

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXVI

SEPTIEMBRE DE 2002

NÚMERO 100

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA

Edición No. 100*Octubre de 1936-Septiembre de 2002*

CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Nota Editorial	317	<i>Carlos A. Vargas-Jiménez, Luis G. Pujades, Arantza Ugalde & José A. Canas</i>	373
Biogeografía (Biogeography) La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. (The insular equilibrium theory in Biogeography and Conservancy). <i>Carmen Pozo & Jorge Llorente-Bousquets</i>	321	Determinación del sustrato rocoso en glaciares tropicales mediante el empleo del radar. (GP radar determination of rocky substrate in tropical glaciers). <i>Carlos A. Vargas, Jair Ramírez-Cadena, Amparo Coral-Ruiz & José L. Naranjo</i>	393
Botánica (Botany) Novedades en Senecioneae de Colombia. Nuevas especies de <i>Scrobicaria</i> , <i>Gynoxys</i> y <i>Aequatorium</i> . (Novelties in Colombian Senecioneae. New species of <i>Scrobicaria</i> , <i>Gynoxys</i> and <i>Aequatorium</i>). <i>Santiago Díaz-Piedrahita & Alejandra Correa</i>	341	Matemáticas (Mathematics) Sobre los polinomios ortogonales, las fracciones continuas y las medidas espectrales. (About orthogonal polynomials, continued fractions and spectral measures). <i>Jairo Charris & Germán Preciado-López</i>	403
Novedades en Vernonieae (Asteraceae) de Colombia (Novelties in Colombian Vernonieae (Asteraceae)). <i>Santiago Díaz-Piedrahita & Sandra Obando</i>	347	About a prompt strategy for estimating missing data in long time series. (Acerca de una estrategia rápida para estimar datos faltantes en series temporales). <i>Fabio H. Nieto & Fernando Ruiz</i>	411
Novedades taxonómicas y sinopsis del género <i>Melocactus</i> Link & Otto (Cactaceae) en Colombia. (Novelties and synopsis of the genus <i>Melocactus</i> Link & Otto (Cactaceae). <i>José Luis Fernández-Alonso & Guy Xhonneux</i>	353	Zoología (Zoology) La avifauna de la vertiente oriental de los Andes de Colombia. Tres evaluaciones en elevación subtropical. (The avifauna from the Andean East slope of Colombia. Three surveys at subtropical elevation) <i>Clara Isabel Bohórquez</i>	419
Una nueva especie de <i>Marcgravia</i> , Grupo Galeatae (Marcgraviaceae) de la Cordillera Oriental y catálogo del género para Colombia. (A new species of <i>Marcgravia</i> , Galeatae Group (Marcgraviaceae) from the Cordillera Oriental and a catalog of the genus for Colombia.) <i>Diego Giraldo-Cañas</i>	367	Vida Académica (Academic Life)	443
Ciencias de la Tierra (Earth Sciences) Estado de deformación y esfuerzos en el territorio colombiano. (State of strain and stress in Colombian territory).		Constitución de la Academia (Members of the Academy)	457

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

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

URL: <http://www.accefyn.org.co/PubliAcad/rev/rev.htm>

DIRECTOR DE PUBLICACIONES:
SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA

COORDINADOR EDITORIAL
POLIDORO PINTO ESCOBAR

COMITÉ EDITORIAL
Período 2002 - 2004

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



EMBLEMA DE LA ACADEMIA MATRIZ ESPAÑOLA

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

ARTÍCULO 37 DE LOS ESTATUTOS

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

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

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

República de Colombia
MINISTERIO DE EDUCACIÓN NACIONAL



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

Armada digital, impresión y acabados:

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

Cra. 42 No. 10A-57 Tels.: 269 07 88 - 562 72 50. E-mail: guada@col1.telecom.com.co

CIEN ENTREGAS DE LA REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

En el último trimestre de 1936, y con el auspicio del *Ministerio de Educación Nacional*, apareció la primera entrega de la *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Se trataba de un boletín con cerca de cien páginas editado en formato de un octavo de pliego y en el cual se recogían, además de una Sección Editorial y de las notas del director, once trabajos originales, cuya calidad y variedad de contenido marcarían el futuro de la publicación. Formaban ese primer número los siguientes artículos: *Las especies colombianas del género Calosoma Weber* del Hermano Apolinar María F.S.C.; *Estudio sobre las nubes y la circulación de las corrientes en Bogotá* por el padre Simón Sarasola S.J.; *Valles y lagos de la Cordillera Oriental* por Luis Cuervo Márquez; *Resumen de las investigaciones sobre el bacilo de la lepra* por Federico Lleras Acosta; *Conceptos generales sobre la entomología económica y los servicios de Sanidad Vegetal en el país* por Luis María Murillo; *Observaciones geobotánicas en Colombia* por José Cuatrecasas; *Explicación preliminar a la publicación de los trabajos de Garavito sobre óptica astronómica* por Jorge Álvarez Lleras; *Teoría de la aberración de la luz* por Julio Garavito Armero; *Primer informe sobre los trabajos de Garavito* por Jorge Álvarez Lleras; *Notas matemáticas* por Víctor E. Caro y *La tensión arterial* por Antonio María Barriga Villalba. Como puede verse en la anterior lista, tuvieron cabida la zoología, las ciencias de la tierra, las ciencias de la salud, la botánica, las matemáticas y la historia de la ciencia a través del análisis de los trabajos de Julio Garavito. Con excepción del trabajo del astrónomo y matemático bogotano, todos los escritos fueron preparados por integrantes de la comunidad científica, representada entonces por los quince miembros que integraban la nómina original de la Institución.

Con la aparición y adecuada distribución de la *Revista* se daba cumplimiento a uno de los objetivos de la Academia, cual era el de propagar el conocimiento de las ciencias exactas, físicas y naturales. La Corporación acordó publicar, de acuerdo con la disponibilidad presupuestal, tanto los trabajos de sus miembros, como la producción científica de personas ajenas a la Corporación. Desde un comienzo fue política oficial, la de que la Academia no se haría responsable de las opiniones expresadas por los autores. El Director y el Comité editorial sólo velarían, como lo han hecho siempre, por la originalidad y calidad de los escritos que se les sometiesen, quedando en cada autor la responsabilidad de sus proposiciones y asertos.

La *Revista* se inició como una publicación trimestral; fue su primer director el doctor *Jorge Álvarez Lleras*, quien también se desempeñaba como presidente de la entidad. Le secundaban en el Comité de redacción los doctores Víctor E. Caro, Antonio María Barriga Villalba y Calixto Torres Umaña. El carácter trimestral se perdió a los pocos años; los actuales estatutos establecen que la *Revista* debe aparecer con la periodicidad que se considere conveniente, con un mínimo de una entrega por año, pero ha sido política de la Corporación mantener la periodicidad inicial, publicando cuatro entregas por año, objetivo que se viene cumpliendo, en forma estricta, desde 1998.

La *Revista de la Academia* vino a llenar un vacío sentido entre la exigua comunidad científica nacional, dado que las ciencias exactas, físicas y naturales, no contaban entonces con un hogar estable. Dentro de la multitud de revistas que se editaban en el país, la única publicación seriada de carácter científico que había superado las cien entregas era el *Boletín de la Sociedad de Ciencias Natura-*

les del Instituto de la Salle, publicación que había dejado de editarse cinco años atrás. La *Revista Médica de Bogotá* sólo se ocupaba de las especialidades médicas, aunque en sus páginas tenían cabida trabajos botánicos de índole terapéutica. Con el tiempo el *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales del Instituto de la Salle*, cambiaría su denominación por la de *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales*. Se trataba de una pequeña gaceta fundada y dirigida por el *Hermano Apolinar Marís f.s.c.*, cuyo primer número apareció el 1º de febrero de 1911 bajo el lema de "*Magna et mirabilia sunt opera tua, Domine Deus Omnipotens*". Tras 20 años de actividades y de 110 entregas el Boletín dejó de aparecer en mayo de 1931. Su perfil era diferente, pues tenía como propósito el de divulgar los trabajos preparados por los miembros de la Sociedad de Ciencias Naturales y a la vez difundir conocimientos científicos y prácticos, útiles a los agricultores y comerciantes del país, así como dar a conocer a los industriales y capitalistas extranjeros abundante información relativa a la riqueza natural del territorio colombiano.

La *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, siempre se ha caracterizado, por la calidad de su contenido y por su pulcritud editorial; se ha mantenido como una publicación de carácter netamente científico cuyos artículos son cuidadosamente seleccionados, características que, con escasos altibajos, se han conservado a lo largo de sesenta y seis años.

En relación con la aparición del primer número de nuestra *Revista*, el editorialista del periódico "*La Razón*" señalaba el 2 de enero de 1937 lo siguiente:

"La aparición de revistas de carácter científico en Colombia es acontecimiento inusitado, casi milagroso. Publicaciones ha habido siempre en el país, unas de escasa vida y honda proyección, otras de existencia empedernida y consecuencias nulas para la cultura; pero revistas propiamente científicas no las había

en Colombia desde hace unos cincuenta años. De allí que la aparición de la 'Revista de Ciencias Físicas, Naturales y Exactas' publicada por el Ministerio de Educación Nacional, nos haya sorprendido en altísimo grado. Si la fatalidad que se abate sobre publicaciones de esta índole no acaba con ellas, dentro de poco tiempo se podrá volver a hablar con orgullo de una ciencia colombiana, como en los venturosos días de la Expedición Botánica".

Afortunadamente esa fatalidad a la que aludía el editorialista no operó y la *Revista de la Academia*, venciendo no pocas dificultades, ha perdurado y llega a su centésima entrega cumpliendo rigurosos estándares, plena de vigor, estricta en su periodicidad trimestral, exigente con los autores, pulcra en su presentación y con una excelente distribución, tanto en el nivel nacional como en el internacional.

Las directrices fijadas por el doctor Jorge Álvarez Lleras y por sus sucesores se han mantenido a lo largo de los años. Tan sólo, en beneficio de los lectores y para comodidad de los bibliotecarios, luego de sesenta años de existencia y setenta y cinco entregas, redujo su tamaño al presente formato. Actualmente se publican cuatro entregas que aparecen en marzo, junio, septiembre y diciembre; cada una comprende cerca de 150 páginas; el volumen cubre alrededor de 600 páginas. Al final de cada volumen se publican, un índice de contenido, separado por materias, y otro de autores. Las normas editoriales y las exigencias a los responsables de los artículos se han hecho cada vez más estrictas, para ajustarlas a las condiciones de la época y a los estándares universales; por ello nos sentimos orgullosos y nos esmeramos en la labor editorial, más aun cuando nuestra *Revista* es la voz legítima de la comunidad científica colombiana y refleja con objetividad, en todos los rincones del planeta, la imagen de nuestro desarrollo y de nuestros avances científicos.

En la edición de estas cien entregas han participado, como responsables de la *Revista* los siguientes directores:

1936-1947	Jorge Álvarez Lleras	Números 1 - 27	27 entregas.
1950-1951	Fabio González Zuleta & Enrique Pérez Arbeláez	Números 28-31	4 entregas.
1952-1961	Luis María Murillo Quinche	Números 32-43	12 entregas.
1962-1970	Luis Duque Gómez	Números 44-52	9 entregas.
1972-1980	Gustavo Perry Zubieta	Números 53-56	4 entregas.
1981	Luis Eduardo Mora Osejo	Número 57	1 entrega.
1983-1989	Julio Carrizosa Umaña	Números 58-64	7 entregas.
1989-2002	Santiago Díaz-Piedrahita	Números 65-100	35 entregas.

Cientos de artículos y multitud de autores han desfilado por las páginas de la *Revista*. La antropología, la botánica, la biogeografía, la ecología, las ciencias de la tierra, la física, las matemáticas, la estadística, la historia de la ciencia, la química, la zoología han tenido amplio campo en sus páginas.

Además de los números habituales que forman la colección, en diciembre de 1999 se publicó un suplemento especial del Volumen XXIII, como homenaje al profesor Pedro M. Ruiz, máximo zoólogo colombiano del siglo XX. Tal suplemento contiene 73 contribuciones originales y alcanzó 744 páginas. Es propósito de la dirección de la *Revista* y del Comité Editorial presentar a los lectores

un análisis de sus cien primeros números; el mismo aparecerá, como Nota editorial, en la próxima entrega.

La *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* seguirá haciendo presencia activa en el mundo científico y sus editores se esmerarán en mantener las políticas tradicionales de respeto a las hipótesis y opiniones de los autores y aceptación de diversos idiomas, complementadas con las más altas exigencias editoriales, siempre con la meta de lograr una publicación de excelencia que sea orgullo de la ciencia colombiana y que compita, en igualdad de condiciones, con las revistas más acreditadas del mundo.

LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO INSULAR EN BIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN

por

Carmen Pozo¹ y Jorge Llorente Bousquets²

*"En la ciencia de la biogeografía,
la isla es la primera unidad que la mente
puede abstraer para comenzar a comprender"*
MacArthur & Wilson, 1967

Resumen

Pozo, C. & J. Llorente Bousquets: La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(100): 321-339. ISSN 0370-3908.

Con base en la revisión de abundante bibliografía, se hacen comentarios en relación con la teoría de la ecogeografía insular propuesta por MacArthur & Wilson y sobre el impacto, implicaciones y limitaciones generadas en la aplicación de dicha teoría en investigaciones relativas a la biogeografía, la ecología y la biología de la conservación. Se destaca cómo tal modelo sirvió de estímulo para realizar numerosas investigaciones y generar nuevos conceptos como el de "Población viable mínima" (MVP).

Palabras clave: Equilibrio insular, Modelo de MacArthur & Wilson, hábitats insulares, biogeografía, bioconservación, colonización, extinción.

Abstract

Based on the revision of abundant bibliography, commentaries are made in relation to the ecogeographical island theory proposed by MacArthur & Wilson and over its impact as well as the implications and limitations generated in the application of the theory in research related to biogeography, ecology, and conservation biology. We emphasize that the model served to stimulate a great deal of research and generate new concepts, such as "Minimal Viable population" (MVP).

Key words: Island equilibrium, Model of MacArthur & Wilson, Island habitats, Biogeography, Bioconservation, Colonization, Extinction.

1 Museo de Zoología-ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur. Apdo. Postal 424 C.P. 77000, Chetumal, Q. Roo. México. cpozo@ecosur-groo.mx
2 Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. Apdo. Postal 70-399 C.P. 04510 México, D. F. jlb@hp.ciencias.unam.mx Instituto de Ciencias Naturales, UNAL. Bogotá, Colombia.

Las islas oceánicas y la vida insular siempre han sido de gran interés para taxónomos, ecólogos, genetistas y biogeógrafos, sean botánicos o zoólogos. Su importancia radica en la información que nos aportan sobre los procesos de la evolución, en espacio y tiempo, así como de procesos ecológicos. Desde un punto de vista histórico es clara la relevancia que tuvo la fauna de las Islas Galápagos para la formulación de los planteamientos de Darwin, así como fue significativa la isla Ternate (en Indonesia) para Wallace, quien planteó la teoría de la evolución por selección natural y que, además, publicó en 1880, "*La vida en las Islas o los fenómenos y causas de las faunas y floras insulares incluyendo una revisión y una propuesta de solución al problema de los climas geológicos*" (Williamson, 1981). Estos trabajos sólo son ejemplos, y debido a los constantes viajes de exploración que en esas épocas se intensificaron, con base en ellos se incrementó notablemente la información sobre las diferentes especies halladas en distintas islas; sin embargo, la mayoría de las investigaciones biogeográficas de esa época, consistían en descripciones de la distribución de taxones particulares ('biogeografía estadística') y se producían explicaciones históricas *ad hoc*, como es el caso del planteamiento de puentes transoceánicos para entender algunas distribuciones disyuntas.

El primer intento por formular una teoría con bases cuantitativas, que pudiera unificar la creciente masa de información sobre ecogeografía insular, se lo debemos a **MacArthur & Wilson** (1963, 1967). Sin embargo, no debemos olvidar que desde principios del siglo XIX surgieron algunos planteamientos sobre la relación existente entre el tamaño de determinada área y el número de especies que se encontraba en ésta, concepto que se trató con más detalle a principios del siglo XX y sirvió de base para el modelo propuesto por **MacArthur & Wilson** (M&W).

Un poco de Historia

La observación y estudio de que a mayor área entonces mayor número de especies, no es reciente. Los primeros planteamientos publicados a este respecto datan de hace más de 165 años (**Watson** 1835 en **Johnson & Simberloff** 1974, y de **Candolle** 1855 en **McGuinness** 1984a). En 1913, **Grinnell** y **Stwarth** al estudiar el número de especies presentes en distintos picos de montañas, establecieron: "*Parece ser que existe una probable ley: Entre más pequeña sea el área desconectada de una zona determinada... mayor escasez de tipos que persisten ahí*" (**Harris**, 1984). Más adelante se siguieron desarrollando varios trabajos, principalmente en comunidades terrestres, con la esperanza de poder establecer relaciones cuantitativas que pudieran ex-

plicar dicho fenómeno. Entre éstos se encuentran los trabajos de **Arrhenius** (1921) y **Gleason** (1922, 1925), quienes trabajaron con plantas; ellos desarrollaron sus planteamientos a partir de observaciones empíricas, pero carecieron de razonamientos de tipo matemático (**Williams**, 1943). Posteriormente, **Fisher et al.** (1943), quienes trabajaron con poblaciones animales, al analizar el fenómeno de abundancia relativa de las especies, concluyeron que éste podía ajustarse con series logarítmicas y **Preston** (1962) demostró que, al convertir las abundancias en forma canónica, se obtendría una distribución normal; entonces, la relación del número de especies y su abundancia canónica sería log-normal (**Gilbert**, 1980).

El pensamiento científico de mediados del siglo XX puso énfasis en una 'mezcla integrada' de conceptos ecológicos, evolutivos y biogeográficos, lo que hizo que varios investigadores nuevamente dirigieran su atención a las islas, debido a las características que presentan, como es el tener comunidades de plantas y animales más sencillas que las continentales. Uno de los pioneros fue David Lack, quien siguió a Darwin en el estudio de las Galápagos, al efectuar su clásica investigación de evolución y ecología de los pinzones. Ernst Mayr por su parte siguió a Wallace en las islas tropicales del sur de Asia, haciendo contribuciones para el entendimiento de la especiación. MacArthur fue estudiante de Hutchinson, quien trabajó intensamente en lagos para formular explicaciones del efecto de la variación geográfica en la diversidad de las especies, y su trabajo post-doctoral lo realizó con Lack. Wilson comenzó como taxónomo y, fuertemente influenciado por Mayr, trabajó con el origen y relaciones de las hormigas de las islas tropicales del sur de Asia y del Pacífico Sur. Ambos científicos tuvieron una extensa experiencia con islas (**Brown & Gibson**, 1983). Contrario a lo que muchos autores afirman, el libro de M&W no es un resumen del inmenso acervo de información en torno a las islas, producido por otros naturalistas o investigadores, puesto que ellos mismos ya habían contribuido con información producida en sus trabajos con aves y hormigas. Se trata de una nueva visión o enfoque, una nueva perspectiva que considera el equilibrio insular.

Según **Gilbert** (1980), M&W propusieron la 'teoría del equilibrio insular' como un intento por entender las observaciones resumidas por **Preston** (1962) y **Williams** (1964). Esta propuesta básicamente está fundamentada en deducciones lógicas de modelos gráficos y matemáticos, tomadas de algunos datos empíricos para ejemplos ocasionales (**Sauer**, 1969). En ella se plantea un enfoque cuantitativo diseñado para construir y probar modelos generales basados en procesos ecológicos. El modelo específico que ellos

propusieron sugiere que -el número de especies que habitan en una isla- representa un equilibrio entre tasas opuestas de extinción y colonización, y que estos procesos son función del tamaño de la isla y de su distancia a la fuente de colonizadores, respectivamente (Brown, 1978).

A partir de 1967, esta teoría ha sido ampliamente adoptada por ecólogos y bioconservacionistas de cualquier estirpe, generando también una revolución en el pensamiento ecogeográfico de la época y motivando una enorme cantidad de investigación que podría aplicarse a gran variedad de medios insulares, islas oceánicas, cuevas, picos de montaña e incluso islas artificiales o ecológicas.

La Teoría o Modelo Teórico

La inquietud por integrar regularidades o principios de distribución de las especies insulares, se encontraba en la literatura mucho antes de que MacArthur & Wilson sintetizaran -en una sola teoría- tres de esos principios. El impacto que causó su modelo, fue debido a la unificación de éstos y al grado de simplificación en que lo presentaron, de tal forma que muchos investigadores se sintieron atraídos. Patterson (1983) mencionó que el propósito de M&W fue reformular la biogeografía, en términos de los fundamentos de la ecología de poblaciones, una opinión bastante extrema. Un aspecto importante de la visión de M&W, que les llevó a formular su teoría, es que apreciaron a la biota de algunas islas, no simplemente como relictos de los eventos históricos del pasado, sino como entidades en cambio constante (Case & Cody, 1987).

Los principios utilizados en su teoría, fueron:

Área y número de especies. El tamaño del área por lo general permite la existencia de mayor o menor cantidad de tipos de hábitats disponibles, los cuales a su vez determinan el número de especies encontradas; sin embargo, en ausencia de buena información de la variedad de hábitats en áreas continentales, se utilizaron las islas para representar en el tamaño de su área un parámetro indirecto para deducir el número de especies (Figura 1).

Existen muchos estudios donde se compararon el número de especies en islas de diferentes áreas, pero que presentaban hábitats similares o se encontraban en el mismo archipiélago (Darlington, 1957). A menudo estos estudios daban como resultado relaciones de la forma $S = C \cdot A^z$, donde S es el número de especies presentes, A es el área de la isla, C es una constante de proporcionalidad que varía dependiendo del taxón y de la región biogeográfica, y z también es una constante, la cual varía muy poco entre los taxones o en un taxón dado en diferentes partes del mundo, y se obtie-

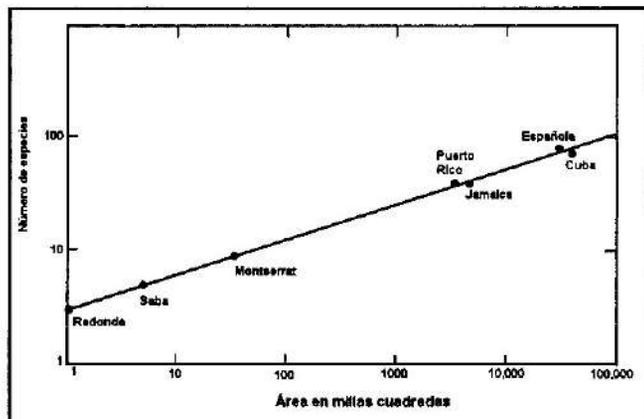


Figura 1. Curva de área-especies de la herpetofauna (anfibios y reptiles) de las Indias Occidentales. (Modificada (traducida) de MacArthur & Wilson 1967).

ne de la pendiente de la regresión lineal al representar gráficamente $\log S$ vs $\log A$. La relación $S = C \cdot A^z$, desde entonces es conocida como la curva de especies-área.

Preston (1962) hizo una importante contribución al describir la distribución canónica de las especies, al demostrar que el valor de z puede encontrarse por medio de la abundancia relativa de las especies, si se representa gráficamente en una forma log-normal (Figura 2).

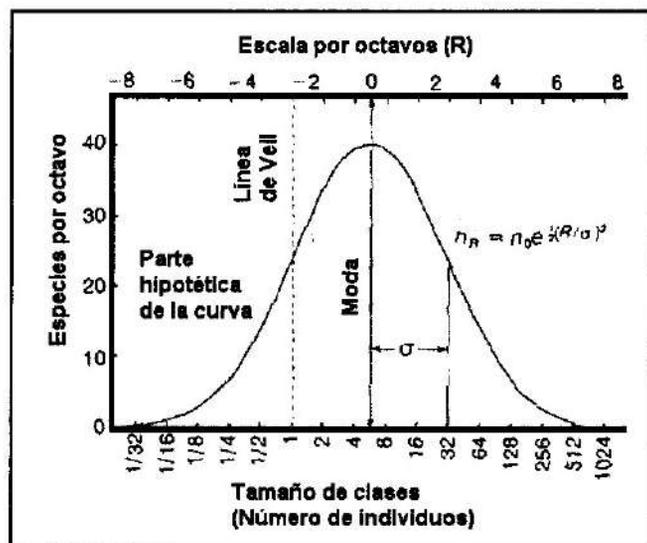


Figura 2. Distribución log-normal de la abundancia de las especies, el eje x es logarítmico (\log_2). Cada clase de abundancia (v. gr. 1-2 individuos, 2-4 individuos, 4-8 individuos), recibe el nombre de "octavos" debido a que cada uno es el doble de tamaño que la clase previa. La parte a la izquierda de la "Línea de Veil" representa valores de abundancia por debajo de un individuo. La desviación estándar (σ) a los dos lados de la moda comprende dos terceras partes de todas las especies. La ecuación n_r describe la curva normal (Modificada de Preston 1948 en Shafer 1990).

Los valores de z obtenidos por Preston concuerdan con los encontrados al graficar el $\log S$ vs $\log A$; el intervalo de valores de z para islas oceánicas es de 0.20-0.35, mientras que para hábitats insulares continentales los valores son entre 0.12 y 0.17 (Figura 3). Connor *et al.* (1983) discutieron sobre el valor de z y aseguraron que no tiene ningún significado biológico.

Efecto de aislamiento. El sorprendente orden en la relación entre el área de una isla y la riqueza de especies, hizo que se elaboraran propuestas para identificar y medir los factores que contribuyen a dicha relación. En trabajos diferentes como el de Koopman (1958 en M&W, 1967), se demostró que el área por sí sola no puede ser un predictor de la diversidad de las especies. Watson (1964) y Hamilton *et al.* (1964, 1967) (en M&W, 1967), trabajando con aves, midieron el efecto del grado de aislamiento, tamaño del área y elevación de la isla, pero su análisis de regresión múltiple no permitió encontrar el factor determinante.

Tanto la tasa de inmigración como la de extinción varían con el número de especies presentes. La tasa de inmigración está representada por una curva decreciente, debido a que entre más especies se establezcan menos inmigrantes serán nuevas especies; mientras que la curva de extinción es ascendente, ya que entre más especies estén presentes más alto será el número de extinciones. Tanto Preston (1962) como M&W (1963) sugirieron de manera independiente que debería de existir un balance entre inmigración y extinción, de tal forma que -la diversidad de por lo menos algunas biotas- pudiera entenderse como un equilibrio que se alcanza en el punto de intersección entre la curva de inmigración y la curva de extinción (Figura 4).

El número de inmigrantes o colonizadores que lleguen a una isla estará afectado por el grado de aislamiento en el que se encuentre. Si representamos gráficamente el número de especies vs el área, si se reconocen las distancias diferentes a la fuente de especies (generalmente el conti-

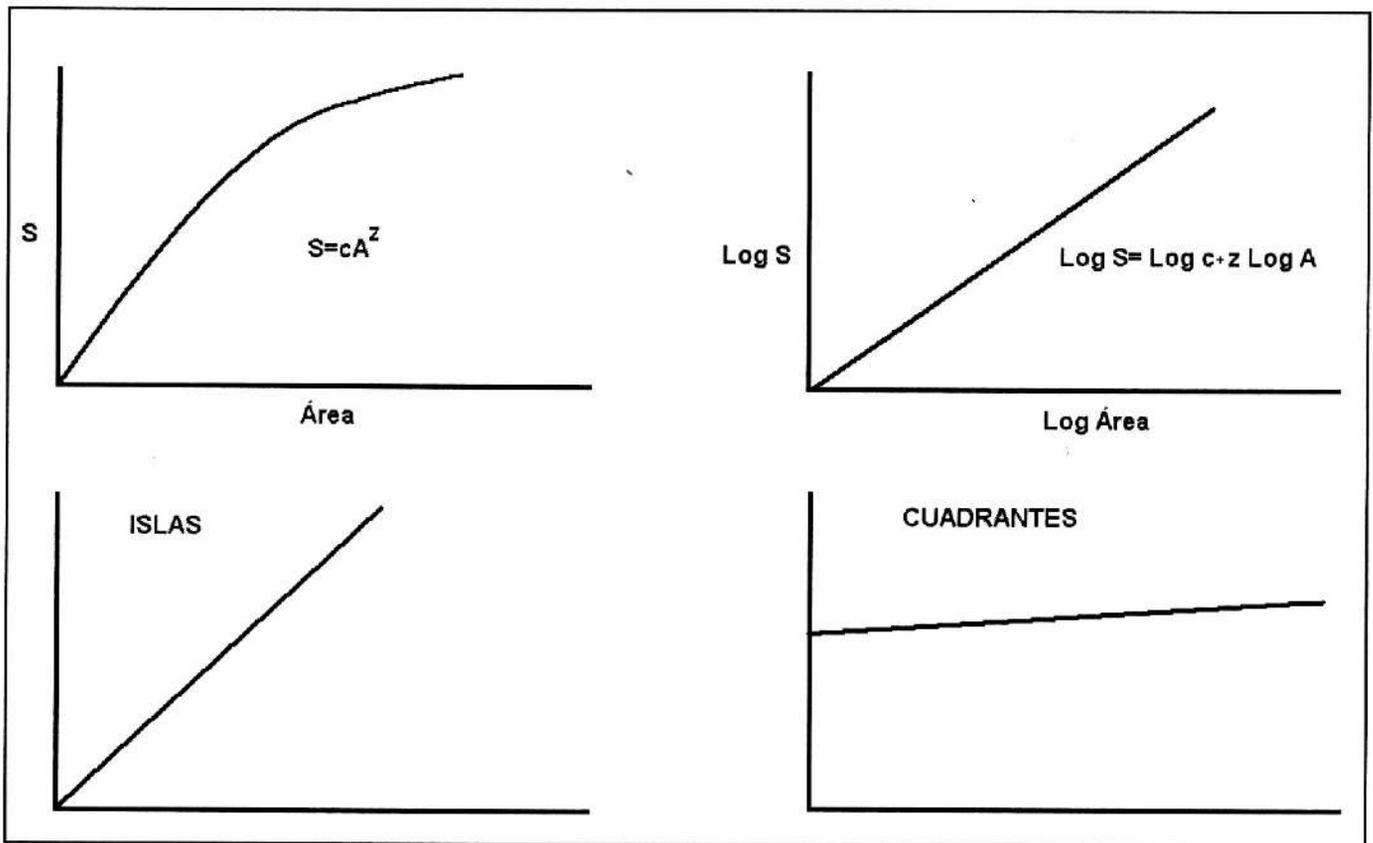


Figura 3. Incremento del número de especies que ocurre conforme se aumenta progresivamente el tamaño de los cuadrantes o de las islas muestreadas. La relación alométrica que se muestra en la primera gráfica puede ser linealizada si los datos se grafican de manera log-log. Las islas oceánicas generalmente exhiben pendientes mayores que los cuadrantes de muestras que están rodeados por un hábitat similar. En las primeras los valores de z van de 0.20 a 0.35 y para hábitats insulares continentales van de 0.12 a 0.17. (Modificado de Harris 1984).

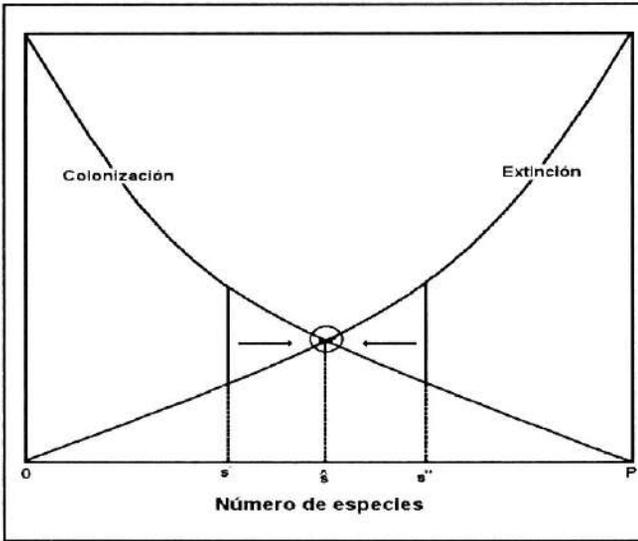


Figura 4. Modelo simple en el cual el número de especies que habitan en una isla representan un equilibrio entre las opuestas tasas de colonización y extinción. Note que la tasa de colonización declina y la de extinción aumenta conforme el número de especies se incrementa desde 0 a P, que corresponde al número de especies en el pool de tierra firme. El punto de intersección de las dos curvas representa el equilibrio estable, debido a que si el número de especies se desplaza desde s tanto hacia números más altos (s'') como a menores (s'), éste tenderá a regresar (flechas) al valor de s . (Tomado de **Brown y Gibson** 1983).

nente), se observará que las más lejanas presentan menor número de especies que las cercanas y de tamaño comparable (Figura 5a); eso se debe a que las especies tienen capacidades de dispersión desiguales. Por otra parte, el tamaño del área tendrá influencia sobre la tasa de extinción, cuando la distancia a la fuente de colonizadores sea la misma (Figura 5b), puesto que las islas pequeñas con mayor frecuencia están sujetas a eventos catastróficos que llevan a la extinción.

Tasa de reemplazo. Las tasas de inmigración y extinción varían en función del número de especies presentes durante el proceso de establecimiento de las especies de determinado taxón, hasta alcanzar su número de equilibrio (saturación); esto significa que la varianza del número de especies de diferentes islas -con determinado tamaño y grado de aislamiento- cambiará con respecto al número de especies presentes, por lo que el grado de saturación de una isla puede medirse con el siguiente cociente:

$$\frac{\text{varianza } S}{\text{media } S}$$

En una isla muy insaturada será de 1 y conforme se acerca a la saturación este valor se acercará a 1/2

M&W utilizaron probabilidades para obtener la ecuación que describe la curva de la tasa de colonización, $S_t = S(1 - e^{-Gt})$, donde S es el número de especies en el equilibrio, G es una constante y t tiempo. La colonización se sigue presentando aunque se haya alcanzado el número de especies en el equilibrio, pero este número permanece relativamente constante; no obstante, la composición de las especies cambia, ya que muchas de las especies recién llegadas tienen mejor éxito de colonización y sustituyen a las extintas; a este fenómeno M&W lo denominaron tasa de reemplazamiento de las especies y puede calcularse por medio del tiempo necesario para que una isla inhabitada alcance el 90% de su número de equilibrio (t_{90}) usando la ecuación $T = 1.16 (S/t_{90})$, o también por medio del punto de intersección de las curvas de tasa de colonización y tasa de extinción proyectado en el eje de las ordenadas (Figura 6).

Impacto de la Teoría: Implicaciones e hipótesis para ecología y biogeografía

El número total de especies que viven en una isla o en ambientes aislados es un dato importante en ecología y en biogeografía. La propuesta de M&W invitó a gran número de investigadores a aplicarla en sus estudios y de esta forma se generó enorme cantidad de información de importante valor para la ciencia. Por medio de este modelo, las biotas pueden considerarse entidades en proceso de cambio como respuesta a perturbaciones históricas; ya sea por encontrarse incrementando su diversidad debido a las tasas de colonización o por el contrario disminuyendo en su riqueza debido a las extinciones (**Patterson & Atmar**, 1986).

Sauer (1969) hizo una revisión bastante completa de los planteamientos del libro de M&W, donde argumentó sobre las limitaciones del modelo, pero enfatizó en la trascendencia del mismo por estimular varios estudios que proveerán de mayor número de datos, ya que con el tiempo se podrán proporcionar ajustes de la teoría que le darán mayor robustez.

Esto motivó un desarrollo subsecuente no sólo en la recolección y análisis de datos de distribuciones en islas oceánicas y archipiélagos (**Sauer** 1969, **Heatwole & Levins** 1973, **Hunt & Hunt** 1974, **Johnson & Simberloff** 1974, **Lynch & Johnson** 1974, **Goldstein** 1975, **Diamond & Mayr** 1976, **Jones & Diamond** 1976, **Diamond & May** 1977, **Connors & Simberloff** 1978, **Grant & Abbot** 1980, **Cole** 1981, **Temple** 1981, **Rey** 1984, **Blondel** 1987, **Case & Cody** 1987, **Wilson** 1988, **Soubadra & Davidar** 1998), sino que además se extrapolaron conceptos de esta teoría a la biogeografía continental (**Vuilleumier** 1970, **Brown**

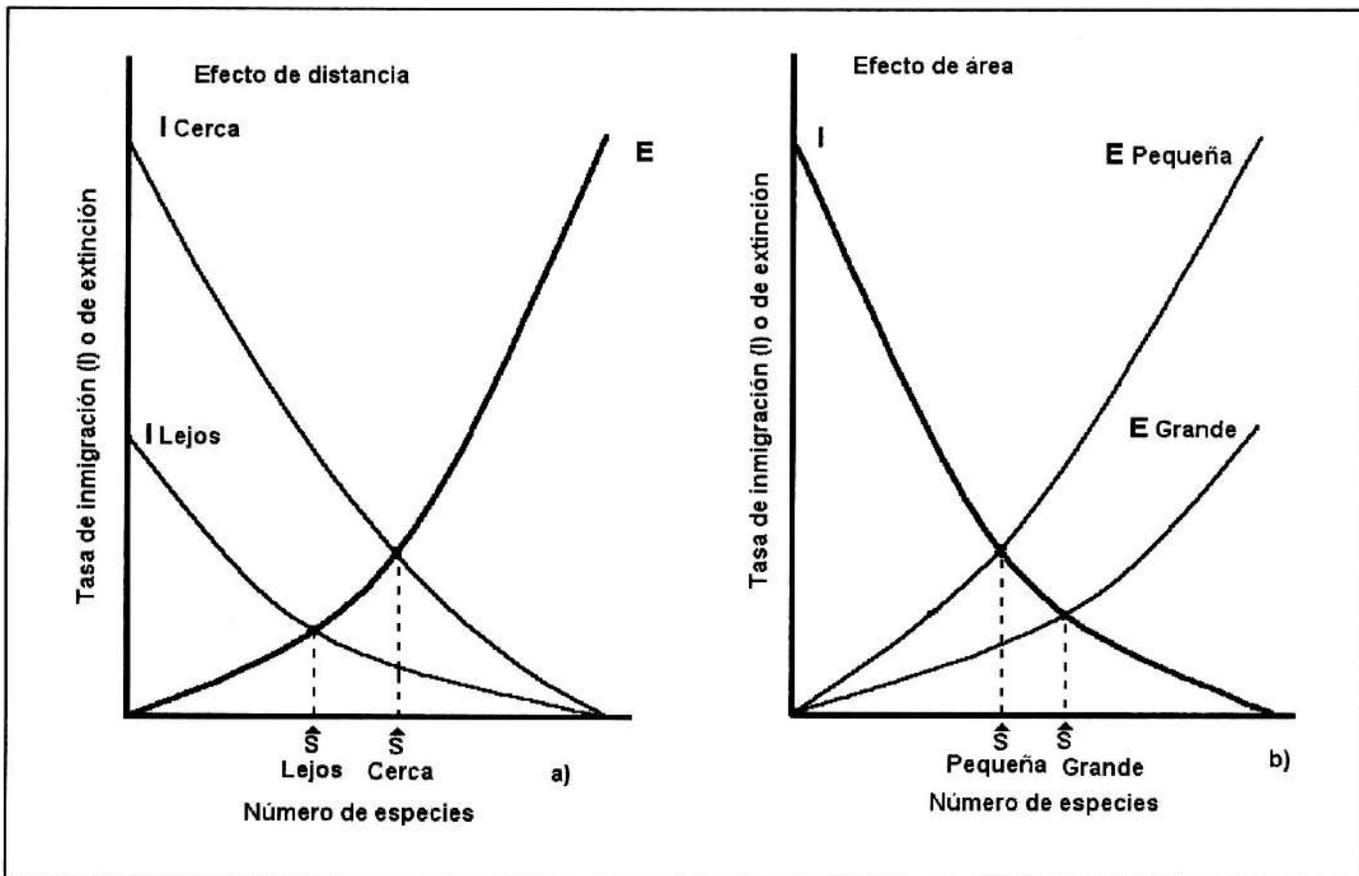


Figura 5. El equilibrio de la biota de una isla está dado entre la inmigración de nuevas especies y la extinción de aquellas ya presentes. a) **Efecto de distancia**; una isla cercana tiene un número de especies en equilibrio (s) mayor que una isla lejana. b) **Efecto de Área**; Una isla grande tiene un número de especies en equilibrio (s) mayor que una pequeña (Modificado de Simberloff 1974).

1971, Lynch & Whitcomb 1974, Helliwell 1976, Brown 1978, Davis & Glick 1978, Picton 1979, Levenson, 1981, Diamond 1984^a, 1984b, Lewn 1984, Opdam *et al.* 1985, Simberloff 1985b, Wilcox *et al.* 1986, Lomolino *et al.* 1989, Bolger *et al.* 1991, Bierregaard *et al.* 1992, Brown *et al.* 1995, Nores 1995, Calmè & Desrochers 2000), hasta incluir reservas en zonas urbanas (Adams & Dove 1989). Estos trabajos plantearon nuevos problemas a investigar por los ecólogos (Simberloff 1974, 1978), evolucionistas y genetistas de poblaciones (Brown, 1986).

Por lo tanto, el modelo teórico aportó otras facetas ecológicas con la generación de investigaciones de una variedad de aspectos. En biogeografía ecológica ha ayudado a encontrar el grado de determinismo en las tasas de extinción y de colonización, así también en la interpretación de composiciones faunísticas (Cox & Moore 1998), endemismos en archipiélagos con historias complejas y la importancia de conocer más acerca de los procesos de

especiación. Además impulsó la realización de estudios ecológicos para entender el efecto de competencia (Grant & Abbot 1980, Connor & Simberloff 1983), al investigar si se presenta o no en biotas insulares y qué efectos tendría en el equilibrio; así como en estudios poblacionales con respecto a densidad y capacidad de carga (Shaffer & Samson 1985).

Por otra parte, al utilizar el modelo en el estudio de hábitats insulares (islas intracontinentales o virtuales), surgió una disciplina relacionada con la creación de refugios para conservar la diversidad encontrada en distintas áreas. La Teoría de M&W no sólo tuvo un importante efecto en cuestiones de conservación al aplicarse con base en reglas para definir el diseño de Áreas Naturales Protegidas, incluso es relevante por haber contribuido al concepto de MVP ('Minimum Viable Population', Soulé & Simberloff 1986), que se maneja como principio en la disciplina de Biología de la Conservación (Gilpin & Soulé 1986).

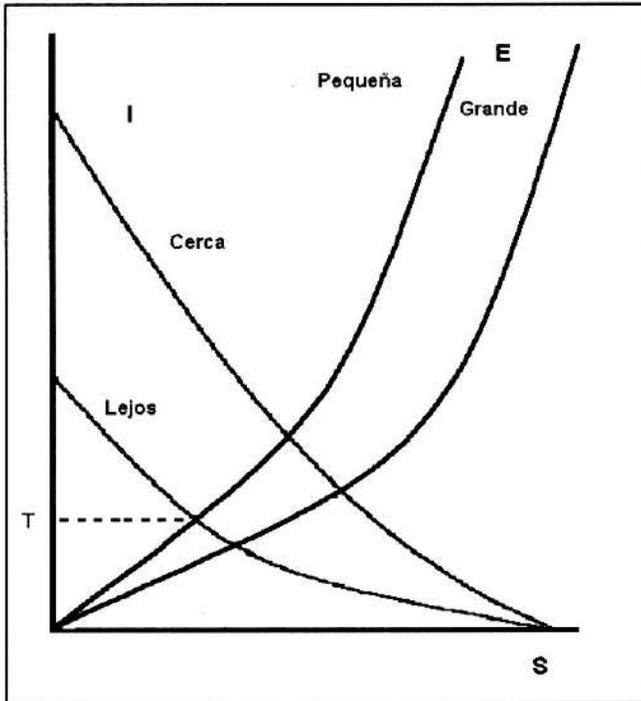


Figura 6. La tasa de reemplazo que ocurre en una isla o en determinado hábitat insular varía de acuerdo tanto con el efecto de distancia como el tamaño de área. El valor que toma esa tasa de reemplazo se puede obtener proyectando, sobre la ordenada, la intersección de la curva de la tasa de extinción con la de inmigración.

El análisis del efecto de fragmentación y una guía para el diseño de reservas naturales, a menudo han sido basados en el marco conceptual de biogeografía de islas (Diamond & May 1976, Soulé & Wilcox 1980, Burgess & Sharpe 1981, Bierregaard *et al.* 1992, Begon *et al.* 1996).

Críticas a la Teoría

El modelo teórico de M&W se aceptó antes de que existiera evidencia fundamentada que mostrara su validez (Gilbert 1980). En un principio los estudios buscaban apoyarlo, pero con el tiempo empezaron a surgir complicaciones al encontrarse situaciones en las que dicho modelo no se cumplía (ver cuadro 1). Los investigadores adquirieron distintas posturas, algunos ignoraban sus resultados, otros empezaron a buscar fenómenos inusuales que pudieran explicar los comportamientos alejados a las predicciones de la teoría, destacando la no universalidad de la misma. Otros autores simplemente cuestionaron dicho modelo.

Connors & McCoy (1979) y McGuinness (1984a) hicieron una revisión de los estudios de área vs No. de espe-

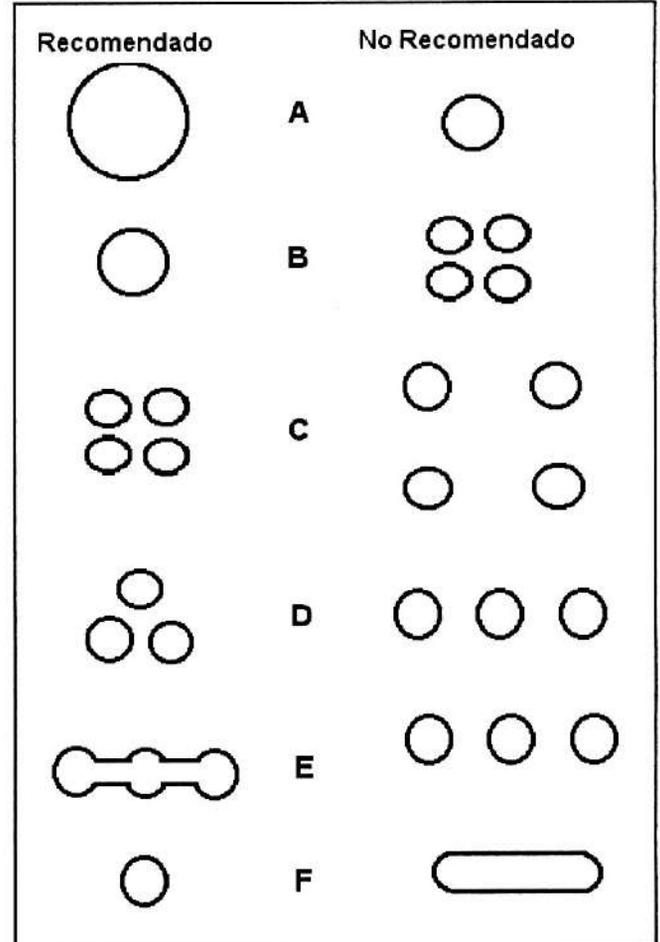


Figura 7. Principios geométricos sugeridos para el diseño de reservas naturales, derivados de los trabajos con biogeografía de islas. En cada una de las seis clases etiquetadas de la A a la F, las tasas de extinciones deberán de ser menores para el diseño de reserva del lado izquierdo que del diseño de reserva propuesto del lado derecho (Tomado de Diamond 1975).

cies y comentaron que los trabajos que tratan de corroborar la teoría de M&W en general solamente tratan de mostrar esta correlación. Sin embargo, los demás puntos que plantea la teoría no son comentados o estudiados; por ejemplo, él cita que la revisión de Simberloff (1974) de 37 trabajos, sólo en un 40% hablan sobre colonización.

Para Cox & Moore (1998) el problema con la teoría es que las estimaciones de la tasa de cambio, así como en el llamado equilibrio, requieren de tiempo demasiado extenso y, por lo tanto, en ese periodo pueden ocurrir cambios climáticos y geográficos que alterarían nuestros resultados; esto hace que los datos sean débiles para corroborarla. Ellos comentaron que el modelo ha dejado de ser una abstracción general de elementos comunes a to-

Cuadro 1. Revisión de algunos artículos relacionados con la experimentación de la teoría propuesta por MacArthur y Wilson (1967).

A favor	Grupo faunístico	Tema	Tipo de islas	Autor
Sí	Protozoarios	Experimentación	Artificiales	Cairns, <i>et al.</i> 1969
Sí	Ninguno	Análisis teórico, sobre los planteamientos del libro de M&W	Islas oceánicas	Sauer, 1969
Sí	Artrópodos	Experimentación	Manglares, fumigados	Simberloff & Wilson, 1969
Sí (con dudas y recomendaciones)	Artrópodos	Experimentación	Manglares (continuación)	Simberloff & Wilson, 1970
Sí	Aves	Teórico. Datos de bibliografía y museos.	Submontanas	Vuilleumier, 1970
No	Mamíferos	Datos de literatura.	Hábitats insulares	Brown, 1971
Sí	Vegetación, reptiles, hormigas, arañas, mariposas otros artrópodos.	Muestreo, análisis de turnover	Isla verdadera	Heatwole & Levins, 1973
Sí	Protozoarios, algas y otros microorganismos acuáticos	Experimentación	Estanques artificiales	Hubbard, 1974
Sí Con dudas	Aves (canoras y rapaces)	Datos propios y de literatura	Isla verdadera	Hunt & Hunt, 1974
Sí, dice que las islas Británicas se comportan como islas continentales. Esto se puede ver en los valores de z que concuerdan con lo dicho por M&W	Plantas	Datos de la literatura. Con uso de variables bióticas y abióticas, aplicando análisis de regresión múltiple.	Islas verdaderas	Johnson & Simberloff, 1974
No pero dice que es importante seguir trabajando con la teoría de M&W	Aves	Datos de literatura. Analiza turnover	Islas del canal de California	Lynch & Johnson, 1974
Sí aplicación para conservación (SLOSS)	Aves	Datos publicados de censos.	Parches de bosque por fragmentación de hábitat	Lynch & Whitcomb, 1974
Sí, pero hace la observación de que el turnover para las distintas islas, muestra contradicciones con lo planteado por M&W	Artrópodos, poliquetos, equinodermos, quetognatos y moluscos	Datos propios.	Artificiales	Schoener, 1974
Sí, Menciona que la teoría se ha enriquecido con la observación de ser parte de un procesos de multiniveles, en una de ellos es aplicable la Teoría de M&W.	Principalmente aves	Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores.	Todo tipo de islas verdaderas y hábitats insulares.	Simberloff, 1974
No	Hormigas	Datos propios	Islas verdaderas	Goldstein, 1975
Sí. Hace una discusión sobre la importancia de la teoría y porque razón puede ser utilizada para diseño de áreas protegidas	Comenta sobre varios grupos, desde plantas e insectos hasta vertebrados.	Datos propios y de la literatura.	Todo tipo de islas	Diamond & May, 1976
No, pero aclaran que es debido a los agrupamientos de islas y que los mismos M&W ya lo habían mencionado.	Aves Aplicación	Datos propios de expediciones anteriores y publicados para otros fines y con datos de los pobladores.	Islas del archipiélago Solomon	Diamond & Mayr, 1976

Continuación Cuadro 1.

No. Trata de aplicar el valor de las especies en términos de conservación y el tamaño recomendado por la teoría para mayor número de especies y dice que son mejor islas pequeñas en términos de conservación.	Aves y plantas	Datos de censos de una asociación ornitológica. 4 años. Datos propios para plantas.	Parches de bosque por fragmentación de hábitat	Helliwell, 1976
Apoyan al Turnover pero lo clasifican en distintas categorías según el tipo de aves que se consideren.	Aves	Datos propios y de censos. Comparan con Diamond, y con Terborgh & Faaborg.	Islas del canal de California	Jones & Diamond, 1976
Sí	Artrópodos	Experimentación Si para área vs # sp. Para Turnover, no se define postura	Islas de mangle	Simberloff, 1976 ^a .
Sí, parcialmente. Habla de Pseudoturnover. Menciona la importancia de más estudios con censos poco espaciados para corroborar la "teoría". El dice que debe de ser tratada como una hipótesis, que por el momento parece cumplirse para unos grupos y para otros no tanto.	Artrópodos	Análisis de datos propios de experimentaciones anteriores.	Islas de mangle	Simberloff, 1976b.
Sí	Aves	Discusión teórica sobre tendencias del turnover afectado por el tiempo de toma de datos como por un coeficiente de variación.	Islas verdaderas	Diamond & May, 1977
Sí	Moluscos	Experimentación, (excluye a "islas" que no cumplen)	Lagos y estanques	Aho, 1978
No	Aves y mamíferos	Datos propios y de la literatura.	Picos de montañas.	Brown, 1978
Sí	Aves y vegetación	Análisis de literatura.	Islas urbanas	Davis & Glick, 1978
Sí	Peces	Experimentación	Parches naturales y artificiales de corales	Molles, 1978
Sí	Mamíferos	Datos de literatura y propios	Picos de montañas	Picton, 1979
No pero menciona que sus resultados no necesariamente contradicen la teoría, mas bien sirven para demostrar que en situaciones particulares existen factores desfavorables para desarrollar un equilibrio entre inmigración-extinción	Peces de arrecifes	Datos propios	Corales como islas	Smith, 1979
No	Plantas	Datos propios	Ínsulas de bosques rodeadas por uso agrícola	Levenson, 1981
Sí	Bryozoarios, artrópodos acuáticos, poliquetos, tunicados, moluscos, porífera, celenterados y algas.	Experimentación	Artificiales	Schoener & Schoener, 1981

Continuación Cuadro 1.

Sí	Aves	Datos propios y literatura	Islas verdaderas	Temple, 1981
Sí.	Anfibios, reptiles, aves y mamíferos no-voladores y voladores	Datos propios y de la literatura. Análisis matemático comparativo de dos métodos para encontrar valor de z.	Islas oceánicas, archipiélagos, picos de montañas e islas en lagos.	Wright, 1981
Menciona la importancia de la teoría como generador de investigación en biogeografía. Pero dice que es importante trabajar con la relación de área- especies	Aves, vegetación	Datos propios y de botánicos.	Islas originadas como resultado de la formación del Lago Pymatuning en 1932	Coleman, Mares, Willig & Hirsch, 1982
Sí	Aves Concepto de relajación	Datos previos en literatura y datos propios.	Islas originadas por inundación del Canal de Panamá	Karr, 1982a
Sí	Parasitoides	Experimentación Datos propios y de literatura	"Islas"-Hospederos	Tallamy, 1983
No. Sólo discute la relación area-no. de especies.	Aves	Datos de bases de censos nacionales.	"Islas" de fragmentos de bosque.	Woolhouse, 1983
Si indirectamente, hace comentarios sobre aplicación para la creación de ANP. Aclara algunos valores de z	Aves	Datos propios y modelaje matemático.	Archipiélago, con diversos tipos de islas: oceánicas, puentes e insulas por fragmentación.	Diamond, 1984a
Sí	Aves, reptiles y mamíferos	Análisis de diversos estudios	Diversos tipos de islas e insulas	Diamond, 1984b
Sí	Varios taxones	Datos propios	Parches de vegetación por fragmentación de hábitat. Proyecto Amazonas 4 años	Lewn, 1984
Sí se cumple para algunos aspectos	Organismos acuáticos: Algas, Poríferos, Hidrozoarios, Anthozoa, Turbellaria, moluscos, poliquetos, crustáceos, bryozoarios equinodermos y ascidias.	Datos propios	Cantos rodados de piedras en línea de playa	McGuinness, 1984b
Sí	Artrópodos terrestres	Experimentación con fumigación	Islas de archipiélago en Florida	Rey, 1984
No	Aves y árboles Aplicación para ecología del paisaje	Datos propios	Parches de vegetación en un paisaje de agricultura	Opdam, Rijdsijk & Hustings, 1985
Ambiguo, menciona que depende la escala a la que se aplique el concepto.	Fósiles	Datos de la literatura.	Revisión crítica sobre la extrapolación de la teoría a la investigación de macroevolución.	Hoffman, 1985
Comenta la necesidad de refinamientos a la teoría y menciona que no es aplicable para efectos de diseño de ANP	Principalmente aves.	Análisis teórico, a través de falsificación de hipótesis. Ejemplos de literatura y propios.	Todo tipo de islas y hábitats insulares	Simberloff, 1985 ^b
Sí pero aclara la necesidad de mas estudios debido a ciertas incongruencias	Aves	Datos de la literatura. Análisis estadístico comparado	Islas oceánicas y de archipiélagos	Simberloff & Levin, 1985

Continuación Cuadro 1.

Sí	Musarañas	Datos propios	Islas en lagos	Hanski, 1986
Parcialmente. Al tomar en cuenta la vagilidad de las especies, la relación área vs No. especies se ajusta mejor al modelo de M&W, así como los valores encontrados para z.	Mariposas, comparando con aves y mamíferos.	Datos propios y de literatura.	Picos de montañas	Wilcox <i>et al.</i> 1986
No.	Ejemplos de aves y mamíferos	Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores	Islas verdaderas	Blondel, 1987
Ambiguo.	Plantas, peces, aves, reptiles y mamíferos.	Datos propios y de literatura. Comparan tres teorías de B. Islas.	Islas verdaderas del Mar de Cortés.	Case & Cody, 1987
Prueban tres de cinco supuestos de la teoría, y dicen que la teoría no puede explicar en su totalidad los patrones de las aves en estas islas	Aves	Datos propios, para corroborar todos los supuestos de la Teoría.	Islas de vegetación inundable, con lodos.	Brown & Dinsmore, 1988
No	Flora	Datos propios de un autor usados para otra publicación y datos de literatura. Aplican estadística con Monte Carlo.	Islas de bosque.	Dunn & Loehle, 1988
Sí, parcialmente. Comenta la necesidad de ajustes al modelo y de continuar con experimentación que contenga pruebas de hipótesis.	Varios grupos	Análisis teórico. Ejemplos con datos de literatura.	Todo tipo de islas y hábitats insulares.	Schoener, 1988
Sí, aunque comenta que la variancia se explica por la colecta imperfecta de datos.	Hormigas	Datos propios y de literatura	Islas oceánicas (West Indies)	Wilson, 1988
No. Es un crítico duro sobre los planteamientos de área vs No. de especies, distancia y extinciones.	Varios ejemplos.	Análisis teórico. Menciona trabajos propios y de la literatura.	Islas verdaderas.	Williamson, 1988
No, explica sus resultados por procesos vicariantes del Pleistoceno	Mamíferos	Datos propios	Áreas de diferentes tipos de macrohábitats, que forman islas montañas.	Lomolino, Brown & Davis, 1989
Sí, de manera indirecta.	Aves Aplicación para la conservación, diseño de ANP	Datos propios.	Fragmentos de chaparral en zonas urbanas	Bolger, Alberts & Soulé, 1991.
No.	Varios	Datos propios	Fragmentos de hábitat en la Amazonia.	Bierregaard, <i>et al.</i> , 1992
No	Escarabajos	Datos propios.	Fragmentos de bosque	Ås, 1993
Sí. Aclaran específicamente que sus resultados apoyan tres predicciones de la teoría, pero que dos predicciones más no pudieron ser corroboradas por falta de datos significativos	Aves	Datos propios	Parches de matorrales en dunas	Brown, <i>et al.</i> , 1995

Continuación Cuadro 1.

Sí, pero no se cumple el turnover, lo explica por presentar especies endémicas a esos picos de montañas.	Aves	Datos propios y de la literatura.	Picos de montañas en región de las pampas argentinas.	Nores, 1995
Sí parcialmente. Analiza lo que ocurre en pequeños cayos y el efecto de tormentas sobre ellos y menciona que para éstas la hipótesis de disturbio lo explica mejor.	Plantas	Datos propios.	Archipiélagos de Cayos en las Bahamas	Morrison, 1997.
Sí, menciona que los fenómenos observados en la naturaleza se pueden explicarse con modelos que tienen como marco la teoría de biogeografía de islas.	Modelos matemáticos.	Simulación con programa de computo.	Islas cuadradas de celdas.	De Blasio, 1998
Sí, también hace inferencias sobre tamaño de áreas a proteger para conservación.	Mariposas.	Datos propios.	Archipiélago.	Soubadra & Davidar, 1998.
Sí, parcialmente cuando las especies consideradas son limitadas al hábitat, sino se aplica mejor la hipótesis de diversidad de hábitat y muestreo pasivo.	Aves	Datos propios.	Turberas en Québec.	Calmè & Desrochers, 2000.

das las comunidades de islas y que sólo pasó a ser un marco de descripción narrativa de cada situación.

Muchos estudios que se consideran clásicos por ser los primeros en apoyar la teoría, en verdad son imprecisos, según lo mencionaron **Simberloff** (1976^a) y **Gilbert** (1980), y muchos de los procedimientos estadísticos han sido criticados (**Haas** 1975, **Connor & McCoy** 1979). Además se ha indicado que en los periodos de tiempo tomados para los censos de diversos trabajos, existieron varios cambios ecológicos que afectaron los resultados y que en la teoría no se toman en cuenta, ya que la misma supone que el ambiente es constante a través del tiempo (**Cox & Moore** 1998). Finalmente, existe un efecto del tamaño del área sobre el No. de especies presentes, que es ocasionado por aspectos de muestreo (**Woolhouse** 1983, **Hill et al.** 1994).

Williamson (1988) es uno de los críticos más duros de varios aspectos del modelo teórico. Sus críticas las dirige al análisis de los planteamientos que hace el modelo (naturaleza de la teoría), en lugar de hablar de los aspectos que no toca la teoría, como lo hacen otros autores.

