conocido como caimán llanero o cocodrilo del Orinoco, cuya área de distribución natural comprende la cuenca del río Orinoco en Colombia y Venezuela. Desde 1920 y hasta 1948, esta especie estuvo sometida a una intensa caza comercial para satisfacer la demanda de pieles: Medem estimó que hacia la mitad de la década de 1930, período en el que la caza fue más intensa, se comercializaron entre 135200 y 254000 pieles (Ramírez-Perilla, 2000).

Desde 1984, el caimán llanero se encuentra catalogado como una especie en peligro crítico por la UICN y desde 1975 se encuentra incluido en el apéndice I de la CITES. Por estas razones, se ha creado el Plan Nacional para la Conservación del Caimán Llanero, cuyo objetivo general es prevenir la extinción de *C. intermedius* y promover su recuperación en el área natural de distribución integrándolo a los sistemas económicos y culturales regionales (Ministerio del Medio Ambiente, 2002). Para este propósito, se necesita como estrategia de conservación el rescate de individuos del medio natural para su reproducción en cautiverio y finalmente el repoblamiento al hábitat natural para recuperar las poblaciones naturales (Ramírez-Perilla, 2000). Los esfuerzos por mantener individuos de *C. intermedius* en cautiverio han sido llevados a cabo por la Estación de Biología Tropical Roberto Franco (EBTRF) de la Universidad Nacional de Colombia (Ardila-Robayo et al., 2010; Ramírez-Perilla, 2000); esta población *ex situ* se originó en la década del 70 por decomisos llevados a cabo por el antiguo INDERENA y por la constitución de dos parejas de diverso origen y edades llevada a cabo por Federico Medem (Ardila-Robayo et al., 2010). Los primeros nacimientos se presentaron entre los años 1991-1996 y se reanudaron en el año 2000 hasta la actualidad (Ardila-Robayo et al., 2010).

Aunque los programas de reproducción en cautiverio intentan generar poblaciones de especies amenazadas auto-sostenibles a largo plazo (Tzika et al., 2008) de tal forma que actúan como un seguro contra la extinción en el medio silvestre (Frankham et al., 2002), pueden no ser exitosos si se ignoran ciertos factores genéticos (Frankham, 2003), tales como la endogamia, la adaptación genética al cautiverio y la pérdida de diversidad genética, procesos que se esperan en poblaciones cerradas en cautiverio (Frankham et al., 2002). Adicionalmente, hay que tener en cuenta que al establecerse

una población en cautiverio, la población silvestre estará representada únicamente por el pool génico de los fundadores (Russello y Amatto, 2004); este efecto fundador combinado con deriva genética puede crear una situación donde la población en cautiverio se diferencia rápidamente de la población silvestre (Ruokonen et al., 2007), lo cual puede tener efectos perjudiciales en el momento de la reintroducción.

La contribución de la genética al manejo de las poblaciones en cautiverio consiste en el diseño de cruces que eviten la endogamia y la pérdida de diversidad genética (Frankham et al., 2002) para lo cual es esencial el conocimiento del parentesco (Haig, 1998). Sin embargo, puede que en las poblaciones en cautiverio no exista un registro adecuado del parentesco; en estos casos, los marcadores moleculares como los microsatélites son una herramienta útil y apropiada, ya que son altamente polimórficos, tienen una herencia codominante y son fácilmente amplificables por PCR (Selkoe y Toonen, 2006). Una de las desventajas de los microsatélites es el alto costo que implica el desarrollo de primers especie específicos; no obstante, pueden utilizarse primers heterólogos de especies estrechamente relacionadas (Selkoe y Toonen, 2006). Diversos estudios han demostrado que entre las especies del género *Crocodylus* hay un gran éxito en la amplificación cruzada de loci microsatélite; primers desarrollados para *C. johnstoni* (FitzSimmons et al., 2000) amplifican también en *C. moreletii* (Dever y Densmore, 2000; Mcvay et al., 2008), *C. porosus* (Isberg et al., 2004) y por último *C. rhombifer* y *C. acutus* (Weaver et al., 2008).

En el presente estudio, empleando nueve loci microsatélite provenientes de la especie *C. johnstoni* (FitzSimmons et al., 2000) y cuatro de la especie *C. porosus* (Miles et al., 2008), se llevó a cabo la caracterización genética de la población *ex situ* de *C. intermedius* con el objetivo de determinar las relaciones de parentesco entre los individuos, evaluar la diversidad genética existente y sugerir las parejas de apareamiento más adecuadas para aumentarla.

2. Materiales y Métodos

Se obtuvo el permiso de acceso a recursos genéticos de la población *ex situ* mediante resolución número 1767 del 1 de septiembre de 2011. Se tomaron muestras de músculo de los 53 adultos (26 hembras y 27 machos) y de escama de los 210 juveniles (29 hembras, 31 machos y 150 de sexo desconocido) que conforman la población *ex situ* de *C. intermedius* presente en la EBTRF; la identificación de los individuos que se encuentra en la presente investigación corresponde al sistema empleado por la EBTRF.

La extracción de ADN se llevó a cabo mediante el Kit Wizard Genomics de PROMEGA®, según el protocolo de ex-

tracción para tejido de cola de ratón. Se evaluaron seis parejas de primers provenientes de *C. johnstoni* y cuatro de *C. porosus*. Para cada pareja de primers se determinaron las condiciones óptimas de amplificación por PCR (Tabla 1); las muestras se amplificaron en un volumen final de reacción de 11 µL con 0,25 U de GoTaq® DNAPolimerasa (Promega), 2,5 µL de 5x GoTaq® Flexi Buffer (Promega), 1,25 µL de dNTPs 2mM (Promega), 0,21Mm ó 0,25 mM MgCl₂ como concentración final según la pareja de primers (Tabla 1), 0,5 µL de cada primer 10 µM y 10ng de ADN. Las condiciones de amplificación en el termociclador fueron de la siguiente forma: una etapa preliminar de desnaturalización a 95°C por 5 minutos, seguida de 30 ciclos de desnaturalización a 95°C por 40 segundos, anillamiento a la temperatura estandarizada para cada sistema (Tabla 1) por 40 segundos y extensión a 72°C por 30 segundos, finalizando con una temperatura de 72°C por 5 minutos. Los productos de amplificación se corrieron en geles de poliacrilamida a una concentración del 8% durante 8 horas a 200V en una cámara de electroforesis Protean II de Biorad®; como patrón de comparación se utilizó una escalera de peso molecular de 300pb en escala de 10pb. Para la visualización de las bandas se realizó una tinción con AgNO₃; la determinación de los genotipos se llevó a cabo con el programa GenTools.

Tabla 1. Temperatura óptima de anillamiento y concentración final de MgCl₂ [µM] empleada para la amplificación heteróloga de primers provenientes de *C. johnstoni* (Cj) y *C. porosus* (Cp) en *C. intermedius*.

Locus	Tm°C	[MgCl ₂]
Cj16	61	0,21
Cj18	64	0,21
Cj20	60	0,25
Cj35	58	0,21
Cj119	62	0,21
Cj131	63	0,21
CpP302	60	0,25
CpP305	62	0,25
CpP3216	56	0,25

Para determinar la relación de parentesco entre adultos y juveniles, se empleó el programa Kinship 1.2 (Queller y Goodnight, 1989) contrastando las hipótesis primarias de madre-hijo y padre-hijo contra la hipótesis nula de no parentesco. Debido a que para varios juveniles no se pudieron excluir varios padres o madres candidatos, por medio del programa CERVUS 3.0.3 (Kalinowski et al., 2007) se determinó cual parental candidato tiene la mayor probabilidad de ser el parental verdadero del juvenil en cuestión.

Debido a que existe una brecha generacional marcada entre los individuos que conforman la población *ex situ* de *C.*

intermedius y a la necesidad de establecer si ha habido un cambio en la diversidad genética entre las diferentes generaciones, los individuos de la Estación de Biología Tropical se dividieron en dos generaciones: adultos, correspondiente a los fundadores de la población *ex situ*, y juveniles. Esta última generación se dividió en dos grupos: juveniles RF, que son hijos de los adultos fundadores de la población *ex situ*, y juveniles NS, que son los juveniles que han sido recolectados del medio silvestre. Para cada uno de estos grupos, se calculó la riqueza alélica, la heterocigosidad observada y esperada y la frecuencia de cada alelo con el programa GenAlex 6 (Peakall y Smouse, 2006). Con el programa FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001) se determinó si existían diferencias significativas en la riqueza alélica y heterocigosidad esperada entre los grupos. Adicionalmente, ya que se considera que los juveniles RF y NS son representantes de la población en cautiverio y de la silvestre, respectivamente, se determinó si existía estructura poblacional por medio de los estadísticos F_{ST} y R_{ST} con el programa Genepop 1.2 (Raymond y Rousset, 1995).

Para el establecimiento de los cruces adecuados entre pares de individuos adultos y pares de individuos juveniles, se utilizó el programa STORM 1.1 (Frasier, 2008) el cual establece los cruces adecuados entre pares de individuos con un coeficiente r=0, es decir que no comparten alelos, con el fin de aumentar la heterocigosidad y evitar los efectos de la endogamia.

3. Resultados y discusión

Debido al alto gasto tanto en tiempo como en materiales necesarios para llevar a cabo el aislamiento de primers especie específicos (Selkoe y Toonen, 2006) y a que se ha encontrado que dentro del género *Crocodylus* las pruebas de amplificación cruzada indican la presencia de loci microsatélite polimórficos que son homólogos entre las especies de este género (FitzSimmons et al., 2000; Miles et al., 2008), se decidió emplear los sistemas microsatélites desarrollados para las especies *C. johnstoni* y *C. porosus* para realizar el estudio genético de la población *ex situ* de *C. intermedius*.

Los sistemas Cj35, Cj119 y Cj131 fueron monomórficos al amplificarlos en *C. intermedius*; los seis loci restantes fueron polimórficos aunque su grado de polimorfismo fue diferente (Tablas 4, 5 y 6). Estos resultados concuerdan con el éxito reportado en la amplificación cruzada entre especies del género *Crocodylus* (Miles et al., 2008)

3.1 Análisis de parentesco

Se encontró que los seis loci polimórficos empleados para el análisis de parentesco presentaron una probabilidad de ex-

clusión de 99,87%. De los 210 juveniles genotificados, se encontró que 41 de ellos presentaron alelos nuevos no encontrados en los adultos y para 80 de ellos se excluyeron todos los adultos machos y hembras como posibles parentales; esto puede indicar que estos 121 juveniles tienen un origen externo a la estación y por ello se catalogaron como juveniles de nidada silvestre (NS). Para los 89 juveniles restantes, se encontró que tenían padres o madres potenciales entre los adultos fundadores de la población *ex situ*, razón por la cual se catalogaron como juveniles de la Estación Roberto Franco (RF). Sin embargo, se encontró que para algunos de estos juveniles existen varios padres y/o madres potenciales; no se pudo establecer con certeza una madre o padre ya que este tipo de análisis de parentesco tiene mayor poder si se conoce con seguridad el genotipo de uno de los padres (Kalinowski *et al.*, 2007). Por tal razón, cuando no se conoce ninguno de los padres, es recomendable el uso de un mayor número de loci altamente polimórficos (Isberg *et al.*, 2004). En el presente estudio, el bajo polimorfismo de cuatro de los seis

Tabla 2. Hembras adultas con identificación EBTRF, número de juveniles RF de los cuales son las madres más probables y su respectiva identificación EBTRF

Identificación EBTRF Hembra adulta	Número de Juveniles	Identificación EBTRF de los juveniles
123	2	340, 342
124	3	176, 252, 259
125	8	196, 199, 235, 289, 298, 302, 303, 312
126	2	321, 348
130	9	174, 198, 241, 253, 256, 285, 286, 316, 363
133	1	306
144	1	360
146	3	177, 221, 260
147	2	178, 327
150	3	186, 365, 368
151	4	191, 193, 273, 364
152	5	180, 183, 347, 378, 380
153	9	168, 169, 261, 262, 263, 292, 297, 332, 339
155	1	269
160	6	173, 206, 308, 309, 310, 315
161	3	296, 338, 374
384	5	188, 264, 288, 344, 352
386	5	197, 202, 224, 282, 357
387	7	212, 305, 324, 350, 351, 356, 375
390	6	189, 190, 192, 207, 211, 353
391	3	341, 343, 345
392	1	373

loci pudo haber incidido en la presencia de varias madres y padres potenciales para un juvenil, lo que hizo necesario llevar a cabo una aproximación por verosimilitud para establecer la pareja de padres más probable para cada uno de estos 89 juveniles. Como resultado, se encontraron diferencias en el número de juveniles de los cuales las hembras y los machos serían los padres más probables (Tablas 2 y 3); además, se obtuvo como resultado que los machos con identificación EBTRF 127, 131, 141, 159 y 216 y las hembras con identificación EBTRF 129, 148, 158 y 388 no son padres potenciales de ningún juvenil y por ello no se encuentran en las Tablas 2 y 3.

Tabla 3. Machos adultos con identificación EBTRF, número de juveniles y juveniles con identificación EBTRF de los cuales son los padres más probables

Identificación EBTRF Macho adulto	Número de Juveniles	Identificación EBTRF de los juveniles
122	2	178, 344
128	1	297
132	5	256, 263, 285, 286, 340
135	2	188, 316
136	4	202, 303, 324, 357
137	8	241, 252, 259, 260, 298, 341, 353, 363
139	10	173, 176, 177, 186, 191, 253, 347, 350, 351, 352
140	2	348, 375
142	1	305
143	1	365
145	7	174, 196, 199, 206, 224, 282, 321
149	8	189, 212, 221, 338, 342, 356, 359, 360
154	4	193, 289, 292, 296
156	5	262, 306, 312, 332, 339
157	2	190, 192
162	2	235, 273
163	7	168, 169, 261, 308, 309, 310, 315
214	2	264, 288
215	3	368, 373, 374
217	6	180, 183, 197, 198, 207, 378
385	1	269
389	6	211, 302, 343, 345, 364, 380

Cabe resaltar que puede que el número de hembras y machos adultos que contribuyeron a la generación de juveniles sea menor, ya que para poder distinguir la categoría padre-hijo de individuos no relacionados es recomendable el uso de mínimo diez loci altamente polimórficos (Blouin, 2003). Teniendo en cuenta que en el presente estudio se emplearon seis loci, este factor puede incidir en la sobrestimación de

la relación padre/madre-hijo y por lo tanto en una aparente contribución de casi todos los adultos en la generación de juveniles.

3.2 Diversidad Genética

El grado de polimorfismo de los loci polimórficos fue diferente, ya que los sistemas Cj20 y CpP3216 presentaron el

menor grado de polimorfismo con dos alelos cada uno (Tabla 4); los sistemas Cj18 y CpP305 presentaron un polimorfismo intermedio, con 4 y 5 alelos respectivamente (Tabla 5); y por último, los sistemas Cj16 y CpP302 presentaron 16 y 15 alelos respectivamente (Tabla 6).

En los dos sistemas más polimórficos, no todos los alelos se encontraron representados en los tres grupos: los alelos 138,

Tabla 4: Loci menos polimórficos, tamaño en pares de bases (pb) de sus alelos y frecuencias alélicas correspondientes

Locus							
Cj20				CpP3216			
Tamaño (pb)	Frecuencia			Tamaño (pb)	Frecuencia		
	Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS		Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS
180	0,676	0,725	0,738	120	0,735	0,669	0,674
190	0,324	0,275	0,263	124	0,265	0,331	0,326

Tabla 5: Loci con un polimorfismo intermedio, tamaño en pares de bases (pb) de sus alelos y frecuencias alélicas correspondientes

Locus							
Cj18				CpP305			
Tamaño (pb)	Frecuencia			Tamaño (pb)	Frecuencia		
	Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS		Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS
199	0,139	0,176	0,178	155	0,085	0,039	0,033
201	0,306	0,347	0,376	167	0,057	0,096	0,229
203	0,352	0,318	0,285	169	0,472	0,404	0,233
205	0,204	0,159	0,161	171	0,217	0,242	0,292
				173	0,17	0,219	0,213

Tabla 6: Loci amplificados que presentaron el mayor polimorfismo, tamaño en pares de bases (pb) de sus alelos y frecuencias alélicas correspondientes. En negrilla se resaltan las frecuencias alélicas de cero, es decir de los alelos que no se encuentran presentes en el grupo.

Locus							
Cj16				CpP302			
Tamaño (pb)	Frecuencia			Tamaño (pb)	Frecuencia		
	Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS		Adultos	Juveniles RF	Juveniles NS
138	0,000	0,000	0,025	170	0,019	0,063	0,104
140	0,029	0,075	0,063	172	0,324	0,273	0,083
142	0,067	0,017	0,013	174	0,111	0,091	0,129
144	0,01	0,000	0,004	176	0,102	0,085	0,088
156	0,000	0,000	0,004	178	0,12	0,034	0,046
158	0,000	0,000	0,108	180	0,028	0,017	0,013
160	0,029	0,086	0,183	184	0,009	0,045	0,129
162	0,346	0,276	0,163	186	0,241	0,205	0,138
164	0,144	0,218	0,146	188	0,019	0,153	0,146
166	0,115	0,069	0,121	190	0,009	0,006	0,021
168	0,067	0,063	0,05	192	0,019	0,028	0,013
180	0,058	0,075	0,038	194	0,000	0,000	0,004
182	0,058	0,075	0,033	202	0,000	0,000	0,05
184	0,029	0,017	0,046	204	0,000	0,000	0,017
186	0,019	0,029	0,000	206	0,000	0,000	0,021
188	0,029	0,000	0,004				

156 y 158 del sistema Cj16 son exclusivos de los juveniles NS y el alelo 186 del mismo sistema lo es para los adultos y los juveniles RF (Tabla 6); en el sistema CpP3216, los alelos 194, 202, 204 y 206 son exclusivos de los juveniles NS. Aunque no se presentaron diferencias estadísticamente significativas en la riqueza alélica ($p=0,463$) entre los adultos, juveniles RF y juveniles NS, la presencia de estos alelos nuevos provoca que haya una riqueza alélica mayor en este último grupo (Tabla 7); además, corrobora el posible origen diferente para los juveniles NS. También se puede apreciar que dos alelos del sistema Cj16, los alelos 144 y 188, se encuentran en los adultos pero no en los juveniles RF, lo que estaría indicando que los adultos portadores de esta variabilidad no se reprodujeron o sus crías no sobrevivieron y por esto no se encuentran representados en esa generación. Estos alelos se encuentran entre los que presentan frecuencias más bajas, y son estos alelos los que por deriva tienen mayor probabilidad de perderse en las poblaciones en cautiverio, sobretodo si no hay una contribución de todos los individuos a las siguientes generaciones. De esta manera, se puede presentar una pérdida significativa de la diversidad genética entre las generaciones (Hedrick, 2005).

La riqueza alélica promedio (Tabla 7) fue similar a la encontrada en otras especies de *Crocodylus* en los que también se han empleado primers heterólogos (Dever y Densmore, 2000; Weaver et al., 2008; Isberg et al., 2008), sin embargo, hay que tener en cuenta que este patrón de comparación no es el ideal por tratarse de otras especies con una historia demográfica diferente a la de *C. intermedius*. Por lo tanto, para establecer la cantidad de riqueza alélica de la población silvestre que se encuentra representada en la población *ex situ*, es necesario el estudio de poblaciones silvestres para poder realizar una comparación más adecuada.

La heterocigosidad esperada obtenida tanto en adultos como en juveniles RF y NS (Tabla 7) es similar a la reportada para poblaciones silvestres de otras especies del género *Crocodylus* (McVay et al., 2008; Isberg et al., 2004). Esto demuestra que con la cantidad de individuos adultos empleados para el establecimiento de la población *ex situ*, se está representando una parte importante de la variabilidad en términos de heterocigosidad que se encuentra presente en las poblaciones silvestres, ya que según Hedrick (2005) con un número de fundadores de entre 20 y 30 individuos se está capturando el 98% de la heterocigosidad. Sin embargo, no sucede lo mismo con la riqueza alélica pues para capturar una gran parte de esta se requiere un mayor número de individuos: entre 25 y 50 fundadores (Hedrick, 2005). Teniendo en cuenta esto y los valores similares de riqueza alélica y heterocigosidad esperada que tiene la población *ex situ* de *C. intermedius* con otras especies de cocodrilos, se podría pensar que esta representa en gran medida la población silvestre; sin embargo, para afirmar esto hay que tener en cuenta que estos patrones de comparación no son los ideales por tratarse de otras especies con una historia demográfica diferente a la de *C. intermedius*.

Por lo tanto, para establecer la magnitud de la variabilidad genética presente en la población *ex situ*, es necesario el estudio de poblaciones silvestres para realizar una comparación más adecuada. Una aproximación a esta comparación puede darse con los juveniles NS para los cuales se asumió que tenían un origen silvestre: como la heterocigosidad esperada entre adultos, juveniles RF y juveniles NS no tuvo diferencias significativas ($p=0,277$), podría inferirse que los adultos estarían representando la heterocigosidad de la población silvestre; y aunque la riqueza alélica tampoco haya presentado diferencias significativas ($p=0,463$) vale recalcar

Tabla 7. Riqueza alélica (A), Heterocigosidad observada (Ho), Heterocigosidad esperada (He) y valores p para Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE). NA: No Aplica.

Locus	Adultos (n=53)				Juveniles RF (n=89)				Juveniles NS (n=121)			
	A	Ho	He	HWE	A	Ho	He	HWE	A	Ho	He	HWE
Cj16	13	0,692	0,827	0,000	11	0,667	0,842	0,000	15	0,467	0,881	0,000
Cj18	4	0,500	0,722	0,000	4	0,375	0,722	0,000	4	0,24	0,72	0,000
Cj20	2	0,500	0,438	0,366	2	0,438	0,399	0,435	2	0,442	0,387	0,161
Cj35	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA
Cj119	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA
Cj131	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA	1	0,000	0,000	NA
CpP302	11	0,833	0,798	0,000	11	0,977	0,836	0,000	15	0,908	0,895	0,000
CpP305	5	0,528	0,691	0,000	5	0,562	0,719	0,000	5	0,492	0,762	0,000
CpP3216	2	0,529	0,389	0,003	2	0,483	0,443	0,475	2	0,471	0,44	0,536
Todos	4,444	0,398	0,429	0,008	4,222	0,389	0,440	0,000	5,111	0,336	0,454	0,000

que los juveniles NS son portadores de nuevos alelos lo que podría estar indicando que existe una variabilidad adicional en las poblaciones silvestres.

Los loci que se encontraron en equilibrio de Hardy-Weinberg fueron los menos polimórficos (Cj20 y CpP3216); los loci Cj16, Cj18 y CpP305 no se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg debido a una deficiencia de heterocigosidad observada lo que indica que hay una mayor frecuencia de homocigotos. En general, al tener en cuenta todos los loci, para los tres grupos hay una desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg por deficiencia de heterocigotos (Tabla 7). Entonces, en los adultos y juveniles NS, considerados ambos como representantes de la población silvestre, el exceso de homocigotos podría estar reflejando que en las poblaciones silvestres hay una condición de homocigosidad: debido a la ausencia de un muestreo estructurado, en el cual se fueron acogiendo individuos al azar con diversos orígenes, es poco probable que se colecten en su mayoría genotipos homocigotos a menos que estos tengan una alta frecuencia. De esta forma, es posible que en general la deficiencia de heterocigotos se deba a un reflejo de endogamia en la población silvestre.

En los adultos, se encontraron grandes diferencias en las frecuencias alélicas en un mismo sistema, con un alelo predominante cuya frecuencia se destaca entre los demás, como sucede con los sistemas Cj16, CpP302 y CpP305 (Figura 1) Esto puede ser evidencia de la falta de muestreo en el proceso de la fundación de la población en cautiverio, en el cual puede quedar por casualidad una alta y una baja frecuencia de alelos particulares (Hedrick, 2005).

Entre adultos y juveniles RF hubo un cambio en las frecuencias alélicas, especialmente para los loci más polimórficos: en el sistema CpP302 el alelo 178 disminuyó considerablemente su frecuencia en los juveniles RF con respecto a los adultos, y los alelos 170, 184 y 188 aumentaron considerablemente su representación en los juveniles con respecto a los adultos. Algo similar ocurrió con el sistema Cj16 en el cual los alelos 140, 160 y 164 tienen una mayor frecuencia en los juveniles RF mientras que los alelos 142 y 166 tienen una frecuencia mucho menor en comparación con los adultos; incluso algunos alelos como el 144 y 188 no se encontraron en los juveniles RF (Figura 1).

Este cambio en las frecuencias alélicas entre estas dos generaciones se puede ser causado por deriva genética, en la cual los alelos transmitidos de padres a hijos son solo una muestra de la variación existente en los adultos (Hedrick, 2005). De esta forma, por azar, algunos alelos no pasan a la descendencia, mientras otros incrementan o disminuyen en frecuencia (Hedrick, 2005), como se aprecia entre los adultos y los juveniles RF. Por consiguiente, este fenómeno debe

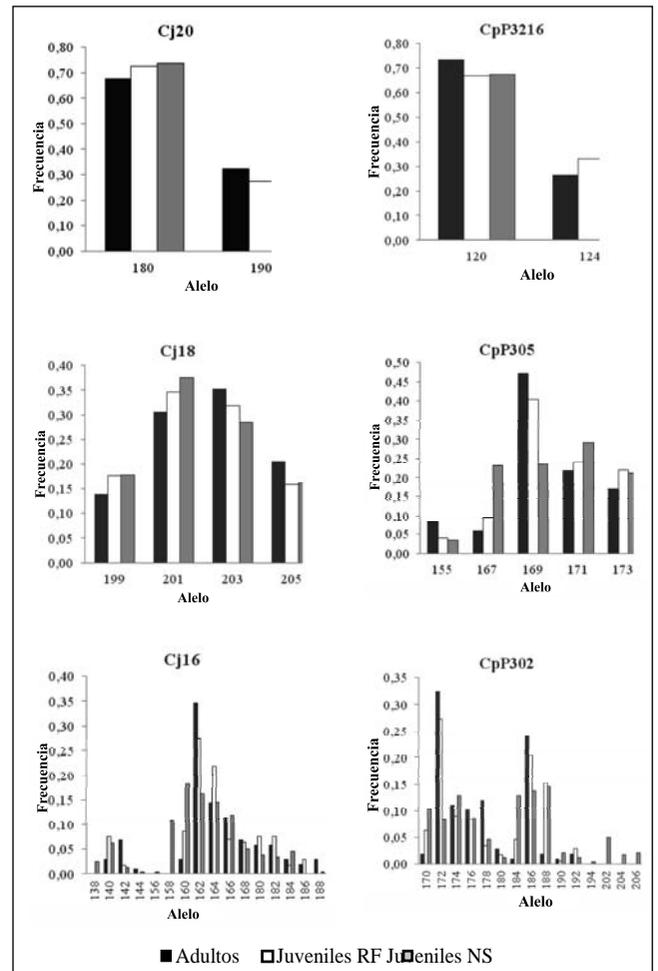


Figura 1. Distribución de las frecuencias alélicas en los loci Cj20, CpP3216, Cj18, CpP305, Cj16 y CpP302 en adultos, juveniles RF y juveniles NS presentes en la EBTRF.

estar relacionado con las diferencias en la reproducción de los adultos como se aprecia en las Tablas 9 y 10, en la que las hembras con identificación EBTRF 125, 130 y 153 y los machos con identificación EBTRF 137, 139 y 149 son los padres más probables para un mayor número de juveniles, mientras que las hembras con identificación EBTRF 129, 148, 158 y 388 y los machos con identificación EBTRF 127, 131, 141, 159 y 216 no son padres potenciales de ningún juvenil. Cabe resaltar que aunque la deriva genética actúa sobre todos los loci, puede resultar difícil apreciar su efecto debido a las diferencias que pueden presentarse entre los loci, como el número de alelos y su frecuencia (Frankham et al., 2002); esto explicaría por qué en los loci menos polimórficos no hubo cambios notorios en las frecuencias alélicas.

Uno de los objetivos de un programa de reproducción en cautiverio es evitar que la población *ex situ* se diferencie de la silvestre. En el presente estudio se determinó la presencia de diferenciación poblacional entre los dos grupos de juveniles dado su origen diferente, encontrándose que entre los dos grupos existe estructura poblacional leve según la escala de Wright: $F_{st}=0,0277$ ($p<0,05$) y $R_{st}=0,1771$ ($p<0,05$), la cual se debe básicamente a la presencia de alelos exclusivos de cada grupo. La presencia de alelos nuevos en los juveniles NS indica que existe variabilidad adicional en el medio silvestre que no fue capturada con los individuos adultos; esto demuestra que en la medida de lo posible, también es necesaria la inclusión de individuos del medio silvestre para evitar la pérdida de diversidad y la consiguiente diferenciación poblacional entre la población en cautiverio y la silvestre, lo que puede perjudicar a los individuos que se reintroduzcan al medio natural.

3.3 Establecimiento de cruces

Los cruces propuestos están diseñados para evitar la endogamia ya que los individuos involucrados se seleccionaron con base a un coeficiente de relación genética de cero, lo que indica que los individuos no comparten alelos y por lo tanto la descendencia que generarán será heterocigota; la heterocigosidad es importante para la sobrevivencia inmediata de los individuos de la población (Allendorf, 1986). Los cruces propuestos involucran a todos los individuos adultos y a los 60 juveniles (incluyendo juveniles RF y NS) cuyo sexo se conoce. Se debe tener en cuenta que en la medida de lo posible se debe procurar que todos los individuos se reproduzcan para evitar pérdida o fijación de alelos y garantizar que la población siga conservando la variabilidad genética en términos de riqueza alélica con la cual se inició. Sin embargo, en el momento de llevar a cabo a la práctica los cruces, hay que

Tabla 8. Machos adultos con identificación EBTRF y hembras adultas con identificación EBTRF entre los cuales podrían llevarse a cabo los cruces. Esta selección se realizó basándose en un coeficiente de relación genética igual a cero ($r=0$).

Identificación EBTRF Macho adulto	Identificación EBTRF Hembra adulta
122	124, 126,130,133,144,146, 147,148,150,151,152, 153,155,158,160,386,390,391,392
127	125,129,130,133,144,146,147,148,150,151, 152,153,155,158,386,387,388,390,391,392
128	126,130,144,146,147,148,150, 151,152,155,158,160,384,386,387,390,391
131	123,125,126,129,130, 152,158,160
132	123,125,126,129,144,146,148, 151,152,158,160,386
135	123,124,125,126,130,133,144,147, 151,152,153,155,158,160,161,386,388,390,392
136	123,126,129,146,148,150, 151,152,158,160,161,384
137	123,124,125,126,129,130,133,146,147, 150,152,153,158,160,161,384,392
139	123,126,129,130,146,147
140	124,125,126,129,130,146,147,150, 153,155,160,388,391,392
141	123,124,125,126,129,130,133, 153,155,158,160,386,387,388,390,391,392
142	123,124,125,126,129,130,146,147,150, 153,155,160,384,388,392
143	124,125,126,129,130,133, 153,155,160
145	123,124,125,126,129,130,133,144,146,147,148,150,151,152,153,155,158,160,161,384,387,388,390,391,392
149	126,129,130,160
154	124,125,126,129,146,147,148,150,151, 152,158,384,386,387,388,390,391,392
156	124,125,126,129,146,147,148,150,151, 152,158,386,387,388,390,391,392
157	126,129,146,147,148,150,151,152,158,160,161,384
159	123,124,125,126,133,144,146,147,148,150,151,152,153,155,158,160,161,384,386,387,388,390,391,392
162	123,124,125,126,129,133,144,146,147,148,150,151,152,153,155,158,160,161,386,387,388,390,391,392
163	123,124,125,144,146,147,148,150,151,152,158,160,161,384,386,387,388,390,391,392
214	123,124,125,126,129,130,133,146,151,153,155,158,160,161
215	123,124,125,126,129,130,133,150,152,153,155,160,161,387,388,390,391,392
216	146,147,150,151,152,153,155,158,160,161,386,392
217	123,124,125,126,129,130,133,146,147,150,151,153,155,158,160,161,384
385	124,125,126,129,144,146,147,148,150,151,152,155,158,160,161,386,388,390,392
389	126,129,146,158,161

Tabla 9. Machos juveniles con identificación EBTRF y hembras juveniles con identificación EBTRF entre los cuales podrían llevarse a cabo los cruces. Esta selección se realizó basándose en un coeficiente de relación genética igual a cero ($r=0$). No se incluyen los individuos cuyo sexo se desconoce.

Identificación EBTRF Macho juvenil	Identificación EBTRF Hembra juvenil
175	164, 166, 168, 169, 171, 172, 174, 189, 194, 196, 202,209, 220, 222, 223, 224, 227, 228, 230, 231, 232
176	164, 166, 167, 168, 170, 171, 172, 173, 174,196, 203, 220, 222, 224, 225, 226, 227, 228, 230, 232
177	164, 165, 166, 167, 168, 170, 172, 173, 174, 196, 203,220, 222, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230
178	164, 166, 167, 168, 170, 172, 173, 174, 196, 202, 203,220, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 232
179	164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 172, 173, 174
180	164, 165, 167, 168, 169, 170, 173, 174, 202, 203, 209, 221, 223, 224, 225, 226, 231
181	164, 165, 167, 168, 169, 171, 174, 189, 194, 196, 202,203, 209, 211, 221, 223, 224, 225, 226, 227, 230, 231
182	164, 166, 167, 168, 169, 173, 174, 202, 203, 209,221, 225, 226, 231, 232
183	164, 165, 167, 168, 169, 170, 173, 174, 202, 203,223, 224, 225, 226, 231, 232
184	164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 173, 174, 202, 203,221, 223, 224, 225, 226, 231, 232
185	164, 166, 167, 168, 169, 170, 173, 174, 194, 196, 202, 203,211, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 231
186	164, 165, 167, 168, 170, 173, 174, 194, 196, 202, 203, 209
187	164, 165, 167, 168, 169, 170, 172, 173, 174, 189, 194, 196,202, 203, 209, 222, 223, 224, 225, 226, 231
188	164, 165, 167, 168, 170, 172, 173, 174, 196, 202, 203,209, 220, 222, 223, 224, 225, 226, 232
190	164, 166, 167, 168, 170, 171, 173, 203,220, 222, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 232
191	164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174,203, 220, 222, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 232
192	164, 165, 166, 167, 168, 170, 171, 173, 203, 220,222, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 232
193	165, 166, 167, 168, 170, 173, 203, 220, 222, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 232
195	165, 166, 167, 170, 173, 189, 194, 196, 202, 203, 209, 211, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 231
197	164, 166, 168, 169, 171, 172, 189, 194, 209,221, 222, 223, 227, 228, 229
198	166, 168, 169, 171, 202, 220, 221, 222,223, 224, 227, 228, 229, 230, 231, 232
199	164, 165, 166, 168, 169, 170, 171, 174, 189, 194,209, 220, 221, 223, 227, 228, 229
200	164, 166, 168, 169, 171, 172, 189, 194, 209, 211, 220,221, 222, 223, 227, 228, 229, 230, 232
201	164, 165, 166, 168, 170, 171, 172, 173, 174,220, 222, 225, 226, 227, 228, 229
204	164, 166, 168, 169, 171, 172, 194, 202, 209,220, 221, 222, 223, 224, 227, 229, 230, 231, 232
205	164, 165, 166, 168, 169, 171, 172, 174, 209, 221, 222, 223, 227, 228, 229
206	164, 165, 166, 168, 169, 174, 189, 194, 209,221, 223, 227, 228, 229, 232
207	164, 166, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174,221, 222, 228, 231
208	164, 165, 166, 168, 169, 170, 171, 172, 173,174, 189, 194, 209, 211, 221, 222, 223
210	164, 167, 168, 169, 171, 174, 194, 202, 220, 222,224, 227, 229, 230, 231, 232
212	164, 165, 166, 168, 171, 172, 174, 209, 220, 222, 227, 229, 230, 232

tener en cuenta que factores como la edad de los individuos y el estado de salud pueden obstaculizar el proceso reproductivo; por esta razón, se presenta un amplio espectro de cruces posibles entre un individuo con otros del sexo opuesto, lo que ayuda a sobrepasar los obstáculos que se puedan presentar en un determinado cruce por el estado de un individuo.

4. Conclusiones

La mayoría de los primers provenientes de las especies *C. johnstoni* y *C. porosus* ensayados presentaron amplificación en *C. intermedius*, lo que permite deducir que entre las es-

pecies de este género las regiones de unión al primer están conservadas; esto es útil ya que permite la estimación de parámetros genético poblacionales para una especie como *C. intermedius* para la que no se han aislado microsatélites.

La tendencia de unos cuantos adultos a ser los padres más probables de un mayor número de juveniles RF es probablemente un reflejo de las diferencias en la contribución a la siguiente generación por parte de los adultos; no obstante, es necesario el uso de un mayor número de marcadores polimórficos para hacer la determinación del parentesco más confiable y precisa.

La riqueza alélica y la heterocigosidad esperada son similares a las encontradas en otras especies del género *Crocodylus*; esto sugiere que la población *ex situ* de *C. intermedius* posee una variabilidad valiosa que le brinda un gran potencial genético, aunque para afirmar esto es necesario el estudio genético de las poblaciones silvestres.

El hecho de no haber encontrado en los juveniles RF dos alelos presentes en los adultos, sugiere que es necesario un manejo adecuado de los cruces para evitar a largo plazo una pérdida sustancial de la riqueza alélica. Además, en las poblaciones silvestres puede haber nuevas fuentes de riqueza alélica, como lo demuestra el hecho de haber encontrado juveniles con alelos nuevos no presentes en los adultos, lo que indica que la población en cautiverio posiblemente no está capturando toda la variabilidad genética de la población silvestre. Adicionalmente, se debe tener en cuenta que ya que los juveniles NS provienen de nidadas silvestres, la presencia de una ligera estructura con los juveniles RF demuestra que si no se da un manejo adecuado a la población en cautiverio, en un futuro puede presentarse una diferenciación con respecto a las poblaciones del medio silvestre.

El exceso de homocigotos encontrado tanto en los adultos como en los juveniles NS, ambos considerados de origen silvestre, podría estar reflejando un exceso de homocigotos en el medio silvestre y por lo tanto una posible endogamia. Sin embargo, para afirmar esto, es necesario el estudio genético de las poblaciones silvestres de *C. intermedius* para determinar cuánta variabilidad se encuentra representada en la población en cautiverio; además, también es necesario para determinar el origen silvestre de la población en cautiverio y evitar el cruce de individuos de poblaciones estructuradas que pueda llevar a una depresión por exogamia o a un repoblamiento en el sitio incorrecto, lo que podría generar grandes dificultades en la sobrevivencia de los individuos al ser devueltos a su medio natural.

5. Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia, al Departamento de Biología, Laboratorio de Conservación Genética, por permitir el desarrollo del presente trabajo. A CORMACARENA, por la financiación del presente trabajo y a María Cristina Ardila Robayo, directora de la Estación de Biología Tropical Roberto Franco, por la recolección de las muestras de tejido y facilitar los datos relacionados con el sexo, estado de desarrollo de los individuos y el sistema de identificación de individuos manejado por la EBTRF.

Bibliografía

- Ardila-Robayo, M.C., Martínez-Barreto, W., Suárez-Daza, R.M., Moreno-Torres, C.A.** 2010. La Estación Roberto Franco (EBTRF) y el Cocodrilo del Orinoco en Colombia: contribución a su biología y conservación. *Rev. Lat. Cons.* **1**(2): 120 - 130
- Allendorf, F.** 1986. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Bio.* **5**:181-190
- Blouin, M.S.** 2003. DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends Ecol Evol.* **18**:503-511
- Dever, J.A., Densmore, L.D.** Microsatellites in Morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) and their Utility in Addressing Crocodylian Population Genetics Questions. 2000. *J Herpetol.* **35**(3):541-544
- FitzSimmons, N., Tanksley, S., Forstner, M.R., Louis, E.E., Daghli, R., Gratten, J., Davis, S.** 2000. Microsatellite markers for *Crocodylus*: new genetic tools for population genetics, mating system studies and forensics. En Grigg, G., Seebacher, F., Franklin, C.E.. *Crocodylian Biology and Evolution*. Surry Beatty and Sons, Chipping Norton. New South Wales, Australia.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A.** 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press. Cambridge. United Kingdom.
- Frankham, R.** Genetics and Conservation Biology. 2003. *C.R. Biologies.* **326**:S22-S29.
- Frasier, T.R.** 2008. STORM: software for testing hypotheses of relatedness and mating patterns. *Mol Ecol Resour.* **8**:1263-1266.
- Goudet, J.** 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>
- Haig, S.M.** 1998. Molecular contributions to conservation. *Ecology.* **79**(2): 413-425.
- Hedrick, P.** 2005. *Genetics of Populations*. Tercera edición. Jones and Bartlett Publishers. Inc. United States of America.
- Isberg, S.R., Chen, Y., Barker, G., Moran, C.** 2004. Analysis of Microsatellites and Parentage Testing in Saltwater Crocodiles. *J Hered.* **95**(5):445-449
- Kalinowski, S.T., Taper, M.L., Marshall, T.C.** 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* **16**:1099-1006.
- Landweber, L.F., Dobson, A.P.** 1999. *Genetics and the Extinction of species: DNA and the conservation of biodiversity*. Princeton University Press. Princeton, United Kingdom.
- McVay, J., Rodríguez, D., Rainwater, T.R., Dever, J., Platt, S., McMurry, S., et al.** 2008. Evidence of Multiple Paternity in Morelet's Crocodile (*Crocodylus moreletii*) in Belize, CA, Inferred from Microsatellite Markers. *J Exp Zool.* **309A**:649-660
- Miles, L.G., Lance, S.L., Isberg, S.R., Moran, C., Glenn, T.C.** 2009. Cross-species amplification of microsatellites in crocodylians: assessment and applications for the future. *Conserv Genet.* **10**(4):935-954
- Ministerio del Medio Ambiente, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad Nacional de Colombia.** 2002. Programa Nacional para la Conservación del Caimán Llanero *Crocodylus intermedius*. Bogotá.
- Peakall, R., Smouse, P.E.** 2006. GENALEX 6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. *Mol Ecol Notes.* **6**:288-295

- Queller, D.C., Goodnight, F.C.** 1989. Estimating Relatedness Using Genetic Markers. *Evolution*. **43**:258-275.
- Ramírez-Perilla, J.** 2000. Caimán llanero o cocodrilo del Orinoco (*Crocodylus intermedius*): Conservación y conocimiento público en la Orinoquía colombiana. *Rev. Zoo Divulgación*. **2**(1). Villavicencio, Colombia.
- Raymond, M., Rousset, F.** 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Heredity*. **86**:248-249.
- Ruokonen, M., Andersson, A.C., Tegelström, H.** 2007. Using historical captive stocks in conservation. The case of the Lesser white-fronted goose. *Conserv Genet*. **8**:197-207.
- Russello, M.A., Amato, G.** 2004. *Ex situ* population management in the absence of pedigree information. *Mol Ecol* **13**:2829-2840.
- Selkoe, K.A., Toonen, R.J.** 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecol Lett*. **9**:615-629.
- Tzika, A.C., Remy, C., Gibson, R., Milinkovitch, M.C.** 2008. Molecular genetic analysis of a captive-breeding program: the vulnerable endemic Jamaican yellow boa. *Conserv Genet*. **10**(1): 69-77.
- Weaver, J.P., Rodríguez, D., Venegas-anaya, M., Cedeño-vásquez, J.R., Forstner, M., Densmore, L.** 2008. Genetic Characterization of Captive Cuban Crocodiles (*Crocodylus rhombifer*) and Evidence of Hybridization with the American Crocodile (*Crocodylus acutus*). *J. Exp. Zool.* **309A**:649-660.

GEOLOGÍA**GEOLOGÍA ESTRUCTURAL Y ESTRATIGRAFÍA DEL ÁREA MAJAYURA (GUAJIRA)****Carlos A. Vargas***, **Luis A. Montes***, **Carlos Ortega******RESUMEN**

Vargas C.A., L. A. Montes, C. Ortega: Geología estructural y estratigrafía del área Majayura (Guajira). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 385-398, 2012. ISSN 0370-3908.

Han sido migradas en profundidad tres líneas sísmicas pre-apiladas en tiempo del programa Majayura-72, en busca de mejorar la coherencia y claridad de reflectores asociadas a las formaciones Cretácicas y Neógenas en el área Majayura, cuenca Baja Guajira. El amarre de las secciones con base en sismogramas sintéticos, coraciones y registros de los pozos Los Manantiales-1, Maicao-1, Guaitapa-1 y Saure-1, permitió realizar una interpretación secuencial con el fin de reconocer las unidades y ambientes de depósito en este sector de la cuenca.

Ciclos de alta y media frecuencia asociadas al aumento y disminución del nivel base, sugieren al menos dos sucesiones principales. La sucesión Cretácica, con tres secuencias: una secuencia inferior, correspondiente a un ambiente continental; una secuencia intermedia relacionada con un ambiente de plataforma externa a batial. Y una secuencia superior relacionada con un ambiente de plataforma media a externa y limitada al tope por la discordancia a la base del Neógeno. Para la sucesión Neógena, se interpreta un primer ciclo de subida de la relación acomodación-suministro (A/S) que representa una secuencia transgresiva (Mioceno Superior), y se correlaciona con la Formación Jimol. Para el Plioceno (Formación Castilletes) se definen dos secuencias estratigráficas que representan disminución de la relación A/S, correspondiente a un evento regresivo con marcados cambios eustáticos.

Palabras clave: Majayura, Cuenca Baja Guajira, Migración en Profundidad, Análisis de Secuencias Estratigráficas.

ABSTRACT

There were migrated in depth three time pre-stack seismic lines of the Majayura-72 program in order to improve coherence and definition of reflectors associated to the Cretaceous and Neogene formations of the Majayura's area, Lower Guajira basin. Seismic sections were tied with synthetic seismograms, cores and records of the Los Manantiales-1, Maicao-1, Guaitapa-1 y Saure-1 wells, for making sequential interpretation in order to define geologic units and paleo-environments in this area of the basin.