La teoría posiblemente es estable en cuanto intenta proveer una explicación unificadora que incluya las

interacciones de gran número de variables altamente independientes, tal como el tamaño del área, el aislamiento, la diversidad de hábitats (heterogeneidad) y la posición geográfica. El problema surge cuando sugiere que sus interacciones son suficientemente comprensibles y regulares, que pueden resultar en un modelo simple que las explique. **Simberloff**, quien es uno de los principales críticos analíticos de la teoría, cree que su aplicación para cada caso debe modificarse según las circunstancias y, por lo tanto, no puede rechazarse por ninguna prueba estadística u observación dada. Esto es se implican hipótesis *ad hoc*.

Al tomar en cuenta la observación de **Carlquist** (1974) en la que destaca: "No obstante que el interés y la claridad intrínseca de los modelos matemáticos son inmensos, la forma apropiada de su uso por biólogos de varios tipos está abierta a ser cuestionable. Así como los patrones de situaciones naturales para modelos matemáticos son claros, la aplicación del modelo a una región particular o a un grupo taxonómico no siempre es justificable, debido a que cualquier situación real está repleta de factores complicados, que obviamente no pueden predecir los modelos"; nos damos cuenta que al surgir la teoría del equilibrio dinámico de islas, ésta fue utilizada por gran cantidad de biólogos con distintos propósitos y en situa-

ciones diferentes, desde islas naturales -cuyo aislamiento geológico-histórico es notable- hasta tomar una planta como un medio insular para organismos fitófagos (Ver cuadro 1). Por tanto, las críticas que surgieron son de muy diferente índole y grado de profundidad; muchas de ellas fueron contestadas por los seguidores más fieles de la teoría en esos momentos, entre los cuales también se encuentra Simberloff, quien al seguir profundizando cada vez más en el modelo se retractó de varias afirmaciones hechas por él anteriormente.

Las críticas pueden resumirse en dos grupos, las que afirman que no se consideran diversos aspectos biológicos y las que se topan con problemas de análisis estadísticos, principalmente debido a la mala elaboración del muestreo o del diseño experimental.

Entre los aspectos biológicos presentamos los que se refieren en varios documentos críticos.

1. El modelo asume que las características particulares de las especies pueden ser ignoradas; sin embargo, es claro que las poblaciones no presentan las mismas tasas de colonización.
2. No se toman en cuenta mecanismos ecológicos de las interacciones de las especies, como competencia y aspectos coevolutivos.
3. Los fenómenos de colonización y extinción se tratan como si fuesen procesos independientes, cuando pudieran ser un continuo o interdependientes.
4. El modelo propone que las especies existentes en una isla provienen de continentes o de islas cercanas, es decir que no existen especies insulares derivadas por especiación. Se anula el principio del fundador y la deriva génica.
5. Varios autores mencionan que el número de especies está íntimamente relacionado con la diversidad de hábitats (heterogeneidad ambiental).

A todas estas críticas se les ha dado una respuesta 'lógica' e incluso anteriormente se habían considerado por los mismos autores, como es el caso de la diversidad de hábitats. Ellos mencionaron que sería mejor admitir este parámetro dentro del modelo, pero que debido a que la heterogeneidad se encuentra fuertemente relacionada con el área y como el área presenta menos problemas para evaluarse, fue mejor tomarla para introducirla implícitamente en el modelo. También mencionan el efecto de la capacidad de carga, la cual está relacionada con fenómenos de competencia.

Tal vez la crítica más importante encontrada en la literatura, es la que se refiere a la cuestión de endemismos, ya que nunca se mencionan en diversos casos de la Teoría del Equilibrio Dinámico de Islas (para más detalle ver Cracraft 1985).

Con respecto a las críticas hechas en cuanto al aspecto de recolección de datos y estadística del modelo, Gilbert (1980) realizó una síntesis excelente de diferentes trabajos, donde se critica o apoya a la teoría y demuestra que muchos de los trabajos que la apoyan presentan errores diferentes que hacen que realmente la contradigan.

La mayoría de los trabajos efectuados para investigar la relación especie-área, utilizan análisis de regresión múltiple, lo cual no puede admitirse como demostración de causalidad de los factores evaluados. También se ha observado que en muchos de los ajustes realizados existen puntos que quedan fuera de la línea y que al considerarse cambian en gran medida los valores de C y z. Aunque algunos trabajos se han criticado porque utilizan pocos puntos para el ajuste, la mayoría de esos puntos están agrupados en una zona y sólo un punto se encuentra en otro sitio.

Simberloff (1983, 1985b) señaló que uno de los principales problemas para darle validez a la teoría, es que no existe una noción general en cuanto al número constante de especies que debe existir para poder verlo como un equilibrio, e introdujo fórmulas nuevas para calcular el equilibrio, pero como el fenómeno es de naturaleza probabilística, entonces se esperan variaciones, lo cual permite de nuevo que se maneje de una manera subjetiva, pues cada autor justifica dicha variación de alguna manera para así apoyar el modelo. Ward & Thorton (1998), al analizar la forma en que se repobló la isla de Krakatoa, encontraron que el equilibrio no se alcanza como lo predice la teoría de M&W y propusieron un modelo de equilibrios estables alternativos.

Muchos de los problemas al 'realizar experimentos' para probar la teoría, como ya se había mencionado antes, se relacionan con un mal diseño, debido a que en la mayoría de los casos los censos no son realizados de manera sistemática y además de que los intervalos de tiempo entre dichos censos no han sido calculados de una manera rigurosa, por lo que se pueden enmascarar efectos de extinciones o colonizaciones. Por eso es que Diamond & May (1977) propusieron una ecuación para conocer el intervalo de tiempo adecuado entre los censos realizados.

Aplicaciones de la teoría a la Bioconservación

Los parques y refugios de vida silvestre creados antes de 1971, no contaron con un diseño previo a su delimita-

ción. A partir de ese año, apoyado en la similitud de reservas naturales y hábitats insulares, surgió el campo del diseño de reservas naturales basado en los principios sostenidos por la teoría de M&W (**Diamond 1975, Terborgh 1975, Wilson & Willis 1975, Diamond & May 1976, Simberloff & Abele 1976, 1982, Cole 1981, Wilcove et al. 1986, Shafer 1990, Soubadra & Davidar, 1998**); práctica que también se extendió a la elaboración de principios para el manejo de bosques (**Harris, 1984**). Específicamente en los trabajos de **Diamond (1975)** y **Wilson & Willis (1975)**, se plantearon los 'seis principios geométricos para el diseño de reservas naturales' (Figura 7).

El diseño de reservas naturales para la conservación se planteó tres objetivos fundamentales (**Heaney 1986, Soulé & Simberloff, 1986**):

1. La presentación de comunidades naturales que son representativas de regiones bióticas del mundo. (**Sullivan & Shaffer, 1975, Simberloff & Abele 1982**).
2. La protección de las especies en peligro de extinción.
3. La conservación de la riqueza biótica o el máximo número de especies.

A partir de los trabajos realizados por **Wilson & Willis (1975)**, se mencionó la selección de varias áreas pequeñas o una sola área grande que comprenda la misma superficie, mejor conocido como SLOSS ('Single Large Or Several Small'); con ello se iniciaron varios trabajos con resultados diferentes, encontrándose algunos que apoyan la selección de varias reservas pequeñas (**Simberloff & Abele 1976, Lynch & Whigham 1984, Lahti & Ranta 1986**) y otros que tienden por una sola área de gran tamaño (**Williamson 1975, Diamond 1976, Diamond & May 1976, Terborgh 1976, Whitcomb et al. 1976, Butcher et al. 1981, Simberloff & Abele 1982, Soulé 1983, Harris 1984, Berry 1986, Brown 1986, Heaney, 1986, Pimm 1988**). En este debate hay autores que cambian de parecer de un artículo a otro (**Simberloff & Abele 1984**), o hasta en el mismo artículo donde sus resultados concluyen que es mejor varias pequeñas, pero en la discusión argumentan el valor de conservar áreas grandes (**Virolainen et al. 1998**).

Para darle solución a dicho dilema se expresaron ideas de acuerdo con el objetivo a lograr en la bioconservación; es decir, que si el interés es el de maximizar la riqueza específica, entonces la respuesta a SLOSS serían varias áreas pequeñas; pero si lo que se pretende es minimizar las extinciones, entonces es más aconsejable proponer una reserva grande (**Newmark 1986, Burkey 1989**). También se reconoció que la solución podría ser el establecimien-

to de corredores que interconectasen las diferentes áreas pequeñas, cuya función fuera la de proteger las especies que requirieran áreas grandes para su sobrevivencia. **Shaffer & Samson (1985)** comentaron que el diseño de reservas debe de hacerse de acuerdo con las siguientes preguntas:

1. ¿Qué es lo que se quiere preservar?
2. ¿Qué es lo que constituye o implica la conservación?
3. ¿Bajo qué condiciones se llevará a cabo la preservación?

En concreto se deduce que la teoría no genera recomendaciones directas para solucionar el dilema de SLOSS (**Simberloff & Abele, 1982**). Además, al tomar en cuenta que la mayoría de las reservas se proponen para la conservación de determinadas especies y no de la riqueza total, y que la forma y el tamaño de una reserva en general se decide por asuntos políticos y económicos (**Simberloff 1988, Soberón 1992**), la aplicación de la teoría es irreal. También existen supuestos de la teoría que no se cumplen en las reservas, como la llegada de colonizadores (**Wright & Hubell, 1983**). Debido a esto se ha planteado la necesidad de la creación de estrategias nuevas para el diseño de reservas: **Sullivan & Shaffer (1975)** discutieron la detección del tamaño mínimo para soportar a la población (MVP); **Patterson & Atmar (1986)** plantearon una matriz que da una base teórica y rigurosa en la elección de un diseño apropiado para la reserva; sin embargo, es necesario contar con datos detallados de la variación del medio ambiente y de los requerimientos de las especies. **Buckley (1982)** argumentó que su modelo de 'unidad de hábitat' tiene mayor valor predictivo sobre el número de especies esperado en una isla; sin embargo, comentó que aún hacen falta más estudios que corroboren esto. Con planteamientos matemáticos, **Higgs (1981)** analizó si es mejor una sola área grande (SLR) o dos mitades (THR) que den el mismo tamaño de la grande, y concluyó que la teoría de M&W es ambigua en la selección de una u otra; en este mismo trabajo discutió la selección de un modelo u otro tomando en cuenta aspectos que involucran manejo, catástrofes, efecto de margen e irreversibilidad y concluyó que es mejor un área grande. Más tarde, **Wright & Hubell (1983)** también propusieron un modelo con una idea semejante: OLR ('One Large Reserve') o TSR ('Two Small Reserves').

Algunos autores (**McCoy 1982, 1983, Zimmerman & Bierregaard 1986, Simberloff 1988, Burkey 1989**) demostraron con sus trabajos que es más importante el conocimiento autoecológico de las especies para el diseño de

una reserva que lo que aporta la teoría de M&W. **Margules et al.** (1982), después de un análisis detallado de cada una de las propuestas de **Diamond** (1975) y **Wilson & Willis** (1975) respecto a la forma y al tamaño a seleccionar en un diseño óptimo de reservas, concluyeron que no existen elementos sustentados en la teoría para apoyar una u otra decisión, e hicieron un llamado de precaución en la aplicación de las reglas generales de la teoría para efecto de estrategias de bioconservación. **Game** (1980) hizo un análisis teórico para refutar la creencia de que la forma circular de una reserva es la más adecuada para lograr la permanencia de mayor número de especies, considerando que hay que reducir el aislamiento de la reserva para asegurar las colonizaciones como lo establece **Diamond** (1975); **Game** concluyó que la forma óptima depende del balance entre extinción e inmigración. Sin embargo, **Blouin & Connor** (1985) concluyeron en su análisis que el problema para determinar la forma adecuada de las reservas, se debe a que con frecuencia sólo se incluyen las variables de extinción y colonización, y para ellos existen otro tipo de variables a considerar, como latitud, heterogeneidad del hábitat y aislamiento. **Boecklen & Gotelli** (1984), bajo un análisis estadístico de datos de la literatura sobre la relación área vs No. especies y sobre los modelos del colapso de la flora y fauna derivados de la teoría de M&W, demostraron que tienen bajo poder explicativo del fenómeno, lo que hace que los principios propuestos para la bioconservación sean muy débiles. Otros trabajos que criticaron los principios planteados por **Diamond** (1975) y **Wilson & Willis** (1975) son los de **Higgs & Usher** 1980, y **Margules & Usher** 1981.

Wilcox & Murphy (1985) y **Murphy & Wilcox** (1986) indicaron que la teoría no puede probarse para valorar el dilema de SLOSS; argumentaron que el valor de la teoría hacia aspectos de bioconservación está relacionado con el fenómeno de 'relajación biótica', que se da al fraccionar un área de gran tamaño en varias pequeñas, es decir, el efecto de la fragmentación sobre la tasa de extinción, lo que es predecible por la teoría y corroborado por evidencia empírica. Esto ha generado que biólogos, tomadores de decisiones y manejadores de áreas naturales protegidas consideren las consecuencias por fraccionar áreas, por lo tanto la teoría ha proporcionado una estructura conceptual de gran valor para la conservación de la naturaleza.

Berry (1986) enfatizó la necesidad de considerar aspectos genéticos, pues en las reservas existen cambios no adaptativos por pérdida de variación genética que deriva en un alto riesgo de extinción.

Finalmente podemos decir que ya sean o no prematuras las aplicaciones de la Teoría del Equilibrio Dinámico

Insular para el diseño de reservas naturales, mientras no exista otra dirección (probada) a seguir, es aconsejable continuar utilizándola, pero es importante no perder de vista el peligro irreversible de la fragmentación de áreas aún hoy en día preservadas (**Whitcomb et al.** 1976, **Schoener** 1988). Los refugios de vida silvestre deben ser lo suficientemente grandes para ser unidades autosuficientes capaces de preservar el mayor número de especies posibles cuando lo que se considera como la 'tierra firme' no exista más y ya no haya posibilidades de colonizaciones (**Cole** 1981).

Conclusiones

Esta revisión, sin el interés de ser exhaustiva, considera publicaciones que van desde la aparición de conceptos que fueron elementos básicos para M&W en la formulación de su teoría, pasando por las publicaciones optimistas de la etapa de la aplicación de la misma para demostrar su validez, como de otras plenas de críticas de diferente índole, hasta las que utilizaron dicha teoría con la valiosa perspectiva de obtener puntos de partida para la conservación de las especies y su hábitat.

Es de más hacer énfasis en el impacto que estos autores tuvieron con su libro de 1967, la muestra se puede apreciar en cualquier revista o libro que tenga temas de ecología, biogeografía o biología de la conservación. En todos ellos, además de encontrar la cita del libro que inició con el primer volumen de la serie "Monographs of population biology" publicado por Princeton University Press, se encontrarán con gran número de publicaciones que toman como base el tema por ellos expuesto.

En la actualidad se han previsto críticas adicionales a los ejemplos de islas que han sido utilizados para analizar y/o apoyar el modelo teórico, tales críticas subrayan el hecho de que la extinción reciente en islas, por causas humanas, ha sido en grado catastrófico que las cantidades ofrecidas para comparaciones deben tomarse con reserva, en particular con vertebrados.

Gran cantidad de los trabajos que dieron origen a esas publicaciones, no sólo sirvieron para discusiones sobre la validez o la posible refutación de la teoría, sino que derivaron en nuevos cuestionamientos para tratar conceptos como especiación, competencia, y genética de poblaciones, entre otros; incluso también para plantear paradigmas que han sido el punto de arranque para nuevas áreas del conocimiento, tal es el caso del concepto 'Minimum Viable Population' (MVP) que se puede decir es la base de lo que hoy se conoce como Biología de la Conservación.

No obstante las críticas de la que ha sido objeto, la teoría sigue aplicándose hoy en día tanto para el planteamiento de preguntas en la investigación, principalmente de tipo ecológico, como en el análisis de estudios en diversos tipos de 'islas' es decir, incluso en el análisis del efecto de la fragmentación del hábitat así como en la delimitación de áreas protegidas.

Estas observaciones nos hacen pensar en el comentario que los propios autores manifestaron en su libro sobre la Teoría de Biogeografía de Islas y que exponemos literalmente. El lector podrá juzgar si ellos fallaron en su propuesta.

"Nosotros no creemos seriamente que las formulaciones particulares que proponemos en los siguientes capítulos vayan a ajustarse por mucho tiempo a los resultados exactos de investigaciones futuras empíricas. Esperamos, en su lugar, que éstas contribuyan a la estimulación de nuevas formas de estudios teóricos y empíricos, que en su momento proporcionarán, una teoría general más robusta."

McArthur & Wilson, 1966.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Rebeca Vázquez Yeomans por la enorme ayuda bibliográfica, a Romel René Calderón Mandujano por su ayuda con la edición de las figuras a Sophie Calmé por la revisión del manuscrito, a Jonh Lynch por sus consejos e indicaciones y su tiempo para discutir algunos tópicos. Jimena Castro nos ayudó en el procesador de palabras al igual que Isabel Vargas en las últimas revisiones del manuscrito. El CONACyT (32002) y la Facultad de Ciencias, UNAM así como ECOSUR-Chetumal fueron fundamentales por su apoyo. Las instalaciones del ICN de la UNC, en Bogotá, Colombia permitieron la conclusión del presente manuscrito.

Referencias

- Adams, L.W. & L.E. Dove. 1989. *WILDLIFE Reserves & Corridors in the Urban Environment: A Guide to Ecological Landscape Planning & Resource Conservation*. National Institute for Urban Wildlife.
- Aho, J. 1978. Freshwater snail populations & the equilibrium theory of island biogeography. *Ann. Zool. Fenn.*, 15:146-154.
- Arrhenius, O. 1921. Species & area. *J. Ecology*, 9:95-99.
- Ås, S. 1993. Are habitat islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in forest boreal. *Ecography*, 16:219-228.
- Begon M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3th. Ed. Blackwell Science. Oxford.
- Berry, R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals with particular reference to differentiation & founder effects in British small mammals. In: *Island biogeography of mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *J. Biogeogr.*, 14: 405-422.
- Blouin, M. S., & E. F. Connor. 1985. Is there a best shape for nature reserves? *Biol. Conserv.*, 32: 277-288.
- Bierregaard, R. O. Jr., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos & R. W. Hutchings. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience*, 42(11): 859-866.
- Boecklen, W. J. & N. J. Gotelli. 1984. Island biogeographic theory & conservation practice: species-area or species-area relationships? *Biol. Conserv.*, 29: 63-80.
- Brown, C. A., G. I. H. Kerley, A. Mclachlan & T. Wooldrige. 1995. The Insular Biogeography of Birds in Coastal Dune Bush Patches. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 25(4): 113-117.
- Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: non-equilibrium insular biogeography. *Am. Nat.*, 105: 467-478.
- . 1978. The theory of insular biogeography & the distribution of boreal birds & mammals. *Intemountain Biogeography Symposium 2*: 209-227.
- & A.C. Gibson. 1983. The equilibrium Theory of Island Biogeography. 439-459 *Biogeography* St. Louis: Mosby.
- . 1986. Two decades of interaction between the MacArthur-Wilson model & the complexities of mammalian distributions. In: *Island biogeography of mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Brown, M. & J. J. Dinsmore. 1988. Habitat islands & the equilibrium theory of island biogeography: testing some predictions. *Oecologia*, 75:426-429.
- Buckley, R. 1982. The habitat-unit model of island biogeography. *J. Biogeogr.*, 9: 339-344.
- Burgess, R.L. & D. M. Sharpe. 1981. *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*, pp. 13-39. Springer-Verlag, New York.
- Burkey, T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation & the importance of migration between reserve fragments. *Oikos*, 55: 75-81.
- Butcher, G. S., W. A. Niering, W. J. Barry & R. H. Goodwin. 1981. Equilibrium biogeography & the size of nature preserves: an avian case study. *Oecologia*, 49: 29-37.
- Cairns, J., Jr., M. L. Dathlberg, K. L. Dickson, N. Smith, & W. T. Waller. 1969. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model. *Am. Nat.*, 103: 439-454.
- Calmé, S. & A. Desrochers. 2000. Biogeographic aspects of the distribution of bird breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27: XXX-XXX (in press).
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press. P. 2.
- Case, T.J. & M.L. Cody. 1987. Testing Theories of Island Biogeography. *American Scientist*, 75: 402-411
- Cole, B. J. 1981. Colonizing abilities, island size, & the number of species on archipelagoes. *Am. Nat.*, 117: 629-638.

- Coleman, B. D., M. A. Mares, M. R. Willing & Y. H. Hisch. 1982. Randomness, area, & species richness. *Ecology*, 63(4):1121-1133.
- Connor, E. F. & E. D. McCoy. 1979. The statistics & biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113:791-833.
- _____, & D. Simberloff. 1978. Species number & compositional similarity of the Galapagos flora & avifauna. *Ecol. Monogr.*, 48:219-248.
- _____, & D. Simberloff. 1983. Interspecific competition & species cooccurrence patterns on islands: null models & the evaluation of evidence. *Oikos*, 41:455-465.
- _____, E. D. McCoy, & B. J. Cosby. 1983. Model discrimination & expected slope values in species-area studies. *Am. Nat.*, 122:789-796.
- Cox, C.B., & P.D. Moore. 1998. *BIOGEOGRAPHY an ecological & evolutionary approach*. Blackwell Science. 5a ed. Oxford, 326 pp.
- Cracraft, J. 1985. Commentary. 456-467. In: *Perspectives in ornithology*. Brush & G.H. Clark, Jr. (eds.). Cambridge Univ. Press
- Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York: Wiley
- Davis, A. M., & T. F. Glick. 1978. Urban ecosystems & island biogeography. *Environ. Conserv.*, 5:299-304.
- De Blasio FV. 1998. Diversity variation in isolated environments: species-area effects from a stochastic model. *Ecological Modelling*, 111(1):93-98.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, 7:129-146.
- _____. 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 190:1027-1029.
- _____. 1984^a. Distributions of New Zealand birds on real & virtual islands. *New Zealand Journal of Ecology* 7:37-55.
- _____. 1984^b. "Normal" extinctions of isolated populations. In M. H. Nitecki (ed.), *Extinctions*. pp. 191-246. The University of Chicago Press, Chicago.
- _____, & E. Mayr. 1976. Species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 73:262-266.
- _____, & R. M. May. 1976. Island biogeography & the design of natural reserves. In R. M. May (ed.), *Theoretical Ecology: Principles & Applications*, pp. 163-186. W. B. Saunders, Philadelphia.
- _____, & R. M. May. 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science*, 197:266-270.
- Dunn, C. D., & C. Loehle. 1988. Species-area parameter estimation: testing the null model of lack of relationship. *J. Biogeogr.*, 15:721-728.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams. 1943. Te relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12:42-58.
- Game, M. 1980. Best shape for nature reserves. *Nature*. 287:630-632.
- Gilbert, F. S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.*, 7:209-235.
- Gilpin, M.E. & M.E. Soulé. 1986. Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction: 19-34. In *Conservation Biology. The Science of Scarcity & Diversity*. Soulé, M.E. (eds.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Gleason, H. A. 1922. On the relation between species & area. *Ecology*, 3:158-162.
- _____. 1925. Species & area. *Ecology*, 6:66-74.
- Goldstein, E. L. 1975. Island biogeography of ants. *Evolution*, 29:750-762.
- Grant, P. R., & I. Abboult. 1980. Interspecific competition, island biogeography & null hypotheses. *Evolution*, 34:332-341.
- Hanski, I. 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28:23-26.
- Harris, L.D. 1984. *The applicability of insular biogeography p. 71-92*. In: *The fragmented forest*. The University of Chicago Press.
- Haas, P.H. 1975. Some comments on use of the species-area curve. *Am. Nat.*, 109:371-373.
- Heatwole, H., & R. Levins. 1973. Biogeography of the Puerto Rican Bank: species-turnover on a small cay, Cayo Ahogado. *Ecology*, 54:1042-1055.
- Helliwell, D. R. 1976^a. The effects of size & isolation on the conservation value of wooded sites in Britain. *J. Biogeogr.*, 3:407-416.
- Heaney, L.R. 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction & speciation. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Higgs, A. J. 1981. Island biogeography theory & nature reserve design. *J. Biogeogr.*, 8:117-124.
- _____, & M. B. Usher. 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature*, 285:568-569.
- Hill, J. L., P. J. Curran & G. M. Foody. 1994. The effect of sampling on the species-area curve. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 4:97-106.
- Hoffman, A. 1985. Island Biogeography & Palaeobiology: In Search for Evolutionary Equilibria. *Biol. Rev.*, 60:455-471.
- Hubbard, M. D. 1974. Experimental insular biogeography: ponds as islands. *Fl. Sci.*, 36:132-141.
- Hunt, G.L. Jr. & M.W. Hunt. 1974. Trophic levels & turnover rates: The avifauna of Santa Barbara Island, California. *Condor*, 76:363-369.
- Johnson, M. P., & D. S. Simberloff. 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *J. Biogeogr.*, 1:149-154.
- Jones, H. L., & J. M. Diamond. 1976. Short-time-base studies of turnover in breeding birds of the California Channel Islands. *Condor*, 78:526-549.
- Karr, J. R. 1982a. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: a reassessment. *Am. Nat.*, 119:220-239.

- Lahti, T. & E. Ranta.** 1986. Island biogeography & conservation: a reply to Murphy & Wilcox. *Oikos*, 47:388-389.
- Levenson, J. B.** 1981. Woodlots as biogeographic islands in southeastern Wisconsin. In R. L. Burgess & D. M. Sharpe (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*, pp. 13-39. Springer-Verlag, New York.
- Lewn, R.** 1984. Parks: How big is big enough? A major ecological experiment in the Amazon rain forest addresses the crucial size question of national parks. *Science*, 225:611-612.
- Lomolino, M. V., J. H. Brown & R. Davis.** 1989. Island biogeography of mountain forest mammals in the American Southwest. *Ecology*, 70(1):180-194.
- Lynch, J. F., & N. K. Johnson.** 1974. Turnover & equilibrium in insular avifauna with special reference to the California Channel Islands. *Condor*, 76:370-384.
- _____, & **R. F. Whitcomb.** 1974. Effects of the insularization of the eastern deciduous forest on avifaunal diversity & turnover. In A. Marmelstein (ed.), *Classification, Inventory & Analysis of Fish & Wildlife Habitat: Proceedings of a National Symposium, Phoenix, Arizona*, pp. 461-489.
- _____, & **D.F. Whigham.** 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, U.S.A. *Biol. Conserv.*, 28:287-324.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson.** 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17:373-387.
- _____, & **E.O. Wilson.** 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Margules, C., A. J. Higgs, & R. W. Rafe.** 1982. Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design? *Biol. Conserv.*, 24:115-128.
- _____, & **M. B. Usher.** 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biol. Conserv.*, 21:79-109.
- McCoy, E. D.** 1982. The application of island-biogeographic theory to forest tracts: problems in the determination of turnover rates. *Bio. Conserv.*, 22:217-227.
- _____. 1983. The application of island-biogeographic theory to patches of habitat: how much land is enough? *Bio. Conserv.*, 25:53-61.
- McGuinness, K. A.** 1984a. Equations & explanations in the study of species-area curves. *Biol. Rev.*, 59:423-440.
- _____. 1984b. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *J. Biogeogr.*, 11:439-456.
- Molles, M. C., Jr.** 1978. Fish species diversity on model & natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecol. Mongr.*, 48:289-305.
- Morrison, L. W.** 1997. The insular biogeography of small Bahamian cays. *J. Ecology*, 85:441-454.
- Murphy, D.D. & B.A. Wilcox.** 1986. On island biogeography & conservation. *Oikos*, 47:385-387.
- Newmark, W.D.** 1986. Species-area relationship & its determinants for mammals in Western North American National Parks. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Nores, M.** 1995. Insular biogeography of birds on mountain-tops in north western Argentina. *J. of Biogeogr.*, 22:61-70.
- Opdam, P. G., Rijdsdijk, & F. Hustings.** 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area & isolation. *Biol. Conserv.*, 34:333-352.
- Patterson, C.** 1983. Aims & Methods in Biogeography. In: Sims, R.W., J.H. Price & P.E.S. Whalley (eds.) *Evolution, Time & Space: The Emergence of the Biosphere*. Academic Press, London & New York. Pp.1-28.
- Patterson, B.D. & W. Atmar.** 1986. Nested subsets & the structure of insular mammalian faunas & archipelagos. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Picton, H. D.** 1979. The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the Northern Rocky Mountains. *Biol. Conserv.*, 15:73-79.
- Pimm, S.T. et al.** 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.*, 132(6):757-785.
- Preston, F. W.** 1962. The canonical distribution of commonness & rarity: part I. *Ecology*, 43:185-215; part II. 43:410-432.
- Rey, J. R.** 1984. Experimental tests of island biogeographic theory. In Strong et al (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues & the Evidence*: 101-112.
- Sauer, J. D.** 1969. Oceanic islands & biogeographical theory: a review. *Geogr. Rev.*, 59:582-593.
- Schoener, A.** 1974. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *Am Nat.*, 108:715-738.
- _____. 1988. Experimental island biogeography. In: Myers, A.A. & P.S. Giller (eds.) *Analytical Biogeography: An Integrated approach to the study of animal & plant distributions*. Chapman & Hall. London & New York. pp.483-512.
- Schoener, A., & T.W. Schoener.** 1981. The dynamics of the species-area relation in marine fowling systems: I. Biological correlates of changes in the species-area slope. *Am. Nat.*, 118:339-360.
- Shaffer, M. L. & F. B. Samson.** 1985. Population size & extinction: a note on determining critical population size. *Am. Nat.*, 125 (1):144-152.
- Simberloff, D. S. & L. G. Abele.** 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 193:1032.
- _____, & _____. 1982. Refuge design & island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.*, 120:41-50.
- _____, & **L. G. Abele.** 1984. Conservation & obfuscation: subdivision of reserves. *Oikos*, 42:399-401.
- _____. 1974. Equilibrium theory of island biogeography & ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:161-182.
- _____. 1976a. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57:629-648.
- _____. 1976b. Species turnover & equilibrium island biogeography. *Science* 194:572-578.
- _____. 1978. Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic. *Am. Nat.*, 112:713-726.

- _____. 1983. When is an island community in equilibrium? *Science*, 220:1275-1277.
- _____. 1985a. Population size & extinctions: A note on determining critical population sizes. *Am. Nat.*, 125:144-152.
- _____. 1985b. Biogeography: the unification & maturation of a science. 411-455. In: Brush & G.H. Clark, Jr. (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge Univ. Press
- _____. 1988. The contribution of population & community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19:473-511.
- _____. & B. Levin. 1985. Predictable sequences of species loss with decreasing island area - Land birds in two archipelagoes. *New Zealand Journal of Ecology*, 8:11-26.
- _____. & E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50:278-296.
- _____. & E. O. Wilson. 1970. Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. *Ecology*, 51:934-937.
- Smith, G. B. 1979. Relationship of eastern Gulf of México reef-fish communities to the species equilibrium theory of insular biogeography. *J. Biogeogr.*, 6:49-61.
- Soberón, J.M. 1992. Island Biogeography & Conservation Practice. *Conserv. Biol.* 6(2):161
- Soubadra, D.M. & G.T. Davidar. 1998. Patterns of butterfly distribution in the Andaman islands: implications for conservation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 19(6):527-534
- Soulé, M. E. 1983. What do we really know about extinction? In Schonewald-Cox et al. (eds.), *Genetics & Conservation: A Reference for Managing Wild Animal & Plant Populations*, pp. 11-124. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc., Menlo Park, Cal.
- _____. & D. Simberloff. 1986. What do genetics & ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biol. Conserv.*, 35:19-40.
- _____. & B. A. Wilcox. 1980. Conservation biology: its scope & its challenge. In M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, pp. 1-8. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Strong, D. R., Jr. 1982. Critical thought on island biogeography. *Ecology*, 63:590.
- Sullivan A.L. & M.L. Shaffer. 1975. Biogeography of the Megazoo. *Science*, 189:13-17.
- Tallamy, D.W. 1983. Equilibrium Biogeography & its application to insect host-parasite systems. *Am. Nat.*, 121:244-254.
- Temple, S. A. 1981. Applied island biogeography & the conservation of endangered island birds in the Indian Ocean. *Biol. Conserv.*, 20:147-161.
- Terborgh, J. 1975. Faunal equilibrium & natural diversity: the problem of extinction prone species. *BioScience*, 24:715-722
- _____. 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitation. *Science*, 193:1029-1030.
- Virolainen K.M. Suomi T. Suhonen J. Kuitunen M. 1998. Conservation of vascular plants in single large & several small mires: species richness, rarity & taxonomic diversity. *J. Appl. Ecol.* 35(5):700-707.
- Vuilleumier, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. 1. The Northern Andes of South America. *Am Nat.*, 104:373-388.
- Ward, S.A. & I.W.B. Thornton. 1998. Equilibrium theory & alternative stable equilibria. *J. Biogeogr.* 25(4):615-622.
- Whitcomb, R. F., J. F. Lynch, P. A. Opler, & C. S. Robbins. 1976. Islands biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 193:1030-1032.
- Wilcove, D. S., C. H. McLellan, & A. P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity & Diversity*, pp. 237-256. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Wilcox, B. A., & D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, 125:879-887.
- _____. _____, P.R. Ehrlich & G.T. Austin. 1986. Insular biogeography of montane butterfly faunas in the Great Basin: comparison with birds & mammals. *Oecologia*, 69:188-194.
- Wilson, E. O., & E. O. Willis. 1975. Applied biogeography. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.), *Ecology & Evolution of Communities*:522-534.
- _____. 1988. The Biogeography of the West Indian Ants (Hymenoptera: Formicidae). In J. K. Liebherr (eds.), *Zoogeography of Caribbean Insects*. Cornell University Press: 214-230
- Williams, C. B. 1943. Area & number of species. *Nature*, 152:264-267.
- _____. 1964. *Patterns in the Balance of Nature & Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, London.
- Williamson, M. H. 1975. The design of wildlife reserves. *Nature*, 256:519.
- _____. 1981. *Island Population*. Oxford University Press, Oxford.
- _____. 1988. Relationships of species number to area, distance and other variables. In: Myers, A.A. & P.S. Giller (eds.) *Analytical Biogeography: An Integrated approach to the study of animal & plant distributions*. Chapman & Hall. London & New York. pp.92-115.
- Wright, S.J. & S.P. Hubell. 1983. Stochastic extinction & reserve size: a focal species approach. *Oikos*, 41:466-476.
- _____. 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation. *Am. Nat.*, 118:726-748.
- Woolhouse, E. J. 1983. The theory & practice of the species-area effect, applied to breeding birds of British woods. *Biol. Conserv.*, 27:315-332.
- Zimmerman, B. L., & R. Bierregaard. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography & species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *J. Biogeogr.*, 13:133-143.

NOVEDADES EN SENECEONEAE DE COLOMBIA. NUEVAS ESPECIES DE *SCROBICARIA*, *GYNOXYS* Y *AEQUATORIUM*

por

Santiago Díaz-Piedrahita¹ & Alejandra Correa²

Resumen

Díaz-Piedrahita, S. & A. Correa: Novedades en Senecioneae de Colombia. Nuevas especies de *Scrobicaria*, *Gynoxys* y *Aequatorium*. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(100): 341-346; 2002. ISSN. 0370-3908.

Se describen e ilustran tres interesantes especies pertenecientes a los géneros *Scrobicaria* Cass., *Gynoxys* Cass., y *Aequatorium* Nord. Las tres son propias de la zona altoandina, en territorio de los departamentos de Boyacá, Caldas y Nariño. Se presentan claves diagnósticas para determinar las especies colombianas.

Palabras clave: Asteraceae, Senecionae, *Scrobicaria*, *Gynoxys*, *Aequatorium*, Colombia, Taxonomía.

Abstract

Three new species of *Scrobicaria* Cass., *Gynoxys* Cass., and *Aequatorium* Nord. from the Andes of Colombia are described and illustrated. Keys for the Colombian species are provided.

Key words: Asteraceae, Senecionae, *Scrobicaria*, *Gynoxys*, *Aequatorium*, Colombia, Taxonomy.

Entre las plantas vasculares de la flora de Colombia, las asteráceas forman una de las familias más grandes. A pesar de la abundante literatura, no se dispone de revisiones recientes en la mayoría de géneros y tribus, y hace falta un estudio completo de la familia; además existen regiones

geográficas pobremente herborizadas. El estudio detenido de las colecciones existentes y el acceso de nuevas plantas a los herbarios pone de presente, en forma casi permanente, la existencia de nuevos taxones. La revisión de las especies colombianas de Senecioneae se inició con la publica-

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Apartado Aéreo 44763, Bogotá D.C. Colombia. revista@accefyn.org.co

² posgrado en Sistemática vegetal, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. alemoy@tutopia.com

ción de las monografías correspondientes a los géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia* (Díaz & Cuatrecasas 1999). Cabe destacar que con posterioridad a la aparición de este trabajo, durante el cual se revisó abundante material depositado en numerosos herbarios, han aparecido especies indescritas, que esperamos publicar en un futuro próximo. En la actualidad se adelanta la revisión de los géneros pertenecientes a las Tussilaginales (*Aequatorium*, *Cabreriella*, *Gynoxys*, *Paragynoxys* y *Scrobicaria*) y en desarrollo de la misma se han detectado tres nuevas especies que se describen en el presente artículo.

El género *Scrobicaria* fue propuesto por Cassini (1827), quien estableció esta entidad para aquellas especies caracterizadas por presentar hábito arbustivo, hojas opuestas, inflorescencias terminales corimbosas, capítulos homógamos discoideos, cálculo formado por bractéolas largas y numerosas y receptáculo surcado y con prolongaciones dentadas, característica de la cual deriva el nombre genérico. Además, en *Scrobicaria* las corolas son angostas y amarillas y presentan papilas en el extremo de los lóbulos; las anteras son caudadas y sus prolongaciones alcanzan, más o menos, la misma longitud que el collar, el cual es ligeramente dilatado y algo más ancho que el filamento. Las ramas estigmáticas son obtusas y carecen del apéndice triangular que caracteriza a las especies de *Gynoxys*.

Scrobicaria permaneció reducida a la sinonimia de *Gynoxys* por largos años; Nordenstam (1978) lo revalidó, incluyendo en él dos especies, *S. ilicifolia* (L.f.) Wedd. y *S. aquifolia* Cuatrec. Dichas especies estuvieron brevemente asignadas a *Pentacalia* (Cuatrecasas 1994), pero pronto, merced a la estabilidad de sus caracteres distintivos, recuperaron su estatus en *Scrobicaria* (Díaz & Cuatrecasas 1999). *S. ilicifolia* es propia del Centro de Colombia y se distingue fácilmente por las hojas profundamente dentadas, a la manera de *Ilicium*, en tanto que *S. aquifolia* prospera en los páramos de la zona andina fronteriza de Colombia y Venezuela y se caracteriza por presentar hojas enteras y un menor número de flósculos por capítulo. La aparición de una nueva especie, intermedia entre las otras dos, tanto por su ubicación geográfica como por sus características morfológicas, ratifica la validez de *Scrobicaria* como entidad genérica bien definida.

***Scrobicaria soatana* S. Díaz & A. Correa sp. nov. Fig. 1**

Scrobicariae aquifoliae Cuatrec, affinis a qua imprimis differt foliis ellipticis leviter dentatis et flosculis numerosioribus (30 versus 20 in capitulo).

Typus: COLOMBIA, BOYACÁ: Soatá, Cañón del Chicamocha, vereda Las Juntas, 3270 m, 14 Nov 1992, A. Etter & L.A. Villa 310 (Holotypus [445177] COL).



Figura 1. Ejemplar típico de *Scrobicaria soatana* S. Díaz & A. Correa sp. nov., A. Etter & L.A. Villa 310 (Holotypus [445177] COL). Fotografía de A. Correa.

Etimología: Alude al municipio de Soatá, en cuya jurisdicción fue herborizada la colección típica de la especie.

Arbolitos hasta de 1.7 m. Corteza marrón, lisa; ramas jóvenes, anguladas, cubiertas de indumento lanoso caedizo. Hojas opuestas, coriáceas; pecíolos de 4-6 mm long, adaxialmente planos y cubiertos de indumento lanoso; lámina de 4-5 cm long x 1-1.5 cm lat, coriácea, angosto elíptica a angosto ovada, ápice agudo a obtuso, ligeramente mucronado, base cuneada a redondeada, margen revoluta, en las hojas superiores entera, en las inferiores con 3-4 pares de dientes tuberculados triangulares, de 1 mm long x 1.5 mm lat, rematados en un mucrón, haz glabra, bien nítida, ligeramente bullada y con escaso indumento desprendible hacia el nervio medio, envés densamente lanoso, nervio medio impreso por la haz, prominente por el envés, nervios secundarios ca 15 por lado, que divergen en un ángulo de ca 10°. Inflorescencias terminales tirsoideo-corimbiformes, con ca 25 capítulos. Capítulos homógamos,

discoideos; cálculo formado por 7 bracteolas linear-triangu-lares de ca 4 mm long x 0.6 mm lat; receptáculo ligeramente convexo, con prolongaciones escamosas; involu-cro formado por 12 filarias angosto ovadas, las externas 6, con el ápice agudo, dorsalmente cubiertas con abundante in-dumento lanoso, las internas 6, con el ápice obtuso, medialmente con indumento lanoso, márgenes escariosas; flósculos hermafroditas ca 30, tubulosos, corola ca 4 mm long, glabra, tubo ca 1 mm long, limbo ca 3 mm long, pentalobulado, lóbulos ca 1 mm long, linear-triangu-lares, ápice subagudo a obtudo y papiloso; anteras ca 2 mm long, caudadas, apéndice apical triangular, obtuso, collar un poco mas ancho que el filamento, ramas estigmáticas lineares, ápice obtuso, papiloso. Aquenios oblongos, ca 1 mm long, costados, glabros; papo ca 4 mm long, biseriado, con cer-das blancas, plumosas.

Distribución y ecología: Hasta ahora esta especie sólo se conoce por la colección típica del Municipio de Soatá, en el cañón del río Chicamocha, departamento de Boyacá. Esta especie propia del páramo se encuentra a 3270 m. de altitud.

Comentarios: *Scrobicaria soatana* presenta su mayor afinidad con *S. aquifolia*, especie de la que se diferencia por las hojas elípticas y ligeramente dentadas que con-trastan con las hojas ovadas y enteras de la especie vene-zolana; además presenta dos veces más flósculos por capítulo (ca 30 vs 14-16).

***Gynoxys cygnata* S. Díaz & A. Correa, sp. nov. Fig. 2**

Gynoxy hirsuta Wedd. affinis a qua imprimis differt foliorum conformatione et consistentia (laminae cassae, supra glabrae nitidae versus laminae subcoriaceae pilosule), calyculis 5-6 bractolatis versus nullis.

Typus: COLOMBIA, CALDAS: Sur del Nevado del Cisne, cerca a Laguna Verde, 4600-4800 m, 28 Ene 1986, V.A. Funk 8082 (Holotypus: COL [300578]; Isotypus: US).

Etimología: El epíteto específico proviene del voca-blo latino *cygnus-i* = cisne, el cual hace referencia al Ne-vado del Cisne, ubicado en el departamento de Caldas, Colombia.

Arbusto de 1-2 m, corteza marrón levemente tomentosa, ramas canaliculadas. Hojas opuestas, carnosas o grueso-coriáceas; pecíolo de 1.0-2.5 cm long; lámina ovada, de 1.5-6.1 cm long x 0.8-2.8 cm lat, base truncada, ápice agudo, haz foliar bullada, completamente glabra y nítida, envés cubierto de un denso indumento lanoso, deciduo al tacto, nerviación reticulada, nervios secundarios pátulos, de 8-15 por lado, prominentes en el envés, margen entera, revoluta. Inflorescencias piramidales, con ramas y



Figura 2. Ejemplar típico de *Gynoxys cygnata* S. Díaz & A. Correa sp. nov., V.A. Funk 8082 (Holotypus: COL [300578]; Isotypus: US). Fotografía de A. Correa.

pedúnculos gruesos y densamente lanosos; pedúnculos y pedicelos cubiertos por abundantes bracteólas triangula-res de menos de 2 mm long. Capítulos heterógamos, ra-diados; cálculo nulo; involu-cro formado por 8 filarias, gruesas, coriáceas, ligeramente biseriadas, las externas 3, elípticas, de ca 7.5 mm long x 3 mm lat, dorsalmente lanosas, y con el ápice agudo, las internas 5, oblongo-ovadas, de 7-8 mm long x 3-3.5 mm lat, medialmente lanosas en el dorso, con el ápice obtuso, y las márgenes escariosas. Flores radiadas, femeninas, liguladas, 4 por capítulo, corola glabra, de 8.5-9 mm long, tubo de 3.5-4.0 mm long, limbo ca 5 mm long, 2-3 dentado; ramas estigmáticas ca 1.8 x 0.3 mm, lisas, glabras. Flósculos hermafroditas, 17-18, corola infundibuliforme, glabra, de 8.0-9.5 mm long, tubo de 3-4 mm long, limbo de 4-5.5 mm long, 5-lobulado, lóbulos ca 2 mm long, triangulares; anteras ca 3 mm long, base caudada, apéndice apical lanceolado, agudo; ramas del estilo lineares, contortas,

de 1.8-2 mm, con el ápice agudo, y con un mechón de pelos más largos, dorsalmente pilosulas. Aquenios oblongo-turbinados, de 2-2.5 mm long, costados, glabros; papo de 7-8 mm long, biseriado, con cerdas cremosas, estrigosas, ampliadas hacia el ápice.

Hasta ahora esta especie sólo se conoce por la colección típica, ubicada al sur del Nevado del Cisne, cerca de la Laguna Verde en el Macizo del Nevado del Ruiz. Próspera en el superpáramo a una altitud superior a los 4600 m.

Comentarios: *Gynoxys cygnata* comparte con *G. hirsuta* el indumento denso y lanoso, pero se distingue fácilmente de ella por sus por presentar hojas, de grueso-coriáceas a carnosas, con la haz brillante y completamente glabra, inflorescencias con disposición piramidal y formadas por ramas gruesas y rígidas y capítulos carentes de cálculo, características que contrastan con las hojas subcoriáceas con la haz opaca y pilósula, las inflorescencias redondeadas, con las ramas gráciles y flexibles y los capítulos con un cálculo formado por 5-6 bracteolas de *G. hirsuta*.

Para facilitar la determinación de las 23 especies y de la variedad reconocidas para la flora de Colombia se presenta la siguiente clave:

Clave para las especies colombianas de *Gynoxys*

1. Capítulos homógamos discoideos 2
2. Capítulos con 5 filarias y 5 flósculos ... **G. littlei.**
2. Capítulos con 7-8 filarias y 18-20 flósculos 3
3. Hojas mayores de 12 cm long x 5 cm lat, con la base cordada; inflorescencias axilares y péndulas **G. induta.**
3. Hojas menores de 8 cm long x 4 cm lat, con la base redonda o emarginada; inflorescencias terminales o subterminales y erectas **G. subhirsuta.**
1. Capítulos heterógamos radiados 4
4. Filarias completamente glabras 5
5. Capítulos con ca 30 flósculos del disco; pedicelo grueso, totalmente cubierto con abundantes bracteolas linear-trianguulares; involucro formado por 8-11 filarias coriáceas **G. colombiana.**
5. Capítulos con ca 8 flósculos del disco; pedicelo delgado, con escasas bracteolas lanceoladas, agudas; involucro formado por 8 filarias membranosas **G. laurata.**
4. Filarias tomentosas o lanosas, a veces glabriúsculas (indumento decidido) 6
6. Base foliar cuneada; capítulos con 7-10 flósculos **G. florulenta.**
6. Base foliar de otra forma; capítulos con más de 11 flósculos 7
7. Hojas maduras menores de 4 cm long 8
8. Lámina foliar oblongo-elíptica, oblongo-ovada, u ovada, ápice obtuso o redondo, algunas veces retuso, base obtusa, redonda o truncada **G. buxifolia.**
8. Lámina foliar lanceolada, ápice atenuado o agudo, base atenuada o cuneada **G. parvifolia.**
7. Hojas maduras de 5 cm long o más 9
9. Base foliar cordada 10
10. Hojas maduras mayores de 12 cm long; inflorescencias péndulas 11
11. Inflorescencias corimbosas; flores radiadas con el limbo 8-nervado, de 8-9 mm long **G. frontinoensis**
11. Inflorescencias cimoso-paniculadas; flores radiadas con el limbo 4-nervado, de 3-5 mm long **G. pendula.**
10. Hojas maduras menores de 10 cm long; inflorescencias erectas 12
12. Hojas maduras con un pecíolo de menos de 1 cm long, lámina hasta de 5 cm long 13
13. Longitud de la lámina foliar igual o algo más larga que ancha; inflorescencias cimoso-paniculadas .. **G. venulosa**
13. Longitud de la lámina foliar más de dos veces más larga que ancha; inflorescencias subcorimbosas . **G. nervosa**
12. Hojas maduras con un pecíolo de más de 1 cm long, lámina mayor de 5 cm long **G. fuliginosa**
9. Base foliar de otra forma 14
14. Hojas maduras de 10-20 cm long 15
15. Inflorescencias erectas, flores radiadas conspicuas (capítulos completamente radiados) 16
16. Flores radiadas con el limbo de 10-15 mm long; indumento formado por pelos largos e intrincados **G. lindennii**

16. Flores radiadas con el limbo de 6-7 mm long; indumento formado por pelos bien cortos y adpresos. **G. hallii**
15. Inflorescencias péndulas, flores radiadas inconspicuas (capítulos subdiscoideos) **G. flexopedes**
14. Hojas adultas menores de 9 cm long **17**
17. Hojas adultas cerca de tres veces más largas que anchas **18**
18. Lámina foliar lanceolada, con el ápice atenuado o agudo **19**
19. Pedúnculos cubiertos de abundantes bractéolas tuberculadas, escalonadas, de menos de 1 mm long; hojas maduras con 8-10 nervios secundarios **G. bracteolata**
19. Pedúnculos con escasas bractéolas linear-triangu-lares, dispersas, de 2-5 mm long; hojas maduras con 12-20 nervios secundarios **20**
20. Pedicelos gruesos con 5-8 bractéolas; filarias coriáceas, recurvadas; indumento densamente tomentoso a lanoso **G. paramuna**
20. Pedicelos delgados con 1-3 bractéolas; filarias subcoriáceas, planas; indumento algo laxo, tomentoso **G. tolimensis**
18. Lámina foliar oblongo-elíptica, con el ápice obtu-so o redondo **G. trianae.**
17. Hojas adultas cerca de dos (a dos y media) veces más largas que anchas **21**
21. Retículo foliar inconspicuo, parcial o totalmente cubierto por un indumento lanoso, formado por pelos largos e intrincados **22**
22. Hojas subcoriáceas, haz pilosula y opaca; inflorescencias cimosas con ramas delgadas y flexibles; cálculo formado por 5-6 bractéolas ... **G. hirsuta**
22. Hojas grueso-coriáceas a carnosas, haz completa-mente glabra con ramas delgadas y flexibles; cálculo formado por 5-6 bractéolas .. **G. cignata**
21. Retículo foliar conspicuo, indumento tomentoso, formado por pelos cortos y adpresos **23**
23. Flores radiadas con un lóbulo adaxial (bilabiadas) **G. lehmannii**
23. Flores radiadas sin lóbulo adaxial **G. trianae var. nemocona**



Figura 3. Ejemplar típico de *Aequatorium palealbum* S. Díaz & A. Correa sp. nov., B.R. Ramírez et al 8904 (PSO). Fotografía de A. Correa.

***Aequatorium palealbum* S. Díaz & A. Correa sp. nov.**
Fig. 3

Aequatorium verrucoso (Wedd.) S. Díaz & Cuatrec. affinis a qua imprimis differt verrucae absentium, capitulis inflorescentiam eformantibus minoribus, floribus ipsis minusque (floribus radii 3 versus 5-8, floribus disci 5-8 versus 13-18).

Typus: COLOMBIA, NARIÑO: Ospina, Páramo de Paja Blanca, alrededores de la bocatomía del acueducto, 3200 m, 2 Dic 1995, B.R. Ramírez et al 8904 (Holotypus PSO).

Etimología: El nombre de esta especie proviene del latín *palea*-*ae* = paja y *albus*-*a*-*um* = blanco, términos que aluden a la localidad típica, Páramo de Paja Blanca, en jurisdicción del municipio de Ospina, departamento de Nariño.

Arbolito de ca 2 m; ramas jóvenes angulado sulcadas, cubiertas con pelos adpresos, estrellado-dentroideos. Hojas alternas o subopuestas, pecioladas, coriáceas, peciolos ca 2 cm long, adaxialmente planos, sulcados y cubiertos por pelos

estrellado-dentroideos, abaxialmente cilíndricos, lámina de 8-10 cm long x 1.5-3 cm lat, lanceolada, ápice agudo, base obtusa, margen denticulada con pequeños dientes tuberculado-trianguulares, haz foliar glabra, envés tomentoso, indumento formado por pelos estrellado-dendroideos, nervio medio impreso por la haz, prominente por el envés, nervios secundarios ca 8 por lado, incurvados y ascendentes. Inflorescencias terminales, tirsoideo-paniculadas. Capítulos heterógamos, radiados; cálculo bien pequeño con bracteas de ca 1 mm long x 0.3 mm lat; involucre formado por 8 filarias, 3 exteriores, lineares, obtusas en el ápice, de 5 mm long x 1 mm lat, dorsalmente cubiertas de abundantes pelos estrellado-dendroideos, 5 interiores, de 4.5 mm long x 1.5 mm lat, elípticas, subagudas en el ápice, con márgenes escariosas y pelos estrellado-dentroideos en la porción central; flores radiadas ca 3, femeninas, liguladas, corola de 5-6 mm long, glabra, limbo de 3-4 mm long, 2-3 dentado, tubo ca 2 mm long, flósculos ca 7, hermafroditas, corola infundibuliforme, de ca 4.5 mm long, glabra, limbo ca 3 mm long, 5-lobulado, lóbulos ca 2 mm long, linear-trianguulares, ápice agudo, tubo ca 1.5 mm long, anteras ca 1.5 mm long, base caudada, apéndice apical lanceolado, agudo, ramas estigmáticas lineares, ca 0.7 mm long, ápice truncado, dorsalmente papiloso. Aquenios oblongos, de 1-1.5 mm long, glabros, costados; papo ca 3 mm long, setas estrigosas y unidas por la base.

Distribución y ecología: Hasta el presente, esta especie sólo se conoce por las colecciones realizadas en el Páramo de Paja Blanca a una altitud de 3200 m.

Comentarios: *Aequatorium palealbum* S. Díaz & A. Correa es afín a *Ae. verrucosum* (Wedd.) S. Díaz & Cuatrec., especie de la que se distingue principalmente por carecer de proyecciones verrucosas en las ramas y ramillas y por presentar capítulos más pequeños y con menos flores: 3 flores radiadas y ca 7 flósculos en *A. palealbum*, vs. 5-8 flores radiadas y 13-18 flósculos en *A. verrucosum*.

Para facilitar la determinación de las especies y variedades propias de la flora colombiana se presenta la siguiente clave actualizada.

Clave para las especies y variedades colombianas de *Aequatorium*

1. Involucro glabro o aparentemente glabro 2
2. Cálculo reducido a bractéolas menudas 3
3. Hojas brevemente sinuadas 4
4. Filarias 5 completamente glabras, bractéolas triangulares hasta de 1 mm long y con dorso densamente lanoso ***Ae. caucanum***

4. Filarias 8 glabérrimas, bractéolas lineares o menudas de 1.5-2.5 mm long ***Ae. caucanum* var. *abbreviatum***
3. Hojas fuertemente sinuadas, filarias 8, glabérrimas ***Ae. sinuatifolium***
2. Cálculo formado por numerosas bractéolas imbricadas que cubren parcialmente el involucre glabro o subglabro. Filarias 8 ***Ae. latibracteolatum***
1. Involucro con filarias lanudas en el dorso 5
5. Lámina foliar breve, menor de 5 cm long, obtusa en ambos extremos o atenuada hacia el ápice, margen entera lisa, filarias volviéndose de pronto glabras ***Ae. albiflorum***.
5. Lámina foliar mayor o más ancha 6
6. Lámina igual o algo más larga que ancha, anchamente elíptica o sub-orbicular, obtusamente sinuada y con aspecto poligonal. Filarias densamente lanudas ***Ae. polygonoides***.
6. Longitud de la lámina más de dos veces más larga que ancha 7
7. Hoja elíptica, obtusa en el ápice y cuneada en la base, margen con pequeños dientes tuberculados dispersos ***Ae. tatamanum***
7. Hoja ovado lanceolada u ovado atenuada y aguda en el ápice, redondeada en la base, rara vez cordada, sub-íntegra o dentada 8
8. Ramas y ramillas con proyecciones verrucosas; capítulos con 5-8 flores radiadas y 13-18 flósculos ***Ae. verrucosum***
8. Ramas y ramillas sin proyecciones verrucosas; capítulos con ca 3 flores radiadas y ca 7 flósculos ***Ae. palealbum***

Bibliografía citada

- Cassini, A. 1816-1830. Aperçu des genres ou nouveaux formes dans la famille des Synantheres en Cuvier, F. Dictionnaire des Sciences Naturelles, arangen with introduction and index by R.M. King & H. Dawson. Oriole Edition, New York.
- Cuatrecasas, J. 1994. Miscellaneous notes on neotropical Flora XXII. Identification of the genus *Phyllostelidium* and a few new combinations in the Compositae. *Phytology* 76(5): 402-405.
- Díaz-Piedrahíta, S. & J. Cuatrecasas. 1999. Asteráceas de la Flora de Colombia. Senecioneae I, géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras N° 12. Bogotá.
- Nordenstam, B. 1978. Taxonomic studies in the tribe Senecioneae (Compositae). *Opera Bot.* 44: 1-84.

NOVEDADES EN VERNONIEAE (ASTERACEAE) DE COLOMBIA

por

Santiago Díaz – Piedrahita¹ & Sandra Obando²

Resumen

Díaz – Piedrahita, S. & S. Obando: Novedades en Vernonieae (Asteraceae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26** (100): 347-351; 2002. ISSN 0370-3908.

Se describen e ilustran dos nuevas especies de Vernonieae originarias de Colombia y pertenecientes a los géneros *Lessingianthus* H. Rob. y *Critoniopsis* Sch. Bip. Se discuten sus afinidades y diferencias. También se propone una nueva sección para el género *Lessingianthus*.

Palabras clave: Asteraceae, Vernonieae, *Lessingianthus*, *Critoniopsis*, Colombia, Taxonomía.

Abstract

Two new species of Vernonieae (*Lessingianthus gonzalezii* S. Díaz & S. Obando and *Critoniopsis cinerea* S. Díaz & S. Obando) are described and illustrated. Commentaries are given relative to their affinities and differences. A new section of *Lessingianthus* is proposed.

Key words: Asteraceae, Vernonieae, *Lessingianthus*, *Critoniopsis*, Colombia, Taxonomy.

La revisión de ejemplares de Asteráceas depositados en distintos herbarios colombianos ha puesto de presente la existencia de dos especies nuevas de Vernonieae. Las mismas, pertenecen a los géneros *Lessingianthus* H. Rob. y *Critoniopsis* Sch. Bip., se describen en este artículo.

El género *Lessingianthus* fue propuesto por **Harold Robinson** (1988) y agrupa algo más de cien especies caracterizadas por ser hierbas perennes, arbustos o arbolitos

de hábito variable, en las cuales los capítulos pueden presentarse solitarios o estar organizados en corimbos o en cimas escorpioides; las flores usualmente son de color violeta, los aquenios son angulosos y están cubiertos de setas densas, características a las que se une un papo doble formado por una serie externa de escamas cortas y una serie interna de setas escábridas mucho más largas. Este género está confinado a Sudamérica y la mayoría de especies se desarrollan en territorio brasileño; en Colombia hasta

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. A. A. 44763 Bogotá, D.C. Colombia. acadhist@col1.telecom.com.co

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

el presente sólo se había registrado *Lessingianthus rubricaulis* (Humb. & Bonpl.) H. Rob., especie originalmente descrita en 1809 en el género *Vernonia* por Humboldt y Bonpland, con base en ejemplares herborizados en los alrededores de Ibagué.

***Lessingianthus gonzalezii* S. Díaz & S. Obando, sp. nov.**
Figs. 1–2

Lessingianthus morilloi (Badillo) H. Rob. affinis a qua imprimis differt laminae conformatione (ovata, longae-acuminata, infra sericeo-punctata versus anguste-ovata, acuta, infra sericea) capitulos inflorescentiam eformantibus maioribus, floribus ipsis item maioribus.

Typus: COLOMBIA, Departamento de Bolívar, Municipio de Santa Rosa, Vereda La Torera, Corregimiento de San Lucas, Sur de Bolívar, Serranía de San Lucas, 1100–1250 m.s.n.m., 16–Marzo–2001. *Carlos Eduardo González*

lez 3454. Holotypus CAUP 6485 Isotypi CAUP 6485, COL 470806

Árboles de 3–4 m alt, ramas glabras excepto en las axilas de las hojas donde se conserva algo de indumento, las terminales cilíndricas, rojizas, canaliculadas y con médula bien desarrollada; pecíolos de 1.52–2.5 cm long, canaliculados, ensanchados en la base y ligeramente abrazadores, con indumento velutino, yemas velutinas, lámina foliar obovada, discolora, hasta de 25 cm long x 11 cm lat., haz brillante, glabra, con restos de indumento adpreso en las hojas juveniles, nervio medio hendido y con restos de indumento seríceo, nervios secundarios también hendidos, retículo impreso y con puntuaciones glandulares abundantes; envés ligeramente más claro, opaco, cubierto de escaso indumento seríceo y con abundantes puntuaciones glandulares de color naranja, nervios secundarios y retículo prominente; nervios laterales cerca de 18 por lado, arqueados, ascendentes y que divergen del



Figuras 1–2. Ejemplares correspondientes a la colección típica de *Lessingianthus gonzalezii* S. Díaz & S. Obando. C. E. González 3454 (CAUP). Fotografías de Alejandra Correa.

nervio medio en un ángulo de más o menos 40 grados; ápice acuminado, base cuneada.

Inflorescencias organizadas en cimas uníparas no polarizadas de hasta 6 capítulos; capítulos sésiles, hasta de 3.5 cm long y de 3.0-3.5 cm lat, cada uno subtendido por una bráctea foliácea, sésil, ovada, brácteas decrecientes hacia el ápice, las mayores desde 6 cm long x 3 cm lat; involucre más o menos hemisférico, filarias imbricadas dispuestas en 5 series, las más externas son angosto ovadas, obtusas, dorsalmente con indumento velutino, de 4.5 mm long x 1.5 mm lat., membranosas, más o menos brillantes, las siguientes son ovadas, membranosas en los bordes, endurecidas en el centro, de 5 – 8 mm long x 4 – 6 mm lat, con márgenes irregularmente fimbriadas, las siguientes más internas son ovadas, 9 – 15 mm de long x 7 – 8.5 mm lat con márgenes membranosos irregularmente fimbriadas endurecidas en la parte central, indumento velutino, las más internas son angosto ovadas, 20 – 22 mm long x 3 – 4 mm lat, fimbriadas en la región apical, indumento escaso hacia la base y más denso hacia el ápice; receptáculo plano y foveolado, de 1.5 cm de diámetro; flores hermafroditas ca. 223 por capítulo, isomorfas, fértiles, corola tubular, glabra, lila, 5-lobulada, base ligeramente ensanchada, tubo de 6 mm de long., tenuemente ensanchado hacia la garganta, garganta obcónica de 2.5 mm long x 2.5 mm de lat.; lóbulos profundamente hendididos, 7-9 mm long x 0.6-0.9 mm lat, con los ápices triangulares, ligeramente ensanchados en la base, con pelos diminutos en la porción apical de la cara externa y en las márgenes; anteras de 6.5 mm long, apéndice apical 0.6 – 0.7 mm, angosto ovado; estilo de 1.0 cm largo y con la base ensanchada, disco basal de 0.3 mm lat., ramas estigmáticas gráciles y de 4 – 5 mm largo, porción terminal del estilo y ramas estigmáticas cubiertas de pelos. Aquenios grandes, obcónicos, velutinos, con 8 – 12 costillas, 4 mm long, 1–1.5 mm ancho, papo biseriado, setas exteriores membranáceas, ensanchadas, planas, agudas y fimbriadas, de 2.0–2.5 mm long x 0.1–0.3 mm lat, setas interiores alargadas y escábridas, de 1.2 – 1.4 cm long.

Etimología: el epíteto específico hace homenaje a Carlos Eduardo González el primer recolector de esta especie.

Comentarios

Hasta la fecha para la flora colombiana sólo estaba registrada dentro del género *Lessingianthus*, *Vernonia rubricaulis* descrita originalmente en 1809 y transferida a esta entidad en 1988. Esta especie se caracteriza por presentar tallos esbeltos, simples o escasamente ramificados y por poseer inflorescencias terminales corimbiformes; prospera a lo largo de la cordillera andina desde Argenti-

na hasta Venezuela; en el territorio colombiano aparte de la colección típica proveniente de los alrededores de Ibagué ha sido recolectada en el Valle del Magdalena, especialmente en los alrededores de Mariquita y Chicoral, en Fusagasugá y La Mesa, en un rango altitudinal de 300 a 1200 m. La nueva especie se conoce únicamente de la parte sur de la Serranía de San Lucas en una altitud de 1200 m y muestra su mayor afinidad con *Lessingianthus morilloi* (Badillo) H. Rob., especie descrita originalmente por Badillo (1981) bajo *Vernonia* y transferida por H. Robinson (1988); esta entidad es endémica de los alrededores de Puerto Ayacucho (Venezuela) donde prospera en sabanas en la base de un gran afloramiento granítico a 100 m de altitud.

Lessingianthus gonzalezii al igual que *L. morilloi* se caracteriza por sus grandes capítulos poblados de abundantes flores, (cerca de 200) y por las inflorescencias en cincinos foliosos; por lo anterior *L. gonzalezii* presenta su mayor afinidad con *L. morilloi* especie de la que se separa, entre otras características, por las siguientes: hábito diferente y mayor (in scheld) [árboles de 3–4 m vs. arbustos de 1.5–2 m], ramas redondas, canaliculadas y glabras vs. ramas irregularmente angulosas y densamente cubiertas de pelos cortos rectos; hojas obovadas, con ápice largamente acuminado de 21–25 cm long x 9–11 cm lat. vs. hojas 15–17 cm long x 5–6 cm lat, haz glabra y brillante vs. haz subnítida y pilifera, nervios laterales ca 18 por lado vs. 11–13, envés tenuemente seríceo y con puntuaciones glandulosas anaranjadas vs. envés seríceo. Además los capítulos son de mayor tamaño y presentan más series de filarias.

Hasta el presente *Lessingianthus gonzalezii* y *L. morilloi* sólo se conocen por las colecciones típicas y sus poblaciones están separadas entre sí por cerca de 800 km; en medio de ellas emerge la Cordillera Oriental Colombiana. Dado el mecanismo de dispersión a través de aquenios llevados por el viento, resulta difícil que una cipsela pueda ser dispersada por más de 800 km sobrepasando alturas superiores a los 3000 m. s. n. m. Todo parece indicar que estas dos especies constituyen las poblaciones más alejadas del centro de origen del género y que no guardan parentesco cercano con *L. rubricaulis*; por ello debieron diferenciarse como especies antes de producirse el levantamiento de la cordillera andina. Al quedar aisladas de otras poblaciones de sus congéneres evolucionaron hacia un patrón de organización arbóreo con hojas más desarrolladas y capítulos más grandes y poblados por un número de flores muchas veces superior. Esta característica justifica el proponer una nueva sección dentro del género para albergar estas dos entidades.

Lessingianthus H. Rob. sect. **Sanlucanthus** S. Díaz & S. Obando, sect. nov.

Arbores vel arbuscula, usque ad 3 m, capitula magna; involucri 3 – 5 seriati, squamae induratae, numerosae, floribus numerosis 180 – 230.

Typus Sectionis: *Lessingianthus gonzalezii* S. Díaz & S. Obando.

Otra especie: *L. morilloi* (Badillo) H. Rob.

Critoniopsis cinerea S. Díaz & S. Obando, sp. nov.

Critoniopsis cuatrecasii affinis a qua imprimis differt laminae conformatione (elliptica vel anguste elliptica, obtusa, infra villosa punctata versus elliptica vel leviter obovata, acuto-apiculata, lepidota) floribus albidis versus lilacinis.

Typus: COLOMBIA, Departamento de Boyacá, Municipio de Boavita, Vereda Menonal. El Boquerón. 2200 m.s.n.m., 21–Abril – 1991. S. Díaz, J. M. Cardiel, J. M. Estrada & J. Fuertes 4381. Holotypus COL 361420 Isotypi COL, MA, US y por repartir. Árbol de 3.5 m, abundante, hojas discoloras con envés ceniciento, flósculos blancos, anteras lilas. N.V. Cenizo.

Árboles de ca 3.5 m, mas o menos ramosos, ramas tenuemente canaliculadas y cubiertas de indumento villosa, denso y aplicado, hojas alternas, pecíolos de 1.5–2.0 cm, lámina

papirácea, ligeramente flexible en seco, discolora, angosto elíptica a elíptica, ápice obtuso, ligeramente redondeado, base angosto cuneada, 11-14 cm long. x 4.3-6.0 cm lat., margen revoluta y con escasos dientes glandulosos que corresponden a terminaciones de los nervios. Superficie adaxial glabra, brillante con el nervio medio hendido con indumento aplicado similar a la de las ramas pero más laxo, nervios laterales impresos, glabros, retículo tenuemente prominulo. Superficie abaxial densamente villosa con un estrato inferior pubérulo y con abundantes glándulas brillantes y un estrato superior de pelos villosos; nervios medio, laterales y retículo prominentes, nervios laterales divergen del central en ángulo de 50–60 grados, con los extremos ligeramente arqueados y anastomosados cerca de la margen.

Inflorescencias tirsoideo paniculadas, terminales y en las axilas de las hojas superiores, formadas por ca de 220 capítulos organizadas en corimbos o cimas densas y subtendidos por brácteas diminutas; capítulos de 7-9 mm long. x 4–5 mm lat., pedicelos de 0 a 1 mm, filarias 33–35, imbricadas dispuestas en 6-7 series, cóncavas, esclerificadas, márgenes escarioso – ciliadas, superficies internas glabras y brillantes, castaño claro; superficies externas castaño claro con ápices teñidos de marrón y pelos villosos que aumentan gradualmente en densidad en las inferiores; filarias internas e intermedias ovadas a anchamente ovadas, algunas con la base angostada, fácilmente caedizas, las internas, 10, de 2.7–3.7 mm long x 1.5–2.3 mm lat., las intermedias, 10, de 1.8–2.4 mm long x 1.5–2.0 mm lat; filarias inferiores anchísimamente



Figura 3–4. *Critoniopsis cinerea* S. Díaz & S. Obando. Dos aspectos de la colección típica S. Díaz, J. M. Cardiel, J. Estrada & J. Fuertes. 4381 (COL).

ovadas, persistentes, con mechones de pelos vilosos hacia el $\frac{1}{2}$ superior, 8 de 1.2–1.5 mm long x 1.0–1.2 mm lat., 7 de 0.7–1.1 mm long, 0.5–0.8 mm lat. Flores 10 por capítulo, corola tubular, blanca, 5.5–6.5 mm long, con glándulas en la cara externa las cuales se hacen más densas en los ápices de los lóbulos, porción tubular 3.8–4.0 mm long x 1.1–1.3 mm lat, base ca. 0.7 mm, lóbulos 1.8–2.3 mm long x 0.5 – 0.7 mm lat. Tecas de las anteras 2.6 mm long.; apéndices apicales de las anteras 0.5 mm long x 0.25 mm lat.; porción libre auriculada de 1.0 mm; aurículas de 0.3 mm. Estilo 5 mm long, ramas estigmáticas 2 mm long, base estilo 0.3 mm lat. Aquenios cuadrangulares 1.6–2.0 mm long, 0.7 mm lat. parte ancha, 0.4 mm lat. ápice; setas externas escamosas, amarillentas, 0.3 - 0.6 mm long., las internas fimbriadas de 4.5 – 5.0 mm long.

Etimología: el epíteto específico hace referencia al aspecto ceniciento que le imprime el envés foliar característica de la que deriva el nombre vernáculo "Cenizo", que contrasta con "Blanquizco" nombre dado a *C. cuatrecasassii* H. Rob.

Comentarios

Por la estructura del capítulo *Critoniopsis cinerea* S. Díaz & S. Obando presenta su mayor afinidad con *C. cuatrecasassii*

H. Rob. especie que prospera en la misma región pero en bosques de mayor altitud (2200 m. s. n. m. vs. 2900 m. s. n. m); las hojas en *C. cinerea* presentan la lámina elíptica a angosto elíptica, la margen algo más revoluta, el ápice obtuso y dos tipos de indumento en el envés uno inferior de pelos pubérulos aplicados y uno superior de pelos vilosos densos bajo los cuales se distinguen abundantes glándulas brillantes; las flores son blancas con anteras lilas en tanto que *C. cuatrecasassii* la lámina foliar es elíptica a ligeramente obovada, la margen es menos revoluta, el ápice es agudo o apiculado, el envés presenta indumento exclusivamente lepidoto y carece de glándulas; las flores son lila.

Bibliografía

- Badillo, V. 1981. Dos compuestas nuevas del Terr. Amazonas de Venezuela. *Ernstia*, **1**(2): 1 – 5.
- Robinson, H. 1980. Re-establishment of the genus *Critoniopsis* (Vernonieae: Asteraceae). *Phytologia* **46** (7): 437 – 442.
- Robinson, H. 1988. Studies in *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), IV: The New Genus, *Lessingianthus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **101**: 929 – 951.
- Robinson, H. 1999. Generic and Subtribal Classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contributions to Botany*; no. 89.

NOVEDADES TAXONÓMICAS Y SINOPSIS DEL GÉNERO *MELOCACTUS* LINK & OTTO (CACTACEAE) EN COLOMBIA

por

José Luis Fernández-Alonso* & Guy Xhonneux**

Resumen

Fernández-Alonso, J. L. & G. Xhonneux: Novedades taxonómicas y sinopsis del género *Melocactus* Link & Otto (Cactaceae) en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc **26**(100): 353-365; 2002. ISSN. 0370-3908.

Se presenta una sinopsis de las especies colombianas del género *Melocactus*, que incluye 11 taxones (especies y subespecies), y una clave para la separación de los mismos. En el trabajo se describen tres especies y cuatro subespecies nuevas (*M. andinus* subsp. *soatensis*, *M. curvispinus* subsp. *cucutensis*, *M. curvispinus* subsp. *saravianus*, *M. guanensis*, *M. hernandezii*, *M. pescaderensis* y *M. schatzlii* subsp. *chicamochae*) y se proponen las nuevas combinaciones de *M. curvispinus* subsp. *lobelii*; *M. curvispinus* subsp. *loboguerreroi* y *M. curvispinus* subsp. *obtusipetalus*.

Palabras clave. Cactaceae, Claves, Colombia, Distribución, *Melocactus*, Neotrópico, Nuevos taxones, Taxonomía.

Abstract

A synopsis of the Colombian species of *Melocactus*, with 11 taxa (species and subspecies) and a key for their identification, are presented. Three new species and four subspecies (*M. andinus* subsp. *soatensis*, *M. curvispinus* subsp. *cucutensis*, *M. curvispinus* subsp. *saravianus*, *M. guanensis*, *M. hernandezii*, *M. pescaderensis* and *M. schatzlii* subsp. *chicamochae*) are described and the new combinations: *M. curvispinus* subsp. *lobelii*; *M. curvispinus* subsp. *loboguerreroi* and *M. curvispinus* subsp. *obtusipetalus* are proposed.

Key words: Cactaceae, Colombia, Distribution, Keys, *Melocactus*, Neotropics, New species, Taxonomy.

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo 7495, Santafé de Bogotá D. C., Colombia. E-mail: jlfern@ciencias.unal.edu.co

** Cactus Cachipay. Ap. Aéreo 7703, Santafé de Bogotá D.C. Colombia. E-mail: guyxhonneux@hotmail.com

Introducción

El género neotropical *Melocactus* Link & Otto (Subfam. Cactoideae; tribu Cereae), contaba hasta fechas recientes con 31 especies reconocidas (Taylor, 1991), número que se ha visto incrementado en la última década con la propuesta de varias especies nuevas, originarias en su mayoría de las Antillas, Brasil y Venezuela (Antesberger, 1995, 2000; Anderson, 2001). Sin embargo son pocas las colecciones de *Melocactus* provenientes de Colombia que fueron revisadas por especialistas y citadas en obras o revistas periódicas de botánica. Aunque en la década de 1960, tal como se refleja en el Herbario Nacional Colombiano, los botánicos Carlos Saravia y Jorge Hernández Camacho efectuaron un importante número de colecciones del género *Melocactus* y otras cactáceas a lo largo de las diferentes regiones áridas de Colombia y alcanzaron a sugerir posibles novedades taxonómicas (in *schaedis*), desafortunadamente este material permaneció sin estudiar hasta nuestros días. Del mismo modo, algunos de los registros de *Melocactus* de Colombia y de otros países de la región, se basaron en plantas vivas cultivadas o en fotografías, de las que no existen registros reales en los herbarios, y cuya identificación precisa es en la actualidad ambigua en unos casos y en otros prácticamente imposible (Britton & Rose, 1937; Lemaire, 1838; Croizat, 1950; Otero, 1968; Trujillo & Fonce, 1988; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorana 1991; Taylor, 1991; Hunt, 1992; Lombardi, 1997).

En lo que respecta a Colombia pueden diferenciarse al menos dos grupos de especies: el primero al que denominamos «grupo de *Melocactus curvispinus*» presenta una afinidad caribeña-atlántica y agruparía a la especie de amplia distribución *M. curvispinus* Pfeiffer (que en Colombia exhibe amplia variación infraespecífica) y una segunda especie *M. mazelianus* Riha, relegada a los afloramientos rocosos del departamento del Vichada en la cuenca del Orinoco. El segundo grupo de especies, al que denominamos «grupo de *M. andinus*», es el más diverso y presenta un patrón de radiación típicamente andino. Se encuentra ampliamente diversificado en el sector centro-norte de la Cordillera Oriental de Colombia y en el ramal de la Serranía de Mérida en Venezuela. A lo largo de los cañones secos de los valles interandinos del Suárez y del Chicamocha, en la vertiente occidental de la Cordillera Oriental de Colombia (Cuenca del río Magdalena), el género *Melocactus*, presenta un marcado gradiente de variación morfológica, asociada con el gradiente geográfico (Fig. 7). Este tipo de distribución, recuerda en cierto modo al patrón de diversificación observado en algunos grupos de especies del género *Salvia* (Labiatae), en especial en

las secciones *Angulatae* y *Rubescentes* (Wood, 1989; Fernández-Alonso, 1995).

Los caracteres que muestran mayor utilidad diagnóstica para la separación de las especies de *Melocactus* tienen que ver con: el número y la forma de las aristas o costillas del tallo (más o menos agudas), la separación entre areolas en las aristas, el número y tamaño de las espinas radiales y centrales en las areolas (o incluso la ausencia de espinas en las areolas, como ocurre en la especie *M. guanensis*); el color y el tamaño de flores y frutos; el tamaño y la ornamentación de las semillas, desde las semillas pequeñas (de menos de 1 mm) y fuertemente tuberculadas como en *M. pescaderensis*, hasta las semillas de más de 1,5 mm de longitud con celdillas escasamente resaltadas como en *M. curvispinus*. Altitudinalmente, aunque la mayoría de los taxones vive por debajo de los 1200 m, entre los de distribución andina, se presentan los registros más altos conocidos en todo el género, en la especie *M. hernandezii*, que vive entre los 2000 y los 2500 m.

Aparentemente *M. guanensis*, *M. pescaderensis* y *M. schatzlii* conforman un grupo con afinidades en el tamaño y ornamentación de la semilla y muestran una secuencia de reducción en las espinas de las areolas desde *M. schatzlii* a *M. guanensis*. Del mismo modo, el par de especies *M. andinus* y *M. hernandezii*, que presentan ambas semillas de mediano tamaño y con celdillas de la testa poco resaltadas, muestran también un gradiente geográfico desde la Serranía de Mérida en Venezuela hasta las cabeceras de los ríos Suárez y Chicamocha en el centro de la Cordillera Oriental de Colombia (Fig. 7).

En este complejo de especies andinas, que en nuestro concepto no había quedado satisfactoriamente resuelto en la revisión de Taylor (1991), se proponen algunos taxones nuevos, la mayoría de ellos con distribución restringida a pequeños sectores de las cuencas mencionadas. Algunas de ellas, como *M. guanensis*, *M. hernandezii* y *M. pescaderensis*, -debido a su escaso rango de distribución y a la alteración de sus hábitats debido al uso agrícola y ganadero (cabras) del medio-, son consideradas hoy ya como especies vulnerables que presentan algún grado de amenaza, y que es necesario evaluar en profundidad para la aplicación de medidas encaminadas a su preservación.

Especies colombianas de *Melocactus*

Melocactus Link & Otto in Verh. Ver. Beford. Gartenb. Preuss. Staat. 3: 417. 1827, nom. cons.

Typus: *Cactus melocactus* L., typ. cons. (= *Melocactus caroli-linnaei* N.P. Taylor)

1. *Melocactus andinus* R. Gruber & N.P. Taylor, *Bradleya* 9: 63. 1991 subsp. *soatensis* Fern. Alonso & Xhonneux *subsp. nov.* Fig. 1A.

Affinis subspeciebus typicae, sed differt combinatione insequentium characterum: areolas 1-1,8(2) cm distantibus, ad 5-8 spinis radialis et 1 centralis; cephalio albo vel rubescens, flores violaceis, breviores (ad 1,4-1,6 x 0,8 cm), 3-4 mm exertus ad superficie cephalium, fructo rubro-violaceus, nitidis, ad 1,4-2 x 0,8 cm; semina nigra, leniter nitidula, margine distalis testae crenato-lobata.

Typus: COLOMBIA. BOYACÁ. Arriba de Soatá, por la carretera a Susacón, 2200 m, 6 ago 1958, R. Jaramillo & al. 902 (Holotypus COL- 98670, 100795, 100796 3/3).

Nombres vernáculos: En la región de Soatá se usa el nombre: "Mata de ajicito", que hace referencia a la forma y color de los frutos.

Hábitat y distribución. La subespecie *soatensis*, se conoce solo del departamento de Boyacá en los asomos rocosos y laderas del río Chicamocha (municipios de Susacón, Soatá, Boavita y vía Macaravita), entre 900 y 2200 m de altura. La subespecie típica según esto sería endémica de los estados de Mérida y Trujillo en Venezuela (Fig. 7).

En Taylor (1991), se cita un registro altitudinal dudoso de 3000 m, para las plantas de Boyacá (Jaramillo & Hernández 902), aparentemente según la información de campo, la planta no crece por encima de los 2200 m.

Observaciones. Se trata de plantas afines a las típicas *M. andinus* de Venezuela, pero separables por presentar tallos verde pálido, areolas con menor número de espinas, areolas poco separadas, 1-1,8(2) cm y flores morado claras, de menor tamaño.

En la región de Boavita (Boyacá), por encima de los 1100 m, se encuentran plantas asignables a esta subespecie, que se diferencian básicamente por sus espinas mas largas y flores y frutos ligeramente mayores. Se conoce material cultivado pero no se han estudiado muestras de herbario (Figura 1A).

2. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer, *Enum. Cact.* 46, 1837.

Una de las especies con mas amplia distribución en el género, encontrándose en México, Centro América, Antillas y Norte de Suramérica. Como sugiere Taylor (1991), la presencia de frutos relativamente grandes (de hasta 4-6 cm de longitud) y vivamente coloreados en ésta especie, muy apetecidos por algunas aves, quizás explique la dispersión a larga distancia de sus semillas.



Figura 1. A.- *Melocactus andinus* R. Gruber & N.P. Taylor subsp. *soatensis* Fern. Alonso & Xhonneux, en su hábitat, Soatá-Boavita, Boyacá. B.- *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *saravianus* Fern. Alonso & Xhonneux; Fotografía del tipo C. Saravia 2073 (Fotografías: A, G. Xhonneux).

En Colombia la especie cuenta con amplia representación geográfica y una notable variación morfológica, aún no totalmente evaluada. Consideramos cinco variantes geográficas, que presentan asimismo diferencias morfológicas, para las que hemos propuesto el rango subespecífico, lo que implicó la descripción de nuevos taxones y el establecimiento de nuevas combinaciones. Una primera ubicada en el Cañon seco del Dagua, en la vertiente pacífica de Colombia, que consideramos cercana a la subespecie típica de México y Centroamérica. El segundo conjunto de poblaciones se localiza en los enclaves secos del medio y alto Magdalena (Cundinamarca, Tolima, Huila) y en nuestro concepto puede claramente separarse tanto de las plantas centroamericanas como del resto de los "*curvispinus*" colombianos. Por último, el complejo de poblaciones que se presenta en la región caribe, en el norte de Colombia (Magdalena, Guajira, Norte de Santander), en el que, sin considerar aun resuelto el grupo, hemos reconocido tres entidades diferentes. Estas entidades, ubicadas en las regiones de Ocaña-Cúcuta, Santa Marta y Sectores de La Guajira, presentan diferencias reconocibles en el porte, la coloración de la flor, la distancia entre areolas y en el grosor y curvatura de las espinas (Fig. 7). A diferencia de lo indicado por Taylor (1991), que trata las plantas de La Candelaria (Boyacá) como *M. curvispinus*, nosotros consideramos que estas constituyen sin lugar a dudas una especie geográficamente aislada de *M. curvispinus* y como tal se describe en este trabajo

2a. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *cucutensis* Xhonneux & Fern. Alonso subsp. nov.

Ad altera subspeciebus differt in: caules griseo-virides, globosus ad 11-13 cm altus x 11-13 cm latus (diámetro); areolas 1,5(2) cm distantibus, spinis griseo-fuscus, flores roseo-rubescens; semina, fusco-rubescens, globosa vel ovato-globosa, ad 1,1 x 1,1 mm .

Typus: COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER. Cúcuta, 400 m, 30 ago 1964, *S. Espinal 1724* (Holotypus COL- 98814).

Plantas con tallos relativamente pequeños, esféricos, de 11-13 x 11-13 cm, areolas poco distantes (1,5-2 cm), espinas blanquecinas, fuertes, escasamente recurvadas; generalmente solo una espina central y 8 espinas radiales, cefalio blanco con setas poco visibles, flores típicamente rosado-rojizas, frutos rojos, semillas marrón-rojizas, redondeadas, pequeñas, de 1,1 x 1,1 mm.

Paratypus: COLOMBIA. NORTE DE SANTANDER. Cúcuta, El Rosario, feb 1941, *Carajalino & Díaz 63* (COL- 8315); Cúcuta, sect. Los Venados, vía a Pamplona, 600 m,

18 nov 2000, *L.R. Sánchez & al. 5220* (COL- 455223); Ocaña, 21 Km en la vía a Cúcuta, 14 ene 1963, *C. Saravia 2064* (COL- 98790).

Hábitat y distribución. Subespecie conocida de los matorrales subxerofíticos sobre colinas arcillosas y pedregosas erosionadas en la región de Ocaña-Cúcuta, Norte de Santander (Fig. 7). Probablemente también se encuentre en el Táchira en Venezuela .

2b. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *lobelii* (Suringar) Fern. Alonso & Xhonneux

Typus: VENEZUELA. Nueva Esparta, illustr. in *L'Obel, Stirpium adversaria nova*, 376 (1570-71).

= *Melocactus lobelii* Suringar in *Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amst.* 2(5): 7, t. 1.1 1896.

Material revisado: COLOMBIA. MAGDALENA. Santa Marta, punta de La Picúa, 10 nov 1963, *C. Saravia 2977* (COL). GUAJIRA. Cabo de La Vela, 0 m, 21 jun 1986, *A.M. Calcagno 109* (COL- 435039, 435040, 435041); ibidem, Uribia, 6,3 Km de Manaure, 31 ene 1963, *C. Saravia 2190* (COL- 98784); Musiche, entre Manaure y El Pájaro, 15 feb 1963, *C. Saravia 2234* (COL- 98789); Nuevo Ambiente, 18 Km de Jachina, 2 mar 1963, *C. Saravia 2450* (COL-98783).

La subespecie *lobelii*, se caracteriza a grandes rasgos por ser plantas grandes (mas de 20-25 cm alto), oscuras, verde-azuladas, con areolas poco separadas entre sí (c. 1,5-2,5 cm), espinas radiales delgadas, más o menos recurvadas, semillas grandes, nítidas, de 1,6-1,7 x 1,2-1,3 mm.

Hábitat y distribución. Subespecie distribuida en en la costa caribe, en Magdalena y Guajira en el norte de Colombia (Fig. 7). Según Taylor (1991), es también frecuente en el norte de Venezuela (Anzoategui, Distrito Federal, Falcón, Nueva Esparta, Sucre y Zulia), generalmente por debajo de los 1000 m.

Observaciones. Entre las colecciones de herbario asignables a esta subespecie, se encuentran algunos nombres de herbario (nom. nud.) en la etiquetas de las colecciones de C. Saravia y J. Hernández, como es el caso de *M. santamartae* Saravia & Hernández; *M. delacallei* Saravia & Hernández).

2c. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *loboguerreroi* (Cardenas) Fern. Alonso & Xhonneux comb. nov.

Typus: COLOMBIA. Cauca, Cárdenas (LILL?) n.v.

= *M. loboguerreroi* Cárdenas in *Cact. Suc. Mex.* 12: 58, il., 1967.

Material revisado: COLOMBIA. VALLE. Mpio. de Dagua, Loboguerrero, 720 m, 9 sept 1962, *C. Saravia 1391 & J. Hernández-C.* (COL 98799, 229297, 229298); ibídem, Cañon del Dagua, 17 ago 1964, *C. Saravia 4735 & J. Hernández* (COL- 98725).

Hábitat y distribución. Subespecie conocida solo del enclave seco del Dagua en el litoral pacífico del departamento del Valle del Cauca, entre los 600 y 800 m Fig. 7).

La subespecie *loboguerreroi*, relacionada con la subespecie típica que se extiende por México y Centroamérica puede caracterizarse por presentar areolas separadas 2-2,5 cm entre sí, espinas radiales moderadamente largas y muy recurvadas y semillas ovado-redondeadas, mas pequeñas que en el resto de las subespecies (de 1-1,1 x 1-1,1 mm).

2d. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *obtusipetalus* (Lemaire) Xhonneux & Fern. Alonso *comb. nov.* Fig. 2

= *M. obtusipetalus* Lemaire, Cact. Aliq. Nov. 11. 1838.
Typus: Colombia, Cundinamarca, plantas vivas que se asume no han sido preservadas (Taylor, 1991).

Neotypus: COLOMBIA. CUNDINAMARCA. Tocaima, vía Tocaima - Pubenza, 350-400 m, 14 abr 1952, *H. García-Barriga 14178* COL 88031, 88032). Designado aquí.

= *M. jaramilloi* Saravia & Hernández, nom. nud. (in schaedis)

Nombres vernáculos: "Cabeza de indio", "Cabeza de negro" (Huila, Tatacoa); "Cactus" (Cundinamarca, San Francisco);

Material revisado: COLOMBIA. CUNDINAMARCA. San Francisco, camino entre San Francisco y Supatá, 1500-1580 m, 29 ene 1944, *H. García-Barriga 11062* (COL- 22647); Tocaima, colina arenosa, ene 1933, *E. Pérez-Arbeláez s/n* (COL 8313, 8316); Fusagasugá, 1050 m, 10 ago 1962, *C. Saravia & al. 1116* (COL 98681); Fusagasugá, 20 dic 1962, *C. Saravia & al. 2007* (COL- 98676); ibídem, 9 abr 1963, *C. Saravia 2458* (COL- 98680); arriba de Girardot, La Salada, vía a Tocaima, 350 m, 20 jul 1964, *C. Saravia & al. 4706* (COL- 98807). **HUILA.** Mpio. de Villavieja, Quebrada Tatacoa, 24 sep 1979, *U. Juanias & al 2* (COL- 196170); La Bodega, río Venado, 700-800 m, 9 dic 1944, *E. Little 9080* (COL- 64601); Villavieja, Desierto de La Tatacoa, 600 m, sep 1980, *O. Rangel 2975* (COL- 234866); ibídem, *Ó. Rangel, 2983* (COL- 234866). **TOLIMA.** Arenales entre Girardot y El Espinal, 300-400 m, feb 1951, *L. Uribe Uribe 2107* (COL- 48271).

Hábitat y distribución. Especie ampliamente distribuida el valle seco del río Magdalena -Cundinamarca, Tolima, Huila-, (Fig. 7). Aunque se conocen colecciones de hasta 1600 m en la región de San Francisco (Cundinamarca), es mucho mas frecuente entre los 350-900 m, particularmente en los enclaves mas secos del Huila (Desierto de Tatacoa) y Valles secos de Cundinamarca (en la región de Tocaima- Jerusalén Guataquí y Tolima, en El Epinal).

Observaciones. La subespecie *obtusipetalus*, puede caracterizarse por los siguientes atributos: plantas con tallos de color verde-opaco o ligeramente azulado, globosos, con costillas amplias (no agudas), con areolas próximas (separadas solo c. 1,5 cm), espinas radiales largas, poco recurvadas, generalmente blanco-verdosas; cefalio grande de hasta 10,5 cm de diámetro y 15 cm de longitud, flores rojo-rosadas de c. 3,5 cm de longitud y 0,5 de anchura; semillas grandes de 1,5-1,8 x 1-1,3 mm, ovadas, lisas, comprimidas lateralmente, con margen ligeramente aplastado.

En colecciones del desierto de la Tatacoa, se presentan espinas del cefalio marrón-rojizas, oscuras, muy densas en las plantas adultas; en las plantas jóvenes las espinas del cefalio son amarillentas con punta más oscura.

2e. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *saravianus* Fern. Alonso & Xhonneux *subsp. nov.* Fig. 1B

Ad altera subspeciebus differt in: caules magna, (communiter 20-25 cm altus plusve), areolas 3-3,5 cm distantibus, spinibus radialibus crassis, leniter recurvatas, seminas ovato-orbiculatas ad 1,3 x 1,1 mm.

Typus: COLOMBIA. LA GUAJIRA: c. San Juan del Cesar, 8,2 Km de Distracción, 18 ene 1963, *C. Saravia 2073* (Holotypus COL 98687, 98738, 98781 (3/3)).

Plantas grandes, de mas de 20 cm ancho y c 30 cm alto, generalmente con 14 costillas, areolas muy separadas, distantes 3-3,5 cm, con 8-9 espinas gruesas por areola, las radiales levemente arqueadas; cefalio de c. 8 cm diámetro, con lanosidad blanca y espinas rojas poco salientes; flor rojo ladrillo, fruto rojo ladrillo; semillas ovado-redondeadas, nítidas, de 1,3 x 1,1 cm, ornamentación poco resaltada

Etimología: El epíteto específico hace referencia a Carlos Saravia, quien efectuara importantes colecciones en las regiones áridas de Colombia en la década de 1960, colectndo con especial cuidado las cactáceas.

Paratypus: COLOMBIA. LA GUAJIRA: Entre Riohacha y Maicao, Zona Marañamana, 18 feb 1962, *C.*

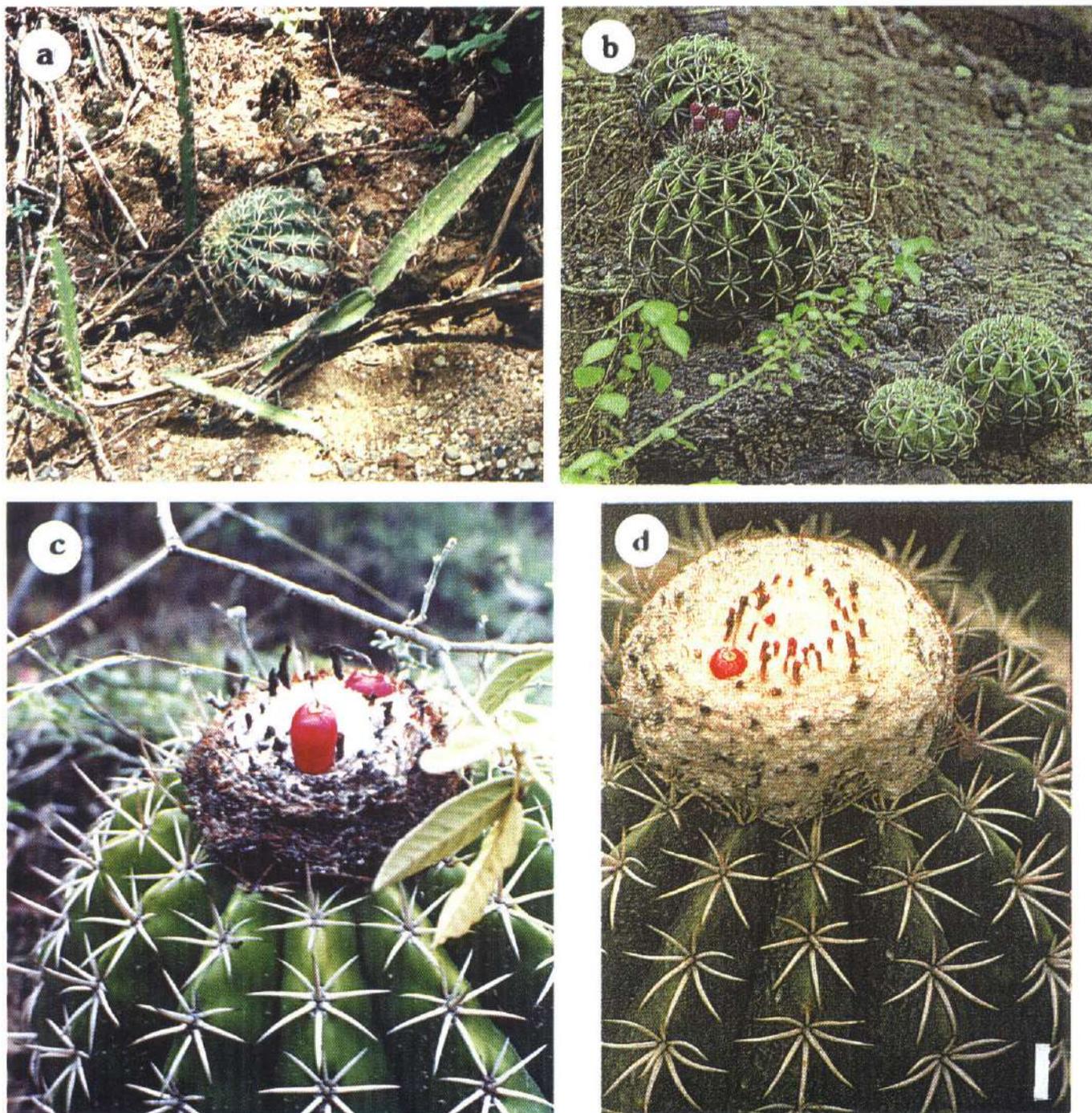


Figura 2. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer subsp. *obtusipetalus* (Lemaire) Xhonneux & Fern. Alonso. A- En su ambiente natural, Vía Jerusalén-Guataquí, Cundinamarca; B.- ibidem, en distintas fases de desarrollo; C- Detalle del fruto, planta procedente de Villavieja, Huila. D-. Detalle del cefalio, en una planta cultivada; escala = 1 cm; (Fotografías: A, J.L. Fernández; B, G. Xhonneux; C, P. Rivera; D, G. Gómez).

Saravia 2244 (COL- 98792); rumbo a Cuisa, 1, 6 km de Annerutau, 2 mar 1963, C. *Saravia* 2449 (COL 98686).

Hábitat y distribución. Especie conocida solo del departamento de La Guajira, en zonas alejadas de la costa (Fig. 7).

3. *Melocactus guanensis* Xhonneux & Fern. Alonso *spec. nov.* Figura 3.

Affinis *Melocacto pescaderensis* a qua imprimis differt: caule conico-pyramidalis, 20-25 cm latus (diámetro) et 17-23 cm alto, pallide viridis, 11-13 costatus, costas pro-

fundas et manifeste distantibus inter se (3,5-5 cm); areolas inconspicuas, c. 3 cm distantibus, areolas ad 0-3 spinas minutas (1-3 mm longis), cephalio albo, c. 10 cm diámetro; flores violaceis, fructo violáceo, nitido, piriformibus ad 3 cm x 1,5 cm diámetro; semina nigra, minuta c. 0,5 mm diámetro.

Typus: COLOMBIA. SANTANDER. Mpio. de Barichara, Vía Barichara - Guane, a 1700-1900 m, laderas, (plantas colectadas en la localidad tipo y mantenidas en cultivo en Cundinamarca). Muestra procesada el 3 dic 2001, G. Xhonneux & al.2042 (Holotypus COL 478453, 478458, 478459) (3/3)).

Etimología: El nombre de la especie hace referencia al Municipio de Guane y a la comunidad indígena Guane que originalmente habitó estas tierras (Fernández de Piedrahita, 1973).

Hábitat y distribución. Especie restringida a las pendientes escarpadas de la vía Barichara-Guane-Galán, en el Cañon del río Suárez, departamento de Santander del Sur (Fig. 7). Aparentemente es hoy una planta muy escasa en la región, y de acuerdo con la información de cultivo (segundo autor), es de crecimiento muy lento.

Observaciones. Se trata de la especie mas distintiva dentro de los *Melocactus* colombianos, por su particular aspecto cónico, con aristas onduladas y desprovistas de espinas, en plantas adultas. Por esta característica y por sus semillas de pequeño tamaño pensamos que esta relacionada con *M. pescaderensis* que crece en la cuenca inferior del Chicamocha, en ambientes similares, pero más áridos. Ambas especies representarían una línea terminal de divergencia morfológica en el grupo, asociada a la probable existencia de refugios cuaternarios de bosque seco, en algunos de éstos valles interandinos aislados, del centro de Colombia.

Melocactus guanensis, es ligeramente afín a *M. pescaderensis*, pero puede fácilmente distinguirse por presentar tallos verde pálido, de mayor tamaño (de 20-25 cm de diámetro), cónico-piramidales, 11-13 costados, costas profundas, con areolas inconspicuas, separadas c. 3 cm entre sí, areolas con 0-3 espinas diminutas (de 1-3 mm de longitud); flores y frutos violáceos; semillas negras, muy pequeñas, de 0,3-0,5 mm diámetro.

4. *Melocactus hernandezii* Fern. Alonso & Xhonneux *sp. nov.* Fig. 4.

Affinis *Melocato andinus* R. Gruber & N.P. Taylor et *M. schatzlii* Till. & R. Gruber, sed differt combinatione insequentium characterum: planta cilindrico-pyramidalis

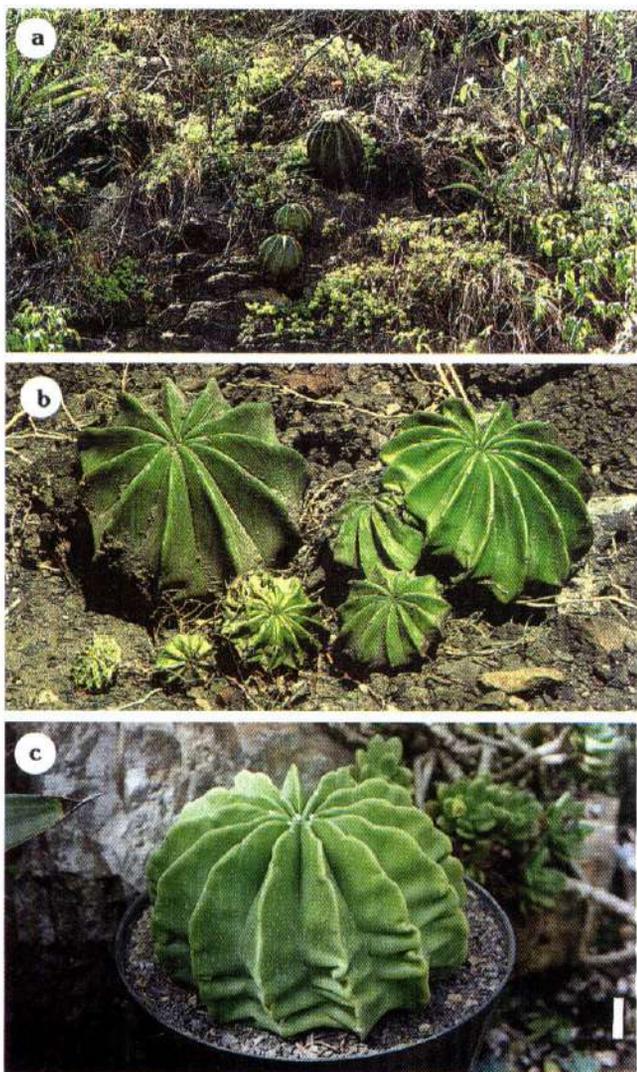


Figura 3. - *Melocactus guanensis* Xhonneux & Fern. Alonso. A.- En su ambiente natural, Vía Barichara-Guane, Santander; B.- Plantas jóvenes, en distintas fases de desarrollo; C- Planta cultivada, escala = 2 cm. (Fotografías G. Xhonneux).

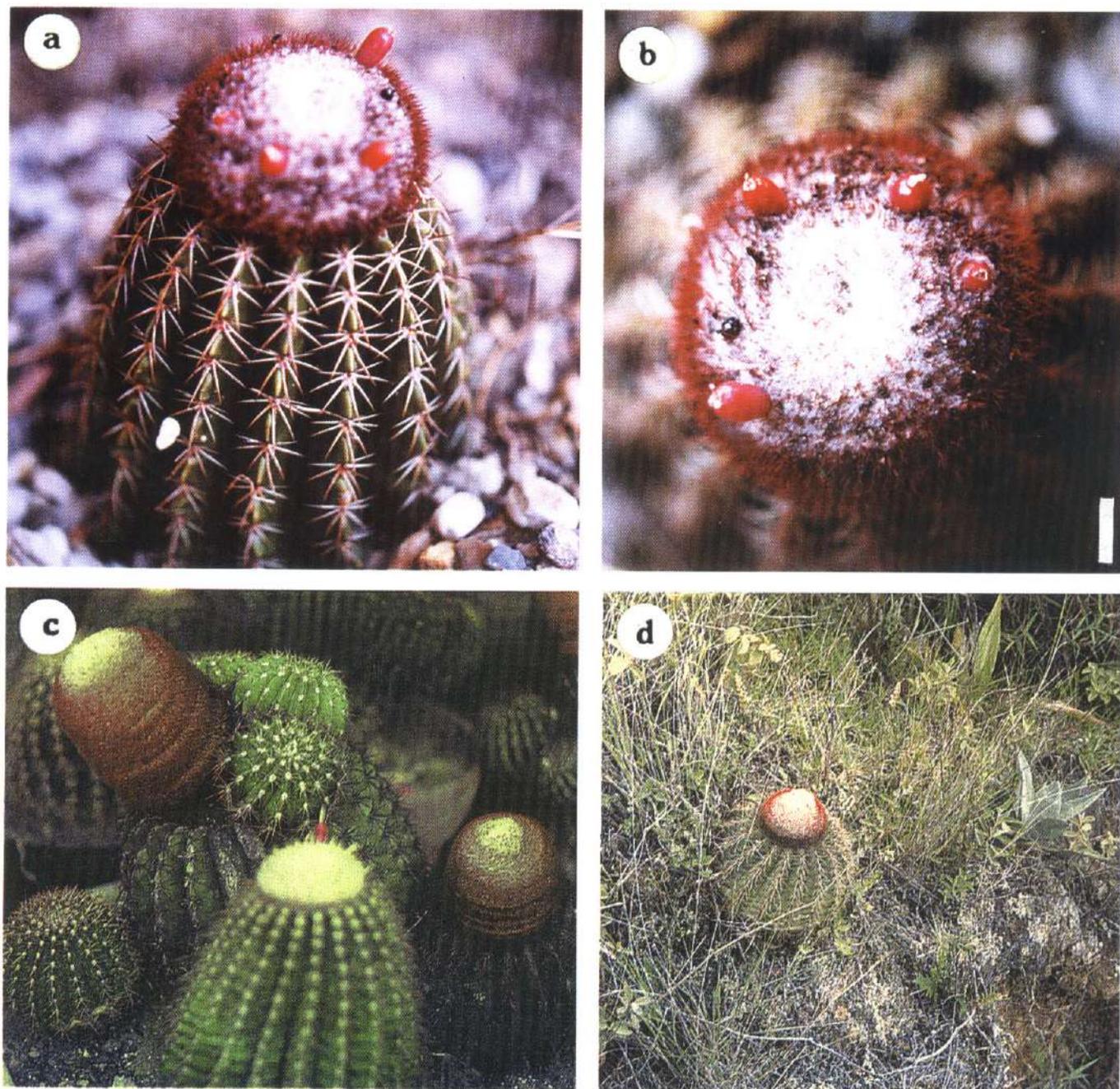


Figura 4. - *Melocactus hernandezii* Fern. Alonso & Xhonneux. A- Planta adulta, en la localidad típica, Sáchica-Ráquira, Boyacá; B.- Detalle del cefalio con frutos, escala = 1 cm; C- En cultivo, en Cachipay, Cundinamarca; D- En su ambiente natural en Corrales, Boyacá, donde crece una variedad ligeramente diferente a la típica.. (Fotografías A,B, J.L. Fernández; C, D, G. Xhonneux).

usque ad 13-17 (20) cm diametro et 10-20(35) cm alta, 15-18 costata, costas angustas et paucis distantibus (c. 1,5 cm), areolas 1-1,5 cm distantibus, ad 10-15 spinas radialibus et 1-4 spinas centralis; spina gracilis; corolla 2,4 cm longis, violacea; fructo violaceo, semina nigra,

subrotunda, ad 1,2-1,4 x 0,9.1 mm, ad margine distalis leniter crenato-verrucosa.

Typus: COLOMBIA. BOYACÁ. Villa de Leyva - Sáchica, Carretera Tunja, 7150 pies, faldas rocosas, 4 jun

1964; *C. Saravia & al.* 4255 (Holotypus COL- 98774, 98775, 98813, (3/3), Isotypus COL-98776, 98777).

Plantas generalmente de 13-17(20) cm de diámetro x 12-20 cm de alto (raramente hasta 35 cm), cilíndricas, con costillas muy estrechas, muy aproximadas entre sí (c. 1,5 cm); areolas muy densamente dispuestas, separadas 0,8-1,3(1,5) cm entre sí, con numerosas espinas delgadas (15-20) por areola; espinas cortas de hasta 1,5(2) cm, negro-rojizas; cefalio generalmente corto, excepcionalmente muy alargado (de hasta 19 cm de longitud x 7-9 cm

de ancho, en individuos viejos), de aspecto pardo rojizo, por el denso recubrimiento de espinas rojo-teja, que sobrepasan c. 0,6-1 cm la masa algodonosa blanca. Flores y frutos de color fucsia-violáceo.

Etimología: Especie nombrada en recuerdo del insigne naturalista colombiano Jorge Hernández Camacho, quien efectuara importantes colecciones de cactáceas en la década de 1960, conjuntamente con Carlos Saravia. La colección seleccionada como tipo de esta especie, fué provisionalmente nombrada en pliego de herbario como *M. peralticola* Saravia & Hernandez, (nom. nud.). Por otra parte, algunas plantas cultivadas pertenecientes a esta especie, fueron denominadas provisionalmente por el segundo autor como *M. candelariensis* (nom. nud.), binomio citado en algunas listas de cactus cultivados.

Paratypus: COLOMBIA. BOYACÁ. Ráquira - Villa de Leyva, cerca de la Quebrada Chimichagua, 2180 m, 15 feb 1986, *A.M. Calcagno & al.* 69 (COL- 464372); ibidem, Ráquira, Vereda Carapacho, 2180 m, 15 feb 1986, *A. M. Calcagno & al.* 71 (COL-459011, 463700, 473369, 473370); ibidem, tallo cilíndrico, 15 feb 1986, *A. M. Calcagno & al.* 73 (COL-459011). CUNDINAMARCA. Mpio de Cachipay, 2000-2300 m. (Planta cultivada colectada viva en el Mpio. de Corrales, Boyacá). 3-XII-2001. fl. *G. Xhonneux* 455 (COL-478451, 478452, 478554, 478455, 478456, 478457).

Hábitat y distribución. Especie restringida a los enclaves secos de la región de la Candelaria y Corrales (Corrales), donde vive en asomos rocosos, entre los 1900 y los 2500 m, a mayor altitud que otras especies conocidas del género (Fig. 7).

Observaciones. En la literatura se ha confundido ésta localidad tipo de Boyacá, con la de Fusagasugá-Tocaima, Cundinamarca (Taylor, 1991); motivo por el cual en ocasiones se le ha asignado a estas plantas el nombre de *M. obtusipetalus*. (Munter, 1976). En la región de Corrales (Boyacá), se encuentra una variedad que presenta algunas diferencias en el color y las dimensiones del cefalio y el las espinas.

M. hernandezii, se cataloga aquí como especie en peligro de extinción por lo reducido de su areal de distribución y la modificación sufrida para su aprovechamiento agrícola.

5. *Melocactus mazelianus* Riha in Kakt. and Sukk. 32: 214-217, 1981.

Typus: VENEZUELA. Bolivar (holotipo PR- 456, n.v.).

Material revisado: COLOMBIA. VICHADA. Mpio. de Puerto Carreño, Jardín Botánico Cerro El Bitá, sobre ro-

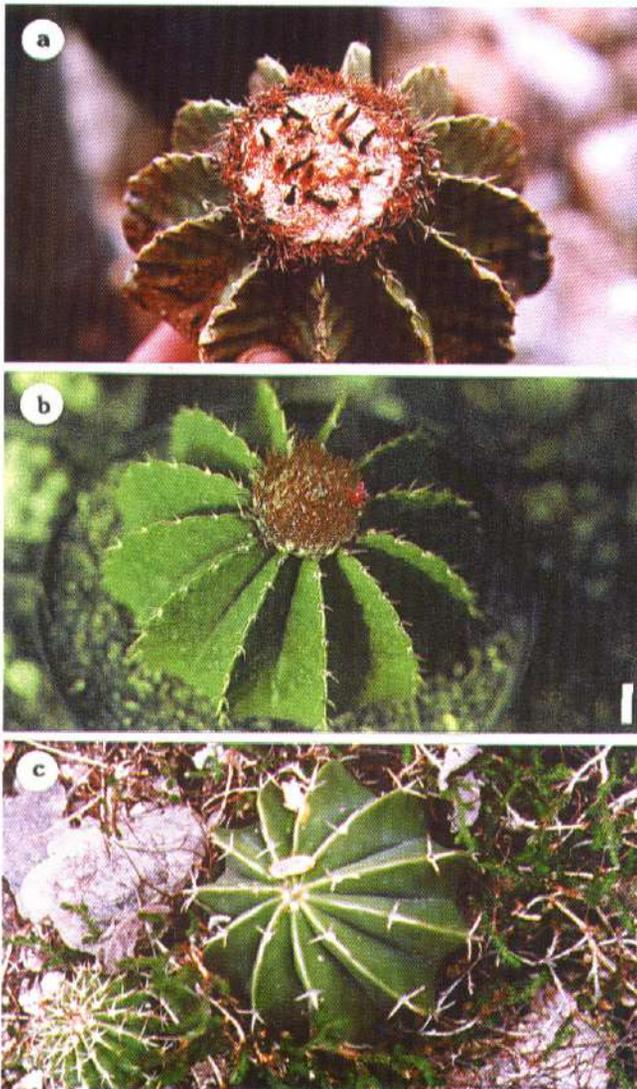


Figura 5. - *Melocactus pescaderensis*. A- Detalle de una planta silvestre con cefalio, al final del periodo seco; B- Planta con flor, en cultivo en Cachipay, Cundinamarca; escala = 1,5 cm; C.- Plantas jóvenes en distintas fases de desarrollo. (Fotografías A, C, J.L. Fernández; B, G. Xhonneux).

cas, 150 m, ene 1997, *H. García, & al. 065* (COL, 393187, 470095).

M. mazelianus puede reconocerse por ser plantas de hasta 10-20 cm de altura, depreso-globoasos o cilíndricas, con 12-14(16) costillas, con areolas separadas c. 15 (20) mm, con 10-13 espinas negras o rojo-negruzcas por areola (7-12 radiales y 0-3 centrales), espinas arqueadas a excepción de la central, que llega a medir más de 35 mm de longitud. Cefalio blanquecino de hasta 10 cm anchura; flores rojizas de c. 10 mm diámetro; fruto rojo oscuro de c. 4 cm de longitud y semillas de c. 1,5 x 1,1 mm.

Hábitat y distribución. Especie restringida al drenaje del río Orinoco en el oriente de Colombia y occidente de Venezuela. De Colombia solo se conoce del Vichada, del Parque Nacional Natural El Tuparro (Fig. 7).

Observaciones: Aunque la especie *M. neryi* K. Schum se encuentra también en los afloramientos rocosos de la cuenca del Orinoco, muy cerca del límite con Colombia (Puerto Ayacucho, Venezuela), aun no se ha detectado en Colombia (Chalet, 1991; Taylor, 1991). *M. neryi* presenta espinas más cortas (las más largas rara vez sobrepasan los 25 mm), flores rosadas y semillas más cortas (de 1,1-1,3 mm longitud) y no guarda relación con *M. mazelianus*.

6. *Melocactus pescaderensis* Xhonneux & Fern. Alonso **sp. nov.** Figuras 5 y 6A

Affinis *Melocactus schatzlii* Till. & G. Gruber, sed differt combinatione insequentium characterum: Planta compresso-pyramidalis, atroviridis, (12)14-18 cm diametro et 8-18 cm alta, 12-14 costata, costas manifeste acutas et undatas, areolas ad 3-4 spinas, albo-griseas; cefalio a setis atrovirescens dense tectum; corolla et fructo violaceus; semina, nigra, nitida, parva, ad 0,9-1 x 0,6-0,9 mm oval-rotundata, manifeste et uniformiter tuberculato-verrucosa, tuberculis rotundo-obtusis.

Typus: COLOMBIA. SANTANDER. Mpio de Piedecuesta, Inspección de Pescadero, cerca del río Chicamocha, 8 sep 1964, *J. de Porta & N. de Porta 1* (Holotypus COL-98812); *M. pescaderensis* al igual que *M. schatzlii*, presenta semillas marcadamente tuberculado-verrucosas, pero que puede separarse de la última, por presentar tallos generalmente compresos-piramidales, de color verde intenso, de hasta 18 cm altura y 12-18 cm de diámetro, con 12-14 costillas muy agudas y más o menos onduladas, con areolas separadas 1,5-3 cm entre sí y con solo (1)3-4 espinas cortas cada una, espinas blanco-grisáceas, cefalio densamente recubierto de setas rojo oscuro, flores y frutos morados; semillas negras brillantes, relativamente pequeñas, de 0,9-1 x 0,6-0,9 mm, oval-redondeadas,

marcada y uniformemente tuberculado-verrucosas; tubérculos redondeado—obtusos.

Paratypus: COLOMBIA. SANTANDER. Mpio. de Piedecuesta, Inspección de Pescadero, camino real hacia Umpalá, 540 m, pared rocosa, 6 jul 2002, *A. Albesiano & al. 1124A* (COL); ibídem, vereda Las Pavas, 580 m, 3 nov 1995, *A. Cadena 2932* (COL- 460559); ibídem, Inspecc. de Pescadero, Camino real a Umpalá, terrazas cuaternarias junto al río Manco, 500-700 m, 1 abr 2001, *J. L. Fernández-Alonso & al. 19539*. (COL- 468534, 468535); ibídem, entre Pescadero y Piedecuesta, 16 jun 1962, *C. Saravia & al. 915* (COL- 98685).

Hábitat y distribución. Especie restringida a las laderas rocosas y terrazas cuaternarias en la zona del río Chicamocha, y sus afluentes (río Manco, Quebradas Chinavega y Perchiquez), en Cepitá y Piedecuesta, entre los 550 m y los 1200 m (Fig. 7). En este ambiente crece junto a otras especies endémicas de éste enclave árido como *son Zamia encephalartoides* Stevens, -Zamiaceae-, y una especie no descrita del género *Cavanillesia* -Bombacaceae- (Stevenson, 2001; Fernández-Alonso, 2002).

Observaciones. Hay un nombre de herbario: *M. deportarum* Saravia & J. Hernández, (nom. nud.), que corresponde a ésta especie. En la literatura se cita bajo el nombre *M. schatzlii* Till. & R. Gruber, una colección aparentemente proveniente de la región del Chicamocha "Santander: 40 Km al S de Bucaramanga on road to Bogotá, 800 m, cliffs, I. Turner...." . (Taylor, 1991). Pensamos que se trata de una confusión ya que las plantas de la región de El Pescadero no se ajustan a la descripción de *M. schatzlii*.

7. *Melocactus schatzlii* Till & R. Gruber in Kakt. and. Sukk. 33: 68-70, 1982. subsp. *chicamochae* Fern. Alonso & Xhonneux **subsp. nov.** Fig. 6B.

A subspeciebus typicae differt: planta atroviridis vel griseo-viridis, caules usque ad 22-25 cm diametro et 25-34 cm altus, 11-14 costatus, costas angustas, 2-2,5 cm distantibus; areolas inter se c. 1,5 cm distantibus, ad 5-7 spinas radialibus, brevis et rigidis; spinas centralis 1, vel absentibus; cefalio 8-10 cm diametro, supra albus et a basi rufo-nigrescens, setas leniter exsertas; flores pallido-violaceis, fructo violaceo nitidus, breve, ad 2-2,5 cm longis et 0,8-1,1 cm latus; semina nigra, subnitida, rotundata, manifeste tuberculato-verrucosa ad 1,2-1,4 x 1,1-1,2 mm.

Typus: COLOMBIA. SANTANDER. Cañón del Chicamocha, Mpio. de Málaga, a 5 km de Capitanejo, 12 ene 1963, *C. Saravia 2060* (Holotypus COL 98800)

Hábitat y distribución. La subespecie *chicamochae*, se conoce solo de la región de Málaga, Capitanejo y Macaravita (Santander) y de la región cercana de Tipacoque en el departamento de Boyacá, donde crece en laderas entre los 700 y 1300 m (Fig. 7).

Observaciones. Subespecie notable por sus areolas con escaso número de espinas y semillas marcadamente tuberculadas y con escaso brillo. En la región de Tipacoque, crecen plantas asignables a esta especie, que presentan ligeras diferencias, como la ausencia de espina central en las areolas y las flores morado claro, de menor tamaño. Aunque hay material en cultivo (G. Xhonneux), no se cuenta con especímenes de herbario.