* Universidad Nacional de Colombia-Departamento de Geociencias, Bogotá-Colombia. Grupo de Investigación en Geofísica. E-mail: cavargasj@unal.edu.co, lamontesv@unal.edu.co

** Gerencia de Exploración Nacional, Ecopetrol, Bogotá, Colombia. Email: carlosa.ortega@ecopetrol.com.co

Cycles of high and low frequency, associated to advance and retreat of the base line, suggest at least two main sequences. The Cretaceous sequence, with three sub-sequences: a lower sub-sequence, corresponding to a continental environment; a middle sequence related with an extern to bathyal shelf. And an upper sequence associated with a medium to extern shelf and bounded in the top by discordance in the Neogene base. Into the Neogene sequence was interpreted a first cycle linked with a rise of the ration accommodation – supplies (A/S) that represents a transgressive sequence (Upper Miocene), and it is correlated with the Jimol formation. Into the Pliocene sequence (Castilletes formation) were defined two subsequences that represent a decrease of the A/S ratio, corresponding to regressive sequences with strong eustatic changes.

Key words: Majayura, Lower Guajira basin, Depth Migration, Sequential Stratigraphy.

1. Introducción

El área de Majayura se sitúa al norte de la Falla de Oca y la Serranía de Perijá, aproximadamente entre las coordenadas 1°185.000-1°205.000E y 1°720.000-1°740.000N (Figura 1). Su historia es compartida con la sub-cuenca de la Baja Guajira, la cual se encuentra limitada al norte con la Falla de Cuiza que la separa de la sub-cuenca de la Alta Guajira; al sur por la Falla de Oca, que la separa de la Cuenca Cesar-Ranchería y la Serranía de Perijá; y al occidente por la Sierra Nevada de Santa Marta. Su geología a través del Cenozoico ha sido testigo del fallamiento de rumbo asociado a los eventos tectónicos que ocurrieron desde inicios del Neógeno en el norte de Colombia.

Debido al interés exploratorio que representa esta área, principalmente por su cercanía a grandes yacimientos en la Cuenca de Maracaibo y al potencial gasífero probado en importantes estructuras como la de los Campos Chuchupa y Ballenas, se presenta en este trabajo un análisis estratigráfico y estructural basado en varias secciones sísmicas reprocesadas y un análisis secuencial basado en datos de pozos perforados en la zona.



Figura 1. Ubicación del proyecto Majayura-72 en la Cuenca de la Guajira.

Aunque los resultados reportados en este trabajo deben ser asumidos en el marco de una interpretación geológica preliminar, a lo largo del trabajo será expuesta toda la evidencia estratigráfica que sugiere secuencias con alta ciclicidad, las cuales permiten identificar acumulación y preservación de facies arenosas y arcillosas depositadas en ambientes de plataforma media a externa (ocasionalmente batial), y que parecen repetirse en toda la zona.

2. Marco geológico y estructural

En la Cuenca de la Guajira se reportan rocas ígneo-metamórficas del basamento las cuales se consideran de edad Precámbrica - Paleozoica, sin existir evidencia fósil ni datación que soporte esta idea (Rollins, 1960). En superficie han sido reportadas y estudiadas en las serranías de Jarara, Macuira y Cocinas, variando en composición en cada localidad. La sucesión estratigráfica reconocida es incompleta y su registro va desde el Triásico al Cuaternario (Figura 2). En general las condiciones y ambientes de depositación de las unidades geológicas Mesozoicas y Cenozoicas son muy similares, en su mayoría marinas someras a continentales en facies proximales. La geometría de la cuenca se ve afectada principalmente en el Cenozoico debido a fenómenos orogénicos que permitieron el levantamiento de las serranías de Cocinas, Jarara y Macuira. La Orogenia Andina y el desplazamiento dextral y vertical de las fallas de Oca y Cuiza hacia el Mioceno, explican que unidades Cretácicas y del basamento se pongan en contacto con rocas del Mioceno Superior.

Se describe a continuación la estratigrafía regional de la cuenca de la Guajira con el fin de establecer un referente evolutivo que será útil durante la interpretación de los datos sísmicos y de pozo abordados en este trabajo.

2.1 Estratigrafía

Basamento Indiferenciado

Al noroeste de la Serranía de Jarara se presenta intercalaciones de pizarras, filitas, lutitas silíceas y micáceas de colores

**CUENCA DE LA GUAJIRA
COLUMNA ESTRATIGRÁFICA GENERALIZADA**

PERIODO	ÉPOCA	ÍGNEAS	METAMÓRFICAS	SEDIMENTARIAS	ESPESOR (M)	
Q	HOLOCENO					
	PLEISTOCENO					
TERCIARIO	PLIOCENO			Fm. Galinas		
	MIOCENO			Fm. Castillete	592	
	OLIGOCENO			Fm. Jimoí	940	
				Fm. Uitpa	342	
	EOCENO	Cuarzodiorita de Peruabí Tcp		Fm. Siamana	302	
	PALEOCENO	Granitos de Jarara UK (?)		Fm. Macarao	>253	
CRETÁCICO	MAAST		Fm. Carpintero			
	CAMP	Serpentinitas	Fm. Jarara		Fm. Guacalamai	>600
				Fm. Epana		
	SAN					
	CON					
	TUR	Gabro			Fm. La Luna	79-130
	CEN				Fm. Maraca	
	ALB		Fm. Paraunkren Ipenarubo		Fm. Cogollo Inferior	>700
	APT					
	BARR				Fm. Yunuma	
	HAU	Riolita Ipapure Kiv	Metamorfitas de alex		Fm. Moína	50-350
	VAL				Fm. Palanz	400-1300
	BERR				Fm. Ipapure	70
JURÁSICO	SUPERIOR			Fm. Jipi	50-200	
	MEDIO			Fm. Chinapo	564-1177	
	INFERIOR			Fm. Caju	920	
TRIÁSICO	SUPERIOR			Fm. Cheterbur	1265	
	MEDIO	Pegmatitas		Fm. Uitpana	263	
				Fm. La Quinta		

Adaptado del mapa de terrenos geológicos de Colombia. Etayo, et. al. 1986
 Mapa geológicos de la Península de La Guajira 1972
 Preparado por Víctor Ramírez

Figura 2. Columna estratigráfica de Cuenca de la Guajira (Rubio y Ramirez, 2000).

gris oscuro a negro, también se presentan algunas calizas cristalinas sin contenido fosilífero que se disponen discordantemente sobre rocas metamórficas. Intrusivos graníticos han sido reportados en la Serranía de Macuira, compuestos por ortoclasas ligeramente coloreados y en contacto con el complejo metamórfico; en la Serranía de Jarara el cuerpo ígneo observado corresponde a una diorita hornbléndica cristalina que intruye esquistos micáceos y pizarras de color gris; y en la Serranía de Cocinas y el Cerro Julanal, se observa un granito de ortoclasa de color rosado, que también se presenta intruyendo el complejo metamórfico.

Formación La Quinta

Definida originalmente *Kündig* (1938) en Rollins (1960) como una formación de edad Triásica Superior (Carniano-Raethiano), la cual está constituida por capas rojas de conglomerados arcóscicos masivos, oscuros, areniscas rojizas e intercalaciones de arcillolitas, lutitas y areniscas delgadas. En menor proporción se observan intercalaciones de calizas grises, intercalados con areniscas y lutitas. Las calizas contienen restos de bivalvos. Las areniscas están compuestas por granos de cuarzo grueso a fino y feldespato, de buena selección principalmente al tope de la sucesión, presenta estratificación cruzada en artesa, y están intercaladas con limolitas. Intercalaciones de lutitas y arcillolitas se presentan en casi toda la unidad a excepción de la parte inferior.

Formación Cojoro (Fm. Uitpana)

De acuerdo a Rollins (1960) se trata de una formación de edad Triásica Superior a Jurásica Inferior que consiste de areniscas cuarzosas de grano muy grueso a fino, limpias, de colores gris a blanco, con estratificación masiva a cruzada, bien cementada, e intercalaciones con niveles de areniscas conglomeráticas cuarzosas de cantos subangulares a subredondeados. A la base de la unidad se observan niveles calcáreos, algunos conglomeráticos de cantos subangulares de color gris oscuro y algunas calizas cristalinas.

Formación Cheterlo

Rollins (1960) la define como una formación de edad Jurásica Inferior (Hettangiano-Toarciano), la cual consiste de cuarzoarenitas de color gris a gris verdoso, grano muy fino a fino, con capas cuyos espesores varían entre 10 cm y 30 cm hacia la parte superior (30%-40% areniscas), e intercalaciones con lutitas limosas y limolitas arcillosas micáceas y ligeramente carbonáceos; hacia la parte inferior arcillolitas verdes a rojas oscuras, intercaladas con areniscas en menor proporción (20%).

Formación Caju

Rollins (1960) señala que la Formación Caju tiene una edad que oscila entre Jurásico Medio a Jurásico Superior. Se trata

de una formación constituida por lutitas grises que alteran a un color oliva opaco, micáceos y limosos que presentan concreciones hacia la parte inferior de la sucesión con amonitas pobremente preservadas, intercalaciones con limolitas y delgadas capas de areniscas y calizas. Las areniscas son de composición cuarcítica de grano fino y capas muy delgadas que se presentan principalmente en la parte superior de la unidad. Hacia la parte inferior de la formación se observan delgadas capas de calcárenitas y algunas calizas dolomíticas altamente fracturadas y hacia la parte superior se presenta contenido de fósiles ostreoides.

Formación Pachepa (Fm. Chinapa)

Descrita por Rollins (1960) como una formación de Jurásico Medio (pre-Kimmeridgiano?), la cual está compuesta por areniscas arcóscicas de grano grueso a medio, localmente grano fino en la parte inferior de la sección, con presencia de micas y matriz arcillosa. Las capas son de espesores superiores a 10 cm. Presenta intercalaciones de capas de conglomerados con cantos de granito subangulares a subredondeados, así como rocas metamórficas y bloques retrabajados. Hacia la parte inferior de la sucesión las areniscas se presentan intercaladas con delgadas capas de lutitas limosas y calizas dolomíticas de colores café amarillento.

Formación Jipi (Incluye El Shale de Cuiza)

En su descripción Rollins (1960) hace referencia a esta formación como de edad Jurásico Superior (*Kimmeridgiano a Portlandiano*), la cual consiste de delgadas capas de lutita micáceas, limosas, de colores gris oscuro a negro, localmente carbonosas, intercaladas con areniscas calcáreas de capas delgadas hacia la parte inferior y media y limolitas hacia la parte superior. También se presentan capas de dolomitas, calizas arenosas y biohermos bien desarrollados en la parte superior de la unidad. Las dolomitas por lo general están presentes en los niveles de lutita y se observan fracturadas y recementadas.

La riqueza bioestratigráfica de micro y macro fauna asociada a esta formación, y colectada por autores como *Bürgl, Renz* y *Rollins* y estudiada por *G.H. Fraunfelner* y *J.A. Frangertrom* (Rollins, 1960) permite el reconocimiento de un ambiente deposicional marino somero.

Formación Río Negro (Fm. Palanz – Fm. Ipapure)

Se trata de una formación de edad Berriasiano a Valangiano (Rollins, 1960), la cual presenta hacia la base niveles de cuarzoarenitas de grano grueso y hacia la parte superior areniscas cuarzosas localmente arcóscicas, areniscas conglomeráticas y conglomerados arcóscicos de color café rojizo. Igualmente, presenta Intercaladas algunas capas delgadas de

arcillolitas y calizas. Hacia el este las areniscas inferiores se pinchan contra el basamento y cambia lateralmente a calizas arrecifales que corresponden al Miembro Cuiza y las areniscas y conglomerados superiores parecen cambiar lateralmente a calizas no cristalinas. Los depósitos arrecifales parecen interdigitarse con calcarenitas, arcillolitas calcáreas y lutitas calcáreas.

Ambientalmente es variable según los depósitos estudiados en varias localidades, pero se asume como una unidad depositada en ambientes continentales a marinos someros, con cambios de facies que muestran el desarrollo de varios subambientes.

Formación Yuruma (Grupo Yuruma)

Se trata de una unidad de edad Valanginiano-Barremiano (Renz, 1956), compuesta por calizas masivas en gran proporción y lutitas calcáreas, margas y areniscas calcáreas. A la base de la unidad se presentan calizas intercaladas con lutita calcárea tipo marga, calizas margosas y calizas masivas en la parte media de la sucesión, constituyendo lo que se ha denominado Yuruma Inferior o Formación Moína. Estas calizas son densas, masivas y resistentes de color gris y negro, con niveles fosilíferos.

El nivel superior o Formación Yuruma superior está caracterizado a la base por una sucesión de lutitas grises a negras en capas delgadas intercaladas con margas y hacia el tope calizas masivas de color gris oscuro, textura fina, muy resistentes, y fosilíferas con abundantes restos de conchas finas. Localmente presenta niveles de cuarzoarenitas de granos gruesos. Hacia la parte más superior en el contacto con la unidad suprayacente se encuentra abundante fauna exogyras y ostreoides. El ambiente de depósito para esta unidad es considerado como marino somero con variaciones laterales y verticales que permiten el reconocimiento de varios subambientes.

Grupo Cogollo

El Grupo Cogollo fue definido originalmente como Aptiano – Cenomaniano por Garner (1926) en Rollins (1960). Presenta una unidad informal Cogollo Inferior que consiste de lutitas limosas en capas muy delgadas, calcáreas y fosilíferas que expelen un ligero olor a petróleo, intercaladas con calizas limosas de color negro a café oscuro, con estratificación plana, en capas que varían de 12 cm a 30 cm de espesor presentando laminaciones hacia la parte superior de la sucesión. Estas presentan finas laminaciones de limolitas y son altamente fosilíferas.

La Unidad informal Cogollo Superior (Formación Maraca) está compuesto por calizas masivas de color gris a gris

azuloso, textura microcristalina a cristalina muy gruesa, fosilíferas, intercaladas con *lutita* calcárea. Abundante fauna colectada e identificada por varios autores (Sutton, 1948; Renz, 1956; Rollins 1960) permiten determinar con buena precisión la edad para esta unidad.

Formación La Luna

De acuerdo a Garner (1926) en Rollins (1960) se trata de una formación de edad Cenomaniano-Turoniano que contiene en la base *cherts* negros finamente estratificados e intercalados con delgadas capas de calizas de color negro, con abundante contenido de foraminíferos, presencia de nódulos intraestratificados, alto a moderado contenido de pirita y aceite. El ambiente de depositación sugerido por Rollins es probablemente en una cuenca restringida, con poca circulación de fluidos y condiciones reductoras.

Formación Colón (Fm. Guaralaimai)

Liddle (1928) en Rollins (1960) la define como un conjunto de calizas cristalinas de edad Campaniano, las cuales presentan color negro, y en ocasiones se presentan arcillosas, limosas y arenosas, dispuestas en capas delgadas y con fuerte olor a aceite, intercaladas con lutitas calcáreas negras de láminas delgadas que conforman el 40% de la unidad. La Formación Colón está constituida en otras cuencas en su mayor parte por lutitas, y es correlacionada con las facies Santa Rosa (Cuenca de Maracaibo) en su mayor parte calcárea. El ambiente de depósito sugerido corresponde a condiciones clásticas marinas superficiales.

Formación Macarao

De acuerdo a Rollins (1960), se trata de una formación de edad Eoceno Superior que consiste de areniscas glauconíticas de color verde-café, de grano fino, en capas delgadas, estratificación en artesa, intercaladas con arcillolitas de color gris claro, con contenido de selenio, ligeramente carbonáceas y calizas masivas fosilíferas hacia la parte superior de la sucesión.

El ambiente de depositación para esta unidad es marino somero en condiciones de bahía abierta, en el cual las calizas se depositan en sub-ambientes arrecifales de bancos de conchas, y las areniscas y arcillolitas en sub-ambientes tipo “lagoon” conformados por barreras arrecifales detrás de la línea de costa.

Formación Siamana (Fm. Sillamana)

Según Rollins (1960) se trata de una unidad Oligoceno Superior a Mioceno Inferior, la cual se encuentra compuesta por lutitas y arcillas limosas de color gris a café oscuro, presen-

tan contenidos de selenio y dentro de sus laminas se observan algunos lentes de areniscas de grano fino, intercalados con areniscas calcáreas de color canela a café, grano fino, fosilíferas y localmente arcillosas; se presentan dispuestas en capas delgadas. En menor proporción se encuentran capas de calizas arenosas o arcillosas fosilíferas. Esta unidad se depositó en un ambiente marino profundo en condiciones neríticas.

Formación Uitpa

Se trata de un conjunto de calizas margosas, calizas arrecifales y calizas arenosas de colores grises de abundante contenido fosilífero, intercaladas en menor proporción con arcillolitas ligeramente grises. En esta unidad litológica prevalece el contenido de calizas.

Fue depositada en un ambiente marino somero dentro de una cuenca estrecha, con aguas cálidas persistentes que permitieron el crecimiento de los corales y el hábitat de moluscos en el fondo. Para Rollins (1960) esta unidad es de edad Oligoceno, en tanto *Renz* (1960) de acuerdo a observaciones e interpretación de fauna colectada en el área la ubica en el Mioceno Inferior. Rubio y Ramírez (2000) con interpretación bioestratigráfica de pozos de la Alta Guajira la consideran de edad Mioceno Inferior. Corresponde a la zona cronoestratigráfica I M en el sentido de estos últimos autores.

Formación Jimol (Fm. Guararies)

Rollins (1960) describe esta unidad como de edad Miocena, la cual consiste principalmente de calizas arenosas masivas, resistentes y muy fosilíferas con abundantes escombros de conchas y algas, intercaladas con areniscas calcáreas de color blanco a gris, grano medio a grueso, cuarzosas, de buena selección; éstas se encuentran principalmente a la base de la unidad. En menor proporción se presentan arcillolitas limosas de color gris claro intercaladas con calizas que se encuentran a la base de la unidad. El intervalo superior es más calcáreo.

Dentro de las capas se observan cantos de cuarzo finos atrapados entre las capas y concentrados hacia la base, que dan idea de un incremento en el régimen de flujo. Corresponde a la zona crono-estratigráfica II M (Mioceno Inferior-Medio) de Rubio y Ramírez (2000).

Formación Castilletes

De acuerdo con Rollins (1960) se trata de un conjunto de rocas de edad Mioceno Medio a Plioceno Inferior, constituidas por calizas margosas de color gris, textura gruesa y fosilíferas, predominantes hacia la base de la sucesión y arcillolitas limosas de color gris a gris verdoso, algunas rojizas motea-

das, intercaladas con delgadas capas de areniscas y que predominan en la parte superior de la sucesión estratigráfica. La Formación Castilletes corresponde a las zonas crono-estratigráficas III M y IV M de Rubio y Ramírez (2000).

Formación Gallinas

Rollins (1960) se refiere a esta formación como un conjunto de rocas de edad Plioceno superior a Pleistoceno?, constituidas por arcillolitas intercaladas con areniscas hacia la base de la sucesión y arcillolitas rojas, grises y ocreas, suaves y plásticas, intercaladas con areniscas de mala selección y conglomerados arenosos hacia el tope de la sucesión. El espesor de los finos es mucho mayor. Esta unidad corresponde a la zona cronoestratigráfica V M de Rubio y Ramírez (2000).

Depósitos Cuaternarios

Para el intervalo Pleistoceno – Holoceno se han asociado depósitos de arcillolitas arenosas intercaladas con bancos de areniscas de grano medio a grueso y conglomerados con cantos de tamaño decimétrico de origen ígneo, encerrados en una matriz areno-arcillosa. Sobre estas secuencias se encuentran de manera intermitente ocurrencias de depósitos de cauce aluvial, llanura aluvial y dunas que se extienden sobre toda la zona de estudio (Rollins, 1960).

2.2 Geología estructural

La Cuenca de la Baja Guajira fue generada por la interacción de las placas Caribe y Suramericana durante el Paleogeno en la orogenia post-Eoceno (Mantilla & Mullet, 1991) y por el desplazamiento dextral de las fallas de Oca y Cuiza. El emplazamiento de estas estructuras y la posterior reactivación de la Falla Bucaramanga-Santa Marta (con terminación abrupta en la Falla de Oca), no solamente explican el origen posible de la Sierra Nevada de Santa Marta, la depresión del Tayrona, el Alto de Carraipía, entre otras, sino la generación de una tectónica muy compleja para la Baja Guajira, que durante mucho tiempo se comportó como una plataforma relativamente estable afectada solamente por cambios eustáticos y fenómenos de subsidencia. La deformación dentro de la Cuenca de La Baja Guajira genera un marco estructural complejo donde se observan tres estilos prevalecientes: "(1) conjunto de fallas inversas de alto ángulo, longitudinales, (2) un grupo de fallas rumbo deslizantes de componente dextral, (3) un conjunto menor de fallas laterales izquierdas" (Rollins, 1960), que indican una combinación de esfuerzos tensionales y compresivos asociados.

Las fallas de Cuiza y Oca, rasgos estructurales importantes que limitan la cuenca de la Baja Guajira, corresponden a fallas rumbo deslizantes de tipo transcurrente (Nilsen &

Sylvester, 1999), de componente dextral, con dirección preferencial este-oeste y desplazamientos de pocos kilómetros durante el Oligoceno - Mioceno Inferior; estos son de aproximadamente 15 a 25 km para la falla de Cuiza (Castro *et. al.*, 1991) y 60 a 100 km para la Falla de Oca, y dan lugar a una cuenca de rumbo (*Strike slip basin*) con gran variedad de sucesiones sedimentarias y atributos estructurales de un alto interés prospectivo.

Dentro de la Cuenca de la Baja Guajira es posible determinar varios tipos de sub-cuencas clasificadas como *strike slip basin*, sin embargo se observan características que hacen pensar en una cuenca transrotacional (*transrotational basin*) que se caracteriza por desarrollarse entre fallas rumbo deslizantes y como el resultado de la rotación de bloques en la misma dirección del esfuerzo de cizalla principal (Figura 3). Estas generan geometrías triangulares a lo largo de los már-

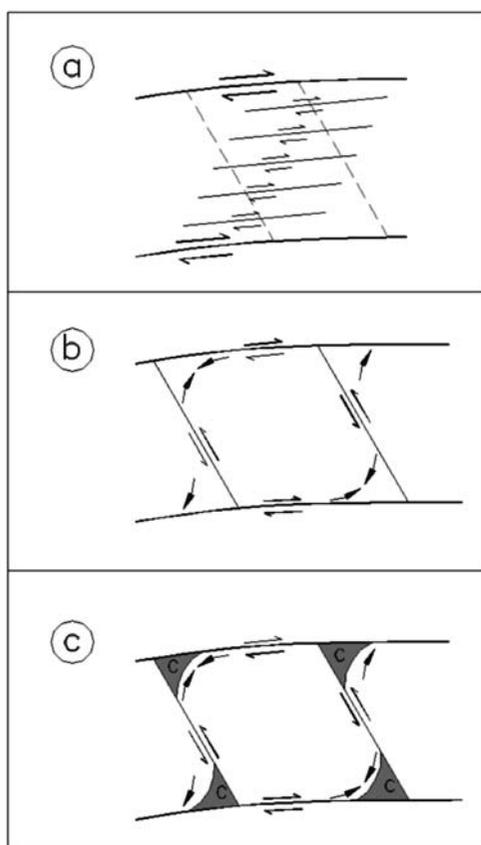


Figura 3. Estilo estructural de la cuenca Baja Guajira. Representación esquemática de una cuenca transrotacional. a) Sistema de fallas de rumbo de componente dextral, que generan fallas paralelas y de cizalla oblicuas, b) detalle de posibles esfuerzos al interior del esquema donde se indica el movimiento, c) zonas de interés donde se concentran esfuerzos compresivos. Las fallas en sentido E-W podrían corresponder a las fallas de Cuiza y Oca.

genes de los bloques rotados (Nielsen and Sylvester, 1999). Por efecto de cizalla entre las fallas de Oca y Cuiza, se generan una serie de fallas de rumbo, de componente sinetral y dirección preferencial NW –SE, con un importante componente de desplazamiento vertical. Adicionalmente, se presentan fallas de rumbo dextrales, subparalelas, de dirección preferencial este-oeste.

El comportamiento extensivo de las fallas Oca y Cuiza genera grandes depocentros hacia su costado norte. Las fallas de Oca y Cuiza se desplazaron durante el Oligoceno - Mioceno Inferior y presentan reactivación como fallas de tipo extensional (Rubiano, 1998) que posiblemente contribuyen al basculamiento de la cuenca hacia el norte.

La Orogenia Andina podría explicar la ausencia de las sucesiones Paleocenas-Eocenas y el comienzo del cabalgamiento de unidades Cretácicas y basamento sobre rocas de similar edad, que se aprecia en las secciones de los programas Majayura-72 y Maicao-69 bajo la discordancia del Eoceno Medio-Superior. Este fallamiento inverso con vergencia hacia el noroeste tiene una edad pre-Mioceno Superior ya que sólo afecta la parte media de la unidad superior Jimol (Rubiano, 1998).

3. Datos

Para el desarrollo de este trabajo se reprocesaron los primeros 5s de tres secciones sísmicas asociadas al programa Majayura-72. Las secciones M-72-01, M-72-07 y M-72-13, pre-apiladas en tiempo, fueron migradas en profundidad mediante la aplicación del algoritmo Kirchhoff (Kessinger, 2002). El procesamiento se orientó a lograr la continuidad de los reflectores y definición de las unidades estratigráficas para determinar los ciclos de subida y caída del nivel base a partir de registros de pozo amarrados a la sísmica. Los pozos utilizados en este procedimiento fueron Guaitaza-1, Los Manantiales-1, Guaitapa-1 y Saure-1.

Finalmente, una vez las secciones fueron interpretadas desde el punto de vista estructural y estratigráfico, se ajustaron a las observaciones litoestratigráficas de los corazones de los Pozos Guaitaza-1 y Los Manantiales-1 y el análisis de los registros de los Pozos Guaitapa-1, Los Manantiales-1 y Saure-1.

4. Metodología

Se describieron litoestratigráficamente a escala 1:100 los corazones preservados de los Pozos Guaitaza-1 y Los Manantiales-1 en busca de reconocer el ambiente de depósito y correlacionar las unidades estratigráficas de la cuenca. No se tuvo posibilidad de uso de dataciones radiométricas y/o bioestratigráficas.

Posteriormente se elaboraron sismogramas sintéticos (mediante el uso de la herramienta *Syntool de Landmark*), para amarrar la información de pozo a la sísmica. Aun sin contar con VSP, ni registros de densidad para el caso de Manantiales-1, los sintéticos basados en registros sínicos mostraron buen amarre con la sísmica (se asumió una densidad constante de 2.3 gr/cm). Debido a la ausencia de registro sínico en el pozo Guaitapa-1, se usó el registro sínico de Los Manantiales-1 debido a la similitud litológica y cercanía.

Igualmente fueron utilizados registros de potencial espontáneo, conductividad, resistividad, Gamma Ray, la información de historias de pozo con sus respectivas descripciones litológicas, y el control de los corazones preservados. Finalmente se hizo interpretación secuencial sobre los registros de pozo, definiendo ciclos de alta y media frecuencia de aumento y disminución del nivel base (Figura 4). Finalmente fueron reconocidas las principales secuencias y las sucesiones estratigráficas en pozo que se amarraron a la sísmica para su interpretación final.

5. Resultados

Según la sucesión estratigráfica observada en los registros y los corazones preservados de los Pozos Saure-1, Guaitapa-1 y Los Manantiales-1, se reconoce la presencia de rocas de edad Neogena (Mioceno a Pleistoceno) correspondientes a las formaciones Jimol, Castilletes y Gallinas, que reposan

discordantes sobre rocas del basamento cristalino para el caso de Saure-1, y sobre el Cretácico sedimentario para el caso de los Pozos Guaitapa-1 y Los Manantiales-1 (Figura 5).

Descripción del pozo Saure-1

Es el pozo más septentrional del área, ubicado en las coordenadas *Gauss* 1°740.789,8 N y 1°196.055,8 E. Fue perforado por la *International Petroleum (Colombia) Limited* entre enero y febrero de 1958 a una profundidad total de 8.284 pies. En este pozo se corrieron registros de potencial espontáneo, resistividad normal y resistividad lateral. No se tiene historia de pozo por lo que su descripción se hace de una forma muy sencilla, teniendo en cuenta los registros de potencial y resistivos. En éste se encuentran unidades Neogenas de las formaciones Jimol, Castilletes y Gallinas, suprayaciendo discordante a rocas no diferenciadas del basamento que aparecen desde 8150' en adelante.

Intervalo 8150 - 7500 pies. La Formación Jimol no se encuentra descrita en el registro gráfico compuesto pero es reportada en este pozo y observable en líneas sísmicas regionales que controlan la estructura (Programa Sísmico Maicao-69). Parece corresponder a una intercalación de arcillolitas con areniscas (predominando las primeras). La Formación Jimol de edad Mioceno inferior a medio corresponde a la zona cronoestratigráfica II M de Rubio y Ramírez (2000).

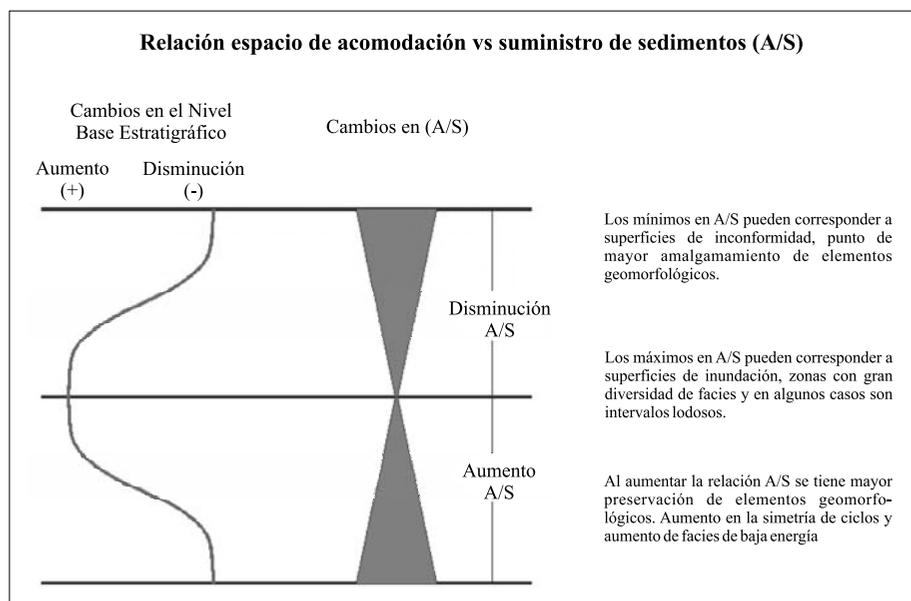


Figura 4. Diagrama Ciclos Estratigráficos. Esquema explicativo de la metodología secuencial escogida para el siguiente trabajo. Tomado de Fajardo y Ramón (2000).

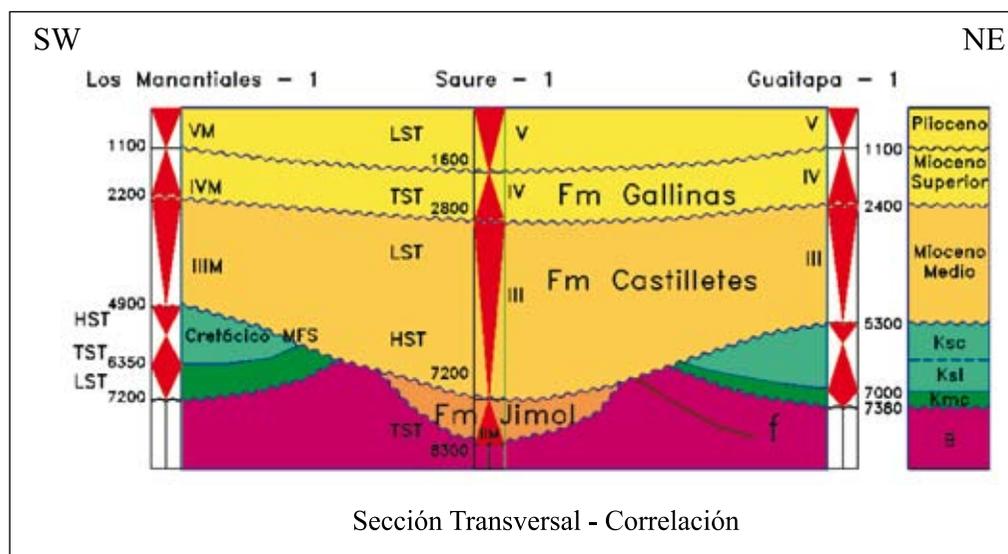


Figura 5. Correlación estratigráfica de los pozos Los Manantiales-1, Saure-1 y Guaitapa-1. Las unidades del Cretácico Superior pueden corresponder a las Formaciones Colón y La Luna, y las del Cretácico Inferior al Grupo Cogollo. Tomado de Rubio y Ramírez (2000).

Intervalo 7500 - 2800 pies. Intercalación de arcillolitas, areniscas y calizas de espesores similares. El espesor de los finos es mayor al tope de la sucesión y el de las areniscas a la base de la misma. Este intervalo corresponde a la Formación Castilletes de edad Mioceno medio a superior y es correlacionable con las zonas cronoestratigráficas III M y IV M de Rubio y Ramírez (2000). Esta unidad suprayace discordantemente a la Formación Jimol.

Intervalo 2800 - 0 pies. Intercalación de arcillolitas y lutitas con conglomerados arenosos hacia el tope de la sucesión estratigráfica y de arcillolitas y areniscas hacia la base. El espesor de los finos es mucho mayor a lo largo de la unidad. Este intervalo corresponde a la Formación Gallinas de edad Plioceno Superior a Pleistoceno y es correlacionable con la zona cronoestratigráfica V M de Rubio y Ramírez (2000). Esta unidad suprayace en contacto discordante a la Formación Castilletes.

Descripción del pozo Guaitapa-1

Es el pozo más oriental del área de trabajo localizado en las coordenadas Gauss 1°736.700,68 N y 1°202.975,30 E. Fue perforado por *International Petroleum (Colombia) Limited* en el año de 1958 con una profundidad total de 7.453 pies. En este pozo se corrieron registros de potencial espontáneo, resistividad lateral y resistividad normal. La descripción de este pozo se hace teniendo en cuenta su historia de pozo, la descripción litológica de los intervalos preservados y los registros de potencial y resistividad. En este pozo se encuen-

tran unidades Neogenas correspondientes a las formaciones Gallinas y Castilletes, que suprayacen en contacto discordante a rocas del Cretácico superior. La sucesión cretácica es conformada por las formaciones Colón y La Luna, El Grupo Cogollo y posiblemente la Formación Río Negro. Estas a su vez se depositan discordantes sobre rocas no diferenciadas del basamento.

Intervalo 7380 - 7081 pies. Consiste de un conglomerado con clastos ígneos y cuarzosos intercalado con arcillolitas arenosas a limosas y ocasionalmente lutitas. Puede corresponder al Cretácico basal o a rocas pre-cretácicas. En la muestra corazonada correspondiente al intervalo 7125.5'-7114 pies se observa un conglomerado clasto-soportado a la base, de clastos angulares a sub-redondeados, color rojizo y variable composición; con niveles de arenisca de grano medio y color rojizo hacia la parte superior, y abundante contenido de matriz arcillosa. Se observan varias sucesiones grano-decrecientes con superficies de reactivación a la base, lo que indica un régimen de flujo alto. Esta unidad parece corresponder a un ambiente continental tipo canal.

Intervalo 7081 - 5800 pies. Esta unidad consiste de intercalaciones de calizas fosilíferas con lutitas negras. Litológicamente puede corresponder al Grupo Cogollo; no obstante en 6384 pies se reporta *Choffatella decipiens* (según la historia de pozo) asociado al Hauteriviano Superior - Barremiano Inferior, que de acuerdo a la nomenclatura adoptada en este trabajo corresponden a rocas de la Formación Yuruma. En los corazones descritos se observa en el intervalo 6389-6380

pies niveles de *mudstone* fosilífero de color gris, con abundantes restos de bivalvos, gastrópodos y ostreoides bien preservados.

Para el intervalo 6240-6232 pies se observa *mudstone* bioturbado de color gris, con abundantes madrigueras dispuestas horizontal y verticalmente, lo que sugiere un leve aumento en el régimen de flujo posiblemente o una mayor cercanía a la zona de acción de las olas. Se observan fracturas rellenas de calcita que evidencian eventos tectónicos posteriores. Para este intervalo se sugiere un ambiente de plataforma media a externa, con buenas condiciones de oxigenación y un régimen de flujo preferencialmente bajo. El intervalo total corazonado es de aproximadamente 17 pies.

Intervalo 5800 - 5348 pies. Corresponde a un intervalo compuesto en su mayoría por *lutitas* negros a grises calcáreos, intercalados con calizas fosilíferas de color gris. De acuerdo con los corazones observados consiste de *mudstone* fosilífero de colores gris claro a gris oscuro, con abundancia de bivalvos de concha delgada, bien preservados, dispuestos en capas delgadas a medias; se observan niveles arenosos orientados que indican leves aumentos en el régimen de flujo. También se observan fracturas de alto ángulo rellenas por calcita con algunas trazas de pirita. En el intervalo 5367-5377 pies se encontró *Cibicides* 66 (Coniaciano).

Estas rocas expelen un fuerte olor a aceite. El intervalo total preservado en los corazones es de aproximadamente 26 pies. Esta unidad corresponde a rocas del Cretácico Superior posiblemente las formaciones Colón y La Luna. Su ambiente de depósito corresponde a plataforma media, con buenas condiciones de oxigenación y bajo régimen de flujo.

Intervalo 5348 - 2400 pies. Consiste de areniscas intercaladas con arcillolitas en muy poca proporción. Esta unidad corresponde a la Formación Castilletes (zona cronoestratigráfica III M y IV M según Rubio y Ramírez, 2000). Descansa discordante sobre rocas del Cretácico Superior, posiblemente asociadas a la Formación Colón aunque en la historia de pozo se mencione la Formación La Luna.

Intervalo 2400 - 0 pies. Arcillolitas rojas y ocasionalmente grises, suaves y plásticas intercaladas con areniscas; el espesor de las arcillolitas es mucho mayor y las areniscas se van incrementando hacia la base. Esta unidad corresponde a la Formación Gallinas y se correlaciona con la zona cronoestratigráfica V M (Rubio y Ramírez, 2000). Esta unidad suprayace discordante a la Formación Castilletes.

Descripción pozo los Manantiales-1

Es el pozo más occidental del área de trabajo; ubicado en las coordenadas Gauss 1°732.700 N y 1°189.600 E. Fue perfo-

rado por la *Aquitaine Colombie* y *British Petroleum* con la operación de la primera compañía en el año de 1972 y llegó a una profundidad total de 7.952 pies. En este pozo se corrieron registros sísmicos, potencial espontáneo, resistividad y conductividad.

Los datos utilizados en la descripción fueron la historia de pozo, los registros y los intervalos corazonados preservados. En Los Manantiales-1 se presentan unidades litológicas similares a las observadas en el Pozo Guaitapa-1 y en condiciones geológicas parecidas, a excepción posiblemente de rocas del Cretácico basal o pre-Cretácico.

Intervalo 7952 - 7200 pies. Hacia la parte superior de la sucesión se presenta un basalto espilitico muy fracturado, con niveles de epidota, calcita y clorita; debajo se encuentra una roca dacítica. Esta unidad es considerada el basamento económico del pozo, y de acuerdo con dataciones K-Ar da una edad de 136 +/- .5 millones de años (Jurásico - Cretácico).

Intervalo 7200 - 6350 pies. La parte inferior de la sucesión presenta una intercalación de limolitas y arcillolitas grises, con trazas de pirita, glauconita y arcillolitas calcáreas en menor proporción; también algunos *mudstone* de color *beige*. En los niveles calcáreos se encuentran restos de moluscos y foraminíferos.

Hacia la parte superior el intervalo se hace más calcáreo, con presencia de niveles de *mudstone* de color *beige* a gris, muy compactas y de abundante contenido fosilífero, intercalado con limolita silíceas de colores gris oscuro a negro, ligeramente calcárea, laminación ondulada paralela, masiva y ocasionalmente fracturada con rellenos de calcita. Los restos fósiles son de concha delgada y se presentan bien conservados. Las asociaciones faciales reconocidas y las características de la roca permiten determinar un ambiente de plataforma media a externa, con un régimen de flujo bajo y condiciones de oxigenación favorables para el desarrollo de organismos. Esta unidad corresponde al Cretácico Superior. El intervalo corazonado es de 31 pies.

Intervalo 6350 - 4700 pies. Hacia la parte inferior corresponde a una intercalación de arcillolitas grises, muy friables intercaladas con calizas cristalinas tipo esparita. En la parte superior y media de la sucesión se reconoce un intervalo predominantemente limo arcilloso, de color gris claro, con presencia de mica y pirita, muy fosilífero, intercalado con calizas. La fauna reportada y estudiada por *Aquitaine* es datada como *Campaniano* a *Maastrichtiano*, que corresponde a la Formación Colón de edad Cretácico Superior.

Intervalo 4700 - 2600 pies. Arenisca arcillosa de varios colores, mal seleccionada e intercalada con arcillolitas y limo-

Sucesión Cretácica

De acuerdo a las descripciones en las historias de pozo y los corazones preservados, se reconocen rocas del Cretácico Superior. Dichos datos de pozo presentan evidencia de repeticiones que se descartan en la sísmica, sugiriendo cambios en el nivel del mar en ciclos de alta frecuencia. Por otra parte el espesor para las unidades Cretácicas reconocidas en la sísmica permite considerar que la sucesión preservada puede corresponder al Cretácico Inferior, tardío a superior.

De acuerdo con lo anterior, se establecieron secuencias estratigráficas para cada una de las unidades litológicas reconocidas en el subsuelo. Las rocas del basamento no fueron caracterizadas litológicamente pero se observó que presentan variaciones en cada uno de los pozos. No obstante, esta superficie discordante sobre la que se depositan las unidades cretácicas se consideró un límite de secuencia.

La sucesión Cretácica se dividió en tres secuencias estratigráficas en donde al parecer están presentes rocas de la Formación Río Negro (Rollins, 1960) o Formación Ipapure (Rubio y Ramírez, 2000), Formación Yuruma?, el Grupo Cogollo, la Formación La Luna (Gaitapa-1) y la Formación Colón (Los Manantiales-1).

La **secuencia inferior** es predominantemente clástica y depositada en un ambiente continental (Formación Río Negro); está limitada a la base por la discordancia al tope del basamento y hacia la parte superior por la discordancia pre-Cretácico Medio. Representa un ciclo de disminución de A/S que corresponde a un *Lowstand System Tract* (LST) donde se observa una prevalencia de facies de alta energía con un patrón de apilamiento progradacional. Esta observación se detecta solamente en el Pozo Guaitapa-1.

La **secuencia intermedia**, compuesta por lodolitas y calizas, fue depositada en un ambiente marino de plataforma media-externa a batial, (formaciones Cogollo y La Luna) que representa un aumento de A/S; esta secuencia está limitada a la base por la discordancia al tope del basamento en el pozo Los Manantiales-1 y la discordancia pre-Cretácico Medio en el pozo Guaitapa-1 (LST) y al tope por una superficie de máxima inundación (MFS) ubicada en la parte superior de la Formación La Luna, que en este trabajo se denomina **Cretácico MFS**. La parte basal del Cretácico Medio representaría el *transgressive System Tract* (TST).

La **secuencia superior** compuesta por lodolitas y calizas, depositada en un ambiente marino de plataforma media a externa (Formación Colón), corresponde al desarrollo del *Highstand System Tract* (HST); y está limitada a la base por la MFS **Cretácico MFS** y al tope por la discordancia a

la base del Neogeno que correspondería posiblemente a un *LST*, erosionado por efectos de la Orogenia Andina.

La Formación Río Negro (en el sentido de Rollins, 1960) marca el comienzo del Cretácico en un ambiente continental de características similares a la Formación Yaví en el Valle Superior del Magdalena y la Formación Girón en el Valle Medio del Magdalena, en tanto las unidades del Cretácico Medio a Superior representan el máximo aumento del nivel del mar y el comienzo de la regresión final de este periodo. En las secciones sísmicas interpretadas (Figuras 7, 8 y 9), se observan terminaciones tipo *onlap*, *downlap*, *toplap* y truncaciones erosionales que permiten reconocer cambios eustáticos. Al tope del Cretácico aparece una discordancia producto de erosión subaérea para los comienzos del Neogeno.

Sucesión Neogena

Formación Jimol. La Formación Jimol que descansa discordante sobre el basamento en el Pozo Saure-1 y suprayace discordante a la Formación Castilletes, no fue interpretada debido a carencia de información. El intervalo observado en el Pozo Saure-1 puede corresponder a la parte superior de esta unidad según lo observado en programas sísmicos regionales como Maicao-69. Sus terminaciones *onlap* sobre el basamento (Figura 7), sugieren un aumento de la relación A/S representando una secuencia transgresiva. Por ausencia de información es imposible determinar el ambiente de depósito para esta unidad en el área de Majayura.

Formación Castilletes. La sucesión litológica de la Formación Castilletes se dividió en dos secuencias estratigráficas que en análisis de ciclos de baja frecuencia corresponden a disminución de la relación A/S, correspondientes a las zonas cronoestratigráficas III M y IV M (Rubio & Ramírez, 2000). En análisis de ciclos de alta frecuencia se evidencia gran variedad de cambios eustáticos y de sucesiones estratigráficas; este intervalo podría asumirse como un ciclo de disminución de la relación A/S correspondiente a un gran evento regresivo. En los registros de pozo se observa aumento y apilamiento de facies de alta energía y una pérdida de simetría de ciclos que pueden corresponder con la evolución posterior de un *Highstand System Tract* (HST) en ciclos estratigráficos de baja frecuencia donde predomina una disminución de la relación A/S. Hacia la parte superior de cada uno de estas secuencias se observan terminaciones *downlap* de eventos progradantes que corresponden a un LST.