Clave para las especies colombianas de *Melocactus*

- 1- Areolas de las costillas con 0-4 espinas cortas (generalmente de menos de 10 mm de longitud); semillas de hasta 1 mm de longitud y de 0,5-0,9 mm de anchura, testa marcada y uniformemente tuberculado-verrugosa 2
- 1'- Areolas de las costillas con 5-20 espinas (generalmente de más de 10 mm de longitud); semillas de más de 1 mm de longitud y de (0,8)0,9-1,3 mm de anchura, testa con prominencias (celdillas) poco elevadas o notorias solo en la margen distal 3
- 2- Areolas conspicuas, separadas entre sí 1,5-3 cm, con (1)3-4 espinas en cada areola, espinas de 0,3-1,3(1,5) cm ligeramente recurvadas, cefalio generalmente cubierto de setas rojo oscuro, que sobresalen de la masa algodonosa del cefalio en 0,3-1 cm; fruto de 2-2,5 x 0,7-1,3 cm, semillas de 0,6-0,9 mm de anchura *M. pescaderensis*
- 2'- Areolas apenas visibles, separadas entre sí unos 3 cm, con 0-3 espinas muy cortas (de 1-3 mm); cefalio blanco, fruto de c. 3 x 1,5 cm, semillas de menos de 6 mm de anchura *3.M. guanensis*
- 3- Cefalio blanco-algodonoso, con setas o incluidas en la masa algodonosa o ligeramente exertas y poco conspicuas, costillas agudas y flores de 9 a 15,5 mm de diámetro 4
- 3'- Cefalio recubierto de setas rojizas, tallos con costillas redondeadas o sí agudas con flores de más de 16 mm de diámetro 5
- 4- Areolas con la espina central-inferior de 15-45 mm de longitud, fruto de hasta 51 mm de longitud y semilla de 1,4-1,55 mm de longitud, celdillas de la testa más o menos planas *5.M. mazelianus*
- 4- Areolas con la espina central-inferior de hasta 20 mm de longitud, fruto de hasta 25 mm de longitud y semilla de 1,0-1,35 mm de longitud, celdillas de la testa convexas y muy notorias en la mitad distal *7.M. schatzlii* subsp. *chicamochae*
- 5- Espinas radiales de 16-42 mm longitud, flores de más de 30 mm de longitud o 18 mm de anchura, periantio con 15-25 segmentos, semillas generalmente de 1,2-1,6 mm de longitud (2. *M. curvispinus*) 7
- 5'- Espinas radiales de 5-20 mm de longitud, flores de menos de 27 mm de longitud x 15 mm de anchura, periantio con más de 25 segmentos, semillas de 0,8-1,4 mm de longitud 6
- 6- Con 10-15 costillas agudas, separadas 2-7 cm entre sí, areolas separadas 1,5-2,5 cm, 8-10 espinas por areola, flores de hasta 2,3 x 0,9 cm, semillas oval redondeadas, con superficie poco brillante *1.M. andinus* subsp. *soatensis*
- 6- Con 15-19 costillas subagudas, separadas c. 1,5 cm entre sí, areolas separadas 1-1,5 cm, con 15-20 espinas por areola, flores de 2,4 x 0,9 cm, semillas oval-oblongas con testa muy brillante *4.M. hernandezii*
- 7- Tallos verde grisáceo o verde azulado, globosos, de 11-13 cm alto y 11-14 de diámetro; areolas próximas 1,5-2 cm entre sí; flores rosa-rojizas, fruto rojizo o rosa-rojizo 8
- 7'- Tallos generalmente verde intenso o a veces verde amarillento, comprimido-globosos o subpiriformes, de más de 15 cm de diámetro; areolas separadas entre sí 1,5-3,5 cm; flores y frutos rojo ladrillo 9
- 8- Tallos verde azulado, globosos, de c. 11-12 cm alto y c. 14 de diámetro; semillas ovadas de 1,5-1,8 mm de longitud *2d.M. curvispinus* subsp. *obtusipetalus*
- 8'- Tallos verde grisáceo, globosos, de c. 11-13 de alto x 11-13 cm de diámetro; semillas, redondeadas, de 1,1 x 1,1 mm *2a. M. curvispinus* subsp. *cucutensis*
- 9- Plantas generalmente de hasta 16-18 x 17 cm de alto; espinas radiales de hasta 28 mm de longitud, generalmente recurvadas, semillas ovado-redondeadas de 1,1-1,3 mm de longitud *2c.M. curvispinus* subsp. *loboguerreroi*

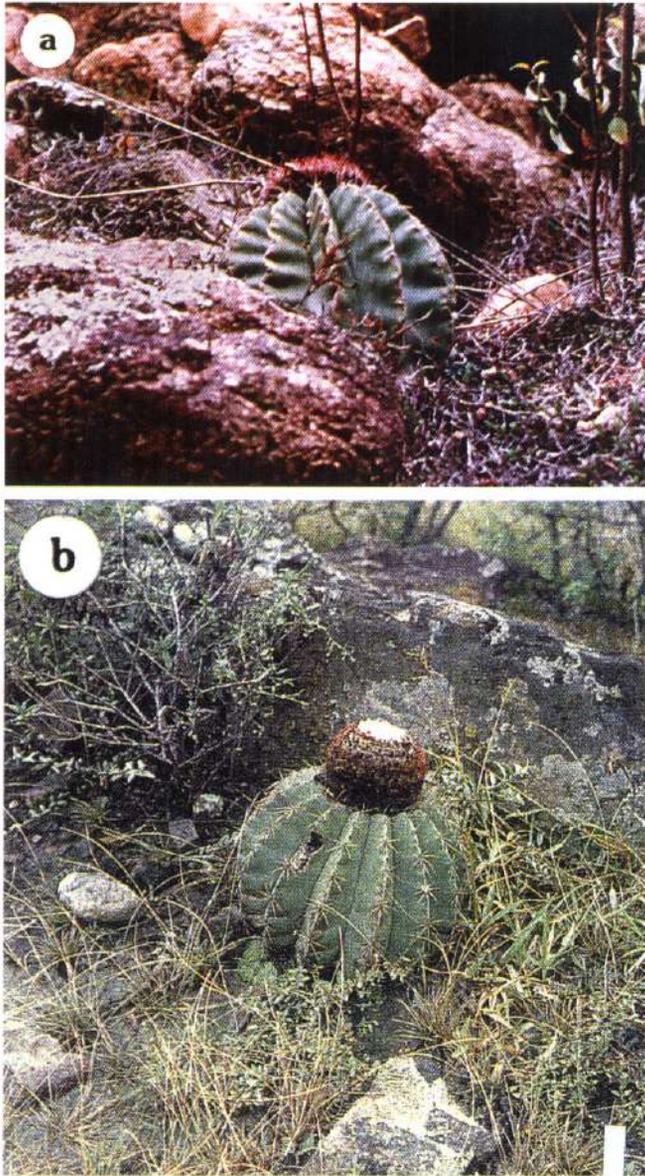


Figura 6A.- *Melocactus pescaderensis*. Creciendo en su ambiente natural, en derrubios cuaternarios, localidad típica, Pescadero, Santander. B.- *Melocactus schatzlii* Till & Gruber subsp. *chicamochae* Fern. Alonso & Xhonneux. En su ambiente natural, vía Tipacoque-Capitanejo, Boyacá. Escala = 7 cm. (Fotografía A- J. L. Fernández; B. G. Xhonneux).

9'- Plantas grandes, generalmente de mas de 18-25 cm de alto, espinas radiales de mas de 28 mm de longitud, recurvadas en mayor o menor grado, semillas ovadas u ovado-redondeadas de 1,3-1,7 mm de longitud 10

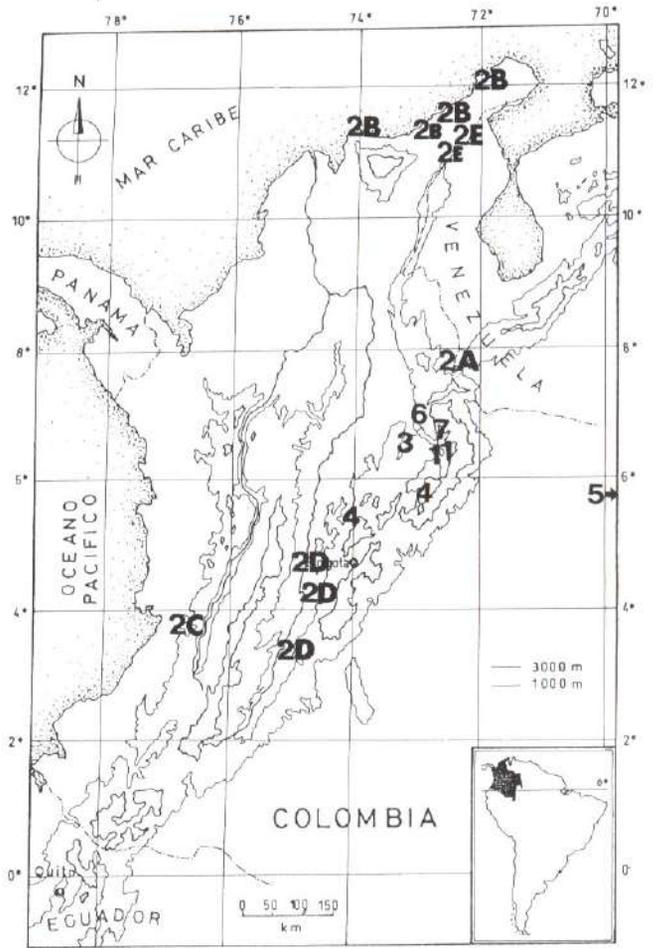


Figura 7- Distribución de las especies de *Melocactus* en Colombia. 1.- *M. andinus* subsp. *soatensis*. 2A.- *M. curvispinus* subsp. *cucutensis*. 2B- *M. curvispinus* subsp. *lobelii*. 2C.- *M. curvispinus* subsp. *loboguerreroi*. 2D.- *M. curvispinus* subsp. *obiusipetalus*. 2E.- *M. curvispinus* subsp. *saravianus*. 3.- *M. guanensis*. 4.- *M. hernandezii*. 5.- *M. mazelianus*. 6.- *M. pescaderensis*. 7.- *M. schatzlii* subsp. *chicamochae*.

10-Areolas separadas 3-3,5 cm, espinas radiales gruesas, ligeramente recurvadas, semillas de 1,3 x 1-1,1 mm 2e.*M. curvispinus* subsp. *saravianus*

10'- .. Areolas separadas 1,5-2,5 cm, espinas radiales delgadas, generalmente recurvadas, semillas de 1,6—1,7 x 1,2-1,3 mm 2b.*M. curvispinus* subsp. *lobelii*

Agradecimientos

El primer autor agradece a la Universidad Nacional de Colombia y al Instituto de Ciencias Naturales el apoyo

para la realización del trabajo; a Carlos Aedo del Real Jardín Botánico de Madrid, el apoyo logístico con la literatura solicitada; a Roberto Sánchez Montaña de la Universidad de Pamplona (Norte de Santander) la colección de *Melocactus* proveniente de la región de Cúcuta. El segundo autor agradece José Luis Fernández su colaboración para la consulta de las colecciones del Herbario Nacional Colombiano; a Joel Lodé, de Cactus Aventures International, por la información enviada y por su desinteresada y sincera amistad; a los estudiantes de la Universidad Nacional de Colombia que me acompañaron la salida de campo a la región del Chicamocha y a mi esposa Jannette que me animó para la publicación de estos conocimientos guardados por tantos años.

Bibliografía

- Anderson, E. F.** 2001. The Cactus family. Truber Press Inc. Oregon, USA.
- Antesberger, B.** 1995. *Melocactus inclinatus* a new species from the Dutch Leeward Islands, *Bradleya* **13**: 13-17.
- . 2000. Numeros de prospection Antesberger Helmut & Barbara. *Succulentes* **2**: 12-22
- Bravo-Hollis, H. & H. Sanchez-Mejorana** 1991. Las Cactáceas de México II y III. Univ. Nacional Autónoma de Mexico. Mexico D.F.
- Britton, N. L. & J. N. Rose.** 1937. The Cactaceae 3, 2ª edicc. Whashington D.C.
- Chalet, J.M.** 1991. Interessante decouverte d'un *Melocactus* dans le Bassin de l'Orinoque, Venezuela. *Succulentes* **4**: 11.
- Croizat, L.** 1950. Cactaceas nuevas de Venezuela (*Melocactus guaricensis*, *Pilocereus wagenarii* y *Pilocereus mortensenii*). *Novedades Cient. Contr. Occ. Mus. Hist. Nat. La Salle Caracas*, ser. Bot. **1**.
- Fernández-Alonso, J.L.** 1995. Estudios en Labiatae de Colombia I. Novedades en los géneros *Salvia* e *Hyptis*. *Rev. Acad. Colomb. Ci. Nat.* **19**(74): 469-480.
- . 2002. Bombacaceae neotropicae novae vel minus cognitae VI. Novedades en *Cavanillesia*, *Eriotheca* y *Pachira*. *Rev. Acad. Colomb. Ci. Nat.* **26**: (para ser remitido).
- Fernández de Piedrahíta, L.** 1973. Noticia historial de las conquistas del Nuevo Reino de Granada I. Edicc. *Revista Ximenez de Quesada*. Editorial Kelly, Bogotá, D.E.
- Hunt, D.R.** compiler, 1992. CITES Cactaceae Checklist - Royal Botanic Gardens, Kew 172-172.
- Lemaire, C.C.** 1838. *Cactearum aliquot novarum*. F.G. Levrault, París.
- Lombardi, G.** 1997. Cactus y suculentas de Colombia. *Quepo* **11**: 87-96.
- Madsen, J.E.** 1989. Cactaceae. In: Harling, G. & L. Anderson (eds.), *Flora of Ecuador* **35**: 3-78.
- Munter, M.** (1976). The Geographical distribution of Succulents in Colombia. *Nat. Cact. & Succ. J.* **36**(3): 73-76.
- Otero, F.** 1968. Exploración de unas Zonas Cactológicas de Colombia. In *Cact. Suc. Mex.* **13**: 59.
- Stevenson, D. W.** 2001. *Flora de Colombia*, **21**. Cycadales. Universidad Nacional de Colombia. Edit. Unibiblos.
- Taylor, N. P.** 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* **9**/1991: 1-80.
- Trujillo, B. & M. Fonce.** 1988. Lista-inventario de Cactaceae silvestres en Venezuela, con sinonimia y otros aspectos relacionados. *Ernstia* **47**(3-4):1-29.
- Wood, J.R.I. & R.M. Harley.** 1989. The genus *Salvia* (Labiatae) in Colombia. *Kew Bull.* **44**(2): 211-278.

UNA NUEVA ESPECIE DE *MARCGRAVIA*, GRUPO *GALEATAE* (MARCGRAVIACEAE) DE LA CORDILLERA ORIENTAL Y CATÁLOGO DEL GÉNERO PARA COLOMBIA

por

Diego Giraldo-Cañas¹

Resumen

Giraldo-Cañas, D. Una nueva especie de *Marcgravia*, grupo *Galeatae* (Marcgraviaceae) de la cordillera Oriental y catálogo del género para Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26** (100): 367-371.

Se describe e ilustra una nueva especie de *Marcgravia*, *M. dressleri* Giraldo-Cañas, perteneciente al grupo *Galeatae*, y conocida únicamente de la cordillera Oriental andina en el departamento de Santander (Colombia). En Colombia, el grupo *Galeatae* sólo está representado por dos especies, *M. dressleri* y *M. zonopunctata* S. Dressler. Se proporciona una clave para separar las tres especies suramericanas del grupo *Galeatae*. Con la nueva especie aquí descrita se eleva a 22 el número de especies del género para Colombia, constituyéndose en el país con más riqueza de especies de este género. Se presenta la lista de las especies de *Marcgravia* presentes en Colombia con su distribución geográfica y altitudinal.

Palabras clave: Andes, Colombia, *Marcgravia*, Marcgraviaceae, Plantas neotropicales.

Abstract

A new species of *Marcgravia*, *M. dressleri* Giraldo-Cañas, is described and illustrated. The new species belongs to *Galeatae* group, and is known only from the Andean Cordillera Oriental, Department of Santander (Colombia). In Colombia, the group *Galeatae* is represented by two species, *M. dressleri* and *M. zonopunctata* S. Dressler. A key to the three South American species of the group is provided. Colombia is the richest country for *Marcgravia*, with 22 species. A checklist of the Colombian species including the altitudinal and geographical distributions is presented.

Key words: Andes, Colombia, *Marcgravia*, Marcgraviaceae, Neotropical plants.

¹ Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. Correo electrónico: giraldoc@ciencias.unal.edu.co

Introducción

Marcgravia L. es el género más diverso de la familia Marcgraviaceae, del cual se conocen aproximadamente 60 especies (Picca & Giraldo-Cañas, 1999). El género se distribuye desde el sur de México hasta el sur de Brasil, aunque su mayor concentración de especies se encuentra en la Amazonia occidental (Colombia, Ecuador y Perú) (Giraldo-Cañas, 1999). Además de ser el género más diverso y de mayor distribución geográfica, presenta un amplio rango altitudinal, el cual va desde el nivel del mar hasta cerca de 3000 m (Giraldo-Cañas & Picca, 1999).

Marcgravia se caracteriza por presentar inflorescencias umbeliformes, raras veces cortamente racemosas y, en todos los casos, sus nectarios reproductivos (también considerados nectarios extra-florales nupciales o brácteas nectaríferas) se ubican en pedicelos terminales sin flores fértiles. Este género, además, está caracterizado por la corola, modificada en una caliptra decidua (pétalos connatos). Dentro de *Marcgravia* hay un grupo de especies, llamado informalmente *Galeatae* (Wittmack, 1878), el cual está caracterizado por sus inflorescencias cortamente racemosas y por los nectarios reproductivos galeados. Dressler (2000) menciona una característica adicional exclusiva del grupo, la cual consiste en el polen uniformemente esférico con la sexina tectada-perforada y a la vez, sugiere que dicho grupo es monofilético. Este grupo sólo posee 8 especies (incluyendo la descrita aquí), y se distribuye en las Antillas mayores (cuatro especies), en el sur de México (una especie) y en el noroeste de Suramérica (Brasil, Colombia y Venezuela, con tres especies).

En las Marcgraviaceae cada género tiene un síndrome diferente de polinización. *Marcgravia*, por ejemplo, es polinizada principalmente por murciélagos (Bailey, 1922; Gentry, 1991). No obstante, Dressler (2000) sugiere la ocurrencia de ornitofilia sobre la base de la forma y del color de los nectarios reproductivos de las especies del grupo *Galeatae*.

Como resultado del estudio de la familia Marcgraviaceae y en especial de las especies colombianas, se describe a continuación una nueva especie del género *Marcgravia*. La terminología de las estructuras morfológicas está basada en Font Quer (1993).

Marcgravia dressleri Giraldo-Cañas, sp. nov. (Fig. 1).

Typus: COLOMBIA. **Santander:** Mun. Piedecuesta, vereda Cristales, quebrada El Rasgón, Estación Experimental El Rasgón, 1200-1400 m, 11 jul 2000 (fl, fr), R. Galindo, B. Rey & H. Suárez 325 (holotipo COL; isótipos COL, HUA, JAUM, UIS).

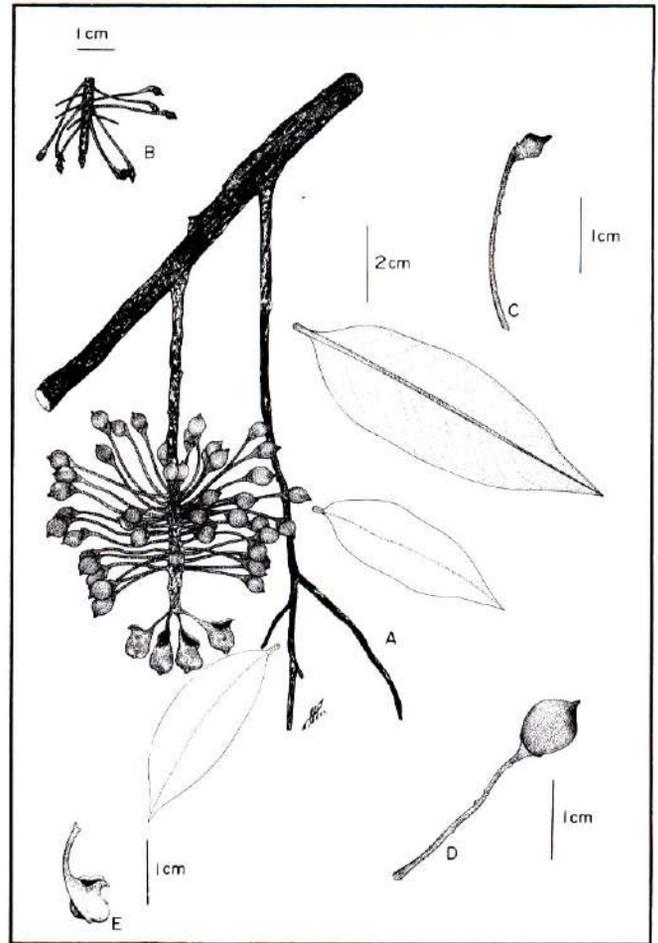


Figura 1. *Marcgravia dressleri* Giraldo-Cañas. A. Rama fructífera. B. Porción distal del raquis con algunas flores fértiles. C. Flor y pedicelo. D. Fruto y pedicelo. E. Nectario reproductivo [Galindo et al. 325 (COL)].

Frutex scandens ramis lenticellatis; folia disticha, petiolis 2-7 mm longis, canaliculatis; lamina coriacea, elliptica, integerrima, 4.5-9 cm longa, 1.8-3 cm lata, margine glandulosis, costa supra canaliculata subtus prominens. Flores 48-56 in racemis, ad pedicellos angulo oblique dispositae, pedicellis lenticellatis, summo apice breviter subclavatis; rachis 2.8-3.8 cm longa, clavata, lenticellata; sepala orbiculata, persistentia, 0.8-1 mm lata; ovario subgloboso, leviter sulcatum; stylo brevis; stigma mammiforme, leviter radiatum; nectaria 4-8, galeiformibus, stipita (6-) 7-9 mm longa, cucullis 8-8.5 mm longis, 6.5-7 mm latis. Fructus globosus coriaceus.

Lianas; ramas estériles desconocidas; ramas fértiles péndulas, teretes a levemente angulosas; corteza de color castaño, lenticelada, las lenticelas distribuidas en forma irregular, principalmente ubicadas en las porciones distales

de las ramas, de consistencia foliosa, castaño claras, escasas a numerosas, circulares a más comúnmente ovoides, canaliculadas, ligeramente elevadas, 0.3-0.5 mm de longitud. Hojas dísticas, cortamente pecioladas, pecíolo 2-7 mm de longitud, canaliculado; láminas coriáceas, enteras, elípticas, corta a notoriamente apiculadas, de 4.5-9 cm de longitud (incluyendo la región apical) x 1.8-3 cm de ancho, de base redondeada, glabras (con numerosas máculas sólidas en la cara abaxial, distribuidas irregularmente, éstas ca. 0.5 mm de diámetro), márgenes levemente translúcidas; nervio medio conspicuo, hundido y liso en la haz y prominente y estriado en el envés; venación secundaria suprimida en la haz (raras veces apenas perceptible), levemente marcada en el envés, broquidódroma; glándulas basilaminales 2 pares en la superficie abaxial, el primer par ubicado ca. 3 mm de la unión de la lámina y el pecíolo y a 0.5 mm del nervio principal, las glándulas del segundo par ubicadas a 12-15 mm de la unión de la lámina y el pecíolo y a 2.5-3.5 mm de la margen de la lámina, poricidas, ovoides, ca. 0.8 mm de longitud x ca. 0.3 mm de ancho, orificio ca. 0.5 mm de longitud x ca. 0.25 mm de ancho; glándulas marginales poricidas, visibles en ambas caras de la lámina, semejantes a las glándulas basilaminales, 15-35 pares por lámina. Inflorescencias terminales, péndulas, cortamente racemosas, raquis claviforme, de 2.8-3.8 cm de longitud, con lenticelas semejantes a las de las ramas, aunque más numerosas, raquis y pedicelos cubiertos con un leve y corto indumento, los pelos hialinos, delgados y diminutos, ca. 0.05 mm de longitud; 48-56 flores fértiles y 4-8 flores estériles (nectarios reproductivos) por inflorescencia. Nectarios reproductivos galeado-sacciformes, originándose justo en el ápice del raquis, pedicelos de (6-) 7-9 mm de longitud, ligeramente lenticelados, los nectarios rugosos, urnas de 8-8.5 mm de longitud x 6.5-7 mm de ancho, orificio de 3-5.5 mm de ancho, cada nectario con una flor vestigial ubicada en la porción distal de la urna, redondeada, ca. 1 mm de diámetro, levemente abultada, ca. 0.5 mm de alto. Flores oblicuas sobre los pedicelos, pedicelos engrosados en su región distal, de 12-24 mm de longitud en flor, de 17-29 mm de longitud en fruto, con escasas lenticelas abultadas, semejantes a las de las ramas y del raquis; bractéolas 2, sepaloides, rugosas, carnosas, castaño oscuras, sosteniendo al cáliz, orbiculares, breves, ca. 0.7 mm de diámetro; cáliz formado por 4 sépalos imbricados en dos series, rugosos, carnosos, castaño oscuros, orbiculares, de 0.8-1 mm de diámetro; corola (caliptra) y estambres desconocidos; ovario semigloboso, leve a notoriamente sulcado, castaño oscuro, 1.5-2 mm de alto x 2-2.5 mm de ancho; estilo castaño oscuro, ca. 1 mm de longitud; estigma mamiforme, radiado, negruzco. Frutos globosos, coriáceos, rugosos, de 4-7 mm de diámetro, levemente

apiculados, el apículo (estilo) de 0.5-1 mm de longitud; semillas numerosas, brillantes, translúcidas, ovoides a reniformes, densamente reticuladas, de 0.5-0.9 mm de longitud x ca. 0.3 mm de ancho.

Etimología. Esta nueva especie la dedico a Stefan Dressler (Herbario Senckenbergianum, FR), destacado botánico alemán, quien ha contribuido significativamente al conocimiento de las Marcgraviaceae.

Distribución geográfica. *Marcgravia dressleri* sólo se conoce de la cordillera Oriental andina en el departamento de Santander y crece entre los 1200 y 1400 m. Éste es el tercer registro de una especie del grupo *Galeatae* para Suramérica: *M. trianae* Baill. crece en el norte de Venezuela, *M. dressleri* en el nororiente de Colombia y *M. zonopunctata* S. Dressler crece en una pequeña área amazónica entre los ríos Vaupés y Negro, límites entre Brasil y Colombia. Las otras 5 especies del grupo crecen en las Antillas Mayores y en el sur de México.

Observaciones. La inflorescencia racemosa y los nectarios reproductivos galeiformes indican claramente que la nueva especie aquí propuesta pertenece al grupo *Galeatae*. Por otra parte, el grupo *Galeatae* pertenece al subgénero *Plagiothalamium* Delpino, el cual está caracterizado por las flores oblicuas sobre los pedicelos, en contraste con el subgénero *Orthothalamium* Delpino, con flores erectas sobre los pedicelos. La nueva especie aquí descrita presenta las flores conspicuamente oblicuas sobre los pedicelos. Las tres especies suramericanas del grupo *Galeatae* de *Marcgravia* pueden separarse fácilmente por la siguiente clave:

Clave para separar las especies de *Marcgravia*, grupo *Galeatae*, presentes en Suramérica

1. Hojas con venación suprimida en ambas caras; glándulas laminales sólidas, dispuestas paralela y cercanamente a la margen; flores fértiles 17-30 por inflorescencia; flores estériles (nectarios) 7-10 por inflorescencia; nectarios galeado-cimbiformes, rostrados, sin flor vestigial; plantas de la Amazonia occidental *Marcgravia zonopunctata*
- 1'. Hojas con venación impresa; glándulas laminales poricidas, basilaminales y/o marginales; flores fértiles 20-56 por inflorescencia; flores estériles (nectarios) 4-8 por inflorescencia; nectarios galeados no rostrados, con flor vestigial; plantas de zonas montanas de Colombia y Venezuela 2
2. Hojas con venación conspicua en ambas caras; glándulas sólo basilaminales, 2-3 pares; flores fértiles

20-26 por inflorescencia; plantas de zonas montanas del norte de Venezuela *Marcgravia trianae*

2'. Hojas con venación suprimida en la haz y leve en el envés; glándulas basilaminales (2 pares) y marginales (15-35 pares); flores fértiles 48-56 por inflorescencia; plantas de la cordillera Oriental andina de Colombia *Marcgravia dressleri*

Las especies del género *Marcgravia* presentes en Colombia

Con la adición de la nueva especie, el género *Marcgravia* se encuentra actualmente representado en Colombia por 22 especies, de las cuales 10 están en la Amazonia, 10 en los Andes, cinco en la región Pacífica, dos en la región Caribe y una en la Orinoquía. Es por esto que Colombia se constituye en el país con más especies de *Marcgravia* (S. Dressler, comunicación personal). En Colombia, las especies de *Marcgravia* se ubican principalmente en las tierras bajas; 17 especies se encuentran por debajo de los 1000 m, 6 especies entre los 1000 y 2000 m y sólo una especie en la franja de los 2000-3000 m [*M. brownei* (Triana & Planch.) Krug & Urb.]. Por otra parte, todas las especies de *Marcgravia* crecen en áreas húmedas a pluviales de bosques maduros y/o secundarios avanzados, en bosques de galería y en cananguchales o morichales (bosques dominados por la palma *Mauritia flexuosa* L. f.). Así, la familia Marcgraviaceae está representada en Colombia por 7 géneros y 56-60 especies de las ca. 110 de la familia (Giraldo-Cañas, datos inéditos). A continuación se relacionan las especies del género *Marcgravia* presentes en Colombia con su distribución geográfica y altitudinal en el territorio colombiano.

M. affinis Hemsl., *Diag. Pl. Nov.* 1: 3. 1878.

Regiones andina y pacífica, en los departamentos de Antioquia, Chocó y Nariño. 500-2000 m. *Betancur et al.* 641 (COL, HUA), *Brand & Martínez* 1373 (HUA), *Fonnegra et al.* 4187 (COL, HUA), *Forero et al.* 2075, 5944 (COL), *Gentry et al.* 16978 (COL), *Hernández & Hoyos* 613 (COL, HUA), *Sánchez et al.* 165, 704, 952 (COL, MEDEL), *Zarucchi et al.* 5751 (HUA), 5763 (COL, HUA).

M. atropunctata de Roon, *Acta Bot. Neerl.* 18: 197. 1969.

Regiones andina y pacífica, en los departamentos de Antioquia y Chocó. 90-1200 m. *Callejas et al.* 4016 (HUA), *Forero & Jaramillo* 2695 (COL), *Forero et al.* 3208 (COL), *Gentry & Rentería* 24338 (COL, HUA).

M. brownei (Triana & Planch.) Krug & Urb., *Symb. Antill.* 1: 367. 1899.

Región andina, en los departamentos de Antioquia, Cauca, Nariño, Putumayo, Risaralda y Quindío. 1300-2800 m. *Arbeláez et al.* 2569 (COL), *Barbosa et al.* 8715 (COL), *Cuatrecasas* 11461 (COL), *Galeano & Bernal* 437 (COL), *Gentry et al.* 35066 (COL), *Sneidern* 609 (COL).

M. caudata Triana & Planch., *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 4. Sér. 17: 362. 1862.

Región andina, en los departamentos de Chocó y Nariño. 700-1500 m. *Forero et al.* 6662, 7526 (COL), *Franco et al.* 4880 (COL), *Giraldo-Cañas* 1979-a (COL), *Triana s. n.* (COL: 17014).

M. coriacea Vahl, *Ecogl. Amer.* 2: 39.

Región amazónica, en los departamentos de Amazonas y Putumayo. 100-300 m. *Cuatrecasas* 11251 (COL), *Jaramillo et al.* 8005 (COAH, COL).

M. dressleri Giraldo-Cañas, *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 26(100): 368. 2002.

Región andina, en el departamento de Santander. 1200-1400 m. *Galindo et al.* 325 (COL, HUA, JAUM, UIS). Endémica.

M. eichleriana Wittm., *Fl. Bras.* 12 (1): 230. 1878.

Región amazónica, en el departamento del Vaupés. 200-250 m. *Schultes & Cabrera* 10105-C (COL, dos ejemplares).

M. goudotiana (Triana & Planch.) de Roon, *Acta Bot. Neerl.* 15: 588. 1967.

Región andina, cordillera Oriental (?), sin localidad. Fotografía del holotipo (COL: 442).

M. longifolia J. F. Macbr., *Candollea* 5: 386. 1934.

Región amazónica, en el departamento de Amazonas. 80-250 m. *Duque-Jaramillo* 2419 (COL, dos ejemplares), *Schultes* 6967 (COL, dos ejemplares), *Torres et al.* 3270 (COL).

M. macrophylla (Wittm.) Gilg, *Bot. Jahrb. Syst.* 25, *Beibl.* 60: 27. 1898.

Regiones andina, amazónica y pacífica, en los departamentos de Amazonas, Antioquia, Caquetá, Chocó y en la sierra de La Macarena (Meta). 100-600 m. *Cuatrecasas* 8980 (COL), *Idrobo & Schultes* 941 (COL), *Plowman et al.* 2321 (COL), *Romero* 6166 (COL).

M. myriostigma Triana & Planch., *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 4. Sér. 17: 369. 1862.

Región pacífica, en el departamento de Chocó. 300-1000 m. *Killip & Cuatrecasas 39100* (COL), *Triana s. n.* (COL: 17012).

M. nervosa Triana & Planch., Ann. Sci. Nat. Bot., 4. Sér. 17: 363. 1862.

Región andina, en los departamentos del Chocó y Nariño. 700-1000 m. *Forero et al. 7497* (COL), *Triana s. n.* (COL: 17015).

M. parviflora Richard ex Wittm., Fl. Bras. 12 (1): 227. 1878.

Región amazónica, en los departamentos de Amazonas y Caquetá. 100-300 m. *Londoño et al. 1555* (COAH), *Restrepo & Matapí 650* (COAH), *Vester et al. 196* (COAH, COL).

M. pedunculosa Triana & Planch., Ann. Sci. Nat. Bot., 4. Sér. 17: 371. 1862.

Región orinocense, en el departamento del Meta. 500-800 m. *Haught 2572* (COL), *Triana s. n.* (COL: 17013).

M. roonii S. Dressler, Novon 6 (3): 258. 1996.

Región pacífica, en el departamento del Valle del Cauca. 500-700 m. *Killip 34790* (COL).

M. sprucei (Wittm.) Gilg, Bot. Jahrb. Syst. 25, Beibl. 60: 28. 1898.

Región amazónica, en los departamentos de Amazonas y Vaupés. 200-300 m. *Cuatrecasas 7227* (COL).

M. strenua J. F. Macbr., Candollea 5: 386. 1934.

Región amazónica, en el departamento de Caquetá. 200-400 m. *Davidse et al. 5676* (COL).

M. yukunaram Picca & Giraldo-Cañas, Hickenia 2 (63): 294. 1999.

Región amazónica, en la región de Araracuara (Amazonas). 200-300 m. *Álvarez et al. 1104* (COAH, JAUM), *Duque & Posada 4263* (COAH), *Vester & Matapí 249* (COAH). Endémica.

M. zonopunctata S. Dressler, Willdenowia 30 (2): 369. 2000.

Región amazónica, en el departamento de Amazonas. 100-200 m. Esta especie sólo se conoce de una pequeña área amazónica entre los ríos Vaupés y Negro, límites entre Brasil y Colombia. De esta especie no se pudo estudiar el único ejemplar colectado en territorio colombiano, el cual fue citado por **Dressler** (2000).

M. weberbaueri Gilg, Bot. Jahrb. 42: 124. 1908.

Especie citada para Colombia (región andina) por **Dressler** (1998). Sin embargo, no se pudieron detectar ejemplares colombianos de esta especie.

Marcgravia sp. 1

Región amazónica, en el departamento del Guaviare. 250-400 m. *Marulanda & Márquez 1776* (COL, HUA).

Marcgravia sp. 2

Región andina (piedemonte andino, vertiente amazónica), en el departamento del Putumayo. 1400 m. *Giraldo-Cañas 2199* (COAH, COL).

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo reconocimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A los doctores Rodrigo Bernal, Favio González, Carlos Parra y José Luis Fernández (COL) por la valiosa evaluación de esta contribución. Al Dr. Santiago Díaz Piedrahita (COL) por su grata colaboración. A los doctores Stefan Dressler (FR) y Álvaro Idárraga (HUA) por el obsequio de valiosa bibliografía. Al Dr. Robinson Galindo (UIS) por el obsequio de sus colecciones al Herbario Nacional Colombiano (COL).

Literatura citada

- Bailey, I.** 1922. The pollination of *Marcgravia*: a classical case of ornithophily? Amer. J. Bot. 9 (2): 370-384.
- Dressler, S.** 1998. A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from the Venezuelan Guayana. Novon 8 (2): 137-139.
- Dressler, S.** 2000. A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from Amazonia with some notes on the *Galeatae* group including a key. Willdenowia 30 (2): 369-374.
- Font Quer, P.** 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Gentry, A.** 1991. Breeding and dispersal systems of lianas. Págs. 393-423 en: F. Putz & H. Mooney (eds.), *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Giraldo-Cañas, D.** 1999. Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana: estudio preliminar sobre su diversidad, distribución y fitogeografía. Darwiniana 37 (1-2): 15-24.
- _____ & **P. Picca.** 1999. Tres nuevos registros de *Marcgravia* (Marcgraviaceae) para la flora mexicana. Hickenia 2 (62): 289-292.
- Picca, P. & D. Giraldo-Cañas.** 1999. Una nueva especie de *Marcgravia* (Marcgraviaceae) de la Amazonia colombiana. Hickenia 2 (63): 293-298.
- Wittmack, L.** 1878. Marcgraviaceae. En: C. F. P. von Martius (ed.), *Fl. Brasiliensis* 12 (1) 213-258.

ESTADO DE DEFORMACIÓN Y ESFUERZOS EN EL TERRITORIO COLOMBIANO

por

Carlos A. Vargas-Jiménez¹, Luis G. Pujades², Arantza Ugalde³, José A. Canas⁴

Resumen

Vargas-Jiménez C. A., Pujades L. G., A. Ugalde & J. A. Canas: Estado de deformación y esfuerzos en el territorio colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc **26**(100): 373-391; 2002. ISSN. 0370-3908.

Resultados de la aplicación de geodesia satelital en las campañas CASA de 1991, 1994 y 1996, y análisis de 96 mecanismos focales obtenidos en Harvard ($M_w > 5$), para el período 1976 – 2000, a los cuales se les aplicaron técnicas de inversión de esfuerzos, permiten establecer coherencia en los métodos empleados y una clara tendencia compresiva en el sentido oeste – este a la altura del Bloque Panamá – Costa Rica (BPC), colisionando con el Bloque Norte de los Andes (BNA). Sin embargo, algunas evidencias sísmicas permitirían confirmar la existencia del propuesto Bloque Chocó (BC), con límite oeste a la altura de la cordillera del Darién, y límite este en la zona de Murindó, evidenciado por las inversiones de los esfuerzos en dichas dos zonas, con tendencia general subparalelas norte – sur. El límite sur, a la altura de los 4° N, muestra también esfuerzos con tendencia norte – sur. Algunos sismos superficiales localizados en la Costa Pacífica, aparentemente límite oeste del Bloque Chocó, muestra esfuerzos con tendencia NW – SE. Adicionalmente, los vectores de desplazamiento y los esfuerzos en el suroeste colombiano, a la altura de la zona de Tumaco, arrojan claras tendencias oeste – este. Finalmente, la sismicidad profunda en la zona de Bucaramanga presenta tendencia de esfuerzos NNW – SSE, coherente con la subducción de la Placa Caribe debajo de Sudamérica.

Palabras Clave: *Deformación, Inversión de Esfuerzos, GPS, Bloque Chocó.*

1 Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. - COLOMBIA. Email: cavj@hotmail.com

2 Universidad Politécnica de Catalunya, Barcelona, ESPAÑA

3 Observatorio del Ebro, Roquetes, Catalunya, ESPAÑA

4 Instituto Geográfico Nacional, Madrid, ESPAÑA

Abstract

Application of satellital geodesy in campaigns CASA of 1991, 1994 and 1996, and stress inversion analysis of 96 focal mechanisms for period 1976 – 2000 obtained in Harvard University ($M_w > 5$), allowed establishment of a compressive tendency in the west - east sense of the Panama-Costa Rica Block (BPC), that hit the North Andes Block (BNA). Nevertheless, some seismic evidences would allow to confirm the existence of the proposed Chocó Block (BC), with western limit already Darién Range, and eastern limit in the zone of Murindó, demonstrated by the stress inversion of these two zones, with sub-parallel tendency north - south. The southern limit, already 4° N, also shows stress with north - south tendency. Some located superficial earthquakes in the Pacific Coast, apparently western limit of Chocó Block, show stress with NW tendency. Additionally, the vectors of displacement and the main stress axis in the Colombian southwest, near to the zone of Tumaco, show clear tendencies west-east. Finally, the deep seismicity in the zone of Bucaramanga displays stress with tendency NNW - SSE, coherent with the Caribbean Plate subduction under South America.

Key Words: *strain, stress Inversion, GPS, Chocó Block*

Introducción

El sector noroccidental de Suramérica corresponde al área sobre la cual se ubica el Territorio Colombiano, una zona continental que se encuentra limitada por los océanos Atlántico y Pacífico hacia el norte y occidente (Figura 1). En este territorio se observan al menos tres dominios, con características fisiográficas y sísmicas marcadamente diferentes:

1. **Llanos Orientales:** Una extensa zona hacia el oriente con topografía plana y ligeramente ondulada que hace parte del estable escudo suramericano. En su extremo occidental se encuentra la Sierra de la Macarena, una pequeña cadena montañosa que parece aislada de la Región Andina. En general, la actividad sísmica de esta zona se encuentra restringida hacia el límite con la Región Andina.
2. **Región Andina:** Se trata de un cinturón montañoso con picos volcánicos activos que alcanzan los 5500m y que se ramifica en el sur de Colombia en tres cordilleras: Oriental, Central y Occidental. A lo largo de los valles intramontañosos de estas tres cordilleras corren los ríos Magdalena y Cauca. La principal actividad sísmica de Colombia se ubica en esta zona.
3. **Región Caribe:** Corresponde a una zona predominantemente plana que presenta hacia el norte una estructura piramidal (Sierra Nevada de Santa Marta) con alturas que alcanzan los 5700m. En esta región el Río Cauca alcanza al río Magdalena y este a su vez desemboca en el Océano Atlántico. Su actividad sísmica es baja.

Este esquema fisiográfico se complementa con la presencia de una pequeña cadena montañosa en el sector oc-

cidental de Colombia que corre paralela a la costa Pacífica, la Serranía del Baudó, y llega a limitar el curso de los ríos San Juan y Atrato, y conforma en Panamá la Serranía del Darién. Al sur, donde se desprenden las tres cordilleras, nacen los ríos Cauca, Magdalena y Patía.

El entendimiento de este escenario, así como de la configuración geotectónica actual de Colombia, como base para la interpretación de datos sísmicos y su relación con otras propiedades geofísicas, se hace necesario mostrar el marco en el que el NW de Sudamérica evolucionó hasta el actual mosaico litológico y estructural. Para el efecto, se describe a continuación la evolución geotectónica y finalmente se relaciona el panorama sísmico en el que se desenvuelve actualmente el territorio colombiano.

Metodología y datos

El entendimiento del esquema tectónico actual del territorio colombiano es un problema amplio que puede ser tratado desde varios puntos de vista. En este trabajo nos aproximamos a tal fin mediante un análisis de la distribución de la sismicidad recolectada por el INGEOMINAS entre Dic-1992 y Jun-1999. Dicha información contextualizada en el marco evolutivo del territorio colombiano, fue entonces correlacionada con datos de GPS e información sobre soluciones de mecanismos focales compilados por la Universidad de Harvard para el período 1976 a 2000 y con $M_w > 5.0$.

Las soluciones focales (CMT) se utilizaron para realizar una inversión del tensor de esfuerzos predominante en varias regiones de Colombia siguiendo el Método del Modelo de Deslizamiento de Reches (**Reches**, 1983; **Reches**, 1987).

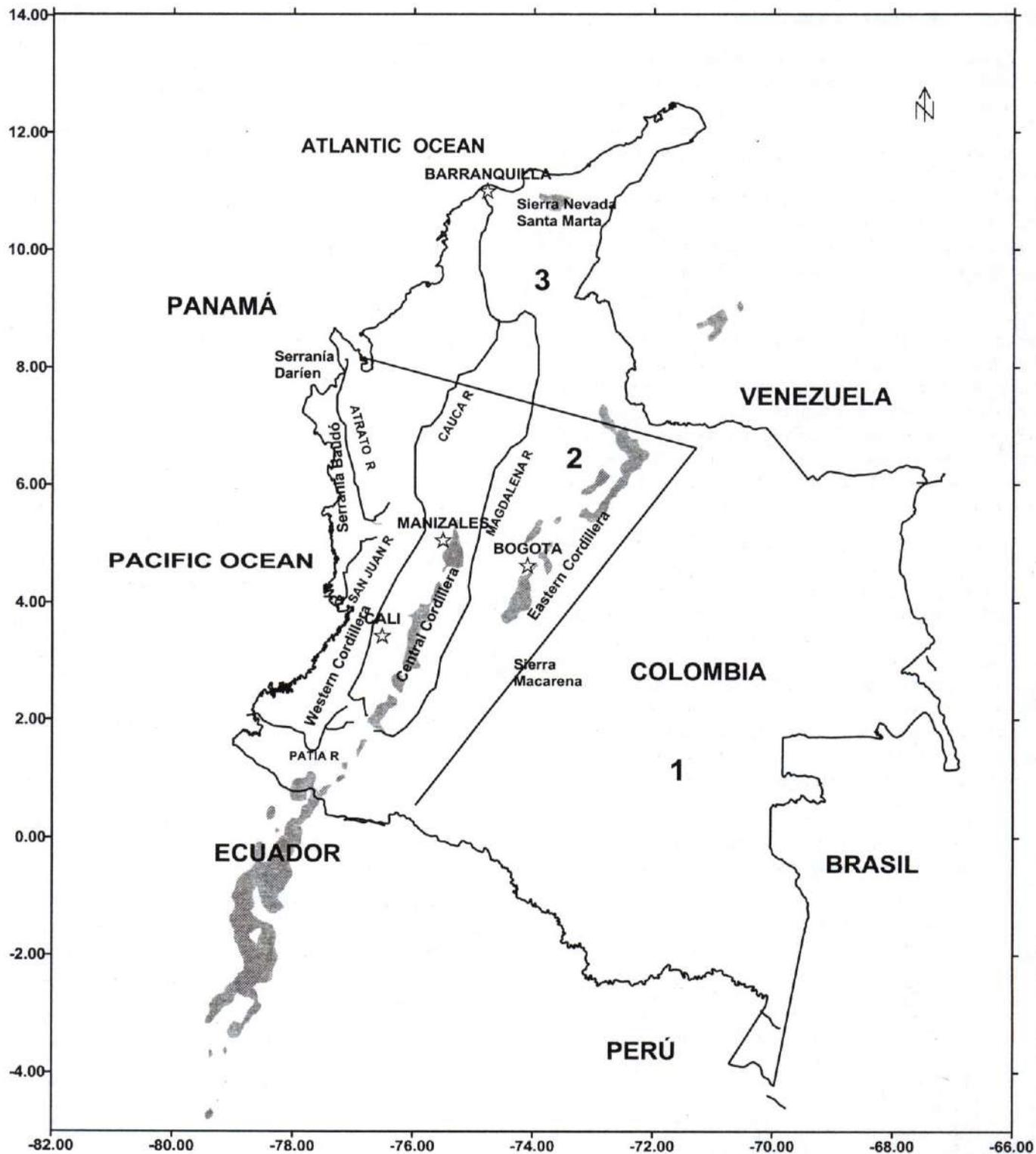


Figura 1. Aspectos fisiográficos del territorio colombiano. 1. Llanos Orientales, 2. Región andina, 3. Región Caribe.

Modelo de deslizamiento de rechos

El *Modelo de deslizamiento de Rechos* (1983), es una aproximación a la deducción de tensores de esfuerzos donde se propone que en condiciones triaxiales de deformación frágil, las fracturas se disponen según una simetría ortorrómbica con respecto a los ejes fundamentales del elipsoide de deformación. Así, Rechos, plantea un modelo de deformación frágil, en el cual las fallas se disponen, para un elipsoide de deformación triaxial, en cuatro familias orientadas en dos direcciones con buzamientos opuestos (simetría ortorrómbica). **Rechos** (1987) con su *Método de Inversión de Esfuerzos* afronta el problema de la inversión para hallar el elipsoide de esfuerzos, teniendo en cuenta los parámetros mecánicos de ruptura; en su desarrollo, considera la *Ecuación de Bott* como el criterio de ruptura de Navier-Coulomb. Este método permite seleccionar el tensor más adecuado entre los calculados para los distintos coeficientes de fricción posibles de la roca, a la vez que demuestra que los métodos clásicos basados únicamente en la *Ecuación de Bott*, asumen un coeficiente de fricción $\mu = 0$, condición física bastante improbable en la naturaleza.

El método considera el modelo de fracturación de **Anderson** (1951) como un caso especial (deformación plana). Se demuestra que bajo un elipsoide de esfuerzos triaxial, tanto para planos de anisotropía preexistentes, como para fallas de neoformación, las fallas activas se disponen según una simetría ortorrómbica (cuatro familias orientadas según dos direcciones con buzamientos opuestos, Figura 2), considerando que esta simetría es la que mejor transmite y disipa la energía producida durante una deformación frágil. Para una correcta aplicación del método, se asumen las siguientes premisas:

- Una región sísmogénica podrá ser evaluada si presenta un elevado número de discontinuidades (mecanismos focales) previos a la deformación analizada.

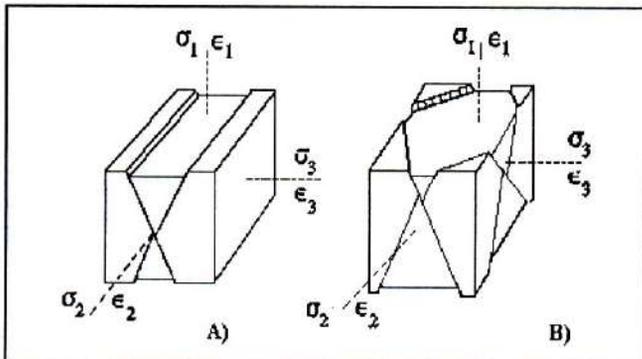


Figura 2. Simetría de fallas y orientación de los ejes principales de deformación. A) deformación plana, B) deformación triaxial.

- La deformación se resuelve por deslizamiento sobre unos pocos planos de falla, que son los que producen la mínima disipación de energía para mantener el deslizamiento durante la deformación.
- La deformación es homogénea, es decir, existe un número suficiente de fallas de cada familia.
- La resistencia al deslizamiento en los planos de falla sigue la ley de Navier-Coulomb, es decir, hay una resistencia cohesiva y fraccional de la roca fresca o de las discontinuidades.
- La distribución de esfuerzos es homogénea, y la orientación de los ejes principales de esfuerzos y de deformación coinciden.
- Uno de los ejes principales de deformación es vertical, (e_z).
- Se asume que la deformación se produce sin cambio de volumen [$e_z = (e_y + e_x)$], donde e_z es el eje principal de deformación vertical del tensor de deformación; e_y es el eje de máximo acortamiento horizontal del tensor de deformación; e_x es el eje de mínimo acortamiento horizontal del tensor de deformación

El modelo relaciona matemáticamente la forma del elipsoide de deformación (K') y el ángulo de rozamiento interno (f), con los cosenos directores de las estrías de falla y de las normales a los planos de falla. La forma del elipsoide de deformación viene dada por el parámetro $K' = e_y / e_z$.

Se establecen además, dos secuencias en función del valor de este parámetro:

Secuencia normal: $-0.5 < K' \leq +\alpha$ (e_z acortamiento)

Secuencia inversa: $-\alpha \leq K' < 0.5$ (e_z extensión)

De Vicente (1988) establece una serie de ecuaciones que relacionan K' y ϕ con los valores angulares de la orientación de las fallas medidas en campo: orientación del buzamiento (D), buzamiento (B) y cabeceo de la estría (C).

Para los elipsoides de tipo direccional (el carácter de e_y es distinto del de e_x) las ecuaciones establecidas son:

$$P = \sin^2 B * \cos^2 C$$

$$\phi = \arcsen [(2 \sin^2 B - P - 1) / (1 - P)^{1/2}], \text{ donde}$$

B = buzamiento del plano de falla

C = Cabeceo de la estría sobre el plano de falla

ϕ = ángulo de rozamiento interno

De esta forma, si $\phi < 0$, la falla tiene un carácter de estiramiento en la vertical, es decir, es una falla inversa y se toma el valor de $|\phi|$; y si $\phi > 0$, se trata de fallas con componente normal. El resto de ecuaciones a aplicar son distintas para estos dos tipos de fallas pertenecientes a los campos principales definidos:

Para fallas con componente normal:

$$K' = [P / (1 - P)]$$

$$S = 2 \arcsen [K' / \tan^2 B]^{1/2}$$

S es el ángulo de separación en el plano horizontal de las dos familias de fallas con buzamientos contrarios.

La dirección de máximo acortamiento horizontal (D_{ey}), se obtiene a partir del sentido de buzamiento de la falla (D) según:

$$D_{ey} = D \pm (90 - S/2)$$

Para fallas con componente inverso:

$$K' = [-1 / (1 - P)]$$

$$S = 2 \arcsen [(K' + 1) / (-\tan^2 B)]$$

$$D_{ey} = D \pm S/2$$

Utilizando estas expresiones obtenemos, para cada falla, un valor del ángulo de rozamiento interno de la roca en el momento de la deformación, y la forma del elipsoide de deformación.

Las relaciones entre los valores del parámetro K' con el tipo de deformación y las magnitudes relativas a los ejes de deformación nos definen para cada falla un valor del ángulo de rozamiento de la roca en el momento de la deformación y la forma del elipsoide de deformación. Estas relaciones quedan expresadas gráficamente en el diagrama cabeceo/buzamiento (C/B), (Figura 3), donde quedan delimitados siete campos, que corresponden a los distintos tipos de elipsoides con componente de cizalla (direccionales) que se definen como:

1. Deformación por cizalla con componente extensivo (fallas direccional - normales)
2. Deformación extensiva con componente de cizalla (fallas normal - direccionales)
3. Deformación por cizalla con componente compresivo (fallas direccional inversas)
4. Deformación compresiva con componente de cizalla (fallas inverso direccionales)

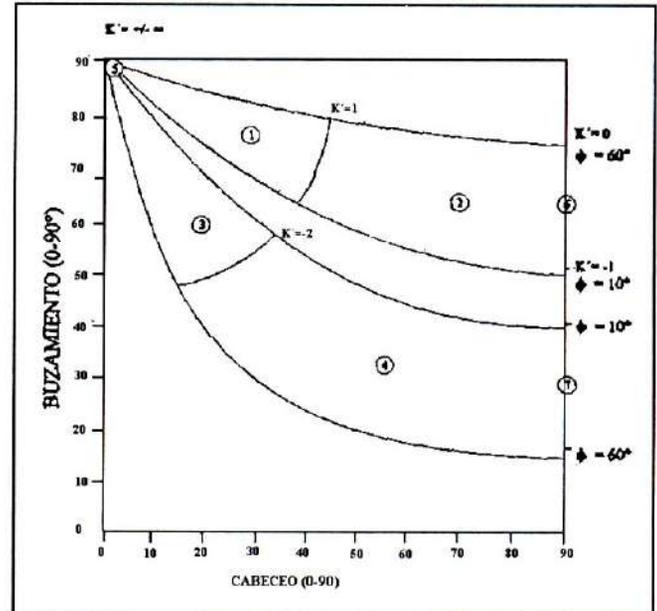


Figura 3. Diagrama cabeceo - buzamiento (C/B) donde se muestran 7 zonas de deformación.

5. Deformación por cizalla pura (desgarres puros)
6. Deformación extensiva radial pura (fallas normales puras)
7. Deformación compresiva radial pura (fallas inversas puras).

Para elipsoides de tipo radial, es decir, cuando coexisten dos ejes de estiramiento o acortamiento en la horizontal (radial puro si $e_x = e_y$), el buzamiento es directamente proporcional al ángulo de rozamiento interno (Φ), simplificando así las ecuaciones y diagramas de representación.

Para extensión radial:

$$K' = -\text{sen}^2 D$$

$$\phi = 2B - 90$$

Para compresión radial:

$$K' = -\text{cos}^2 D$$

$$\phi = 90 - 2B$$

Evolución geológica del territorio colombiano

Los Andes septentrionales evolucionaron a través de una historia compleja marcada por tres ciclos principales orogénico-tectónicos, durante los cuales la migración ha-

cia el oeste de la subducción ha causado aumentos discretos de la corteza oceánica en la margen occidental del continente Sudamericano principalmente durante el Mesozoico y el Cenozoico (Duque-Caro, 1979; Drummond, 1981; Case et al., 1983; Hunter, 1983; McCourt et al., 1984; Restrepo-Pace, 1992; Kellog & Vega, 1995). El primer ciclo (Figura 4) sucedió antes del Precámbrico Tardío (Mac Donald & Hurley, 1969; Barrero & Vesga, 1978; Restrepo & Toussaint, 1978) du-

rante la orogenia transamazónica (2200 m.a. - 1800 m.a.) que dio origen al actual Escudo de la Guyana (Martin, 1972; Toussaint, 1993).

El segundo ciclo comienza en el Precámbrico Tardío con el inicio de la apertura del Proto-Atlántico (aprox. 1000 m.a.); para esta época el borde occidental del Escudo de Guayana (núcleo de la Placa Sudamericana) llega a ser el borde principal o saliente de una placa continental en

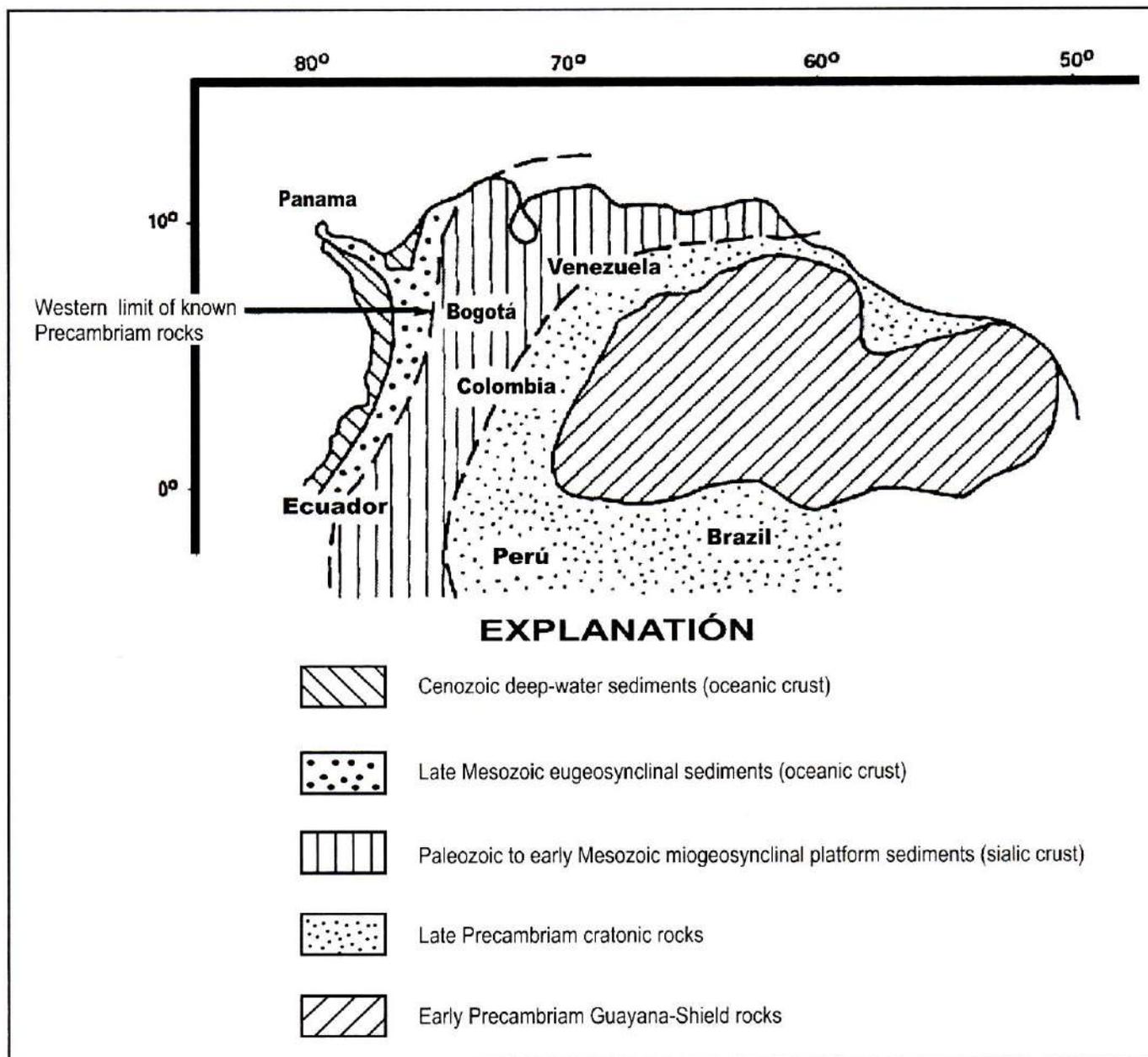


Figura 4. Acreciones continentales en el norte de Suramérica. Modificado de Irving (1975) y Zeil (1979) en Page (1986).

subducción (Page, 1986). A mediados del paleozoico tardío el Proto-Atlántico se cerró. El final del ciclo culmina con la orogenia que formó la serranía ancestral de las cordilleras Central y Oriental (Benedetto & Sánchez, 1979; Mc Court et al., 1984; Restrepo-Pace, 1992). Los anteriores dos ciclos causaron un aumento en el material de la corteza de Sudamérica, y creó cuencas estructurales regionales orientadas hacia el norte. Estas primeras estructuras influyeron en la tectónica de los siguientes ciclos.