Para la zona III M, el límite inferior es la discordancia al tope de la Formación Jimol en el Pozo Saure-1 y la discordancia Cretácica para los pozos Guaitapa-1 y Los Manantiales-1; y el límite superior es la discordancia que en este trabajo ha sido denominada Castilletes-1. Para la zona IV M el límite

inferior corresponde a **Castilletes-1** y el superior a la discordancia al tope de la Formación Castilletes que en este trabajo se denomina **Castilletes-2**. Por ausencia de información es imposible determinar el ambiente de depósito para esta unidad en el Área de Majayura.

Formación Gallinas. La sucesión litológica de la Formación Gallinas se dividió en dos secuencias estratigráficas correspondiente a la zona cronoestratigráfica V M de Rubio y Ramírez (2000). El ciclo inferior está limitado a la base por la discordancia Castilletes-2 que posiblemente corresponde a un LST y al tope con un MFS denominado en este trabajo como Gallinas MFS. La secuencia superior está limitada a la base por Gallinas MFS y al tope por una discordancia tipo LST.

6. Discusión

En la línea sísmica M-72-1 la sucesión Cenozoica suprayace discordante a rocas Cretácicas, las cuales a su vez reposan discordantemente sobre rocas del basamento. Tanto el basamento como el Cretácico se ven afectados por fallas de rumbo con componente vertical tipo inverso. En la línea sísmica M-72-7, hacia el costado occidental se observa la sucesión Cenozoica descansando discordantemente sobre el Basamento y hacia la parte central-oriental, suprayace también discordante a rocas Cretácicas; en la línea M-72-13, bajo la sucesión Cenozoica, se registran también en contacto discordante rocas de edad Cretácica.

La interpretación de las tres líneas sísmicas de Majayura evidencia que en la Baja Guajira, hacia la parte más oriental, se presentaron depósitos marinos de plataforma, correspondientes al Grupo Cogollo?, Formación la Luna y Formación Colón para el Cretácico Inferior a Superior y las Formaciones Jimol y Castilletes de edad Mioceno; en estas unidades es muy probable encontrar depósitos arrecifales dependiendo de la posición en la cuenca. Sobre estas, en contacto discordante se depositaron rocas de ambiente continental correspondientes a la Formación Gallinas de edad Plioceno-Pleistoceno.

De acuerdo con las características estratigráficas y los ambientes de depositación, las unidades Cretácicas son correlacionables con unidades de importancia económica en los campos gigantes Mara y La Paz del noroeste de Venezuela, con reservas de 900 millones de barriles. La interpretación de las líneas sísmicas M-72-1, M-72-7 y M-72-13 (Figuras 7, 8 y 9), permite reconocer un estilo estructural predominantemente extensional, en una pequeña cuenca transrotacional cortada por esfuerzos de cizalla de dirección NW –SE. Los trenes de cizalla afectan principalmente rocas del basamento al Cretácico Superior. Esto es concordante con la idea de que

la orogenia no permitió el depósito de sedimentos de edad Paleoceno-Oligoceno para esta parte de la cuenca. Desplazamientos posteriores en menor magnitud de la Falla de Oca son responsables de trenes de cizalla que afectan sedimentos del Mioceno para esta parte de la cuenca.

En las secciones sísmicas se observa para el Cretácico una serie de fallas inversas, con dirección de transporte hacia el NW, que ponen en contacto rocas del basamento con sucesiones Cretácicas; es posible que estas fallas correspondan a la reactivación - en sentido contrario - de planos de falla normales que para una edad pre-Cretácica afectaron el basamento, permitiendo el desarrollo de una paletopografía abrupta donde se observan altos estructurales del basamento (ver las tres líneas sísmicas), que posteriormente son afectados durante el Paleogeno por los eventos orogénicos mencionados anteriormente. Posteriormente se reconocen fallas menores que afectan la secuencia post-Mioceno que son el resultado de una tectónica extensiva, acompañada de emplazamientos posteriores de las Falla de Oca en su dirección preferencial.

En general la cuenca corresponde a una plataforma extensa (Figura 10) que se profundiza hacia el sur oriente, con depositación de gran variedad de sucesiones sedimentarias durante el Cretácico – Neogeno, producto de aumento y disminución de la relación A/S. La cuenca fue afectada principalmente durante la Orogenia Andina generando estructuras de alta complejidad.

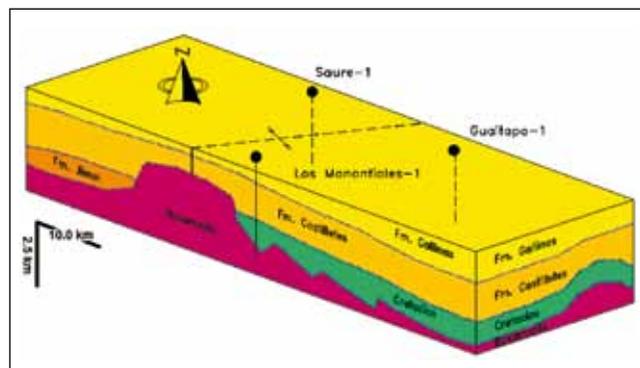


Figura 10. Bloque Diagrama Esquemático-Área Majayura.

Conclusiones

El área de Majayura ha sido analizada estratigráficamente. En ella se han reconocido al menos dos sucesiones principales. La sucesión Cretácica se caracterizaron tres secuencias: La secuencia inferior reportada en el Pozo Guaitapa-1, predominantemente clástica, correspondiente a un ambiente continental y asociada a un LST. La secuencia intermedia compuesta por lodolitas y calizas de un ambiente de platafor-

ma media-externa a batial, limitada al tope por una superficie de MFS entre las Formaciones La Luna y Colon, y llamada en este trabajo Cretácico MFS. La secuencia superior compuesta por lodolitas y calizas de un ambiente de plataforma media a externa, limitada al tope por la discordancia a la base del Neogeno, que podría corresponder a un LST.

Para la sucesión Neogena, se interpreta un primer ciclo de subida de la relación A/S que representa una secuencia transgresiva (Mioceno Superior), y se correlaciona con la Formación Jimol reportada únicamente en el Pozo Saure-1. Para el Plioceno (Formación. Castilletes) se definen dos secuencias estratigráficas que representan disminución de la relación A/S, correspondiente a un evento regresivo con marcados cambios eustáticos. La parte inferior de estos ciclos corresponde a un HST en su fase terminal y la superior a un LST. Para el Pleistoceno (Formación. Gallinas) se observa el desarrollo de un ciclo estratigráfico completo, con una secuencia inferior de aumento de la relación A/S, limitado al tope por una máxima MFS, denominada Gallinas MFS, y una secuencia superior de disminución de la relación A/S, que muestra el desarrollo de un LST hacia la parte superior.

Desde el punto de vista estructural se sugiere que la cuenca de La Baja Guajira corresponde a una cuenca de rumbo, y el Área de Majayura como una pequeña sub-cuenca tipo transrotacional.

Agradecimientos

Los autores agradecen a ECOPETROL-ICP su apoyo en el desarrollo de este proyecto. Fue fundamental la gestión del personal del ICP para tener acceso a su Litoteca, así como a la Universidad Nacional Colombia, en particular al programa de Maestría en Geofísica, por facilitar sus instalaciones y laboratorio de cómputo.

Referencias

- Bendeck, J.** 1992. Perfiles eléctricos una herramienta para la evaluación de formaciones. Memorias de Curso ACGGP, Bogotá, Colombia.
- Castro, E., López, G., Pulido, O. y Cristancho, J.** 1991, Interpretación Sismo - Estratigráfica de la Subcuenca de la Baja Guajira, Ecopetrol. Informe Geofísico 2301, ISN 18914, Bogotá.
- ICP – Ecopetrol** 1988. Evaluación regional de la Cuenca de la Baja Guajira. Informe Interno. Piedecuesta, Santander, Colombia.
- Fajardo, A., Ramón, J.C.** 2000. Aplicación de la estratigrafía secuencial en exploración y desarrollo. Memorias de Curso ACGGP, Bogotá.
- Huguett, A.** 1977. Resumen del estudio hidrogeológico de la Baja y Media Guajira. Boletín Geológico de Ingeominas, Vol 29 (14): 47 – 83, Bogotá, Colombia.
- Kessinger, W.** 2002. Curved-ray time migration can improve seismic imaging. Oil and Gas Journal (October).
- Mantilla, M., Mullet, F.** 1991. Modelo preliminar de evolución tectónica para el extremo oriental de la falla de Oca, Departamento de la Guajira, Colombia, Tesis, Universidad Industrial de Santander UIS., Bucaramanga.
- Nielsen G. and Sylvester J.** 1999, Strike Slip Faulting. The Leading Edge, Tulsa Ok.
- Renz, O.** 1956, Cretaceous in Western Venezuela and Guajira Colombia: Paper present at 20th International Geological Congress. Mexico City.
- Rubio, R., & Ramírez, V.** 2000, Evaluación regional de la Cuenca de La Baja Guajira, Informe interno, Ecopetrol. Bogotá.
- Rollins, J. F.** 1960, Stratigraphy and Structure of the Guajira Peninsula, Northwestern Venezuela and Northeastern Colombia. PhD Thesis, University of Nebraska., Lincoln, Nebraska.
- Pubiano, J.** 1998. Evaluación regional Cuenca de la Baja Guajira. Informe Interno ICP. Piedecuesta, Santander, Colombia.
- Schlumberger,** 1990. Seminario de interpretación básica de perfiles. Memorias de Curso.
- Schlumberger,** 1998, Seminario de Borehole seismic review. Memorias de Curso.
- Sutton, F. A.** 1946, Geology of Maracaibo basin, Venezuela. AAPG Bulletin, Vol. 30 (1): 1621 – 1741.
- Teatin, P.** 1991. The Siamana Formation Carbonate Unit, Lower Guajira Sub - basin Colombia: Its Depositional Setting and Diagenesis. Msc Thesis, University of South Carolina, USA. Informe Geológico Ecopetrol 27789, ISN 17884.

HISTORIA DE LA CIENCIA

UNOS BOCETOS ATRIBUIDOS A FRANCISCO JAVIER MATÍS (1763-1851). ¿AUTENTICIDAD O FRAUDE?

Santiago Díaz-Piedrahíta*, José Luís Fernández Alonso**

RESUMEN

Díaz-Piedrahita S., J. L. Fernández Alonso: Unos bocetos atribuidos a Francisco Javier Matís (1763-1851). ¿Autenticidad o fraude?. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **36** (140): 399-409, 2012. ISSN 0370-3908.

El hallazgo inicial de diez bocetos a lápiz, atribuidos a Francisco Javier Matís (Guaduas 1763 - Bogotá 1851), y de una segunda serie de once bocetos plantea numerosos interrogantes sobre la autoría de estos dibujos y sobre su autenticidad. Si de una parte los primeros dibujos parecían ser auténticos y podrían aportar nuevas luces sobre la metodología pictórica aplicada en la labor iconográfica de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (1783 – 1814), la segunda serie insinúa un presunto fraude. Diez de los bocetos se corresponden plenamente con los diseños de las láminas en folio mayor de la Expedición Botánica, en tanto que los otros son copias de láminas publicadas en libros editados durante el siglo XIX. Se presenta una nota biográfica del pintor, se discute la autenticidad de los dibujos y se comentan aspectos pertinentes.

Palabras clave: Botánica, historia, Expedición Botánica, Colombia. F.J. Matís.

ABSTRACT

The finding of ten pencil sketches attributed to Francisco Javier Matis (Guaduas 1763 - Bogotá 1851) and the later discovery of a second series of eleven sketches raises several questions about the authorship and authenticity of the drawings. While the first group seemed authentic and could shed new light on the pictorial methodology applied to the iconographical work of the Botanical Expedition of the Nuevo Reino de Granada (1783 – 1814), the second series suggests a suspected fraud. Whereas ten of the drawings match the designs of the Botanical Expedition plates, the other illustrations are copies of plates published in books edited during the XIX century. The text presents a biographical note of the painter, a discussion about the authenticity of the drawings and pertinent aspects are commented.

Key words: Botany, history, Botanical Expedition, Colombia, F.J. Matis.

* Miembro de Número, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Email: sdiaz.piedrahita@gmail.com

** Investigador del Real Jardín Botánico de Madrid CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España.

Introducción

La Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (1783 – 1814), promovida y dirigida por José Celestino Mutis, fue una de las grandes expediciones organizadas durante el reinado de Carlos III de España. Fue coetánea con la expedición al Perú y norte de Chile comandada por Hipólito Ruiz y José Pabón, con la de la Nueva España que estuvo bajo la dirección de Martín Sessé y José Moziño y con la de Sebastián Esteban Boldó que tuvo como centro de operaciones la cuenca del río Huina al Este de Cuba. De estas expediciones, la de la Nueva Granada fue la que más tiempo tomó, la que más personal tuvo a su disposición, entre adjuntos, comisionados, herbolarios, pintores, oficiales de pluma y ayudantes. Por su duración e infraestructura fue la que demandó mayores recursos de la Corona. Buena parte de esos costos fueron generados en las labores de pintura (materiales y salarios de los pintores), dado que sus actividades se centraron en la recolección de plantas y en la elaboración de las respectivas láminas, aunque también se ejecutaron cuadros al óleo de animales e imágenes de los indígenas con sus atuendos habituales. Entre las tareas de la Expedición también se cuenta una importante actividad en el campo de la mineralogía, la zoología y la astronomía.

Algo sobre Francisco Javier Matís y su obra.¹

Entre los colaboradores más cercanos y que acompañaron por más tiempo a José Celestino Mutis aparece Francisco Javier Matís Mahecha², sin duda el más afamado entre los pintores y quien pasó a la historia como el que por más tiempo laboró con la Expedición Botánica; inició su trabajo de pintor el jueves 18 de diciembre de 1783 y laboró en forma permanente hasta 1812. El 17 de abril de 1811 el Poder Ejecutivo reorganizó la Expedición y en lo que a Matís se refiere, se le asignó la tarea de continuar con las láminas de la Flora. El 31 de mayo de 1816 se reabrió la oficina de Botánica y a los pintores que aun permanecían en la ciudad se les pidió trabajar en planos y mapas. Se trataba de pasar a limpio los planos y mapas elaborados por Francisco José de Caldas durante su estancia en Ecuador y de otras obras cartográficas hechas por el astrónomo y naturalista payanés durante su estancia en Antioquia. En junio de ese mismo año y al lado de Sinforoso Mutis, participó Matís en la labor de embalaje de los 104 cajones, debidamente inventariados, de los materiales acopiados en desarrollo de la Expedición. Es-

tos elementos, por orden de Pablo Morillo e ingerencia de Pascual Enrile fueron enviados a España.

Fue tan acelerado el mandato de empacar los materiales fruto de la Expedición, que tal premura no dio lugar para coordinar los dibujos anatómicos con las láminas ni para clasificar algunos materiales. El empaquetamiento de los materiales correspondientes a la Flora de Bogotá se hizo en apenas seis días. El total de los 104 cajones se empacó en el término de dos meses. En una declaración oficial realizada en 1817 Matís indica que por las muchas y diferentes cosas que incluían los materiales de botánica se necesitaban para empacarlas debidamente al menos seis meses y que muchos ejemplares de plantas se botaron por andar de prisa, por haberlo mandado así el Teniente Rafael Sevilla. (Díaz-Piedrahíta 2000)

En 1781 Matís se desempeñaba en Santafé como pintor al servicio de la familia Urquinaona, lo que indica su habilidad y vocación por este arte que perfeccionaría, luego como aprendiz de la Expedición bajo la tutela de Pablo Antonio García del Campo y más tarde como pintor de planta. Merced a sus capacidades y habilidad para pintar tanto a lápiz, como con pluma y con pincel se convirtió en un importante ilustrador de plantas y en un anatomista perspicaz responsable de hacer las disecciones de las flores e ilustrarlas con maestría. La evolución de su estilo fue notable; pasó rápidamente de la etapa de copiar pinturas ajenas a la de preparar los esquemas de García; al retiro de éste le reemplazó en la elaboración de láminas completas. Con el tiempo sus trabajos se fueron haciendo más elaborados, poniéndose de presente la soltura de la mano, el manejo de las sombras y volúmenes, los tonos y el brillo de los colores, sin abandonar el detalle y el valor sistemático de los distintos caracteres representados. La técnica de iluminación al temple la aprendió de Pablo Antonio García a quien igualó y luego superó en este tipo de pintura. Ésta labor le costó trabajo, pero, prontamente llegó a dominarla, perfeccionándola con Salvador Rizo, de quien con el correr de los años llegaría a apartarse para convertirse en su rival y antagonista.

Su habilidad para disecar e ilustrar las flores llegó a tal grado de perfección que le hizo acreedor al calificativo de “*mejor pintor de flores del mundo*,” apreciación con la que le distinguió Alejandro de Humboldt (1809). Este calificativo le fue dado en 1801, durante la visita a Santafé, y luego de que el Barón examinara detenidamente la obra pictórica de la Expedición. La admiración del viajero teutón se tradujo no sólo en este elogioso calificativo sino en la nominación, en su honor, de un género de bombacáceas, el género *Matisia*, cuya dedicatoria le señala como uno de los pintores más distinguidos. El respectivo texto señala: *Dédié à M. Matis, un des dessinateurs les plus distingués de l'expédition bota-*

1 Para datos más completos sobre la vida y obra del pintor puede consultarse Díaz Piedrahíta, S. 2000.

2 Matís nació en Guaduas en 1763. Fue el tercer hijo del hogar formado por Bartolomé Matís y María Luisa Mahecha. Se desconoce la fecha exacta de su nacimiento.

nique du royaume de la Nouvelle – Grenada,” (**Humboldt & Bonpland, 1809**).

El diseño de las pinturas de Matís es barroco; sus láminas guardan una composición geométrica en torno de un eje, son casi siempre planas, como si se tratara de esqueletos de herbario debidamente prensados, pero dotados del volumen y de la riqueza cromática propia del material fresco. Son intemporales pues representan simultáneamente todas las características de la planta a saber, capullos florales, flores maduras, frutos inmaduros y en sazón, y hojas jóvenes y adultas vistas tanto por la haz como por el envés, ya se tratase de hierbas que cabían en una sola lámina o de plantas mayores, arbustos, árboles o bejucos que requerían mayor espacio y a veces dos o tres láminas para complementar las imágenes. A la lámina mayor, y en provecho de los botánicos, se añadían, en la parte inferior, los dibujos de las distintas piezas florales o “anatomías,” resultado de las disecciones, obra también del pintor de Guaduas. Los bocetos a lápiz que nos ocupan, de ser de su autoría, podrían sugerir que este estilo, institucionalizado por Mutis en la iconografía de la Expedición, se debiera en gran medida a Matís. Sin embargo y como se comentará luego, esta hipótesis pierde mucho peso al comparar la totalidad de tales dibujos.

El tiempo ha demostrado que en verdad Matís fue el pintor más distinguido de la expedición y que dentro de la iconografía botánica mundial, es uno de los mejores ilustradores de plantas de toda la historia. A él se debe el mayor número de láminas en folio mayor elaboradas en desarrollo de la Expedición (fue quien más láminas dejó marcadas con su firma, además de elaborar otras que no firmó). De otra parte, la totalidad, o por lo menos la gran mayoría de los dibujos anatómicos correspondientes a las disecciones de las flores son obra suya. Testimonio de ello es una nota que dejó de su puño y letra cuando se embalaban los materiales para ser llevados a España y que dice: “*Todas las anatomías son hechas por Matís. Es el único que tiene conocimiento de toda la obra. En 13 de junio de 1816.*” Sobre estos dibujos anatómicos el propio Mutis, en una de sus representaciones al Gobierno le dedica esta frase suficientemente ilustrativa: “*No pasaré en silencio el mérito del pintor don Fnco. Matís encargado de las anatomías de las plantas y tan diestro botánico práctico, que apenas hay un vegetal que escape a su conocimiento.*” (**Díaz-Piedrahíta 2000**).

El 18 de junio de 1811, Matís inició un pleito en contra Salvador Rizo, Mayordomo de la Expedición, por una supuesta deuda ocasionada en las disposiciones de una Real Cédula de 1784. Al respecto utilizó un documento suscrito por Sinforoso Mutis y por Francisco José de Caldas. En ese documento los subdirectores de La Expedición señalan: “*Certificamos*

que don Francisco Javier Matís ha servido en la Expedición Botánica del Reino por espacio de veinte y siete años, no sólo en calidad de pintor común, sino también en la parte más delicada de las anatomías, habiendo por su aplicación adquirido muchos conocimientos en la parte científica de la Botánica.” (**Díaz-Piedrahíta 2000**). Este certificado reitera la importancia de la labor anatómica en la cual quedan incluidos dos trabajos de enorme cuidado como fueron las pinturas relativas a los musgos, las hepáticas, los líquenes y algunos hongos, así como los denominados *Cuaderno de Florones* y *Álbum de Florones*, admirables trabajos anatómicos que recogen las disecciones y el análisis de los capítulos de las especies de asteráceas, obra supervisada por Sinforoso Mutis y que resultó fundamental para la clasificación de las especies de esta familia representadas en la Flora. Aparte de ello se conservan en los archivos del Real Jardín Botánico de Madrid otros cuadernillos de dibujos anatómicos dedicados a las ciperáceas, las gramíneas, las malváceas y las hipericáceas que seguramente también son de su manufactura.

El 11 de mayo de 1850, el Senado y la Cámara de Representantes de la Nueva Granada aprobaron un decreto mediante el cual se le concedía una pensión vitalicia de dos mil cuatrocientos reales anuales al pintor, quien envejecido y casi ciego pasaba por una penuria económica (**Díaz-Piedrahíta 2000**). Como no podía ser infiel a la constante que caracterizó su vida, pudo disfrutar de tal pensión solo unos meses. Humilde hasta el final; agobiado por la miseria vivida y por el peso esos 88 años, falleció el 5 de noviembre de 1851. A él cabe el mérito de haber mantenido viva la llama de la investigación botánica y de haber transmitido a la siguiente generación esos ideales heredados de Mutis.

Su loable y destacada actividad explica los elogios deparados por Humboldt y por el propio Mutis y la fama que le acompañó a lo largo de su vida como botánico y pintor y como depositario de la tradición científica heredada de La Expedición. Esa labor le imprimió el carácter de catedrático sustituto de botánica en la Universidad Central y permitió que le nombrasen como Director Encargado del Observatorio Astronómico de Bogotá. Cerramos estas notas con las siguientes palabras de Ezequiel Uricoechea, el primero de sus biógrafos: “*Si algo se sabe de Botánica en nuestro país es debido al Señor Matís, y este es su verdadero timbre de gloria.*” (**Uricoechea, 1860**)

La labor pictórica en la Expedición.

En los inventarios realizados, tanto en Santafé como en Madrid (transcritos en **Díaz-Piedrahíta 2000**), y en relación con la labor pictórica figuran 667 diseños de láminas (cajón 12), 62 diseños de musgos pintados por Matís con sus anato-

mías por mayor (cajón 13), 37 cuadros de aves, cuadrúpedos y culebras (cajón 103) y 7 cuadros en los cuales fueron pintados los indios con su modo de vestirse. Figuran además 34 borradores de diseños de plantas.

El inventario de la colección realizado en Santafé, entre el 7 y el 10 de noviembre de 1814 por Juan Jurado, Tomás Tenorio y José María Mutienx, en presencia de Sinforoso Mutis, dio un total de 6318 láminas de plantas discriminadas así:

Clase Monandria 24 en negro 18 en color;
 Diandria, 130 en negro y 96 en color;
 Triandria, 200 en negro y 145 en color;
 Tetrandria, 118 en negro y 88 en color;
 Pentandria, 318 negras y 294 en color;
 Hexandria 84 negras, 72 en color, más 16 anatomías en negro y 8 en color;
 Heptandria, 1;
 Octandria, 34 negras, 46 en color;
 Eneandria, 10 negras y 19 en color;
 Decandria 75 negras y 185 en color;
 Dodecandria e Icosandria, 27 negras y 33 en color,
 Polyandria, 138 negras y 106 en color;
 Didynamia, 91 negras y 99 en color;
 Tetradymia, 2 negras y 10 en color;
 Monadelphia 49 negras y 62 en color;
 Diadelphia 21 negras y 55 en color,
 Polyadelphia, 5 en color,
 Syngenesia 68 negras y 246 en color,
 Monoecia 44 negras y 70 en color;
 Dioecia 123 negras y 136 en color,
 Poligamia, 76 negras y 77 en color,
 Criptogamia, 32 negras y 38 en color,
 Plantas indeterminadas 4 negras y veinte en color.

En ese inventario también figuran los trabajos de Francisco José de Caldas correspondientes a 29 láminas negras y 19 en color, así como 70 diseños de plantas tiernas en color y 771 dibujos anatómicos en color. En esta relación aparecen 1148 diseños de todas las plantas y 68 diseños de musgos trabajados por Mutis. Aparecen también 7 láminas en colores reparadas entre los pintores y 7 láminas negras que ellos estaban dibujando, y entre los trabajos concluidos figuran 11 láminas en color con sus copias negras de la primera década, otras 11 negras y 11 iluminadas de la segunda década, 12 negras y 12 en color de la tercera década así como 6 negras y 6 iluminadas de la cuarta década además de 61 láminas en negro y

61 en color correspondientes al trabajo de las quinas. A estas láminas hay que añadir las cien que regaló José Celestino Mutis a Alejandro de Humboldt en 1802 durante su visita a Santafé. Es decir que en números redondos se elaboraron en un término de treinta años cerca de 6700 láminas de plantas. En el último inventario figuran 6619 láminas.

Para la época de la Expedición la palabra boceto no se empleaba. En el Diccionario de la Lengua Castellana compuesto por la Real Academia Española, edición de 1730, se define “diseño” como: *Delineación, traza sobre superficie que representa la idea del futuro edificio, o pintura que se intenta ejecutar*. Por boceto hoy entendemos un apunte previo a la ejecución de una obra artística, es decir un esquema o bosquejo de tal obra, en tanto que por diseño entendemos la concepción original de una obra que se va a producir. En el caso de las palabras empleadas entonces, y que aparecen reiteradamente en los inventarios, debemos entender el “diseño” como un dibujo previo, pero entre los materiales conservados en el Real Jardín Botánico de Madrid, no aparecen, hasta ahora los dibujos previos, bocetos o diseños preliminares y cabe la posibilidad de que se haya empleado la palabra diseño para las láminas finales. Por ello, en el presente escrito tratamos como bocetos únicamente los veintidós dibujos a lápiz objeto del presente análisis. Lo que resulta claro es que en el título “*diseños de todas las láminas*” que aparece en los inventarios no se incluyen este tipo de bocetos.

La metodología en la elaboración de las láminas

La metodología seguida en la elaboración de las láminas y en la investigación botánica puede sintetizarse como sigue. Los herbolarios o los propios investigadores recorrían el campo en busca de las plantas que estuviesen florecidas o de aquellas que habían llamado previamente la atención de Mutis y de sus colaboradores. En ocasiones algunos pintores se desplazaban al campo y allí hacían apuntes de las plantas que se estaban estudiando. El material recién recolectado era llevado a la Casa de la Botánica, donde se seleccionaba una rama o un ejemplar como modelo del dibujo en tanto que el resto del material se prensaba luego de tomar las debidas notas sobre el hábito y demás características importantes. La rama se colocaba en agua para retrasar su marchitez y sobre ella se hacía el diseño general de la lámina. Luego se elaboraba la lámina en folio mayor. En tal lámina se coloreaban las flores y una o dos hojas para conservar el color de la planta en vivo. Posteriormente se concluía la lámina sin importar si la rama o el ejemplar ya habían marchitado y perdido sus colores. Paralelamente se realizaba la disección de las flores, obra también encomendada a Mutis, quien plasmaba las imágenes de las disecciones en pequeñas tiras de papel de acuarela o en cuadernos mayores, como es el caso del *Álbum de Florones*

y de algunos registros de disecciones correspondientes a la ciperáceas, juncáceas e hipericáceas. En el caso de las asteráceas se realizaba también un registro pormenorizado de las disecciones, seis en promedio, el cual se anotaba en el *Cuaderno de Florones*. Posteriormente se añadía a la lámina en folio el esquema con los dibujos de las partes florales analizadas mediante disección y finalmente se hacían las réplicas en negro o en sepia que servirían de modelo para el grabador al momento de hacer las láminas en cobre.

Si los bocetos fuesen auténticos, insinuarían, como una novedad en el proceso pictórico, que los diseños de las láminas en folio mayor se debiesen a Matís, quien previamente habría delineado la imagen en pequeño formato para plasmarla luego en la acuarela, definiendo un estilo que caracteriza esta colección iconográfica.

Análisis de los bocetos a lápiz. Modelos de las láminas o falsificaciones.

Lo llamativo de los dibujos a lápiz en pequeño formato (18 – 19.5 cm de alto por 13.5 -14 cm de ancho), como se aprecia en las imágenes, es que de los veintiuno conocidos, diez (casi un 50%), coinciden en su concepción con las láminas en folio mayor de la colección iconográfica de la Real Expedición Botánica, aunque en algunos aparece la imagen invertida o incompleta y generalmente sin algunos detalles (disecciones, raíces, etc.).

Los otros once, luego de un análisis detallado resultaron corresponder a especies que hasta ahora no han aparecido ilustradas en gran formato (dos bocetos) o a reproducciones parciales de láminas en color publicadas en dos obras europeas a saber. *Choix des plus belles fleurs et des plus beaux fruits*, obra del conocido ilustrador de plantas Pierre Joseph Redouté publicada en 1827-1833, de la que se copiaron cuatro láminas. Otras tres láminas incompletas, se basaron en plantas ilustradas en la obra: *Fleurs, fruits et feuillages choisis d l'Île de Java* de Berthe Hoola van Nooten, libro editado en 1880.

La primera serie de bocetos, por sus características parecían auténticos pues muestran un tipo de papel ligeramente diferente y una manufactura más cuidadosa en tanto que los segundos varían un tanto y en su mayoría llevan en el extremo superior derecho un número, lo que indica que hacen parte de una serie. De ellos, en siete fue incluida la firma del pintor en la parte inferior. Haciendo las debidas comparaciones y cotejos, los primeros pudiesen ser, aunque con enormes dudas, dibujos de la autoría de Matís, aunque las firmas parecen demasiado iguales y al ser confrontadas a contraluz prácticamente coinciden lo que sugiere que sean copiadas de un

mismo modelo. Por otra parte el hecho de que varios de los bocetos representen copias casi idénticas de solo parte de las láminas de la Flora, hace sospechar que fueron elaboradas tomando como modelos las láminas completas. Esto resulta especialmente palpable en el caso de la lámina de la orquídea *Prostecchia vespa* (Figura 5), en la que detrás de la planta con flores, se representa una infrutescencia que pertenece a otro ejemplar, del que no aparece su parte basal, que si aparece en las láminas de Mutis.

Los dibujos de la segunda serie definitivamente no pueden ser obra del pintor de Guaduas por varias razones. Si bien uno de los libros fue editado en 1833, en tal año Matís contaba con 70 años de edad y estaba casi ciego, lo cual le habría impedido copiar estos dibujos. El otro libro data de 1880, época en la que el pintor llevaba tres décadas de fallecido. Si a esto se añade un cotejo de los números colocados en los bocetos, resulta imposible que el artista hubiera elaborado los dibujos siguiendo un orden o secuencia en la que aparecen primero los dibujos copiados de la obra de 1880, y posteriormente los de la obra de 1827-1833 y aun peor, los que corresponderían a bocetos de las láminas de la Flora de Mutis como ocurre con el distinguido con el número 23 y que corresponde a la orquídea *Cattleya trianae*.

Lo anterior indica claramente que se trata de un fraude y que si bien los dibujos pueden ser antiguos y de buena manufactura, no son obra de Francisco Javier Matís y que la firma y los números seriados fueron añadidos con posterioridad. A continuación se presenta un análisis detallado de cada dibujo.

1.- Bombacaceae. *Ceiba schotti* Britt. & Baker vel aff. Es este uno de los dibujos que no se corresponde con una de las láminas en folio mayor de la colección Mutis. Representa una rama con una hoja palmeada, la flor en la parte superior, y hacia la derecha un fruto parcialmente abierto; en la parte inferior lleva la firma de Francisco Javier Matís. La planta representada es muy similar a una especie de *Ceiba* Mill., que actualmente se conoce solo de Mesoamérica y no ha sido localizada aún en Colombia. (Figura 1)

2.- Butomaceae. *Limnocharis flava* (L.) Buch. El diseño del boceto coincide plenamente con el de las láminas distinguidas con los números 234 (policroma), 234a (réplica en negro) y 234b (réplica en sepia). No obstante la imagen aparece en forma invertida y carece de las raíces que aparecen en la lámina policroma y de un detalle de otra rama con botones florales así como de un perfil foliar delineado en el fondo. Dos de estas láminas fueron publicadas en el Tomo III(1) de la Flora de la Real Expedición Botánica bajo los números XXIX y XXX. (Figura 2)

3.- Bromeliaceae. *Tillandsia biflorae* R. & P. El dibujo coincide plenamente con la lámina policroma No. 299, del cual existe una réplica en negro para el grabado (299a). Ambas carecen de firma. El boceto no lleva firma. (Figura 3)

4.- Bromeliaceae. *Tillandsia turneri* Baker. El boceto, con la firma de Matis coincide plenamente con el diseño de la lámina policroma distinguida con el número 306, la cual carece de la firma del autor. De esta especie existe además la réplica en negro (306a) que serviría de modelo al grabador. (Figura 4).



Figura 1.- *Ceiba schottii* Britten & Baker f. vel aff. Bombacaceae. Boceto a lápiz en pequeño formato atribuido a Francisco Javier Matís.

5.- Bromeliaceae. *Racinaea subalata* (André) M.A. Spencer & L.B. Smith. El boceto no lleva firma y en su diseño coincide plenamente con la lámina en folio mayor distinguida con el número 307, aunque en el dibujo a lápiz no están detalladas las raíces. La lámina cuenta con una réplica en negro (307a). Este boceto fue determinado por Julio Betancur. (Figura 5)

6.- Orchidaceae. *Prostechea vespa* (Vell.) W. E. Higgins. El boceto coincide con la lámina distinguida con el número 415, pero aparece en forma invertida. A la lámina en folio

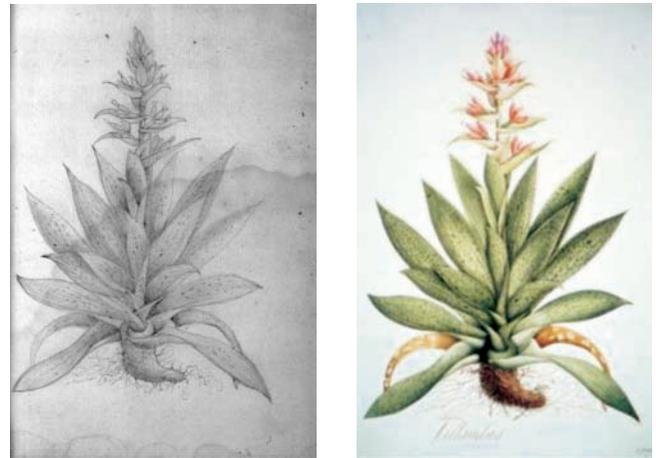


Figura 3.- *Tillandsia biflora* Ruiz & Pav. Bromeliaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha lámina No. A-299 en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 2.- *Limnocharis flava* (L.) Buch. Hydrocharitaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha lámina No. A-234 en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).

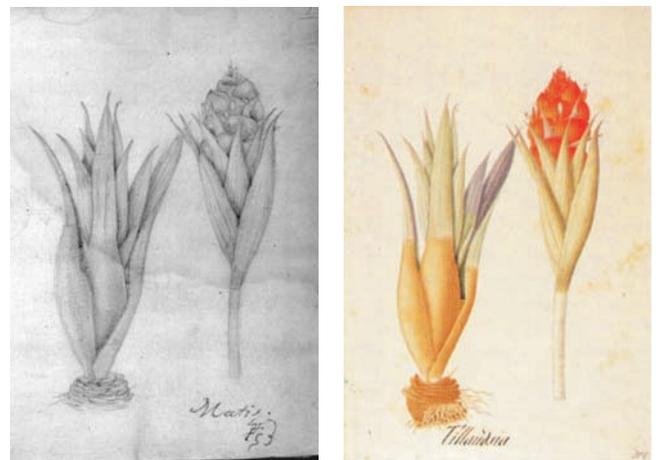


Figura 4.- *Tillandsia turneri* Baker. Bromeliaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido Matís, derecha lámina No. A-306 en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 5.- *Racinaea subalata* (André) M.A.Spencer & L.B. Smith. Bromeliaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha lámina No. **A-307** en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 7.- *Coryanthes summeriana* Lindl. Orchidaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido Matís, derecha lámina No. **A-458** en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).

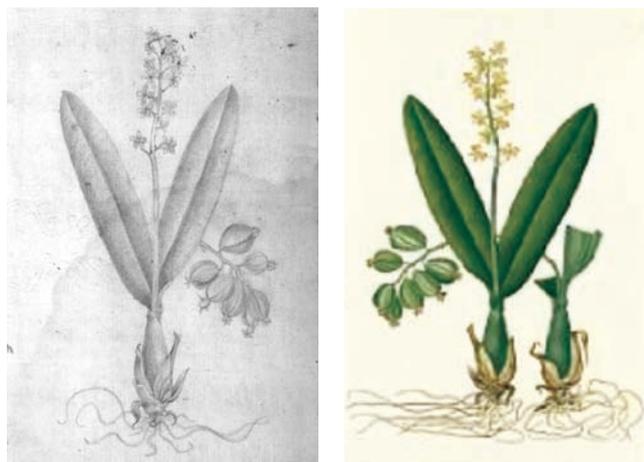


Figura 6.- *Prosthechea vespa* (Vell.) W.E. Higgins, Orchidaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha lámina No. **A-415** en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 8.- *Malaxis parthonii* Morr. Orchidaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido Matís, derecha lámina No. **A-579** en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).

mayor, que carece de la firma de su autor, le fue añadida otra planta con los frutos que no figura en el dibujo a lápiz y por ello el diseño de las raíces se modificó. El boceto carece de firma. (Figura 6)

7.- Orchidaceae. *Coryanthes summeriana* Lindl. A este boceto le fue añadida la firma de Matís en la parte inferior y en su diseño coincide con las láminas distinguidas con los números **458** (policroma) y **458a** (réplica en sepia). Ambas

fueron reproducidas en el Tomo X de la Flora de la Real Expedición Botánica bajo los números XXVII y XXVIII. (Figura 7).

8.- Orchidaceae. *Malaxis parthonii* Morr. El boceto coincide con el diseño de la lámina en folio mayor distinguida con el número **579**, la cual fue publicada en el Tomo VIII de la Flora de la Real Expedición Botánica bajo el número 52. (Figura 8).

9.- Orchidaceae. *Cattleya trianae* Lindl. & Rchb. fil. Este dibujo coincide con el diseño de la lámina A 428, iluminada, a color, obra de Matís reproducida en el Tomo X de la Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada. Lleva en la parte superior el número 23 y en la parte inferior le fue añadida la firma de Matís (Figura 9).

10.- Maranthaceae. *Calathea insignis* Peters. El dibujo a lápiz coincide con la lámina policroma en folio mayor distinguida con el número 604. Es esta una de las láminas en las cuales fueron añadidos en la parte inferior los dibujos anatómicos. Carece de la firma de su autor, al igual que la réplica



Figura 9.- *Cattleya trianae* Lindl. & Rchb. Orchidaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido Matís, derecha lámina No. A-428 en folio mayor de la Colección Mutis (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).

en negro (604a). Esta lámina fue publicada en el Tomo VIII de la Flora de la Real Expedición Botánica bajo el número 52. (Figura 10).

11.- Araceae. *Xanthosoma* cf. El dibujo coincide con la lámina distinguida con el número 612. Se trata de una imagen policroma de la autoría de Matís y que representa una aráceca. Fue marcada como *Arum* y en ella están representados dos tipos de hojas aparte de una infrutescencia, además de la inflorescencia que aparece en la parte superior. La lámina en folio mayor lleva además un rizoma con sus yemas y raíces que no aparecen en el boceto. De la inflorescencia y de la



Figura 11.- Araceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha, lámina en folio mayor, distinguida con el No. A- 612 de la Colección Mutis. (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 10.- *Calathea insignis* Peters. Izquierda, Maranthaceae. Boceto a lápiz atribuido a Matís. Derecha, lámina No. A-604 en folio mayor de la Colección Mutis. (Archivo del Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid).



Figura 12. *Garcinia dulcis* (Roxb.) Kurz, Clusiaceae. Izquierda, boceto a lápiz atribuido a Matís, derecha lámina No. 15 de *Fleurs, Fruits et feuillages choisis de L'île de Java*, pintura de Berthe Hoola van Nooten.

infrutescencia existen dos dibujos adicionales que se conservan entre los dibujos anatómicos y que lleva los números **B 831** y **B 832**. (Figura 11).

12.- Boceto No. 15. Clusiaceae. *Garcinia dulcis* (Roxb.) Kurz, planta de origen asiático. Corresponde a una parte de la lámina nº 15 de la obra *Fleurs, fruits et feuillages choisis de L'île de Java*:.. (van Nooten, 1880). (Figura 12).

13.- Boceto No. 16. Indeterminada. Recuerda a alguna Papaveraceae. Probablemente la representación de alguna lámina de una obra de jardinería publicada. (Figura 14).



Figura 14.- Boceto No. 16 atribuido a Matís. Figura indeterminada con apariencia de Papaveraceae. La especie representada no corresponde a la flora nativa colombiana y posiblemente fue copiada de un libro de jardinería editado en Europa.

14.- Boceto No. 17. Indeterminada. Probablemente la representación de alguna lámina de obra de jardinería publicada. (Figura 15).

15.- Boceto No. 19. Araceae. *Caladium bicolor* Vent., planta de origen asiático. Corresponde a una mala imitación de una hoja de la lámina nº 9 de *Caladium bicolor*, de la obra *Fleurs, fruits et feuillages choisis de l'île de Java*:.. (van Nooten, 1880). (Figura 16).

16.- Boceto No. 24. Liliaceae. *Fritillaria imperialis* L., planta de origen asiático. Corresponde a una copia incom-



Figura 16.- Boceto No. 19, *Caladium bicolor* Vent., Araceae. Dibujo atribuido a Matís. La imagen fue tomada de una de las hojas de la lámina no. 9 de *Fleurs, Fruits et feuillages choisis de L'île de Java*, pintura de Berthe Hoola van Nooten.



Figura 15.- Boceto No. 17, dibujo atribuido a Matís. Especie indeterminada. La planta representada no corresponde a la flora nativa colombiana y posiblemente fue copiada de un libro de jardinería editado en Europa.



Figura 13.- *Fritillaria imperialis* L. Liliaceae. Izquierda, boceto no. 24 atribuido a Matís. Derecha, Imagen tomada de la lámina no. 2 de *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits*, obra de Pierre Joseph Redouté.

pleta de la Lámina 2 de la obra *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits* de Pierre Joseph Redouté. (Figura 13).

17.- Boceto No. 25. Orchidaceae. *Odontoglossum* sp. Por las características de la flor, éste dibujo, indudablemente corresponde a una especie de *Odontoglossum*, que, bien podría ser *O. crispum* Lindl. u *O. luteopurpureum* Lindl. Sin embargo resulta curioso que muestra una flor única en lugar de una inflorescencia, como es normal en estas especies. Todo indica que no la copiaron completamente. (Figura 17).

18.- Boceto No. 26. Fabaceae. *Lathyrus latifolius* L., planta de origen euroasiático. Corresponde a una copia de la Lámina 98 de la obra *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits* de Pierre Joseph Redouté (1933). (Figura 18).



Figura 17.- Boceto no. 25 atribuido a F.J. Matís. *Odontoglossum* sp. Orchidaceae.



Figura 18.- *Lathyrus latifolius* L., Fabaceae. Izquierda Boceto no. 26 atribuido a Matís. Derecha, Lámina no. 2 de *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits*, obra de Pierre Joseph Redouté.



Figura 19.- *Averrhoa carambola* L., Oxalidaceae. Izquierda, boceto no. 27 atribuido a Matís. Derecha Lámina no 36 de la obra *Fleurs, Fruits et feuillages choisis de L'île de Java*, de Berthe Hoola van Nooten.

19.- Boceto No. 27. Oxalidaceae. *Averrhoa carambola* L., planta de origen Indomalayo introducida a América y las Antillas. Corresponde a una parte de la lámina nº 36 de la obra: *Fleurs, fruits et feuillages choisis de l'île de Java: peintes d'après nature*. (van Nootenv, 1880), donde esta planta aparece con el nombre de *Averrhoa bilimbi* L. (Figura 19).

20.- Boceto No. 28. Campanulaceae. *Campanula trachelium* L, planta de origen europeo. Corresponde a una copia de la Lámina 106 de la obra *Choix des plus belles fleurs et des plus belles fruits* de Pierre Joseph Redouté (1827-1833). (Figura 20)

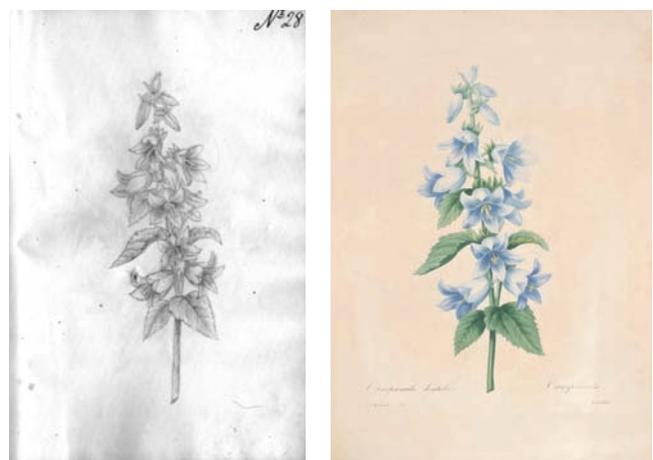


Figura 20.- *Campanula trachelium* L., Campanulaceae. Izquierda, boceto no. 26 atribuido a Matís. Derecha, Lámina no. 106 de *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits*, obra de Pierre Joseph Redouté.



Figura 21.- *Gentiana acaulis* L., Gentianaceae. Izquierda, boceto no. 29 atribuido a F. J. Matís. Derecha Lámina no. 97 de la obra *Choix des plus belles fleurs et de plus belles fruits*, de Pierre Joseph Redouté.

21.- Boceto No. 29. Gentianaceae. *Gentiana acaulis* L., planta de origen europeo. Corresponde a una copia de la Lámina 97 de la obra *Choix des plus belles fleurs et des plus belles fruits* de Pierre Joseph Redouté (1827-1833). En la lámina se incluye la representación de un lepidóptero el cual fue copiado burdamente. (Figura 21).

Conclusión

Recientemente aparecieron en el mercado de arte en Bogotá veintiún bocetos a lápiz en pequeño formato con imágenes de plantas. Estos dibujos, algunos con la firma de Francisco Javier Matís se conservaban en una colección privada en Bucaramanga. Un análisis pormenorizado de tales dibujos, hecho por los autores plantea enormes dudas sobre la autenticidad de tales obras, al punto de considerarlos falsificaciones, pues las firmas que aparecen en algunos parecen copiadas y coinciden plenamente al confrontarlas a trasluz. De otra parte, estos presuntos bocetos son simples copias, unos de algunas de las láminas de la colección de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada, otros de obras pictográficas europeas editadas en el siglo XIX como son la selección de flores y frutos de Pierre Joseph Redouté (1827-1833) y las flores, frutos y follajes de plantas de la isla de Java de B.H. van Nooten (1880).

Tras un cuidadoso cotejo de las fechas y las características de las láminas, calidad del papel, las firmas incluidas, los números etc., se descarta cualquier autenticidad en estos dibujos. Francisco Javier Matís no puede ser su autor y si de una parte tuvo a su cargo tareas puntuales como las de anatomista, responsable de elaborar con la ayuda de un pequeño microscopio los diseños de los musgos y las hepáticas, las “anatomías” o disecciones de las flores y las anatomías de los capítulos de las asteráceas, no podemos atribuirle, con base en estos dibujos, el diseño general de las láminas en folio mayor a través de bocetos. Además, en los diferentes y cuidadosos inventarios de los materiales de la Expedición no figura este tipo de bocetos que resulta imposible hubiesen pasado inadvertidos.

Agradecimientos

Expresamos nuestra gratitud al señor Jaime Rueda García, quien facilitó los bocetos, así como al Real Jardín Botánico de Madrid que en repetidas ocasiones nos ha facilitado la consulta del herbario, los archivos, la biblioteca y la colección iconográfica de Mutis. Igualmente agradecemos al profesor Julio Betancur su valiosa ayuda.

Bibliografía

- Humboldt A de, & A. Bonpland** 1809. *Plantes Aequinoxiales*. F. Schoell. París.
- Díaz-Piedrahita, S.** 2000 *Matís y los dos Mutis. Orígenes de la anatomía vegetal y de la sinanterología en América*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Enrique Pérez Arbeláez 14.
- Nooten, B.H. van** 1880. *Fleurs, fruits et feuillages choisis de l'île de Java: peints d'après nature*.
- Redouté, P.J.** (1827-1833). *Choix des plus belles fleurs et des plus beaux fruits*. Paris: Chez l'auteur: C.L.F. Panckoucke.
- Uricoechéa, E.** 1860. *Biografía de Francisco Javier Matís*. El Mosaico (Bogotá) 6:41.

Recibido: 15 de agosto de 2012

Aceptado para publicación: 5 de septiembre de 2012.

ACOPLAMIENTO INVERSO Y MAPEO DE FARMACÓFORO COMO HERRAMIENTAS PARA ENCONTRAR NUEVOS BLANCOS FARMACOLÓGICOS DE COMPUESTOS NATURALES

Wilson Maldonado Rojas, Katia Noguera Oviedo, Jesús Olivero Verbel*

RESUMEN

Maldonado Rojas W., K. Noguera Oviedo, J. Olivero Verbel: Acoplamiento inverso y mapeo de farmacóforo como herramientas para encontrar nuevos blancos farmacológicos de compuestos naturales. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 411-420, 2012. ISSN 0370-3908.

El resurgimiento de los productos naturales en el ámbito de descubrimiento de fármacos tiene su base en la introducción de nuevos enfoques, tecnologías y metodologías, incluyendo el diseño de moléculas bioactivas asistido por ordenador. Los servidores TarFisDock y PharmMapper son herramientas computacionales empleadas para la búsqueda de potenciales blancos farmacológicos para ligandos orgánicos. Este trabajo muestra un ejemplo de aplicación de estos servidores. Los resultados obtenidos sugirieron que moléculas de origen natural, tales como la ascididemina (*Didemnum sp. Tunicado*), el peyssonol B (*Peyssonnelia sp.*), el ácido asiático (*Centella asiatica*) y el ácido docosahexaenoico (aceite de pescado), tienen como blancos la dihidroorotato deshidrogenasa, la mieloperoxidasa, el receptor beta del ácido retinoico, y la aldosa reductasa, respectivamente. Estas proteínas han sido relacionadas con diversas enfermedades y ofrecen una explicación teórica de algunos de los efectos benéficos reportados para las moléculas evaluadas.

Palabras clave: AutoDock Vina, productos naturales, PharmMapper, farmacóforo, TarFisDock, acoplamiento molecular.

ABSTRACT

The resurgence of natural products on the drug discovery scene has its basis on the introduction of new approaches, technologies and methodologies, including the computer-aided design of bioactive molecules. TarFisDock and PharmMapper servers are computational tools employed for the search of potential drug targets for organic ligands. This work shows an example of application for these servers. The obtained results suggested that nature-derived molecules, such as ascididemine (*Didemnum sp. Tunicado*), peyssonol B (*Peyssonnelia sp.*), asiatic acid (*Centella asiatica*) and the docosahexaenoic acid (fish oil), have as targets the dihydroorotate dehydrogenase, myeloperoxidase, retinoic acid receptor beta, and aldose reductase, respectively. These proteins have been related to diverse diseases and offer a theoretical explanation for some of the beneficial effects reported for evaluated molecules.

Keywords: AutoDock Vina, natural products, PharmMapper, pharmacophore, TarFisDock, Molecular docking.

* Grupo de Química Ambiental y Computacional. Universidad de Cartagena, Colombia. Email: joliverov@unicartagena.edu.co; jesusalivero@yahoo.com.

Introducción

Muchas revisiones científicas han documentado la utilización de los recursos naturales, plantas, animales y microorganismos, entre otros, con fines medicinales (**Ji et al.**, 2009; **Ganesan**, 2008; **Butler**, 2006; **Rishton**, 2006), práctica que ha estado presente desde el principio de la humanidad (**Ji et al.**, 2009), constituyéndose en la principal fuente de ingredientes activos empleados en la industria farmacéutica (**Harvey et al.**, 2008).

Las interacciones que tienen lugar entre los organismos en los ecosistemas les ha ayudado a adaptarse a su hábitat. Este proceso ha dado lugar a una amplia variedad de compuestos naturales complejos, los cuales pueden interactuar de manera específica con moléculas biológicas blanco (**McChesney et al.**, 2007). Con las millones de estructuras diferentes resultantes de la química combinatoria natural, ha sido estimado que la diversidad de los compuestos naturales es mayor que la colección existente de productos de síntesis que existen en la actualidad (**Wilk et al.**, 2010; **Kumar & Waldmann**, 2009; **Harvey**, 2008). Otra de las ventajas de los compuestos naturales sobre los fármacos sintéticos radica en la mayor similitud de sus estructuras con el “espacio químico” ocupado en las proteínas objetivos, permitiendo una mejor acción sobre estas (**Harvey**, 2007).

El papel de las moléculas de origen natural es notable en la producción de fármacos beneficiosos para la salud humana. Más del 50% de los medicamentos aprobados desde 1994 derivan de ingredientes naturales (**McChesney et al.**, 2007). Entre los múltiples ejemplos están los medicamentos usados para combatir el cáncer y diferentes tipos de infección (**McChesney et al.**, 2007; **Lam**, 2007; **Cordell**, 2000). Desafortunadamente, desde la década de 1990's, muchas compañías farmacéuticas redujeron la búsqueda y el interés en el desarrollo de nuevos medicamentos a partir de compuestos naturales (**Harvey**, 2008; **Lam**, 2007). Esto sumado a la aparición de tecnologías como la búsqueda de alto rendimiento (High Throughput Screening, HTS), acoplada con la química combinatoria, originó recortes en la investigación en esta área. La meta era acelerar el tiempo de desarrollo de nuevos medicamentos y evitar las dificultades derivadas de la utilización de productos naturales, incluyendo el acceso y el suministro de los mismos y su complejidad química (**Harvey**, 2008; **Lam**, 2007). Sin embargo, la disponibilidad estructural de biomoléculas, la aparición de herramientas de acoplamiento proteína-ligando y el desarrollo de metodologías de diseño asistido por computadores (**Mandal et al.**, 2010), han facilitado el resurgimiento del interés en el descubrimiento de nuevos fármacos a partir de productos naturales.

La búsqueda, el diseño y la optimización de nuevas moléculas con actividad biológica específica, ha conducido a que la industria farmacéutica sea una de las líderes en este campo de la investigación *in silico* (**Wild & Wiggins**, 2006). Dentro de las herramientas computacionales más comunes en esta área están el diseño basado en la estructura del blanco molecular (acoplamiento inverso proteína-ligando), en el ligando (farmacóforo), y en las relaciones cuantitativas estructura-actividad/propiedad (QSAR/QSPR), para la predicción de la toxicidad de forma computacional (**Kapetanovic**, 2008).

Acoplamiento inverso proteína-ligando

Los métodos tradicionales de acoplamiento proteína-ligando en general unen moléculas flexibles dentro de una representación específica y rígida del receptor (proteína), lo cual puede introducir errores en los cálculos convirtiéndose en desventajas (**Harriman et al.**, 2007). Hoy en día, los programas de mayor uso realizan el acoplamiento permitiendo flexibilidad en los residuos del sitio de unión a la proteína y en los ligandos, proporcionando de esta manera simulaciones más realistas.

En el acoplamiento inverso o reverso, el receptor es tratado como un huésped, y el proceso es realizado alrededor de un ligando rígido (**Kämper et al.**, 2006; **Harriman et al.**, 2007). Este enfoque es utilizado principalmente en la búsqueda de posibles proteínas blanco para moléculas pequeñas con actividad biológica conocida, empleando métodos de acoplamiento entre las estructuras almacenadas en una base de datos de proteínas con cavidad y un ligando específico (**Li et al.**, 2006). Los complejos con la mejor interacción proteína-ligando permiten identificar candidatos potenciales para la validación experimental (**Tang et al.**, 2006).

Entre las ventajas y posibles aplicaciones del método de acoplamiento inverso dirigidas al descubrimiento de fármacos, existen varias contribuciones importantes, incluyendo la detección de blancos terapéuticos desconocidos, la identificación de blancos potenciales responsables de la toxicidad y/o efectos secundarios de un medicamento, así como la exploración de mecanismos moleculares de compuestos bioactivos a base de plantas, en particular aquellas provenientes de las medicinas tradicionales (**Mandal et al.**, 2010; **Tang et al.**, 2006; **Chen & Ung**, 2002).

En la actualidad hay varios servidores y softwares utilizados para el acoplamiento inverso, tales como INVDOCK (**Chen & Ung**, 2002), EM-Dique 3 (**Harriman et al.**, 2007), y TarFisDock (**Li et al.**, 2006), entre otros.

TarFisDock

El servidor TarFisDock (Target Fishing Dock) es una herramienta disponible en la web creada por el Centro de Diseño y

Descubrimiento de Fármacos (DDDC) de Shanghai, China, y desarrollada sobre la base del programa de acoplamiento Dock 4.0 (Li *et al.*, 2006). Tiene como propósito encontrar proteínas que posiblemente sirvan de blanco para pequeñas moléculas activas que funcionen como ligandos (Cai *et al.*, 2006). Es posible acceder libremente a esta herramienta a través de la página web <http://www.dddc.ac.cn/tarfishdock/>.

TarFisDock está integrada con una base de datos de blancos farmacológicos potenciales (PDTD), la cual funciona como piedra angular para identificar los posibles blancos enlazantes *in silico* (Gao *et al.*, 2008). Esta colección de proteínas fue construida a partir de la literatura, y bases de datos en línea tales como DrugBank, Base de Datos de Blancos Terapéuticos (TTD), y Thomson Pharma (Tang *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2006, Gao *et al.*, 2008).

De acuerdo con el sitio web de PDTD (<http://www.dddc.ac.cn/pdtd/>), en la actualidad (2011), esta base de datos contiene 1207 entradas con estructuras 3D de la base de datos Protein Data Bank (PDB, <http://www.pdb.org/pdb/home/home.do>), las cuales pueden ser evaluadas como blancos. Las proteínas o blancos farmacológicos están clasificadas de acuerdo con dos criterios: áreas terapéuticas y función bioquímica.

La base de datos PDTD tiene diferentes funciones de búsqueda. Los usuarios pueden acceder a datos por el código PDB, nombre de la proteína o nombre de la enfermedad. Resultados de la consulta se presentan en un formato de tabla y cada proteína blanco tiene su propia página de resultados para proporcionar información comprensible, incluyendo el código PDB, nombre, estructura, categoría, enfermedad relacionada, y el sitio activo de la proteína (Gao *et al.*, 2008). Además, ofrece enlaces externos a otras bases de datos asociadas, como Therapeutic Target Database (TTD), DrugBank, el servidor de proteómica ExpASy, La Enciclopedia de Genes y Genomas de Kyoto (KEGG), entre otras (Matingly, 2009; Gao *et al.*, 2008). La estructura de la pequeña molécula analizada debe ser presentada en formato Mol2 (Li *et al.*, 2006).

A pesar de todo su potencial, TarFisDock tiene algunas limitaciones. Por ejemplo, no contempla la flexibilidad de las proteínas durante la simulación de acoplamiento, y las disponibles en su base de datos solo cubren una pequeña fracción de proteínas que han sido relacionadas con enfermedades comunes (Li *et al.*, 2006). Este hecho es reconocido por sus propios creadores y se encuentra en un proceso de mejora continua.

Mapeo del farmacóforo

Una parte esencial de la búsqueda y diseño de fármacos es la predicción del posible acoplamiento o interacción entre

moléculas pequeñas y macromoléculas blanco. Este proceso puede ser realizado empleando el concepto de farmacóforo. De acuerdo con la definición de la IUPAC, un farmacóforo es “un conjunto de características estéricas y electrónicas que es necesario para asegurar la óptima interacción supramolecular con un blanco biológico específico y para activar (o bloquear) su respuesta biológica” (Wermuth *et al.*, 1998). El concepto farmacóforo se basa en los tipos de interacción observadas en el reconocimiento molecular, tales como enlaces de hidrógeno, la carga positiva o negativa y regiones hidrofóbicas (por ejemplo, centros de anillos aromáticos) (Mukherjee *et al.*, 2008). El mapeo del farmacóforo es una de las herramientas computacionales más exitosas y un paso para entender el proceso de reconocimiento ligando-receptor (Kansal *et al.*, 2010).

Los modelos de farmacóforos son utilizados cuando un compuesto activo ha sido identificado, siendo la estructura 3D de la proteína blanco o receptor por lo general desconocida (Gad, 2008). Los farmacóforos intentan proveer una matriz de tres dimensiones de los grupos funcionales que una molécula debe poseer para ser reconocido por el receptor (Kansal *et al.*, 2010). Un mapeo de farmacóforo es una descripción 3D del mismo, desarrollado mediante la especificación de la naturaleza de las características electrónicas y topológicas claves, así como de su distancia 3D en el mapa (Gad, 2008).

Un uso corriente del farmacóforo es explorar bases de datos que los contienen, identificando de esta forma nuevas clases estructurales de compuestos potenciales activos (Jain & Chincholikar, 2004). Para tal efecto, existen varios programas disponibles en el comercio, por ejemplo CATALYST, GASP y DISCO (Mukherjee *et al.*, 2008), así como servidores en la web tales como PharmaGist (Schneidman-Duhovny *et al.*, 2008). Estas plataformas son utilizadas para la generación de farmacóforos para una o varias moléculas. Sin embargo, recientemente existen nuevas herramientas poderosas en la web que permiten realizar enfoques basados en modelos de farmacóforos para encontrar proteínas blanco por acoplamiento inverso, un ejemplo destacado es el nuevo servidor llamado PharmMapper.

PharmMapper

PharmMapper es una herramienta de servidor web puesta en funcionamiento en 2009 por el Centro de Diseño y Descubrimiento de Fármacos (DDDC) de Shanghai. El propósito de esta herramienta es identificar blancos potenciales de pequeñas moléculas (medicamentos, productos naturales u otros compuestos con blancos enlazantes no identificados) con un mapeo “inverso” del farmacóforo (Liu *et al.*, 2010). PharmMapper cuenta con una colección de farmacóforos, en una base de datos llamada “PharmTargetDB”. Estos far-

macóforos fueron extraídos de blancos presentes en TargetBank, DrugBank, BindingDB y PDTD. Además, contiene anotaciones obtenidas de DrugBank, PDBSum, UniProt y TargetBank. En el proceso de derivación del farmacóforo, PharmMapper emplea el software Ligandscout (**Wolber & Langer**, 2005)

Según su página web (<http://59.78.96.61/pharmmapper/>), PharmMapper permite acceder a más de 7000 modelos de farmacóforos que cubren 1627 proteínas blanco de interés farmacéutico, 459 de las cuales son humanas. PharmMapper hace una búsqueda en la base de datos PharmTarget y encuentra la mejor asignación de poses conformacionales de la molécula evaluada en todos los modelos de farmacóforo en su base de datos, generando un listado de los mejores blancos con sus anotaciones correspondientes (**Liu et al.**, 2010). El número de estructuras de PharmTarget DB es limitado, pero aumenta de forma constante, siendo claro que PharmMapper posee un gran potencial en el campo del descubrimiento de fármacos.

Varios estudios han sido llevados a cabo utilizando TarFisDock y PharmMapper, como herramientas en la identificación de blancos terapéuticos. **Cai et al** (2006), han demostrado el valor potencial de TarFisDock para la identificación de la proteína blanco de un producto natural, *N-trans*-cafeoil-tiramina, en el proteoma del *Helicobacter pylori*. Dos de las quince proteínas sugeridas como blancos por TarFisDock, tenían secuencias homólogas en *H. pylori*: la diaminopimelato descarboxilasa (DC) y la péptido deformilasa (PDF). Después de la validación enzimática, sólo la proteína PDF resultó ser un blanco probable. La estructura cristalina del complejo *N-trans*-cafeoil-tiramina/PDF sugiere un enlace muy selectivo en el sitio de unión con esta proteína.

Pandey et al en 2009 sintetizaron una biblioteca de análogos de “carba” péptidos, tomando como plataforma de diseño el ácido glicosilamino. Mediante la utilización de PDTD, los autores identificaron dos blancos potenciales de estos compuestos: la proteína codificada por el gen *lysA* y la dihidropicolinato reductasa de *M. tuberculosis*. Ambos hacen parte de la ruta biosintética de la lisina y están ausentes en los seres humanos, por lo que podrían ser sugeridos para el control de la tuberculosis. **Jeong et al** (2009), mediante el uso de TarFisDock, encontraron que la Leucotrieno A4 hidrolasa (LTA4H) podría ser un blanco potencial de [6]-gingerol, un compuesto natural de jengibre, que muestra actividad anti-inflamatoria y anti-tumorígenica. Estos autores demostraron experimentalmente que el [6]-gingerol suprime el crecimiento tumoral *in vivo*, efecto mediado por la inhibición de la actividad de LTA4H.

En el año 2010, **Olivero et al.**, utilizaron TarFisDock para hacer un cribado virtual con el fin de encontrar las proteínas

diana de la TCDD (2,3,7,8-tetraclorodibenzo-p-dioxina), un compuesto altamente tóxico. Los autores concluyeron que, al menos teóricamente, existen varias proteínas con alta afinidad para la TCDD, tales como las metalopeptidasas 8 y 3, la oxidoesqualeno ciclasa, y la mieloperoxidasa, lo cual implicaría que el TCDD puede actuar por mecanismos diferentes al mediado por el receptor de hidrocarburos, el cual es su blanco conocido.

Para el año siguiente (2011) **Maldonado et al.**, usando el servidor TarFisDock, identificaron posibles blancos farmacológicos para el ácido alfa lipoico (R-ALA). Los resultados *in silico* sugirieron que el R-ALA puede interactuar con enzimas presentes en mamíferos, tales como la LTA4H, el canal de potasio dependiente de voltaje, la alfa hidroxisteroide deshidrogenasa, y la epóxido hidrolasa, proteínas implicadas en enfermedades como el cáncer, diabetes, trastornos neurológicos y cardiovasculares. **Chen et al.**, (2011) emplearon el servidor PharmMapper para la identificación de blancos farmacológicos potenciales para el compuesto etil-8-oxo-8*H*-acenafto[1,2-*b*]pirrol-9-carboxilato, usando la base de datos PharmTargetDB, identificaron dos enzimas tirosina quinasas (LCK y Src) y tres serina/treonina quinasas (MEK1, CDK2 y p38 MAPK) que interactuaban con este compuesto, hecho que fue igualmente corroborado experimentalmente.

Ejercicio de aplicación con TarFisDock y PharmMapper

Con el propósito de explorar las capacidades de los servidores TarFisDock y PharmMapper, y evidenciar su potencial como herramientas computacionales para encontrar nuevas blancos farmacológicos de compuestos naturales, cuatro moléculas con actividad biológica reportada fueron utilizadas: el ácido asiático de la planta de *Centella asiática* (**Patil, et al.**, 2010), el peyssonol B, aislado de la macroalga roja *Peyssonnelia sp* (**Lane, et al.**, 2010), el ácido docosahexaenoico, un ácido graso omega-3 del aceite de pescado (**Mullen et al.**, 2010), y el producto marino natural ascididemina, un alcaloide tipo piridoacridina, originalmente derivado del organismo tunicado *Didemnum sp.* (**Matsumoto et al.**, 2003; **Appleton et al.**, 2010).

Materiales y métodos

Modelado molecular de los compuestos naturales bioactivos

Un enfoque de tres pasos ha sido aplicado para identificar las proteínas que son blanco para el ácido asiático, el peyssonol B, el ácido docosahexaenoico, y la ascididemina (Fig. 1). El proceso incluye la optimización de los ligandos, el cribado virtual de nuevos blancos y, finalmente, el cálculo de la afinidad

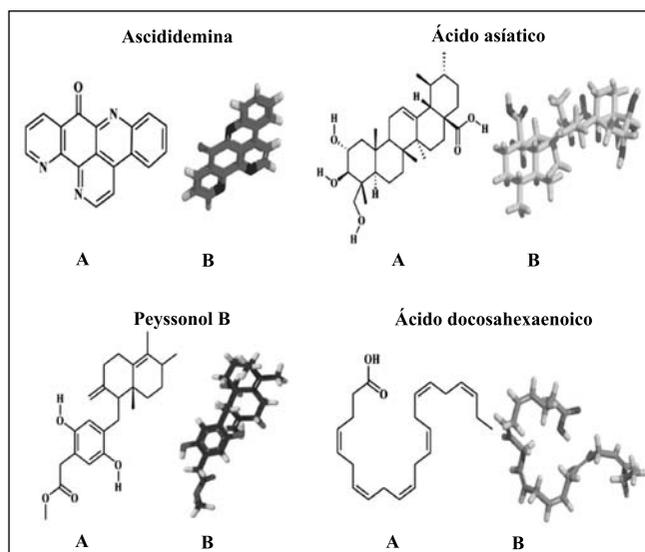


Figura 1. Estructuras 2D (ChemDraw Ultra 11.0) y 3D (PyMOL) de compuestos naturales evaluados *in silico*; asciddidemina, peyssonol B, ácido asiático y ácido docosahexaenoico. Vista 2D (A) y Vista 3D (B).

proteína-ligando. En primer lugar, las estructuras de los ligandos fueron optimizadas con el método de la teoría funcional de la densidad (DFT) a un nivel B3LYP/6-31G. Los cálculos fueron realizados con el programa Gaussian 03 (Frisch *et al.*, 2003). La geometría resultante fue convertida a formato Mol2 con el programa Open Babel (Guha *et al.*, 2006).

Identificación de proteínas diana de compuestos naturales bioactivos utilizando los servidores TarFisDock y PharmMapper.

Las cuatro estructuras optimizadas fueron enviadas al servidor TarFisDock para encontrar proteínas con estructuras tridimensionales con sitios teóricos de unión para cada uno de los compuestos estudiados. La búsqueda comenzó usando la opción “Targets in all categories”, y el acoplamiento con cada ligando fue realizado en todas las proteínas presentes en PDTD. El resultado consiste en los mejores blancos potenciales clasificados por una puntuación de energía (*energy score*), proporcionando conformaciones de interacción proteína-ligando para cada molécula evaluada, así como una tabla con información relacionada con los blancos farmacológicos. Los sitios de unión para aquellas proteínas presentes en mamíferos, correspondientes a los mejores 25 blancos farmacológicos sugeridos por TarFisDock, fueron analizados y verificados mediante el algoritmo de identificación de sitios (SiteID), incorporado en Sybyl 8.1.1 (Tripos, St. Louis, 2007).

Estos compuestos naturales bioactivos también fueron ingresadas al servidor PharmMapper, para encontrar los sitios de unión a proteínas que fuesen blancos teóricos potenciales. La búsqueda fue ejecutada empleando la opción “Targets in all categories”, y la identificación de los posibles candidatos fue llevada a cabo con la técnica de mapeo del farmacóforo (7302 modelos de farmacóforo están disponibles en PharmTargetDB y 2241 de ellos aparecen anotados como proteínas provenientes de humanos). El resultado final consiste en los mejores blancos farmacológicos clasificados según una puntuación de ajuste (*Fit Score*), proporcionando las mejores poses (en formato Mol2) de la molécula evaluada sobre los candidatos farmacofóricos. Aquellas proteínas presentes en mamíferos y que fueron obtenidas de los mejores 25 blancos clasificados por PharmMapper, se analizaron y verificaron de la misma forma realizada con TarFisDock.

Acoplamiento de compuestos bioactivos naturales en las proteínas blanco.

Los archivos de salida de TarFisDock y PharmMapper para los compuestos bioactivos naturales examinados fueron acoplados a cada una de las proteínas seleccionadas (archivo 3D tomados de Protein Data Bank, www.pdb.org/pdb/home/home.do) para su análisis. El cálculo de los valores de afinidad (kcal/mol) fue realizado utilizando el programa AutoDock Vina 1.0 (Trott & Olson, 2010). El sitio de acoplamiento para las estructuras de los ligandos fue definido estableciendo un cubo con las dimensiones $24 \times 24 \times 24 \text{ \AA}$, cubriendo el sitio de unión predicho por TarFisDock y PharmMapper, con un espaciado de malla de 0.375 \AA , fijado en el centro geométrico de cada ligando evaluado.

Identificación de los principales residuos que interactúan con los compuestos naturales bioactivos en el sitio de unión con proteínas blanco.

La identificación de residuos de proteínas que interactúan en el sitio de unión con los compuestos naturales bioactivos para las proteínas que tuvieron el mejor valor de afinidad AutoDock Vina (kcal/mol) fue realizada con el programa LigandScout 3.0 (Wolber & Langer, 2005). Esta herramienta crea modelos de farmacóforos simplificados para detectar el número y tipo de interacción entre el ligando y los residuos existentes en el sitio de unión con la proteína. La visualización de las imágenes de cada complejo proteína-ligando fue realizada usando el programa PyMOL (DeLano, 2003).

Resultados y discusión

Los servidores TarFisDock y PharmMapper fueron utilizados para encontrar las proteínas diana de el ácido asiático, el

peyssonol B, el ácido docosahexaenoico, y la ascididemia. AutoDock Vina 1.0 fue usado para el cálculo del valor teórico para la afinidad del acoplamiento de estos compuestos con las proteínas presentes en mamíferos, y que fueron obtenidas

a partir de aquellas con los 25 mejores valores de puntuación generados por los servidores. Los tres mejores blancos farmacológicos predichos por TarFisDock y PharmMapper son presentados en las Tablas 1 y 2, respectivamente.

Tabla 1. Resultados de aplicación del acoplamiento inverso para compuestos naturales bioactivos usando el servidor TarFisDock.

Compuesto	Nombre de la proteína	Código PDB	Organismo fuente	AutoDock Vina (Afinidad-kcal/mol)
Ascididemia	Dihidroorotato deshidrogenasa	1D3G	<i>Homo sapiens</i>	-11.9
	Citocromo P450 2D6	2F9Q	<i>Homo sapiens</i>	-10.2
	Proteína quinasa C (beta)	1A25	<i>Rattus norvegicus</i>	-9.7
Ácido asiático	Mieloperoxidasa	1D2V	<i>Homo sapiens</i>	-9.8
	Proteína farnesiltransferasa	1FT2	<i>Rattus norvegicus</i>	-9.3
	Carnitina O-acetiltransferasa	1NM8	<i>Homo sapiens</i>	-8.9
Peyssonol B	Dihidrofolato reductasa	1DHF	<i>Homo sapiens</i>	-9.7
	Leucotrieno A-4 hidrolasa	1HS6	<i>Homo sapiens</i>	-9.0
	Inositol monofosfatasa	1IMB	<i>Homo sapiens</i>	-8.3
Ácido docosahexaenoico	Aldosa reductasa	2AGT	<i>Homo sapiens</i>	-8.5
	Transtiretina	1GOS	<i>Homo sapiens</i>	-8.3
	Canal de potasio dependiente de voltaje	1ZSX	<i>Homo sapiens</i>	-7.9

Código PDB: Código de la proteína en la base de datos Protein Data Bank

Tabla 2. Resultados de aplicación del acoplamiento inverso para compuestos naturales bioactivos usando el servidor PharmMapper.

Compuesto	Nombre de la proteína	Código PDB	Organismo fuente	AutoDock Vina (Afinidad-kcal/mol)
Peyssonol B	Receptor beta del ácido retinoico	1XAP	<i>Rattus rattus</i>	-10.5
	Transtiretina	1RLB	<i>Homo sapiens</i>	-9.7
	Proteína de fijación celular del ácido retinoico II	1CBS	<i>Homo sapiens</i>	-8.9
Ascididemia	Proteína de choque térmico HSP 90-alfa	1UY8	<i>Homo sapiens</i>	-10.4
	Aldosa reductasa humana	2DUX	<i>Homo sapiens</i>	-9.6
	Receptor de la hormona tiroidea beta-1	1Q4X	<i>Homo sapiens</i>	-9.4
Ácido docosahexaenoico	Transtiretina	1RLB	<i>Homo sapiens</i>	-8.2
	Receptor nuclear de Vitamina D	1DB1	<i>Homo sapiens</i>	-8.1
	Proteína de unión al retinol	1ERB	<i>Bos taurus</i>	-7.4
Ácido asiático	Proteína de unión a ácido retinoico epidídimal	1EPB	<i>Rattus norvegicus</i>	-7.5
	Transtiretina	1RLB	<i>Homo sapiens</i>	-6.7
	Proteína quinasa activada por mitógeno quinasa 1	1S9J	<i>Homo sapiens</i>	-6.2

Código PDB: Código de la proteína en la base de datos Protein Data Bank

El cribado virtual de proteínas blanco para compuestos naturales bioactivos con TarFisDock y PharmMapper demostró que, al menos teóricamente, los cuatro compuestos evaluados podrían interactuar con diferentes enzimas tales como: reductasas, isomerasas, hidrolasas, transferasas, quinasas y receptores moleculares, entre otras. Algunas de las proteínas predichas como blancos se encuentran en los mamíferos, y estos representan importantes dianas farmacológicas, principalmente aquellas que presentaron los valores absolutos más altos, en particular la dihidroorotato deshidrogenasa (PDB: 1D3G), el receptor beta del ácido retinoico (PDB: 1XAP), la mieloperoxidasa (PDB: 1D2V) y la aldosa reductasa (PDB: 2AGT), las cuales podrían ser blancos importantes para la ascididemina, el peyssonol B, el ácido asiático y el ácido docosaheptaenoico, respectivamente.

Los sitios de unión del ligando con estas proteínas, así como las interacciones entre sus residuos y cada uno de los compuestos naturales en cada complejo proteína-ligando, identificadas por LigandScout 3.0 son presentados en la Fig. 2. Las interacciones para el complejo dihidroorotato deshidrogenasa-ascididemina están determinadas por los residuos Tyr356 (anillo aromático e hidrofóbicas), Asn284, Lys100 (hidrógeno aceptor), Asn145 (hidrógeno dador) Val143, Phe149, Ala96, Thr285, y Thr360 (hidrofóbicas). Para el complejo receptor beta del ácido retinoico-peyssonol B, estos aminoácidos fueron Leu262 (hidrógeno dador), Phe221, Leu259, Ile263, Phe295, Leu298, Val302, Ile380, Val388, Ile403, Met406 y Leu407 (hidrofóbicas). Para el complejo mieloperoxidasa-ácido asiático los aminoácidos más importantes en el sitio de unión fueron Glu116 (hidrógeno dador), Phe147, Arg333, Ile339, Leu406, Phe407, Met411, Leu417, y Leu420 (hidrofóbicas). Por último, el complejo aldosa reductasa-ácido docosaheptaenoico muestra un menor número de aminoácidos que interactúan en el sitio de unión con el ligando, estos fueron Leu212, Ser214, Lys262 (hidrógeno dador), y Trp219 (hidrofóbica).

Las proteínas predichas por los servidores TarFisDock y PharmMapper para los compuestos naturales bioactivos examinados en este ejemplo, constituyen mediadores bioquímicos de especial interés en varias vías conocidas de señalización molecular. La enzima dihidroorotato deshidrogenasa cataliza la biosíntesis de pirimidina mediante la conversión de dihidroorotato a orotato. Además, está implicada en enfermedades autoinmunes como el lupus eritematoso (Kulkarni *et al.*, 2010), lo que la ha convertido en un importante blanco de los fármacos antiparasitarios y citostáticos (Zameitat *et al.*, 2007).

El receptor beta del ácido retinoico, el cual interactúa con el ácido retinoico, la forma biológicamente activa de vitamina A, ha sido relacionado con enfermedades cardiovascula-

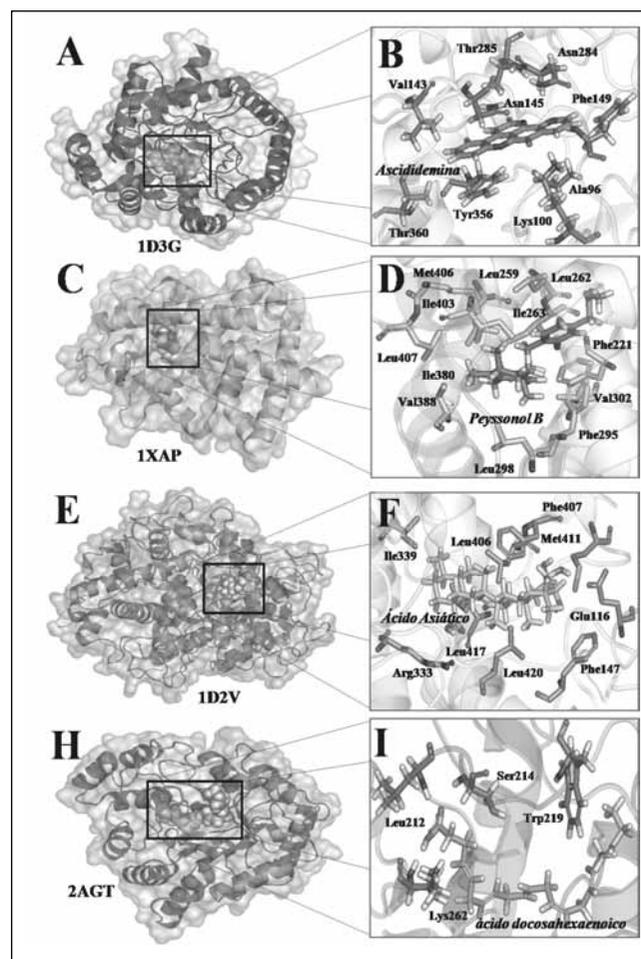


Figura 2. Estructuras 3D de proteínas mostrando los sitios de unión (izquierda), y los residuos principales que intervienen en la interacción proteína-ligando (derecha), para el complejo dihidroorotato deshidrogenasa-ascididemina (A, B), complejo receptor beta del ácido retinoico-peyssonol B (C, D), complejo mieloperoxidasa-ácido asiático (E, F), y el complejo aldosa reductasa-ácido docosaheptaenoico (DHA) (G, H).

res, ya que su inhibición impide la formación de neoíntima, una capa engrosada de la íntima arterial, presente especialmente en aterosclerosis o implantación de prótesis, producida por migración y proliferación de células de la capa media de la íntima (Kada *et al.*, 2007). Por otra parte, este receptor ha sido considerado como un nuevo blanco terapéutico en la enfermedad de Alzheimer (Wolfe & Selkoe, 2010).

La mieloperoxidasa es una enzima expresada en neutrófilos humanos. Los estudios clínicos muestran que esta proteína puede aumentar la vulnerabilidad a la fibrilación auricular (Rudolph *et al.*, 2010). Algunos estudios han reportado que los niveles séricos de mieloperoxidasa podrían predecir la

disfunción endotelial y eventos vasculopáticos en humanos (Kaneski *et al.*, 2006; Vita *et al.*, 2004). Por otra parte, la acción catalítica de la aldosa reductasa ha sido asociada con la aparición de cataratas intumescentes, glaucoma secundario e inflamación ocular en pacientes diabéticos (Chomańska *et al.*, 2010; Yadav *et al.*, 2010). Además, estudios han relacionado esta enzima con algunos tipos de cáncer de colon en humanos (Ramana *et al.*, 2010).

Aunque todavía hay mucho por descubrir sobre el mecanismo de acción de los compuestos naturales con actividad biológica, es muy importante indagar acerca de su acción a nivel de proteínas con el fin de tener un conocimiento más preciso que explique las principales causas de sus efectos benéficos y secundarios. La mayoría de los compuestos naturales han servido como terapia de base y plataforma para el diseño de nuevos fármacos. El Acoplamiento molecular inverso está siendo utilizado como una herramienta poderosa en estudios de química computacional encaminados a la búsqueda de nuevos fármacos, gracias a la velocidad y el bajo costo de los procesos, facilitando el arduo camino para llegar a la fase de experimentación, con argumentos más claros de acuerdo con los resultados teóricos obtenidos.

Los datos presentados en este trabajo, derivados del cribado virtual, sugieren que moléculas tales como la ascididemina, el peyssonol B, el ácido asiático y el ácido docosahexaenoico, podrían comportarse como inhibidores débiles de proteínas involucradas en diversas patologías. Estas propiedades podrían explicar algunas de los beneficios que han sido observados para estos compuestos de origen natural, cuando son empleados para el control, mejoramiento o eliminación de diferentes enfermedades en humanos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Colciencias, Bogotá (Colombia), y la Universidad de Cartagena, Cartagena (Colombia) por su apoyo financiero (Proyectos: **110745921616**, 2009; **110751929058**, 2010); así como también al Programa de Apoyo a Grupos de Investigación de la Vice-Rectoría de Investigaciones de la Universidad de Cartagena (2009-2012), y el Programa Nacional para Estudios de Doctorados en Colombia de Colciencias, año 2011.

Referencias

- Appleton, D. R.; Norrie Pearce, A.; Copp, B. R. 2010. Anti-tuberculosis natural products: synthesis and biological evaluation of pyridoacridine alkaloids related to ascididemin. *Tetrahedron*, **66**(27/28):4977-4986.
- Butler, M. S.; Buss, A. D. 2006. Natural products -The future scaffolds for novel antibiotics?. *Biochem. Pharmacol.* **71**(7):919-929.
- Cai, J.; Han, C.; Hu, T.; Zhang, J.; Wu, D.; Wang, F.; Liu, Y.; Ding, J.; Chen, K.; Yue, J.; Shen, X.; Jiang, H. 2006. Peptide deformylase is a potential target for anti-Helicobacter pylori drugs: reverse docking, enzymatic assay, and x-ray crystallography validation. *Protein Sci.* **15**(9):2071-2081.
- Chen, Y. Z.; Ung, C. Y. 2002. Computational method for drug target search and application in drug discovery. *J. Theor. Comput. Chem.* **1**(1):1-12.
- Chomańska, U.; Kraśnicki, P.; Proniewska-Skrettek, E.; Mariak, Z. 2010. Acute phacomorphic glaucoma in patient with diabetes mellitus type 1-case report. *Klin. Oczna.* **112**(7-9):240-242.
- Cordell, G. 2000. Biodiversity and drug discovery a symbiotic relationship. *Phytochemistry* **55**(6):463-480.
- DeLano, W. L. The PyMOL molecular graphics system. DeLano Scientific LLC. 1998-2003. San Carlos, CA, USA. <http://www.pymol.org>.
- Frisch, M. J.; Trucks, G. W.; Schlegel, H. R.; Scuseria, G. E.; Robb, M. A.; Cheeseman, J. R.; Montgomery, Jr. J. A.; Vreven, T.; Kudin, K. N.; Burant, J. C.; Millam, J. M.; Iyengar, S. S.; Tomasi, J.; Barone, V.; Mennucci, B.; Cossi, M.; Scalmani, G.; Rega, N.; Petersson, G. A.; Nakatsuji, H.; Hada, M.; Ehara, M.; Toyota, K.; Fukuda, R.; Hasegawa, J.; Ishida, M.; Nakajima, T.; Honda, Y.; Kitao, O.; Nakai, H.; Klene, M.; Li, X.; Knox, J. E.; Hratchian, H. P.; Cross, J. B.; Bakken, V.; Adamo, C.; Jaramillo, J.; Gomperts, R.; Stratmann, R. E.; Yazyev, O.; Austin, A. J.; Cammi, R.; Pomelli, C.; Ochterski, J. W.; Ayala, P. Y.; Morokuma, K.; Voth, G. A.; Salvador, P.; Dannenberg, J. J.; Zakrzewski, V. G.; Dapprich, S.; Daniels, A. D.; Strain, M. C.; Farkas, O.; Malick, D. K.; Rabuck, A. D.; Raghavachari, K.; Foresman, J. B.; Ortiz, J. V.; Cui, Q.; Baboul, A. G.; Clifford, S.; Cioslowski, J.; Stefanov, B. B.; Liu, G.; Liashenko, A.; Piskorz, P.; Komaromi, I.; Martin, R. L.; Fox, D. J.; Keith, T.; Al-Laham, M. A.; Peng, C. Y.; Nanayakkara, A.; Challacombe, M.; Gill, P. M. W.; Johnson, B.; Chen, W.; Wong, M. W.; Gonzalez, C.; Pople, J. A. Gaussian03. Gaussian, Inc.: Pittsburgh, PA, USA, 2003.
- Gad, S. C. 2007. Preclinical development handbook: ADME and biopharmaceutical properties.; Wiley-Interscience: Cary, North Carolina. DOI 10.1002/9780470249031.
- Ganesan, A. 2008. The impact of natural products upon modern drug discovery. *Curr. Opin. Chem. Biol.* **12**(3):306-317.
- Gao, Z.; Li, H.; Zhang, H.; Liu, X.; Kang, L.; Luo, X.; Zhu, W.; Chen, K.; Wang, X.; Jiang, H. 2008. PDTD: a web-accessible protein database for drug target identification. *BMC Bioinformatics*, **9**:104.
- Guha, R.; Howard, M. T.; Hutchison, G. R.; Murray-Rust, P.; Rzepa, H.; Steinbeck, C.; Wegner, J. K.; Willighagen, E. 2006. The blue obelisk -- Interoperability in chemical informatics. *J. Chem. Inf. Model.* **46**(3):991-998.
- Harriman, J.; Deleavey, G.; Lambropoulos, A.; Deslongchamps, G. 2007. Reverse-docking study of the organocatalyzed asymmetric Strecker hydrocyanation of aldimines and ketimines. *Tetrahedron*, **63**(52):13032-13038.
- Harvey, A. L. 2007. Natural products as a screening resource. *Curr. Opin. Chem. Biol.* **11**(5):480-484.
- Harvey, A. L. 2008. Natural products in drug discovery. *Drug Discov. Today*. **13**(19/20):894-901.
- Jain, S.; Chincholikar, A. 2004. Pharmacophore Mapping And Drug Design. *Indian J. Pharm. Sci.* **66**(1):11-17.
- Jeong, C.; Bode, A. M.; Pugliese, A.; Cho, Y. Y.; Kim, H. G.; Shim, J. H.; Jeon, Y. J.; Li, H.; Jiang, H.; Dong, Z. 2009. [6]-Gingerol suppresses colon cancer growth by targeting Leukotriene A4 Hydroxylase. *Cancer Res.* **69**(13):5584-5591.