El tercer ciclo, conocido como Ciclo Orogénico Andino, comienza en el Paleozoico Tardío con un abombamiento de la corteza continental a lo largo del actual valle del río Magdalena (Page, 1986). En el Triásico Tardío y Jurásico Temprano se separan Norteamérica y Sudamérica de África a lo largo de la sutura que se forma y coincide con la apertura del Océano Atlántico (Figura 5). En el Cretáceo Temprano el mar cubre la mayoría de la región Andina Norte (Anderson & Schmidt, 1983). Posteriormente se inicia la mayor deformación tectónica del ciclo Andino con la subducción a lo largo de la fosa oceánica en lo que ahora es la Zona de Cizallamiento Dolores.

Para esta época la región se dividió en tres ambientes tectónicos, que de este a oeste, fueron: cuenca marginal situada detrás del arco, arco insular, y una fosa oceánica profunda. La cuenca marginal detrás del arco estaba a lo largo del borde occidental de rocas cratónicas Precámbricas (actual Cordillera Oriental). De acuerdo con Burgl (1967) e Inving (1975) la región se partió en varios bloques durante el Mesozoico Temprano, dando lugar a un escenario de bloques hundidos y levantados que propiciaron la generación de cuencas separadas por cerros de rocas Precámbricas cristalinas. La subsidencia fue extensiva en algunas de estas cuencas, como por ejemplo en Bogotá (Burgl, 1967; Radelli, 1967), donde el registro sedimentario sugiere condiciones superficiales continuas, indicando que la depositación avanzó acorde con la tasa de subsidencia.

El arco insular volcánico estaba localizado al este de la fosa y formaba el ancestro de la Cordillera Central en el borde occidental de la placa de Sudamérica, paralelo a la cuenca marginal detrás del arco. Durante la mayor parte del tiempo Cretáceo, el arco insular fue un sitio de un magmatismo muy activo e intenso, como así lo indica la presencia de batolitos epizonales que intruyeron rocas metamórficas de edad Paleozoica a Precámbrica (Barreiro & Vesga, 1978; Restrepo & Toussaint, 1978; Toussaint, 1993). Este arco insular estaba a baja altura y fué al menos parcialmente sumergido durante la gran trasgresión marina del Cretáceo Medio. En contraste, los

sedimentos Terciarios de la Cordillera Central son continentales, la mayoría detríticos (Van der Hammen, 1961; Beltran & Gallo, 1968; Anderson, 1972; Howe, 1974). Desde el Cretáceo Medio, la región de la Cordillera Central ha permanecido emergida.

Hacia el Cretáceo Temprano, la subducción de la corteza oceánica bajo la placa Sudamericana originó una fosa próxima a la costa al occidente del arco insular, a lo largo de lo que hoy son las depresiones de los ríos Cauca y Patía, extendiéndose hacia el norte al menos hasta Barranquilla. A su vez, la migración hacia el oeste de la zona de subducción en el Cretáceo Medio (Figura 5) originó un aumento de Sudamérica con los sedimentos superpuestos y los metamorfoseados desprendidos de la placa que se hunde a lo largo de la fosa profunda. Estas tajadas superpuestas forman el corazón de la actual Cordillera Occidental. En el Cretáceo Medio a Tardío, la zona de subducción a lo largo del occidente de Sudamérica se ha retirado hacia el occidente, creando el Sinclinal de Bolívar en el sector donde actualmente corren los ríos Atrato y San Juan (Bandy, 1970; Van Andel et al, 1971; Malfait & Dinkelman, 1972; Nygren, 1950; Meissner et al, 1976). Hacia el Terciario Medio a Tardío, la zona de subducción

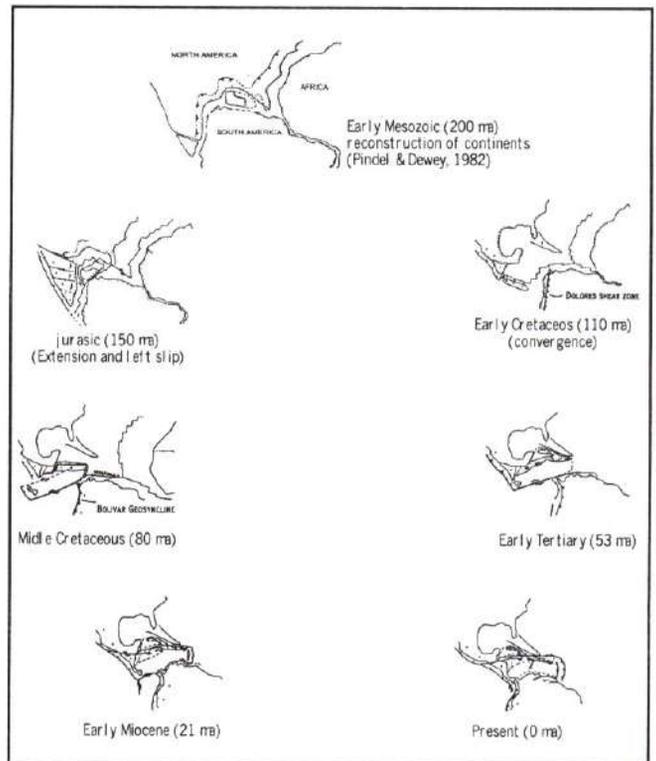


Figura 5. Evolución del Caribe desde el Jurásico. Modificado de Burke et al. (1984) en Page (1986).

de nuevo se desplazó al occidente a la actual fosa Colombo-Ecuatoriana y la fosa oriental de Panamá.

De este modo, la subducción debajo del continente Sudamericano que inició en el Cretáceo Temprano se ha mantenido hasta la actualidad, empujado por la deriva hacia el oeste de la Placa Sudamericana y el movimiento más rápido hacia el este de la placa de Nazca y su predecesora, la placa Farallon. En el Terciario Temprano y Medio, la fosa Colombo-Ecuatoriana y la de Peru-Chile eran probablemente una fosa única. Durante el Mioceno Medio (aprox. 30 m.a.), la placa Farallon inicia su división en las placas Nazca y Cocos (Figura 6), reorientando la convergencia entre la placa Sudamericana y la nueva Nazca en dirección EO, y al mismo tiempo, se llevó a cabo la colisión de la dorsal de

Carnegie con la placa Sudamericana promoviendo la separación de fosas, con tasas de subducción diferentes a lo largo de ambas fosas (Mammerickx et al., 1975; Lonsdale & Klitgord, 1978; Page, 1986).

El movimiento hacia el este de la placa Caribe con respecto a Sudamérica durante el Mioceno Temprano y Medio fue parcialmente absorbido por la subducción de la litosfera oceánica debajo de la placa Sudamericana. En el Mioceno Tardío (aprox. 12 m.a.), en la parte oriental de la sutura de Galapagos, al este de la zona de fractura de Panamá, la expansión cesó, promoviendo una unión triple secundaria formada donde la zona de fractura de Panamá intercepta la placa del Caribe. Posteriormente esta unión triple migró hacia el este (Mattson, 1984). A su vez, la

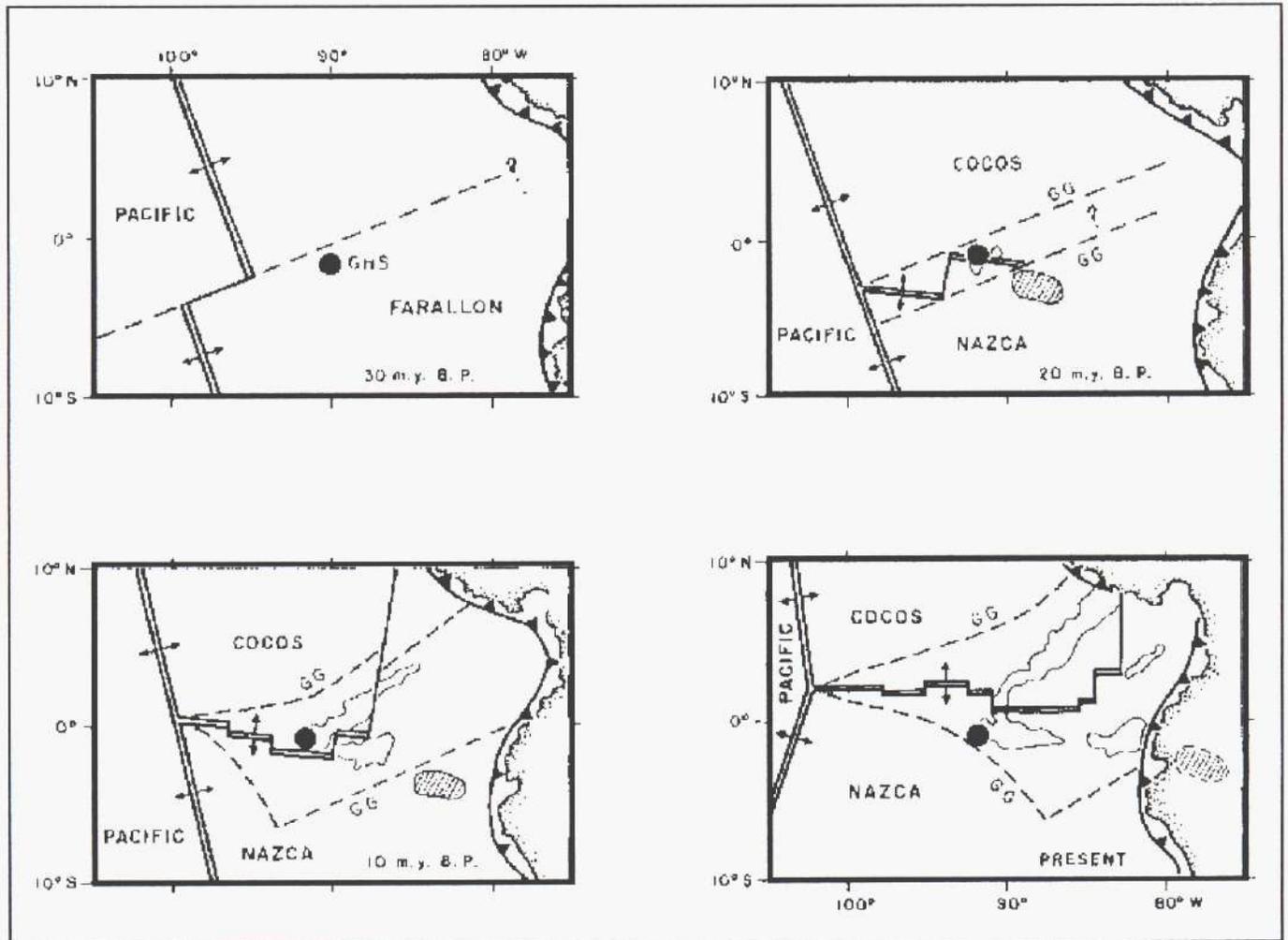


Figura 6. Evolución del fracturamiento de la Placa Farallón. El punto negro es el punto caliente Galápagos; la zona achurada es la anomalía batimétrica que llega a constituir la Cordillera de Carnegie. Tomado de Hey (1977) en Pennigton (1981).

parte occidental de la placa de Cocos separada de la parte principal de la placa a lo largo de la zona de fractura de Panamá llegó a ser parte de la placa de Nazca y cambió su dirección de movimiento de noreste a este. Esta nueva dirección provocó el cese de la subducción activa al norte de una línea de rumbo este, que se extiende más allá de Bucaramanga (Page, 1986). La delgada cordillera que hizo parte del arco de islas extendido a lo largo de Centro América hasta Panamá, la Serranía del Baudó, se acrecionó a la margen NO de Sudamérica (Duque-Caro, 1990).

Asociado con esta variación de la subducción, se inició el volcanismo de la Cordillera Central, el cual se extendió desde Manizales hasta el norte del Ecuador. Estos volcanes fueron la fuente de los extensiones depósitos de aglomerados en las depresiones de los ríos Cauca y Magdalena. Otros volcanes se formaron a medida que la Falla Romeral se movió lateralmente a la izquierda, creando una zona de tensión (Figura 7A). Para este tiempo, se inicia el levantamiento de las cordilleras Oriental, Central y Occidental y el hundimiento de varias cuencas (Hunter, 1983)

La colisión de América Central con Sudamérica hace 3.5 a 3.1 m.a (Ladd, 1976; Keigwin, 1978; Duque-Caro, 1990) interrumpió el régimen de subducción al norte de la unión triple del Darien (Figura 7B). La zona de subducción Colombo-Ecuatoriana continuó al norte hasta ser conectada con la zona de subducción de América Central por una supuesta falla de transformación de tendencia al oriente a lo largo de la antigua zona de subducción de Panamá oriental (Page, 1986). Los Andes actuales se levantaron rápidamente y la cadena de volcanes de la actual Cordillera Central inició su formación. La placa de Nazca a la latitud de Cali toma diferentes direcciones, situación reflejada por ángulos diferentes de subducción al norte y sur de Cali y por la distribución de anomalías magnéticas en el piso actual del Océano Pacífico frente a Colombia (Lonsdale & Klitgord, 1978). Al norte de Bucaramanga, la losa que venía subduciendo desde el Mioceno Tardío, continuó moviéndose hacia el este por debajo de los extremos norte de las cordilleras Central y Oriental, y por debajo de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Sierra de Perijá.

Durante el Plioceno, el límite de las placas Caribe y Sudamérica se desvió al sur y hacia el oriente de la Falla de Oca. El límite entre dichas placas lo pudo constituir la actual Falla Perijá y posteriormente la Falla Boconó (Silver et al., 1975; James, 1985; Page, 1986). De acuerdo con Kellog (1980; 1995), Pennington (1981) y Aggarwal et al. (1983), la placa Caribe está aún sumergiéndose por debajo de la Sudamericana. Así mismo, para el Plioceno, un levantamiento rápido formó las altas montañas de los Andes Septentrionales y las fallas inversas de alto ángulo

con deslizamientos laterales notables, que actualmente dominan el ambiente tectónico al oriente de Colombia (Var Houten, 1976; Kroonenberg & Diederix, 1982). La Figura 8 permite observar la configuración estructural que actualmente rige en el NO Sudamericano (París & Romero, 1994; Guzmán et al., 1998; Taboada et al., 2000). Por su parte, en la Figura 9 se ilustra un mapa geológico simplificado de los Andes Colombianos (Toussaint, 1993) donde se puede apreciar la configuración actual de litologías y edades producto de la evolución geológica del NO Sudamericano, así como los principales rasgos estructurales con los que se asocia la actividad sísmica.

Sismotectónica del territorio colombiano

Bajo las anteriores consideraciones el esquema tectónico actual del territorio colombiano se puede describir así (Figuras 1, 8 y 9):

- Tres cordilleras con tendencias N-NE, Oriental, Central y Occidental, que se desprenden desde una cordillera principal hacia el sur, las cuales se encuentran separadas por cuencas estructurales.
- La naturaleza y composición de las tres cordilleras es sustancialmente diferente, cada una resultado de diferentes procesos tectónicos que afectaron al NO de Sudamérica.
- Las cordilleras Occidental y Central están separadas por la Depresión Intra montañosa Cauca-Patía, por donde corre el Sistema de Fallas de Romeral controlando el río Cauca y muchos de sus afluentes. Particularmente este sistema marca el límite entre litologías con dominios continental hacia el oriente y marino al occidente.
- El Bloque Chocó, bloque exótico afín con el arco de islas de Centro América, se encuentra limitado por la Zona de Fallas Uramita al oriente y la Zona de Deformación de Isthmina (Duque-Caro, 1990; París & Romero, 1994; Guzmán et al., 1998; Taboada, et al., 2000). La Zona de Fallas Uramita es un sistema de fallas con orientación N-NO con movimientos transpresivos de desplazamiento lateral izquierdo. Por su parte, la Zona de Deformación de Isthmina esta caracterizada por fallas transpresivas de desplazamiento lateral derecho con orientación E-NE, dentro de las que se destaca la Falla Garrapatas con evidencias de actividad neotectónica.
- El Sistema de Falla de Romeral esta caracterizado por fallas inversas con buzamiento hacia el E y fallas de rumbo, que hacen parte de una gran vergencia hacia

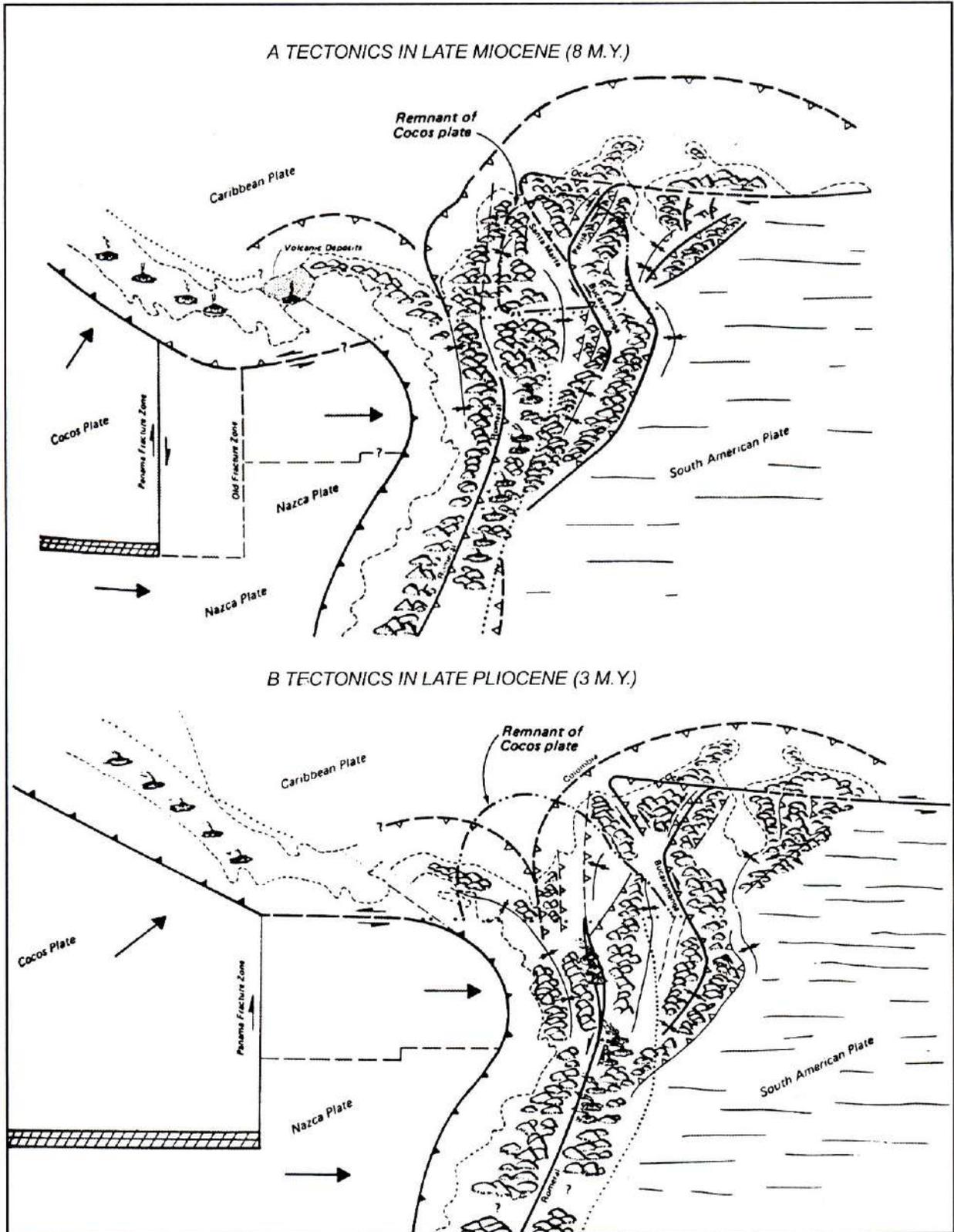


Figura 7. Evolución Tectónica del Territorio Colombiano. A) Durante el Mioceno Superior. B) Durante el Plioceno Superior. Tomado de Page (1986).

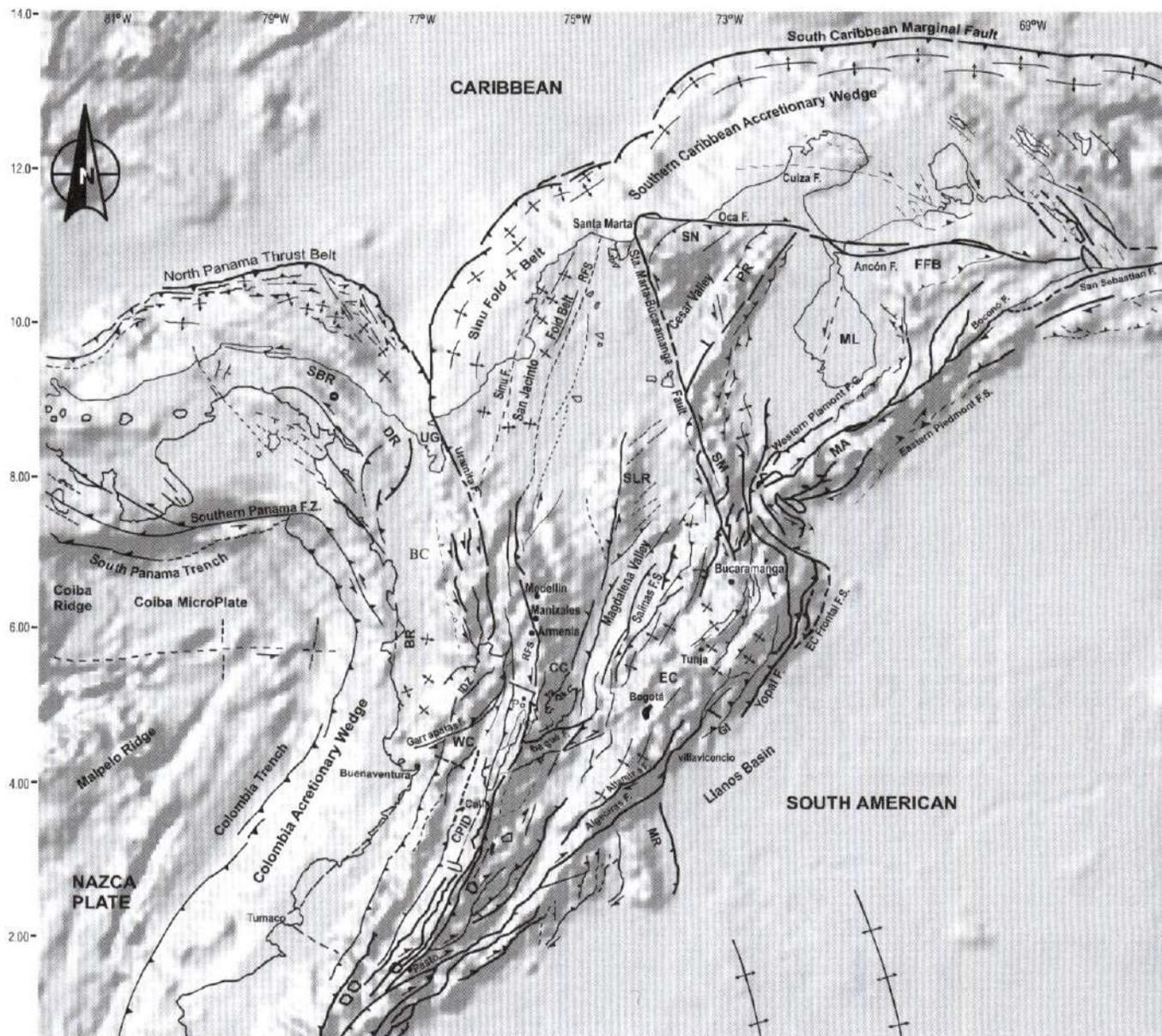


Figura 8. Marco Neotectónico del Noroccidente Suramericano. BR: Serranía del Baudó; CB: Bloque Chocó; CC: Cordillera Central; DR: Serranía del Darién; EC: Cordillera Oriental; FFB: Cinturón de Plegamiento Fancón; MA: Andes de Mérida; MB: Bloque Maracaibo; MR: Sierra de la Macarena; PR: Serranía de Perijá; SBR: Serranía de San Blas; SLR: Serranía de San Lucas; SM: Macizo Santandereano; WC: Cordillera Occidental; CPID: Depresión Intramontañosa Cauca-Patía; SN: Sierra Nevada de Santa Marta; ML: Lago de Maracaibo; UG: Golfo de Uraba; IDZ: Zona de Deformación de Istmina. Modificado de París & Romero (1995), Guzmán et al. (1998) y Taboada et al. (2000).

el O con cinturones de cabalgamiento y plegamiento que envuelven el basamento. Dicho sistema tiene una dirección N-NE y muestra trayectos activos con desplazamientos laterales derecho en el sur de Colombia. Al norte de los 4° N y hasta los 8°N, las fallas llegan a presentar desplazamientos laterales izquier-

do, probablemente asociables con la convergencia E-SE entre el Bloque Chocó y el NO de Sudamérica. Al norte de la latitud 8°N, el Sistema de Fallas de Romeral se extiende por la Región Caribe colombiana mostrando muy baja o extinta actividad (París & Romero, 1994; Guzmán et al., 1998).

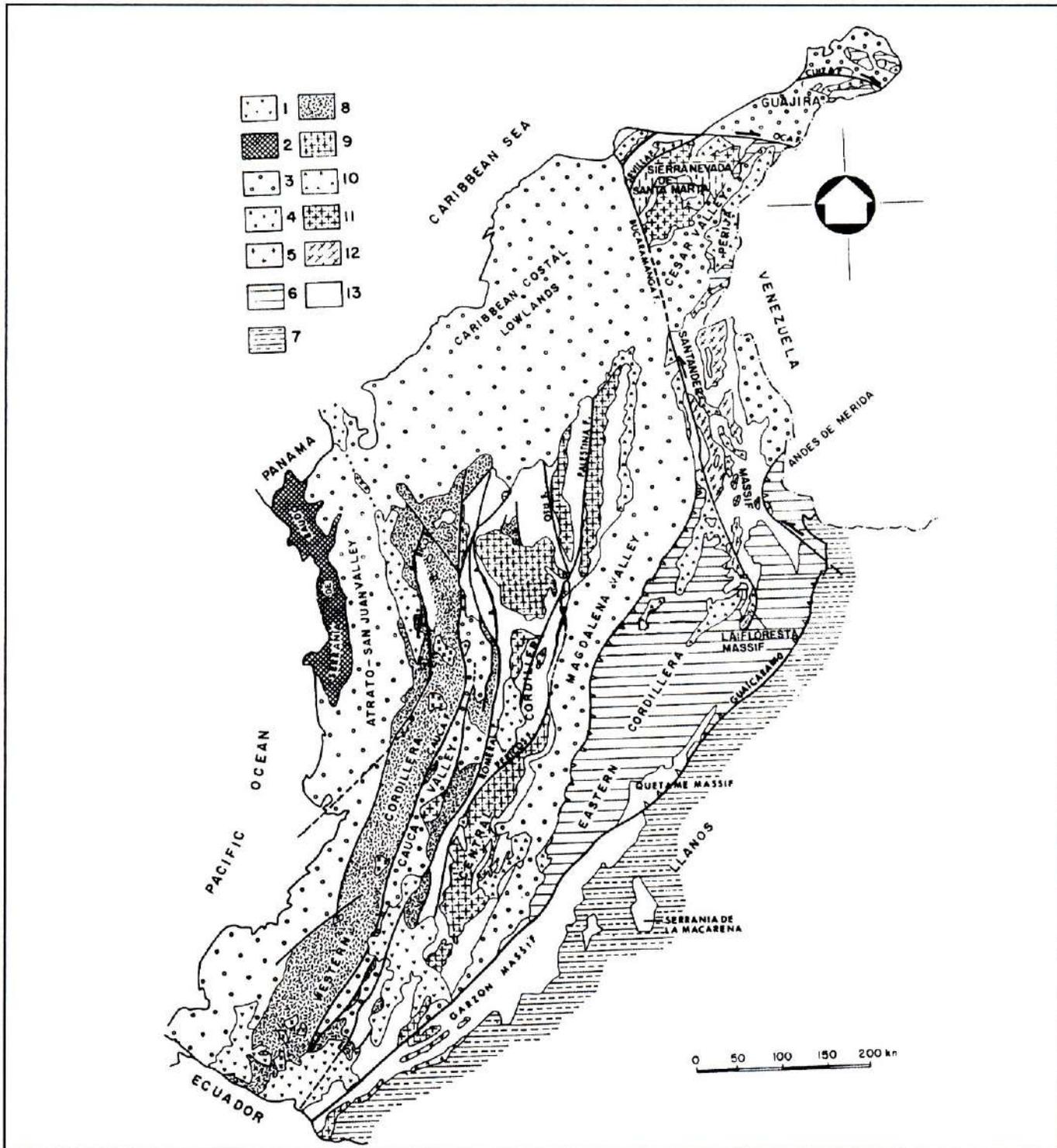


Figura 9. Mapa geológico simplificado de los Andes Colombianos (Tomado de Toussaint, 1993). 1. Vulcanismo Plioceno y Cuaternario, 2. Rocas básicas Mesozoicas y Cenozoicas de la Serranía del Baudó, 3. Sedimentos Cenozoicos, 4. Magmatismo Cenozoico de la Cordillera Occidental, 5. Magmatismo Cenozoico del borde occidental de la Cordillera Occidental, 6. Sedimentos Mesozoicos, 7. Sedimentos Cenozoicos de los Llanos Orientales, 8. Rocas básicas Cretácicas, 9. Magmatismo Cretácico Superior, 10. Vulcanismo Triásico y Jurásico, 11. Plutonismo Jurásico, 12. Magmatismo Paleozoico, 13. Basamento Paleozoico y Precámbrico.

- Las más importantes estructuras tectónicas relacionadas con el Sistema de Fallas de Romeral en el sector Caribe son los cinturones plegados Sinú al O y San Jacinto al E. El Cinturón Sinú se extiende paralelo a la margen Caribe de Colombia y abarca varios anticlinales, plegamientos y fallas con vergencia O localizados tierra adentro. Hacia el norte continua su trayecto dentro del mar a lo largo de la plataforma continental Caribe colombiana. El Cinturón San Jacinto, caracterizado por tres pequeñas cadenas de anticlinales, presenta fallas de cabalgamiento con vergencia al O. La estructura interna de estos cinturones plantea la hipótesis de la existencia de un prisma de acreción de bajo ángulo compatible con una subducción de bajo ángulo de la placa Caribe por debajo de la Sudamericana (Case et al., 1984; Toto & Kellog, 1992).
- La Cordillera Central es un complejo de rocas con metamorfismo de baja y media presión intruidas por varios plutones Mesozoicos y Cenozoicos relacionados con la subducción de la litosfera bajo la cadena Andina. El flanco occidental de esta cordillera es más empujado que el oriental, probablemente como producto del movimiento transpresivo a lo largo de fallas de buzamiento este. Por su parte el flanco oriental esta caracterizado por fallas inversas con buzamiento oeste localizadas a lo largo del pie de la cordillera. Fallas de rumbo dextrales paralelas en las latitudes 4°N y 5°N presentan tendencias E-NE, cortando esta cordillera y formando un estilo estructural "en echelon" (Vergara et al., 1996).
- La Cordillera Oriental desde su inicio al sur de Colombia, se amplía progresivamente hacia el norte y muestra varios estilos estructurales y morfológicos (Vergara, 1996). El segmento sur (2°N – 3.5°N) es una cadena estrecha con relieve moderado, recorrida en sus bordes por fallas dextrales de orientación N-NE. Su segmento central (3.5°N – 5.5°N) presenta una importante meseta, la Sabana de Bogotá, limitada en su extremo oriente por el Sistema de Fallas de Borde Llanero y al occidente por el Sistema de Fallas Salinas; todas estas fallas son de carácter inverso "en echelon" con buzamientos hacia la cordillera. Finalmente, su segmento norte (5.5°N – 7.5°N) el más amplio de todos, con alturas que alcanzan los 5.500m, esta limitado hacia el norte por una falla de rumbo con desplazamiento izquierdo conocida como Falla Santa Marta – Bucaramanga.
- El movimiento de rumbo a lo largo de la Falla Santa Marta - Bucaramanga es absorbido hacia el sur por

fallas inversas que cabalgan en el valle del Magdalena; su estilo estructural evoca una terminación de "horts" hacia el norte (Boinet et al., 1989).

- El límite de las placas Sudamérica y Caribe consiste en una amplia zona de deformación transpresiva dextral, donde los mecanismos de deformación sugieren deslizamientos discretos en el borde de acreción sur del Caribe, causado por convergencia oblicua absorbida a lo largo de fallas transcurrentes (Oca-Ancon, San Sebastián y El Pilar).
- La deformación continental al norte de Colombia y noroeste de Venezuela es absorbida principalmente por los sistemas de fallas que limitan el bloque triangular de Maracaibo (Audemar & Singer, 1996). De este modo, los Andes de Mérida que llegan a ser el límite entre el Bloque Maracaibo y el craton sudamericano se caracteriza por deformación transpresiva y fallas dextrales que recorren paralelamente el pie de la cordillera. La Falla Santa Marta – Bucaramanga llega a estar asociada con el movimiento relativo NE del Bloque Maracaibo respecto a la placa Sudamericana.

Distribución de sismicidad

Mediante el uso de la base de datos de sismicidad instrumental en Colombia desarrollada por INGEOMINAS para el período Jun/1993 a Dic/1999, se pueden observar varios patrones sísmicos importantes que han sido relacionados con las principales fallas activas y estructuras tectónicas (Figuras 8 y 10). Se destaca la actividad a lo largo del Sistema de Fallas de Borde Llanero (F. Algeciras, F. Altamira, F. Yopal y F. Frontal de la Cordillera Oriental), con eventos de profundidades < 30 Km; esta sismicidad parece seguir hacia el norte y noreste en la tendencia de la Serranía de Perijá y de los Andes de Mérida. La Costa Pacífica presenta eventos predominantemente superficiales e intermedios (profundidad < 80 Km) a lo largo de la Fosa Colombiana, probablemente relacionados con la subducción de la Placa Nazca; a la altura de Tumaco un importante enjambre de eventos orientados E-O podría sugerir la presencia de un sistema transformante activo.

Sismicidad superficial e intermedia a la latitud 7°N presenta una dirección predominantemente E-O en la región Andina; en los extremos de este patrón aparece la sismicidad profunda (> 80 Km) del Nido de Bucaramanga hacia el este y la sismicidad superficial, intermedia y profunda en la región del Darién en el sector oeste. El Nido Sísmico de Bucaramanga ha sido interpretado como una

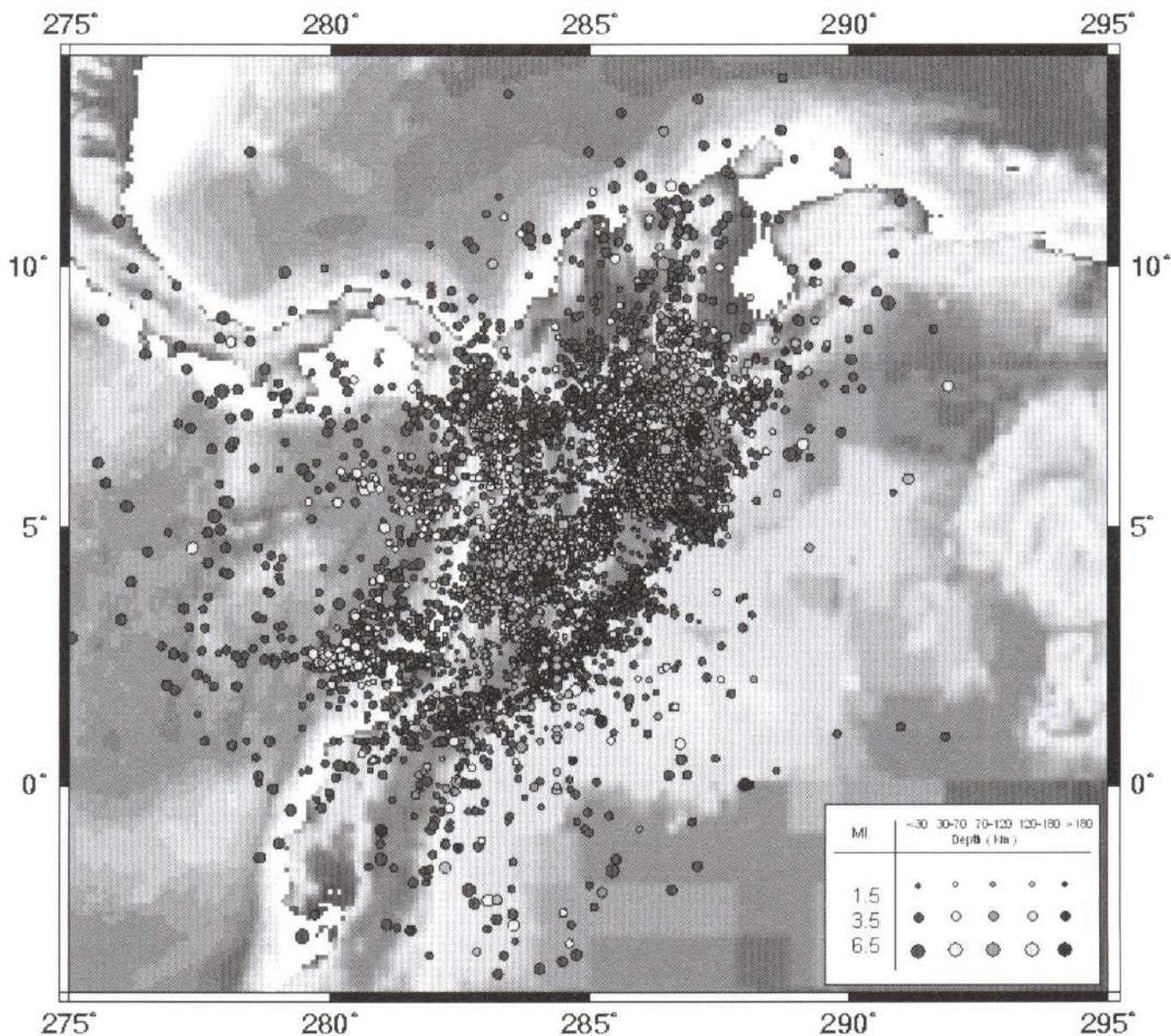


Figura 10. Sismicidad instrumental entre Jun-93 y Dic-99 registrada por la Red Sismológica Nacional de Colombia (INGEOMINAS).

actividad producto de la profundización de la remanente paleo Placa Caribe (Taboada et al, 2000). Se destaca además, la sismicidad intermedia y profunda al norte de la latitud 4°N, sismicidad que ha tenido consecuencias devastadoras en la región central de los Andes de Colombia con al menos 6 eventos con MI > 6.0 e intensidad > IX, y ha sido atribuida a la subducción de Nazca bajo Sudamérica. También aparece la sismicidad superficial e intermedia relacionada con los sistemas de fallas Salinas

hacia el valle del Magdalena y a lo largo de la Falla Santa Marta – Bucaramanga.

Desplazamientos corticales y su asociación con el régimen de Esfuerzos

Estudios de geodesia satelital en el marco del proyecto CASA (Kellog & Vega, 1995; Mora, 1995; Trenkamp et al., 2001) sugieren un desplazamiento relativo importante

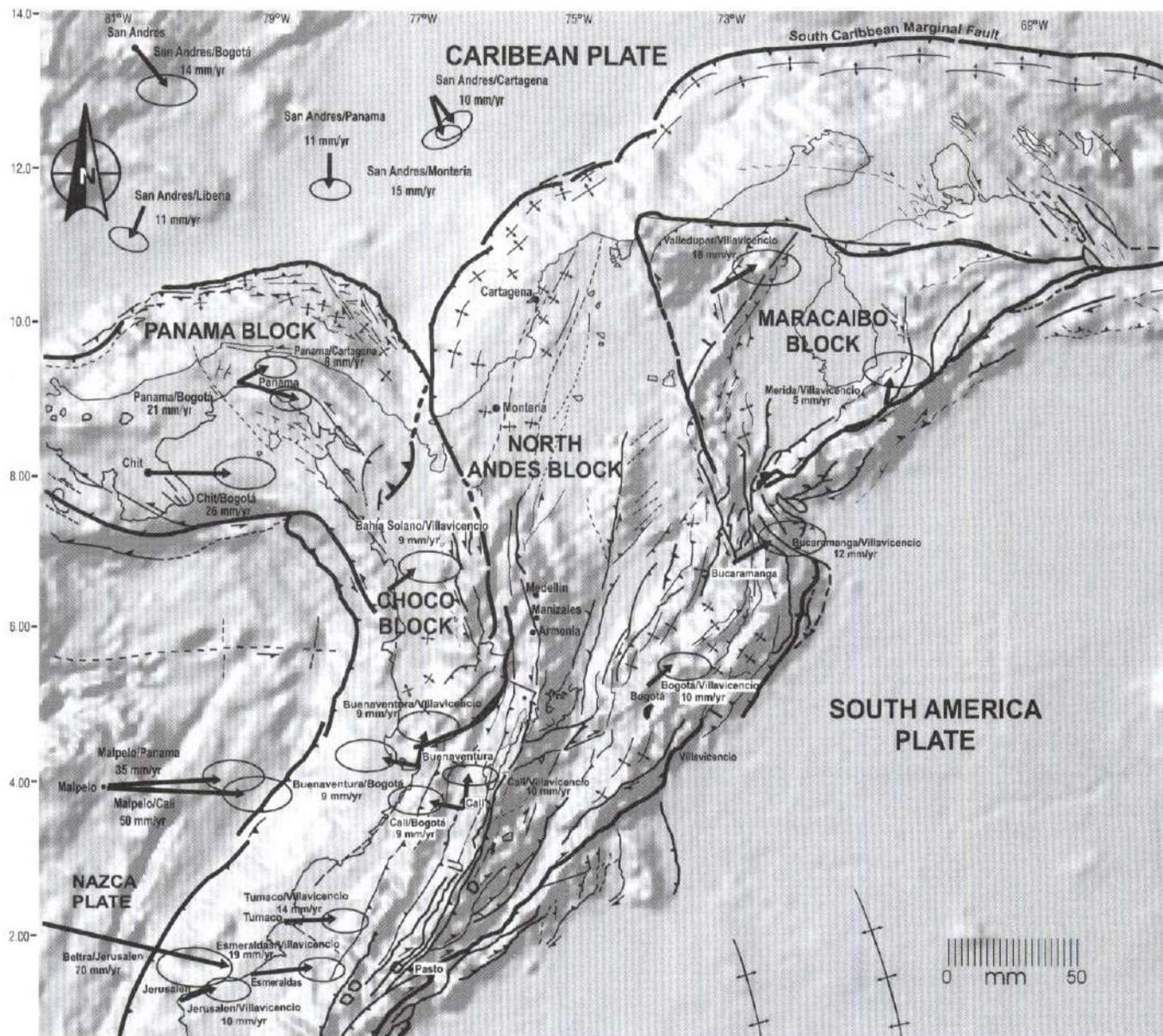


Figura 11. Vectores de deformación a partir de observaciones del proyecto CASA. Las elipses de error también refieren la misma escala del vector. Modificado de Kellog & Vega (1995), Mora (1995) y Trenkamp et al. (2001).

de la Placa Nazca con respecto a Sudamérica hacia el este; del Bloque Andino Colombiano respecto a Sudamérica hacia el NE; de la Placa Caribe respecto a Centro América y Sudamérica hacia el Sur; y del Bloque Panameño respecto a Sudamérica hacia el este (Figura 11). Este esquema, al igual que los patrones sísmicos relacionados anteriormente están de acuerdo con el estado de esfuerzos para varias regiones de Colombia invertidos mediante el Método de Rechos (Rechos, 1983; Rechos, 1987) a partir de 94 solu-

ciones de mecanismos focales (CMT) registrados por la Universidad de Harvard para el período 1976 a 2000 y con $M_w \geq 5.0$, donde los planos de falla fueron seleccionados de acuerdo con la tendencia de las estructuras principales presentes en cada zona (Figura 12, Tabla I).

De este modo, se deducen esfuerzos compresivos con dirección O-E del bloque Panamá -Costa Rica hacia el NO de Sudamérica. Los esfuerzos invertidos con la sismicidad

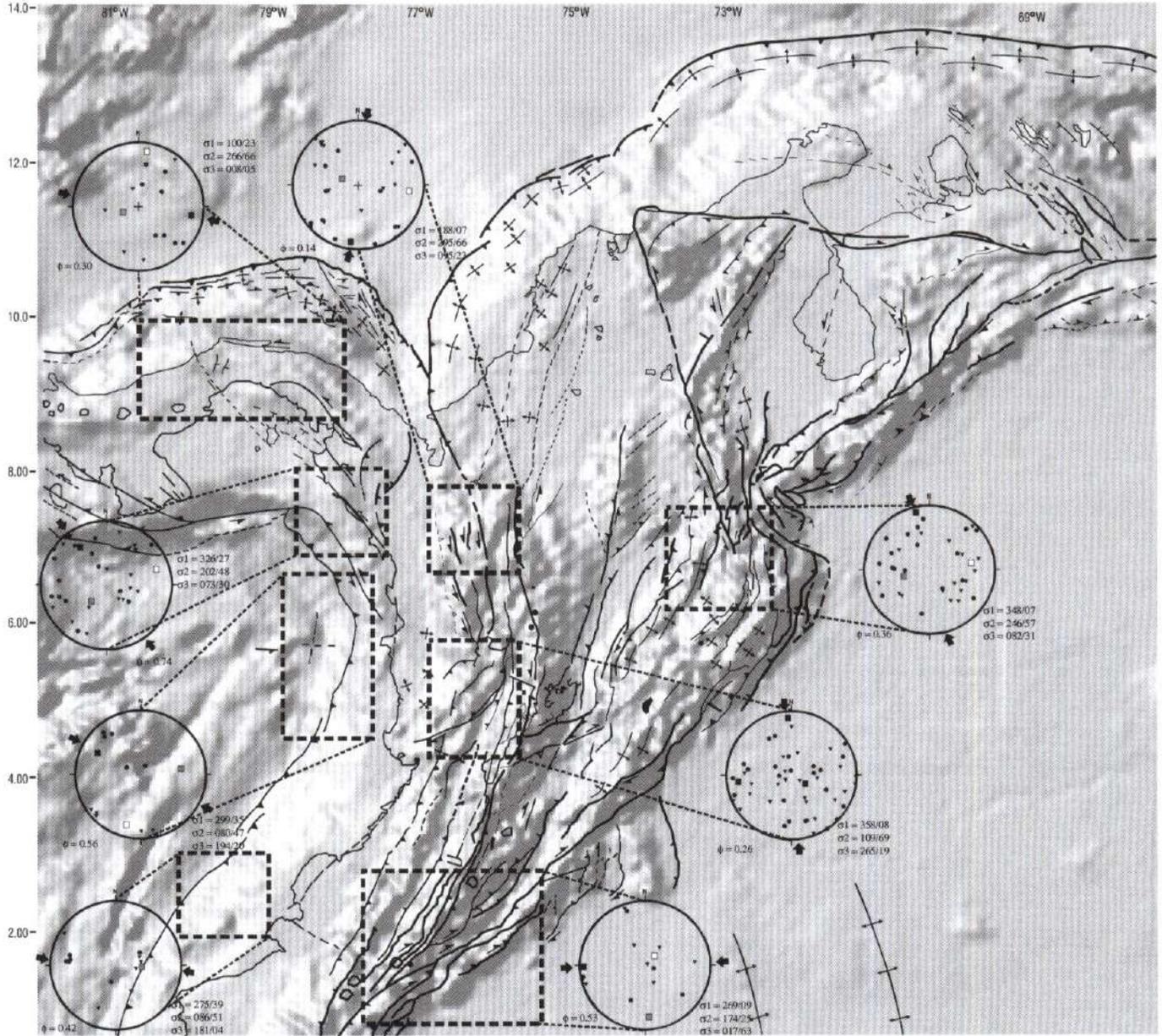


Figura 12. Determinación de ejes de esfuerzo principal mediante el método de inversión de Retches (Retches et al., 1992) a partir de 94 soluciones de mecanismos focales (CMT) registrados por la Universidad de Harvard para el período 1976 a 2000 y con $M_w > 5.0$

superficial ($< 30\text{Km}$) en el sur de la región del Darién y en el tramo norte de la Falla Uramita siguen tendencias aproximadamente N-S; esfuerzos a partir de sismicidad intermedia y profunda en la Zona de Deformación de Istmina siguen tendencias N-S. Esfuerzos a lo largo de la Costa Pacífica Colombiana hasta Tumaco sugieren tendencias desde NO-SE hasta prácticamente O-E. Estos patrones de esfuerzos, sismicidad y deformación tectónica

parecen corroborar la existencia del Bloque Chocó que choca contra el continente Sudamericano y de la subducción de la Placa Nazca bajo Sudamérica. Finalmente, la inversión de esfuerzos en la región de Bucaramanga mediante sismicidad profunda ($>130\text{Km}$) sugiere coherencia con la hipótesis de subducción de la Placa Caribe debajo del continente Suramericano con una tendencia NNO – SSE.

Tabla I. Soluciones de Mecanismos Focales reportados por la Universidad de Harvard (CMT) para el período 1976 a 2000, Mw >= 5.0.

Lon	Lat	Depth	Str	Dip	Slip	Str	Dip	Slip	Mw	NUM
-78.29	7.19	15.0	74	63	171	167	82	27	6.8	1
-78.11	7.32	15.0	78	67	161	176	72	24	7.3	2
-73.18	7.17	157.7	15	46	160	119	76	46	5.5	3
-77.78	6.93	15.0	287	19	25	173	82	108	5.4	4
-75.97	7.40	15.0	101	17	-175	7	89	-74	6.5	5
-73.17	7.58	169.3	196	13	-52	337	80	-98	5.2	6
-78.24	5.84	15.0	249	36	-77	53	55	-100	5.7	7
-78.59	9.55	58.6	207	25	-114	53	67	-79	5.8	8
-78.00	7.29	15.0	21	40	38	260	67	123	5.5	9
-73.21	6.85	157.4	261	8	-29	20	86	-97	5.1	10
-73.32	7.03	157.7	118	40	170	216	83	51	5.7	11
-74.07	7.27	24.0	170	48	45	47	59	128	5.5	12
-76.23	5.52	110.8	174	44	100	8	47	80	5.0	13
-75.58	5.18	108.6	137	41	-163	35	79	-51	7.2	14
-78.81	2.32	19.7	30	16	118	181	76	83	8.1	15
-75.35	4.70	151.1	231	74	14	137	76	164	6.3	16
-73.12	6.67	166.0	257	15	-2	349	89	-105	5.1	17
-78.53	2.63	37.4	1	20	85	186	70	92	6.1	18
-74.72	7.96	80.7	163	46	-132	36	58	-55	5.0	19
-78.95	2.13	18.0	253	24	-39	20	82	-109	5.4	20
-76.42	6.90	15.0	5	75	-11	98	79	-165	5.4	21
-77.11	7.76	21.0	236	22	94	51	68	88	5.3	22
-76.58	7.12	15.0	183	76	7	92	83	166	5.5	23
-76.56	7.24	15.0	358	71	-9	91	82	-161	5.3	24
-76.58	7.06	15.0	3	76	-14	95	76	-166	5.2	25
-74.05	5.97	35.4	329	68	23	230	68	157	5.3	26
-78.65	6.26	15.0	289	38	-62	75	57	-110	5.3	27
-78.15	7.02	15.0	319	33	49	184	66	113	5.2	28
-77.57	6.66	15.0	358	39	-20	104	78	-127	5.5	29
-76.81	2.45	56.8	26	76	175	117	85	14	5.6	30
-76.63	0.11	23.0	60	49	129	189	54	54	5.2	31
-73.41	7.11	155.1	350	76	-14	83	76	-166	5.2	32
-73.25	7.28	155.7	187	14	-96	14	76	-88	5.4	33
-77.21	1.94	46.7	81	38	-76	244	53	-100	5.2	34
-77.35	9.01	12.3	75	26	20	327	82	115	6.3	35
-78.99	3.24	26.0	32	19	125	176	74	79	5.5	36
-73.00	7.10	144.2	12	9	76	206	81	92	5.1	37
-73.34	7.10	153.4	34	59	179	124	89	31	5.3	38
-76.58	7.08	15.0	273	82	-172	182	82	-9	5.7	39
-73.14	7.15	160.1	259	46	18	156	77	135	5.7	40
-73.13	7.21	153.2	131	33	-171	33	85	-58	5.2	42
-78.90	5.68	15.0	0	72	170	94	80	18	6.0	43
-78.86	5.87	15.0	3	74	177	94	87	16	5.8	44
-77.77	0.10	15.0	198	20	118	348	73	81	6.4	45
-77.73	0.31	15.0	226	40	-166	125	81	-51	6.0	46
-76.41	5.86	50.9	258	19	83	86	71	93	5.0	47
-76.30	7.13	15.0	38	17	106	201	74	85	5.4	48
-76.14	6.89	29.9	92	13	154	207	84	79	5.3	49
-77.68	4.99	24.1	14	18	104	179	73	85	5.8	50
-77.89	6.95	21.4	316	29	-56	98	67	-107	5.4	51
-77.07	4.72	79.8	220	51	3	128	88	141	5.7	52
-73.09	6.87	156.8	109	8	-173	12	89	-82	5.3	53
-78.15	0.01	15.0	323	45	53	190	55	122	5.3	54
-77.93	5.71	35.1	350	36	79	183	54	98	5.3	55
-77.63	6.26	16.8	40	20	134	174	76	76	5.6	56
-75.46	4.45	147.0	182	23	-139	53	75	-72	6.0	57
-78.61	7.66	16.8	316	28	110	113	64	80	6.1	58
-77.24	9.19	45.7	173	75	-178	83	88	-15	5.9	59
-77.18	4.80	19.1	13	13	95	188	77	89	7.2	60
-77.48	4.74	20.7	45	22	127	186	72	76	5.2	61
-74.14	5.96	139.5	175	49	-159	71	74	-43	5.8	62
-78.54	7.14	15.0	176	90	-180	266	90	0	5.0	63
-75.88	5.08	125.9	228	22	-71	28	69	-97	5.9	64
-76.39	7.22	15.0	262	45	135	28	60	55	6.6	65
-76.34	7.27	15.0	270	45	167	9	81	46	7.1	66
-77.24	6.66	15.0	217	29	34	97	74	115	5.5	67
-76.98	4.15	90.4	234	44	77	73	47	103	5.2	68
-78.78	3.21	15.0	10	42	-123	231	56	-63	5.8	69
-75.94	2.93	15.0	206	76	170	299	80	14	6.8	70
-76.54	7.09	23.0	4	64	9	270	82	153	6.0	71
-78.92	5.90	16.3	7	69	-167	273	78	-21	6.1	72
-76.36	4.09	68.2	210	21	-90	30	69	-90	6.3	73
-76.84	7.63	15.0	281	90	-180	11	90	0	5.2	74
-76.46	7.56	15.0	92	74	-167	358	78	-17	5.4	75
-73.84	5.66	141.1	282	17	-7	20	88	-106	5.3	77
-75.69	5.22	128.7	204	30	-99	34	61	-85	6.5	78
-76.74	7.53	33.8	287	52	139	45	59	46	5.2	80
-77.56	6.06	15.9	349	8	82	176	82	91	5.7	81
-76.90	4.59	118.2	306	51	144	61	63	45	5.3	82
-77.21	7.47	15.0	188	43	42	64	63	124	6.3	83
-76.50	4.78	118.1	138	42	105	299	50	77	5.8	84
-75.57	4.00	213.2	256	48	62	115	49	117	6.7	85
-77.82	5.47	24.1	338	28	40	211	73	112	5.1	86
-75.84	4.11	189.5	249	53	31	140	66	139	6.3	87
-78.00	7.37	17.2	91	78	-179	1	89	-12	5.4	88
-75.75	4.58	27.7	8	65	-21	107	71	-153	6.1	89
-75.74	4.31	33.8	17	67	-23	116	69	-155	5.5	90
-73.15	6.90	160.2	54	38	152	167	73	55	5.4	92
-78.47	9.45	68.0	228	37	-37	349	69	-121	6.1	93
-77.61	5.69	15.0	337	15	-89	156	75	-90	5.2	94
-78.68	1.65	33.6	327	27	27	213	78	115	5.2	95
-77.80	6.54	15.0	319	34	-114	167	59	-75	5.2	96
-78.07	0.00	15.0	342	42	90	162	48	90	5.1	97

Conclusiones

El sector noroccidental de Sudamérica corresponde al área sobre la cual se ubica el territorio colombiano, una amplia zona de deformación continental que ha evolucionado y adquirido su actual configuración geológica y tectónica a través de una historia compleja marcada por tres ciclos principales orogénico-tectónicos. El primero de estos ciclos sucedió antes del Precámbrico Tardío durante la orogenia transamazónica (2200 m.a. - 1800 m.a.) que dio origen al actual Escudo de la Guyana. El segundo ciclo comienza en el Precámbrico Tardío con el inicio de la apertura del Proto-Atlántico (aprox. 1000 m.a.) y culmina con la orogenia que formó la serranía ancestral de las cordilleras Central y Oriental. El tercer ciclo comienza en el Paleozoico Tardío con un abombamiento de la corteza continental a lo largo del actual valle del río Magdalena y finaliza en el Cenozoico con la formación de las tres cordilleras Andinas de Colombia.

En la actualidad se reconoce un estado de esfuerzos compresivos de las placas Nazca y Caribe hacia Sudamérica en sentido O-E y NNO-SSE respectivamente; así como la presencia de al menos tres micro-placas ó bloques: Panamá-Costa Rica con vergencia O-E, Andes con desplazamiento SSO-NNE, probablemente a lo largo del Sistema de Fallas de Borde Llanero; y Chocó que colisiona con el Bloque Andino en dirección N-S.

Los sistemas de fallas que limitan el Bloque Andino, así como los procesos de subducción de las placas Nazca y Caribe son las responsables de la actual actividad sísmica en Colombia.

Bibliografía

- Aggarwal, Y. P., Soulas, J. & Garcia, D. 1983. Contemporary tectonics of the Venezuela Andean and northern Colombia. Program and Abstracts of Papers, 10th Caribbean Geological Conference, Cartagena de Indias, Colombia, 16-17 p.
- Anderson, E.M. 1951. The Dynamics of Faulting. Oliver and Boyd, Edinburgh, 133 p.
- Anderson, T.A. 1972. Paleogene non-marine Gualanday group, Neiva basin, Colombia, and regional development of the Colombian Andes. Geol. Soc. America Bull., **83** (8): 2423-2438.
- Audemar, F. & Singer, A. 1996. Active fault recognition in northwestern Venezuela and its seismogenic characterisation: Neotectonic and paleoseismic approach. Geof. Internacional, **35**: 245-255.
- Barrero, D. & Vesga, C. 1978. Edades K/Ar en rocas ígneas y metamórficas de la Cordillera Central de Colombia y su implicación geológica. Resúmenes, II Congreso Colombiano de Geología, Bogotá, Colombia, 19 p.
- Beltran, N. & Gallo, J. 1968. Guidebook to the geology of the Neiva subbasin, upper Magdalena basin (southern portion): Colombian Society of Petroleum Geologists and Geophysicists, 29 p.