- Ji, H.; Li, X.; Zhang, H. 2009. Natural products and drug discovery. *EMBO reports*. **10**(3):194-200.
- Kada, N.; Suzuki, T.; Aizawa, K.; Matsumura, T.; Ishibashi, N.; Suzuki, N.; Takeda, N.; Munemasa, Y.; Sawaki, D.; Ishikawa, T.; Nagai, R. 2007. Acyclic retinoid inhibits neointima formation through retinoic acid receptor beta-induced apoptosis. *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* **27**(7):1535-1541.
- Kämper, A.; Apostolakis, J.; Rarey, M.; Marian, C.; Lengauer, T. 2006. Fully automated flexible docking of ligands into flexible synthetic receptors using forward and inverse docking strategies. *J. Chem. Inf. Model.* **46**(2):903-911.
- Kaneski, C. R.; Moore, D. F.; Ries, M.; Zirzow, G. C.; Schiffmann, R. 2006. Myeloperoxidase predicts risk of vasculopathic events in hemizygous males with Fabry disease. *Neurology*. **67**(11):2045-2047.
- Kansal, N.; Silakari, O.; Ravikumar, M. 2010. Three dimensional pharmacophore modelling for c-Kit receptor tyrosine kinase inhibitors. *Eur. J. Med. Chem.* **45**(1):393-404.
- Kapetanovic, I. M. 2008. Computer-aided drug discovery and development (CADDD): In silico-chemico-biological approach. *Chem. Biol. Interact.* **171**(2):165-176.
- Kulkarni, O. P.; Sayyed, S. G.; Kantner, C.; Ryu, M.; Schnurr, M.; Sárdy, M.; Leban, J.; Jankowsky, R.; Ammendola, A.; Doblhofer, R.; Anders, H. J. 2010. 4SC-101, a novel small molecule dihydroorotate dehydrogenase inhibitor, suppresses systemic lupus erythematosus in MRL-(Fas)lpr mice. *Am. J. Pathol.* **176**(6):2840-2847.
- Kumar, K.; Waldmann, H. 2009. Synthesis of natural product inspired compound collections. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* **48**(18):3224-42.
- Lam, K. 2007. New aspects of natural products in drug discovery. *Trends Microbiol.* **15**(6):279-289.
- Lane, A. L.; Mular, L.; Drenkard, E. J.; Shearer, T. L.; Engel, S.; Fredericq, S.; Fairchild, C. R.; Prudhomme, J.; Roch, K.; Hay, M. E.; Aalbersberg, W.; Kubanek, J. 2010. Ecological leads for natural product discovery: novel sesquiterpene hydroquinones from the red macroalga *Peyssonnelia* sp. *Tetrahedron*, **66**(2):455-461.
- Li, H.; Gao, Z.; Kang, L.; Zhang, H.; Yang, K.; Yul, K.; Zhul, W.; Chen, K.; Shen, J.; Wang, X.; Jiang, H. 2006. TarFisDock: a web server for identifying drug targets with docking approach. *Nucl. Acids Res.* **34**(2):219-224.
- Liu, X.; Ouyang, S.; Yu, B.; Liu, Y.; Huang, K.; Gong, J.; Zheng, S.; Li, Z.; Jiang, H. 2010. PharmMapper server: a web server for potential drug target identification using pharmacophore mapping approach. *Nucl. Acids Res.* **38**(2):609-614.
- Mandal, S.; Moudgil, M.; Mandal, S. K. 2009. Rational drug design. *Eur. J. Pharmacol.* **625**(1/3):90-100.
- Matsumoto, S.; Biggs, J.; Copp, B. R.; Holden, J. A.; Barrows, L. R. 2003. Mechanism of ascididemin-Induced cytotoxicity. *Chem. Res. Toxicol.* **16**(2):113-122.
- Mattigly, C. 2009. Chemical databases for environmental health and clinical research. *Toxicol. Lett.* **186**(1):62-65.
- McChesney, J.; Venkataraman, S.; Henri, T. 2007. Plant natural products: Back to the future or into extinction?. *Phytochemistry*, **68**(14):2015-2022.
- Mukherjee, S.; Nagar, S.; Mullick, S.; Mukherjee, A.; Saha, A. 2008. Pharmacophore mapping of arylbenzothioephene derivatives for MCF cell inhibition using classical and 3D space modeling approaches. *J. Mol. Graph. Model.* **26**(5):884-892.
- Mullen, A.; Loscher, C. E.; Roche, H. M. 2010. Anti-inflammatory effects of EPA and DHA are dependent upon time and dose-response elements associated with LPS stimulation in THP-1-derived macrophages. *J. Nutr. Biochem.* **21**(5):444-450.
- Olivero-Verbel, J.; Cabarcas-Montalvo, M.; Ortega-Zúñiga, C. 2010. Theoretical targets for TCDD: A bioinformatics approach. *Chemosphere*, **80**(10):1160-1166.
- Pandey, J.; Sharma, A.; Tiwari, V. K.; Dube, D.; Ramachandran, R.; Chaturvedi, V.; Sinha, S.K.; Mishra, N.N.; Shukla, P.K.; Tripathi, R. P. 2009. Solution phase synthesis of a library of carbapeptide analogues based on glycosylamino acid scaffolds, their *in silico* screening and antimicrobial evaluation. *J. Comb. Chem.* **11**(3):422-427.
- Patil, S. P.; Maki, S.; Khedkar, S. A.; Rigby, A. C.; Chan, C. 2010. Withanolide A and asiatic acid modulate multiple targets associated with amyloid-beta precursor protein processing and amyloid-beta protein clearance. *J. Nat. Prod.* **73**(7):1196-1202.
- Ramana, K. V.; Tammali, R.; Srivastava, S. K. 2010. Inhibition of aldose reductase prevents growth factor-induced G1-S phase transition through the AKT/phosphoinositide 3-kinase/E2F-1 pathway in human colon cancer cells. *Mol. Cancer Ther.* **9**(4):813-824.
- RCSB PDB Protein Data Bank . www.pdb.org/pdb/home/home.do.
- Rishton, G. M. 2008. Natural products as a robust source of new drugs and drug leads: past successes and present day issues. *Am. J. Cardiol.* **101**(10A):44D-49D.
- Rudolph, V.; Andrié, R. P.; Rudolph, T. K.; Friedrichs, K.; Klinke, A.; Hirsch-Hoffmann, B.; Schwoerer, A. P.; Lau, D.; Fu, X. M.; Klingel, K.; Sydow, K.; Didié, M.; Seniuk, A.; Von Leitner, E.; Szoecs, K.; Schrickel, J. W.; Treede, H.; Wenzel, U.; Lewalter, T.; Nickenig, G.; Zimmermann, W.; Meinertz, T.; Böger, R. H.; Reichenspurner, H.; Freeman, B. A.; Eschenhagen, T.; Ehmke, H.; Hazen, S. L.; Willems, S.; Baldus, S. 2010. Myeloperoxidase acts as a profibrotic mediator of atrial fibrillation. *Nat. Med.* **16**(4):470-474.
- Schneidman-Duhovny, D.; Dror, O.; Inbar, Y.; Nussinov, R.; Wolfson, H. J. 2008. PharmaGist: a webserver for ligand-based pharmacophore detection. *Nucl. Acids Res.* **36**(2):223-228.
- SYBYL molecular modeling software, Version 8.1. 2007. Tripos, St. Louis, MO, U.S.A.
- Tang, Y.; Zhu, W.; Chen, K.; Jiang, H. 2006. New technologies in computer-aided drug design: toward target identification and new chemical entity discovery. *Drug Discov. Today Technol.* **3**(3):307-313.
- Trott, O.; Olson, A. J. 2010. AutoDock Vina: improving the speed and accuracy of docking with a new scoring function, efficient optimization and multithreading. *J. Comput. Chem.* **31**(2):455-461.
- Vita, J. A.; Brennan, M. L.; Gokce, N.; Mann, S. A.; Goormastic, M.; Shishehbor, M. H.; Penn, M.S.; Keaney, J. F.; Hazen, S. L. 2004. Serum Myeloperoxidase levels independently predict endothelial dysfunction in humans. *Circulation*. **110**:1134-1139.
- Wermuth, C. G.; Ganellin, C. R.; Lindberg, P.; Mitscher, L. A. 1998. Glossary of terms used in medicinal chemistry. *Pure Appl. Chem.* **70**(5):1129-1143.
- Wild, D.; Wiggins, G. 2006. Challenges for chemoinformatics education in drug discovery. *Drug Discov. Today*. **11**(9/10):436-439.
- Wilk, W.; Zimmermann, T. J.; Kaiser, M.; Waldmann, H. 2010. Principles, implementation, and application of biology-oriented synthesis (BIOS). *Biol. Chem.* **391**(5):491-499.
- Wolber, G.; Langer, T. 2005. LigandScout: 3-D pharmacophores derived from protein-bound ligands and their use as virtual screening filters. *J. Chem. Inf. Model.* **45**(1):160-169.
- Wolfe, M. S.; Selkoe, D. J. 2010. Giving Alzheimer's the old one-two. *Cell*. **142**(2):194-196.

Yadav, U. C. ; Srivastava, S. K.; Ramana, K. V. 2010. Understanding the role of aldose reductase in ocular inflammation. *Curr. Mol. Med.* **10**(6): 540-549.

Zameitat, E.; Freymark, G.; Dietz, C. D.; Löffler, M.; Bölker, M. 2007. Functional expression of human dihydroorotate dehydrogenase (DHODH) in pyr4 mutants of *ustilago maydis* allows target

validation of DHODH inhibitors in vivo. *Appl. Environ. Microbiol.* **73**(10):3371-3379.

Chen, Z., Wang, X., Zhu, W., Cao, X., Tong, L., Li, H., Xie, H., Xu, Y., Tan, S., Kuang, D., Ding, J., Qian, X. 2011. Acenaphtho [1,2-*b*] pyrrole-Based selective fibroblast growth factor receptors 1 (FGFR1) Inhibitors: design, synthesis, and biological Activity. *J. Med. Chem.* **54**(11):3732-3745.

STUDYING PRIMATES IN EASTERN COLOMBIA: THIRTY FIVE YEARS OF A PRIMATOLOGICAL LIFE

Thomas Richard Defler*

ABSTRACT

Defler T. R.: Studying primates in eastern Colombia: Thirty five years of a primatological life. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **36** (140): 421-434, 2012. ISSN 0370-3908.

A history of some details the author's research in eastern Colombia is presented for the last 27 years since 1977 in Vichada, Vaupés, Amazonas and most recently in Meta up to the present. Some comments are made about each research project and in the context of primatology and some hypotheses and ideas of the author are presented about species, populations and other groups of mammals in the country. Especially discussed are aspects of *Cebus albifrons* and its relation to *Sapajus* (= *Cebus*) *apella* (a new taxonomic change) and the primates *Callicebus lugens*, *Alouatta seniculus*, *Lagothrix lagothricha*, *Cacajao melanocephalus*, *Callicebus caquetensis* and *Callicebus ornatus*.

Key words: primatology, Colombia, Thomas Defler

RESUMEN

Se relata algunos detalles de la historia de las investigaciones del autor en el oriente de Colombia durante 27 años de trabajo en Vichada, Vaupés, Amazonas y más recientemente en el Meta, desde 1977 hasta el presente. Se hace comentarios sobre cada investigación, ubicándola en el contexto de la primatología y se destacan algunas hipótesis e ideas del autor en cuanto a la naturaleza de las especies, las poblaciones de primates y otros grupos de mamíferos en el país. Especialmente se discute aspectos de los primates *Cebus albifrons* y su relación con *Sapajus* (= *Cebus*) *apella* (nuevo cambio taxonómico), y los primates *Callicebus lugens*, *Alouatta seniculus*, *Lagothrix lagothricha*, *Cacajao melanocephalus*, *Callicebus caquetensis* y *Callicebus ornatus*.

Palabras claves: primatología, Colombia, Thomas Defler

* Ph.D. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

Introduction

It seemed the culmination of my life to come to Colombia 36 years ago in order to work as a Peace Corps volunteer primatologist with the former INDERENA. The choice of Vichada as my first objective was a long process of consultation with professor Jorge Ignacio Hernández-Camacho, my mentor and my last professor; we talked about many aspects of Colombia, including field work in primatology, possible species present, tactics, local relations and personal security, even before we decided upon the Faunistic Territory of El Tuparro in eastern Vichada (declared a National Park in 1982). In December, 1976 I made a preliminary trip to El Tuparro and the area seemed to be a magnificent point to begin my Colombian career, even though my original plan had been to work in the Colombian Amazon. But this would come later.

El Tuparro, the Llanos Orientales and Vichada

At the time there was not much information about primates in El Tuparro. Profesor Hernández-Camacho suggested a long list of possible primates, but nobody had reconnoitered that very large territory for primates, there were many regions that had not been visited by park officials. Only some primate collections by INDERENA employees had identified four species in the western border, defined by Hormiga Creek. These were *Sapajus apella* (earlier known as *Cebus apella*, but separated from *Cebus* by **Lynch-Afaro et al.** 2012; Solari et al., en press), *Callicebus torquatus lugens*, *Alouatta seniculus* and *Cebus albifrons* had been identified in the eastern regions of the reserve.

Two aspects had called themselves to my attention when I first arrived in El Tuparro: *Cebus albifrons* was a very poorly-known species at the time and *Sapajus apella*, known to be often sympatrically distributed with *Cebus albifrons* in the Amazonian forest to the south, was in fact parapatrically distributed with relation to *Cebus albifrons*---that is one species seemed to strictly replace the other species in El Tuparro. Because of these facts I decided to study the ecology and behavior of *Cebus albifrons* and to learn more details about the distributions of these two species that had been considered before to be congeneric (**Defler**, 1979a, 1979b, 1980, 1982, 1985a, 1985b). The group that I studied lived in a forest that clothed a prominent inselberg (*monadnock*, *bornhardt*, *pan de azucar*) close to the administrative center, overlooking the Orinoco River. In this region, inselbergs were a common feature of the landscape, great gneiss granitic islands of rock surrounded by savanna. The runoff from rain usually maintained a substantial forest around its base, where three species of monkey roamed.

To me at that time, the most important ecological questions were densities and species richness in the east of the country as well as actual distributions, since there existed and still exist so many unknown facts about El Tuparro. Most of these problems I discussed with professor Hernández-Camacho in our nocturnal chats. Many unknowns had already been posed by him in his very important publication with the North-American veterinarian Robert W. Cooper, on the non-human primates of Colombia (**Hernández-Cooper & Cooper**, 1976), the primate article most often cited in the field of primatology at that time. I came to believe that the ecological relations between *Cebus (Sapajus) apella* and *Cebus albifrons* in the eastern parts of the country needed to be elucidated, especially since they changed to the south in the closed-canopy forest.

Making life more interesting, a healthy population of the giant otter *Pteronura brasiliensis* existed within the Territory and this was a mammal species that had always interested me. So I resolved to include a census of its presence in the region during the various years that I traveled the rivers of El Tuparro studying the distributions of *Sapajus apella* y *Cebus albifrons* and other primates in heretofore unknown corners of El Tuparro. (**Defler**, 1985a,b).

Callicebus torquatus, *Alouatta seniculus*, *Aotus sp.*

In 1978 I moved to the western side of the Territory in order to study primates in a type of forest that I hadn't known before, the typical gallery forest of the llanos, growing along Hormiga Creek. This forest contained populations of *Callicebus lugens* (known as *C. torquatus* at that time) as well as populations of *Alouatta seniculus*, *Aotus sp.* and *Cebus (Sapajus) apella*.

I was able to gather basic ecological data on *Callicebus torquatus*, including densities, home range sizes, group sizes and other details of these interesting monkeys. Parallel to this effort I added to my knowledge of *Alouatta seniculus*, a very widely distributed Colombian primate but of variable home range and group size. These data became valuable when I was able to compare the home ranges and group sizes of the species across many forest types, thus suggesting a preferred habitat for this species (more on this below). I collected the same type of information on the *Cebus (Sapajus) apella* of the forest.

In Tapón I experimented with techniques of censusing primates and I clarified some details that should be used when censusing. This seems valuable when we consider the great effort that has been made in censusing primates throughout South America (**Defler**, 1983, **Defler & Pintor**, 1985). In 1982, while I was working on the western part of El Tuparro,

the Territorio Faunístico El Tuparro was declared a Parque Nacional Natural de la Nación.

Having calculated densities for various primate species throughout El Tuparro, I decided to pursue as a long-time project the calculation of primate densities in a transect from northern Vichada to southern Amazonia. This project was pursued intermittently during the next twenty years and the results of which I now publish in this journal (Defler, en prensa). Census sites included the source of the Bitá river in Vichada, the two extremes of El Tuparro, Lake Taraira in Vaupés, the Puré River (located inside PNN Río Puré, Amazonas) and the Purité River beside the Amacayacu National Park, Amazonas (Fig. 1).

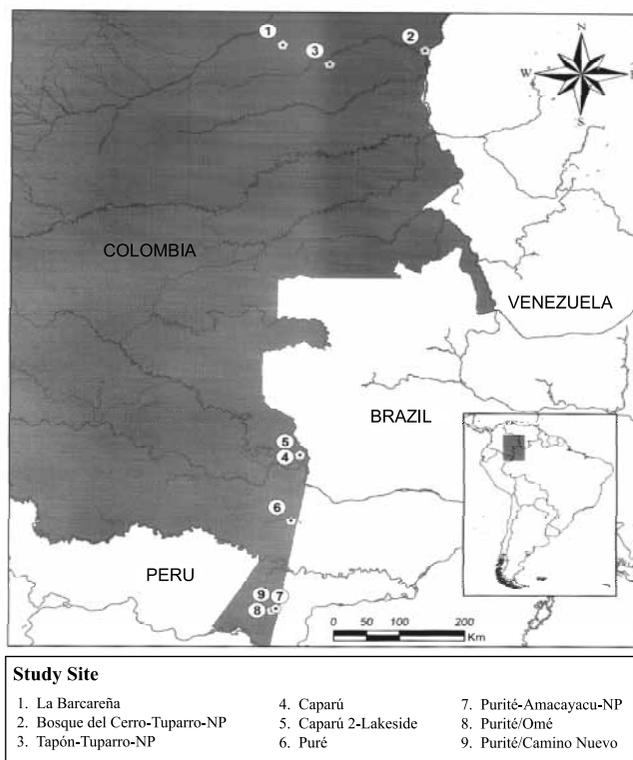


Figura 1. Census sites.

The basis of these transect censuses from the Llanos Orientales to the Amazon allow three hypotheses to be tested.

1. According to censuses of other organisms, including primates in other places outside of Colombia, primate richness should increase inversely with a decrease in latitude (Terborgh, 1992; Huston, 1994; Rosenzweig, 1997; Peres & Janson, 1999).
2. Some of the highest species richness known should be found in the exuberant forest of the Colombian Amazon

since Colombia is the country with the highest species richness of birds (Hilty & Brown, 1986; Renjifo et al., 2002; Stevenson, 2001)

3. According to variable density results from low to high densities, the data on densities should provide indications on preferred habitats for a species, accepting that high density habitats are preferred habitats (Johnson, 2007).

Methods

Vichada

Using *al azar* observational methods (Altmann, 1974) I collected data on all aspects of *Cebus albifrons* in a forest surrounded the Cerro Rocosó in El Tuparro as described in Defler (1979a,b).

Using observations of *Alouatta seniculus* I calculated densities and group make-up of groups of *Alouatta* (Defler, 1981). In Tapón gallery forest I collected demographic data on *Callicebus torquatus* as described in Defler (1983). I collected *al azar* data on *Sapajus apella* during several years (Defler, 1982) and experimented with census techniques, as described in Defler and Pintor (1985). I developed a five kilometer trail and did strip census of primates in a forest along an upper tributary of the Bitá River in 1985 (Defler, in press). I collected population data on the *Pteronura brasiliensis* of El Tuparro, using a small unmotorized canoe traveling downriver (Defler, 1982, 1984, 1986).

Methods used for studying *Cebus albifrons* can be found in Defler (1979a, 1979b), for the distribution and state of the population of *Pteronura brasiliensis* in Defler (1982), for the distribution of *Cebus (Sapajus) apella* and *C. albifrons* in the región of El Tuparro in Defler (1985), for densities of *Alouatta seniculus* en El Tuparro en Defler (1981) and for methods of censusing primates en El Tuparro in Defler & Pintor (1985).

Densities in El Tuparro were determined via direct counts since the study forests were clearly delineated from the savanna, allowing specific areas to be covered [Defler & Pintor, 1985]. In the Hato La Barcareña in northern Vichada calculations were made by repeated censuses along a 5 km trail, calculation of perpendicular distances to the groups observed and calculation of a detection distance for each species (Robinette et al, 1974; Defler & Pintor, 1985; Peres, 1999).

Methods used at the Estación Biológica Caparú in Vaupés for studying the general ecology of *Lagothrix lagothricha* can be found in Defler (1987, 1989), for the time budget of

Lagothrix lagothricha **Defler** (1995), for the diet of *Lagothrix lagothricha* in **Defler y Defler** (1986), and for the use of space and for locomotion in **Defler** (1996) and in **Defler** (1999). Additionally, study methods for the *Cacajao melanocephalus* research can be found in **Defler** (1999, 2001).

Research methods on density of primates have been described in various places; this method involved repeated censusing of 4-5 km transects from the edge of the lake into the forest, where 264 km were accumulated and where the group's numbers of individuals and location in meters perpendicular to the trail were registered. Various methods of calculating density were applied, although in the case of *Sapajus apella* there were sufficient observations to be able to use the program DISTANCE in Vaupés because of the low densities (**Peres**, 1999a; **Defler**, en prensa).

Vaupés

After five years of work in Vichada, I developed a research plan to study the ecology of *Lagothrix lagothricha* and *Cacajao melanocephalus* in the Colombian Amazon. I established myself in a station that I developed a kilometer north of the shore of the unpopulated Lake Taraira, in southern Vaupés, this the most extensive river-lake found in the Colombian Amazon at 24 kilometers (**Defler**, 2009). During the 16 years spent at this station my wife and I received many primate orphans that were sent to us by INDERENA and by private citizens who charged us with an attempt to reintroduce the primates to the forest. During this time a series of primate censuses were accomplished during 2 ½ años.

The development of the Estación Biológica Caparú (1°04'25.65"S, 69°31'15.71"W) for Amazonian biological research was a personal plan dating back to 1982, impelled by my curiosity about the primate species *Lagothrix lagothricha* and *Cacajao melanocephalus*, two species that at the time were very poorly known. With the help of two Yucuna Indigenous men whom I had known from a previous trip that I made to the Mirití-Paraná to reconnoiter the Amazon in 1981, I identified a region in southern Vaupés department with these two species and six other species or primates (*Aotus vociferans*, *Saimiri sciureus*, *Cebus albifrons*, *Sapajus apella*, *Callicebus lugens*, *Saguinus leucopus*). The area included a river-lake Lake Taraira (1°08'35.55"S, 69°29'21.63"W, 56 msnm), a 24 km long ancient cut-off meander of the lower Apaporis river. The topography was made up of a complex of igapó (seasonably flooded forest with black water), Pleistocene river terrace and Plio-Pleistocene hills (**Carvajal-L. et al**, 1976; **Palacios et al.**, 2009).

The Apaporis River shows evidence of tremendous floods at the end of the Pleistocene as the glaciers melted and sent

extreme volumes of water down the river courses of eastern Colombia. These floods formed extensive river terraces about 11-15 m above the average high water marks of today (**Van der Hammen et al.** 1992a, 1992b, **Carvajal-L. et al**, 1976; **Ibarra et al.**, 1976). Currently these ancient river terraces are covered by high and distinctive forests, particularly of *Oenocarpus bataua*, *Euterpe* sp. y *Mauritica flexuosa* and trees important to *Cacajao* and *Lagothrix* such as the *carquero* (*Eschweilera* sp.) and the very tall *yetcha* (*Micrandra spruceana*) (**Carvajal-L. et al**, 1976; **Ibarra et al.**, 1976; **Defler & Defler**, 1996; **Rangel-Ch. et al**, 2008).

I studied a group of *Lagothrix lagothricha* from 1984-1989), especially for spatial use, time budget and diet as described in **Defler** (1987, 1989a, 1989b, 1990a, 1995, 1996a, 1996c, 1999b) and **Defler & Defler** (1996). During 1994-1998 I studied *Cacajao melanocephalus* around Lake Taraira (**Defler**, 1991, 1999, 2001; **Barnett et al.**, in press). I also carried out a series of primate censuses during the first 2 ½ years of residence.

Amazonas

After leaving Vaupés in 1998 because of pressure from the guerrillas, I searched for a place in the upper Purité River beside Amacayacu National Park in order to continue primate research.

Along the Purité River on a hill site above the flooding river and outside the park I developed a new research site, the Estación Ecológica Omé. Posterior archaeological research by professor Marcote of the Instituto de Ciencias Naturales determined this was an ancient inhabited site of indigenous people dated from 670-1350 BP (+/- 50 years) (3°32'07.92"S, 69°53'26.75"W - 104 msnm) (**Morcote-Ríos**, 2008). I selected the area because of its isolation from negative influences in the region, but it proved to be so isolated that it has been difficult to access because of the necessity of traveling various days on the Amazon and Ica-Putumayo rivers, then traveling upriver on the Purité river to enter Colombian again. This station was developed during brief two month visits that have allowed a large series of primate censuses and some research on the use of space of the primate *Callicebus torquatus lucifer* (= *C. lucifer* according to other authors) (**Defler**, in press).

Generally when moving from place to place all observations of primates were registered using the most exact coordinates possible, given the maps available. It was not until 1995 that it was possible to begin registering observations using the new GPS system.

Results and discussion

Since *Cebus albifrons* had been observed in the field only very briefly before beginning my study, any new natural history observation was valuable (Defler, 1979 a,b). I first realized that the groups were very large in comparison with the numbers reported in the literature. My study group was made up of 35 animals and the neighboring groups were similar, illustrating perhaps a type of ecological release (Tabla 1) (where in the absence of some competitors the densities rise (according to Peres & Dolman, 2000) or “ecological release”, (defined by Terborgh & Faaborg, 1973, as “an expansión or increase in density, distribution or commonly observed behavior when a species is observed under different intensities of competition”). The putative effects of competition with *S. apella* have been implicated in limiting *Cebus albifrons* group sizes.

Table 1. Groups sizes reported for *Cebus albifrons*

Group Sizes	Source
7 & 8	Matthews, 2009
8-15 (máx. 20)	Terborgh, 1983
9, 10	Defler, obs. pers. in Amazonian forest
10-20	Hernández & Cooper, 1976
10, 12	Terborgh, 1983; van Schaik & van Noordwijk, 1989
35 (Llanos Orientales)	Defler, 1979a,b

Studying this species in a forest limited by savanna was a great help, since the limits of the home range for any group are much clearer in comparison with studies in continuous forest without border limits. The home range in El Tuparro was about 120 ha for the defended territory of the group, the first territory that had been calculated for this species. Ecological densities were the highest reported in the literature with much lower densities in closed canopy forest.

Cebus albifrons and *Sapajus apella*

I wanted to know more about the ecological interaction that *Cebus albifrons* has with *S. apella*, which is evidently the strongest competitor of *C. albifrons*. A question that I posed was “What type of interaction do these two species have in their contact zone in El Tuparro?” where they are essentially parapatric in distribution, where one species replaces the other. So I decided to study the distribution of the two species in the región and undertook a series of voyages by canoe, motor bike and on foot to see if the distribuciones were truly parapatric. The result of this was more than 2000 km of travels (1500 km by canoe), where I found a strict separation of the two species in the north along the Tomo River, but in the south of the park, especially along the Tuparro River, the separation was not so clear, especially on the left bank of the

Tuparro where I found groups of *Cebus albifrons* integrated into a population of *Sapajus apella* (sympatry) and ultimately lower down on the Tuparro river I found a forest with the two species sympatrically distributed just before the beginning of a pure *Cebus albifrons* population to the east. Along the same river *C. albifrons* used flooded forests and *Sapajus apella* (observed closest to the river on the south bank), did not use flooded forests (Defler, 1985a). Fig. 2.

The population of *Cebus albifrons* studied in El Tuparro is isolated from the principal population that extends southward from the south bank of the Vichada River. With field work in that region, It was possible to prove that *Sapajus paella* and *Cebus albifrons* are sympatric south of the Vichada River and that *Cebus albifrons* exists in very low densities and in groups much smaller than those in El Tuparro (Bennett et al. 2001; Terborgh, 1983; Haugaasen & Peres 2005, 2009; Defler, 2010; Lynch-Alfaro et al, 2012).

Lynch-Alfaro et al. (2011, 2012) suggest the “gracile” *Cebus* (i.e. *Cebus albifrons*, *C. capucinus* and *C. olivaceus*) originated in the Amazon while the “robust” *Cebus* (that is the *Sapajus*) originated in the Atlantic forest (Mata Atlántica) and invaded Amazonia about 400.000 years ago. The last common ancestor of *Cebus* and *Sapajus* has been calculated at about 6 MA. Considering the ecological dominance of *Sapajus* in many parts of Amazonia (measured by the densities shown by Peres, 1993, 1997a, b; Haugaasen & Peres, 2005, 2009) and the much higher densities in parts of the Colombian and Venezuelan Llanos and the success of *C. capucinus* in the Chocó and Central America, this author suggests some other origin for *Cebus*, perhaps on the periphery of Amazonia in forests less humid and associated with sabanas and dry forests. I suggest that if the gracile *Cebus*

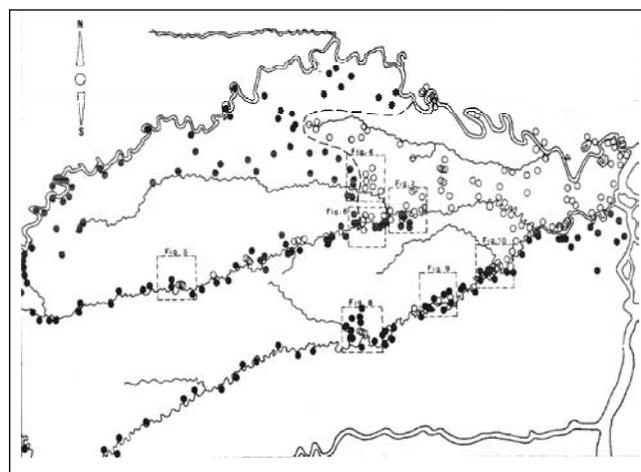


Figura 2. Distribution of Cebus/Sapajus in El Tuparro National Park.

originated in the Amazon they would be ecologically dominant to *Sapajus*, which is clearly not the case. The isolated population of *Cebus albifrons* in NE Vichada with parapatric *Sapajus apella* to the west and to the south suggests to me that *Sapajus apella* arrived after *Cebus albifrons* and that the more recent species was able to out-compete *Cebus albifrons*. This accords well with the ecological dominance of *S. apella* in Amazonia where the two species are sympatric.

Cebus albifrons and *Cebus olivaceus* in Venezuela are genetically related species and have many similarities, suggesting that they have common ancestors. Perhaps *C. olivaceus* comes from *C. albifrons* and they are sister groups with *C. capucinus* (Lynch-Alfaro et al., 2012; Ruiz-Garcia et al. 2010). It is possible that the llanos could be a principal factor in permitting the persistence of these two species and that their presence in the forests to the south might be the result of an invasion from the savannas during a glacial maximum when there were many more savannas and an Amazonia much more fragmented. This hypothesis is supported by molecular studies showing that various subpopulations of *Cebus albifrons* exist in the Amazon within what we generally see as *Cebus albifrons* (Ruiz-Garcia et al., 2010; Lynch-Alfaro et al., 2012).

During my stay in El Tuparro professor Hernández-Camacho asked me to collect several examples of *Cebus albifrons*, an unwelcome task for me, since I wasn't accustomed to collecting. But this was part of my education as a biologist, since my education outside of Colombia had not included the importance of study collections. Another project accomplished with professor Hernández-Camacho was the establishment from this collected material of a neotype for *Cebus albifrons*, since there were various problems with the original description of von Humboldt which was not supported with a holotype and which impeded comparison with other taxa that would allow the construction of an adequate taxonomy for the species (Humboldt & Bonpland, 1812; Defler & Hernández-Camacho, 2002). The problem of an adequate taxonomy for *Cebus albifrons*, however, was not solved by the establishment of a neotype, since we are now flooded by new molecular data that shows how complex the evolution of *Cebus albifrons* has been (Boubli et al., 2012; Ruiz-Garcia et al., 2010; Lynch et al., 2012).

Attempts to study *Sapajus apella* in Tapón were not as successful as the study of *Cebus albifrons*. This was due, I think, to previous collections of primates in this forest by INDERENA employees that rendered the primates (especially the *Sapajus*) very timid. I was never able to habituate groups of *Sapajus*, whereas it was very easy to habituate the *C. albifrons* from eastern El Tuparro. Nevertheless, it was possible to distinguish several species differences between the two

that have been helpful in understand their competition (Defler, 1982).

Callicebus

In western El Tuparro a study of some population characteristics of the then denominated *Callicebus torquatus lugens* (now recognized as *Callicebus lugens*) elucidated group sizes (3.5), territory sizes (14.2 ha) and other details. This taxon is now recognized as *Callicebus lugens* because of the discovery in Brazil of the karyotype for this taxon, the lowest karyotype known among the primates ($2n=16$) (Bonvicino et al., 2002). However, we now have a dilemma in Colombia. In order to confirm that what was denominated before as *Callicebus torquatus lugens* (sensu Hershkovitz, 1990) corresponds to the taxon *Callicebus lugens* with a karyotype $2n=16$, we have to determine the karyotypes of Colombian animals, work that is difficult because of Colombian legislation, resulting in many difficulties applying for official permission.

When the taxa *C. lucifer* and *C. lugens*, Thomas (1914) defined *lucifer* as animals with the ventral part of the tail and the body a reddish color, while von Humboldt & Bonpland (1812) defined *lugens* as a completely black animal (“d'un beu noir et un peu relevé: ce pelage est d'une teinte uniforme sur le corps entier, à l'exception de la face, du col et des mains de devant.”) with the exception of the face, neck and hands. Hernández-Camacho y Cooper (1976) distinguished only *Callicebus torquatus lugens* and *C. t. medemi* and Hershkovitz (1963) maintained that it was not possible to distinguish *lugens* from *lucifer* with the diagnostic characters that had been published. Nevertheless, Hershkovitz (1990) later distinguished between *lucifer* and *lugens*, placing the two in Colombia, separated by the Caquetá river and distinguishing them using the bands of color on the hairs of the neck and sides of the body, *lugens* with dark brown or blackish color with hairs of uniform color or weak bands of pheomelanin and *lucifer* with hairs of the neck and sides of the body colored brown or reddish brown with hairs strongly banded (with pheomelanin) (Hershkovitz, 1990).

After examining more than 100 skins of this complex from the two putative taxons, this author finds a range of color characteristics from both sides of the Caquetá river, at times the same, at times different, that makes it impossible to assign many specimens to the taxons as defined Hershkovitz (1990). For example, figure 3 and figure 4 show specimens that supposedly are assigned to one of the two taxons, but which on examining them, results impossible to place in any one taxon. Recently my colleague, the geneticist Marta Bueno of the Universidad Nacional de Colombia has determined the karyotype of a specimen from the north bank of the Ama-



Figure 3. Three *Callicebus torquatus lucifer* (sensu Hershkovitz, 1990) with widely varying phenotype.



Figure 4. Three *Callicebus torquatus lugens* (sensu Hershkovitz, 1990) with widely varying phenotypes.

zon River above Leticia. This karyotype ($2n=20$) does not seem to differ from karyotypic characteristics determined for other *Callicebus torquatus* (Egozcue *et al.*, 1969; Benirschke & Bogart, 1976). The specimen is definitely not *C. lugens* and must be placed in the *C. torquatus* complex. As we do not detect a genetic difference from other *C. torquatus*, we assign this Colombian *Callicebus* to a subspecies *C. torquatus lucifer*. Basically I suggest that *C. torquatus lucifer* and *C. t. medemi* are found in southern Colombian and that their karyotype is $2n=20$. The possibility that specimens north of the Caquetá River are *Callicebus lugens* must

await karyotypic designation, although at the moment we treat these animals north of the Caquetá River as *Callicebus lugens*.

Identical data was collected in the Hormiga Creek forest on *Alouatta seniculus* to that of Cerro Rocoso, and they were similar densities but with different group sizes (5.75 individuals Tapón, 6.8 individuals in Cerro Rocoso) and different home range size (13.3 ha in Tapón, 23.75 in Cerro Rocoso) and densities (23 individuals/km² for Tapón; 27 individuals/km² for Cerro Rocoso) (Defler, 1981).

An experiment examining how to best census primates clarified various important points. Especially it pointed out the difficulties of censusing a far-ranging species such as *Sapajus* in narrow forests that skewed the range of the animals from an idealized circle or oblong so that they were no longer detected *al azar*; thus inflating the densities of the animals (Defler & Pintor, 1985).

Vaupés, *Lagothrix lagothricha lagothricha*, *Cacajao melanocephalus*

My research in Vaupés (1983-1995) generated some of the first data on *Lagothrix lagothricha* and taught me about the effects of the soil poverty of eastern Colombia. Our data on precipitation at the research station in southern Vaupés includes more than 14 years and shows an average of 3950 mm per year, well above the precipitation for the majority of known Colombian Amazonian sites (Palacios *et al.* 2009). Various correlations with species richness in both plants and animals show an increase in species richness up to about 2.500 mm of annual precipitation, after which species richness levels off or declines (Gentry, 1988; for plant diversity; Kay *et al.*, 1997, for primary production; Peres & Janson, 1999; for neotropical primates). The number of primate species in southern Vaupés is 8 or 9 at only two degrees south of the equator; this is a moderate species richness compared to primate communities south of the Amazon river (with annual precipitations below 2.000 mm [Leticia has a multi-annual average of 3194 mm, according to SIATAC (2012) and precipitations shows a tendency to rise towards the north, towards the research station Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú at the coordinates 1°04'27.41" S, 69°31' 01.73" W (92 m altitude) . Species richness south of the Amazon river reach 10-14 species, the highest of the neotropics. Calculations of densities of primates at Mosiro Itajura-Caparú are very low in comparison to data from Brazil, Ecuador and Peru and it is worthwhile making some comments here.

Hypotheses regarding an increase in species richness up to the equator are not valid for Colombian primates. Eastern Colombia is low in primate species richness, but it is also

low in densities or biomass of primates compared with the large data base published by **Peres**, (2005, 2007); **Peres & Janson**, (1999); **Defler**, en prensa; **Palacios & Peres**, (2005) as well as data in Colombia from the Duda River (**Stevenson**, 1996). This is true for all of the eastern Colombian Amazon into the Colombian trapezium and the conservation of communities having such low densities comes with special problems, especially when certain species are heavily hunted preferentially (e.g. tapir, *Tapirus terrestris*, woolly mokey *Lagothrix lagothricha*, tayasuids *Tayassu peccari* y *T. tajacu*, deer *Mazama* spp.)(**Peres & Palacios**, 2007). Communities in Eastern Colombia are sensitive and can be easily perturbed by excessive hunting. Table 2 compares eastern Colombia primate species richness and densities with other selected sites in South America.

There are many species that cannot maintain themselves with sustained hunting (e.g. the cracids, the atelids, tapir) and automatically when there are low densities these species are unable to replace themselves compared to a forest with high species densities (which ultimately also may not be able to sustain populations with concentrated hunting). The moving of indigenous settlements from one place to another is often because the prey species have become very rare or extinct and the community requires a prey base that provides more protein. With a large enough forest and a small enough human population these moves allow the previous prey bases to recover. But with less forest and more people (for example in the Chocó), prey bases do not recover. (**Robinson & Redford**, 1991; **Robinson & Bennett**, 2000a, 2000b) and certain animals become more scarce and endangered (for example, *Ateles geoffroyi*).

Low densities of primates (and other animals) in Eastern Colombia can be explained by soil leaching due to high precipitation to low productivity of plants due to absent nutrients (**Kay et al.**, 1997; **Peres**, 2008). High precipitation leaches soils, continuing to impoverish them and northward from Leticia (at 20000 mm) the precipitation continues increasing, reaching 4000 mm in southern Vaupés (**Palacios et al.**, 2009). Many fruit crops at the Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú are very low, even though the plant diversity is high (although how plant diversity at this research station compares to plant diversities in other parts of the Amazon has not been measured) (**Defler**, unpublished data). Fruit set is limited by deficiencies in nitrogen, phosphorus, potassium, calcium and an abundance of aluminum (**Jordan**, 1985). **Defler** (in press) show soil data for eastern Colombia for primate census sites (except for PNN El Tuparro) and extremely low values are evident in these Eastern Colombian forests. In contrast, the llaneron forests with much higher primate biomass also show much higher levels of soil nutri-

Table 2. Characteristics of 26 primate communities in the Colombian Amazon compared with nine sites reported by **Defler** (en prensa). *Aotus* is excluded in this analysis.

Census Site	No. of Species	Density (ind./km ²)	Biomass (kg/km ²)
Terra firme forest	(con <i>Aotus</i>)		
La Barcarena (Llanos Orientales) ^{ES}	2	114	387
Bosque de Tomás, PNN Tuparro este ^{ES}	3	36	156
Tapón, PNN Tuparro oeste ^{ES}	4	77	254.4
Caparú Amazonia, NPP Yaigojé inland ^{ES}	8	40.18	132.75
Río Puré, NPP Puré – Amazonia ^{ES}	10	47.9	86.7
Río Purité, NPP Amacayacu – Amazonia ^{ES}	9	61	114.32
Río Purité, EEOMé – Amazonia ^{ES}	9	66.1	160.9
Río Purité, Camino Nuevo – Amazonia ^{ES}	9	69.3	118
Caparú ¹ -Colombia	8	61.9	175.7
Ayo ¹ -Colombia	10	86.9	169.5
Pintadillo ¹ -Colombia	10	37.4	88.9
Duda river ² -Colombia	7	130.7	497.3
Porongaba ³ , Brazil	12	209	158
Sobra ³ , Brazil	11	174	117
Kaxinawá Reserve ³ , Brazil	12	145	173
Condor ³ , Brazil	11	194	274
Penedo ³ , Brazil	10	129	118
Altamira ³ , Brazil	12	227	463
Barro Vermelho ³ , Brazil	13	165	261
Fortuna ³ , Brazil	14	216	297
Riozinho ³ , Brazil	14	157	225
Igarapé Jaraquí ³ , Brazil	13	137	131
Vira Volta ³ , Brazil	13	182	282
Vai Quem Quer ³ , Brazil	11	124	176
Urucu River ⁴ , Brazil	13	146	381
Yavarí River ⁵ , Perú	14		420
Varzea forest			
Caparú Amazonia, NPP Yaigojé lakeside ^{ES}	8	48.9	214.6
Sacado ³ , Brazil	4	126	245
Nova Empresa ³ , Brazil	6	185	410
Boa Esperança ³ , Brazil	5	355	953
Barro Vermelho II ³ , Brazil	7	213	361
Lago da Fortuna ³ , Brazil	7	358	627
Lago Mimirau ³ , Brazil	3	270	429
Lago Tejú ³ , Brazil	4	175	352
Cajuana Island ³ , Brazil	6	120	389

Source: **Defler** (this article); ¹**Palacios & Peres** (2005); ²**Stevenson** (1996); ³**Peres** (1997); ⁴**Peres** (1993); ⁵**Puertas & Bodmer** (1993).

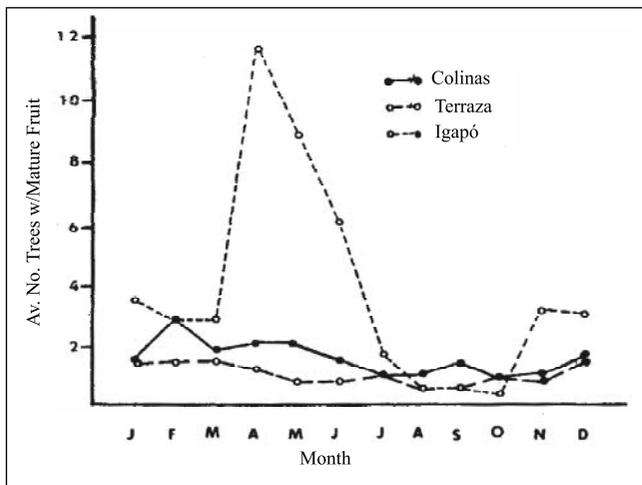


Figure 5. Seasonal variation in the availability of mature fruit crops in three forest types at the Estación Biológica Caparú (Vaupés) (with permission of Wiley-Blackwell).

ents and lower levels of aluminum. The only site that does not show tendencies for low primate biomass is the igapó of the Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú with the highest seasonal biomass found in any Colombian Amazonian site (214.6 kg/km²), even though the site has extremely high levels of aluminum and the same general low levels of other nutrients equal to terrestrial sites. Though research must be done, the hypothesis is that the high biomass of the igapó is due to a seasonal pulse in production of fruit biomass, itself due to a seasonal influx in the flooding water of enough nutrients to sustain a one-time fruit pulse that attracts the primates (*Lagothrix*, *Saimiri*) (Figure 5). Added to the fruit pulse in igapó is a young leaf pulse (*Alouatta*, *Lagothrix*) and a concentration in the production of the favorite *Cacajao* fruit *Eschweilera* spp. (Figure 6).

Some species show very interesting tendencies of densities. Besides *Cebus albifrons*, briefly discussed above, densities of *Alouatta seniculus* are some of the lowest densities in southern Vaupés, with ecological densities of around 3.85 individuals/km², based on research of **Palacios & Rodríguez** (2001). If the same site were calculated for crude density (i.e. an area of forest larger than ecological density without individuals) densities for *A. seniculus* in this regions would be much lower. High densities reported for central Venezuela of 83-118 individuals/km² in Guárico State at Hato Masaguaral are the highest known so far (**Crockett & Eisenberg**, 1987). Two places separated by 150 km in the Parque Nacional Natural El Tuparro have 30 individuals/km² at each site, and are similar to densities calculated in various other studies in the country. This author suggests that *A. seniculus* is found in an environmental cline where the environmental

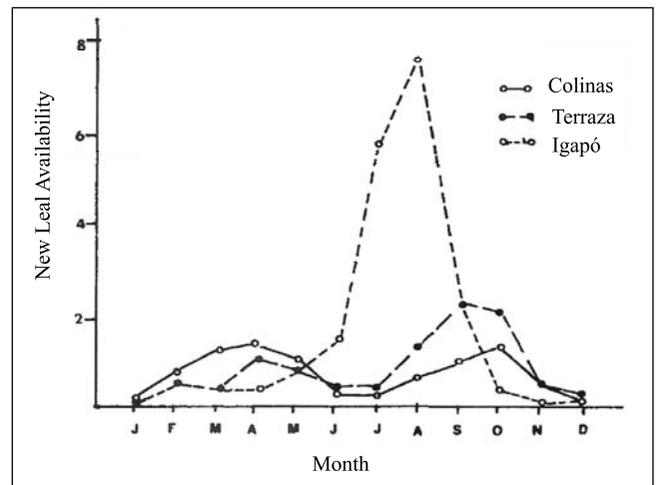


Figure 6. New leaf availability from three forest types at the Estación Biológica Caparú (Vaupés) (with permission from Wiley-Blackwell).

conditions for *A. seniculus* improve from the south to the north from Amazonia towards the center of the Venezuelan llanos. Other censuses taken in the north of Vichada resulted in the highest densities for this species so far known in of 42.5 individuals/km² (**Defler**, in press). **Peres** (1997b) suggests that the species is sensible to changes in the quality of leaves in the closed canopy forests where he censused. More fertile forests must provide better hábitat for *A. seniculus*, which is more commonly found in the interior of forests to the south, but these conditions are not commonly found in Eastern Colombia.