- Bandy, L.O.** 1970. Upper Cretaceous-Cenozoic paleobathymetric cycles, eastern Panama basin and northern Colombia: Transactions of the Gulf Coast Association Geological Society, **20**: 181-193.
- Boinet, T., Bourgois, J., Mendoza, H. & Vargas, R.** 1989. La falla Bucaramanga (Colombia): su función durante la orogenia andina. Geol. Norandina, **11**: 3-10.
- Burgl, H.** 1967. The orogenesis in the Andean system of Colombia: Tectonophysics, **4** (4-6): 429-443.
- Case, J.E., Holcombe, T.L., & Martin, R.G.** 1983. Geologic provinces of the Caribbean region. Program and Abstracts of Papers, 10th Caribbean Geological Conference, Cartagena de Indias, Colombia, 31-32 p.
- De Vicente, G.** 1988. Análisis poblacional de fallas. El sector de enlace Sistema Central - Cordillera Ibérica. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 317 p.
- Drummond, K.J.** 1981. Plate tectonic map of the circum-Pacific region, northeast quadrant: Circum-Pacific Map Project, American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma, scale: 1:10.000.000.
- Duque-Caro, H.** 1979. Major structural elements and evolution of northwestern Colombia. In: Geological and Geophysical Investigation of Continental Margins. American Association of Petroleum Geologists Memoir **29**: 329-351.
- 1990. The Choco Block in the northwestern corner of South America: structural, tectonostratigraphic, and paleogeographic implications. J. South Am. Earth Sci., **3**: 71-84.
- Guzmán, J., Franco, G., Ochog, M., Paris, G. & Taboada, A.** 1998. Evaluación neotectónica, Proyecto para la Mitigación del Riesgo Sísmico de Pereira, Dosquebradas y Santa Rosa de Cabal, CARDER, Pereira, Col.
- Howe, M.W.** 1974. Non-marine Neiva Formation (Pliocene), upper Magdalena Valley, Colombia: regional tectonism: Geological Society of America Bulletin, **85** (7): 1032-1041.
- Hunter, V.F.** 1983. The evolution of Tertiary to recent major fluvial drainage system of northern of South America. Program and Abstracts of Papers, 10th Caribbean Geological Conference, Cartagena de Indias, Colombia, 40 p.
- Irving, E.M.** 1975. Structural evolution of the northernmost Andes, Colombia: U.S. Geological Survey Professional Paper 846, Washington, D.C., 47 p.
- James, K.** 1985. Marco tectónico, estilos estructurales y habitat de hidrocarburos cretácicos, Venezuela. VI Congreso Geológico Venezolano, Caracas, 10 p.
- Keigwin, L.D.** 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from the nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. Geology, **6**: 630-634.
- Kellog, J.N.** 1980. Cenozoic basement tectonics of the Sierra de Perija, Venezuela and Colombia. Transactions 9th Caribbean Geological Conference, Santo Domingo, 107-117 p.
- & **Vega, V.** 1995. Tectonic development of Panama, Costa Rica, and the Colombian Andes: Constraint from Global Positioning System geodetic studies and gravity. Geol. Soc. America Bull., Special Paper **295**: 75-90.
- Kroonenberg S. B. & Diederix, H.** 1982. Geology of south-central Huila, uppermost Magdalena Valley, Colombia: a preliminary note. Colombia Society of Petroleum Geologists and Geophysicists, 22nd Annual Field Conference, 39 p.
- Ladd, J.W.** 1976. Relative motion of South America with respect to North America and Caribbean tectonics. Geol. Soc. America Bull., **87**: 969-976.
- Lonsdale, P., Klitgord, K.D.** 1978. Structure and tectonic history of the eastern Panama Basin. Geol. Soc. America Bull., **89**, 981-999 p.
- Mac Donald, W.D. & Hurley P.M.** 1969. Precambrian gneisses from northern Colombia. Geol. Soc. America Bull. **80**: 1867-1872.
- Malfait, B.T. & Dinkelman, M.G.** 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. Geol. Soc. America Bull. **83**: 251-272.
- Mammerickx, J., Anderson, R.N., Menard, H.W. & Smith, S.M.** 1975. Morphology and Tectonic Evolution of the East-Central Pacific. Geol. Soc. America Bull., **86**: 111-118.
- Martin, C.** 1972. Paleotectónica del Escudo de Guyana. IX Conf. Geol. Inter-Guayanas, 252-304 p.
- Mattson, P. H.** 1984. Caribbean structural breaks and plate movements. Geological Society of America Memor **162**: 131-152.
- Mc Court, W., Aspden, J. & Brook, M.** 1984. New geological and geochronological data from the Colombian Andes: Continental growth by multiple accretion. J. Geol. Soc. Lond., **141**: 831-845.
- Meissner, P.O., Fluch, E.R., Stribane, F. & Berg, E.** 1976. Dynamics of the active boundary in southwest Colombia according to recent geophysical measurements: Tectonophysics, **35**: 113-136.
- Mora, H.** 1995. Central and South America GPS Geodesy: relative plate motions determined from 1991 and 1994 measurements in Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panama and Venezuela. Master Theses, University of South Carolina.
- Nygren, W.E.** 1950. Bolivar geosyncline of northwestern South America. Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists, **34** (10): 199-209.
- Page, W. D.** 1986. Geología Sísmica y Sismicidad del Noroeste de Colombia. ISA - INTEGRAL - Woodward-Cycle Consults. Colombia.
- Paris, G. & Romero, J.** 1994. Fallas activas en Colombia: Mapa neotectónico preliminar. Bol. Geol., **34**, INGEOMINAS, Bogotá, 42 p.
- Pennington, W.D.** 1981. Subduction of the Eastern Panama Basin and Seismotectonics of Northwestern South America. J. Geophys. Res., **86** (B11): 10753-10770.
- Reches, Z.** 1983. Faulting of rocks in three-dimensional strain fields, II. Theoretical analysis: Tectonophysics, **95**:133-156.
- 1987. Determination of the tectonic stress tensor from slip along faults that obey the Coulomb yield condition. Tectonics, **7**:849-861.
- Restrepo, J.J. & Toussaint, J.F.** 1978. Recopilación de dataciones radiométricas en el occidente Colombiano, hasta 1977. Pub. Especial Geología 17, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, 8 p.
- Restrepo-Pace, P.** 1992. Petrotectonic characterization of the Central Andean Terrane, Colombia. J. South Am. Earth Sci., **5**: 97-116.
- Silver, E. A., Case, J. E. & Macgillavry, H. J.** 1975. Geophysical study of the Venezuela Borderland. Geol. Soc. America Bull., **86**: 213-226.

- Taboada, A., Rivera, L.A., Fuenzalida, A., Cisternas, A., Philip, H., Bijwaard, H. & Olaya, J.** 2000. Geodynamics of Northern Andes: Subduction and Intra-Continental deformation (Colombia). *Tectonics*, **19** (5): 787-813.
- Toto, E. & Kellog, J.** 1992. Structure of Sinu – San Jacinto fold belt – An active accretionary prism in northern Colombia. *J. South Am. Earth Sci.*, **5**: 211-222.
- Toussaint, J. F.** 1993. Evolución Geológica de Colombia, Precámbrico - Paleozoica. Pub. Universidad Nacional de Colombia, 229 p.
- Trenkamp, R., Kellog, J., Freymueller, J. T. & Mora, H.** 2001. Wide plate margin deformation, southern Central America and Northwestern South America, CASA GPS observations. Submitted to *Journal of South American Earth Sciences*.
- Van Andel, H.T., Heath, G.R., Malfait, B.T., Heinrichs, D.F. & Ewing, J.I.** 1971. Tectonics of the Panama basin, eastern equatorial Pacific. *Geol. Soc. America Bull.*, **82**: 1489-1508.
- Van der Hammen, T.** 1961. The Pleistocene stratigraphy of vegetation and climate in tropical South America: *Journal of Biogeography*, **1**, 3-26.
- Var Houten, F. B.** 1976. Late Cenozoic volcanoclastic deposits, Andean foredeep, Colombia. *Geol. Soc. America Bull.*, **87** (4): 481-495.
- Vergara, H., Taboada, A., Romero, J., Paris, G. & Castro, E.** 1996. Principales fuentes sismogénicas de la región central de Colombia. *Mem. VII Cong. Col. Geol.*, 13 p.

DETERMINACIÓN DEL SUSTRATO ROCOSO EN GLACIARES TROPICALES MEDIANTE EL EMPLEO DEL RADAR

por

Carlos A. Vargas-Jiménez¹, Jair Ramírez-Cadena², Amparo Coral-Ruiz²,
José L. Naranjo³

Resumen

Vargas-Jiménez C. A., J. Ramírez-Cadena, A. Coral-Ruiz & J. L. Naranjo: Determinación del sustrato rocoso en glaciares tropicales mediante el empleo del radar. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26** (100): 393-402; 2002. ISSN 0370-3908.

Los sistemas de georadar se constituyen en una herramienta geofísica que cada vez tiene mayores aplicaciones dentro de las geociencias. Desde hace algunos años, la glaciología ha hecho uso de dicha técnica para definir contactos hielo-roca en diferentes masas glaciares del mundo. Se relacionan dos ejemplos de su aplicación en Sudamérica en busca de estimar espesores de hielo en volcanes nevados para propósitos de mapas de amenazas volcánicas y estudios de paleoclima. El primer caso hace alusión al levantamiento de 2567 m lineales de perfil sobre cuatro cuencas glaciares del Volcán Nevado del Ruiz (Colombia); estos registros permitieron establecer una definición preliminar de la morfología del estrato rocoso, donde el máximo espesor de glaciar hallado (190 m) se localiza sobre el glaciar Nereidas (5240 msnm). El análisis de dichos perfiles permitió además la identificación de una estructura volcánica desconocida hasta la fecha y que podría ser una caldera de importante tamaño localizada en la zona del glaciar Nereidas en dirección al cráter Arenas. El segundo caso permite registrar las masas glaciales actuales en el marco de los estudios de avance y retroceso glaciar en el Volcán Antizana (Ecuador) en un intento por entender en un futuro cercano la dinámica de El Niño en los últimos 10.000 años.

Palabras Clave: Glaciología, Vulcanología, Radar, Geomorfología

Abstract

The GP Radar system is a powerful geophysical tool that has many applications every day within the geosciences. For some years, the glaciology has been using this technique to define

1 Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Geociencias – Grupo de Geofísica – Bogotá, COLOMBIA.

2 INGEOMINAS – Observatorio Vulcanológico y Sismológico de Manizales, COLOMBIA.

3 Universidad de Caldas. Programa de Geología – Manizales - COLOMBIA.

contacts ice-rock in different glacial masses of the world. Two examples of its application in South America for defining of thicknesses of ice on snow-covered volcanoes have been implemented for intentions of hazards maps and paleo-clime studies on volcanic zones. The first case makes reference to 2567m of linea profile on four glacier basins of the Nevado del Ruiz Volcano (Colombia); these registries allowed stablishment of a preliminary definition of the rocky layer morphology, where the maximum thickness of glacier (190 m) is located on the Nereidas glacier (5240 m). The analysis of these profiles allowed in addition, the identification of one hidden volcanic structure interpreted as a crater located in the zone of the Nereidas Glacier in the direction of the Arenas Crater. The second case allows reference to the present glacial masses in the frame of forward and backward movement glacier studies in Antizana Volcano (Ecuador), for intentions of understand the dynamics of "El Niño" 10,000 years ago.

Key Words: Glaciology, Vulcanology, GP Radar, Geomorphology

1. Introducción

La dinámica glaciaria en los volcanes nevados tropicales ha generado un particular interés en las últimas dos décadas motivada principalmente por la necesidad de ajustar los mapas de amenazas volcánicas, bajo la idea de flujos derivados en esquemas de interacción magma-hielo, y cambios climáticos que generen flujos destructivos de diversa índole.

Un ejemplo interesante sobre la importancia del entendimiento de dicha dinámica se dio durante la erupción del Volcán Nevado del Ruiz en Noviembre de 1985, la mayor catástrofe de esta naturaleza documentada en la historia del territorio colombiano; en dicha ocasión se presentaron varios flujos de lodo generados por el deshielo de la capa glaciaria, sobre la cual cayeron materiales calientes provenientes del cráter Arenas. En tal oportunidad se fundieron, en corto tiempo, alrededor de 70 - 120 millones de m³ de hielo, dejando expuestas masas de hielo relativamente antiguas.

Un requerimiento básico para el análisis y entendimiento de este fenómeno es el conocimiento acerca de los volúmenes y distribución de la nieve y del hielo sobre la superficie de los volcanes nevados. Con el fin de estudiar estos procesos, se han realizado algunas labores de campo sobre los glaciares del Volcán Nevado del Ruiz y Nevado de Santa Isabel en Colombia y Antizana en Ecuador, tratando de hallar valores confiables acerca de la extensión y el espesor de sus glaciares; esto permitirá, en un futuro, establecer áreas de alimentación y de la evolución de las masas de hielo en períodos prolongados, incluyendo aquellas épocas expuestas a la actividad volcánica.

2. Instrumentación y metodología

2.1. Instrumentación

El radar utilizado en este trabajo se basa en un sistema de impulso que consta de dos partes: un emisor y un re-

ceptor. El primero esta constituido por un generador de impulso electromagnético (EM) con distintos períodos, donde la frecuencia de repetición puede ser elegida entre 0.1kHz y 3 kHz. La amplitud del impulso es de 1500v (-750v a +750v) la cual es suministrada por un sistema de inversión.

Características del Pulso utilizado

- Consumo pico a pico 24 mW, 1.1 kV (± 550 V) hasta 50° C
- Tiempo de caída 2 ns
- Rata de repetición 512 Hz

Consumo

- Activo 180 mA a 10-14 V DC.
- Standby 5 mA a 10-14 V DC.

El receptor se basa en un osciloscopio digital que captura la señal y la transmite a un computador portátil, donde es analizada. Como parte integral del equipo se usan dos antenas, una para el emisor y otra para el receptor. Ambas son dipolos cargados resistivamente los cuales se colocan a intervalos de un metro. Las dos antenas son idénticas y simétricas alrededor de un punto libre y su longitud está relacionada con el espesor que se quiere evaluar. Para el presente trabajo se utilizaron antenas de 10m y 20 m.

2.2. Metodología

La medición del espesor de hielo se realizó siguiendo el esquema que aparece en la Figura 1. El emisor **A** y el receptor **B** se ubican sobre la superficie glaciaria a una distancia tal que se permita reflexión de la señal, típicamente 30m. El trayecto **1** es aquel que recorre la onda EM directamente en el aire desde el emisor hasta el receptor y cuya velocidad de propagación es igual a 300 m/μs. La

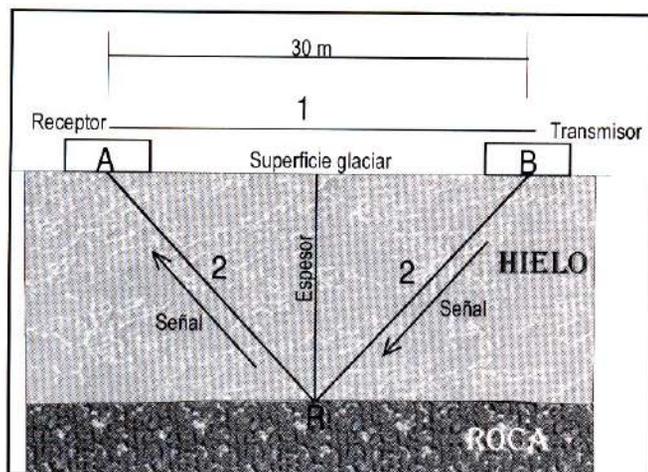


Figura 1. Esquema ilustrativo del Sistema de Radar de Impulso aplicado para la determinación de espesores de hielo.

trayectoria 2 representa aquella donde la onda EM viaja a través del glaciar con una velocidad de propagación del orden de 168 m/ μ s (Icefield Instrument Inc., 1997). La reflexión de la onda EM en la superficie rocosa representada por el punto R obedece a la ley de Snell. Las coordenadas del punto R de la onda EM sobre el sustrato rocoso son desconocidas inicialmente. Sólo el conjunto de los puntos de reflexión puede ser definido. Este conjunto de puntos debe ser la superficie de un elipsoide de rotación que tiene como focos las posiciones del emisor A y el receptor B. En la medida de las posibilidades, las antenas deben ser ubicadas de tal forma que puedan recibir reflexiones de un plano vertical y perpendicular a la superficie del glaciar y al eje longitudinal de las antenas. Esto permite reducir el elipsoide a una elipse situada en este plano vertical (Funk et al, 1993).

La diferencia de tiempo entre el arribo de la onda en el aire (onda directa) y su respectivo arribo de la reflexión en el medio glaciar, es el valor que se utiliza para el cálculo del espesor de hielo en el sitio de generación de la onda. La distancia de separación entre el emisor A y el receptor B es AB. La trayectoria recorrida por la onda EM en el hielo después de salir del emisor y llegar al receptor, pasando por el punto R del sustrato rocoso es:

$$AR + RB$$

El intervalo de tiempo Δt medido en el osciloscopio es la diferencia de tiempo entre la onda EM en el aire y su respectivo eco en el hielo y viene dado por la siguiente ecuación:

$$t = \frac{AR}{V_E} + \frac{AB}{V_L}$$

Donde

$$v_E = 168 \text{ m}/\mu\text{s. y } v_L = 300 \text{ m}/\mu\text{s}$$

Como parte final del cálculo de espesor es necesario determinar los parámetros de la elipse en cada medición. Siguiendo la ecuación que describe una elipse con ejes a y b se tiene:

$$AR + RB = 2a$$

$$\frac{AB^2}{2} + b^2 = a^2$$

Las coordenadas de los puntos A y B y el intervalo de tiempo Δt permiten obtener la ecuación de la elipse para cada uno de los puntos en donde se ubique el equipo y así determinar los parámetros "a" y "b" de cada elipse (Funk et al, 1993). De esta manera se determina el espesor del hielo para cada punto.

De acuerdo con Narod & Clarke (1994) y teniendo una longitud entre las antenas "d", el espesor del glaciar "D" puede ser hallado a partir de la siguiente expresión:

$$D = 1/2 \{ 168^2 (t + d/300)^2 - d^2 \}^{1/2}$$

Donde :

- D = Profundidad del hielo en metros.
- d = Separación de las antenas en metros.
- 168 m / μ s. Velocidad de la onda en el hielo
- 300 m / μ s. Velocidad de la onda en el aire
- t = Tiempo de viaje entre la onda de aire y el eco.

Para determinar la línea que define el sustrato rocoso se realizaron mediciones sucesivas de espesores de hielo y se calcularon las elipses para cada punto. La línea definitiva se determina con la envolvente de todas las elipses propias a cada medición (Funk et al, 1993). Por su tamaño manejable, el sistema de radar fue ubicado de manera fácil sobre la superficie del glaciar en donde se realizaron las mediciones de manera puntual con el siguiente procedimiento:

- Inicialmente se establece el sitio de arranque del trabajo y se define el rumbo de la línea sobre la cual se realizarán todas las mediciones. Seguidamente se ubica el generador de la señal y se extienden las antenas emisoras, luego se mide una distancia de 30 a 50 metros según la forma de la superficie glaciar, y en este sitio se ubican las antenas receptoras, el osciloscopio y el computador portable. En el momento de ser generada la onda ésta se captura en el osciloscopio y se

pasa al software de procesamiento. Realizada esta medida, se mueve el generador 30 metros adelante de las antenas receptoras y se repite el proceso de captura de la señal. Este procedimiento se repite a lo largo de la línea de trabajo.

2.3. Procesamiento de la información.

Para el cálculo del volumen del casquete glaciar después de haber realizado las mediciones de espesor, se siguió el siguiente procedimiento:

1. Digitalización de las curvas de nivel a partir del mapa.
2. Creación del Modelo Digital del Terreno (DTM-HIELO). En este modelo se incluye el casquete glaciar como parte del terreno (Figura 2).
3. Elaboración de secciones topográficas a lo largo de las líneas que se usaron para medición de espesores con el radar de impulso (Figura 3).
4. Elaboración de secciones topográficas e interpolación de los valores de espesor a partir de los espesores medidos con el radar (Figura 3).
5. Extracción de los valores de espesor en cada punto a lo largo de las secciones topográficas, al igual que los valores de coordenadas X,Y.
6. Sustracción al DTMHIELO los valores de espesor obtenidos en cada punto, para obtener así el valor de altura topográfica del substrato rocoso sin hielo.
7. Eliminación de las curvas de nivel del mapa topográfico que están por encima del límite del glaciar.
8. Adición de los puntos con valor de altura topográfica del substrato rocoso, al mapa topográfico que le fue eliminada la topografía arriba del glaciar.
9. Interpolación entre la topografía abajo del glaciar y los datos de altura topográfica calculados para cada punto del substrato rocoso. Esta interpolación genera el Modelo Digital del Terreno del substrato rocoso sin hielo (DTMROCA).
10. Sustracción del DTMROCA al DTMHIELO. Con este cálculo se obtiene una matriz tridimensional de paralelepípedos en donde la altura es el valor de espesor de hielo y el área el tamaño de pixel usado en el cálculo (Figura 4).
11. Cálculo del volumen de cada paralelepípedo y sumatoria de los volúmenes individuales para así obtener el volumen del casquete.

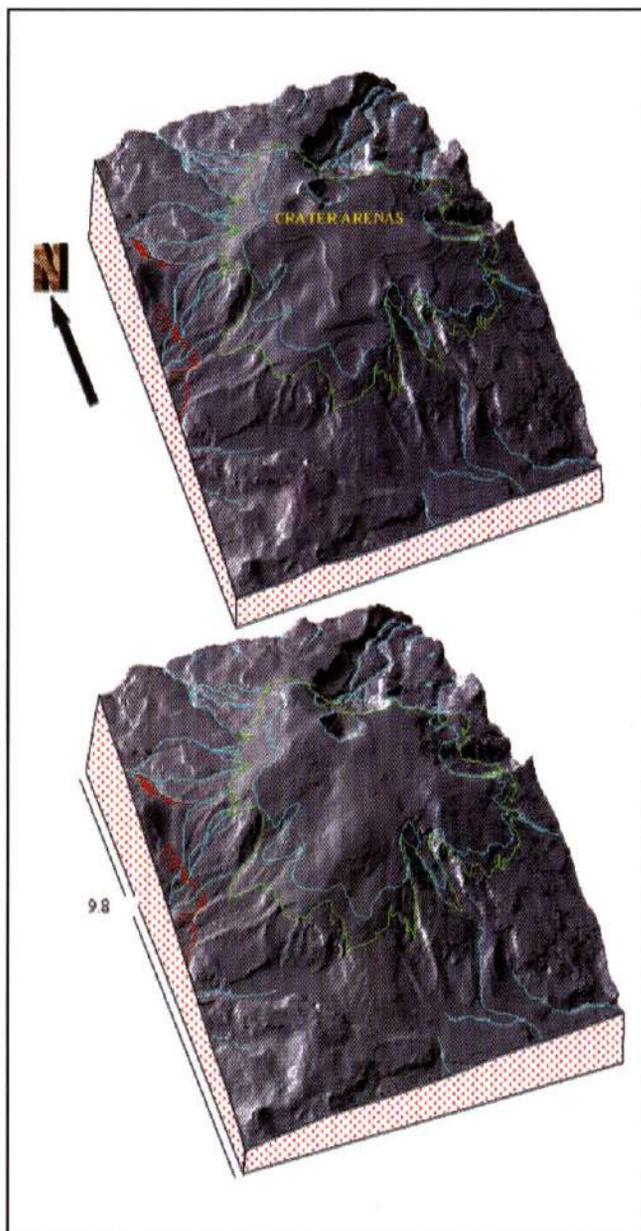


Figura 2. Modelos digitales donde se ilustra la superficie del Volcán Nevado del Ruiz sin hielo (arriba) y con hielo (abajo). La línea en color verde marca el límite del hielo en 1987 y la de color cian el límite actual. El drenaje está en color cian y la vía en rojo

3. Zonas de estudio

3.1.1. El Volcán Nevado del Ruiz

El Volcán Nevado del Ruiz es un estratovolcán localizado en la Cordillera Central de Colombia, con coordenadas geográficas 4° 54' de latitud Norte y 75° 39' de

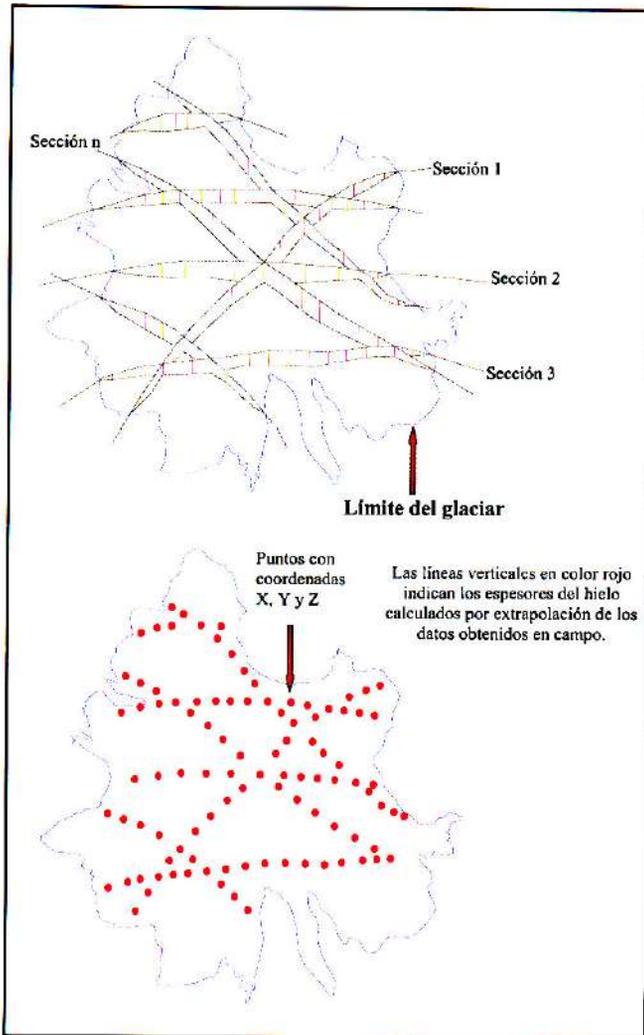


Figura 3. Forma como se determinaron los espesores del hielo en sitios donde no se tenía información de campo.

Longitud Oeste y su mayor altura corresponde al borde NW del Cráter Arenas con una altitud de 5320 msnm. En sus cumbres nevadas nacen los ríos que alimentan las cuencas hidrográficas más importantes de Colombia, el río Magdalena y el río Cauca. A la primera, aportan sus aguas los ríos Gualf, Azufrado, Recio y Lagunillas, mientras que a la segunda cuenca aporta el río Chinchiná el cual a su vez recibe las aguas de los ríos Molinos y Claro; todos ellos jugaron un papel protagónico durante el episodio que cegó la vida a más de 22.000 personas en 1.985 (Méndez & Valencia, 1991; Tomblin, 1985; Coral, 1986; Willians *et al.*, 1985; Bernhard, 1991).

En Julio de 1993, INGEOMINAS, la Universidad de Caldas y la Comunidad Económica Europea iniciaron el pro-

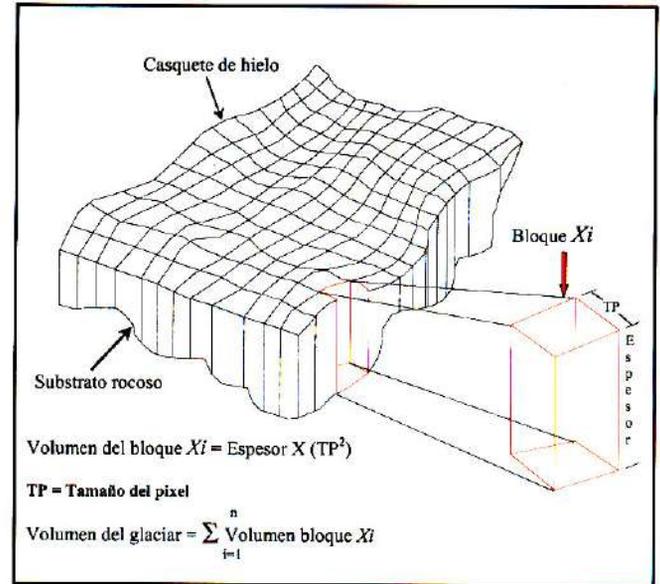


Figura 4. Esquema que ilustra cómo se calculó el volumen total del glaciar.

yecto "ICE AND MAGMA INTERACTION PROCESSES"-IMIP, cuyo objetivo principal fue investigar los procesos de interacción entre la actividad eruptiva y la capa de hielo presente en volcanes nevados activos, buscando prever la mayor y mejor información posible sobre dicho fenómeno para planes de mitigación de amenazas volcánicas e hidrológicas en ciertos escenarios.

3.1.2. Resultados de las mediciones realizadas en el Volcán Nevado del Ruiz

En la Figura 3 se puede apreciar la cartografía del volcán Nevado del Ruiz y las líneas trazadas en el trabajo con el radar. A continuación se describe una interpretación preliminar de cada una de las líneas realizadas.

3.1.2.1. Línea glaciar Nereidas - Cráter Arenas. El punto de inicio de esta línea se encuentra localizado sobre una meseta cercana al límite inferior de la masa glaciar, con coordenadas geográficas $4^{\circ} 53' 29''$ de latitud Norte y $75^{\circ} 20' 23''$ de longitud Oeste y una altitud de 5031.7 msnm. El azimut de la línea es de 80 grados. El perfil resultante de esta línea permite identificar el sustrato rocoso a una profundidad de 140m. En este perfil se puede apreciar el aumento del espesor de hielo hacia el cráter Arenas. Además es interesante notar la forma del estrato rocoso. Al parecer existe una gran depresión antes del cráter Arenas, de aproximadamente 700 metros de longitud, que podría estar indicando un antiguo cráter (Figura 5).

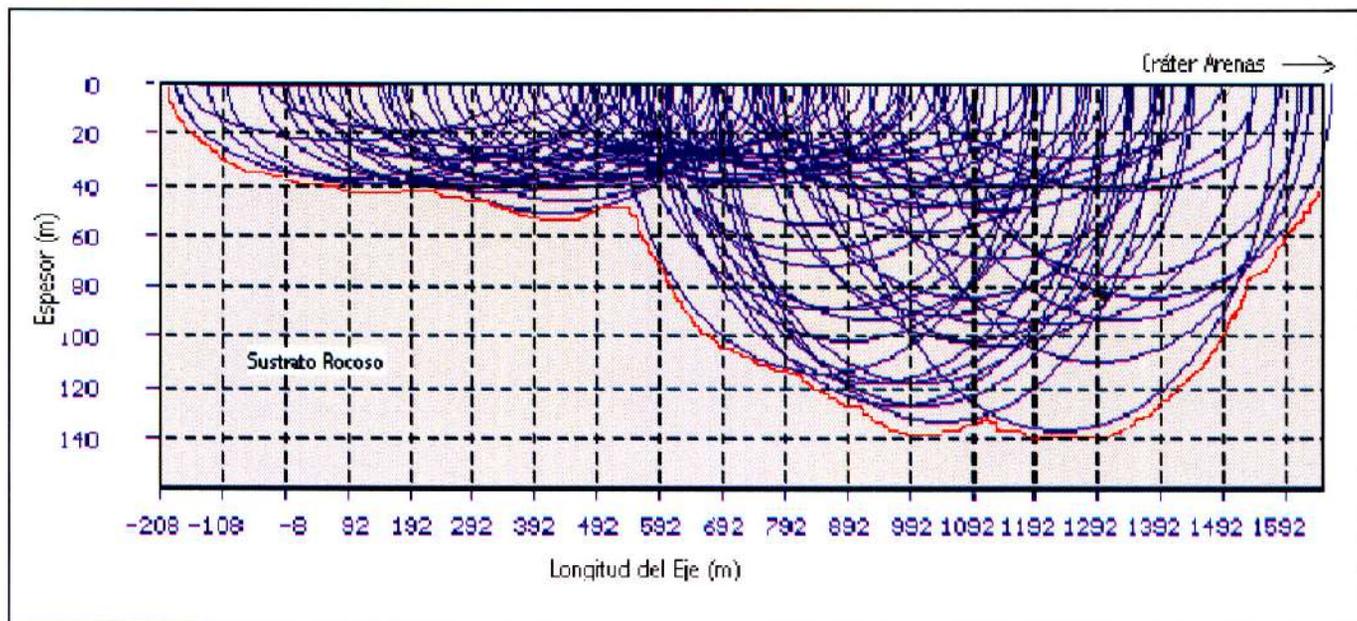


Figura 5. Determinación del espesor de hielo en la Línea Glaciar Nereidas - Cráter Arenas. En este perfil se aprecia como la superposición de elipses de muestreo define una estructura que sugiere la posible presencia de un antiguo cráter.

3.1.2.2. Línea glaciar La Lisa - Cráter Arenas. El punto de inicio de esta línea se localiza en el borde NW del cráter Arenas, con coordenadas geográficas $4^{\circ}53'49''$ de latitud Norte y $75^{\circ}19'37''$ de longitud Oeste y una altitud de 5325 msnm. El azimut de la línea es de 355 grados en dirección al glaciar de La Lisa y tiene una longitud de 865 metros.

3.1.2.3. Línea glaciar Alfombrales Sur. El glaciar Alfombrales está localizado en la zona SW-SE del complejo volcánico del Ruiz. El área de trabajo corresponde a una zona que limita con el glaciar Nereidas al W y con el glaciar Tridente al Este. La línea de trabajo se inició cerca al borde de la lengua glaciar en el punto de coordenadas geográficas $4^{\circ}51'59''$ de latitud Norte y $75^{\circ}19'44''$ de longitud Oeste y a una altitud de 4787 msnm. El azimut de la línea es de 30 grados, en dirección al cráter Arenas y su longitud es de 432 metros.

3.1.2.4. Línea cima (sector Este) - glaciar La Cabaña y La Plazuela. El punto de inicio de este eje corresponde a las coordenadas $4^{\circ}53'$ de latitud norte y $75^{\circ}19'$ de longitud Oeste y una altitud de 5216.9 msnm. La línea tiene, en un primer tramo, un azimut de 90 grados hasta una longitud de 640 metros. Posteriormente y con un azimut de 360 grados se extiende hasta una longitud de 1137 m sobre la parte alta del glaciar La Plazuela.

3.1.2.5. Línea punto cima (sector Sur) - glaciar Alfombrales. El punto de inicio de esta línea corresponde al mismo sitio que para la línea anterior. El azimut inicial es de 220 grados en dirección a la cima sur sobre las cabeceras del glaciar Alfómbrales. La longitud de este perfil es de 2090 metros, encontrándose un espesor máximo del glaciar de 165 metros.

3.1.2.6. Línea punto cima - Cráter Arenas. Este eje se inicia en el punto con coordenadas geográficas $4^{\circ}53'12.04''$ de Latitud Norte y $75^{\circ}19'23.27''$ de Longitud Oeste y una altitud de 5216.95 msnm. La longitud total de este eje es de 440 metros y un azimut de 360 grados. Este eje termina en el borde de la cara sur del cráter Arenas.

3.1.2.7. Línea cima (sector Norte) - glaciar La Plazuela. Esta línea tiene dos componentes: La primera dirección corresponde a un azimut de 270 grados y una distancia de 640 metros hasta llegar a una zona de grietas transversales que impidieron la continuación de esta línea, por tal motivo se decidió tomar un nuevo azimut cuyo valor fue de 360 grados. Esta línea se continuó hasta una distancia de 750 metros llegando a la zona de rimaya del glaciar Lagunillas.

3.1.2.8. Línea glaciar Molinos. Esta línea, como su nombre lo indica, se trazó sobre el glaciar de Molinos en su parte superior y en dirección al glaciar de La Lisa. El

punto de origen para este eje corresponde a las coordenadas planas 1032662 Norte y 861214 Este, y a una altitud de 5223.2 msnm. La longitud total de la línea fue de 560 metros y el espesor máximo hallado fue de 90 metros.

En la Figura 6 se pueden apreciar las diferentes líneas donde se realizaron medidas y los puntos donde se lleva-

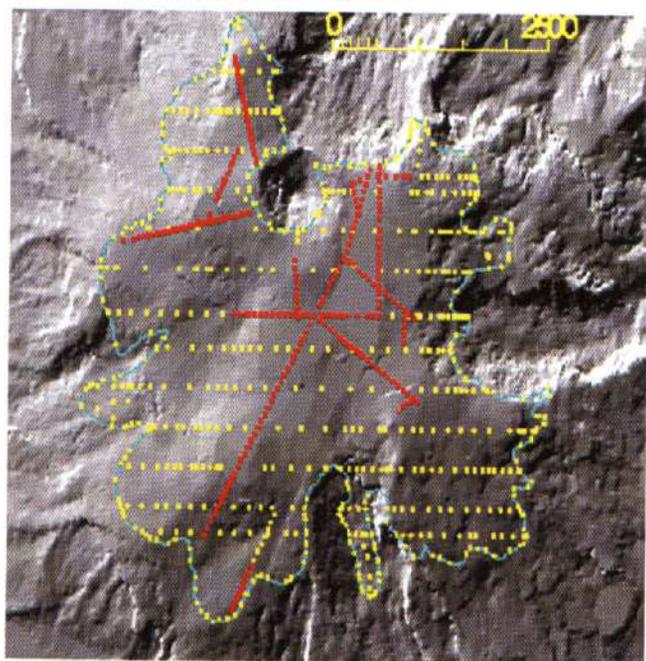
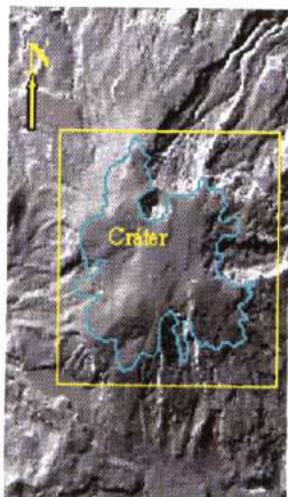


Figura 6. Imagen de sombras ilustrando la distribución de puntos donde se obtuvieron datos de altura topográfica. La imagen inferior es un acercamiento del recuadro amarillo en la imagen superior. Los puntos en color rojo corresponden a las mediciones hechas con el radar, mientras que los de color amarillo fueron obtenidos por extrapolación a partir de las secciones topográficas. La línea cerrada en color cian marca el límite del glaciar actual. La escala está en metros.

ron a cabo cálculos de interpolación. Para el caso del Volcán Nevado del Ruiz se tomaron muestras de hielo y nieve en campo para estimar valores tanto de la densidad del hielo como del peso total del casquete glaciar y su equivalencia en agua. Con estos datos se hicieron cálculos de peso total del casquete glaciar y del volumen de agua equivalente si todo el hielo se descongelara.

Los resultados finales para el casquete glaciar que cubre la cima del Volcán Nevado del Ruiz son:

Altura topográfica máxima = 5320 msnm.

Área del hielo actual = 11.58 km²

Máximo espesor de hielo hallado = 190m

Espesor de hielo promedio = 49m

Volumen del casquete = 0.57 km³ = 570'000,000 m³

Densidad promedio del hielo calculado sobre los primeros 3 m de profundidad = 0.68 g/cm³.

Peso del casquete = 387'600.000 toneladas

Volumen de agua equivalente = 376'372,426 m³.

De este modo, si toda el agua contenida en los glaciares del volcán Nevado del Ruiz pudiera almacenarse, se surtiría agua para una ciudad como Manizales actual durante 12 años, para Bogotá durante 272 días; se llenaría el 65% de la represa de Betania, el 123% la Represa de Prado, el 100% de la represa del lago Calima etc.

3.2.1. El Volcán Antizana

En el marco del Proyecto Chimborazo 2000 realizado por el IRD de Francia y el INHAMI de Ecuador, se realizó una campaña de campo para la medición de espesores de hielo en el Volcán Nevado del Antizana como punto de partida para la evaluación de sitios que permitieran extraer núcleos profundos. Dichos núcleos fueron posteriormente analizados en términos de relaciones isotópicas ⁰¹⁸/₀₁₆ para valorar posibles cambios climáticos en los últimos 10.000 años asociados con el fenómeno de El Niño. Las medidas fueron efectuadas en el glaciar 15α localizada en la vertiente occidental de dicho volcán.

El volcán Nevado del Antizana se localiza en la Cordillera Central, en la coordenadas geográficas 0° 28'30" de latitud Sur y 78° 8' 55" de longitud Oeste, con una altitud máxima de 5760 msnm. El acercamiento desde Quito se realiza por la población de Pintag. Para la llegada al glaciar se parte de campamento La Mica hasta llegar a la estación limnográfica, de allí, con una caminata de 20 mi-

nutos se puede alcanzar el extremo inferior del glaciar. El glaciar 15 α se extiende desde los 4800 msnm hasta la cumbre del volcán en los 5760 msnm. La exposición general del glaciar es NO y su borde superior limita con las laderas orientales del volcán, hasta donde llega la influencia amazónica.

En su lado occidental, el Antizana se encuentra a la sombra de esa influencia oriental ya que lo impide el cuerpo mismo del volcán (Semiond, *et al*, 1997). En la Figura 7 se puede apreciar el costado occidental del Volcán Nevado del Antizana.

El glaciar 15 α tiene una superficie total de 353.158 m² y una longitud de 2 km (Semiond, *et al*, 1997), mientras que la sección de glaciar que se levantó para el caso de las medidas de radar alcanzó un área de 91335.6 m², con un espesor promedio de hielo del orden de 39.3 metros y un volumen aproximado de 1.585.999.5 m³. En la Figura 8 se puede apreciar la cartografía de la lengua del glaciar estudiado.

Las medidas de campo realizadas para la obtención de cada una de las coordenadas de los puntos de radar consistieron en distancias tomadas con cinta y direcciones con una brújula marca Meridian y como punto de origen se tomó la estación climatológica Campbell, lastimosamente las medidas tomadas con un GPS de mano no dieron la suficiente precisión como para ser utilizadas en el presente estudio.

Las medidas de radar se efectuaron aproximadamente 30 metros debajo de la estación climatológica Nueva Cambell. A partir de este punto y con un azimut de 59 grados se localizaron 9 puntos para espesor de hielo; posteriormente se continuó con un azimut de 64 grados hasta



Figura 7. Costado Occidental del Volcán Nevado del Antizana. La casa mostrada en la fotografía ha servido como punto de referencia para las expediciones científicas desde las primeras iniciadas por Humboldt.

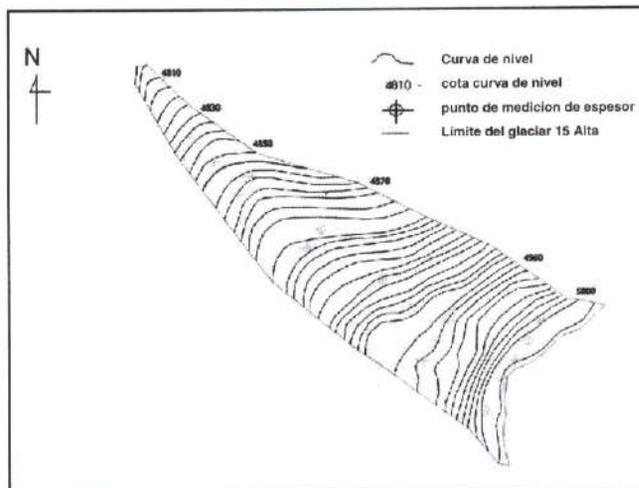


Figura 8. Cartografía Lengua Glaciar 15 α

completar un total de 15 puntos de medición de espesor, con los cuales se procedió al cálculo de los volúmenes de hielo. En la Figura 9 se puede observar la zona de estudio y el perfil de georadar realizado e igualmente se puede apreciar el límite del borde glaciar actual. La longitud del perfil fue de 461 metros. En la Tabla 1 de puede apreciar el resumen de los 15 puntos obtenidos.

3.2.2. Resultados de las mediciones realizadas en el Volcán Nevado Antizana

En la Figura 10 se puede apreciar los DTM de hielo+roca, roca y espesores de hielo para la lengua del glaciar 15 α . Una síntesis de estos resultados se detalla a continuación:

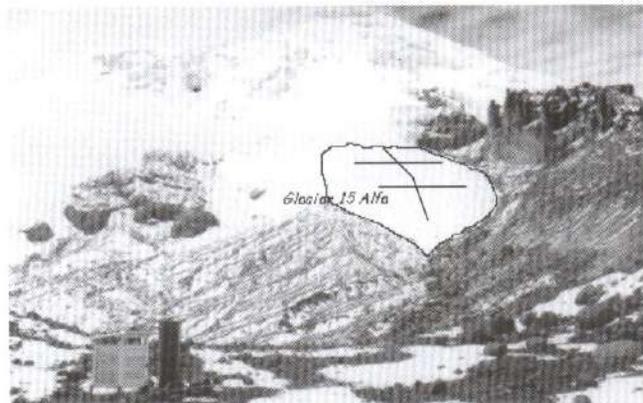


Figura 9. Vista general Glaciar 15 α

Altura mínima = 4803 msnm

Altura máxima = 5005 msnm

Área de la lengua glaciar estudiada = 91335.6 m²

Máximo espesor de hielo hallado = 48.9 m.

Espesor promedio = 39.3 m.

Volumen del casquete = 1'585.999.5 m³

Densidad aproximada = 0.7 g/cm³

Peso aproximado del casquete = 1'110.199.6 Toneladas

4. Precisión de las mediciones

Las principales fuentes de error a tener en cuenta en este tipo de trabajos son:

- Un error de lectura de la señal registrada. Este error es en general del orden de 0.01 a 0.05 μ s correspondiendo a 1-4 metros de espesor de hielo.
- Un error de interpretación del sustrato rocoso a partir de las elipses de espesor. Este tipo de error tiene que ver fundamentalmente con la escogencia de la mejor disposición de las antenas para así poder lograr que las ondas reflejadas provengan de un plano perfectamente vertical, lo que supone un conocimiento previo de lo que podría ser el sustrato rocoso. En este punto la superficie glaciar y su entorno es un buen marcador de lo que se supone puede ser el sustrato rocoso.
- La confiabilidad del equipo. Hasta tanto se disponga de al menos un dato de perforación de la totalidad de la masa de hielo que sirva de patrón comparativo, no hay otra alternativa que la confiabilidad dada por el fabricante.

Tabla 1. Resumen de puntos de medición de radar

Puntos	Coordenadas		Espesor	Altitud Msnm
	Norte	Este		
1	947914	817069	34.7	4865
2	947891	817050	37.4	4865
3	947846	817157	34.7	4890
4	947822	817139	36.5	4900
5	947782	817233	34.7	4925
6	947743	817327	34.5	4960
7	947730	817319	45.5	4960
8	947704	817303	33.8	4960
9	947679	817288	37.7	4962
10	947729	817435	48.1	5000
11	947703	817420	48.9	5002
12	947678	817404	48.1	5005
13	947652	817389	48.1	5005
14	947614	817365	46.5	5002
15	947933	817020	20.2	4065

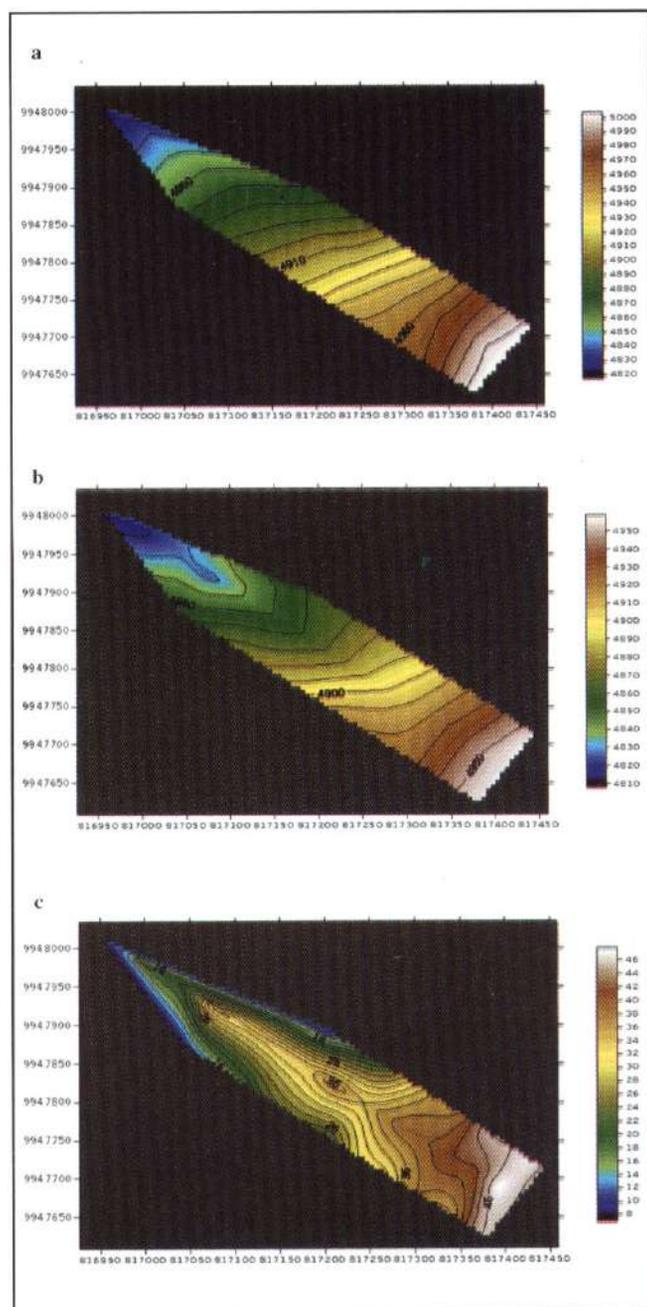


Figura 10. DTM para (a) hielo+roca, (b) roca y (c) espesores de hielo en el glaciar 15 α .

- Las otras fuentes de error están en el cálculo de espesores a partir de la interpolación de valores, ya que el sustrato rocoso se asumió ligeramente paralelo a la superficie glaciar, y la falta de más datos así sean obtenidos por interpolación, para evitar la generalización en el proceso que hace el programa de cómputo.

5. Discusiones y conclusiones

Ante la imposibilidad a corto plazo de realizar mediciones del espesor del hielo por métodos más directos como las perforaciones mecánicas, el método del radar de impulso utilizado es el más apropiado. Aunque algunos ejercicios respecto a la estimación de volúmenes de hielo han sido realizados por aproximación numérica, valores más confiables parecen derivarse por esta técnica geofísica. Justamente el volumen de hielo reportado por **Linder** (1993), de 1200 – 1500 millones de m³ dista bastante del valor hallado por el procedimiento descrito en este trabajo, que es de 570 millones de m³ para el Volcán Nevado del Ruiz.

Es probable que tanto el peso del glaciar como la cantidad de agua equivalente sean mayores a los correspondientes valores aquí reportados, ya que los cálculos se hicieron con valores de densidad obtenidos en los primeros tres metros de profundidad donde la compactación no es la misma que a profundidades de varias decenas de metros.

Es necesario realizar más mediciones de espesor para tener un estimativo más preciso del volumen de los casquetes analizados, ya que de esta manera se puede delimitar mejor las áreas de alimentación que conforman la totalidad de la cubierta de hielo.

La utilización del sistema de radar expuesto aquí para la medición de espesores de hielo en glaciares, es una técnica que, en general, arroja buenos resultados. Además de definir los espesores puntuales de un casquete glaciar, permite también definir la forma del sustrato rocoso.

En el caso del Volcán Nevado del Ruiz se ha podido evidenciar la presencia de una posible caldera o bien, un antiguo cráter mucho más grande que el actual. Aunque todavía se requieren muchas más mediciones, los resultados preliminares muestran que es muy factible que exista una estructura oculta hasta hoy en la parte superior del Volcán Nevado del Ruiz.

Agradecimientos

A todos aquellos insufribles amigos que participaron en las campañas de campo del INGEOMINAS, el IRD, el INHAMI y del proyecto IMIP.

Referencias

- Bernhard A.**, 1991. Signalverarbeitung Von Vulkanischem Tremor des Nevado del Ruiz (Kolumbien). Diplomarbeit an der Abteilung für Naturwissenschaften der ETH-Zurich.
- Coral, C.**, 1986. Aspectos relevantes de la actividad volcánica en el Nevado del Ruiz. Primer Simposio Internacional sobre Neotectónica y Riesgo Volcánico. U. Nal. Colombia.
- Funk, M., Bosch H. & Valla F.**, 1993. Measures des épaisseurs de glace par la méthode radar au glacier de Sarennes. Inédito. CEMAGREF, Francia.
- Franco, B., et al**, 1999. El Glaciar 15 del Antizana - Ecuador, Mediciones Glaciológicas 1997-1998 Informe IRD-INAMHI-EMAAP, Quito
- Icefield Instruments Inc.**, 1997. Using The Radar. Yukon.
- Méndez, R. & Valencia, H.**, 1991. La Erupción del Volcán Nevado del Ruiz el 01 – Septiembre de 1989. Datos geológicos y modelo eruptivo. Inf. Inédito. INGEOMINAS, Colombia.
- Narod, B. & Clarke, G.**, 1994. Miniature high-power impulse transmitter for radio-echo sounding. *J. Glaciology*, 40 (134), 190-194.
- Ramírez, J. & Guarnizo L.F.** 1996. Reporte Comisión de Campo. Informe Interno. INGEOMINAS.
- Ramírez, J.** 1998. Medición de Espesores de Hielo en el Volcán Nevado del Ruiz. Informe Interno. INGEOMINAS
- Semiond H., et al**, 1998. El Glaciar 15 del Antizana - Ecuador, Mediciones Glaciológicas 1994-1997 Informe ORSTOM-IFEA- INAMHI-EMAAP, Quito
- Tomblin, J.**, 1985. Report of a Mission from 25 September – 02 October 1985. International Report. Undo, Geneve.
- Valla, F. & Other**, 1993. Ice and magma interaction processes (I.M.I.P.). Commission of the European Communities- International Scientific Cooperation. Informe Interno. INGEOMINAS
- Williams, S. et al**. 1985. The November 13, 1985 Eruption of Nevado del Ruiz Volcano, Colombia. Gas Flux and Fluid Geochemistry. Int. Report, INGEOMINAS, Colombia.

SOBRE LOS POLINOMIOS ORTOGONALES, LAS FRACCIONES CONTINUAS Y LAS MEDIDAS ESPECTRALES

por

Jairo A. Charris¹ & Germán Preciado-López²

Resumen

Charris, J. & Preciado-López: Sobre polinomios ortogonales, las fracciones continuas y las medidas espectrales. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(100): 403-410, 2002. ISSN 0370-3908.

Se describen algunos resultados de la teoría de los polinomios ortogonales, los cuales están centrados en la relación de recurrencia y en la correspondiente fracción continua. El propósito es mostrar cómo estos resultados pueden usarse para determinar la medida espectral de los polinomios.

Palabras Clave. Fracciones continuas, funcionales de momentos, polinomios ortogonales, medidas espectrales, polinomios de Chebyshev, polinomios ortogonales cribados.

Abstract

Some results in the theory of orthogonal polynomial which are centered in the three term recurrence relation and its corresponding continued fraction are described. The purpose is to show how they can be used to determine the spectral measures of the polynomials.

Key Words and Phrases. Continued fractions, moment functionals, orthogonal polynomials, spectral measures, Chebyshev polynomials, sieved orthogonal polynomials.

Consideramos en este artículo, esencialmente expositivo, el problema de la determinación de las medidas espectrales de sistemas de polinomios ortogonales dados por una relación de recurrencia de tres términos. El trabajo contiene, sin embargo, algunos resultados de las investigaciones de los autores. Una sucesión de polinomios complejos $(P_n(x))_{n \geq 0}$ se denomina un *sistema*

mónico ortogonal (MOPS) si satisface una relación de recurrencia de la forma

$$xP_n(x) = P_{n+1}(x) + B_nP_n(x) + C_nP_{n-1}(x), n \geq 0, \quad (1)$$

sujeta a las condiciones iniciales

$$P_{-1}(x) = 0, \quad P_0(x) = 1, \quad (2)$$

¹Universidad Sergio Arboleda y Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá D.C.

²Universidad Nacional de Colombia y Universidad de los Andes, Bogotá, D.C.

AMS Subject Classification: Primary 33A65. Secondary 33A40.

donde B_n, C_n son números complejos con $C_{n+1} \neq 0, n \geq 0$. La relación (1) y las condiciones (2) determinan unívocamente el sistema $(P_n(x))_{n \geq 0}$.

En lo que sigue escribiremos simplemente $(P_n(x))$ en lugar de $(P_n(x))_{n \geq 0}$. Si $(P_n(x))$ es un MOPS dado por (1) y (2), se define la sucesión $(P_n^{(1)}(x))$ de los primeros asociados de $(P_n(x))$ como el MOPS que satisface la relación de recurrencia

$$x(P_n^{(1)}(x)) = P_{n+1}^{(1)}(x) + B_{n+1}P_n^{(1)}(x) + C_{n+1}P_{n-1}^{(1)}(x), n \geq 0, \quad (3)$$

y las condiciones iniciales

$$P_{-1}^{(1)}(x) = 0, P_0^{(1)}(x) = 1. \quad (4)$$

Los B_n y C_n son como en (1). Una función lineal compleja $\mathfrak{L} : \mathbb{C}[x] \rightarrow \mathbb{C}$ es un funcional de momentos para un MOPS $(P_n(x))$ si satisface

$$\mathfrak{L}(P_n(x)P_m(x)) = \lambda_n \delta_{mn}, m, n \geq 0, \lambda_n \neq 0, \lambda_0 = 1. \quad (5)$$

Se dice entonces que $(P_n(x))$ es un sistema ortogonal con respecto a \mathfrak{L} . Es fácil ver que como $(P_n(x))$ es una base algebraica de $\mathbb{C}[x]$, \mathfrak{L} está determinado de manera única por

$$\mathfrak{L}(P_0(x)) = 1, \mathfrak{L}(P_n(x)) = 0, n \geq 1. \quad (6)$$

Además,

$$\mathfrak{L}(P_n^2(x)) = \lambda_n = C_1 \dots C_n, n \geq 1. \quad (7)$$

Dado un MOPS $(P_n(x))$, podemos encontrar siempre un funcional de momentos para éste, definiendo

$$\mathfrak{L}(P_0(x)) = 1, \mathfrak{L}(P_n(x)) = 0, n \geq 1, \quad (8)$$

y haciendo extensión lineal, así que $\mathfrak{L}(\sum_{k=0}^m a_k P_k(x)) = a_0, m \geq 0$. Se dirá que un MOPS $(P_n(x))$ está acotado por M si $M \geq 3$ y si B_n, C_n en la relación de recurrencia (1) satisfacen

$$|B_n| \leq \frac{M}{3}, |C_{n+1}| \leq \frac{M}{3}, n \geq 0. \quad (9)$$

Si $(P_n(x))$ es un MOPS dado por (1), (2), se define su fracción continua $X(x)$ por

$$X(x) = \frac{1}{(x - B_0) - \frac{C_1}{(x - B_1) - \frac{C_2}{(x - B_2) - \dots}}}. \quad (10)$$

En tal caso

$$X_n(x) := \frac{1}{(x - B_0) - \frac{C_1}{(x - B_1) - \dots - \frac{C_{n-1}}{x - B_{n-1}}}}, n \geq 2, \quad (11)$$

se denomina el n -convergente de dicha fracción continua. Es usual convenir en que $X_1(x) = \frac{1}{x - B_0} = \frac{1}{P_1(x)}$.

Si $z \in \mathbb{C}$, $X_n(z)$ está definido para todo $n \geq 1$ suficientemente grande, y $\lim_{n \rightarrow \infty} X_n(z)$ existe en \mathbb{C} , se dice que la fracción continua $X(x)$ converge en z . Sea $X(z) = \lim_{n \rightarrow \infty} X_n(z)$. La función $X(z)$ está definida en todos los puntos donde (10) converge y se denomina aún la fracción continua de $(P_n(x))$.

Describiremos ahora un procedimiento para representar explícitamente el funcional de momentos de un MOPS. Los siguientes son resultados básicos para los propósitos del presente artículo.

Teorema 1. Si $X_n(x)$ es el n -convergente de la fracción continua de un MOPS $(P_n(x))$, entonces

$$X_n(x) = \frac{P_{n-1}^{(1)}(x)}{P_n(x)}, n \geq 1. \quad (12)$$

(Véase [4], Chap. III).

Teorema 2. Si $(P_n(x))$ es un MOPS acotado por M , las raíces de todos los $P_n(x)$ están contenidos en el conjunto $\{z/|z| \leq M\}$, y la fracción continua de $(P_n(x))$ converge en $\{z/|z| > M\}$ hacia $X(z)$ en este último dominio. De hecho, la convergencia es uniforme en $\{z/|z| \geq M'\}$ para todo $M' > M$, así que $X(z)$ es analítica en z para $|z| > M$, y se deduce además que $X(z) \sim 1/z$ cuando $z \rightarrow \infty$, es decir, que

$$\lim_{z \rightarrow \infty} zX(z) = 1. \quad (13)$$

Una demostración del teorema 2 puede encontrarse en [2], [3].

Teorema 3. Si \mathfrak{L} es el funcional de momentos para un MOPS $(P_n(x))$ acotado por M , y $X(x)$ es la fracción continua de $(P_n(x))$, entonces \mathfrak{L} admite la representación

$$\mathfrak{L}(P(x)) = \frac{1}{2\pi i} \int_C P(z)X(z)dz, P(x) \in \mathbb{C}[x], \quad (14)$$

donde C es cualquier contorno positivamente orientado de $\{z/|z| > M\}$ que contenga a θ en su interior.

La demostración del teorema 3 puede consultarse en [2], [3].

Teorema 4. Si $(P_n(x))$ es un MOPS positivo, lo cual significa que B_n, C_n en (1) son números reales y

$$C_{n+1} > 0, \quad n \geq 0, \tag{15}$$

entonces \mathfrak{L} admite también una representación de la forma

$$\mathfrak{L}(P(x)) = \int P(t)d\mu(t) \tag{16}$$

donde μ es una medida boreliana positiva sobre la recta real.

Este resultado se conoce como el *teorema de Favard*. Véase [4] para una demostración. Se dice que μ es una *medida de ortogonalidad* del MOPS $(P_n(x))$ y que $(P_n(x))$ es ortogonal para μ , o, con respecto a μ . En general, μ no es única. Cuando μ es única, se dice que el *problema de momentos para \mathfrak{L} está determinado* y μ se denomina la *medida espectral* del MOPS $(P_n(x))$. Esto último sucede cuando el MOPS $(P_n(x))$ es positivo y acotado por M , en cuyo caso $\text{Supp } \mu \subseteq [-M, M]$, las raíces de todos los polinomios $P_n(x)$ son reales, simples y están contenidas en $(-M, M)$, y $X(z)$ puede prolongarse analíticamente a $\mathbb{C} \setminus [-M, M]$. De hecho,

$$X(z) = \int \frac{d\mu(t)}{z-t}, \quad z \notin \text{Supp } \mu. \tag{17}$$

Recordamos que $\text{Supp } \mu$, el *soporte de μ* , es el menor subconjunto cerrado F de \mathbb{R} tal que $\mu(\mathbb{R} \setminus F) = 0$, o, lo que es lo mismo en nuestro caso, que $\mu(F) = \mu(\mathbb{R}) = 1$.

La relación (17) se conoce como el *teorema de Markov* (véase [3] para una demostración) e implica que (14) es aún válida si C es un contorno positivamente orientado de $\mathbb{C} \setminus [-M; M]$ con $z = 0$ en su interior.