Table 3. Increasing densities of *Alouatta* northward may define preferred habitat (see Fig. 1 for placement of Colombian sites)

Census Site	Density
south Vaupés (Caparú) (Palacios & Rodríguez, 2001)	4 ind/km ²
El Tuparro (Defler, 1981)	27-29 ind/km ²
La Barcareña (Defler, in press)	42.5 ind/km ²
Estado de Guárico, Venezuela (Crockett & Eisenberg, 1987)	83-118 ind/km ²

Looking at these densities for *A. seniculus*, perhaps we can identify the preferred hábitat for the species as well as for *Cebus albifrons*, concluding that the sites with the highest densities define preferred habitat (Table 3). There might be some problems with this interpretation, given that reproduction, survival and abundance may not all be positively correlated so that demographic data is needed to assure that there is high survival rate within the high density population (**Johnson**, 2007); some populations of birds and rodents at lower

densities have been shown to have higher survival rates than high density populations **Van Horne**, (1983). However, the majority of studies define preferred habitat using positive correlations with population densities, although demographic information should be included to measure survivability. Following this argument, can we not conclude something about the origin of such species if we know something about their preferences? For a first attempt on the problem of preferred habitat, areas of high density suggest a lot.

Although my research on *Cacajao melanocephalus* leaves much to be accomplished, despite the time I dedicated to it, I have recuperated from the destruction of my notes and library by the guerilla in 1998 that led to my leaving the Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú, and I have been able to publish some results. I managed to publish details such as densities of *Cacajao*, that like *A. seniculus* are ecological densities around the Taraira Lake of southern Vaupés (**Defler**, 2001). This is very definitely a special type of habitat of 48-50 km of lakefront igapó that provide habitat especially for these two species. Recently I have participated in writing another pair of articles about *Cacajao* to be included in a book on the Pitheciidae (**Barnett et al.** in press-a, in press-b).

I invested several years in the research on *Lagothrix lagothricha*, partly because of the huge home range that they utilized in southern Vaupés and their low density, due to habitat poverty. My study group of 24 animals utilized 760 h, which is one of the largest calculated. In contrast, groups on the Duda River used around 169 ha with densities of about 28 animals/km². These data show the extremes between two habitats, one very productive on the Duda river, another quite poor on the Apaporis river (**Defler**, 1987, 1989, 1995, 1996, 1999; **Defler & Defler**, 1996). Even smaller home ranges have been found by Pablo Stevenson's group from the University of Los Andes for *Lagothrix lagothricha* that have not been published.

Although I left the Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú in 1998 because of the guerilla, I am happy to know that the station has continued to function under the administration of Conservation International Colombia and that many young Colombians have been able to finish their thesis projects on primates and other fauna and flora (e.g., **Alarcón-Nieto & Palacios**, 2009). With a little luck and the support of others we hope that these activities continue into the future.

Amazonas

After leaving the Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú in 1998 I decided to search for another more isolated site to continue research in the field. During the search for a secure area, isolated from security concerns I arrived at the the Pu-

rité River, a border river of southern Amacayacu National Park. This place is extremely isolated, requiring six days of travel from Leticia (partly through Brazil) to arrive. Here I was able to construct three small buildings and to accomplish primate censuses at four sites along the Purité river, obtaining results that fully agree with other eastern Colombian censuses of very low population densities of primates (**Defler**, in press). Also, I was able to begin research on the use of space by the primate *Callicebus lucifer* (= *Callicebus torquatus lucifer*). However, the use of this new station (Estación Ecológica Omé) is logistically very complicated, and I have searched for yet another site, closer to Bogotá for my research.

Meta and private reserves

Due to the difficulties of managing the Estación Ecológica Omé and the total cost of a trip there I discovered a solution that allows more continued primate research in the field. I discovered the existence of a private reserve Las Unamas in Meta, made up of gallery forest and a very large 1.300 ha fragment that earlier was a part of a very wide gallery forest connected to the Camoa River, to the east of San Martín, Meta. This reserve forms part of one of the original homesteads (Haciendas) of this part of the llanos. The forest has been protected for many years (although there is some poaching). The primate fauna is made up of five species: *Sapajus apella*, *Alouatta seniculus*, *Saimiri sciureus*, *Callicebus ornatus* and *Aotus brumbacki*. Of these *Callicebus ornatus* requires the most attention due to being classified by the IUCN and Colombia as Vulnerable (VU). I choose to study population densities and preferences of habitat. There are indications that *Callicebus ornatus* can utilize degraded forests and it is common to find groups close to human populations as long as they are not disturbed. Because some studies have calculated extremely high populations in small fragments, it may be that many individuals have escaped forest being cut and have become refuges in nearby fragments (**Mason**, 1966; **Wagner et al.**, 2010). I hope to identify some habitat preferences of these primates and to indicate what natural population densities are. In this case, I hypothesize that the highest populations known do not correlate with the most preferred habitat, since these high populations are clearly related to habitat disturbance.

Callicebus ornatus belongs to a complex of small primates of *Callicebus* that are highly interesting, especially because they are monogamous, a reproductive system not common among the primates (**Defler**, 2010). These small monkeys defend small territories and they are basically frugivores, supplementing with a quantity of small invertebrates such as spiders and orthopterans.

Callicebus has become a strong interest of mine. I have described a new species from southern Caquetá with two colleagues of mine, *C. caquetensis* (Defler *et al.*, 2010). All indications suggest that this species is highly endangered due to destruction of its habitat (García *et al.*, 2010). We have fortunately been able to receive financial support from two Canadian oil companies that will permit two years of research for various persons in our group. The research will include aspects of the species' ecology and its molecular phylogeny.

Colombia continues to offer me many opportunities for primate research and I continue with this effort until I am no longer physically able to do so. This brief resume cannot include many details of my research that actually demand a book, a Project that is also in course.

Acknowledgements

I particularly thank the many Colombians who have given me support in my research during so many years of effort. I include especially professor **Jorge Hernández-Camacho**, Colombia's deceased source of knowledge of so much Colombian biota and my mentor during our time of association. I became a better biologist, having been associated with him. I also thank **José Vicente Rodríguez Mahecha** of Conservación Internacional Colombia and before that of INDERENA, who gave me physical and psychological support for many difficult efforts in the east of the country and also to my dear friends, the professors **Carlos Moreno Benavides** y **Amanda de Moreno** who offered me the stability and intellectuality of their home and the security of open arms. I thank my compadre Sr. **Hector Castillo**, a good friend, who has always supported my life and activities in Leticia, helping me to resolve difficult logistics problems. As well, I thank Sr. and Sra. **Pedro y Consuelo Pinzón** who provided a home in La Pedrera and helped resolve so many logistical problems there for my trips to Caparú. I thank professor **Moises Wasserman** of the Universidad Nacional de Colombia who as Decano of the Facultad de Ciencias listened to me and understood my *crie de coeur* and did what was necessary to continue my association with the UNC. I thank the Universidad Nacional de Colombia both in Leticia and in Bogotá for providing an academic home and support for my research endeavors. I thank **Russell Mittermeier**, President of Conservation International for various grants to myself and to so many other field researchers and to **Anthony Rylands** always shared his knowledge when I needed it. I thank Sara Bennett for company and her dedication to the many orphan primates what arrived at Caparú.

I particularly thank INDERENA, the International Society of Wildlife, Conservation International, Margot Marsh Founda-

tion for Biodiversity, National Geographic, The Woolly Monkey Foundation, International Primate Protection League, Conservación Internacional Colombia, Fundación Natura, Ohio Biodiversity Alliance, Louiseville Zoological Garden, Primate Action Fund (Conservation International), World Wildlife Fund USA, for the various financial grants given to me throughout the years.

I am especially thankful to Conservación Internacional Colombia for adopting and continuing maintenance of La Estación Biológica Mosiro Itajura – Caparú in Vaupés for the future generations of Colombians who will be able to accomplish research in the Colombian Amazon using this infrastructure.

I give particular thanks to the Universidad Nacional de Colombia (in Bogotá and in Leticia), the Department of Biology and the Facultad de Ciencias for having supported me in my research and for having provided a congenial intellectual home and appreciated colleagues who have provided me with an academic circle of dedicated biologists that has helped me to obtain my academic objectives in research and teaching. I also thank the active people of the Asociación Primatológica Colombiana, who have provided the primatologist-colleagues to make this life's voyage interesting.

Bibliography

- Alarcón-Nieto, G. & E. Palacios (editors) 2009. Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú: Biodiversidad en el territorio del Yagojé-Apaporis. Conservación Internacional de Colombia, Bogotá.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49(3):227-266.
- Barnett, A., T.R. Defler, M. Oliveira, H. Queiroz & B.M. Bezerra *in press*. *Cacajao ouakary in Brazil and Colombia: Patterns, Puzzles and Predictions*. In: The Pitheciidae. Springer, New York.
- Barnett A., M. Bowler, B.M. Bezerra & T.R. Defler *in press*. Ecology and behaviour of uacaris (genus *Cacajao*). In: The Pitheciidae. Springer, New York.
- Bennett, C.L., S. Leonard & S. Carter 2001. Abundance, diversity, and patterns of distribution of primates on the Tapiche River in Amazonian Peru. *Am J Primatol* 54:119-126.
- Benirschke, K. & M. H. Bogart 1976. Chromosomes of the tan-handed titi (*Callicebus torquatus*, Hoffmannsegg, 1807). *Folia Primatologica* 25: 25-34.
- Bonvicino, C. R., V. Penna-Firme, F. F. Nascimento, B. Lemos, R. Stanyon & H. N. Seuánez 2002. The lowest diploid number (2n=16) yet found in any primate: *Callicebus lugens* (Humboldt, 1811). *Folia Primatologica* 74:141-149.
- Boubli, J. P., A. Rylands, I. P. Farias, M. E. Alfaro & J. Lynch-Alfaro. 2012. *Cebus* phylogenetic relationships: a preliminary reassessment of the diversity of the untufted capuchin monkeys. *Am J Primatol* 74(4):381-393.
- Carvajal-L., F.J., F.N. Posada-A., L.C. Molina-M., A. Delgado-F., L.E. Acero-D., O. Araújo-M. & F. Rodríguez-M. 1976. Bosques. Pp. 225-322, En: Anónimo, editor. La Amazonia Colombiana y sus Re-

- cursos. Proyecto Radargrametrico del Amazonas. República de Colombia, Bogotá D.F.
- Crockett, C. M. & J. F. Eisenberg** 1987. Howlers: variations in group size and demography. Pp. 54-68, In: B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker, editors. Primate Societies. The University of Chicago Press: Chicago.
- Defler, T.R.** 1979a. On the ecology and behavior of *Cebus albifrons* in eastern Colombia: I. Ecology. *Primates* **20**:475-490.
- Defler, T.R.** 1979b. On the ecology and behavior of *Cebus albifrons* in eastern Colombia: II. Behavior. *Primates* **20**:491-502.
- Defler, T.R.,** 1980. Notes on interactions between the tayra (*Eira barbara*) and the white-fronted capuchin (*Cebus albifrons*). *J Mammal* **61**:156.
- Defler, T.R.** 1981. The density of *Alouatta seniculus* in the Llanos Orientales of Colombia. *Primates* **22**:564-569.
- Defler, T.R.** 1982a. A comparison of intergroup behavior in *Cebus albifrons* and *Cebus apella*. *Primates* **23**:383-392.
- Defler, T.R.** 1982b. Surveying the giant otter by canoe. *WWF Monthly Report*. Dec. Project **3038**:345-348.
- Defler, T.R.** 1983. Some population characteristics of *Callicebus torquatus lugens* (Humboldt, 1812)(Primates: Cebidae) in eastern Colombia. *Lozania* **38**:1-9.
- Defler, T.R.** 1983. Some population characteristics of *Callicebus torquatus lugens* (Humboldt, 1812)(Primates: Cebidae) in eastern Colombia. *Lozania* **38**:1-9.
- Defler, T. R.** 1984. Associations between giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) and fresh water dolphins (*Inia geoffrensis*). *J Mammal* **64**:692.
- Defler, T.R.** 1985a. Contiguous distribution of two species of *Cebus* monkeys in El Tuparro National Park, Colombia. *Am J Primatol* **8**:101-112.
- Defler, T.R.** 1985b. Those crafty, capricious, clever capuchins. *Animal Kingdom* **89**:16-21.
- Defler, T. R.** 1986. The giant river otter in El Tuparro National Park, Colombia. *Oryx* **XX**:87-88.
- Defler, T. R.** 1987. Ranging and use of space in a group of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) in the NW Amazon of Colombia. *Int J Primatol* **8**: 420.
- Defler, T. R.** 1989a. Recorrido y uso del espacio en un grupo de *Lagothrix lagothricha* (Primates: Cebidae) mono lanudo o churuco en la Amazonia Colombiana. *Trianea* (Acta científica y tecnológica, INDERENA) **3**: 183-205.
- Defler, T. R.** 1989b. Wild and woolly. *Animal Kingdom* September/October.
- Defler, T. R.** 1990. Salves y lanudos. *Ecológica* **4**.
- Defler, T. R.** 1995. The time budget of a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*). *Int J Primatol* **16**(1): 107-120.
- Defler, T. R.** 1996a. Aspects of the ranging pattern in a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*). *Am J Primatol* **38**: 289-302.
- Defler, T. R.** 1996c. The IUCN conservation status of *Lagothrix lagothricha lugens* Elliot, 1907. *Neotropical Primates* **4**(3): 78-80.
- Defler, T. R.** 1999a. Fission-fusion behavior in *Cacajao melanocephalus ouakary*. *Neotropical Primates* **7**(1): 5-8.
- Defler, T. R.** 1999b. Locomotion and posture in *Lagothrix lagothricha*. *Folia Primatologica* **70**(6): 313-327.
- Defler, T.R.** 2001. *Cacajao melanocephalus ouakary* densities on the lower Apaporis River, Colombian Amazon. *Primate Report* **61** (November, 2001):31-36.
- Defler, T. R.** 2003. Densidad de especies y organización espacial de una comunidad de primates: Estación Biológica Caparú, Departamento del Vaupés, Colombia. In: F. Nassar & V. Pereira (eds.), *Primatología del Nuevo Mundo*. Fundación Araguatos, Santa Fe de Bogotá, pp. 21-37.
- Defler, T. R.** 2009. Fundación de la Estación Biológica Caparú. En: G. Alarcón-Nieto & E. Palacios, editores. Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú: Biodiversidad en el territorio del Yagojé-Apaporis. Conservación Internacional Colombia, Bogotá. pp. 41-51.
- Defler, T. R.** en prensa. Aspectos para la conservación de los primates colombianos: ¿cuál es el futuro? In: Defler, T.R., Stevenson, P.R., Bueno, M.L., Guzman, D., editores. *Primates colombianos en peligro de extinción*. Bogotá
- Defler, T. R.** en prensa. Species richness, densities and biomass of ten primate communities in eastern Colombia. *Esta revista*.
- Defler, T. R. & D. Pintor.** 1985. Censusing primates in a forest of known primate density. *Int J Primatol* **6**(3):243-260.
- Defler, T. R & S. B. Defler** 1996. The diet of a group of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha lagothricha*) in southeastern Colombia. *Int J Primatol* **17**(2):161-190.
- Defler, T. R. & J. I. Hernández-Camacho.** 2002. The true identity and characteristics of *Simia albifrons* Humboldt, 1812: Description of neotype. *Neotrop Primates* **10**(2):49-64.
- Defler, T. R. & M. Bueno.** 2007. *Aotus* diversity and the species question. *Primate Conserv* **22**:55-70.
- Defler, T. R., M. L. Bueno & J. I. Hernández-Camacho.** 2001. Taxonomic Status of *Aotus herskovitzi*: Its Relationship to *Aotus lemurinus lemurinus*. *Neotrop Primates* **9**(2):37-52.
- Defler, T. R., M. L. Bueno & J. Garcia** 2010. *Callicebus caquetensis*: A new and critically endangered primate from southern Caquetá, Colombia. *Primate Conserv* **25**:1-9.
- Garcia, J., T. R. Defler & M. L. Bueno** 2010. The conservation status of *Callicebus caquetensis* (Pitheciidae, Platyrrhini), a new species in southern Caquetá Department, Colombia. *Neotrop Primates* **17**(2):37-46.
- Gentry, A.** 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc Nat Acad Sci USA* **85**:156-159.
- Haugaasen, T. & C. A. Peres.** 2005. Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Am J Primatol* **67**:243-258.
- Haugaasen, T. & C. A. Peres.** 2009. Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates* **50**:239-251.
- Hernández-Camacho, J. & R. W. Cooper, Jr.** 1976. The non-human primates of Colombia. Pp. 35-69, En: R.W. Thorington, Jr. & PG Heltné, editores. *Neotropical primates: field studies and conservation*. National Academy of Science Press, Washington, D.C..
- Hernández Camacho, J. & T.R. Defler.** 1985. Some aspects of the conservation of non-human primates in Colombia. *Primate Conserv* **6**:42-50.
- Hershkovitz, P.** 1963. A systematic and zoogeographic account of the monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae) of the Amazonas and Orinoco River basins. *Mammalia* **27**(1):1-80.
- Hershkovitz, P.** 1990. Titis, New World monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): a preliminary taxonomic review. *Fieldiana* (Zoology New Series). **55**:109 pp.
- Hilty, S. L. & W. L. Brown** 1982. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Humboldt, A. von & Bonpland.** 1811. Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparés, fait dans l'océan Atlantique, et dans la mer du nouveau continent et dans la mer de sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. I. Levrault Schoell, Paris. pp. 319-321.

- Huston, M. A.** 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press: Cambridge.
- Ibarra, C., J. Morelo, J. Briceño, A. Cortés, B. de Motta, C. Luna, F. Garavito & C. Pulido** 1976. Suelos. Pp. 93-216, En: Anónimo, editor. La Amazonia Colombiana y sus Recursos. Proyecto Radargrametrico del Amazonas. República de Colombia, Bogotá D.F.
- Johnson, M. D.** 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* **109**:489-504.
- Jordan, C. F.** 1984. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley & Sons, New York.
- Kay, R. F., R. H. Madden, C. van Schaik & D. Higdon.** 1982. Primate species richness is determined by plant productivity: implications for conservation. *Proc Nat Acad Sci USA* **94**:13023-13024.
- Lynch-Alfaro, J. S., J. P. Boubli, L. E. Olson, A. DiFiore, B. Wilson, G. A. Gutierrez-Espeleta, K. L. Chiou, M. Schulte, S. Neitzel, V. Ross, D. Schwochow, M. T. T. Nguyen, I. Farias, C. H. Janson & M. E. Alfaro.** 2011 online; 2012. Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *J Biogeogra* **39**: 272–288. Online 18 Oct. 2011
- Lynch-Alfaro, J. S., J. S. Silva; A. B. Rylands.** 2012. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *Am J Primatol* **74**:273-286.
- Mason, W. A.** 1966. Social organization of the South American monkey, *Callicebus moloch*: a preliminary report. *Tulane Studies in Zoology* **13**:23-28.
- Matthews, L. J.** 2009. Activity patterns, home range size and intergroup encounters in *Cebus albifrons* support existing models of capuchin socioecology. *Int J Primatol* **30**:709-728.
- Morcote-Ríos, G.** 2008. Antiguos habitantes en ríos de aguas negras. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Palacios, E. & A. Rodríguez** 2002. Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a southeastern Colombian rainforest. *Am J Primatol* **55**:233-251.
- Palacios, E. & C. Peres** 2005. Primate population densities in three nutrient-poor Amazonian terra firme forests of south-eastern Colombia. *Folia Primatologica* **76**:135-145.
- Palacios, E., A. Rodríguez & G. Alarcón-Nieto** 2009. Aspectos físicos y biológicos del bajo Río Apaporis y la Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú. Pp. 29-40. In: G. Alarcón-Nieto, E. Palacios, editores. Estación Biológica Mosiro Itajura-Caparú: Biodiversidad en el territorio del Yagóje-Apaporis. Conservación Internacional Colombia, Bogotá.
- Peres, C. A.** 1993. Structure and spatial organization of an Amazonian *terra firme* forest primate community. *J Trop Ecol* **9**: 259-276.
- Peres, C. A.** 1997a. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forests. *J Trop Ecol* **13**:381-405.
- Peres, C. A.** 1997b. Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in neotropical forests: A Case Study of Howler Monkeys (*Alouatta spp.*). *Folia Primatologica* **68**(3-5):199-222.
- Peres, C. A.** 1999a. Effects of subsistence hunting and forest types on the structure of Amazonian primate communities. Pp. 268-283, En: J.G. Fleagle, C. Janson & K.E. Reed, editors. *Primate Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peres, C. A.** 1999b. General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates* **7**:11-16.
- Peres, C. A.** 2008. Soil fertility and arboreal mammal biomass in tropical forests. Pp. 349-364. In: W. Carson & S. Schnitzer, editores. *Tropical Forest Community Ecology*, Blackwell Scientific, Oxford.
- Peres, C. A. & C. Janson** 1999. Species coexistence, distribution, and environmental determinants of neotropical primate richness: A community-level zoogeographic analysis. Pp. 55-74. In: J.G. Fleagle, C. Janson, K. E. Reed, Editors. *Primate Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peres, C. & P. M. Dolman** 2000. Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* **122**:175-189.
- Peres, C. A. & E. Palacios** 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* **39**(3):304-315.
- Puertas, P., Bodmer, R. E.** 1993. Conservation of a high diversity primate assemblage. *Biodiversity Conserv* **2**: 586-593.
- Rangel-Ch., J. O., T. van der Hammen, N. Espejo, N. E. & I. Romero** 2008. Cambios en la vegetación y en el clima durante los últimos 60.000 años en el valle inferior del Río Caquetá, Amazonia, Colombiana. Pp.165-215, In: J. O. Rangel Ch. Colombia: Diversidad Biótica VII: Vegetación, palinología y paleoecología de la amazonía colombiana. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Renjifo, L. M., A. M. Franco-Maya, J. D. Amaya-Espinel, G. H. Kattan & B. López-Lanús.** 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Panamericanas Formas e Impresas, Bogotá.
- Robinette, W. L., C. M. Loveless & D. A. Jones** 1974. Field tests of strip census methods. *J Wildl Manage* **38**(1):81-96.
- Robinson, J. G. & K. H. Redford** 1991. Sustainable harvest of neotropical forest mammals. Pp. 415-429. In J.G. Robinson & K.H. Redford, editors. *Neotropical wildlife use and mammals*, The University of Chicago Press, Bogotá.
- Robinson, J. G. & E. L. Bennett** 2000a. Carrying capacity limits to sustainable hunting in tropical forests. In J.G. Robinson & E.L. Bennett, editors. *Hunting for sustainability in tropical forests*. Columbia University Press, New York.
- Robinson, J. G. & E. L. Bennett, editors** 2000b. *Hunting for sustainability in tropical forests*. Columbia University Press, New York.
- Rosenzweig, M. L.** 1997. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruiz-García, M., M. I. Castillo, C. Vásquez, K. Rodríguez, M. Pinedo-Castro, J. Shostell & N. Leguizamón.** 2010. Molecular phylogenetics and phylogeography of the White-fronted capuchin (*Cebus albifrons*; Cebidae, Primates) by means of mtCOII gene sequences. *Mol Phylogenet Evol* **57**:1049-1061.
- Schwarzkopf, L. & A. B. Rylands** 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biol Conserv* **48**: 1-12.
- Siatac** 2012. Sistema de Información Ambiental Territorial de la Amazonia Colombiana – Coordinado por SINCHI. <siatac.sic.net.co> downloaded 16 junio 2012.
- Solari, S., Y. Muñoz-Saba, J. V. Rodríguez-Mahecha, T. R. Defler, H. E. Ramírez-Chaves y F. Trujillo,** 2012. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*. In press
- Stevenson, P.** 1996. Censos diurnos de mamíferos y algunas aves de gran tamaño en el Parque Nacional Natural Tinigua, Colombia. *Univ Sci* **3**(1-2): 67-81.
- Stevenson, P.** 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biol J Linn Soc* **72**:161-178.

- Terborgh, J.** 1983. Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- Terborgh, J.** 1992. Diversity and the tropical rainforest. Scientific American Library, New York.
- Terborgh, J. & J. Faaborg** 1973. Turnover and ecological release in the avifauna of Mona Island, Puerto Rico. *The Auk* **90(4)**:759-779.
- Thomas, O.** 1914. On various South-American mammals. *Annals and Magazine of Natural History*, series 8, **13**:345-363.
- Van der Hammen, T., J.F. Duivenvoorden, J.M. Lips, L.E. Urrego & N. Espejo.** 1992a. Late Quaternary of the middle Caquetá River area (Colombian Amazonia). *J Quaternary Science* **7(1)**:45-55.
- Van der Hammen, T., L.E. Urrego, N. Espejo, J.F. Duivenvoorden & J.M. Lips.** 1992b. Late glacial and Holocene sedimentation and fluctuations of river water level in the Caquetá River area (Colombian Amazonia). *J Quaternary Science* **7(1)**:57-67.
- Van Horne, B.** 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J Wildl Manage* **47(4)**:893-901.
- Van Schaik, C.P. & M.A. van Noordwijk.** 1989. The special role of male *Cebus* monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. *Behav Ecol Sociobiol* **24(5)**: 265-276.
- Wagner, M., F. Castro & P. R. Stevenson** 2010. Habitat Characterization and Population Status of the Dusky Titi (*Callicebus ornatus*) in Fragmented Forests, Meta, Colombia. *Neotrop Primates* **16(1)**:18-24.

ZOOLOGÍA**EL CONTEXTO DE LAS SERPIENTES DE COLOMBIA CON UN ANÁLISIS DE LAS AMENAZAS EN CONTRA DE SU CONSERVACIÓN****John D. Lynch*****RESUMEN.**

Lynch, J. D.: El contexto de las serpientes de Colombia con un análisis de las amenazas en contra de su conservación. *Rev. Colomb. Cienc.* **36** (140): 435-000, 2012. ISSN 0370-3908.

La fauna de serpientes de Colombia excede las 270 especies de ellas 30 son elápidos (corales) y 19 vipéridos (cascabel & talla equis). En Colombia las serpientes están distribuidas en casi todo del territorio, excepto en las aguas del Caribe y en las tierras altas (por encima de los 3500 metros). Estos animales son cruciales para el buen funcionamiento del ecosistema pero sufren mucho por las actividades humanas. Se han identificado cinco amenazas en contra de las serpientes: (1) destrucción por parte de campesinos y otros trabajadores del campo; (2) mortalidad vehicular sobre las carreteras; (3) mortalidad asociada con la destrucción de su hábitat, causada por los cambios climáticos locales y/o la eliminación de las presas de las serpientes; (4) el tráfico ilegal de fauna; y (5) la recolección científica. Se presenta un análisis de cada amenaza con fines de calificarlas. Las estimaciones de la mortalidad de serpientes, y las calificaciones de las amenazas, basadas en la bibliografía científica y por conocimiento de la biología de los organismos, son: (1) un mínimo de 109 millones por año; (2) entre los 52,000 y los 105,000 por año; (3) un mínimo de 124 millones por año; (4) entre 1000 y 5000 por año; y (5) entre 300 y 500 por año, respectivamente. Confrontando estas cifras es necesaria una revisión profunda de los reglamentos y una re-orientación de fuerzas de las autoridades competentes que tienen la responsabilidad de cuidar los recursos naturales del país. Dos amenazas (1 y 3) son particularmente alarmantes mientras las otras tres son triviales.

Palabras clave: Distribución ecológica y geográfica; diversidad; funcionamiento de ecosistemas; serpientes.

ABSTRACT

The snake fauna of Colombia exceeds 270 species of which 30 are coral snakes and 19 are vipers. Snakes of Colombia are distributed in nearly all of the country except the waters of the Caribbean and in high mountains (above 3500 meters). These animals are crucial to ecosystem functioning but suffer much from human activities. Five threats to Colombian snake populations have been identified: (1) destruction by persons living in rural areas; (2) death by vehicles traveling upon highways; (3) death as a consequence of the changing local climate

* Miembro de Número (silla 41). Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

or the elimination of prey sources resulting from the removal of their habitat; (4) population reductions to satisfy the black market of animal traffickers; and (5) death as a consequence of scientific collecting. Estimates of the number of snakes lost by wild populations for the five threats are based in clues derived from the scientific literature as well as knowledge of the biologies of individual species and are: (1) at least 109 million/ year; (2) between 52,000 and 105,000/ year; (3) at least 124 million/ year; (4) between 1000 and 5000/ year; y (5) between 300 and 500/ year. Two threats are particularly alarming (for their magnitudes) whereas the other three must be viewed as merely trivial. Confronting these threats will require a profound revision of regulations and a redirection of efforts on the part of the regulating agencies of the country (the Ministry of the Environment and the Regional Corporations).

Key words: Diversity; ecological and geographical distribution; ecosystem functioning; snakes.

Introducción

Como todos saben, las serpientes son extrañas. Lo raro de su apariencia se debe a no poseer miembros y ser totalmente alargadas (lo cual hace que no sea obvio donde termina el cuello y donde empieza el cuerpo). Como no tienen miembros, nos sorprendemos por la rapidez con la cual se pueden mover. Otro detalle llamativo, es que no pueden cerrar los ojos (siempre están abiertos).

Los ojos están por debajo de una escama, que en la mayoría de los casos, es transparente y se ajusta perfectamente al ojo. Además las serpientes son sordas, pero pueden detectar bien las vibraciones de la tierra y además tienen el hábito de mover su lengua bifida con frecuencia cuando sienten estas vibraciones. La lengua es en realidad una extensión de su sistema olfativo (en este caso móvil), probando el aire y las moléculas del ambiente. La frecuencia de extender la lengua depende de dos factores: (a) la presencia de presas o (b) su ansiedad, por estar cerca de un objeto extraño y peligroso (por ejemplo, un humano).

La reacción inmediata de la mayoría de colombianos con una serpiente es negativa, y deriva de su miedo, demostrado en odio. El odio se deriva del desconocimiento de la gente. Uno de mis objetivos es el de remplazar el miedo por el entendimiento y comprensión, minimizando así el desconocimiento. Debemos recordar que compartimos el ambiente con las serpientes y ellas tienen tanto (o más) derecho que nosotros a disfrutar los ambientes que habitan. Hay serpientes con un órgano espectacular –la capacidad de detectar un objeto por medio del calor que emanan sus cuerpos. El órgano es un receptor térmico, localizado sobre la cara de la serpiente. Estos órganos, se encuentran en unos gúños (boa tornasol, dormilona) y en el grupo de serpientes llamado los Viperidae (cascabeles, mapanás, tallas equis y verrugosas, entre otras). El órgano permite a la serpiente estimar la dirección del objeto y la distancia entre ella y este objeto (una maravilla). La utilidad del órgano es obvia pues estas serpientes tienen como presas a animales con sangre caliente (que producen calor, endotérmicos) y sirve para localizar estas presas.

En resumen, (en varios lugares del país, estas cifras varían –menos especies peligrosas e inofensivas)– pero nunca, al revés. El riesgo es aún menor, ya que del 17% de las especies venenosas y peligrosas, la mayoría de ellas (60%) no tiene un mecanismo eficiente para las serpientes nos inducen miedo por la posibilidad de que sea una especie venenosa y así un peligro para nosotros. Como ejercicio académico, este miedo es irracional porque, al nivel del país, solamente el 17% de especies son venenosas (y potencialmente peligrosas) mientras que el 83% no representan ningún peligro para el ser humano (en varios lugares del país, estas cifras varían –menos especies peligrosas e inofensivas)– pero nunca, al revés. El riesgo es aún menor, ya que del 17% de las especies venenosas y peligrosas, la mayoría de ellas (60%) no tiene un mecanismo eficiente para envenenarnos y son poco frecuentes. Sin embargo, las actividades rutinarias de los campesinos aumentan el riesgo de contacto con las serpientes (venenosas o no).

La mayoría de la gente confunde una serpiente “brava” (= agresiva, con tendencia a morder) con una serpiente venenosa. Las serpientes “bravas” incluyen algunas no venenosas y algunas venenosas, mientras que las especies no bravas incluyen ambas clases también. Todas las serpientes son capa-

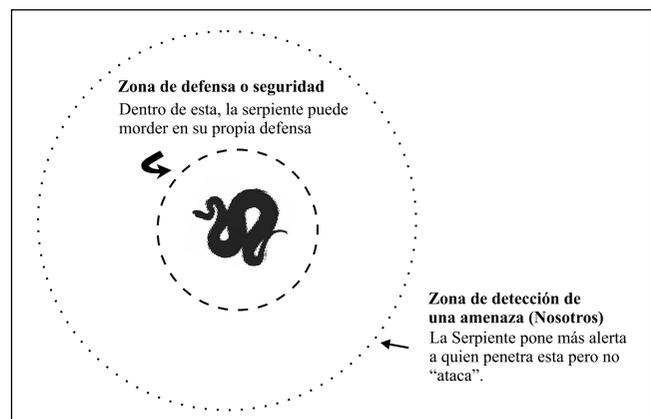


Figura 1. Zonas de detección y defensa en las serpientes.

ces de detectarnos al acercarnos a ellas (zona de detección). Entrando esa zona (Fig. 1), la serpiente se pone nerviosa y puede tratar de retirarse de la amenaza (nosotros), moviéndose afuera de la zona. Más adentro, hay otra zona (de defensa) y si la penetramos (por accidente o intencionalmente) se puede producir una reacción agresiva de la serpiente.

Aunque la mayoría de la gente piensa que las serpientes son sus enemigos la verdadera perspectiva es que nosotros, la mayoría de las veces somos los enemigos de las serpientes. Las especies “venenosas” (en comillas porque hay especies con toxinas fuertes y otras con toxinas de poco impacto) tienen glándulas que producen enzimas digestivas. Estas mismas enzimas pueden ser tóxicas y ser utilizadas para inmovilizar o matar a sus presas, simultáneamente con el inicio del proceso de digestión. Se puede contrastar a las serpientes en términos de la eficiencia de inyectar su veneno; así mismo, en la toxicidad de la sustancia (son dos factores que contribuyen a la “peligrosidad” de una serpiente). En un alto grado, el tipo (o mezcla) de toxinas (hemotóxicas –atacan el sistema vascular– o neurotóxicas –atacan el sistema nervioso– depende en la fisiología de las presas. Hay un sesgo o tendencia en las serpientes con dietas de aves y mamíferos, pues tienen una toxina hemotóxica, mientras que, cuando la presa tiene sangre fría (peces, anfibios y reptiles), la preferencia es por la neurotoxina. Es esta una respuesta a las diferentes fisiologías de las presas. Además, los colmillos de las especies venenosas están en la parte anterior de la boca y pueden ser cortos (corales) o largos y móviles (cascabeles, tallas equis y verrugosas), o pueden ser cortos y posteriores en la boca (varios Colubridae, serpientes “inofensivas”). En todos los casos, hay una glándula (que produce la toxina) conectada por ductos con los colmillos y el colmillo puede tener un canal cerrado (más eficiente) o con un surco abierto sobre la superficie del diente, o ninguno de los anteriores. Por otro lado, las serpientes pueden tener músculos que permiten o facilitan la evacuación de la toxina simultáneamente con la mordida. En el caso de las corales y los colúbridos, su ineficiencia, en términos de la cantidad de veneno inoculado, depende del número de veces que pueda morder; en contraste, se encuentran los integrantes de la familia Viperidae, con un sistema muy eficiente, que les permite inyectar la cantidad necesaria de veneno en una mordida; un hecho pertinente, es el de que estas serpientes (las de la familia Viperidae) son capaces de estimar el peso de la presa (utilizando sus órganos termo-receptores) e inyectar la cantidad de veneno adecuada para inmovilizar las presas; si nosotros (como víctimas de una mordedura) somos las presas, nadie podría sobrevivir.

El hecho es que la frecuencia de mortalidad por mordeduras de serpientes en Colombia, está en los alrededores de 1 a 3% –lo que indica que las serpientes no atacan a nadie– solo se están defendiendo de un enemigo desconocido.

Biología de las serpientes colombianas

Las serpientes comparten muchas características con nosotros, ya que son organismos amniotas (piel seca, en contraste con los mitos; un cuello, aunque no es obvio para nosotros; el mismo sistema de eficiencia de la osmoregulación). Como muchos amniotas, las serpientes son carnívoras (no hay ninguna herbívora) ya que se alimentan de otros animales. Existen una variedad de modificaciones de los dientes (para adquirir sus presas). Entre la diversidad de serpientes existentes en el país, hay especies que casi no tienen dientes (familias Anomalepididae y Typhlopidae) o que tienen muy pocos (familia Leptotyphlopidae). La mayoría tienen seis hileras de dientes, una hilera sobre cada mandíbula inferior y cuatro hileras (dos laterales, cerca de los labios, y dos sobre el paladar) en la parte superior de la boca. Esta diversidad en la dentadura les sirve a las serpientes en la ingesta de sus presas (por carecer de manos). Uno o más dientes sobre el maxilar (mandíbulas superiores) pueden ser agrandados (= colmillos), con o sin la capacidad de inyectar el veneno a la presa con eficiencia.

La anatomía de las serpientes permiten distinguir dos grandes grupos (ambos presentes en el país): las Scolecophidia, serpientes sin mucha capacidad de mover los huesos del cráneo, independiente de otros huesos, con bocas cortas y sin la capacidad de consumir presas grandes. Estas serpientes, en general, son de tamaño pequeño, poco se observan sobre la superficie de la tierra y tienen el hábito de consumir muchas presas pequeñas de manera permanente; y las Macrostromata, que tienen mucha movilidad en los huesos del cráneo, con bocas grandes y capaces de consumir presas más grandes que su misma cabeza. Las Macrostromata, por consumir presas grandes, necesitan sitios de refugio durante la época de digestión (cuando la serpiente permanece quieta).

Las serpientes consumen una gran gama de presas. Las Scolecophidias comen principalmente huevos y pupas de hormigas o termitas. Entre las Macrostromata, la gama es más amplia; hay grupos que comen aves o mamíferos; otros que comen anfibios, lagartijas, peces o serpientes, otras se dedican a caracoles, lombrices, o a varios artrópodos (arañas, ciempiés e insectos). En general, la dieta cambia durante el crecimiento (neonatos comen presas más pequeñas y adultos se alimentan de presas más grandes, normalmente de especies distintas; por ejemplo, los juveniles de las mapanás comen ranas y lagartijas mientras que los adultos comen casi exclusivamente ratones).

Las serpientes ocupan la mayoría de los hábitats, por debajo de la zona fría (3500 metros o más). En tierras altas (por encima de los 2700 metros), la comunidad local de serpientes es de cero, una o dos especies (todas inofensivas). Las serpientes tienen alta diversidad en tierras bajas y cálidas,

diversidad que disminuye marcadamente cuando aumenta la altitud (Fig. 2).

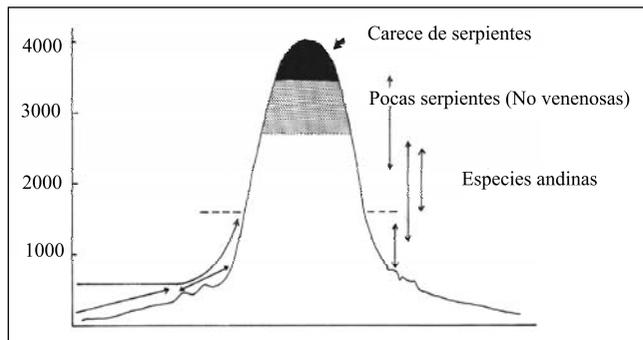


Figura 2. Distribución altitudinal de las serpientes en Colombia.

Muchas especies de las tierras bajas nunca salen de allí pero tal vez un 40% de las especies suben parcialmente la montaña (hasta los 1300, 1400 o 1600 m). Sus tiempos de actividad varían entre las especies diurnas, las nocturnas y otro grupo de especies crepusculares. Hay especies activas sobre la superficie del suelo, otras que ocupan la hojarasca (especies crepusculares), otras que están dentro de la tierra (minadoras), otras arborícolas y que bajan a la tierra con poca frecuencia, y otras son acuáticas, marinas de aguas dulces, algunas de las cuales nunca salen del agua.

Hay serpientes minúsculas (alcanzan ocho a diez centímetros de largo) y otras de gran tamaño (la anaconda, un güío acuático, que alcanza en exceso los 10 metros de largo), algunas son muy delgadas y otras son gruesas o robustas.

La mayoría de las serpientes ponen huevos (ovíparas) pero hay muchas que dan a luz sus crías (vivíparas). Unas pocas muestran cuidado parental y aún menos pueden regular su temperatura con fines de mejorar el éxito del desarrollo (no hay especies con este comportamiento en Colombia). En general, las especies que ponen huevos, los abandonan; mientras que en otras, los huevos son guardados en los oviductos de la hembra, los cuales avanzan casi hasta la eclosión o dan a luz sus crías; otras depositan los huevos muy temprano. Los recién eclosionados (o nacidos) son copias miniaturas de los adultos y ocupan el mismo espacio con sus padres.

Contexto nacional en la diversidad de serpientes

Exceptuando las tierras muy altas (por encima de los 3500 metros) y las aguas del Caribe, se pueden encontrar serpientes en todas las zonas de Colombia.

Curiosamente, en los alrededores de Bogotá (sobre la Sabana de Bogotá) se encuentra una zona supremamente pobre de

serpientes. Históricamente sobre la Sabana, se conocen registros de dos especies de serpientes. Una de ellas es abundante, aún dentro la ciudad de Bogotá (*Atractus crassicaudatus*), una especie minadora, activa en las horas de la noche mientras que la otra (*Liophis epinephelus*), una especie diurna que ocupa zonas húmedas) existe como registro histórico a causa de la persecución. Además, existía otra especie sobre la Sabana (*Chironius monticola*, una especie distribuida en toda zona andina desde Venezuela hasta el Bolivia entre los 1000 y 3000 metros de altura) pero no hay registros disponibles. Su extinción, si existió, probablemente fue causada por los Múscas, ya que esta especie es agresiva (= "brava") cuando se siente molestanda, además es diurna y de un tamaño apreciable. Aunque no sabemos si la Sabana soportaba dos o tres especies de serpientes, ninguna es venenosa. Sin embargo, en sitios cerca de Bogotá (Choachi, Fomeque, Garagoa) hay una especie venenosa (*Bothrocophias microphthalmus*) y por ambas vertientes de la Cordillera Oriental, a los 2000 metros de altura, se encuentra una coral (*Micrurus mipartitus*, la rabo de ají).

Colombia es un país geográficamente montañoso y las bajas temperaturas y la altitud afectan a las serpientes. Existe una obvia reducción en la diversidad de serpientes (en todos los grupos) cuando aumenta la altitud. En cambio, en las tierras bajas, se encuentra una mayor diversidad. En todos los climas cálidos o templados del país, hay una cantidad apreciable de especies.

Breve historia del estudio de las serpientes y base del conocimiento actual

Con respecto a los estudios en serpientes, estos organismos casi nunca han sido estudiados en Colombia; en la década de 1940, Emmett R. Dunn, un estadounidense que visitó el país por un año, publicó varios artículos y existen los estudios publicados por el Hermano Nicéforo María del Museo de la Salle (Nicéforo María, 1933, 1942). Por esa falta de investigaciones, hay dificultad para informar a los lectores sobre la diversidad local o regional. Las distribuciones de las especies venenosas son, mejor conocidas (Campbell & Lamar, 2004), por su importancia médica, que las de las especies inofensivas. Colombia muestra una riqueza de serpientes poco apreciable en la bibliografía científica.

Al momento la diversidad, a nivel nacional, excede las 270 especies. Exceptuando dos investigadores del Museo La Salle (Hermanos Daniel y Nicéforo María), el estudio cuidadoso de serpientes en Colombia nunca ha sido un objeto de estudio. Aunque nadie estudiaba estos organismos, los ejemplares continuamente llegaban a las nacientes colecciones nacionales (gracias a la curiosidad de los colombianos). Hoy

en día, hay tres colecciones biológicas grandes en número y diversidad de serpientes (IAvH, Instituto Alexander von Humboldt, antiguamente del INDERENA, en Villa de Leyva; ICN, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional en Bogotá; y MLS, el Museo La Salle en Bogotá) que suman unos 9000 ejemplares con datos básicos. En otras diez colecciones públicas hay otros 4000 ejemplares (cifras basadas en observaciones personales).

En la segunda mitad del siglo XX, se publicaron dos estudios sobre la biodiversidad “virtual” (publicaciones sobre registros sin evaluación de la calidad del registro). Estos estudios (Pérez-Santos & Moreno, 1988, y Sánchez *et al.*, 1995) indicaron que para Colombia había 240 y 219 especies de serpientes, respectivamente. El estudio realizado por Pérez Santos & Moreno (1988) fue sujeto de una evaluación muy crítica (Cadle, 1992). Estudios puntuales (basados en ejemplares estudiados) han sido publicados por (Alarcón, 1978, Ayerbe & López, 2005, Castro *et al.*, 2005, Castro & Vargas, 2007, Folleco Fernández, 2010, Harvey, 2008, Moreno-Arias *et al.*, 2010., Pérez Santos & Moreno, 1989, Renjifo & Lundberg, 2003, Restrepo & Wright, 1987, Rueda & Rueda, 2004, Shiel & Grant, 2001, Silva Haad, 2004, Silva Haad *et al.*, 2008), estos trabajos tratan sobre registros nuevos o descripciones de especies nuevas, sin un estudio crítico de las colecciones disponibles.

Un estudio cuidadoso de colecciones apenas se ha iniciado (Angarita-Sierra, 2009, Caicedo, 2011, Franco Curcio *et al.*, 2009, Harvey *et al.*, 2008, Henderson *et al.*, 2009, Lynch, 2009, Passos & Arredondo, 2009, Passos & Fernandes, 2008, Passos & Lynch, 2010, Passos *et al.*, 2009a, 2009b, 2009c, 2009d, Pinto *et al.*, 2010, Shiel & Grant, 2001), pero es claro que la diversidad de serpientes en el país ha sido subestimada por los reporteros de la biodiversidad virtual en años anteriores.