La medida μ y el funcional \mathfrak{L} pueden también expresarse en términos de $X(x)$ mediante la llamada *fórmula de inversión de Stieltjes*. En efecto, bajo las anteriores hipótesis sobre $(P_n(x))$, se tiene que

$$\begin{aligned} \mathfrak{L}(P(x)) &= \int P(t)d\mu(t) \\ &= \lim_{\substack{\epsilon \rightarrow 0 \\ \epsilon > 0}} \frac{1}{\pi} \int_{-a}^a \text{Im} X(t - i\epsilon) P(t) dt \end{aligned} \tag{18}$$

para $\epsilon > 0$, $a > M$ (así que $\text{Supp } \mu \subseteq (-a, a)$). Para una demostración, véase [3].

La fórmula (18) es en general difícil de usar, pues no es fácil intercambiar límite e integral. Una serie de circunstancias frecuente en las aplicaciones que hace esto posible es, sin embargo, la siguiente:

Supóngase que $X(z)$ es la fracción continua de un MOPS $(P_n(x))$ positivo y acotado por M . Supóngase además que:

A. $\lim_{\substack{z \rightarrow x \\ \text{Im } z < 0}} X(z)$ existe para todo $x \in \mathbb{R}$, excepto tal vez para x en un subconjunto cerrado S de \mathbb{R} que tiene sólo un número finito de puntos de acumulación.

B. La función

$$\tilde{X}(z) = \begin{cases} X(z), & \text{Im } z < 0, \\ \lim_{\substack{\zeta \rightarrow z \\ \text{Im } \zeta < 0}} X(\zeta), & z \in \mathbb{R}, \quad z \notin S \end{cases} \tag{19}$$

es continua en $\{z/\text{Im}(z) \leq 0\}$, excepto tal vez en S .

C. El límite $\lim_{\substack{z \rightarrow x \\ \text{Im } z < 0}} (z-x)X(z)$ existe y es finito para todo $x \in \mathbb{R}$; en particular, para todo $x \in S$.

Nótese que S es a lo sumo enumerable. Sea

$$w(t) = \frac{1}{\pi} \text{Im } \tilde{X}(t), \quad t \in \mathbb{R} \setminus S. \tag{20}$$

Entonces w es continua sobre $\mathbb{R} \setminus S$ con $w(t) \geq 0$ para toda $t \in \mathbb{R} \setminus S$ y $w(t) = 0$ para toda $t \in \mathbb{R} \setminus [-M, M]$. Además

$$w(t) = \lim_{\substack{z \rightarrow t \\ \text{Im } z < 0}} \frac{1}{2\pi i} \{X(z) - \overline{X(z)}\}, \quad t \in \mathbb{R} \setminus S, \tag{21}$$

ya que $(P_n(x))$ es positivo, de lo cual $P_n(\bar{z}) = \overline{P_n(z)}$ para todo $z \in \mathbb{C}$.

El siguiente teorema, establecido en [3], permite obtener directamente la medida μ a partir de (18), en las circunstancias descritas arriba.

Teorema 5. Supóngase que (A), (B) y (C) valen para la fracción continua $X(z)$ de un MOPS $(P_n(x))$ positivo y acotado por M . Sean $\tilde{X}(z)$ y $w(t)$ como arriba y sea

$$\Lambda_\zeta = \lim_{\substack{z \rightarrow \zeta \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{(z-\zeta)\tilde{X}(z)\}. \tag{22}$$

Entonces $w \geq 0$ es integrable sobre \mathbb{R} y nula sobre $\mathbb{R} \setminus [-M, M]$, $\Lambda_\zeta \geq 0$ para todo $\zeta \in \mathbb{R}$, $\Lambda_\zeta = 0$ si $\zeta \in \mathbb{R} \setminus S$, y

$$\mathfrak{L}(P(x)) = \sum_{\zeta \in S} \Lambda_\zeta P(\zeta) + \int_{-\infty}^{\infty} P(t)w(t)dt, \quad P(x) \in \mathbb{C}[x]. \tag{23}$$

Además, si μ es la medida espectral de $(P_n(x))$, entonces $\Lambda_\zeta = \mu(\{\zeta\})$ para todo $\zeta \in S$.

Para la demostración, que hace uso de todos los resultados anteriores, véase [3]. El teorema 5 garantiza que la medida μ está dada por

$$d\mu(t) = \sum_{\xi \in S} \Lambda_\xi \delta(t - \xi) dt + w(t) dt \quad (24)$$

donde $\delta(t - \xi)$ es la medida de Dirac en ξ . Si $\Lambda_\xi \neq 0$, se dice que el punto ξ porta la masa Λ_ξ de μ , y, también, que es un valor propio de μ .

Nota 1. Aún para $\zeta \in S$ puede suceder que $\Lambda_\zeta = 0$. De hecho, el conjunto S se escoge, en lo posible, de tal manera que incluya todos los puntos en donde haya duda acerca de la existencia del límite en (19).

Los siguientes ejemplos ilustran la manera de aplicar el teorema 5.

Ejemplo 1. El sistema de los polinomios mónicos de Chebyshev de segunda clase, $(\tilde{U}_n(x))$, es el MOPS positivo cuya relación de recurrencia es

$$x\tilde{U}_n(x) = \tilde{U}_{n+1}(x) + \frac{1}{4}\tilde{U}_{n-1}(x), \quad n \geq 0, \quad (25)$$

sujeta a las condiciones iniciales

$$\tilde{U}_{-1}(x) = 0, \quad \tilde{U}_0(x) = 1. \quad (26)$$

En este caso $B_n = 0$ y $C_n = \frac{1}{4}$ para $n \geq 0$. Claramente $(\tilde{U}_n(x))$ está acotado por $M = 3$, pues

$$0 = |B_n| \leq \frac{3}{3} \quad y \quad |C_{n+1}| = \frac{1}{4} \leq 1 = \frac{3}{3}. \quad (27)$$

La fracción continua del sistema $(\tilde{U}_n(x))$ es

$$X(x) = \frac{1}{x - \frac{1}{4} \left[\frac{1}{x - \frac{1}{4}} \right]}. \quad (28)$$

Por lo tanto, se tiene que

$$X(z) = \frac{1}{z - \frac{1}{4}X(z)}, \quad |z| \geq 3, \quad (29)$$

o, lo que es equivalente, que

$$X^2(z) - 4zX(z) + 4 = 0, \quad |z| \geq 3. \quad (30)$$

Entonces

$$X(z) = 2(z \pm (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}), \\ (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = ze^{\frac{1}{2} \text{Log}(1 - \frac{1}{z^2})}, \quad z \notin [-1, 1], \quad (31)$$

donde Log es la rama del logaritmo en $\mathbb{C} \setminus \{0\}$ con parte imaginaria (argumento) en $(-\pi, \pi]$, la cual es analítica en $\mathbb{C} \setminus (-\infty, 0]$ (la rama principal).

Si fuera $X(z) = 2(z + (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}})$, se obtendría que $X(z) \rightarrow \infty$ cuando $z \rightarrow \infty$, y no se daría el comportamiento asintótico esperado de $X(z)$, es decir, $X(z) \sim 1/z$. Como, en cambio, $2z(z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}) \rightarrow 1$ cuando $z \rightarrow \infty$, se tendrá que $X(z) = 2(z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}})$, la cual, dado que $\text{Log}(1 - \frac{1}{z^2})$ es analítica para $z \notin [-1, 1]$, es una función analítica en todo el plano salvo en el intervalo $[-1, 1]$, y, por lo tanto, en $\mathbb{C} \setminus [-3, 3]$. Debe notarse que no es apropiado tomar $(z^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = e^{\frac{1}{2} \text{Log}(z^2 - 1)}$, $z \notin [-1, 1]$, pues esta función no resulta ser analítica en $\mathbb{C} \setminus [-3, 3]$, al presentar discontinuidades sobre el eje imaginario. Naturalmente, podría tomarse, para $z \notin [-1, 1]$, $(z^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = e^{\frac{1}{2} \text{Log}(z^2 - 1)}$ si $\text{Re}(z) \geq 0$ y $(z^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = -e^{\frac{1}{2} \text{Log}(z^2 - 1)}$ si $\text{Re}(z) < 0$, lo cual es, al fin y al cabo, equivalente a lo que hemos hecho.

Para construir la función $\tilde{X}(z)$ del teorema 5, calcularemos primero

$$\lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} 2(\zeta - (\zeta^2 - 1)^{\frac{1}{2}}) \\ = \lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} 2\{(x + iy) - (x + iy)e^{\frac{1}{2} \text{Log}(1 - \frac{1}{(x+iy)^2})}\}, \quad (32)$$

para $\zeta = x + iy$, cuando $a \in (-1, 0) \cup (0, 1)$. Nótese que el anterior límite es $2(a - (a^2 - 1)^{\frac{1}{2}})$ si $a \notin [-1, 1]$. Debe observarse, sin embargo, que si \sqrt{x} es la raíz cuadrada usual de un número real $x \geq 0$, entonces $(a^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = \sqrt{a^2 - 1}$ si $a > 1$, $(a^2 - 1)^{\frac{1}{2}} = -\sqrt{a^2 - 1}$ si $a < -1$.

Ahora, si $0 < a < 1$, entonces, teniendo en cuenta que $1 - \frac{x^2 - y^2}{|\zeta|^4} < 0$ para $|y|$ pequeño, que $y < 0$ y que $x > 0$ para ζ suficientemente próximo a a , se obtiene que

$$\lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} \text{Arg}(1 - \frac{1}{\zeta^2}) \\ = \lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} \text{Arg}(1 - \frac{x^2 - y^2}{|\zeta|^4} + \frac{2xy}{|\zeta|^4}i) = -\pi. \quad (33)$$

A su vez, para $-1 < a < 0$,

$$\lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} \text{Arg}(1 - \frac{1}{\zeta^2}) = \pi. \quad (34)$$

Aquí, $\text{Arg}(z) \in (-\pi, \pi]$, $z \neq 0$, es el argumento principal. Entonces, teniendo en cuenta que $a/|a| = 1$ si

$a > 0$, $a/|a| = -1$ si $a < 0$, se concluye que

$$\lim_{\substack{\zeta \rightarrow a \\ \text{Im } \zeta < 0}} 2(\zeta - (\zeta^2 - 1)^{\frac{1}{2}}) = 2(a + i\sqrt{1 - a^2}), \quad (35)$$

cuando $a \in (-1, 0) \cup (0, 1)$. Por lo tanto,

$$\tilde{X}(z) = \begin{cases} 2(z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}), & \text{Im } z < 0, \\ 2(z + i\sqrt{1 - z^2}), & z \in (-1, 0) \cup (0, 1), \\ 2(z - \sqrt{z^2 - 1}), & z \in \mathbb{R}, z > 1, \\ 2(z + \sqrt{z^2 - 1}), & z \in \mathbb{R}, z < -1. \end{cases} \quad (36)$$

Como en los puntos $-1, 0, 1$ puede haber dudas acerca del valor del límite que define $\tilde{X}(z)$, tomamos $S = \{-1, 0, 1\}$, tanto más cuanto que, evidentemente,

$$\begin{aligned} \text{(i)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow -1 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{(z - 1)\tilde{X}(z)\} = 0, \\ \text{(ii)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow -1 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{(z + 1)\tilde{X}(z)\} = 0, \\ \text{(iii)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow 0 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{z\tilde{X}(z)\} = 0. \end{aligned} \quad (37)$$

La medida espectral μ de $(\tilde{U}_n(x))$ no porta entonces masas en ninguno de los puntos de $S = \{-1, 0, 1\}$, de lo cual se deduce que es absolutamente continua. Como en este caso

$$w(t) = \frac{2}{\pi} \sqrt{1 - t^2} \chi(t), \quad t \in \mathbb{R}, \quad (38)$$

donde χ es la función característica de $(-1, 0) \cup (0, 1)$, se concluye que

$$d\mu(t) = \frac{2}{\pi} \sqrt{1 - t^2} \chi(t) dt, \quad t \in \mathbb{R}. \quad (39)$$

Que μ dada por (39) es la medida espectral del sistema $(\tilde{U}_n(x))$ es un hecho bien conocido que puede establecerse de muchas maneras, incluyendo argumentos trigonométricos completamente elementales. Para muchos propósitos es más conveniente considerar el sistema de Chebyshev de segunda clase dado por $U_n(x) = 2^n \tilde{U}_n(x)$, $n \geq 0$, el cual queda determinado por la relación de recurrencia

$$2xU_n(x) = U_{n+1}(x) + U_{n-1}(x), \quad n \geq 0, \quad (40)$$

y las condiciones iniciales

$$U_{-1}(x) = 0, \quad U_0(x) = 1. \quad (41)$$

Como es claro, el sistema $(U_n(x))$ no es mónico, pero es aún un sistema ortogonal de polinomios para μ dada por (39).

Ejemplo 2. El sistema de los polinomios mónicos de Chebyshev de primera clase, $(\tilde{T}_n(x))$, es el MOPS positivo cuya relación de recurrencia es

$$x\tilde{T}_n(x) = \tilde{T}_{n+1}(x) + C_n \tilde{T}_{n-1}(x), \quad n \geq 0, \quad (42)$$

sujeta a las condiciones iniciales

$$\tilde{T}_{-1}(x) = 0, \quad \tilde{T}_0(x) = 1. \quad (43)$$

En este caso $B_n = 0$, $n \geq 0$, C_0 es arbitrario, $C_1 = 1/2$, $C_n = 1/4$ si $n \geq 2$.

Claramente podemos tomar $M = 3$, pues $0 = |B_n| \leq 1$ y $C_{n+1} \leq 1$, $n \geq 0$.

La fracción continua es

$$X_1(z) = \frac{1}{z - \frac{\frac{1}{2}}{z - \frac{\frac{1}{4}}{z - \frac{1}{4}}}}, \quad z \notin [-3, 3]. \quad (44)$$

Por lo tanto, se tiene que

$$X_1(z) = \frac{1}{z - \frac{1}{2}X(z)} = \frac{1}{(z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}}, \quad z \notin [-3, 3], \quad (45)$$

siendo $X(z) = 2(z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}})$ la fracción continua de $(\tilde{U}_n(x))$. En este caso $(z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}$ es como en (31), así que

$$\tilde{X}(z) = \begin{cases} \frac{1}{\sqrt{z^2 - 1}}, & \text{Im } z < 0 \\ \frac{i}{\sqrt{1 - z^2}}, & z \in (-1, 0) \cup (0, 1), \\ \frac{1}{\sqrt{z^2 - 1}}, & z \in \mathbb{R}, z > 1 \\ -\frac{1}{\sqrt{z^2 - 1}}, & z \in \mathbb{R}, z < -1. \end{cases} \quad (46)$$

De nuevo podemos tomar $S = \{-1, 0, 1\}$ y, como también

$$\begin{aligned} \text{(i)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow -1 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{(z - 1)\tilde{X}_1(z)\} = 0, \\ \text{(ii)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow -1 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{(z + 1)\tilde{X}_1(z)\} = 0, \\ \text{(iii)} \quad & \lim_{\substack{z \rightarrow 0 \\ \text{Im } z < 0}} \text{Re}\{z\tilde{X}_1(z)\} = 0, \end{aligned} \quad (47)$$

la medida espectral μ de $(\tilde{T}_n(x))$ tampoco portará masas en los puntos de $S = \{-1, 0, 1\}$. Como en este caso

$$w(t) = \frac{1}{\pi\sqrt{1 - t^2}} \chi(t), \quad t \in \mathbb{R}, \quad (48)$$

se deduce que

$$d\mu(t) = \frac{1}{\pi\sqrt{1 - t^2}} \chi(t) dt, \quad t \in \mathbb{R}, \quad (49)$$

y es también absolutamente continua. Que μ dada por (49) es la medida espectral de $(\tilde{T}_n(x))$ es también bien conocido y puede demostrarse de muchas maneras. Constituye, sin embargo, un buen ejemplo de la aplicabilidad del teorema 5. Anotamos finalmente que, más

que el sistema $(\tilde{T}_n(x))$, se utiliza el $(T_n(x))$ dado por $T_0(x) = 1, T_1(x) = x, T_n(x) = 2^{n-1}\tilde{T}_n(x), n \geq 2$, o, lo que es lo mismo, por

$$2xT_n(x) = T_{n+1}(x) + T_{n-1}(x), \quad n \geq 1, \quad (50)$$

y las condiciones iniciales

$$T_0(x) = 1, \quad T_1(x) = x, \quad (51)$$

el cual es aún un sistema ortogonal para μ dada por (49).

Ejemplo 3. El siguiente ejemplo es algo más delicado que los dos anteriores (que tal vez constituyen los ejemplos más simples de polinomios ortogonales). Sin embargo, con el fin de mantener bajo control la fracción continua, está construido sobre ellos. Este sistema, $(p_n(x))$, está dado por la relación de recurrencia

$$\begin{aligned} xp_{2n}(x) &= p_{2n+1}(x) + \frac{n+2}{4(n+1)}p_{2n-1}(x) \\ xp_{2n+1}(x) &= p_{2n+2}(x) + \frac{n+1}{4(n+2)}p_{2n}(x), \quad n \geq 0, \end{aligned} \quad (52)$$

y las condiciones iniciales

$$p_{-1}(x) = 0, \quad p_0(x) = 1. \quad (53)$$

Evidentemente $(p_n(x))$ está acotado por $M = 3$, y se tiene que

$$\begin{aligned} x^2 p_{2n+1}(x) &= xp_{2n+2}(x) + \frac{n+1}{4(n+2)}xp_{2n}(x) \\ &= p_{2n+3}(x) + \left(\frac{n+3}{4(n+2)} + \frac{n+1}{4(n+2)}\right)p_{2n+1}(x) \\ &\quad + \frac{1}{16}p_{2n-1}(x), \quad n \geq 0, \end{aligned}$$

de lo cual

$$(x^2 - \frac{1}{2})p_{2n+1}(x) = p_{2n+3}(x) + \frac{1}{16}p_{2n-1}(x), \quad n \geq 0.$$

Haciendo entonces

$$p_{2n+1}(x) = \frac{1}{2^n}P_n(x), \quad n \geq 0, \quad (54)$$

se obtiene que

$$(2x^2 - 1)P_n(x) = P_{n+1}(x) + \frac{1}{4}P_{n-1}(x), \quad n \geq 1, \quad (55)$$

con $P_0(x) = x, P_1(x) = 2p_3(x) = 2x^3 - x$. Sea

$$w = w(x) = 2x^2 - 1. \quad (56)$$

De (55) se deduce entonces que

$$P_n(x) = x\tilde{U}_n(w), \quad n \geq 0, \quad (57)$$

(pues $P_0(x) = x, P_1(x) = xw$, de lo cual $x^{-1}P_n(x) = \tilde{U}_n(w), n \geq 0$). Por otra parte, el sistema $(p_n^{(1)}(x))$ de los primeros asociados de $(p_n(x))$ satisface

$$\begin{aligned} xp_{2n}^{(1)}(x) &= p_{2n+1}^{(1)}(x) + \frac{n+1}{4(n+2)}p_{2n-1}^{(1)}(x) \\ xp_{2n+1}^{(1)}(x) &= p_{2n+2}^{(1)}(x) + \frac{n+3}{4(n+2)}p_{2n}^{(1)}(x), \quad n \geq 0, \end{aligned} \quad (58)$$

y las condiciones iniciales

$$p_{-1}^{(1)}(x) = 0, \quad p_0^{(1)}(x) = 1. \quad (59)$$

Entonces

$$x^2 p_{2n}^{(1)}(x) = p_{2n+2}^{(1)}(x) + \left(\frac{n+3}{4(n+2)} + \frac{n+1}{4(n+2)}\right)p_{2n}^{(1)}(x) + \frac{n+1}{4(n+2)}\frac{n+2}{4(n+1)}p_{2n-2}^{(1)}(x), \quad n \geq 1,$$

de lo cual, haciendo

$$p_{2n}^{(1)}(x) = \frac{1}{2^n}Q_n(x), \quad n \geq 0, \quad (60)$$

se obtiene que

$$(2x^2 - 1)Q_n(x) = Q_{n+1}(x) + Q_{n-1}(x), \quad n \geq 1. \quad (61)$$

Además, $Q_0(x) = p_0^{(1)}(x) = 1, Q_1(x) = 2p_2^{(1)}(x) = 2x^2 - \frac{3}{4}$. Se obtiene entonces, haciendo $w = w(x)$ como en (56), que $Q_0(x) = 1, Q_1(x) = w + \frac{1}{4}$, de lo cual se deduce que

$$Q_n(x) = \tilde{U}_n(w) + \frac{1}{4}\tilde{U}_{n-1}(w). \quad (62)$$

Esto implica, de (54), (57), (60) y (62), que

$$\frac{p_{2n}^{(1)}(x)}{p_{2n+1}^{(1)}(x)} = \frac{1}{x} \left[1 + \frac{1}{4} \frac{\tilde{U}_{n-1}(w)}{\tilde{U}_n(w)} \right]. \quad (63)$$

Pero obviamente $\tilde{U}_n^{(1)}(w) = \tilde{U}_n(w)$ para todo $n \geq 0$, como se deduce de (25). Por lo tanto, si $X(z)$ denota la

fracción continua de $(p_n(x))$, se tendrá que

$$X(z) = \frac{1}{z} \left[1 + \frac{1}{2}(w - (w^2 - 1)^{1/2}) \right], \quad z \notin [-1, 1], \quad (64)$$

con $w = 2z^2 - 1$. Nótese que $w \in [-1, 1]$ si y sólo si $z \in [-1, 1]$, lo cual implica que

$$X(z) = \frac{1}{2z} + z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}, \quad z \notin [-1, 1], \quad (65)$$

y, como en el Ejemplo 1,

$$\begin{aligned} \tilde{X}(z) &= \lim_{\substack{\zeta \rightarrow z \\ \text{Im } \zeta < 0}} X(\zeta) \\ &= \begin{cases} \frac{1}{2z} + z - (z^2 - 1)^{\frac{1}{2}}, & \text{Im } z < 0 \\ \frac{1}{2z} + z + i\sqrt{1 - z^2}, & z \in (-1, 0) \cup (0, 1), \\ \frac{1}{2z} + z + \sqrt{z^2 - 1}, & z \in \mathbb{R}, z < -1, \\ \frac{1}{2z} + z - \sqrt{z^2 - 1}, & z \in \mathbb{R}, z > 1, \end{cases} \end{aligned} \quad (66)$$

asi que $S = \{-1, 0, 1\}$. Como obviamente

$$\lim_{\substack{z \rightarrow \pm 1 \\ \text{Im } z < 0}} (z \mp 1)\tilde{X}(z) = 0, \quad (67)$$

mientras que

$$\lim_{\substack{z \rightarrow 0 \\ \text{Im } z < 0}} z\tilde{X}(z) = \frac{1}{2} \quad (68)$$

y, por otra parte,

$$w(t) = \frac{1}{\pi} \sqrt{1 - t^2} \chi(t), \quad t \in \mathbb{R}, \quad (69)$$

donde χ es la función característica de $(-1, 0) \cup (0, 1)$, se deduce que el funcional de momentos \mathfrak{L} de $(p_n(x))$ es

$$\mathfrak{L}(P(x)) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} P(t) \sqrt{1 - t^2} dt + \frac{1}{2} P(0), \quad (70)$$

o sea, que la medida espectral está dada por

$$d\mu(t) = \frac{1}{\pi} \sqrt{1 - t^2} \chi(t) dt + \frac{1}{2} \delta(t) dt \quad (71)$$

donde $\delta(t)$ es la medida de Dirac en $\xi = 0$. Nótese que $\text{Supp } \mu = [-1, 1]$. Obsérvese entonces que $\xi = 0$ es un *punto de masa interior al soporte de la medida* μ (un valor propio de μ sumergido en el espectro continuo $[-1, 0) \cup (0, 1]$).

Observamos finalmente que el éxito de la aplicación del teorema 5 depende en gran medida del conocimiento de la fracción continua de los polinomios. Este es usualmente el caso de los *sistemas cribados*, para el cual el procedimiento fué inicialmente diseñado, y ha demostrado ser de gran utilidad en ésta y otras circunstancias. Para una discusión al respecto, véanse [1] y [3].

REFERENCIAS

- [1] **B. H. Aldana, J. A. Charris and O. Mora**, *On block recursions, Askey's sieved Jacobi polynomials and two related systems*. Colloquium Mathematicum, **78** (2001), 57-91.
- [2] **J. A. Charris and F. Soriano**, *On the distributional orthogonality of the general Pollaczek polynomials*. Internat. J. Math. and Math. Sci., **19** (1996), 417-426.
- [3] **J. A. Charris and O. Mora**, *On block recursions and the determination of spectral measures from continued fractions*. Internat. J. Appl. Math., **1** (1999), 635-688.
- [4] **T. S. Chihara**, *An Introduction to Orthogonal Polynomials*. Gordon and Breach, New York, 1978.

ABOUT A PROMPT STRATEGY FOR ESTIMATING MISSING DATA IN LONG TIME SERIES

por

Fabio H. Nieto¹ & Fernando Ruiz²

Resumen

Fabio H. Nieto & Fernando Ruiz: About a prompt strategy for estimating missing data in long time series. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(100): 411-418, 2002. ISSN 0370-3908.

Se propone una rápida estrategia práctica para estimar datos faltantes en series temporales que obedecen a modelos ARIMA de orden bajo y cuya longitud es mayor que la que soportan programas de cómputo estadístico. La metodología propuesta se basa en la idea de identificar el modelo para la serie a partir de sus subseries. Para obtener estas subseries, un número mínimo de datos después de una observación faltante se deduce para lograr una estabilización numérica de su predicción recurrente.

Palabras clave: Modelos ARIMA, observaciones faltantes, identificación de modelos.

Abstract

A quick practical strategy is proposed for estimating missing data in time series that obey low-order ARIMA models and whose length is greater than that supported by current statistical computer programs. The proposed methodology is based on the idea of identifying the series model from subseries of it. For obtaining the subseries, a minimal number of data after a missing observation is deducted for achieving numerical stabilization in its recursive prediction.

Key words: ARIMA models, Missing observations, Model identification.

¹Departamento de Estadística, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. e-mail: fnietomatemáticas.unal.edu.co

²IDEAM, Bogotá, Colombia.

1. Introduction

Sometimes, we are faced with the problem of estimating missing observations in *very long* time series. This is the case for example of the daily flow of a river in which we can have more than 10,000 observed data (more than 30 years) with *many* missing observations. Efficient statistical estimation of these missing data is important because, in doing so, we can get official complete data bases and then users in the agricultural, environmental, and natural resources fields can fit statistical models with several related variables without losing information in these variables.

At present, we do not have a commercial statistical computer program for solving numerically the problem quoted above using, for example, Gomez and Maravall's [6] efficient methodology. This is due basically to memory restrictions for handling simultaneously (1) model identification in the presence of missing data, (2) exact maximum-likelihood estimation of the model parameters taking into account the missing observations, and (3) interpolation of the missing data using additive-outlier-model based approaches. One of the most appealing programs for doing this task with time series data is TRAMO (Gomez and Maravall, [7]) but the program only permits a length of at most 2000 data. In terms of daily data this represents about 5.5 years and, for instance, this cannot be enough information in hydrological contexts. In what follows, the word *long* will be used in the sense that the time series length is greater than the maximum permitted by all the current programs for analyzing time series *with missing observations*.

Of course, this computing problem does not exist if one has at hand a powerful computer where whatever computer program that estimates missing data can run with long time series without memory restrictions. Thus, at least two ways for solving this problem are: (1) to find an appropriate machine and develop the actual programs for it, or (2) to develop a prompt reasonable solution based on the actual programs. At agencies or institutions that everyday have to deal with data analysis and need quick strategies, the second alternative is appealing.

Recently, Delicado and Justel [4] solved the aforementioned long-time-series problem using essentially (1) a "natural" interpolation approach for completing the series in order to identify and estimate an ARIMA model and (2) the dual autocorrelation function of this model

for interpolating the time series. Some eventual drawbacks could appear in Delicado and Justel's work. Since the "natural" interpolation consists in using *means* as preliminary estimated values for missing data, the identified model could be not appropriate if each subseries of the true one is nonstationary. As a consequence, one could obtain inefficient model parameter estimates using the "complete" series in place of the uncompleted one. For this last case, the appropriate procedure is that of Gomez and Maravall [6]. Since the dual autocorrelation function needs to be truncated when the model contains an MA factor, the interpolations obtained with this tool could be suboptimal as indicated by Nieto [8], especially if one has missing observations at the ends of the series. The appropriate way is using smoothing as indicated by Gomez and Maravall [6]. Obviously, with relatively few missing data, no missing observations at the ends, and a computer package that handles *long* time series, Delicado and Justel's approach is appealing.

In this paper, we propose a *practical* strategy for an adequate use of Gomez and Maravall's [6] methodology for estimating missing data in long time series which obey low-order nonseasonal ARIMA models, as is the case for hydrological/meteorological daily data. Essentially, the strategy consists in splitting the long series into *subseries* for (1) identifying the model, (2) estimating its unknown parameters, and (3) interpolating the missing observations. This is an idea that was also used by Politis *et al.* [11] in the solution of an econometric problem and by Tong and Lim [12] for identifying a threshold autoregressive model.

In Section 2 we present some basic theoretical and numerical results that are the basis for the practical methodology developed in Section 3. Section 4 includes simulated and empirical examples for illustrating the proposed practical approach. Finally, Section 5 concludes.

2. Some theoretical and numerical results

2.1 Theoretical background. Let us assume that the stochastic process $\{Z_t\}$ follows the ARIMA model

$$\phi(B)\delta(B)Z_t = \theta(B)a_t,$$

where $\phi(B)$, $\delta(B)$, and $\theta(B)$ are finite polynomials in the lag operator B , and $\{a_t\}$ is a zero-mean Gaussian white noise process with variance σ^2 . $\phi(B)$ contains the stationary roots, and $\delta(B) = 1 - \delta_1 B - \dots - \delta_d B^d$ contains the possible unit roots so that $\{W_t\} = \{\delta(B)Z_t\}$ is a stationary process.

Suppose now that $\{Z_t\}$ has been observed from $t = 1$ up to $t = T$ and that there are k missing data in the sample at time points $m(1), \dots, m(k)$ with $d < m(1) < \dots < m(k)$. Let us label the time points after $t = d$ where there are observed data as $t(1), \dots, t(r) = T$ with $r = T - d - k$. Let $P_j Z_{m(l)}$, $l = 1, \dots, k$, be the best linear predictor (BLP) of $Z_{m(l)}$, in the sense of minimum mean square error (MMSE), given the variables $Z_1, \dots, Z_d, Z_{t(1)}, \dots, Z_{t(j)}$, where $j = 1, \dots, r$ [see Catlin [3] or Brockwell and Davis [2] for a formal definition of BLP]. Gomez and Maravall [6] and Nieto [9] have obtained *exact* recursive formulas for computing $P_j Z_{m(l)}$ which are based only on the *finite* observed sample. We shall also use this finite-sample context here.

In the Appendix, we show that the sequence $\{P_j Z_{m(l)}\}$ is mean-square convergent where l is fixed and j varies in such a way that $t(j) > m(k) + d$. Consequently, $\{P_j Z_{m(l)} - P_{j-1} Z_{m(l)}\}$ converges to 0 in mean square as $j \rightarrow \infty$. This is an important result for setting numerical stopping criteria in practice. That is, for establishing a minimal number of data after $m(k) + d$ for which $\{P_j Z_{m(l)}\}$ stabilizes.

The rate of convergence towards zero of $\{P_j Z_{m(l)} - P_{j-1} Z_{m(l)}\}$ depends on the autocorrelation structure of $\{W_t\}$ (see Nieto, [9]) or, equivalently, on the ARMA parameters of $\{W_t\}$. Since it is very difficult to determine this dependence by analytical means, we concentrate only on nonseasonal invertible ARIMA(p, d, q) models with $p, q \leq 1$ and $d \leq 2$, to analyze this kind of problem and we shall proceed via simulation. For future reference, these ARIMAs will be called *low-order* models.

Remark. The difficulty of finding the dependence of the predicted missing value on the autocorrelation structure of $\{W_t\}$ is due to the finiteness characteristic of the time series. In the case of infinite samples, an ideal theoretical situation, it is known that this dependence is determined by the Dual Autocorrelation Function of the process $\{W_t\}$ [Peña and Maravall [10]].

The reasonableness of using low-order models comes from the facts that (1) it is very difficult to have the usual assumptions behind seasonal models (Brockwell and Davis [2]) fulfilled by daily data, especially hydrological data, (2) practice indicates that, for example, daily hydrological or meteorological series are well described by ARMA(p, q) models where p, q are not very large, (3) practice also shows that for interpretational purposes, d must be less or equal than 2, and (4) the simulation study carried out in the next subsection can be easily imitated for more general models, if necessary.

2.2 Simulation results. The interest now is in determining a *minimum* value of j for which the sequence $\{P_j Z_{m(l)}\}$ stabilizes quickly, independent of the autocorrelation structure of the process $\{W_t\}$. That is, given $\varepsilon > 0$ small enough, determine j_ε such that $|P_j Z_{m(l)} - P_{j-1} Z_{m(l)}| < \varepsilon$ for all $j > j_\varepsilon$. Without loss of generality, we consider only the case $k = 1$. This task will be done via simulation and, with that end, we design the experiment in the following way:

Following the survey-sampling idea of obtaining a maximum sample size for estimating a population proportion given a pre-established margin of error, we put $d = 2$ and $m(1) = 3$ (the extreme case). Taking into the account the dependence between the missing-value predictor and the autocorrelation structure of $\{W_t\}$, we consider the following ARMA parameter values: (i) if $p = 1$ and $q = 0$, we take $\phi = 0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 0.9$; (ii) if $p = 0$ and $q = 1$, we put $\theta = 0.2, 0.4, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.95, 0.99$; and (iii) for $p = q = 1$, we use pairs (ϕ, θ) with ϕ in the set of (i) and θ in the set of (ii).

Of course, a more refined partition of the parameters space could be considered, but, as was indicated by the simulation results, this is not necessary.

Since in computing $P_j Z_{m(1)}$ the white noise variance σ^2 is dropped out and in calculating its MSE it becomes a scale factor (Nieto, [9]), we set $\sigma^2 = 1.0$ in the simulation process. The basic results for the MA(1) and ARMA(1,1) models are presented in Tables 1, 2, and 3 where the entries are the minimal values j_ε for corresponding values of ε and ϕ or θ . In the AR(1) case, we found that if $\varepsilon = 10^{-6}$, $j_\varepsilon = 3$ for all ϕ in the set considered, and for $\varepsilon \in \{10^{-3}, 10^{-4}, 10^{-5}\}$, we obtained $j_\varepsilon = 2$ for all ϕ . All the numerical results were obtained using the Fixed Point Smoother algorithm developed by Gomez and Maravall [6], which is theoretically equivalent to Nieto's [9] procedure.

The interpretation of the results for the MA(1) and ARMA(1,1) models is the following. In Table 1, if we fix ε , j_ε increases when θ increases and large values are obtained for θ very close to 1. Similarly, if we fix θ and let ε decrease, j_ε increases, as expected, also with large values when θ is close to 1. Although we only include values of $\theta \geq 0.5$, the previous observation is valid for all θ in the set considered.

For the ARMA(1,1) model, Table 2, we found that relatively few data are needed for achieving numerical convergence in the sense that $9 \leq j_\varepsilon \leq 17$ for ε in the

set $\{10^{-3}, 10^{-4}, 10^{-5}, 10^{-6}\}$ and for (ϕ, θ) in the range considered.

The dependence of j_ε on ϕ is stronger than on θ and this parameter has influence on j_ε when this value is compared to the corresponding one for the AR(1) model. We note that, for space limitations, all the values of θ were not included; however, the pattern observed in the table is the same that we found for all θ considered in the simulation. Additionally, we can see that curiously there are "discontinuities" in j_ε at points (0.1, 0.4), (0.6, 0.8), and (0.9, 0.4) where its values are respectively 3, 1, and 1. In Table 3 we summarize the results presented in Table 2 where each entry is the maximum of j_ε over θ fixing ϕ and ε .

In general terms: (i) If the true low-order model for the process $\{W_t\}$ contains an AR factor, we need a number of data between 9 and 17, after point $m(k) + d$, to get a precision greater or equal than 10^{-6} . (ii) In a drastically contrary way, if the model is MA(1) with θ very close to 1, we need about 868 observations after $m(k) + d$ to get a precision of about 10^{-6} in the missing data predictions. For a reasonable $\theta \leq 0.9$ and tolerance $\geq 10^{-6}$, this figure decreases severely to about 104 data. Of course, true values of θ near to 1 can induce invertibility problems in practice or possible overdifferentiation of an observed series.

The practically important point deduced from these results is this: in the absence of any kind of knowledge

about the mathematical form of the model, except that it is low-order with $\theta \leq 0.9$, we should take the number of data j_ε between 39 and 104, after the point $m(k) + d$, for obtaining numerical convergence of the sequence of missing data predictions with a precision ε between 10^{-6} and 10^{-3} . For example, for a precision of about 10^{-4} , 60 data is a reasonable value.

3. The proposed practical methodology

Let n be the maximum number of data that a statistical package for estimating missing data in a time series supports. Let $\{z_1, \dots, z_T\}$, $T > n$, be the observed time series from the stochastic process $\{Z_t\}$ which obeys the low-order ARIMA model given in Section 2.

Now, we divide the given time series into the subseries

$$\{z_1, \dots, z_{T_1}\}, \{z_{T_1+1}, \dots, z_{T_2}\}, \dots, \{z_{T_{K-1}+1}, \dots, z_{T_K}\},$$

where $1 < T_1 < \dots < T_{K-1} < T_K = T$. The cut points T_1, \dots, T_{K-1} are chosen in such a way that (i) $T_j - T_{j-1} \leq n$ for all $j = 1, \dots, K$, with $T_0 = 1$, and (ii) the numerical result obtained in the last section is satisfied in the sense that if there exists $j_i \in \{1, 2, \dots, K\}$ for some $i \in \{1, 2, \dots, k\}$ such that $m(i) < T_{j_i}$, then $T_{j_i} \geq m(i) + d + j_\varepsilon$ for some pre-established j_ε . The purpose is to identify the ARIMA model from these K subseries, taking into account that, in practice, different subseries can lead to different identified models.

Table 1. Simulation results for the MA(1) model; the values of j_ε in the entries

ε	θ					Marginal maximum
	0.5	0.8	0.9	0.95	0.99	
10^{-3}	8	21	39	66	183	183
10^{-4}	11	31	60	111	409	409
10^{-5}	15	42	82	156	638	638
10^{-6}	18	52	104	201	868	868

Table 2. Results of the ARMA(1,1) model, with values of j_ε in the entries

ϕ	θ	ε			
		10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-6}
0.1	0.2	9	11	15	17
	0.4	3	11	15	17
	0.6	9	11	15	17
	0.9	9	11	14	17
	0.99	9	11	14	17
0.2	0.4	7	11	13	16
	0.6	8	11	13	16
	0.9	8	11	13	16
	0.99	8	11	13	16
0.4	0.2	7	9	11	14
	0.6	7	9	12	14
	0.8	7	9	12	14
	0.9	7	9	12	14
	0.99	7	9	12	14
0.6	0.2	7	9	11	13
	0.7	7	9	11	13
	0.8	1	9	11	13
	0.9	6	8	11	13
	0.99	6	8	11	13
0.8	0.2	7	9	11	12
	0.4	7	9	10	12
	0.6	6	8	10	12
	0.9	6	8	10	12
	0.99	6	8	10	12
0.9	0.2	7	9	11	13
	0.4	1	9	10	12
	0.6	6	8	10	12
	0.8	6	8	10	12
	0.99	6	8	10	11
Marginal maximum		9	11	15	17

Since each subseries contains *information*, in the Kullback-Leibler sense [see Brockwell and Davis [2] for the meaning of this concept], about the true underlying probability mechanism, it seems reasonable to hope that one can gain information about a global statistic by evaluating it on all the subseries (or "subsamples") and then combining optimally the marginal statistics to

obtain the global one. This is the philosophical principle under which Politis *et al.* developed their paper and the combining-forecasts practice is performed. A similar idea was also used by Tong and Lim [12] for identifying threshold autoregressive models. Nevertheless, the theoretical formality of our approach will be investigated in future work.

Table 3. ARMA(1,1)model summary; values of j_ε in the entries

ε	ϕ						Marginal maximum
	0.1	0.2	0.4	0.6	0.8	0.9	
10^{-3}	9	8	7	7	7	7	9
10^{-4}	11	11	9	9	9	9	11
10^{-5}	15	13	12	11	11	11	15
10^{-6}	17	16	14	13	13	13	17

The strategy is the following:

Stage I. Model Identification.

We firstly examine the assumption that $\{Z_t\}$ obeys a low-order ARIMA process proceeding as follows:

A. With an automatic identification procedure applied to each subseries we obtain its respective model and its Bayesian Information Criteria (BIC).

B. If low-order models are the most frequent ones, then we accept our assumption and continue with step C. Otherwise we stop the procedure because our method is not applicable.

C. Among the low-order models, select the most frequent one as the appropriate model for the whole process $\{Z_t\}$. If there are two or more models that have the same high frequency of occurrence, choose among them the model with the lowest number of missing data. If this number of minimal missing data is shared by several of these models, choose the model with the minimum BIC.

Stage II. Interpolation of the series.

D. Interpolate each of the K subseries with the model identified in STAGE I, reestimating firstly the model parameters in each case. Now, if there exists a subseries for which was impossible to choose a cut point with the condition indicated above, the last missing data in that subseries must be reestimated using step E below.

E. From the whole series $\{z_1, \dots, z_T\}$, obtain n -data subseries centered at the points T_j , for which the corresponding i s are such that $T_j < m(i) + d + j_\varepsilon$. Within these subseries make the interpolation as in D.

Remark. Step E is justified by the following. Prediction of a missing observation before some T_j , for which the numerical-convergence criterion is not satisfied, is suboptimal because its predictor is not using the minimal number of data deduced for such purpose. In using Step E, we are including additional data in the time period $[T_j + 1, T_{j+1}]$, although it can happen that they are not still enough for satisfying the minimal requirement for convergence. Nevertheless, this last estimate is more efficient than that obtained in Step D.

4. Some examples

Example 1. We simulate an ARIMA(1,1,1) model with parameters $\phi = 0.5$, $\theta = 0.8$, $\sigma^2 = 100$, and without constant. Program RATS (Doan, [5]) was used with seed 14600 and the initial condition z_1 was generated with a $N(0,1)$ distribution. To obtain z_2 we used Bell's [1, Theorem 1]. The length of the simulated series was $T = 14600$, that is, approximately 40 years in terms of daily data.

With $n = 600$ and $\varepsilon = 10^{-4}$ ($j_\varepsilon = 60$) we obtained 24 subseries from the simulated series and the results obtained from STAGE I, using TRAMO, were the following: (i) transformation of data was not identified, (ii) except in a subseries, we do not identified constant for the model, and (iii) the simulated model was identified with a frequency of 66.7%. All the identified models were low-order.

To illustrate the adequateness of the methodology in the missing data case, we take out some data in 13 subseries. The minimum number of missing data considered was 5 and the maximum 17. The identified model was again the simulated one although less frequent than in

the complete data case. Again, all the ARIMA identified models were low-order.

Example 2. Here we consider a real data application. The series consists of 7639 daily observations of the Magdalena river flow in Colombia made at El Contento station. This type of data is assembled by IDEAM, the Colombian official agency for hydrological and meteorological studies and can be obtained from the authors upon request. The series contains 1439 missing data (about 19% of the sample size) which are spread on all the series. Actually, it is known in the literature that hydrological/meteorological time series are well described by stationary nonlinear models (Tong, [13]). However, in this example we are going to transform the data to

get some degree of linearity in order to use the proposed methodology.

Using the automatic model identification procedure implemented in TRAMO, a log transformation and a differentiation were suggested by the data. Here, we must be cautious in interpreting these transformations. What they are meaning is that the relative changes of the series are approximately linear; hence, this is the objective series to be analyzed. Since the data are originally stationary, we obtain an overdifferentiation of the time series, which, in terms of parameter estimation, is not a serious problem when the process is ergodic. It is not the case that this differentiation indicates a unit root in the original data, which would not make sense in a hydrological flow time series.

Table 4. Identified models for the subseries in the real-life example .

Subseries No.	Size	Model	BIC	No. of miss.data
1	600	(1, 0)	9.13	0
2	600	(1, 2)	9.03	89
3	533	(1, 0)	9.30	59
4	600	(1, 0)	9.50	90
5	527	(1, 1)	9.15	90
6	578	(1, 1)	9.70	152
7	488	(1, 0)	10.20	242
8	600	(4, 0)	10.56	301
9	526	(4, 0)	9.82	91
10	600	(1, 1)	9.50	87
11	600	(0, 1)	-5.89	0
12	600	(0, 1)	9.72	121
13	583	(1, 0)	8.92	93
14	204	(1, 1)	9.02	24

Table 4 presents the basic results about the identified model for the whole transformed series. We can observe that 86% of the models are low-order and that, among them, the ARMA(1,0) model was the most frequent one (36% of the times). Because of subsampling variability, two no low-order models (14%) were identified. Based on these results, our decision is not to reject the assumption of a low-order ARMA model for the relative changes of the time series and to pick up the ARMA(1,0) as the appropriate model for it. With this model we interpolate the missing values in each subseries using the

additive-outlier approach, where possible, or the skipping approach (fixed point smother) both implemented in TRAMO.

5. Conclusions

We have developed a quick practical approach for estimating missing data in time series which (i) have a length greater than that supported by current statistical computer programs and (ii) are supposed to follow an ARIMA(p, d, q) model with $p, q \leq 1$ and $d \leq 2$; as is the case for example of daily hydrological data.

Using a simulation study, we have found that, independent of the correlation structure, a number of data between 39 and 104 after the last missing observation is adequate for achieving (numerical) convergence in the sequence of missing data predictors with a precision between 10^{-6} and 10^{-3} . This number of data increase if the desired precision increase or the moving average parameter is close to 1. The study can be imitated for solving the same problem in higher order models.

The proposed strategy identifies the model for the whole series from identified models for subseries of it, which is necessary for computing the missing data estimates. For splitting the series, we use the numerical-convergence result mentioned above and as the global model, the most frequent among the low-order identified models. In future research, this identification-model procedure will be formalized by means of a statistical test for the null hypothesis that a given series obeys a *low-order* ARIMA model.

Acknowledgments

This is a substantially improved version of a consulting job about the topic, that the first author carried out for IDEAM under contract 037/98. The authors gratefully thanks Emperatriz Español at IDEAM and Fernando Martinez and Javier Forero (students of the undergraduate Statistics program at Universidad Nacional de Colombia) for the benefit of discussions on the topic. Additionally, they also acknowledge Professor Jairo Charris for a useful suggestion about the mathematical result in the Appendix.

Appendix

Proposition. *The sequence of predictors $\{P_j Z_{m(t)}\}$ converges in mean-square to the BLP of $Z_{m(t)}$ based on $Z_1, \dots, Z_d, Z_{t(1)}, Z_{t(2)}, \dots, Z_{m(k)+1}, \dots$.*

Proof. Let

$$S = \bar{sp}\{Z_1, \dots, Z_d, Z_{t(1)}, Z_{t(2)}, \dots, Z_{m(k)+1}, \dots\},$$

where \bar{sp} denotes the closed span of a set of random variables. See Catlin [3] or Brockwell and Davis [2] for this definition. Let $PZ_{m(t)}$ be the orthogonal projection of $Z_{m(t)}$ onto S . Following those authors, $PZ_{m(t)}$ is the BLP of $Z_{m(t)}$ based on $\{Z_1, \dots, Z_d, Z_{t(1)}, Z_{t(2)}, \dots, Z_{m(k)+1}, \dots\}$, which always exist and is unique. To show that $\{P_j Z_{m(t)}\}$ converges in mean square to $PZ_{m(t)}$ as $j \rightarrow \infty$ we proceed as follows:

Let $\{Y_1, \dots, Y_d, Y_{t(1)}, Y_{t(2)}, \dots, Y_{m(k)+1}, \dots\}$ be a orthogonalization of the set

$$\{Z_1, \dots, Z_d, Z_{t(1)}, Z_{t(2)}, \dots, Z_{m(k)+1}, \dots\},$$

then

$$PZ_{m(t)} = \sum_{i \in I} E(Y_i Z_{m(t)}) Y_i$$

and

$$P_j Z_{m(t)} = \sum_{i \in I_j} E(Y_i Z_{m(t)}) Y_i,$$

where $I = \{1, \dots, d, t(1), t(2), \dots, m(k) + 1, \dots\}$ and

$$I_j = \{1, \dots, d, t(1), t(2), \dots, m(k) + 1, \dots, t(j)\}.$$

Hence

$$E\{(PZ_{m(t)} - P_j Z_{m(t)})^2\} = \sum_{i \in I'_j} [E(Y_i Z_{m(t)})]^2 \quad (A1)$$

where I'_j is the complement set of I_j . Now, since $\sum_{i \in I} [E(Y_i Z_{m(t)})]^2 < \infty$, then the right member in (A1) converges to 0 as $j \rightarrow \infty$. This ends the proof.

References

- [1] Bell, W. R., *Signal extraction for nonstationary time series*. The Annals of Statistics, **12**(1984), 646-664.
- [2] Brockwell, P. J. & Davis, R. A., *Time Series: Theory and Methods*. Springer Verlag, New York, 1991.
- [3] Catlin, D. E., *Estimation, Control, and the Discrete Kalman Filter*. Springer Verlag, New York, 1989.
- [4] Delicado, P. & Justel, A., *Forecasting with missing data: Application to coastal wave heights*. Journal of Forecasting, **18** (1999), 285-289.
- [5] Doan, T. *Regression Analysis of Time Series (RATS)*, Estima, Evanston, IL, 1992.
- [6] Gomez, V. & Maravall, A., *Estimation, prediction, and interpolation for nonstationary series with the Kalman filter*. Journal of the American Statistical Association, **89** (1994), 611-624.
- [7] Gomez, V. & Maravall, A., *PROGRAMS TRAMO AND SEATS: Instructions for the user*, Banco de España-Servicio de Estudios, Documento de Trabajo No. 9628, Madrid, 1996.
- [8] Nieto, F. H., *Una nota sobre la estimacion de datos faltantes en una serie temporal, usando la funcion de autocorrelacion dual*. Estadística **46** (1994), 85-103.
- [9] Nieto, F. H., *A note on interpolation of ARIMA processes*. Communications in Statistics, Theory and Methods **26**, No. 10, (1997).
- [10] Peña, D. & Maravall, A., *Interpolation, outliers, and inverse autocorrelations*. Communications in Statistics: Theory and Methods **20** (1991), 3175-3186.
- [11] Politis, D.Ñ., Romano, J. P., & Wolf, M., *Subsampling for heteroskedastic time series*. Journal of Econometrics **81** (1997), 281-317.
- [12] Tong, H. & Lim, K. S., *Threshold autoregression, limit cycles, and cyclical data*. Journal of the Royal Statistical Society, Series B, **42** (1980), 245-292.
- [13] Tong, H., *Nonlinear Time Series*, Oxford University Press, Oxford, 1990.

LA AVIFAUNA DE LA VERTIENTE ORIENTAL DE LOS ANDES DE COLOMBIA. TRES EVALUACIONES EN ELEVACIÓN SUBTROPICAL

por

Clara Isabel Bohórquez¹

Resumen

Bohórquez C. I.: La avifauna de la vertiente oriental de los Andes de Colombia. Tres evaluaciones en elevación subtropical. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(100): 419-442. ISSN 0370-3908.

Se presentan los resultados de tres inventarios ornitológicos realizados entre 950 y 2200 m de elevación en la vertiente oriental de la cordillera Oriental de Colombia. La avifauna fue registrada principalmente por medio de observaciones y captura con redes. Realicé un análisis según las características ecológicas de las aves, con relación al uso de los diferentes hábitats para identificar los grupos de especies más sensibles a las perturbaciones. En total fueron registradas 321 especies, con una mayor riqueza en Los Picachos, siendo Thraupinae el grupo más abundante. Los valores de riqueza representaron en promedio 60% del total estimado, siendo evidente la necesidad de las grabaciones de cantos para inventarios de aves. Los Picachos es el área con mayor proporción de especies sensibles a las perturbaciones y amenazadas de extinción, con una alta presión de colonización a pesar de existir allí un Parque Nacional. La información aquí presentada es una de las primeras sobre la avifauna de esta región en Colombia.

Palabras clave: Aves, Colombia, inventarios, Vertiente oriental de los Andes, zona subtropical.

Abstract

I present here the results of three ornithological inventories made between 950 and 2200 m of elevation in the Andean east slope of Colombia. The avifauna was recorded mainly by observations and mist-net captures. I made an analysis based upon ecological characteristics of birds in relation with the use of different habitat types, to identify the most sensitive species groups to disturbances. I recorded a total of 321 species, with the main richness in Los Picachos, and the Thraupinae the most abundant group. The richness values represented in average 60% of the total estimated, been evident the necessity of song recordings for bird surveys. Los Picachos is the area with more proportion of both sensitive species to disturbances and endangered species, with a high colonization pressure despite the presence of a National Park there. The information present here is one of the first about avifauna in this Colombian slope.

Key words: Andean East slope, birds, Colombia, rapid assessments, subtropical zone.

Los bosques de montaña han sido uno de los ecosistemas más degradados en Colombia a causa de la alta tasa de deforestación en las cordilleras, existiendo en la actualidad menos del 27% de su cobertura original (Etter 1993), situación especialmente debida a que la mayor parte de la población humana del país está concentrada en esta región (Kattan 1997). La vertiente oriental de la cordillera oriental en Colombia, presenta en la actualidad una de las mejores coberturas boscosas en los Andes, en especial hacia su parte norte y el extremo sur del país, condición que en nuestros días es excepcional, ya que la mayor parte de las laderas andinas ha sufrido un fuerte proceso de transformación de los ecosistemas naturales. En la vertiente oriental de los andes, la deforestación ha afectado principalmente los bosques de tierras bajas por debajo de los 1000 m de elevación. Hacia la parte central de esta vertiente la presión humana ha sido alta, debido a la ruta de comercio por este sitio entre Bogotá y los Llanos Orientales. Sin embargo, aún es posible encontrar algunas zonas donde existe continuidad de vegetación natural desde los páramos hasta las planicies de la Amazonía en la parte sur del país. Estos bosques han permanecido casi inexplorados biológicamente y sólo algunos estudios ornitológicos se conocen de principios del siglo XX en esta región (Chapman 1917, Meyer de Schauensee 1948-1952, Nicéforo & Olivares 1964-1976, Olivares 1963, 1971), con muy pocos estudios recientes (Stiles 1992, Salaman *et al.* 1999). La falta de información en esta región se debe principalmente a la dificultad de acceso a la zona, la falta de infraestructura y la situación de orden público. A pesar del escaso conocimiento que se tiene, esta vertiente posee una alta riqueza biológica, en especial a elevaciones intermedias o zona subtropical, donde ocurren bosques húmedos y de niebla, con una avifauna notablemente rica, tal como ocurre en otros lugares de los Andes (Terborgh 1977). Por esta razón y por el grado de conservación de sus bosques, la alta amenaza por deforestación y por el desconocimiento actual sobre su biodiversidad, el Instituto Alexander von Humboldt promovió la realización de inventarios de biodiversidad en esta región, encaminados a formular recomendaciones para su manejo y conservación (IAVH 1997).

Debido a los problemas de inseguridad en esta región del país, los estudios de campo se hacen cada día más difíciles, haciendo que cualquier información obtenida de esta zona resalte aún más en importancia. En este artículo presento los resultados de las evaluaciones ornitológicas realizadas en tres sectores (Cuenca del río Cusiana, Serranía Los Picachos y Río Rumiayaco) que cubren áreas entre 950 y 2200 m de elevación, en la vertiente oriental de la cordillera oriental. Esta franja altitudinal subtropical

es la zona en las cordilleras que alberga la mayor diversidad y la menos estudiada. Incluyo también un análisis basado en características ecológicas de la avifauna, con relación al uso de los diferentes hábitats por parte de las aves, para identificar los grupos de especies más sensibles a las perturbaciones. También presento observaciones sobre reproducción, muda, extensiones de distribución y aspectos de conservación de la avifauna. Los datos presentados aquí son la primera información biológica acerca de la avifauna de estos sectores, exceptuando para la parte alta de la cuenca del Río Cusiana en el cerro Comijoque, de donde existe un listado muy pequeño de algunas aves capturadas allí en 1967 (Olivares 1971). Espero que la información aquí presentada contribuya en la formulación de futuros planes de conservación en esta área que contiene bosques muy amenazados por las presiones antrópicas.

Métodos y materiales

Área de estudio. Las evaluaciones fueron realizadas en la franja altitudinal andina entre los 950 y 2200 m de elevación, que es la zona en las cordilleras que alberga la mayor biodiversidad y la menos estudiada. Esta zona del piedemonte se caracteriza por presentar altas precipitaciones, que oscilan entre los 3000 y 5000 mm anuales, alta humedad relativa y nubosidad. No existen datos climatológicos para los sectores estudiados, pero los datos de las estaciones del IDEAM en sectores relativamente cercanos permiten tener una idea del patrón de lluvias (Figura 1). El patrón anual es monomodal con un pico hacia mediados del año, siendo probablemente mucho mayor hacia las partes más altas de la cordillera. Los suelos son superficiales, de baja a muy baja fertilidad, con pendientes fuertes. Estas características limitan el aprovechamiento agropecuario de las tierras, siendo aptas para la conservación de los recur-

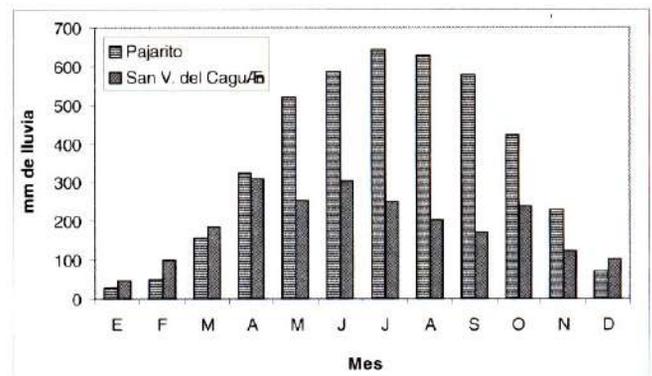


Figura 1. Promedios mensuales de precipitación (1975-1997) para Pajarito (840 m) y San Vicente del Caguán (300 m). Fuente: IDEAM.

tos naturales allí presentes. En los sectores visitados el paisaje se caracteriza por tener bosques en buen estado hacia las partes altas, y fragmentos de bosque en matrices de potreros y cultivos en las partes bajas alrededor de los 1000 m de elevación, exceptuando el sector de Río Rumiyaco donde la cobertura de bosque es mayor y la intervención antrópica ha sido mucho menor. Los tres sectores de muestreo fueron (Figura 2):

A. Cuenca del río Cusiana. Municipio Pajarito, Departamento Casanare. El trabajo fue realizado en dos sitios entre el 3 y 18 de junio de 1997:

A.1. Cerro Comijoque (5°26'05"N, 72°41'30"W). Área amplia de bosque maduro y poco intervenido que comprende alturas entre los 2000 y 2400, estos bosques hacen parte de un área extensa de aproximadamente 12000 ha con bosques continuos. El dosel alcanza alturas de 20-25m, con frecuentes claros. El bosque presenta una muy alta humedad y permanece con neblina principalmente en las tardes. El trabajo estuvo concentrado entre los 2000 y 2100 m, en áreas semi-abiertas, bordes de bosque y bosques maduros. Un día se realizaron observaciones en el Salto Candelas entre los 1700 y 1800 m, donde predominaban potreros arbolados y bosques secundarios. 7 días de observación.

A.2. Finca Guayabal (5°23'39"N, 72°42'17"W). En este sector, el paisaje es un conjunto de fragmentos de bosque localizados principalmente en las laderas con mayor pendiente y en las rondas de las quebradas, rodeados por potreros utilizados para ganadería y algunos cultivos; este sitio está localizado a 15 Km. al E del Cerro Comijoque sobre los cerros cercanos a la población de Pajarito entre 1100 y 1300 m. El bosque en uno de los fragmentos estudiados de aproximadamente 100 ha, presenta un dosel de 20 m de alto, sobre suelos rocosos y arenosos, moderadamente entresacado, constituyendo una isla pequeña de bosque posiblemente representativo de varias manchas boscosas protectoras de pequeñas cuencas hidrográficas sobre los cerros de esta región. 6 días de observación.

B. Serranía Los Picachos. Municipio San Vicente del Caguán, Departamento Caquetá. Este sector estaba totalmente inexplorado biológicamente hasta este estudio, entre el 15 de noviembre y 5 de diciembre de 1997. El Parque Natural Nacional Cordillera Los Picachos actualmente cubre las partes altas de las montañas por encima de los 1500 m, con fuerte presión de colonización que ha ido avanzando hacia sectores cada vez más altos a través del río Pato. El relieve es escarpado con pendientes fuertes y cimas hasta los 3500 metros coronadas por páramos. El trabajo se desarrolló en la cuenca del río Pato, en dos sitios:

B.1. Finca Andalucía (02°43'49" N, 74°51'19"W). Dentro del Parque Natural, se trabajó intensivamente en el Cerro La Mica ubicado a 1 Km. al NE de la finca, con elevaciones desde los 1600 hasta 2150 m. Alrededor de la finca ubicada a 1600 m se encuentran bosques de regeneración natural a partir de potreros abandonados hace aproximadamente 15 años y algunos potreros y cultivos cerca al río; hacia las partes altas se encuentran bosques maduros en buen estado. En la parte baja del Cerro el bosque es exuberante con buena presencia de epifitas, lianas y bejucos; los árboles alcanzan alturas de 35 m en el dosel, sotobosque poco a moderadamente denso y suelos con abundante materia orgánica. A partir de los 1700 m, la pendiente se hace mayor al 30%, el bosque disminuye en altura y los árboles de troncos gruesos van desapareciendo para dar paso a árboles y arbustos de poco porte, y el chusque (*Chusquea* sp.) alcanza una gran densidad formando marañas casi impenetrables en el sotobosque. Hacia los 1900 m la vegetación alcanza alturas entre 10 y 15 m, y en la cima del cerro, la vegetación es completamente arbustiva sobre suelos poco profundos con un colchón de plantas sobre el suelo que cubren las raíces de los árboles. 11 días de observación.