En el 2007, fui designado como líder de un grupo para formular el Plan Nacional para la Conservación de las Serpientes en el país; este plan necesitaba que el conocimiento fuera mucho más preciso y específico sobre todo el país. Contaba con la gran ayuda de un estudiante doctoral de Brasil (Paulo Passos) quien visitó el Laboratorio y estudió el género *Atractus*, el grupo más diverso y menos estudiado en Colombia. El Dr. Passos revisó más de 3000 ejemplares en colecciones nacionales y detectó que muchas especies nominales eran sinónimos de otros nombres. Además detectó una cantidad de especies nuevas para la ciencia (Para Colombia). Su pasantía de ocho meses, estimuló a varias personas a dedicarse al estudio de las serpientes. Además del Dr. Passos, nos hemos beneficiado de otras visitas de especialistas brasileños, el Dr. Felipe Franco Curcio, el Dr. Daniel Fernandes y el

Dr. Ronaldo Fernandes, quienes brindaron su ayuda con los géneros *Erythrolamprus*, *Liophis* y *Dipsas*, respectivamente.

Sin contar especies nuevas para la ciencia o especies nominadas pero no validadas, la fauna de serpientes en Colombia ha superado las 270 especies. Sin embargo, en los museos del país, hay más que 13,000 ejemplares preservados y con datos esperando una revisión crítica; yo solo he revisado unos 550 hasta la fecha.

Entre 2006 y 2010, nació un equipo de personas dedicadas a resolver problemas taxonómicos y se dio comienzo a una serie de publicaciones que resuelven algunos de estos problemas. Durante este proceso se llegó a una estimación crítica de la diversidad de serpientes en el país y hoy se tiene una idea más clara sobre la distribución de estas 270 especies.

Grupos de serpientes en Colombia

Las serpientes de Colombia están divididas en una serie de familias. He mencionado tres de estas, las SCOLECOPHIDIA: familias Anomalepididae, Leptotyphlopidae y Typhlopidae. Estos animales son pequeños (en Colombia, entre los 10 a 50 cm de largo) y delgados con la cabeza no más ancha que el resto del cuerpo y una cola gruesa (tan gruesa como el resto del cuerpo) y corta (que termina algunas veces en una espina aún más pequeña). Pocas de estas serpientes tienen un patrón obvio. Se protegen del hombre porque parecen lombrices pequeñas, las cuales no causan miedo. Además, son vistas pocas veces sobre la superficie, lo que reduce la posibilidad de ser encontrados por los humanos. Estas serpientes viven dentro de los nidos de termitas o entre la tierra.

En el oriente de Colombia hay otra familia (Aniliidae) con una sola especie (un minador en tierra húmeda). Esta especie es una falsa coral de anillos negros y rojos, inofensiva y pocas veces encontrada. Otra familia, mas conocida y ampliamente distribuida en el país, por debajo de los 1500 m de altitud, es la de los güífos (Boidae). Estos animales son de tamaños grandes, alcanzan de uno a ocho metros de longitud; con cabezas obvias y anchas y con una cola delgada. Hay especies acuáticas (la anaconda, *Eunectes murinus*), terrestres (*Boa constrictor* y el género *Epicrates*) y arbóreas (el género *Corallus*). Todas tienen dientes grandes y delgados pero ninguna es venenosa; sin embargo, su mordedura es dolorosa. Otras familias pequeñas (Tropidophiidae y Ungaliophidae) fueron confundidas por muchos años con la Boidae, pero son pequeñas (no exceden 50 cm de largo); en Colombia, hay dos especies, una en las tierras bajas del Pacífico y la otra en la zona andina (parte norteña).

El resto de familias son los grupos más importantes (dos familias, puesto que todas sus especies son venenosas y de

interés en problemas de salud pública, y la tercera porque incluye casi toda la diversidad de las serpientes en Colombia y en el mundo). Las corales venenosas, más nuestra serpiente del mar, que se incluyen en la familia Elapidae; en Colombia, hay cerca de 30 especies de estos organismos, distribuidas en todo el país por debajo de los 2000 m. de altitud. Casi todas tienen anillos y la condición más común es el patrón de anillos rojos, negros y amarillos o blancos (pero algunas especies no corresponden a esta descripción). En general, son organismos de un tamaño menor a un metro de largo y una cabeza un poco más ancha que el cuello (pero hay especies que alcanzan los dos metros de largo). Hay una especie acuática en aguas saladas del Pacífico (*Pelamis platurus*) y otra en la Amazonía, que vive en agua dulce (*Micrurus surinamensis*). Las demás especies se ven con poca frecuencia sobre la superficie del suelo, dados sus hábitos de ser minadoras y más que todo nocturnas. Todas las especies de Elapidae en Colombia son muy venenosas pero la incidencia de mordeduras es muy baja (por fortuna, porque no se producen sueros en Colombia).

La segunda familia (Viperidae) es responsable de casi todas (> 95%) las mordeduras en el país. Esta familia incluye a la cascabel (*Crotalus durissus*), los verrugosos (*Lachesis acrochorda* y *L. muta*) y las mapanás, patocos y tallas equis (géneros *Bothriechis*, *Bothriopsis*, *Bothrocophias*, *Bothrops* y *Porthidium*). Hay especies “tranquilas” y otras “agresivas” (= inclinadas a morder como defensa contra el hombre). Estos animales alcanzan un tamaño respetable (de los 50 cm hasta los cuatro metros de largo), tienen cabezas anchas (de forma triangular), colas delgadas y cortas con cuerpos gruesos. En el país, la diversidad suma 19 especies, distribuidas sobre casi toda la extensión terrestre del país por debajo de los 2600 m. de altitud. Localmente, aún en zonas muy transformadas, dos especies de *Bothrops* (*B. asper* y *B. atrox*) pueden ser abundantes. Estas dos especies (*B. atrox* al oriente de los Andes y *B. asper* en las demás tierras bajas) son las responsables de la mayoría de accidentes ofídicos en Colombia. Además, es de mencionar que *Bothriechis schlegelii*, una especie arbórea, persiste en la zona cafetera como actor de una buena cantidad de mordeduras. En zonas secas, que originalmente fueron bosque seco tropical, se encuentra la cascabel con un papel importante en incidencia de mordeduras. Dos géneros de la familia (*Bothriechis* y *Bothriopsis*) son arbóreas (en arbustos hasta el dosel). Las demás especies son terrestres y activas más que todo durante la noche.

La última familia (Colubridae, aunque hoy en día, exista una tendencia a fraccionarla en varias familias) es la más importante del país, como en el resto del mundo. No solo porque alcanza mayores elevaciones (hasta los 3500 m. de altitud), sino porque es la familia más diversa. Hay especies tan pe-

queñas que nunca sobrepasan los 15 cm y otras que exceden los tres metros de largo, casi todas las serpientes activas durante el día son de esta familia. La diversidad es tan alta que se pueden encontrar especies posiblemente de importancia en la salud pública (los géneros *Apostolepis*, *Helicops*, *Philodryas*, *Thamnodynastes* y *Xenodon*), todas distribuidas por debajo de los 500 a 1000 m.

Exceptuando la zona fría, estas serpientes ocupan casi todos los hábitats disponibles (acuáticos, arbóreos, minadores y terrestres). El grupo de las serpientes inofensivas acuáticas (*Helicops*, *Hydrops*, *Pseudoeryx* y *Tretanorhinus*) o semiacuáticas (*Hydrodynastes*, unas *Liophis* y *Thamnodynastes*) son poco conocidas, ya que muchas de las especies tienen su actividad durante las horas de la noche. El grupo de las serpientes arbóreas es mejor conocido, ya que parte de ellas son activas durante el día (*Chironius*, *Leptophis*, *Oxybelis*, *Philodryas*, *Xenoxybelis*); este grupo incluye otros géneros activos durante la noche (*Dipsas*, *Imantodes*, *Leptodeira*, *Plesiodipsas*, *Rhinobothryum*, *Sibon*). Existe otro grupo de serpientes que ocupan la hojarasca o son minadoras. Algunas serpientes de la hojarasca son activas durante el día, pero es poco frecuente observarlas (las serpientes crepusculares no toman mucha distinción entre horas del día *versus* horas de la noche); géneros de este grupo (de la hojarasca o minadores) incluye *Amastridium*, *Apostolepis*, *Atractus*, *Enilius*, *Erythrolamprus*, *Geophis*, *Ninia*, *Nothopsis*, *Phimophis*, *Rhadinaea*, *Scaphiodontophis*, *Stenorrhina*, *Taeniophallus*, *Tantilla*, *Umbrivaga*, *Urotheca* y *Xenophis*. El último grupo es el de las serpientes terrestres, que se mueven sobre la superficie. Ellas se dividen temporalmente en diurnas (*Chironius*, *Coluber*, *Coniophanes*, *Dendrophidion*, *Drymarchon*, *Drymobius*, *Drymoluber*, *Liophis*, *Mastigodryas*, *Pseustes*, *Saphenophis*, *Spilotes*, *Xenodon*) y nocturnas (*Clelia*, *Diaphorolepis*, *Drepanoides*, *Lampropeltis*, *Oxyrhopus*, *Pseudoboa*, *Siphophis*, *Synophis*).

El patrón geográfico de las serpientes en Colombia

El efecto de la altitud sobre la diversidad de las serpientes es fuerte. Por encima de los 2600 metros, hay pocas especies. A nivel nacional, la fauna de serpientes por encima de los 2600 metros no excede cinco especies (todas inofensivas, de los géneros *Atractus*, *Liophis* y *Saphenophis*). Entre los 2000 y los 2600 metros, la fauna de serpientes aumenta pero la fauna local nunca pasa de un total de cuatro o cinco especies. En estas altitudes, se encuentran unas especies venenosas (*Bothriechis schlegelii* y *Bothrocophias microphthalmus*) en sus registros más altos. El número de especies con registros que exceden los 2000 metros en todo el país está en los alrededores de 25 especies (dos venenosas). Los 2000 metros representan los límites superiores para las distribuciones de dos

especies de corales (*Micrurus mipartitus* y *M. sangilensis*) y otras dos especies de talla equis (*Bothrocophias campbelli* y *B. colombiensis*).

En una altitud de 1500 metros, se encuentran los límites superiores para la mayoría de especies de serpientes de las tierras bajas. Sumando toda la fauna de serpientes restringida a las tierras por encima de los 1000 metros (la zona andina mas la Sierra Nevada de Santa Marta), la fauna suma 48 especies de serpientes. Sin embargo, debemos adicionar tres mas (*Bothriechis schlegelii*, *Lampropeltis triangulum* y *Liophis epinephelus*), ya que estas especies ocupan las tierras andinas en adición a las tierras bajas del Pacifico.

En otras unidades ecogeográficas de las tierras bajas del país, la diversidad de serpientes es más alta (Fig. 3). En el Chocó biogeográfico (Panamá hasta Ecuador), la diversidad está entre 88 y 90 especies. En las tierras bajas del Caribe, hay unas 45 especies y sobre las tierras bajas del Medio Magdalena, 45 a 46. En las tierras bajas al oriente de los Andes, en la zona de bosque húmedo tropical (o lo que era bosque

húmedo tropical), hay de 98 a 100 especies. Unas unidades ecogeográficas (Cuenca de Maracaibo, cuenca alta del Río Magdalena y Los Llanos Orientales de Colombia) representan áreas tan pobremente documentadas que una estimación no es posible (estas faunas incluyen unas pocas especies no documentadas de otras unidades).

En el triángulo poblado y productivo de Colombia (los Andes, la costa Caribe, valles interandinos + Orinoquía), la diversidad regional de serpientes venenosas varia. Para los Andes, de las 51 especies de serpientes, hay siete venenosas (el 14%); para la costa Atlántica, hay 45 especies de serpientes, de las cuales seis son venenosas (el 13%); en el Medio Magdalena, hay 45 o 46 especies de serpientes, de las cuales cuatro son venenosas (el 9%). La región que se denomina la Orinoquía, incluye los Llanos históricos (poco estudiados) mas lo que era el piedemonte llanero (bosque húmedo tropical), esta última zona ha sido estudiada y la fauna de serpientes se acerca a las 100 especies, de las cuales diez son venenosas (el 10%). Estas estimaciones del riesgo incluyen a la serpientes (las corales) cuyos ciclos de actividad, tamaño de su boca, preferencias de microhábitat y comportamiento reducen mucho la posibilidad de que seamos mordidos.

El papel de las serpientes en la economía natural

La mayoría de colombianos no consideran la posibilidad de que las serpientes tienen algún valor. Esta perspectiva está basada en su desconocimiento de la función ecológica de estos animales y en el temor que estas derivan. Hay que recordar que todas las serpientes son carnívoras, para empezar a entender que pueden tener un papel significativo. Hace muchos años, a principios del siglo XX, el ecólogo Ingles, Charles Elton, propuso la hipótesis de que la naturaleza estaba organizada en forma de una pirámide, por números de individuos y por toda la biomasa, regulada por el flujo de energía del sistema y la eficiencia absoluta de la transferencia a otros niveles.

En la base de la pirámide (Fig. 4), está el nivel de los productores primarios (organismos fotosintéticos), el segundo nivel es el de los herbívoros (predadores de los productores) y luego una serie de niveles para los carnívoros. La eficiencia de la transferencia de un nivel inferior a uno superior fue calculada en alrededor del 10% de la energía (dividida entre todos los individuos de un nivel superior). Además de estos niveles, hay otro nivel, los organismos que hacen descomposición (procesando la energía de los muertos de cualquier nivel). El resto de energía se pierde. El 10% utilizado es gastado en el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción de todos los individuos de todas las especies que pertenecen a un nivel trófico. Esta imagen es económica e implica con-

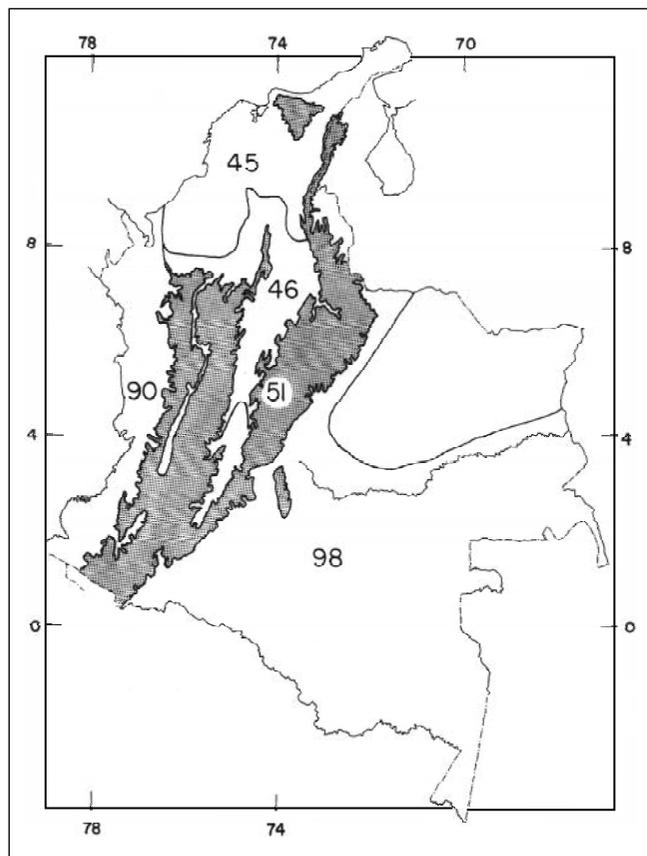


Figura 3. Riqueza de las serpientes según eco-regiones de Colombia.

troles—controles sobre la suma de los individuos en cada nivel. Años después, otros ecólogos consideraron: ¿Cuál nivel sirve para controlar los niveles adyacentes? Aunque la pregunta queda abierta, la respuesta aceptada hasta la fecha es que el nivel superior controla el nivel inferior. Si esta conclusión es acertada, la densidad y abundancia de una especie en un nivel inferior está controlada por sus predadores (que incluyen todas especies de serpientes).

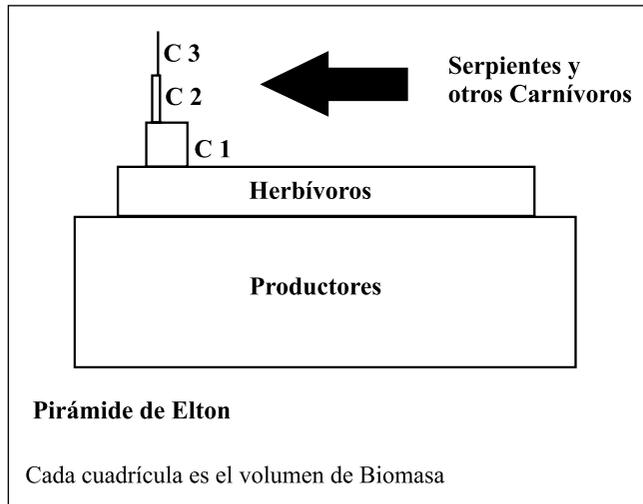


Figura 4. Pirámide del flujo de energía en las cadenas tróficas.

Las densidades de individuos de una especie dependen de muchos factores, pero hay dos que hay que tener en cuenta: (1) especies de tamaños pequeños, pueden tener poblaciones más grandes que especies de tamaños superiores. (2) Especies de consumidores primarios (que comen presas herbívoras) pueden tener más individuos que otra especie, que come otras especies carnívoras. Ambas consecuencias son consecuencia de la pirámide de Elton.

Regresando a las serpientes (predadoras y presas), podemos entender algo sobre el potencial de su papel (un papel crítico) en la economía natural. Tomando la idea de Elton, las serpientes no representan una molestia, sino que representan un componente de alta importancia en la regulación de sus presas (lombrices, caracoles, insectos, peces, anfibios, aves, mamíferos, etc); sin las serpientes, estas presas pueden convertirse en plagas (cambiando la comunidad biológica). Regresando a la teoría ecológica, un predador prudente no puede ser excesivamente especializado sino debe responder a las presas con base en su abundancia. Tal estrategia permite que la co-existencia de muchas clases de presas, ninguna de alta abundancia, para beneficio de las serpientes (y para nosotros, también).

Cuando la densidad de mamíferos pequeños (ratones nativos y roedores invasores y las ratas) es alta, la reacción por parte de la comunidad de serpientes será la de co-ocupar este espacio. Entre las especies de serpientes ratoneras, se encuentran las mapanás o talla equis, dos especies muy tolerantes de las condiciones ecológicas asociadas con la intervención humana y la transformación de los ambientes naturales.

Como cualquier organismo, una serpiente no es más que un consumidor de energía pero con un papel muy importante de regular la densidad de cada una de sus presas. Puede ser, que como colombianos, mostremos un desinterés en cuanto a sí o no las lombrices son raras o muy comunes (una decisión derivada de nuestro desinterés) pero pocos tendremos la misma impresión en términos de insectos o ratas (porque cada uno de estos tiene un papel en la salud o en el consumo de la comida humana). En el mundo actual, las personas han hecho el experimento. En India, en una comunidad dedicada a la recolección de serpientes (para pieles), la captura masiva de serpientes (respondiendo a un mercado del momento) resultó en una plaga de roedores con todos los inconvenientes que produce una plaga de este tipo (por ejemplo, la destrucción de la comida guardada para el año que viene y como portadores de enfermedades). La solución fue proteger a las serpientes. Debemos aprender de este caso para no repetir errores, similares.

Amenazas para conservación de las serpientes en Colombia

Con el objeto de conservar las serpientes, la primera tarea es la de identificar las amenazas existentes en su contra. Las amenazas son los factores que reducen la densidad y la diversidad de las especies. De las cinco amenazas, se puede contar el número de individuos eliminados por la recolección. El impacto de las otras cuatro amenazas debe ser estimado, se trata de amenazas permanentes (las eliminaciones del pasado no reducen eliminaciones futuras). En cambio, para la recolección científica, cuando las colecciones biológicas están bien mantenidas, su crecimiento va a reducir la necesidad de seguir aumentándolas (por que existen suficientes ejemplares preservados para responder a todas las preguntas científicas).

Las serpientes son tal vez uno de los animales que presentan la mayor cantidad de amenazas debido a la aversión generalizada entre la población, especialmente en la porción productiva y poblada de Colombia. Además de identificar las amenazas, es necesario ponderar su importancia. Estas amenazas tienen el efecto de reducir la población de serpientes de manera permanente (por matar o remover ejemplares de una población). Esta apreciación de las amenazas y su

importancia relativa fue derivada del Taller de Formulación para el Programa de Conservación de Ofidios colombianos realizado en Medellín durante el mes de noviembre de 2007. La conclusión de la mesa de trabajo sobre amenazas identificó cinco amenazas: (1) la matanza de serpientes por parte de campesinos en el curso de sus labores diarias, (2) la matanza de serpientes por vehículos sobre las carreteras del país, (3) la destrucción o “intervención” de los hábitats naturales, (4) el tráfico de animales con fines comerciales y (5) la recolección científica (un ítem que el Ministerio del Medio Ambiente quiere llamar “tráfico”) (Fig. 5). Las amenazas 1-2 y 4-5 resultan en la reducción directa y permanente de poblaciones; mientras que la amenaza 3 resulta en la eliminación inmediata e indirecta de serpientes por la modificación de sus ambientes.

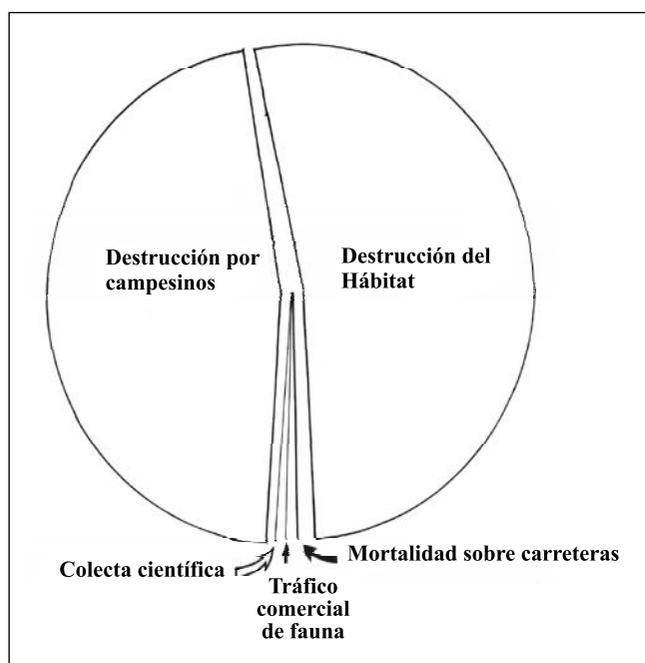


Figura 5. Proporción de pérdida anual de serpientes por las 5 hipótesis de amenaza

Existen muchas dificultades en la calificación (de la importancia relativa) de estas cinco categorías. Para la mayoría de estos ítems, no podemos más que estimar su importancia. La calificación de estos cinco ítems se resume a continuación:

Amenaza 1 (*La muerte de serpientes por campesinos y otras personas trabajando en el campo*)

No tenemos datos confiables para esta amenaza y tenemos que extrapolar para cuantificar. Los datos derivan de entrevistas con campesinos en muchas partes del país, pero prin-

cipalmente en zonas de las tierras bajas; también necesitaba entrevistas más extensas para estimar el número de serpientes muertas por día. Los campesinos recuerdan con claridad los días en los cuales han matado muchas serpientes (por ejemplo, jornadas en las cuales han limpiado potreros de “las malezas”). Estas cifras pueden ser exageradas; sin embargo, cifras en el orden de dos o tres serpientes/ día en algunas épocas del año parecen ser estimaciones con un grado alto de confiabilidad.

Los campesinos actúan con prudencia –asumiendo que todas las serpientes (o animales que parecen serpientes) pueden ser venenosas. Su matanza no solamente cubra las serpientes venenosas mas las inofensivas, sino también, los que no son serpientes, como las cecilias o culebras ciegas, una clase de anfibios, y las tatacoas, lagartijas que carecen de miembros y, que por lo tanto, parecen serpientes. Este acto puede parecer ser noble, al servicio de la protección de su familia, pero al mismo tiempo está afectando la riqueza biológica del país y, peor, ellos transmiten sus miedos y esta actitud a sus hijos (extendiendo la matanza no discriminada a las generaciones futuras). Además hay otra explicación para esta matanza, derivada de una inadecuada instrucción religiosa (ligando las serpientes con el Diablo o la mala).

En una primera estimación de este factor (Lynch, 2011), he utilizado una cifra de serpientes muertas/día derivada de mis entrevistas con campesinos en las tierras bajas del país (2 a 3 serpientes/ día/ campesino) y he multiplicado esta cifra por 30,000 familias campesina en tierras bajas = **21 millones a 31 millones de serpientes/ año** (ver a Tabla 1). Lo curioso, derivado de mis entrevistas, es que el mismo campesino pueda admitir que si sabía que una especie o otra no era venenosa pero sin importar, se mataba. En las salidas hemos encontrado muchos campesinos convencidos de que varias especies eran peligrosas (por ser bravas, lo que quiere decir, que se defienden) cuando la realidad es que estas especies no tienen toxinas (géneros *Corallus*, *Epicrates*, *Helicops*, *Lampropeltis*, *Pseudoboa*, entre otros).

Tabla 1. Mortalidades de serpientes por cifra diaria de matanza, semanal y anual, basada en densidades distintas de número de familias campesinas en las tierras bajas de Colombia

Muertas/día	Por semana/campesino	Por año/campesino	300,000 familias
3	21	1091	327,300,000
2	14	728	218,400,000
1	7	364	109,200,000
0,4	3	156	46,800,000
0,3	2	104	31,200,000

La actividad de serpientes (su visibilidad a un recolector) varía entre la época húmeda (más activas) y la época seca (mucho menos activas). En partes del país (Amazonía y el Chocó biogeográfico) la época seca no es obvia en términos de la visibilidad de las serpientes, mientras que en otras regiones la duración de la época seca puede ocupar una buena parte del año. Con base en mi experiencia como colector, la severidad de la época seca varía geográficamente (menos notable cuando la región tiene más precipitación que menos). Por último, basado en discusiones con colegas, He decido que mi primera estimación del número de familias campesina era equivocada y una estimación mejor sería 300,000 familias en las tierras bajas (donde se concentra la diversidad de serpientes, unas 220 especies). Sin embargo, esta estimación parece muy baja cuando se utilice los datos del DIAN.

Por eso, dado de que las serpientes están menos activas en épocas secas y la duración de la época seca varía geográficamente, cifras de 2 ò 3 serpientes muertas/ día no tienen pertinencia en las tierras bajas afueras de la Amazonía y Chocó biogeográfico para calcular la mortalidad anual de serpientes. Además, la mayoría de campesinos de las tierras bajas vive en áreas con una época seca. No obstante, en la salida al Casanare (enero-febrero de 2012), en plena época seca, un campesino me informó que ha matado seis serpientes el día anterior.

Teniendo en cuenta estas variables, he calculado la suma de este factor en 109, 200,000 serpientes muertas por año. Esta cifra puede parecer demasiado grande a personas que no tienen idea de la densidad de serpientes/ Ha. Aunque 109 millones de serpientes/ año parece exagerada, tal cifra está por dentro del número de serpientes disponibles en la naturaleza (ver adelante).

Amenaza 2 (*Muerte de serpientes sobre las carreteras del país*)

El sistema de carreteras del país se distribuye de manera desigual (mayor, donde hay más población o mas industria y menor, donde la población humana es menor). La mortalidad de serpientes sobre las carreteras es bien conocida por biólogos en búsqueda de ejemplares, pero poco cuantificada, y poco apreciada por los demás colombianos. El tránsito y su densidad diurna o nocturna también varía geográficamente. Hasta la fecha, tenemos solamente un estudio científico en Colombia, de duración corta y visitas infrecuente (**Vargas Salinas et al.**, 2011) sobre las tasas de mortalidad publicados, de 4.7 serpientes/ día/ 100 Km, aunque estudios más detallados y de mas duración han sido hechos en Brasil y en los Estados Unidos. Para Colombia, supongo que las tasas de mortalidad de serpientes por carreteras son más altas en zonas con menos altitud sobre el nivel del mar y por tránsito

tanto diurno como nocturno. Utilizando tazas derivadas de estudios recientes hechos en Brasil (**Monteiro et al.**, 2011, Avaliação de dois anos de monitoramento dos atropelamentos de serpentes nas estradas Raymundo Mascarenhas e Manganês Azul, Floresta Nacional de Carajás, Pará, Brasil; un *poster* presentado en el Congreso Latino Americana de Herpetología, Curitiba, Brasil, julio de 2011); datos de hasta cuatro inspecciones/ día durante dos años), la tasa de mortalidad de serpientes está en los alrededores de 0.9-1.9/ día sobre un tramo de 67 Km (o 1.4-2.8 serpientes/ día / 100 Km de carretera); la variación refleja épocas secas *versus* épocas húmedas.

Una vez más, esta amenaza es de efecto y operación continua. La red vial del país consta de unos 130,000 Km de las cuales 16,800 Km corresponden a la red primaria nacional (página Web del Ministerio de Transporte). Utilizando datos obtenidos (3 de agosto de 2011) de la página Web del Ministerio de Transporte, 10,300 Kms son pavimentados. Tomando las estimaciones de mortalidad de serpientes en Brasil como una aproximación (entre 1.4 a 2.8 serpientes/ día /100 Km o 510 a 1020/ año / 100 Km), con 10,300 Kms pavimentados dentro la red nacional, la mortalidad de serpientes por este factor está entre 52,600 y 105,300 serpientes destruidas por año a nivel nacional (sin calcular la mortalidad sobre carreteras departamentales, municipales o privadas y carreteras no pavimentadas). Utilizando la taza de **Vargas Salinas et al.**, (2011), la cifra es **176,660 serpientes/ año**.

Amenaza 3 (*La destrucción inadvertida serpientes al destruir su hábitat*)

La destrucción o intervención de hábitats naturales en el país es desigualmente distribuida. La mayoría de la población colombiana vive en los drenajes de los Ríos Cauca y Magdalena (aquí llamada la zona interna). Donde se ubican ciudades y pueblos, se encuentra la necesidad de construir carreteras (con la destrucción de hábitats naturales) y en sus alrededores, se encuentran fincas dedicadas actividades agropecuarias (destrucción de hábitats naturales para sembrar cultivos o formar potreros). En otras partes (aquí llamada la zona periférica) del país (al oriente de los Andes, más que todo la porción llanera, y sobre la mayoría de la planicie caribeña) la destrucción de hábitats naturales es debida a una "cultura" ganadera.

En la zona interna, los bosques húmedos eran frecuentes sobre la mayoría de las laderas andinas, mientras que en las tierras bajas, se encontraban bosques húmedos en el Medio Magdalena, bosques secos tropicales o zonas abiertas. En la zona periférica, la región caribeña tenía bosques secos tropicales, el occidente de Caquetá tenía bosque húmedo tropical y parte de lo que se llama hoy en día, los Llanos

Orientales, era bosque del piedemonte, y lo demás, llanos. En la zona interior, una gran fracción de la zona es montañosa, implicando menos especies de serpientes. En esta sector (la parte húmeda), la destrucción ambiental tenía menor impacto sobre las serpientes, solamente porque había pocas especies. Sin embargo, la destrucción puede ser tan extensiva que llega a formar una “unidad” ecológica, por ejemplo la zona cafetera. En el caso del bosque que era húmedo (Caquetá, Meta, y el Medio Magdalena), su destrucción ha impactado muchas más especies de serpientes, puesto que su destrucción fue total y las serpientes no pueden adaptarse al ambiente nuevo (más cálido y menos húmedo); la única opción para estas serpientes es migrar a sitios que preservan su ambiente (pero entonces, interactuando con la amenaza 2). La situación para las serpientes que habitaban los bosques secos era distinta, porque el micro-clima de un bosque seco no es marcadamente distinto del micro-clima de las praderas (sin embargo, si para los anfibios y otros reptiles, presas de las serpientes).

Aunque las serpientes pueden ser más tolerantes a la destrucción de hábitats, el impacto negativo no es directo sino indirecto por que otros grupos de organismos (anfibios, lagartijas, mamíferos pequeños), que sirven como presas de las serpientes, son menos tolerantes a la destrucción ambiental. Además, la destrucción de ambientes naturales hace que la visibilidad de las serpientes sea mayor, lo cual acelera su destrucción (ver amenaza 1).

En un estudio clásico, Henry **Fitch** (1999) estimó las densidades de las especies en una comunidad de serpientes en Kansas (EE. UU.), utilizando ejemplares marcados y recapturados. Fitch estimó las densidades de algunas especies como muy bajas y otras como muy altas, con un cambio dinámico durante medio siglo (y la sucesión ecológica de la vegetación). La suma de cifras de las especies individuales resulta en la estimación de la comunidad en 1700 serpientes por hectárea. Además, los datos de Fitch nos permiten confirmar que especies más pequeñas tienen poblaciones más grandes que especies de tamaños mayores y que las densidades de las especies de serpientes están relacionadas con la dieta (en términos de posiciones dentro la pirámide trófica de Elton (ver arriba: El papel de las serpientes en la economía natural) con especies comiendo presas carnívoras menos abundantes que especies que comen presas herbívoras. Por último, Fitch demostró que los cambios ecológicos en la reserva han resultado en la eliminación de especies simultáneamente con la eliminación de su hábitat.

De todas maneras, esta amenaza permite hacer una estimación de los daños a las comunidades de serpientes (más diversas en bosques húmedos que en bosques secos; aún menos diversas en llanos; con poca diversidad en tierras al-

tas, por encima de los 2000 m.). Utilizando una estimación conservadora de 1500 individuos de serpientes por hectárea en tierras bajas y teniendo en cuenta que una proporción de estas serpientes son tolerantes a la intervención y otras no pueden tolerar el cambio en micro-hábitat, se puede obtener un costo biológico (en serpientes) de la tala de una hectárea de bosque. Mi cálculo de la pérdida directa por la tala está entre el 10% en bosque seco tropical y el 25% en bosque húmedo tropical individuos por hectárea.

La tasa de la tala de bosques (nativos mas bosques secundarios) en el país se estima en 330,000 ha/ año (El Tiempo, 1 de septiembre de 2011, pág. 7. Sin embargo hay otras estimaciones también en, El Tiempo, del 30 de noviembre de 2011, pág. 12, 238,000 ha/ año; y El Tiempo, 3 de diciembre de 2011, pág. 28, 470,000 ha/ año). Los bosques secos del país fueron poco extensos (mas que todo en las tierras de la costa Atlántica) y son calificados como la unidad ecogeográfica mas destruida hoy en día (cifras entre el 97% y el 99%). Colombia es conocida como un país húmedo, lo cual quiere decir que la gran mayoría de sus bosques de las tierras bajas son (o eran) bosque húmedo tropical, donde la cifra de destrucción directa por la tala de bosques es más alta (mínimo 250 ejemplares por hectárea).

Esta amenaza permite hacer una estimación de los daños a las comunidades de serpientes (más diversas en bosques húmedos que en bosques secos; aún menos diversas en llanos; poco diversas en tierras altas, por encima de 2000 m.). Utilizando una estimación conservadora de 1500 individuos de serpientes/ Ha en tierras bajas y teniendo en cuenta que una proporción de ellas son tolerantes a la intervención y otras no pueden tolerar el cambio en micro-hábitat, se puede obtener un costo biológico (en serpientes) de la tala de una hectárea de bosque. Mi cálculo de la pérdida directa (un mínimo de 25% en bosque húmedo tropical) por la tala está por encima de 375 individuos/ Ha. Teniendo en cuenta esta cifra, por 330,000 Ha taladas/ año, **el costo de esta actividad suma 123, 750, 000 serpientes/ año.**

Con esta estimación, la pérdida directa, al nivel nacional, es mucho mas grave que la matanza indiscriminada de los campesinos, y como esta cifra está calculada con base en la tala en un año, está perdida es anual. Lo más grave de esta amenaza es que el 58% del comercio de madera es legal (con complicidad del Estado colombiano) que se traduce en la aprobación, por ese Estado, de una destrucción anual de serpientes de 71, 775, 000.

Amenaza 4 (Tráfico comercial e ilegal de serpientes): Para la amenaza 4, los datos (o impresiones) se pueden obtener por visitas a los mercados de tráfico de fauna o utilizar registros de decomisos de las Corporaciones Autónomas Regio-

nales (más que todo de güífos y unas pocas especies venenosas). Estos datos muestran que el tráfico comercial, si existe en Colombia y está sesgado a pocas especies.

La reducción de poblaciones de serpientes por este factor deriva de dos elementos: (a) la captura y (b) la mortalidad de serpientes mal cuidadas en espera de ser comercializadas.

La disponibilidad de güífos (*Boa constrictor*) en estos mercados probablemente representa una respuesta artesanal a la exportación legal de esta especie, mientras la presencia de la cascabel (*Crotalus durrisus*) y unas “tallas equis” (*Bothrops asper*) se puede derivar por las actividades de los “culebros” y de la medicina artesanal.

A nivel nacional, este factor probablemente está eliminando entre 1000 a 5000 serpientes al año. Incluyo en él, los zoológicos, que reciben ejemplares donados. Los zoológicos pueden servir a la nación en términos educativos pero funcionan principalmente para el entretenimiento (y con fines comerciales).

Amenaza 5 (Recolección con fines científicos)

Los datos de este impacto están disponibles, y son confiables puesto que las serpientes llegan a colecciones biológicas y los curadores, que son los únicos actores en este problema, mantienen y/o suministran registros confiables. El ingreso de ejemplares de serpientes en todas las colecciones biológicas del país no supera los 300 a 500 ejemplares por año (la variabilidad corresponde a adquisición incidental *versus* proyectos de investigación sobre serpientes). En esta categoría, también incluyo al Instituto Nacional de Salud con su programa de producción de sueros contra mordeduras de serpientes venenosas. El Instituto Nacional de Salud es un consumidor de serpientes (en este caso, las venenosas) con un fin dirigido a la salud nacional. Ellos reciben serpientes por donación (de la gente y de las corporaciones).

Valdría la pena enfatizar y mencionar dos cifras: (1) en todos los años de recolección científica de serpientes en el país, se han acumulado solamente 13,000 ejemplares en colecciones biológicas; y (2) los ejemplares en museos del exterior (coleccionados durante dos siglos) tienen solo la mitad de las colecciones nacionales. Estas cifras representan el 0,00006 a 0,001 % de la destrucción anual por campesinos y el 25 a 50 % de la destrucción anual por vehículos sobre las carreteras principales. Los beneficiarios de este *ítem* son los ciudadanos colombianos y la ciencia.

En resumen, los cinco factores tienen importancias muy disímiles y fines igualmente diferentes. El orden de los daños a las poblaciones de serpientes a nivel nacional (y local) es: 3 (mínimo de 123, 750, 000/ año) > 1 (109, 200, 000/ año)

> 2 (52,500 a 105,000/ año) > 4 (1000 a 5000/ año) > 5 (300 a 500/ año).

Discusion

Con base en mi análisis, las importancias de las cinco amenazas son muy desiguales. Tres amenazas (mortalidad sobre carreteras, tráfico ilegal de fauna y recolección científica) son tan triviales en sus impactos, puesto que la suma anual no excede de 115, 500 serpientes. En Colombia si existen reglamentos para controlar las dos amenazas más triviales (4 y 5), aunque la efectividad en el cumplimiento de estos es tan baja que los convierte en inútiles. Los reglamentos sobre la recolección científica sirven solamente para minimizar el conocimiento de los colombianos sobre una parte del patrimonio nacional, como son las serpientes.

El país carece de reglamentos y de controles sobre tres amenazas primordiales (las amenazas que causan más daño a los ecosistemas). La menor de las tres es, la causada por el tránsito vehicular. Debemos aceptar esta destrucción como un costo adicional de la libertad y necesidad de movimiento. Hay países en los cuales algunas personas (no del gobierno) han tratado de proteger la fauna nativa de los riesgos del tránsito pero los costos son altísimos y los beneficios no son claros. Las otras dos amenazas constituyen casi la totalidad del problema (> 99,99%) de la conservación de serpientes en Colombia. Estas dos amenazas (destrucción por campesinos y las consecuencias de la tala de bosques húmedos tropicales) son igualmente serias.

Casi no existe un colombiano sin miedo u odio a las serpientes. En mis solicitudes para coleccionar, todos los dueños comúnmente responden “¡Saca todas!” En otra ocasión, el propietario de una finca en Bolívar, respondió de la siguiente manera al éxito de recolección en su finca, “Pero, ustedes han revisado solamente siete hectáreas y hay tres más para revisar.”

El miedo y odio derivan del desconocimiento; la solución debe ser educativa o el problema va a continuar con el daño a los ecosistemas. Si las medidas educativas pueden reducir la muerte de serpientes a un 10%, serían 11 millones más de serpientes disponibles para el buen funcionamiento del ecosistema. El Ministerio de Medio Ambiente y las Corporaciones Autónomas Regionales pueden participar en esta solución, pero se requiere que ellos re-inspeccionen sus propios reglamentos dedicados a la protección de los recursos naturales, puesto que el país y el ambiente están sufriendo por este factor de destrucción, que no tiene control alguno.

La amenaza más severa, es consecuencia de la tala de los bosques húmedos tropicales y de los rastrojos altos. La tala

no tiene un efecto directo excepto la posibilidad de un obrero de matar una serpiente que huye de la destrucción ambiental. Los efectos de la tala son eliminar el ambiente necesario para las serpientes con la consecuencia de cambiar el clima a nivel del suelo (más seco y con temperaturas fluctuantes). Muchas especies de serpientes requieren microclimas más húmedos y temperaturas más moderadas (pero no hasta los extremos). Aún peor, las presas de las serpientes son más sensibles a estos cambios climáticos. La tala de bosques pone en riesgo la sobrevivencia de las serpientes, en un ambiente inapropiado con escasos recursos alimenticios o cuando está huyendo de la zona en búsqueda de un hogar apropiado.

Cuando el gobierno autoriza la tala de bosques, ningún funcionario está mirando las consecuencias ecológicas (como, muerte masiva de la fauna nativa); además, el gobierno, y los ciudadanos han asumido estos costos ecológicos sin remuneración ecológica o económica a quienes están tumbando los bosques por razones económicas. Existe un escándalo nacional por la tala de bosques, pero aún más escandaloso es que más de la mitad de los permisos cuenta con aprobación del gobierno. Al confrontar el problema de esa amenaza, el gobierno (las Corporaciones Autónomas Regionales y el Ministerio de Medio Ambiente) deben re-pensar en los beneficios y los costos de autorizar la tala de bosques; puesto que, dentro de los costos se encuentra la destrucción de parte del patrimonio nacional.

Dado la importancia de las serpientes en la economía natural y la gravedad de las amenazas, es crítico comenzar y aumentar los estudios sobre las serpientes. No existe en Colombia el primer (aún preliminar) estudio poblacional de una especie de serpiente (aunque el Ministerio de Medio Ambiente ha autorizado la exportación de una especie, *Boa constrictor*). En las colecciones biológicas del país está disponible una cantidad respetable de ejemplares preservados y con los datos básicos pero casi nadie ha estudiado y utilizado este recurso. Los ejemplares disponibles no son suficientes para que cada una de las especies existentes en Colombia sea incluida en las colecciones biológicas, y mucho menos para responder todas las preguntas biológicas evidentes al momento. Como país, vamos a necesitar mayor recolección científica, la única amenaza contra serpientes con un valor agregado, el conocimiento de la diversidad biológica, y la única que el país no debe intentar reglamentar.

Agradamientos

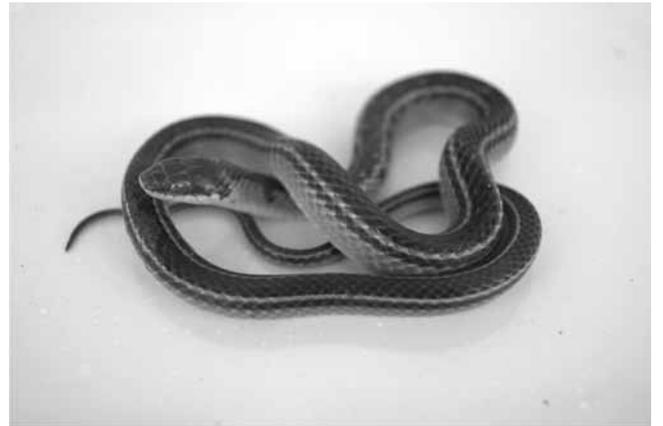
Me he beneficiado mucho de la colaboración y discusión con especialistas brasileiros (Daniel Fernandes, Ronaldo Fernandes, Felipe Franco Curcio y Paulo Passos) durante sus visitas a mi laboratorio. Las colecciones hechas en varias

partes de Colombia contaron con la ayuda de mis estudiantes (Marvin Anganoy, Teddy Angarita, Gustavo Ballen, Lucas Barrientos, Rances Caicedo, Lina Escobar, Jhon Jairo Mueses, Jhon Jairo Ospina, Raúl Pedroza y Heron Romero), un funcionario de CorpoUrabá (Willian Bland) y mis colegas del Instituto Nacional de Salud (Jairo Maldonado, Carlos Pinto y Francisco Ruiz). El Ministerio de Medio Ambiente (Convenio 031 MAVDT-INS-UN de 2011) y la Universidad Nacional de Colombia financiaron las salidas de campo. El trabajo del campo fue facilitado por las Corporaciones Autónomas Regionales en Antioquia, Bolívar, Casanare, Cesar, Meta y Santander. Por muchos años me he beneficiado la buena voluntad de muchos campesinos, que han permitido mis búsquedas de ejemplares dentro sus predios.

Bibliografía

- Aalcón Pardo, H.** 1978. Primer registro de *Tretanorhinus nigroluteus* Cope (Reptilia: Serpientes: Colubridae) para Colombia. *Lozania* (27): 1-4.
- Angarita S, T. G.** 2009. Variación geográfica de *Ninia atrata* en Colombia (Colubridae: Dipsadinae). *Papeis Avulsos de Zoologia* 49: 277-288.
- Ayerbe, S. & F. J. López.** 2005. Descripción de una nueva especie de serpiente coral (Elapidae: *Micrurus*). *Novedades Colombianas* 8: 41-43.
- Cadle, J. E.** 1992. On Colombian Snakes. *Herpetologica* 48: 134-143.
- Caicedo Portilla, J. R.** 2011. Dimorfismo sexual y variación geográfica de la serpiente ciega *Typhlops reticulatus* (Scolophoridae: Typhlopidae) y distribución de otras especies del género en Colombia. *Caldasia* 33: 221-234.
- Campbell, J. A. & W. W. Lamar.** 2004. *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York. 898 pp.
- Castro Herrera, F. & F. Vargas Salinas.** 2007. Reptilia, Squamata, Serpientes, Colubridae, *Urotheca decipiens*: distribución extensión. *Check List* 3: 185-189.
- Castro, F., Ayerbe, S., Calderón, J. J. & B. Cepeda.** 2005. Nuevo registro para Colombia de *Bothrocophias campbelli* y notas de *B. colombianus* y *B. myersi* (Serpientes: Viperidae). *Novedades Colombianas* 8: 57-64.
- Follecó Fernández, A. J.** 2010. Taxonomía del complejo *Bothrops asper* (Serpientes: Viperidae) en el sudoeste de Colombia. Revalidación de la especie *Bothrops rhombeatus* (García 1896) y descripción de una nueva especie. *Revista Novedades Colombianas* 10: 1-34.
- Franco Curcio, F., S. J. Sánchez Pacheco, J. J. Mueses Cisneros & M. T. Rodrigues.** 2009. Notes on distribution, variation and characterization of *Erythrolamprus pseudocorallus* Roze, 1959 (Serpientes: Colubridae) with the first records from Colombia. *Zootaxa* 2045: 33-42.
- Fitch, H. S.** 1999. *A Kansas Snake Community: Composition and Changes over 50 Years*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida. 165 pp.
- Harvey, M. B.** 2008. New and poorly known *Dipsas* (Serpientes: Colubridae) from northern South America. *Herpetologica* 64: 422-451.
- _____, G. Rivas Fuenmayor, J. R. Caicedo Portilla & J. V. Rueda
- Almonacid.** 2008. Morphology and systematics of the enigmatic dipsadine snake *Tropidodipsas perijaensis* Alemán (Serpientes: Colubridae)

- and review of morphological characters of Dipsadini. Herpetological Monographs (22): 106-132.
- Henderson, R. W., P. Passos y D. Feitosa.** 2009. Geographic variation in the Emerald Treeboa, *Corallus caninus* (Squamata: Boidae). *Copeia* 2009: 572-582.
- Lynch, J. D.** 2009. Snakes of the genus *Oxyrhopus* (Colubridae: Squamata) in Colombia: taxonomy and geographic variation. *Papeis Avulsos de Zoologia* 49: 319-337.
- _____. 2011. Crisis biológicas por pérdida masiva de serpientes. *UN Periódico* (250): 14-15.
- Moreno Arias, R., G. Medina Rangel & J. R. Caicedo.** 2006. Geographic distribution: *Dipsas pratti*. *Herpetological Review* 37: 108.
- Nicéforo María, H.** 1933. Las serpientes de Villavicencio, pp. 199-237, En Libro Conmemorativo del segundo centenario de Don José Celestino Bruno Mutis y Bosio, 1732-1932. Imprenta Nacional, Bogotá.
- _____. 1942. Los ofidios de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 5: 84-101.
- Passos, P. & J. C. Arredondo.** 2009. Rediscovery and redescription of the Andean Earth-snake *Atractus wagleri* (Reptilia: Serpientes: Colubridae). *Zootaxa* 1969: 59-68.
- Passos, P., J. C. Arredondo, R. Fernandes & J. D. Lynch.** 2009. Three new *Atractus* (Serpientes: Dipsadidae) from the Andes of Colombia. *Copeia* 2009: 425-436.
- Passos, P., A. Chiesse, O. Torres Carvajal & J. M. Savage.** 2009. Testing species boundaries within the *Atractus occipitoalbus* complex (Serpientes: Dipsadidae). *Herpetologica* 65: 384-403.
- Passos, P. & R. Fernandes.** 2008. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpientes: Boidae). *Herpetological Monographs* 22: 1-30.
- Passos, P. & J. D. Lynch.** 2010. Revision of *Atractus* (Serpientes: Dipsadidae) from Middle and Upper Magdalena drainage of Colombia. *Herpetological Monographs* 24: 149-173.
- Passos, P., J. D. Lynch & R. Fernandes.** 2009 ("2008"). Taxonomic status of *Atractus sanctaemartae* and *Atractus nebularis*, and description of a new *Atractus* from the Atlantic coast of Colombia. *Herpetological Journal* 18: 175-186.
- Passos, P., J. J. Muses Cisneros, J. D. Lynch & R. Fernandes.** 2009. Pacific lowland snakes of the genus *Atractus* (Serpientes: Dipsadidae), with description of three new species. *Zootaxa* 2293: 1-34.
- Pérez-Santos, C. & A. G. Moreno.** 1988. *Ofidios de Colombia*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Monographie VI. Torino, Italy. 517 pp.
- _____. 1989. Una nueva especie de *Thamnodynastes* (Serpientes: Colubridae) en el norte de Colombia. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*.
- Pinto, R. R., P. Passos, J. R. Caicedo Portilla, J. C. Arredondo & R. Fernandes.** 2010. Taxonomy of the threadsnakes of the tribe Epicitini (Squamata: Serpientes: Leptotyphlopidae) in Colombia. *Zootaxa* 2724: 1-28.
- Renjifo, J. M. & M. Lundberg.** 2003. Una especie nueva de serpiente coral (*Micrurus*, Elapidae) de la región de Urrá, Tierra Alta, Córdoba, noroccidente de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27: 141-144.
- Restrepo T, J. H. & J. W. Wright.** 1987. A new species of the colubrid snake genus *Geophis* from Colombia. *Journal of Herpetology* 21: 191-196.
- Rueda Almonacid, J. V. & N. Rueda Martínez.** 2004. Primer registro de una serpiente del género *Amastridium* Cope (Serpientes: Colubridae) para Sudamérica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 28: 291-293.
- Sánchez C, H., O. Castaño M & G. Cárdenas A.** 1995. Diversidad de los reptiles en Colombia, pp. 277-325, En J. O. Rangel-Ch (Ed), *Colombia Diversidad Biótica I/ Clima/ Centros de Concentración de Especies/ Fauna/ Reptiles, Arácnidos, Himenópteros*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá. 442 pp.
- Shiel, C. A. & T. Grant.** 2001. A new species of colubrid snake (*Synopsis*) from western Colombia. *Journal of Herpetology* 35: 204-209.
- Silva Haad, J. J.** 2004. Las serpientes del género *Atractus* Wagler, 1828 (Colubridae: Xenodontinae) en la Amazonía colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 28: 409-446.
- Silva Haad, J. J., F. L. Franco & J. Maldonado.** 2008. Una nueva especie de *Liotyphlops* Peters, 1881 (Serpentes, Scolecophidia, Anomalepididae) del sur de la Amazonia colombiana. *Biota Colombiana* 9: 295-300.
- Vargas Salinas, F., I. Delgado Ospina & F. López Aranda.** 2011. Mortalidad por atropello vehicular y distribución de anfibios y reptiles en un bosque subandino en el occidente de Colombia. *Caldasia* 33: 121-138.



VIDA ACADÉMICA

INFORME PRESENTADO POR EL ACADÉMICO DON JOSÉ A. LOZANO, SECRETARIO DE LA CORPORACIÓN, SOBRE LAS ACTIVIDADES DESARROLLADAS DURANTE EL AÑO ACADÉMICO 2011-2012

En este Informe solo se mencionarán de manera muy concisa algunas de las actividades desarrolladas por la Corporación, entre el 17 de agosto de 2011 y el 21 de agosto de 2012.

SESIONES

A. Junta Directiva.

La Junta Directiva tomó las decisiones de su competencia, necesarias para el funcionamiento de la Academia, en 11 reuniones ordinarias. A continuación se destacan algunas decisiones y actividades de la Junta.

La Academia colabora con el Ministerio de Educación principalmente a través del cumplimiento del convenio que suscriben las partes. En 2012 se firmó el convenio No.72 del 2012, por \$316.610.085, con el MEN, para el cumplimiento de sus funciones como cuerpo consultivo del Gobierno Nacional.

La Academia firmó un nuevo convenio con la Academia de Ciencias del Tercer Mundo TWAS, por cinco años, sobre el premio de la TWAS para jóvenes científicos colombianos. La TWAS aporta el premio de dos mil dólares americanos.

La Academia suscribió, el 10 de febrero de 2012, el Convenio de colaboración: Academia Mexicana de Ciencias – ACCEFYN con el objeto de implementar el programa “La Ciencia en tu Escuela”, en versiones presencial y a distancia.

En el mes de octubre constituyó un consorcio con las compañías, BEICIP, GMAS y KURT BAYER, para tratar de

lograr una mejor interpretación de la historia geológica, en función de sus posibilidades petrolíferas, de cuatro cuencas sedimentarias colombianas.

La Academia firmó, el 19 de julio, otro convenio con la TWAS para administrar USD\$15.000 dólares americanos, para la IX Reunión de Puntos Focales del Programa de Educación de la Red Interamericana de Academias de Ciencias (IANAS). También firmó el convenio marco de cooperación No. 189 del 29 de junio de 2012, con COLCIENCIAS cuyo objeto es: “Aunar esfuerzos por parte de COLCIENCIAS y ACCEFYN para fortalecer la formación como estrategia pedagógica a nivel nacional e internacional”. Dentro de este convenio se financiaron 10 tiquetes aéreos para esta misma reunión de IANAS.

B. Reuniones Ordinarias

Se celebraron 8 reuniones ordinarias durante el año académico. En estas reuniones, celebradas los terceros miércoles de cada mes, se dictaron las siguientes conferencias:

- **Septiembre 21:** Don Regino Martínez Chavanz (invitado): “La masa según Garavito”
- **Octubre 19:** Don Horacio Torres- Sánchez: Propuesta de proyecto: “Foro ACCEFYN”.
- **Noviembre 16:** Don Gonzalo Andrade: “Los permisos de investigación y contratos de acceso a recursos genéticos para proyectos de investigación sobre la biodiversidad en Colombia. Crisis de la investigación”

- **Febrero 15:** Don Santiago Díaz Piedrahita: “Parangón entre dos boticas granadinas de 1776”
- **Marzo 21:** Don Bernardo Gómez: “La Búsqueda del Bosón de Higgs”
- **Abril 18:** Don Hernando Dueñas: Potencial de Hidrocarburos de la Cuenca de los Llanos Orientales de Colombia.
- **Mayo 16:** Sesión Ordinaria. Se discutió y aprobó enviar una carta al ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible, doctor Frank Pearl, sobre los permisos de investigación y contratos de acceso a recursos genéticos para proyectos de investigación.
- **Junio 27:** Sesión Ordinaria. Se trató el tema de la modificación de estatutos y se presentaron seis candidaturas a miembros correspondientes.

C. Sesión Extraordinaria

El 25 de Julio se llevó a cabo una sesión extraordinaria para discutir la modificación de los Estatutos vigentes. Se llegó a la conclusión de que era necesario cambiar “mayoría absoluta” por simplemente “mayoría” en varios artículos ya que según la interpretación que le da la Cámara de Comercio, se generan problemas en las elecciones.

D. Sesiones solemnes.

Sesión Solemne Estatutaria

Con el objetivo de premiar la consagración de una vida a la investigación científica y de promover las vocaciones de jóvenes científicos, se convocó a concurso nacional para los premios: Premio a la Obra Integral de un Científico y Premio Academia de Ciencias para el Mundo en Desarrollo (TWAS) para científicos jóvenes colombianos.

Estos Premios se entregaron durante la Sesión Solemne Estatutaria del 17 de agosto de 2011. El “Premio a la Obra Integral de un Científico”, fue otorgado a Don Román Eduardo Castañeda Sepúlveda y el “Premio Academia de Ciencias para el Mundo en Desarrollo (TWAS) para científicos jóvenes de Colombia, en el área de Química”, fue otorgado simultáneamente a Don Leonardo Castellanos Hernández, de la Universidad Nacional de Colombia y a Don Felipe Otálvaro de la Universidad de Antioquia.

El estudio de fondo titulado “La Reforma a la Educación Superior” estuvo a cargo del Señor Viceministro de Educación Superior, Doctor Javier Botero Álvarez.

En sesiones solemnes, realizadas en la ciudad de Bogotá, se posesionaron 3 nuevos miembros correspondientes, 3

académicos de número y un correspondiente extranjero. En estas reuniones se presentaron los trabajos científicos especialmente preparados para la ocasión.

Miembros Correspondientes

14 de Septiembre: Don Carlos Alberto Jaramillo Muñoz: “Historia Geológica del Bosque Húmedo Neotropical”.

Mayo 9: Don José Daniel Pabón Caicedo: Cambio Climático en Colombia: Tendencias en la segunda mitad del siglo XX y escenarios posibles para el siglo XXI.

Julio 11: Don Thomas Richard Defler: “Investigando Primates en el Oriente de Colombia: Treinta y cinco años de una vida primatológica”

Fueron exaltados a la categoría de Miembro de Número.

El 26 de Octubre: Doña Ángela Stella Camacho Beltrán, silla No. 3: “Acoplamiento de Plasmones localizados en Nanosistemas”. El comentario crítico estuvo a cargo de Don Jaime Rodríguez Lara.

El 13 de Junio: Don John Douglas Lynch, silla No. 41.: El contexto de las serpientes en Colombia. Análisis de las amenazas en contra de su conservación. El comentario crítico estuvo a cargo de Don Gonzalo Andrade Correa.

Miembro Correspondiente extranjero

El 14 de marzo: Don Pedro Fernández de Córdoba Castellá, Doctor en Física y también en Matemáticas aplicadas, de la Universidad de Valencia, profesor Titular de la misma Universidad, se posesionó con la conferencia: “Aplicaciones del Modelado Matemático en Problemas Energéticos: Un Recorrido desde la Investigación a la Creación de Empresas”

En sesión solemne, realizada en la ciudad de Medellín, el 24 de noviembre se posesionó como Miembro de Número, Don Luis Fernando García quien dictó la conferencia: “*Las Lecciones de la Tuberculosis*”. También se posesionó como Miembro Correspondiente Don Fanor Mondragón, quien dictó la conferencia: “*Valoración energética de residuos sólidos urbanos*”. Esta reunión solemne se realizó en el paraninfo de la Universidad de Antioquia. La Junta Directiva estuvo representada por el presidente, Don Jaime Rodríguez Lara y por la directora de publicaciones, Doña Margarita Peera, quien actuó como secretaria de la sesión.

E. Sesiones especiales

En el marco del convenio con la ACAC para desarrollar programas conjuntos en ciencia y tecnología se sigue realizando el ciclo de conferencias “Encuentro con las Ciencias”. A

partir del año, 2011, las conferencias se desarrollan en las nuevas instalaciones de la ACAC.

Agosto 23: Dra. María Marcela Camacho Navarro: Identificación de blancos terapéuticos contra Leishmania.

Septiembre 6: Dra. Amanda Varela Ramírez: El cultivo del café: ¿Cómo afecta su fertilización la vida del suelo?.

Septiembre 20: Dr. José María Rolando Roldán: La Teoría de cuerdas y algunas de sus aplicaciones.

Noviembre 8: Dra. Marta Lucía Guardiola Perilla: Biotecnología ambiental, Una herramienta de desarrollo social.

Noviembre 22: Dr. Edgar Eduardo Romero Castro: From image analysis to image interpretation.

14 de febrero: Dr. Bernardo Gómez: Neutrinos: ¿Más rápidos que la luz?. Medición del experimento opera desde el CERN hasta el gran Sasso”

28 de febrero: Santiago Díaz Piedrahita: Avances en el estudio de las Asteraceas de Colombia.

13 de marzo: Marta Guardiola: Opciones de Biorremediación de suelos en áreas inundadas por el invierno.

27 de marzo: Ángela Stella Camacho: La Plasmónica: Un reto de la nanotecnología del siglo XXI.

Abril 10: Luis Alejandro Barrera: Uso de enzimas recombinantes en el tratamiento de enfermedades genéticas humanas.

Abril 24: Adela Rodríguez: Humedales construidos como núcleo de un sistema sostenible de tratamiento de aguas residuales.

Mayo 8: Margarita Perea: La Biotecnología aplicada al mejoramiento de los cultivos de frutas tropicales.

Mayo 22: Juan Mendoza Vega: ¿Cómo nos llega la muerte?.

Junio 5: Leonardo Palacios: Cerebro masculino, cerebro femenino.

14 de agosto: Dr. Humberto Rodríguez: Transición energética y energías renovables.

Las conferencias han sido un éxito, han contado con buena asistencia y un público interesado en los temas.

PARTICIPACION EN ACTIVIDADES NACIONALES E INTERNACIONALES

La Academia Colombiana de Ciencias continuó su afiliación y participación en el Consejo Internacional para la Cien-

cia (ICSU), el Programa Internacional Geosfera-Biosfera (IGBP), la Red de Derechos Humanos de las Academias de Ciencias y Sociedades Científicas (H.R. Network), la Fundación Internacional para la Ciencia (IFS), la Unión Internacional para la Investigación del Cuaternario (INQUA), la Unión Internacional de Historia y Filosofía de la Ciencia.(IUHPS), el Consejo Internacional de Ciencia (ICS), La Red global de Academias de Ciencias (IAP), la Red Interamericana de Academias de Ciencias (IANAS), desde el 11 de agosto de 2012 ejerce la Presidencia de la Comunidad Científica del Caribe (CCC) y mantiene estrechas relaciones con la Academia de Ciencias para el Mundo en Desarrollo (TWAS).

A nivel nacional es miembro activo del Colegio Máximo de Academias, miembro de la Junta Directiva de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, miembro de la Junta Directiva de Maloka, es aliado estratégico y miembro de la Junta Directiva del Observatorio Colombiano de Ciencia y Tecnología (OCyT), miembro afiliado de la Asociación Colombiana de Facultades de Ciencias (ACOFACIEN), preside el Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental (RCFA), es miembro del Consejo asesor de Parques Nacionales Naturales de Colombia, es miembro del Consejo Nacional de Ciencias Básicas. es miembro del Consejo Directivo y del Comité Científico del Instituto para la Investigación e Innovación de Ciencia y Tecnología de Materiales (INCITEC), de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia UPTC, en Tunja.

La Academia participó a través de su Presidente, Don Jaime Rodríguez Lara, o sus delegados en numerosos eventos y reuniones, de carácter nacional e internacional, de los cuales se mencionan algunos:

Entre el 21 y el 25 de septiembre, asistió con el secretario a la XIX Asamblea General de ACOFACIEN en las instalaciones de la Universidad Militar Nueva Granada, en Cajicá. El 21 se inició con un taller sobre enseñanza activa que dictó José Hernando Bahamón Lozano, vicerrector de la Universidad ICESI. El tema central de la reunión fue la articulación entre Educación Media y Educación Superior. En esta reunión participaron delegados del Ministerio de Educación Nacional.

El 2 de octubre participó en la celebración de los 50 años del departamento de Física de la Universidad Nacional. Hasta el momento se han graduado 880 físicos, 380 Magíster y 38 doctores.

El 6 de octubre, participó en Tunja, en la Universidad Juan de Castellanos, en la semana de la ciencia, auspiciada por la Secretaría de Educación.

El señor presidente representó a la Academia en el lanzamiento de la Enciclopedia de Desastres Naturales que se

realizó en Armenia el 1 de septiembre. Este es un proyecto conjunto entre la Universidad del Quindío y la Academia. El autor e investigador principal, Don Armando Espinosa, miembro de número, hizo entrega de los 7 volúmenes iniciales de esta enciclopedia.

El 18 de octubre asistió en Corferias a la inauguración de la XII Expociencia y el “Túnel de la Ciencia”, exposición creada por la Sociedad MaxPlanck de Alemania, que desde el 2009 está viajando por el mundo, con una diversa variedad de imágenes de temas relacionados con las distintas áreas de la investigación moderna.

El 13 y 14 de octubre estuvo en Tunja, en la UPTC, en el Segundo Congreso Nacional y Primero Internacional de Investigación y Pedagogía, organizado por el programa de Maestría de la UPTC, Tunja. Participó en un panel sobre enseñanza de las ciencias naturales y dictó la conferencia de clausura titulada “Apropiación social del conocimiento y consolidación de la cultura científica”.

Del 28 al 30 de noviembre participó en el Taller “Challenges and Opportunities in Communicating Science to the Public” en Buenos Aires, organizado por ICSU. A esta reunión fue invitada también Doña Andrea Linares, encargada de cubrir temas relacionados con educación y ciencia en el periódico EL TIEMPO.

El 13 de febrero participó en la instalación y primera sesión de los Consejos de los 13 Programas Nacionales de Ciencia y Tecnología de COLCIENCIAS, en cumplimiento de la Resolución 2040 del 2010 “*Por la cual se establece la nueva denominación y composición de los Consejos de los Programas Nacionales de Ciencia, Tecnología e Innovación, se crea un nuevo programa y se dictan otras disposiciones*”. Esta resolución establece que en representación del Gobierno Nacional, la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, a través de su presidente, participe en el Consejo del Programa Nacional de Ciencias Básicas. Por la mañana el Director de Colciencias Dr. Jaime Restrepo Cuartas, presentó un balance institucional de los programas y actividades de Colciencias y por la tarde sesionaron por primera vez los 13 Consejos de Programas Nacionales de Ciencia.

El 7 de marzo participó en la **Primera Sesión del Consejo Asesor de Parques Nacionales Naturales de Colombia** presidida por el Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Dentro de la nueva estructura se cuenta con un consejo asesor en el que figura como miembro el presidente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Decreto Ley 3572 del 27 de septiembre de 2011). Se presentó el Plan de acción institucional 2012 a cargo de Parques Nacionales Naturales de Colombia, y la política de Ecoturismo en dichos parques.

Como miembro de la junta directiva de ACAC, participa en sus reuniones mensuales, así como en la asamblea general ordinaria y en las reuniones del Comité Operativo de la ACAC.

La Academia participa activamente en cuatro programas de IANAS.

Don **José A. Lozano**, Secretario General, participó en las actividades relacionadas con su función como punto Focal del programa de Educación de IANAS:

En el Simposio de la Red Latinoamericana de Ciencias Biológicas – RELAB, agosto 29 y 30, en Santiago de Chile. En su conferencia sobre Educación en Ciencias presentó el programa de IANAS para primaria y secundaria. Planteó el problema de los altos porcentajes de pérdida de las materias de ciencias (matemáticas, física y química) en los primeros años universitarios que contribuyen al grave problema de deserción universitaria. Luego tocó el tema de la falta de comunicación entre la universidad y la industria en los países latinoamericanos usando datos del Informe, para el año 2010, de Ciencias de la UNESCO. Como una solución a este problema presentó su esquema de formación investigativa-participativa, el cual tuvo muy buena acogida.

En el Congreso Internacional: “Paralelismo Educativo en la Ciencia en Tu Escuela”, realizado en México D.F., del 9 al 13 octubre. En esta reunión se hizo un estudio comparativo entre el Diplomado presencial y el Diplomado a distancia del Programa “La Ciencia en tu Escuela” de la Academia Mexicana de Ciencias. También se hizo entrega de los Diplomas a quienes aprobaron el primer Diplomado a Distancia para maestros de primaria. Los graduandos de siete países (incluido México) recibieron su diploma en ceremonia solemne. Habló con el director del programa, Carlos Bosch, para tratar que maestros colombianos participaran en el próximo curso a distancia. Al regresar a Colombia se puso en contacto con la directora del Programa Ondas de COLCIENCIAS para tratar de aprovechar la oportunidad de conseguir que veinte maestros se inscribieran en el diplomado a distancia.

El programa Ondas presentó 22 candidatos para las becas otorgadas por el Programa “La Ciencia en Tu Escuela” para el Diplomado a Distancia. El 11 de enero de 2012 se inició el Diplomado. Actualmente están tomando el diplomado 11 maestros de todo el país, de las 22 que iniciaron el programa.

Participó en la reunión de Planeación Estratégica del Programa de Educación de IANAS, en Buenos Aires, del 8 al 11 de noviembre. En esta reunión se elaboró el Plan estratégico del Programa.

El 19 de diciembre participó en una reunión de la Junta Directiva de la Red Colombiana de Formación Ambiental

RCFA con el Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Dr. Frank Pearl. Criticó el documento **AGENDA INTERSECTORIAL DE EDUCACIÓN AMBIENTAL Y COMUNICACIÓN (2010-2014)**, lanzado el 16 de diciembre de 2011. Su crítica se basó en que este documento dejó por fuera la universidad y su conocimiento ambiental. Aprovechó la oportunidad para mencionar que existen muchos problemas que deben ser estudiados conjuntamente por el Ministerio y la Universidad Colombiana, pero mencionó solamente uno para destacar la importancia de encontrar urgentemente una solución: El problema de los permisos de acceso a información genética. Cada uno de los miembros de la Junta Directiva de la RCFA tuvo oportunidad de expresar sus inquietudes al ministro.

Participó como invitado especial en el Taller de Planeación Estratégica del Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, que se realizó los días 25, 26 y 27 de enero de 2012 en el municipio de Paipa – Boyacá, que tuvo por objeto programar la reestructuración de este ministerio.

El InterAcademic Council IAC y la Red Global de Academias de Ciencias IAP crearon el grupo “Strengthening Global Research Integrity”, constituido por 6 académicos. Fue invitado a formar parte de este comité, el secretario, José A. Lozano. Se le dio como tarea producir un documento sobre este tema. Se han celebrado dos reuniones en Amsterdam y una en Berlín. El documento: “Responsible Conduct in the Global Research Enterprise: A Policy Report” será lanzado simultáneamente en los 15 países representados en el IAC, en los próximos días. El comité se ampliará para producir otros documentos.

La reunión del "Global Activities Committee" del programa de Educación en Ciencias del IAP, que se realizó en Helsinki el 30, 31 de mayo y 1 de junio de 2012 El énfasis fue en evaluación formativa y sumativa, hubo muy buenas conferencias aunque se notó falta de homogeneidad en algunos conceptos. Luego se trató el tema industria y educación en donde se habló de cómo se está financiando la educación basada en indagación por parte de entidades privadas.

Don Gabriel Roldán, punto focal de Colombia en el programa de agua de IANAS, participó en la Séptima reunión de Puntos Focales del Programa de Agua, que se realizó en La Paz (Bolivia), del 21 al 25 noviembre de 2011, que tuvo como tema central: Agua y medio ambiente. Organizó: Academia de Ciencias de Bolivia. Dictó la conferencia: "Propuesta para el uso y manejo integral del agua".

Participó como profesor en el Taller Regional "**Desarrollo de Capacidades para la gestión de aguas superficiales en Centroamérica**", realizado en Managua, Nicaragua del 29

de enero al 5 de febrero de 2012, con el objetivo de fortalecer los conocimientos y capacidades de los profesionales centroamericanos en la gestión de las aguas superficiales y promover el intercambio de información y divulgación de resultados de investigaciones actuales. Se evaluó la necesidad de formar una red entre las instituciones y profesionales que trabajan en el manejo de lagos y embalses en la región.

En el día mundial del Agua (22 de marzo) La Academia Colombiana de Ciencias llevó a cabo el lanzamiento del libro: "**Diagnóstico del Agua en las Américas**", resultado del trabajo conjunto de los miembros del Programa de agua de IANAS, coordinado por Blanca Jiménez Cisneros de México y José Galizia Tundisi de Brasil La presentación estuvo a cargo del académico Gabriel Roldán, coautor junto con Ernesto Gühl, Claudia Campuzano y José M. Sandoval, del capítulo referente a Colombia. Este volumen proporciona, por primera vez una evaluación de los recursos hídricos en el continente americano. Se presenta el diagnóstico de 15 países.

Doña Margarita Perea, es el punto focal de Colombia en el programa de Mujeres de Ciencia (Women for Science) de IANAS.

Con ocasión de la celebración del “Año internacional de la Mujer Científica” declarado por la Asamblea General de las Naciones Unidas, el 17 y 18 de noviembre, se realizaron dos reuniones dentro del mismo evento: “Primer Simposio Mujer y Ciencia en Colombia” y “Primer Encuentro Nacional de Mujeres en Ciencia e Ingeniería”, en el Auditorio Mario Laserna de la Universidad de los Andes. La Academia formó parte del Comité Organizador, conjuntamente con profesoras de la Universidad Nacional y de Los Andes. La Academia apoyó el comité científico y colaboró en la organización del evento.

Uno de los objetivos del evento era promover la integración de científicas colombianas en una red nacional que pudiera integrarse al programa de IANAS. Alrededor de 300 mujeres contestaron un formulario, que se constituyó en la primera base de datos para la Red Colombiana de Mujeres en la Ciencia. Esta base de datos está siendo procesada para depurarla.

Doña Margarita Perea, asistió a la segunda reunión de Puntos Focales del Programa de IANAS “Women for Science”, que se realizó en la ciudad de Panamá, entre el 9 y 11 de febrero. En esta reunión se presentaron informes de cada país. Se decidió publicar las biografías de académicas destacadas, entre las cuales fue seleccionada la Académica Ángela Restrepo.

Don Humberto Rodríguez, es el punto focal de Colombia en el Programa de Energía de IANAS. Lo acompaña como representante de la Academia Don José María Rincón.

A raíz de la participación de Don Humberto Rodríguez en los dos talleres del Programa de Energía de IANAS celebrados en 2010 y 2011, fue nombrado como miembro del Comité Científico de la Oficina Regional para América Latina y el Caribe del Programa de las Naciones Unidas para los Asentamientos Humanos (ROLAC).

Entre el 17 y 19 de abril se celebró el tercer taller del Programa de Energía de IANAS en la Paz, Bolivia. El taller enfatizó, en el primer día, el tema de energía para comunidades no servidas y se presentaron informes de cada país.

En el segundo día se trataron los temas de energía renovables, bioenergía, eficiencia energética e innovación. Representó a la Academia Don José María Rincón quien presentó un informe sobre la Red Latinoamericana para producción de bioenergía a partir de residuos orgánicos, que él lidera. Los objetivos de la Red son: Identificar tecnologías que usan residuos para generar energía y/o combustibles líquidos, identificar residuos apropiados en los países participantes, respaldar estudios de factibilidad y proyectos piloto y desarrollar programas nacionales y regionales.

Programa Internacional Geosfera-Biosfera (IGBP)

El actual coordinador del Capítulo Colombiano del IGBP, por designación de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, es Don Germán Poveda, académico de número.

Don Germán Poveda viajó del 10 al 16 de septiembre a Madrid, España, a la Universidad Carlos III de Madrid, para dictar una conferencia sobre Cambio Climático y preparar una propuesta de investigación conjunta con la Profesora Mercedes Pardo Buendía, actual Presidenta del Comité Español de Investigación en Cambio Ambiental Global. Del 17 al 25 de septiembre estuvo en Italia, con el propósito de asistir en Verbania, al 2011 Symposium “Global Environmental Change and Human Health: Healthy Forests for Life”, y a la Cuarta Reunión del Comité Internacional de Dirección Científica del Programa sobre Cambio Ambiental Global y Salud Humana.

Participó en la Conferencia Internacional “Planet Under Pressure 2012” (<http://www.planetunderpressure2012.net/>), realizada en Londres entre 26 y 29 de Marzo de 2012, que se constituyó en la reunión científica más grande de investigadores sobre cambio global, preparatoria de la Conferencia de las Naciones Unidas sobre Desarrollo Sostenible (Rio+20), a la cual asistieron 3.018 delegados de manera presencial, y más de 3.500 virtualmente a través de teleconferencias e internet. En esa conferencia internacional, el Profesor Poveda participó en el Panel sobre “Extreme Climate Events in

Amazonia: Causes, Consequences and Strengthening Socio-Ecological Systems to Build Resilience”, con una ponencia sobre las Interacciones entre los Andes y la Amazonia. Presentó una ponencia oral titulada “Hydrologic consequences of shifting between two equilibrium states of the climate-vegetation system in tropical South America”, autoría de J.F. Salazar, G. Poveda, G. Sampaio, e I.F.A. Cavalcanti. http://www.planetunderpressure2012.net/pup_session.asp?19041

Por designación de la Academia, participó en la Reunión de los Comités Nacionales del International Geosphere-Biosphere Programme (IGBP), realizada en la Royal Society, Londres, 30 de Marzo de 2012.

El Profesor Poveda es autor Principal del 5º. Reporte del Panel Integubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), en el capítulo sobre América Central y América del Sur. En tal condición participó en la segunda conferencia de Autores Principales, llevada a cabo en San Francisco, California, EUA, 12 a 15 de Diciembre de 2012.

Con su grupo de investigación publicó 8 artículos científicos y presentó 10 ponencias en eventos nacionales e internacionales. El profesor Poveda fue ganador de una convocatoria de proyectos de investigación del gobierno de Canadá, con el proyecto titulado “Vulnerability and Adaptation to Climate Extremes in the Americas (VACEA)”, presentado en consorcio con Universidades de Canadá, Chile, Argentina, Brasil y Colombia. También fue ganador de una convocatoria de proyectos de investigación en la Unión Europea, con el proyecto titulado “AMAZALERT-Raising the alert about critical feedbacks between climate and long-term land use change in the Amazon”, presentado en consorcio con centros de investigación de Europa y América del Sur.

Don **Enrique Forero** preside la Comisión de Biología y Ciencias Ambientales es responsable de la revisión y actualización de la página Web y viene desempeñando la labor de coeditor, conjuntamente con Don Santiago Díaz, del libro: “La Academia Colombiana de Ciencias en los albores del siglo XXI”.

Don **Enrique Forero** asistió en representación de la Academia a la Asamblea del Observatorio de Ciencia y Tecnología, que se desarrolló el jueves 29 de marzo, en las instalaciones de la Academia. Presidió la doctora Claudia Jimena Cuervo, de COLCIENCIAS. Participaron representantes de 26 instituciones. Se aprobó por unanimidad la reelección de la Academia Colombiana de Ciencias como representante de los socios estratégicos ante la Junta Directiva.

El 21 y 23 de marzo Doña **Helena Groot** participó en la XX Asamblea de ACOFACIEN, realizada en la Universidad del

Tolima (Ibagué), el tema de trabajo fue: Perfil del Egresado y Construcción de Plan de Estudios por Competencias. Doña Helena Groot fue elegida secretaria de la Asamblea.

Don **Moisés Wasserman**, representa a la Academia en el Comité de Libertad y Responsabilidad en la Conducta de la Ciencia (Committee on Freedom and Responsibility in the Conduct of Science CFRS) y como delegado participó, en la reunión del “International Human Rights Network of Academies and Scholarly Societies”, que se celebró en la Academia Sínica en Taiwán entre el 22 y el 26 de mayo. Se discutió la posibilidad de crear una comisión en la Academia sobre Derechos Humanos para cumplir los mismos objetivos de la Red Internacional. Tendría que poder emitir declaraciones muy rápidamente para que fueran efectivas.

Indagala, página Web lanzada por varias Academias de América, tiene por finalidad servir de apoyo a la labor docente de profesores de ciencias, y debe alimentarse con material que, en coordinación con cada Academia, se suba a la red. La coordinación la tiene ahora la Academia de Ciencias de México (Don Carlos Bosch), antes estuvo en la Universidad de los Andes. Don José Lozano, punto focal para Colombia del Programa ECBI de IANAS, representará a Colombia en las actividades de Indagala.

Don **Ernesto Concha**, actual “web master” de la Academia, viajó a México entre el 12 y el 15 de febrero a una reunión de encargados de la parte técnica de la página Indagala.

La ACCEFYN preside el Comité Organizador del Congreso de Ciencias y Tecnologías Ambientales, del cual en este año se realizaron la octava, y novena sesiones así:

La VIII sesión se llevó a cabo en el Colegio Verde de Villa de Leyva (28 octubre/2011) y en la UDCA (9 noviembre/2011) con el tema: “Historia, Ambiente y Desarrollo; Equidad, Seguridad y Paz”.

La IX sesión: “Manejo Integral de Territorios Costeros, Playas y Océanos” se celebró el 24 y 25 de noviembre en la Universidad del Magdalena, con el apoyo del Ministerio de Medio Ambiente.

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, en su condición de órgano consultivo del Gobierno Nacional (artículo 1º, ley 34 de 1933), envió en el mes de mayo una comunicación dirigida al Doctor **Frank Pearl**, Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible, expresando su preocupación por las dificultades que están encontrando los científicos colombianos para adelantar sus labores investigativas sobre la biodiversidad del país. La comunicación se sometió a discusión del pleno de la Academia, el 16 de mayo de 2012. El pleno de la Academia respaldó unánimemente el texto de la misma.

El 4 de mayo se realizó la reunión especial, convocada por la Academia y la Red Colombiana de Formación Ambiental, para la discusión de la presentación de Colombia en la Reunión de Río+20, en Brasil. Asistieron representantes del gobierno de Colombia para Río+20, representantes del sector privado, ONG’s, organizaciones ambientales, representantes de redes de juventudes, entre otros.

La Academia expresó su respaldo a la declaración sobre Población y Consumo preparada por el IAP, lanzada en la última semana de mayo, como preparación a su participación en la reunión de Río+ 20.

Con fecha 17 de julio de 2012 la Academia envió una carta al señor Presidente de la República, Doctor Juan Manuel Santos, en la que le expresa su preocupación por el estado actual del Sistema Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación SNCTI. La Academia solicitó al señor Presidente su activa participación en dos acciones inmediatas:

La designación de un Director de Colciencias que sea un científico con méritos reconocidos en el ámbito nacional e internacional, con ejecutorias exitosas en la gestión y el impulso de la ciencia y con estrechos vínculos con la comunidad científica.

La asignación de los recursos necesarios para atender las necesidades de la investigación científica y la formación de investigadores colombianos.

La Academia viene participando, a través del presidente y el secretario, en las reuniones que convocan la Cancillería y/o la Comisión Colombiana del Océano para discutir el tema Antártico. Desde 1990, la ACCEFYN fue designada asesora de la Comisión Nacional de Asuntos Antárticos por Decreto No. 1690 del 1 de agosto de 1990. Actualmente la Cancillería tiene renovado interés por avanzar hacia la calidad de Miembro Consultivo del Tratado Antártico.

El 9 y 10 de Agosto de 2012 la Academia Colombiana de Ciencias organizó y realizó en Bogotá (Hotel Egina) la **IX Reunión de Puntos Focales del Programa de Educación en Ciencias de IANAS**. Asistieron 18 representantes de 14 países. Se eligió como coordinador del programa a la representante de la Academia de Argentina, Doña Norma Sbarbati Nudelman y como Vice-coordinador a Don Gabriel Macaya, presidente de la Academia de Costa Rica. Se revisó el plan estratégico, se redistribuyeron los fondos para las actividades del segundo semestre de 2012, se discutió y aprobó provisionalmente el presupuesto de 2013. El Programa ONDAS de Colciencias hizo una presentación extensa e inició contactos para la internacionalización del Programa.

El 11 de Agosto de 2012 se realizó la **XIII Reunión de Junta Directiva y VII Asamblea General de la Comunidad Científica del Caribe CCC** en Bogotá (Hotel Egina), para la cual la Academia Colombiana cumplió el papel de anfitrión. Se eligió nueva Junta Directiva. Fue elegido como presidente Don Jaime Rodríguez Lara, presidente de la Academia Colombiana. Se hizo un análisis de las condiciones económicas de la comunidad y se hicieron planes para el desarrollo futuro de actividades y programas científicos.

APOYO A EVENTOS

La Academia apoyó ó está apoyando la realización de los siguientes eventos:

- Congreso Colombiano de Ciencias Biológicas, que se realizó en Medellín del 11 al 15 de octubre 2011.
- Escuela de Investigación “Algebraic Structures, their representation and applications in geometry and non-associative models”, realizada del 4 al 16 de marzo de 2012, en la ciudad de Cartagena de Indias.
- XV Simposio de Lógica Matemática, Bogotá del 4 al 8 de junio de 2012.
- El III Congreso Iberoamericano y del Caribe de Restauración Ecológica; II Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y III Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica que se realizarán del 29 al 31 de Julio de 2013 – Bogotá, Colombia.

PREMIOS CIENTÍFICOS

Con el objetivo de premiar la consagración de una vida a la investigación científica y de promover las vocaciones de jóvenes científicos, la Academia imprimió y envió el Plegable correspondiente a la convocatoria para los Premios de la Academia, versión 2012: Premio a la Obra Integral de un Científico y premio Academia-TWAS para científicos jóvenes colombianos en el área de matemáticas. Se recibieron candidaturas hasta el 18 de mayo y los premios se entregarán el 22 de agosto de 2012.

COMITÉS

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales cuenta con comités y grupos de trabajo internos, participa en comités y grupos externos a través del Presidente o sus delegados. Estos y otros grupos permanentes u ocasionales propenden por el mejoramiento del nivel de la investigación y de la calidad de la enseñanza de las ciencias y participan en el cumplimiento de su función como órgano consultivo del gobierno.

Con el propósito de reorganizar y poner en funcionamiento las Comisiones Permanentes de la Academia (Art. 26 Estatutos), durante el primer semestre de 2012, se convocó a los académicos a reuniones temáticas, en las que se ha designado un Coordinador y se han adoptado algunas metas y acciones:

- * Comisión de Biología y Ciencias Ambientales: (35 Académicos)
Coordinador: Académico **Enrique Forero**.
Se incluyeron los Académicos del área de Microbiología
- * Comisión de Química: (25 Académicos)
Coordinador: Académico **Juan C. Martínez**
- * Comisión de Matemáticas: (17 Académicos de los cuales 7 en el extranjero)
Coordinador: Académico **Xavier Caicedo**
- * Comisión de Física: (20 Académicos)
Coordinadora: Académica **Ángela Camacho**
- * Comisión de Ciencias de la Tierra (16 Académicos)
Coordinador: Académico **Carlos Alberto Vargas**
Se incluyeron Académicos Geólogos, Oceanógrafos y Meteorólogos

Comisión de Química

Se constituyó con ocasión del año Internacional de la Química (2011).

La comisión coordinada por Don Juan Martínez se encargó de programar y apoyar las actividades del año internacional de Química, en asocio con la Universidad Nacional de Colombia, especialmente la Vicerrectoría de Investigación, y UNIMEDIOS y otras entidades afines a la Química con las cuales se realizaron varias actividades.

El 11 de abril se realizó el acto académico de Clausura del Año Internacional de la Química, donde se entregaron la multimedia "**Todo es cuestión de Química**", de la Universidad Nacional y de la Academia y el número especial de la Revista de la Academia, (No. 136, vol. XXXV) en el que solamente se publicaron artículos de Química.

Comisión Permanente de Parques.

El 2 de abril se llevó a cabo, en las instalaciones de la Academia, una reunión entre la subdirección técnica de Parques Nacionales Naturales y la Comisión de Parques Nacionales Naturales de la Academia, en la cual se discutió el trabajo que viene desarrollando la Unidad de Parques tendiente a la creación de futuros parques nacionales.

La Comisión de Parques de la Academia emitió el concepto sobre la creación del Parque **Nacional Natural Corales de Profundidad** que fue discutido y avalado por la Academia en pleno en su reunión del 16 de mayo de 2012.

La Comisión de Parques Nacionales Naturales de la Academia se fortaleció con la adición de tres nuevos miembros,

quedó integrada por los académicos Don Julio Carrizosa Umaña, Don Miguel Gonzalo Andrade C., Don John D. Lynch, Don Gary Stiles Hurd, Don José Daniel Pabón y Don José A. Lozano. Fue designado coordinador de esta Comisión el académico Don Miguel Gonzalo Andrade.

Biblioteca Luis López de mesa

La Academia mantiene su biblioteca “Luis López de Mesa”. Sus volúmenes se incrementan principalmente a través del canje que recibe por las publicaciones propias y donaciones de diferentes fuentes. La Academia adquiere, por compra, únicamente tres títulos de revistas científicas (Science, Nature y Scientific American) y ocasionalmente, algunos pocos libros. Se pueden consultar electrónicamente 14.960 registros de libros, folletos y las referencias bibliográficas de todos los artículos publicados hasta ahora en la Revista de la Academia y 2.235 títulos de publicaciones seriadas.

Publicaciones

Se publicaron y distribuyeron los números 134, 135, 136, 137 y 138 de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

La lista de distribución y canje de la Revista cuenta con 461 direcciones así: 204 en Colombia, 110 en América y 147 en Europa y resto del mundo.

Se publicó el libro “Introducción a la Paleopatología Precolombina” de Don Gonzalo Correal Urrego.

El libro “La Academia Colombiana de Ciencias en los albores del siglo XXI”, editado por Don Enrique Forero y Don Santiago Díaz, será entregado durante el mes de septiembre.

Capítulos

La Academia cuenta con capítulos regionales así:

Capítulo de la Región Caribe creado el 23 de noviembre del 2000, Capítulo Sudoccidental creado el 2 de abril de 2003 y el Capítulo de Antioquia creado el 13 de noviembre de 2003.

El Capítulo Sudoccidental tiene como director a Don Pedro Prieto y secretario a Don Héctor Fabio Zuluaga, durante el segundo semestre de 2011, hizo un convenio con la FUNDACIÓN BIOVISUAL, por Diez millones de pesos (\$ 10.000.000.00) para apoyar el programa “Los Científicos Van a la Escuela”, en el que científicos pertenecientes al capítulo sudoccidental de la Academia realizaron un ciclo de conferencias para la Secretaria Departamental de Educación del Valle y la Biblioteca Departamental.

En el presente año han venido trabajando en la elaboración de un proyecto para presentar una propuesta a la convocatoria de macroproyectos de la Universidad del Valle sobre "Apropiación Social de la Ciencia". El Doctor Carlos Osorio, está encargado de la presentación de la propuesta.

El Capítulo de Antioquia. La dirección sigue en manos de Doña Ángela Restrepo y Don Pablo Abad ha cumplido las funciones de secretario.

El capítulo continúa con la programación de reuniones mensuales. Se continúa el convenio con Explora para dictar conferencias y programar nuevas interacciones.

En la página web de la Academia se puede consultar la Biblioteca virtual sobre científicos antioqueños, a cargo del académico Don Michel Hermelin.

22 de Agosto de 2012
José A. Lozano
Secretario General