B.2. Vereda La Esperanza (74° 53' 22" N, 02° 44' 42" W), a 4 Km. del poblado de Guayabal, entre 1300 y 1400 m de elevación. El paisaje en este sitio esta dominado por potreros con pocos cultivos y con pequeños parches de bosque, donde el mas grande de aproximadamente 100 ha, se extiende en forma perpendicular al río Pato desde su borde occidental, a 2 Km. al N de la escuela La Esperanza. La vegetación de este parche presenta diferentes grados de intervención, donde los árboles alcanzaban 30 m de altura y sotobosque poco denso, sobre un terreno relativamente plano. 4 días de observación.

C. Río Rumiyaco. Municipio Ipiales, Departamento Nariño. El trabajo se realizó entre el 15 y 29 de septiembre de 1998. El sitio de muestreo se localizó en la margen izquierda aguas arriba del río Rumiyaco entre 700 y 1600 m, en el extremo occidental del departamento de Nariño, en las faltas orientales del Macizo Colombiano. El hábitat predominante en el área es bosque maduro, con algunos bosques secundarios y moderadamente entresacados por los indígenas de la comunidad Kofán. A los 700 m, ocurre la mayor presencia de matorrales, algunos cultivos y bosques secundarios; a partir de los 900 m hacia arriba, el bosque es maduro y no intervenido, siguiendo un filo de montaña que termina en una colina a 1600 m. El bosque desde los 700 a los 900 m, es fisonómicamente de tipo amazónico (H. Mendoza com. pers.), en terreno plano, sotobosque poco denso, dosel de unos 30-35 m de altura y árboles de tron-

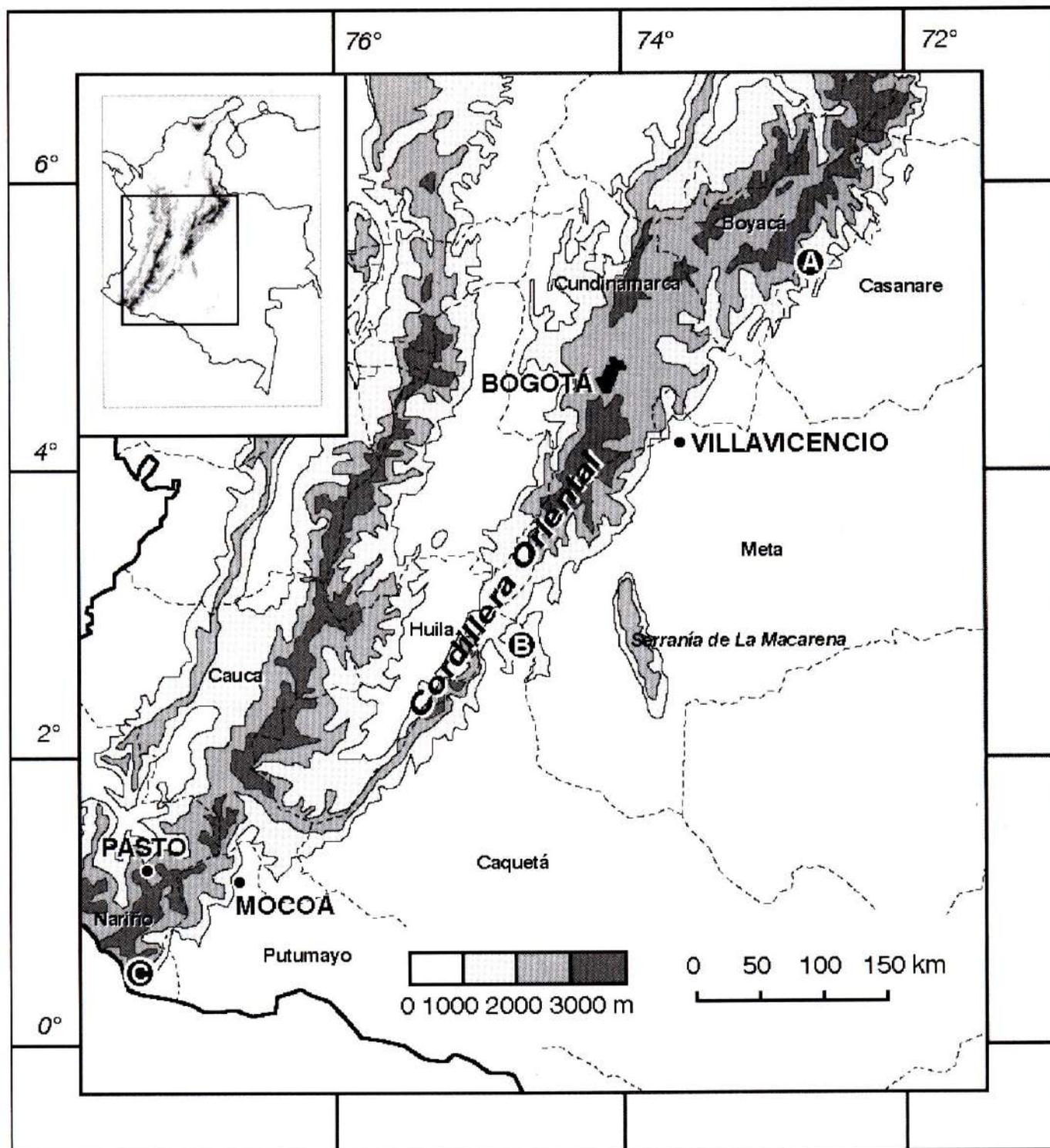


Figura 2. Mapa mostrando los tres sectores de muestreo en la vertiente oriental de la cordillera Oriental de Colombia.
A: Cusiana, B: Serranía Los Picachos, C: Río Rumiyocho.

cos gruesos. Entre los 900 y 1300 m, el terreno es bastante plano, con inclusión de especies vegetales andinas, dosel de aproximadamente 30 m y sotobosque denso a moderadamente denso. Después, la pendiente incrementa encontrándose sitios donde se alcanzan los 90°; el dosel del bosque disminuye en altura y la complejidad de la vegetación decrece gradualmente, ya a partir de los 1450m el dosel alcanza 15 m y el bosque es achaparrado, con bastante influencia de vientos húmedos, notorio en la abundante presencia de epífitas y musgos sobre los troncos de los árboles. 8 días de observación (2 días entre los 700 y 950 m).

Metodología. Realicé conteos de las aves a lo largo de senderos durante las mañanas desde el amanecer (ca. 5:30-11:00), y durante las tardes (15:00-18:00), en los que registraba todas las aves avistadas o escuchadas sin considerar un ancho fijo de observación. Se enfatizaron estos conteos en las áreas de bosque, pero intenté visitar todos los hábitats presentes en cada sector. Realicé trabajo con redes de niebla durante algunas mañanas (entre 5:30 a 11:00 o 12:00) en los diferentes sectores, las aves capturadas fueron medidas y examinadas para determinar señales de reproducción y muda y después liberadas. Algunas de las aves fueron colectadas para documentar registros de distribución, estos especímenes colectados se encuentran depositados en el Instituto Alexander von Humboldt. Fueron realizadas grabaciones no sistemáticas de los cantos en Los Picachos, para confirmar la identificación de algunas vocalizaciones. Esta combinación de métodos permite un inventario más completo al estar pocos días en cada sector (ver Remsen 1994, Poulsen & Krabbe 1998, Stiles & Bohórquez 2000). En este trabajo, cada sector es considerado como una unidad, siendo Cusiana y Picachos los sectores con mayor área pero enmarcados dentro de cuencas hidrográficas donde las especies posiblemente realizan movimientos altitudinales, como es el caso para muchas especies de loros y de ictéridos. Para estimar la efectividad en los muestreos realicé curvas de acumulación de especies, utilizando como medida del esfuerzo de

muestreo grupos de 20 registros del total de obtenido en los conteos y las redes (cada uno de estos grupos es una unidad de muestreo), que posteriormente fueron aleatorizados 100 veces para homogeneizar las muestras y eliminar la variación producto del orden de acumulación de las mismas. Las gráficas obtenidas muestran el valor promedio de las muestras, y ya así uniformizado el proceso de muestreo la extrapolación de las curvas se convierte en una posibilidad lógica para estimar la riqueza total de los sitios (Colwell & Coddington 1994). Estimaciones de la riqueza total en cada sector fueron realizadas utilizando el programa EstimateS (Colwell 1997). Cuatro estimadores de riqueza fueron seleccionados: Chao 1, Chao 2 y Jackknife 1, al ser estos los estimadores mas precisos con muestras pequeñas (Colwell & Coddington 1994).

Con el fin de identificar especies o grupos más sensibles a las perturbaciones antrópicas dentro de los sectores evaluados, cuantifiqué el uso relativo de los diferentes hábitats por parte de las aves, para elaborar una clasificación ecológica, de acuerdo a la metodología propuesta por Stiles & Bohórquez (2000), que permite conocer el estado de los diferentes grupos de especies dentro de la comunidad, según la vegetación circundante. Esta clasificación guarda un buen acuerdo con las indicaciones de los hábitats de las especies descritas por Hilty & Brown (1986) y Stotz *et al.* (1996), pudiendo ser fácilmente modificada para cualquier área en el Neotrópico. La cobertura de los diferentes hábitats en cada sitio fue estimada tomando en cuenta el grado de intervención de las áreas muestreadas (Tabla 1). Los hábitats muestreados fueron clasificados así: bosque maduro (BM), bosque secundario (BS), borde de bosque (BB), rastrojo bajo (RB), potreros abiertos (PS), potreros arbolados (PA), espacio aéreo (AE) y ríos y quebradas (RQ), enumerados según la frecuencia de encuentro de cada especie en el Anexo 1. La abundancia de las especies fue estimada a partir de la información de los conteos y las capturas en las redes de niebla, basada en la frecuencia de detección (cf. Stiles & Bohórquez 2000), así: A = abundante, con más de 10 registros diarios; C

Tabla 1. Porcentajes aproximados de cobertura de la vegetación (estimaciones realizadas en campo) en tres zonas de la vertiente oriental de los Andes.

ZONA	Vegetación natural			Vegetación introducida		
	Bosque 1° o poco alterado	Bosque 2° o alterado	Rastrojos	Cosechas	Potreros arbolados	Potreros abiertos
Cusiana	50	10	5	5	10	20
Picachos	45	15	10	10	5	15
Rumiyaco	79	10	3	3	5	0

= común, registrada diariamente menos de 10 veces; PC = poco común, registrada una o pocas veces no todos los días; E = escasa, registrada irregularmente en número bajos; y O = ocasional, un registro en todo el muestreo. Combiné la información de frecuencia de detección y hábitats en que se registraron las especies en este estudio, para clasificar a la avifauna según su asociación con los diferentes hábitats. Las diferentes especies de aves fueron asignadas a una de las siguientes categorías:

I. Aves de bosque: Ia. Aves restringidas al bosque primario o poco alterado, que rara vez salen a bordes o claros; Ib. Aves de bosque que frecuentan bordes y claros, pueden ser encontradas en bosques secundarios altos pero son detectadas con más frecuencia en bosque primario. II. Aves encontradas principalmente en vegetación secundaria, a veces en bosques primarios y rastrojos. III. Aves de áreas abiertas, potreros y rastrojos, nunca dentro del bosque. IV. Aves acuáticas: IVa. Especies asociadas a cuerpos de agua con sombra, dentro de los bosques; IVb. Especies asociadas a cuerpos de agua sin sombra. V. Aves aéreas, no asociadas a ningún tipo de hábitat en particular, por ejemplo sobrevolando varios hábitats (ver **Stiles y Bohórquez 2000** para mas detalles). Para los análisis con las categorías ecológicas utilicé la información de río Rumiyaco por encima de los 950 m de elevación, para hacer este sector comparable en términos de elevación y vegetación con los otros dos sectores de muestreo.

Las diferencias entre las localidades de muestreo fueron analizadas con el uso del Índice de Complementariedad que mide el grado en que se complementan los complejos de especies entre los sitios (**Colwell & Coddington 1996**). La nomenclatura de las especies y familias de aves sigue a **Stotz et al. (1996)** excepto para los géneros *Diglossa*, *Diglossopsis* (**Bock 1985**) y *Scytalopus* (**Krabbe & Schulenberg 1997**).

Resultados

Características generales. En total fueron registradas 321 especies, 166 en Cusiana, 185 en Los Picachos y 120 en río Rumiyaco (Anexo). Del total de especies registradas, 276 fueron detectadas visual o auditivamente, con 10 especies detectadas exclusivamente por sus cantos; 107 especies fueron capturadas en total, de las cuales 45 fueron detectadas únicamente por las capturas en las redes. La intensidad de muestreo en días de observación fue mayor en Los Picachos y en Cusiana que en río Rumiyaco, aunque con un mayor esfuerzo de capturas en redes en este último sitio (Tabla 2). Seguramente el menor número de aves registradas en Rumiyaco se debe al menor número de días de observación y al área de muestreo menor. El total de capturas fue de 374 individuos en 1136.5 horas-red, con un mayor éxito de capturas en Los Picachos, donde la topografía permitió instalar las redes en sitios mas propicios para la captura de aves (filos de montaña). De acuerdo a las curvas de acumulación de especies (Figura 3) y las estimaciones de riqueza, los inventarios obtenidos no están aún completos y solo alcanzaron en promedio un 60% del total de la riqueza total estimada para cada sector (Tabla 3). Sin embargo, las distribuciones de abundancia de las especies en cada sector mostraron tendencia a una distribución log-normal o de "palo-quebrado" (**Ludwig & Reynolds 1988**), con pocas especies en categorías Abundante y Ocasionales, como se esperaría en muestreos intensivos cuantitativos, lo que puede significar que la combinación de métodos empleada es apropiada para este tipo de muestreos. La mayor parte de las especies estuvieron en la categoría poco común en Cusiana y en la categoría escasas en Picachos y Río Rumiyaco (Figura 4). No obstante, no se obtuvieron diferencias entre las distribuciones de abundancias en todos los sitios (Kolmogorov-Smirnov de dos muestras, $P > 0.10$), lo que evidencia que los tres sectores fueron muestrados con un grado similar de efectividad y que pueden ser comparados entre sí.

Tabla 2. Características de los muestreos en las tres zonas de estudio.

Características de los muestreos	Cusiana	Picachos	Rumiyaco	Total
No. días de observación (sumando días parciales y completos)	13	15	8	36
No. de horas-red	306	346.5	484	1136.5
No. individuos capturados	77	133	164	374
No. especies capturadas	37	46	59	142
Total especies registradas	166	185	120	321

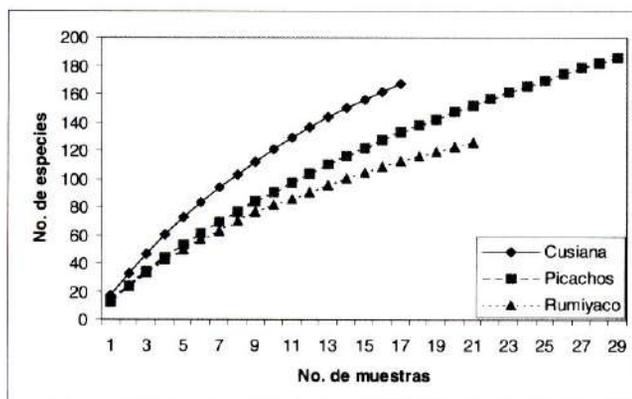


Figura 3. Curva de acumulación de especies de aves registradas en las tres zonas de estudio, a partir de muestras cada 20 registros (ver el texto). Cada punto representa el promedio de 100 aleatorizaciones de las muestras.

Caracterización ecológica de la avifauna. La avifauna que predomina en los tres sectores estudiados es evidentemente la avifauna de bosque (categoría I a+b), que es el hábitat con mayor cobertura (Tabla 1), con un predominio de aves de interior de bosque primario en Los Picachos y en Río Rumiyaco. En general, las especies de las diferentes categorías variaron de acuerdo con la cobertura de los diferentes hábitats presentes en los tres sectores de este estudio (Tabla 4); las diferencias significativas entre sectores ($X^2 = 49.82$, $P < 0.001$, g.l. = 10, combinando las categorías IV a+b) fueron debidas principalmente a la alta proporción de aves de interior de bosque en Río Rumiyaco (66%) y a la ausencia en este sector de aves de áreas abiertas y poca presencia de aves de bosques secundarios. Así mismo, en Cusiana fue notable una alta

Tabla 3. Riqueza de especies estimada. Cada valor representa el promedio de 100 aleatorizaciones para el número de muestras correspondiente.

Estimador de riqueza	Cusiana	Picachos	Rumiyaco
Especies observadas	166	185	120
Chao 1	299.6	302.4	192.7
Chao 2	302.2	323.9	230.3
Jackknife 1	284	289.3	192.7
Número de muestras	17	29	21

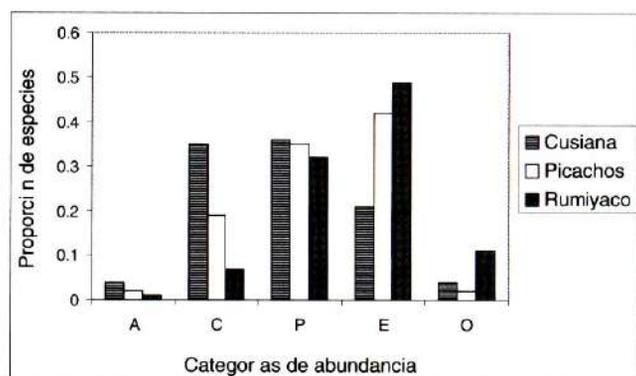


Figura 4. Proporción de las especies registradas en cada categoría de abundancia, por sitio de muestreo. Se tomó la máxima abundancia de cada especie en el sitio.

proporción de aves de vegetación secundaria (31%) y de áreas abiertas (13%), reflejando una mayor cobertura de éstos hábitats, especialmente en la zona de la finca Guayabal (1300 m). Sin embargo, la más baja proporción de especies de interior de bosque en Cusiana en relación

Tabla 4. Número de especies de aves en las diferentes categorías ecológicas registradas en los tres sectores estudiados en la vertiente oriental de los Andes. Se presentan los datos para Río Rumiyaco por encima de 950 m. En paréntesis el número de especies exclusivas.

Categoría ecológica	Cusiana	Picachos	Rumiyaco >950m	Totales
Ia	49 (15)	73 (33)	63 (32)	139
Ib	37 (14)	48 (20)	23 (5)	72
II	52 (27)	37 (13)	9 (1)	69
III	21 (12)	19 (9)	0	31
IVa	1 (1)	0	0	1
IVb	1	3 (2)	0	3
V	5 (1)	5 (1)	0	6
Totales	166 (70)	185 (78)	95 (38)	321

con los otros sectores, probablemente esté relacionada con los pocos días de muestreo en la zona de Comijoque donde el bosque se conecta con un área extensa de bosques primarios y seguramente con un muestreo más intenso allí las especies de esta categoría serán muchas más. La baja presencia de aves acuáticas se debe a la poca extensión de estos hábitats en las zonas de muestreo, en Río Rumiyaco no se registraron especies de estas categorías debido a que por encima de 700 m no se encontraron charcos o ríos y las pocas quebradas encontradas eran muy pequeñas; en Cusiana y Los Picachos por el contrario se observaron algunas especies en los ríos Cusiana y Pato, que son ríos grandes y correntosos.

La mayor cantidad de especies exclusivas de un sitio se presentó en Los Picachos para la categoría de aves de bosque, tanto las de interior de bosque como las que frecuentan claros y bordes. En Río Rumiyaco también se presentó un alto número de especies de interior de bosque exclusivas para este sector (Tabla 4). La mayor cantidad de aves de vegetación secundaria y de áreas abiertas exclusiva a un sitio ocurrió en Cusiana, lo que está de acuerdo con la cobertura de éstos hábitats allí (ver Tabla 1). En

total, el sector con mayor número de aves exclusivas fue Los Picachos, con 77 especies que representan el 42% del total de especies registradas en ese sector. Según los valores de complementariedad, se evidencian mayores diferencias entre la avifauna de Cusiana y Rumiyaco (82%) y entre Los Picachos y Rumiyaco (78%), siendo Cusiana y Los Picachos los lugares más similares en cuanto a avifauna (Tabla 5) para todas las categorías ecológicas.

Información acerca de reproducción o muda de las especies puede ser obtenida con facilidad de las capturas de las aves en las redes o por observación en el campo. En Los Picachos, por ejemplo, la época entre noviembre y diciembre parece ser la época de muda de la mayor parte de las especies; por el contrario en Cusiana y río Rumiyaco durante la época de los muestreos la mayoría de las especies no mostraron indicios de reproducción o muda (Tabla 6).

Las 321 especies registradas en este trabajo, se clasificaron en 42 familias (o subfamilias), con una distribución por familias muy desigual, las seis familias con mayor número de especies contienen más de la mitad de todas las especies registradas, mientras que 15 familias sólo es-

Tabla 5. Porcentaje de complementariedad de la avifauna en las tres zonas de estudio según la categoría ecológica. Datos para Río Rumiyaco por encima de 950 m.

Categoría ecológica	Cusiana - Picachos	Cusiana - Rumiyaco >950m	Picachos - Rumiyaco >950m
Ia	72	81	76
Ib	67	77	71
II	67	89	82
III	71	100	100
IV a+b	75	100	100
V	33	100	100
Todas las especies	68	84	79

Tabla 6. Número de especies de aves capturadas con señas de reproducción, muda o sin ningún indicio de reproducción o muda en los tres sitios de estudio, + las especies observadas anidando o con material para nido. En paréntesis los porcentajes relativos a cada sector.

Sitios y fechas	En reproducción	En muda	Sin indicios	Totales
Cusiana (Jun. 1997)	6 + 2 (20)	15 (37.5)	17 (42.5)	40
Picachos (Nov - Dic. 1997)	7 + 4 (32)	20 (59)	3 (9)	34
Río Rumiyaco (Sep. 1998)	18 + 1 (26.5)	19 (26.5)	34 (47)	72

tuvieron representadas por una o dos especies en total. La subfamilia Thraupinae (considerada familia según la clasificación tradicional) caracterizó la avifauna de Cusiana y Los Picachos, y después de la familia Trochilidae a la avifauna de Río Rumiyaco (Tabla 7). La avifauna en Cusiana está posteriormente representada por las familias Tyrannidae, Trochilidae y Parulidae, similarmente en Los Picachos, las familias mejor representadas después de Thraupinae son Tyrannidae, Trochilidae y Formicariidae; estos dos sectores tuvieron también una alta correlación según la representación por familias ($r_s = 0.808$, $P < 0.001$). En Rumiyaco ocurre una notoria falta de especies de Tyrannidae, Emberizinae, Hirundinidae, Parulinae y Furnariidae, pero una buena representación de Pipridae y

Dendrocolaptidae, seguramente relacionado con que estas dos familias tienen sus centros de distribución en los bosques amazónicos de tierras bajas (Stiles 1991) y fue en Rumiyaco donde se hizo el muestreo más bajo altitudinalmente, con bosque en buen estado en esta zona. Correlaciones significativas en el orden de números de especies por familia fueron moderadas entre Picachos y Rumiyaco ($r_s = 0.723$, $P < 0.001$) y entre Cusiana y Rumiyaco ($r_s = 0.628$, $P < 0.001$). No obstante, las diferencias encontradas reflejan también las diferencias en los hábitats presentes y las características ecológicas de las aves: en Rumiyaco resaltan las familias de aves típicas de interior de bosque, como Formicariidae, Pipridae y Dendrocolaptidae. En Cusiana y Picachos, las familias

Tabla 7. Números de especies de cada familia registrada (con cuatro o más especies), en la vertiente oriental de los Andes, por sitio y por categoría ecológica.

	Cusiana	Picachos	Rumiyaco	Ia	Ib	II	III	IV	V	Total
	a+b									
Thraupinae	25	34	18	12	15	19	2	0	0	48
Trochilidae	19	19	19	20	10	7	0	0	0	37
Tyrannidae	23	19	8	15	4	12	2	2	0	35
Formicariidae	7	13	10	15	4	1	0	0	0	20
Parulinae	10	12	5	1	10	6	0	0	0	17
Furnariidae	8	9	3	10	2	0	2	0	0	14
Psittacidae	5	5	5	5	6	2	1	0	0	14
Emberizinae	6	9	2	5	0	3	5	0	0	13
Turdinae	5	6	4	7	0	1	2	0	0	10
Troglodytidae	4	8	2	4	4	1	1	0	0	10
Pipridae	3	2	8	7	1	0	0	0	0	8
Icteridae	4	5	2	1	1	3	3	0	0	8
Dendrocolaptidae	3	2	6	8	0	0	0	0	0	8
Columbidae	5	4	1	1	2	3	1	0	0	7
Picidae	2	5	3	2	2	2	0	0	0	6
Strigidae	2	1	2	4	0	1	0	0	0	5
Cracidae	2	2	2	4	0	0	0	0	0	4
Accipitridae	2	3	1	0	1	1	2	0	0	4
Cotingidae	1	3	2	4	0	0	0	0	0	4
Cathartidae	2	2	1	0	1	0	0	0	3	4
Hirundinidae	3	3	0	0	0	0	4	0	0	4
Ramphastidae	1	1	3	3	1	0	0	0	0	4
Bucconidae	2	1	1	1	2	1	0	0	0	4

mejor representadas tienen una distribución más homogénea en las diferentes categorías ecológicas (Tabla 7), aunque con buena representación de especies en las categorías Ib y II, en especial de las familias Thraupinae y Parulinae. Estos grupos de tangaras y parúlidos tienen además una buena representación de géneros a elevaciones intermedias. Asimismo, la alta proporción de especies de Trochilidae en Cusiana y Picachos se debe en parte a la presencia de especies características de elevaciones altas. La mayor parte de las familias tuvieron especies en dos o más categorías ecológicas, sólo Dendrocolaptidae, Cracidae, Cotingidae y Rhinocryptidae tuvieron todas sus especies en la categoría de interior de bosque (Ia).

Especies de interés. Para 85 especies se registran extensiones considerables a su distribución previamente conocida (cf. Hilty & Brown 1986) que representan un 26.5% del total de especies registradas en este estudio (Anexo). Este alto valor no es extraño al ser este estudio uno de los primeros trabajos detallados sobre la avifauna de esta vertiente en el país. La descripción de estos registros de extensión de distribución, con información sobre nuevos registros para el país se encuentra detallada en Salaman *et al.* (*in. lit.*), que incluye las extensiones en más de 200 Km. Adicionalmente, otras especies que amplían sus rangos de distribución en cerca de 150 Km. hacia el norte son: *Xenops rutilans*, conocido en la vertiente oriental hasta el occidente de Putumayo y registrado en Los Picachos a 1700 m. *Cynnicerthia peruana*, conocido en la vertiente oriental en el occidente de Nariño y registrado en Los Picachos a 1900 m donde fueron capturados tres individuos (1 colectado). *Chlorochrysa calliparaea*, conocido en la vertiente oriental hasta el suroccidente de Caquetá y registrado frecuentemente en Los Picachos a 1300 m. Especies adicionales para las que se amplía su distribución hacia el sur son: *Malacoptila mystacalis*, conocido para la vertiente oriental en el norte hasta Santander, registrado en Cusiana en el sector de Pajarito 1300 m. *Chlorospingus canigularis*, conocido previamente en la vertiente oriental hasta el Norte de Santander y registrado en Los Picachos en el dosel del bosque a 1600 m, con una extensión hacia el sur de más de 550 Km. *Sturnella magna*, registrado en Los Picachos a 1400 m, previamente registrada en la vertiente oriental al norte hasta el sur del Meta. *Tangara cyanicollis* fue registrada en los tres sectores de muestreo y parece tener una distribución continua a lo largo de la vertiente oriental de los Andes.

Para dos especies se registra su segunda localidad en Colombia, en río Rumiyaco: *Polyplancta aurescens* que se conocía solo de Guamuéz-Putumayo (0°38'N, 77°03'W; 1 individuo colectado); y *Deconichura stictolaema* conoci-

da de San Antonio, Putumayo a 400m (Fitzpatrick & Willard 1982), con 2 individuos capturados a 1050 m, ampliando también su rango altitudinal en 550 metros (cf. Hilty & Brown 1986).

De todas las especies registradas, siete especies se encuentran bajo algún grado de amenaza a la extinción de acuerdo con los criterios definidos por la UICN (1994) (Renjifo 1998): *Hypopyrrhus pyrohypogaster*, especie endémica (Stiles 1998) en peligro de extinción, fue observada en repetidas ocasiones a 1800 m en Los Picachos, en grupos intraespecíficos forrajeando semillas de Chusquea (*Chusquea* sp.). *Ara militaris*, *Pyrrhura calliptera*, *Touit stictoptera* y *Grallaricula cucullata*, son especies vulnerables a la extinción. *P. calliptera* es además una especie endémica con rango geográfico restringido a las zonas altas de la Cordillera oriental entre Cundinamarca y Boyacá, siendo una especie común en el Cerro Comijoque en Cusiana. En la categoría casi amenazadas se encuentran: *Aburria aburri*, registrada en Los Picachos y en Rumiyaco; y *Basileuterus cinereicollis* común en Cusiana. De estas siete especies, cinco se registraron en Los Picachos, dos en Cusiana y una sola en Rumiyaco también registrada en Los Picachos. 17 de las especies registradas (5.3%) aparecen como amenazadas por la destrucción de los bosques en la lista azul de Hilty (1985), registradas principalmente también en Los Picachos.

Discusión

El uso de inventarios rápidos constituye una herramienta útil en la evaluación del estado de la biodiversidad. Sin embargo, el uso exclusivo de listas de especies para evaluar la biodiversidad de un área está sujeto a varias fuentes de error, tales como: no distinguir entre especies propias del área y visitantes o individuos extraviados, no tomar en cuenta la cantidad y calidad de esfuerzo de muestreo, y no tomar en cuenta la diversidad de hábitats presentes (Remsen 1994). En este estudio, es difícil conocer la cantidad de individuos visitantes en cada sector por los pocos días de muestreo en cada uno, sin embargo, la mayor parte de las especies registradas son típicas de los hábitats en que se encontraron (cf. Hilty & Brown 1986) y además, con relativamente pocas especies raras o ocasionales. Muchas de las especies posiblemente realizan movimientos altitudinales, en especial a lo largo de las cuencas como fue evidente para las especies de loros registradas, sin embargo no se conocen muchos aspectos de estos movimientos ni cómo influyen en la avifauna de cada sector.

Con respecto a la cantidad y calidad de esfuerzo de muestreo, en este estudio fue cuantificado para los tres

sectores, haciéndolos comparables entre sí. Incluso las distribuciones obtenidas de abundancia de especies arrojaron una tendencia similar a la que se alcanza en muestreos más intensivos. Sin embargo, en río Rumiaco, el esfuerzo de muestreo fue menor que en los otros sectores (se trabajó un menor número de días y sólo hasta los 1600 m de elevación) y esto posiblemente hizo que el número de especies registradas allí fuera menor. Los inventarios solo alcanzaron entre un 55–65% del total de la avifauna estimada en cada sector, relacionado posiblemente la falta del equipo para las grabaciones de cantos, método que ha sido documentado como eficiente para la identificación de especies en inventarios rápidos realizados en bosques tropicales (Parker 1991, Poulsen & Krabbe 1998, Haselmayer & Quinn 2000). Una combinación de técnicas de muestreo permiten una alta eficiencia para inventarios rápidos de aves (Remsen 1994, Poulsen & Krabbe 1998), logrando inventarios más completos en corto tiempo. El principal método para la realización de inventarios de aves son los registros visuales y auditivos durante recorridos extensivos, que ha sido documentado como el más efectivo en bosques tropicales (Whitman *et al.* 1997, Stiles & Rosselli 1998). Estos recorridos pueden ser complementados con capturas de aves con redes de niebla y grabaciones de los cantos, aunque las grabaciones requieren un conocimiento detallado de los cantos de la avifauna local y necesitan una posterior identificación segura de las vocalizaciones. Los métodos empleados en este estudio, recorridos extensivos y captura de redes, con algunas grabaciones de cantos en una de las localidades, permitió un inventario parcial confiable.

En este estudio se tomó en cuenta la diversidad de hábitats presentes para hacer más representativo el muestreo de la avifauna, cuantificando la cobertura de la vegetación para cada hábitat, lo cual mostró una alta relación con la proporción de especies de las diferentes categorías ecológicas. En términos de cobertura vegetal y de paisaje, Cusiana y Los Picachos presentan una alta similitud; por el contrario, la vegetación de Río Rumiaco con una mayor cobertura de bosques primarios, resalta por su exclusividad. Este hecho se ve reflejado en la avifauna, Cusiana y Picachos fueron los sectores más similares en cuanto a las especies de aves. Las diferencias con río Rumiaco se explican en gran medida por el alto número de especies de bosque exclusivas, a la ausencia o poca presencia de aves de bosques alterados o de áreas abiertas y por la falta de muestreos a elevaciones mayores a 1600 m en este sector.

La información adicional recopilada durante las evaluaciones permitió elaborar la clasificación ecológica de

las aves, que es útil en la identificación de las especies más sensibles a las perturbaciones, en este caso antrópicas, tales como la tala y la fragmentación de los bosques originales. Dichas especies sensibles, serían las aves de la categoría Ia, seguidas de las de Ib; en estas categorías se encuentran además las especies endémicas y en amenazadas de extinción registradas en este estudio. Acciones de conservación deberían estar encaminadas a la protección de estos grupos de aves más sensibles a las perturbaciones, que tuvieron una alta proporción en los tres sectores evaluados y que incluyen casi la mitad del total de especies registradas, así como al total de especies de las familias Dendrocolaptidae, Cracidae, Cotingidae y Rhinocryptidae. El área que contiene una mayor proporción de estas especies sensibles y amenazadas es Los Picachos, no obstante, existe allí un Parque Nacional Natural por encima de los 1500 m. Pero la colonización está ejerciendo una fuerte presión en estos bosques y recientemente el Parque corrió sus límites hacia zonas más elevadas. La recomendación en este punto sería garantizar la protección de los parches de bosque relictual que existen por debajo de los 1500 m en Los Picachos, así como hacer un manejo adecuado de las áreas de bosque que aún persisten en buen estado hacia las partes altas. Adicionalmente, la cuenca alta del río Cusiana alberga también un alto número de especies de aves sensibles a las perturbaciones y presenta un alto grado de presión por la deforestación, por estos motivos esta área resulta crítica para la conservación de estas aves, donde además habitan las especies amenazadas *Pyrrhura calliptera* y *Basileuterus cinereicollis*.

Inventarios recientes de aves realizados en la vertiente oriental de los Andes al sur de Colombia, Ecuador y norte de Perú, permiten realizar comparaciones entre estas localidades, ya que esta zona presenta similitud en cuanto a la composición de especies desde Colombia hasta el norte de Bolivia (Parker & Bailey 1991 cit. por Schulenberg *et al.* 1997). Realizo aquí la comparación de mis resultados con los trabajos realizados en la Serranía de los Churumbelos en el Dpto. del Cauca, Colombia (Salaman *et al.* 1999), la Cordillera de Cutucú al sur de Ecuador (Robbins *et al.* 1987), y con inventarios realizados en la Cordillera del Cóndor (Schulenberg *et al.* 1997) que es brazo muy cercano a la Cordillera de Cutucú (ca. 260 Km.), al este de los Andes. De la Cordillera del Condor se tienen datos de dos zonas: vertiente occidental y norte de la Cordillera del Condor, y alto río Comainas en la vertiente oriental de la Cordillera (Parker 1997, Schulenberg & Wust 1997). Las comparaciones las realicé utilizando en todos los casos la información entre 1000 y 2300m. Para facilitar las comparaciones he dividido las especies de aves en grupos taxonómico-ecológicos (cf. Stiles & Bohórquez 2000), ya

que estos grupos facilitan el distinguir algunos aspectos de las avifaunas de las diferentes localidades. Estos grupos son: frugívoros-granívoros terrestres y grandes, aves acuáticas, aves carroñeras y rapaces, aves nectarívoras no passeriformes, frugívoros medianos y pequeños no passeriformes, suboscines insectívoros, suboscines frugívoros, oscines de diez primarias insectívoros-omnívoros, oscines de nueve primarias insectívoros u omnívoros, y oscines de nueve primarias frugívoros, granívoros o nectarívoros (Tabla 8).

Al realizar las comparaciones, se obtiene que para la mayoría de los grupos los números de especies son comparables con los otros sitios, lo cual es una indicación de que este estudio arrojó resultados representativos. Incluso las aves en los tres sectores evaluados en este estudio parecen tener un alto número de frugívoros-granívoros grandes (en especial pavas y loros de los géneros *Ara* y *Amazona*), y de especies de reinitas del género *Basileuterus* (Parulinae) e ictéridos. Con la presión de cacería que ejercen los pobladores en los tres sectores, es notable esta relativa riqueza de especies de

pavas y loros grandes. Para el resto de grupos, los números de especies fueron menores a los de las otras localidades, reflejando en parte diferencias causadas por varios factores como: diferencias en la distribución altitudinal y geográfica, diferentes intensidades de muestreo (por ejemplo, en Churumbelos los inventarios fueron realizados por al menos 5 observadores con un mayor número de días de trabajo) y diferencias en las metodologías, ya que por ejemplo en los inventarios realizados en la Cordillera del Condor, los registros se documentaron principalmente por las grabaciones de los cantos. Otra fuente de variación puede estar relacionada con la diferente topografía de las cordilleras del Condor y Cutucú, con características de paisaje notablemente diferente al resto de los sitios por tener una vertiente occidental seca y una vertiente oriental muy húmeda. A pesar de lo anterior, las diferencias encontradas aún entre sitios cercanos como Churumbelos y Picachos o como Cutucú y Cordillera del Condor, pueden responder a variaciones relacionadas con el grado de heterogeneidad en tipos de bosque, que se puede encontrar incluso en áreas pequeñas en esta vertiente (Foster

Tabla 8. Números de especies de diferentes grupos taxonómico-ecológicos para los tres sectores estudiados y la Serranía de los Churumbelos (Salaman *et al.* 1999), Cordillera Cutucú (Robbins *et al.* 1987), Cordillera del Cóndor vertiente occidental (Parker 1997) y río Comainas (Schulenberg & Wust 1997).

	Cusiana	Picachos	Rumiyaco	Churumbelos	Cutucú	C. Condor	Comainas
<i>NO PASSERIFORMES</i>							
Frugívoros -granívoros grandes	6	4	7	4	5	6	2
Aves carroñeras, rapaces y nocturnas	8	7	5	11	17	10	12
Aves acuáticas	0	1	0	0	2	0	2
Aves nectarívoras	19	19	19	24	26	17	24
Otras aves frugívoras-granívoras	13	12	9	15	21	13	11
Insectívoros	10	12	6	18	19	14	12
<i>PASSERIFORMES</i>							
Suboscines insectívoras	38	42	27	78	90	66	65
Suboscines frugívoras	7	8	12	16	19	9	10
Oscines de 10 primarias insectívoras-omnívoras	18	18	7	22	22	14	18
Oscines de 9 primarias insectívoras-omnívoras	13	9	4	9	8	7	8
Oscines de 9 primarias frugívoras-granívoras	34	43	21	45	54	41	42
TOTAL ESPECIES RESIDENTES	166	175	117	242	283	197	206
TOTAL ESPECIES MIGRATORIAS	0	10	3	0	0	0	0
TOTAL	166	185	120	242	283	197	206

& Beltrán cit. por Schulenberg *et al.* 1997), pudiéndose bien presentar variaciones locales en las especies de aves. No obstante, es evidente que muestreos futuros en Cusiana, Picachos y Rumiayaco arrojarán muchas más especies a los listados obtenidos, especialmente de aves pequeñas inconspicuas y de aves nocturnas, que principalmente se les escucha cantar. Esto también resalta el hecho de la importancia en el uso de las grabaciones de cantos para los inventarios de aves.

En cuanto a la representación por familias, las tangaras (Thraupinae) fueron el grupo de aves más abundante en los sectores evaluados en este estudio e igualmente en las otras cuatro localidades con que se realizó la comparación.

Los resultados presentados aquí, representan uno de los primeros trabajos ornitológicos en la vertiente oriental de los Andes en Colombia y la primera información sobre la avifauna de los tres sectores evaluados. Cerca de un cuarto del total de especies registradas fueron registros con extensiones de distribución, y para dos especies se registra su segunda localidad en Colombia. Algunas de las aves registradas presentan distribuciones geográficas o de altitud restringidas al bosque montano subtropical, convirtiendo esta porción de las cordilleras en un área crítica para la conservación de las aves presentes, que incluyen además siete especies con algún grado de amenaza a la extinción.

Agradecimientos

Agradezco especialmente a Dimitri Forero por su continuo apoyo durante la ejecución y escritura de este trabajo y su colaboración en la elaboración del mapa. La financiación de las salidas fue otorgada por Colciencias al Instituto Alexander von Humboldt. El alojamiento en los diferentes sitios fue facilitado por pobladores de la región y en Los Picachos recibimos la colaboración de Corpoamazonía. Agradezco a Augusto Repizzo por su ayuda y compañerismo en campo, y a Carlos Suárez por su asistencia en Cusiana. Gary Stiles permitió el acceso a la colección de aves del Instituto de Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de Colombia. Agradezco a Juan F. Freile por facilitarme bibliografía pertinente de manera oportuna.

Literatura citada

- Bock, W.J.** 1985. Is Diglossa (? Thraupinae) monophyletic? En: Buckley, P.A., Foster, M.S., Morton, E.S., Ridgely, R.S. & Buckley F.G. (eds.). Neotropical ornithology. Orn. Monogr. 36: 319-332. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- Chapman, F.M.** 1917. The distribution of bird life in Colombia. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 36: 1-169.
- Colwell, R.K.** 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 6.0b1 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Fecha de la última actualización: 16 de septiembre de 2000. Fecha del último acceso: 29 de marzo de 2001.
- _____ & **J.A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 345: 101-118.
- Etter, A.** 1993. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Pp. 43-61. En: Cárdenas, S. & Correa H.D. (eds.). Nuestra diversidad Biológica. Cerec, Bogotá.
- Fitzpatrick, J.W. & D.E. Willard.** 1982. Twenty-one bird species new or little known from the Republic of Colombia. Bull. British Ornithologists' Club 102: 153-158.
- Haselmayer, J. & J.S. Quinn.** 2000. A comparison of point counts and sound recording as bird survey methods in Amazonian southeast Perú. Condor 102: 887-893.
- Hilty, S.L.** 1985. Distributional changes in the Colombian avifauna: a preliminary blue list. En: Buckley, P.A., Foster, M.S., Morton, E.S., Ridgely, R.S. & Buckley F.G. (eds.). Neotropical ornithology. Orn. Monogr. 36: 1000-1012. American Ornithologists' Union, Washington D.C.
- _____ & **W.L. Brown.** 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- IAVH.** 1997. Boletín Bio Agosto. Instituto de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Kattan, G.** 1998. Transformación del paisaje y fragmentación del hábitat, ecosistemas terrestres. Pp. 76-82. En: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997 - Colombia. Tomo 2. IAVH, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- Krabbe, N. & T.S. Schulenberg.** 1997. Species limits and natural history of *Scytalopus* Tapaculos (Rhinocryptidae), with descriptions of the Ecuadorian taxa, including three new species. En: Remsen, Jr., J.V. (ed.). Studies in Neotropical Ornithology honoring Ted Parker. Orn. Monogr. 48: 47-88. American Ornithologists' Union, Washington.
- Meyer De Schauensee, R.** 1948-1952. The birds of the Republic of Colombia. Caldasia 22-26: 251-1212.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds.** 1988. Statistical Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Nicéforo M., H. & A. Olivares.** 1964. Adiciones a la avifauna Colombiana, I (Tinamidae-Falconidae). Bol. Instituto La Salle 204: 5-27.
- _____ & A. _____ 1965. Adiciones a la avifauna Colombiana, II (Cracidae-Rynchopidae). Bol. Soc. Venezolana de Ciencias Naturales 26:36-58.
- _____ & _____ 1966. Adiciones a la avifauna Colombiana, III (Columbidae-Caprimulgidae) Bol. Soc. Venezolana de Ciencias Naturales 110: 370-393.
- _____ & A. _____ 1967. Adiciones a la avifauna Colombiana, IV (Apodidae-Picidae). Hornero 10: 403-435.
- _____ & _____ 1968. Adiciones a la avifauna Colombiana, V. (Dendrocolaptidae-Cotingidae). Bol. Instituto La Salle 208: 271-291.
- _____ & _____ 1975-1976. Adiciones a la avifauna Colombiana, VI (Tyrannidae-Bombicillidae) Entregas A, B, C. Lozania (Acta Zoológica Colombiana) (19-21).

- Olivares, A.** 1963. Notas sobre aves de los Andes orientales en Boyacá. *Bol. Soc. Venezolana de Ciencias Naturales* **25**(106): 91-125.
- . 1971. Aves de la ladera oriental de los Andes orientales, alto río Cusiana, Boyacá, Colombia. *Caldasia* **11**(51): 203-226.
- Parker, T.A., III.** 1991. On the use of tape recorders in avifaunal surveys. *Auk* **108**: 443-444.
- . 1997. Bird species recorded at three sites on the northern and western slopes of the Cordillera del Cóndor. Pp. 168-179. En: Schulenberg, T.S. & K. Ambrey (eds.). *The Cordillera del Cóndor region of Ecuador and Perú: a biological assessment. Rap working papers 7. Conservation International. Washington.*
- Poulsen, B.O. & N. Krabbe.** 1998. Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method. *Journal of Biogeography* **25**: 83-93.
- Remsen, J.V.** 1994. Use and misuse of bird lists in community ecology and conservation. *Auk* **111**: 225-227.
- Renjifo, L.M.** 1998. Especies de aves amenazadas y casi amenazadas de extinción en Colombia. Pp. 416-426. En: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997 - Colombia. Tomo 1. IAVH, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- Robbins, M.B., R.S. Ridgely, T.S. Schulenberg & F.G. Gil.** 1987. The avifauna of the Cordillera de Cutucú, Ecuador, with comparisons to other Andean Localities. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* **139**: 243-259.
- Salaman, P.G.W., T.M. Donegan & A.M. Cuervo.** 1999. Ornithological surveys in Serranía de los Churumbelos, southern Colombia. *Cotinga* **12**: 29-39.
- Schulenberg, T.S. & W.H. Wust.** 1997. Birds of the upper río Comainas, Cordillera del Cóndor. Pp. 180-187. En: Schulenberg, T.S. & K. Ambrey (eds.). *The Cordillera del Cóndor region of Ecuador and Perú: a biological assessment. Rap working papers 7. Conservation International. Washington.*
- Schulenberg, T.S., T.A. Parker & W.H. Wust.** 1997. Birds of the cordillera del Cóndor. Pp. 63-71. En: Schulenberg, T.S. & K. Ambrey (eds.). *The Cordillera del Cóndor region of Ecuador and Perú: a biological assessment. Rap working papers 7. Conservation International. Washington.*
- Stiles, F.G.** 1991. Aves. Pp. 515-555. En: Janzen, D.H. (ed.) *Historia Natural de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica, San José.*
- . 1992. A new species of Antpitta (Formicariidae: *Grallaria*) from the Eastern Andes of Colombia. *Wilson Bull.* **104**: 389-399.
- . 1998. Aves endémicas de Colombia. Pp. 378-385. En: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997 - Colombia. Tomo 1. IAVH, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- & **C.I. Bohórquez.** 2000. Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la Serranía de las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia* **22**(1): 61-92.
- & **L. Rosselli.** 1998. Inventarios de aves del bosque altoandino: una comparación de dos métodos. *Caldasia* **19**: 28-42.
- , **Fitzpatrick, J.W., Parker III, T.A. & Moskovits D.K.** 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation.* Chicago Press.
- Terborgh, J.** 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* **58**: 1007-1019.
- Whitman, A.A., J.M. Hagan & N.V.L. Brokaw.** 1997. A comparison of bird survey techniques used in a subtropical forest. *Condor* **99**: 955-965.

Anexo. Lista de las aves de la vertiente oriental de los Andes Colombianos, en tres sectores estudiados. La nomenclatura sigue a Stotz *et al.* (1996) excepto para *Scytalopus* (Krabbe & Schulenberg 1997), *Diglossa* y *Diglossopsis* (Bock 1985).

FAMILIA / Especie	HÁBITAT	ABUNDANCIA POR SITIO			T. reg.	Categoría ecológica
		Cusiana	Picachos	Rumiyaco		
TINAMIDAE						
<i>Nothocercus julius</i>	BM	E			a	Ib
<i>Crypturellus soui</i>	BS,BM,RB	E		P	a	II
CICONIIDAE						
<i>Mycteria americana</i>	BM		E		v	IVb
CATHARTIDAE						
<i>Cathartes aura</i>	BS,PA,AE		P		v	V
<i>Cathartes melambrotus</i>	BM,AE			O	v	Ib
<i>Cathartes burrovianus</i>	AE	C			v	V
<i>Coragyps atratus</i>	AE,PA,BS	C	P		v	V
ACCIPITRIDAE						
<i>Buteo magnirostris</i>	BB,PA,BS,BM	P	P	O	v,a	II
<i>Buteo nitidus</i>	BS,RB,PS		E		v	III
<i>Accipiter superciliosus</i>	BS,RB			O	v,c	Ib
<i>Elanus leucurus</i>	PA,BB	P			v	III
FALCONIDAE						
<i>Falco sparverius</i>	PA,BB	C	C		v	III
<i>Daptrius americanus</i>	BM			E-P	v,a	Ia
<i>Milvago chimachima</i>	PA,RB	P			v	III
CRACIDAE						
<i>Penelope montagnii</i>	BM,BB	P			v	Ia
<i>Chamaepetes goudotii</i>	BM,RB,BB	E	E		v	Ia
<i>Aburria aburri</i> %	BM,BS		E	E	a,v	Ia
<i>Aburria pipile</i>	BM,BS			P	v	Ia
PHASIANIDAE						
<i>Odontophorus sp.</i>	BM		E		a	Ia
<i>Odontophorus gujanensis</i>	BM	E		E-P	a	Ia
<i>Colinus cristatus</i>	PS	P			v,a	III
COLUMBIDAE						
<i>Columba fasciata</i>	BM,RB,BS	E	P		v	II
<i>Columba plumbea</i>	BM,RB		P	P	v,a	Ib
<i>Columba speciosa</i>	PA	E	E		v	II
<i>Columba subvinacea</i>	BS	E			v	Ib

Hábitats: BM = Bosque maduro, BS = Bosque secundario, BB = Borde de bosque, RB = rastrojo bajo, PS = Potreritos abiertos, PA = Potreritos arbolados, AE = Aéreo, RQ = ríos y quebradas. Abundancias: A = Abundante, C = Común, P = Poco común, E = escaso, O = Ocasional. Tipo de registro (t.reg.): v = visual, a = auditivo, r = capturado en redes, c = colectado. Otros símbolos: * = migratorio, % = amenazadas o casi amenazadas de extinción (Renjifo 1998), # = extensión de distribución.

Continuación Anexo.

<i>Leptotila verreauxi</i>	BB,BM	P			v	II
<i>Columbina talpacoti</i>	PS	C			v	III
<i>Geotrygon linearis</i>	BM,BB,BS		C		v	Ia
PSITTACIDAE						
<i>Ara macao</i>	BM,BB			E	v	Ib
<i>Ara militaris</i> %	BM,BS		C		v	Ib
<i>Aratinga acuticauda</i>	BS,BM,RB	P			v	Ib
<i>Aratinga</i> sp.	RB			P	v	Ib
<i>Pyrrhura calliptera</i> %	BM,BB	C			v	Ia
<i>Pyrrhura melanura</i>	BM,BS		E		v	Ib
<i>Amazona mercenaria</i> #	BM	E	P		v	Ia
<i>Amazona farinosa</i>	BM			P	v	Ia
<i>Amazona</i> sp.	BM			P	v	Ia
<i>Touit stictoptera</i> #, %	BM,BB		E		v	Ib
<i>Pionus chalcopterus</i> #	BS,BM,BB		P		v	II
<i>Pionus menstruus</i>	BS,BM	P			v	II
<i>Forpus conspicillatus</i>	PA,BB	C-A			v	III
<i>Forpus</i> sp.	BM			E	v	Ia
CUCULIDAE						
<i>Piaya cayana</i>	BM,BB,RB	E	P	P	v	Ib
<i>Crotophaga ani</i>	PS,RB,PA	A	C		v	III
STRIGIDAE						
<i>Otus albugularis</i>	BS,MR	P			a	II
<i>Otus</i> cf. <i>peteronii</i>	BM		E		a	Ia
<i>Otus</i> sp.	BM			O	a	Ia
<i>Ciccaba virgata</i>	BM,BS,BB	P			a	Ia
<i>Pulsatrix melanota</i> #	BM			P	a,v	Ia
CAPRIMULGIDAE						
<i>Nyctidromus albicollis</i>	RB,PS,BS	P			v	II
APODIDAE						
<i>Cypseloides rutilus</i> #	AE	P	P		v	V
<i>Streptoprocne zonaris</i>	AE	A	E		v	V
<i>Chaetura brachyura</i>	AE	C	P		v	V
TROCHILIDAE						
<i>Doryfera johannae</i>	BM			P	r,v	Ia
<i>Doryfera ludoviciae</i>	RB,BB,BS	P	E		v,r,c	Ib
<i>Phaethornis griseogularis</i>	BM,BS	P		P	v,r	Ia
<i>Phaethornis guy</i> #	BM,BB,BS	C	P	C	r,v,c	Ib
<i>Phaethornis syrmatorphus</i> #	BM		P	E	r,v,c	Ib

Continuación Anexo.

<i>Eutoxeres aquila</i> #	BM		P	E	r,c	Ia
<i>Campylopterus falcatus</i>	BM		P		r,v,c	Ia
<i>Campylopterus villaviscensio</i> #	BM			E	r,c	Ia
<i>Colibri coruscans</i>	BB, RB	P	P		v	II
<i>Colibri thalassinus</i>	BB, RB, BS	C	A	C	v,r	II
<i>Colibri delphinae</i>	BM			O	r	Ia
<i>Popelaria popelairii</i> #	BB, BM		E		v	Ib
<i>Chlorostilbon gibsoni</i>	BM			E	v	II
<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	RB, BS	E			r	II
<i>Thalurania furcata</i>	BM, BS	C		P	r,c	Ia
<i>Chrysuronia oenone</i>	RB, BB, BS, BM	C	P		v,r,c	Ib
<i>Amazilia viridigaster</i>	BB, BS	E			r,c	II
<i>Amazilia</i> sp.	BM			E	r	Ia
<i>Chalybura buffonii</i>	BM, BB, BS	C			r	Ib
<i>Adelomyia melanogenys</i>	BM, BS	A	C	C	v,r,c	Ia
<i>Urosticte ruficrissa</i> #	BM		P	E-P	v,r,c	Ia
<i>Phlogophilus hemileucurus</i> #	BM			P	r	Ia
<i>Polyplancta aurescens</i> #	BM			E	r,c	Ia
<i>Heliodoxa jacula</i>	BM	P		P	v,r	Ib
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	BM	E			r,c	Ia
<i>Heliodoxa schreibersii</i> #	BM			E	r,c	Ia
<i>Coeligena coeligena</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Coeligena torquata</i>	BB, RB, BM	C	E		v,r,c	Ia
<i>Boissonneaua flavescens</i> #	RB, BS	C			v	II
<i>Heliangelus amethysticollis</i>	BS, BB, RB	C	E		r,v,c	Ia
<i>Eriocnemis alinae</i> #	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Haplophaedia aureliae</i>	BS, BB, BM	E	E	E	v,r,c	Ia
<i>Ocreatus underwoodii</i>	BB, BS		E		v	Ib
<i>Aglaiocercus kingi</i>	BB, BM, BS	P			r,c	Ib
<i>Schistes geoffroyi</i> #	BM, BB		P		v,r,c	Ib
<i>Heliothryx aurita</i>	BM			E	v	Ia
<i>Acestrura heliodor</i> #	BB, BS	P	P		v,r,c	II
TROGONIDAE						
<i>Trogon personatus</i>	BB, BS, BM	C	C	E	v	Ib
<i>Trogon violaceus</i>	BM			E	v	Ib
MOMOTIDAE						
<i>Momotus momota</i>	BS		C		v	Ib
GALBULIDAE						
<i>Galbula tombacea</i>	BM			O	v	Ia
<i>Brachygalba lugubris</i> #	RB, PA		C		v	III

Continuación Anexo.

BUCCONIDAE						
<i>Malacoptila mystacalis</i> #	BS,RB	P			v	II
<i>Malacoptila fulvogularis</i> #	BS,BM		E		r,c	Ib
<i>Monasa flavirostris</i> ?	BS	O			v	Ib
<i>Monasa morphoeus</i>	BM			E	v	Ia
CAPITONIDAE						
<i>Eubucco bourcierii</i> #	BB,BM	E	P	E	v,r,c	Ib
RAMPHASTIDAE						
<i>Aulacorhynchus derbianus</i> #	BM			E	v,a	Ia
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	BM	P			v,a	Ia
<i>Selenidera reinwardtii</i>	BM			O	v	Ia
<i>Ramphastos ambiguus</i>	BM		C	P	a,v	Ib
PICIDAE						
<i>Picumnus squamulatus</i> #	BS		O		v	II
<i>Veniliornis fumigatus</i>	BB		E		v	Ib
<i>Veniliornis dignus</i> #	BB		E		v	Ib
<i>Piculus rubiginosus</i>	BB,BM,BS	P	E	E	v	Ia
<i>Melanerpes cruentatus</i>	BB,RB,PA	P		E	v	II
<i>Campephilus haematogaster</i> #	BM		P	E	v	Ia
DENDROCOLAPTIDAE						
<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	BM		E	A	v,r	Ia
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	BM,BB	E			v	Ia
<i>Dendrocolaptes picumnus</i>	BS,BB	E			v	Ia
<i>Xiphorhynchus triangularis</i>	BM	P	C	P	v,r,c	Ia
<i>Xiphorhynchus ocellatus</i>	BM			P	r	Ia
<i>Xiphorhynchus erythropygius</i>	BM			E	r,c	Ia
<i>Lepidocolaptes</i> sp.	BM			O	r,c	Ia
<i>Deconychura stictolaema</i> #	BM			E	r	Ia
FURNARIIDAE						
<i>Synallaxis azarae</i>	RB		E		v,a	III
<i>Synallaxis unirufa</i> #	RB	C			v,a	III
<i>Premnornis guttuligera</i>	BM,BB	P			v	Ia
<i>Premnoplex brunnescens</i> #	BM,BB	C	P	E	v,r,c	Ia
<i>Margarornis squamiger</i>	BM	E	E		v	Ia
<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	BM		E		v,r	Ia
<i>Syndactyla subalaris</i>	BM		E		v,r,c	Ia
<i>Anabacerthia striaticollis</i>	BM,BS	P			v	Ib
<i>Thripadectes melanorhynchus</i> #	BM	E	E	E	r,c	Ia
<i>Thripadectes holostictus</i>	BM,BB	P			v	Ib
<i>Thripadectes virgaticeps</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Xenops rutilans</i> #	BM		E		v	Ia

Continuación Anexo.

<i>Automolus ochrolaemus</i>	BM	O		E	v,r	Ia
<i>Lochmias nematura</i> #	BM			E	r,c	Ia
FORMICARIIDAE						
<i>Thamnophilus palliatus</i>	RB		P		a,v	II
<i>Thamnophilus unicolor</i>	BS,RB,BM	C	C	E	v,a,r,c	Ib
<i>Thamnophilus schistaceus</i>	BM			E	r	Ib
<i>Thamnophilus</i> sp.	BM			E	r,c	Ia
<i>Drymophila caudata</i> #	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Dysithamnus mentalis</i>	BM	P		E	r,c	Ia
<i>Thamnomanes plumbeus</i> #	BM		E	O	r,c	Ia
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Myrmotherula spodionota</i> #	BM			E-P	r,c	Ia
<i>Myrmoborus leucophrys</i>	BM	O			r,c	Ia
<i>Cercomacra tyrannina</i>	BM		P		v	Ia
<i>Chamaeza campanisona</i>	BM,BB,BS	C	P	C	a,v,r,c	Ia
<i>Grallaria hypoleuca</i> #	BM	E	C		a	Ib
<i>Grallaria ruficapilla</i>	BM,BS,RB	C	E		v,a	Ib
<i>Grallarica nana</i> #	BM		E		r,c	Ia
<i>Grallarica flavirostris</i> #	BM		E		v,r,c	Ia
<i>Grallarica cucullata</i> #,%	BM		E		r,c	Ia
<i>Conopophaga castaneiceps</i> #	BM	P	P	P	v,r,c	Ia
<i>Terenura callinota</i>	BM			E	r	Ia
<i>Hylophylax naevia</i>	BM			E	r,c	Ia
RHINOCRYPTIDAE						
<i>Scytalopus unicolor</i>	BM,RB		P	P	v,r,c	Ia
<i>Scytalopus micropterus</i>	BM		C		v,r,c	Ia
<i>Scytalopus femoralis</i>	BM		E	O	v,r,c	Ia
TYRANNIDAE						
<i>Zimmerius viridiflavus</i>	BB,BS,RB	E	C		v	Ib
<i>Camptostoma obsoletum</i>	RB,BS	C			v	II
<i>Phylloscartes ophthalmicus</i>	BM			E	v	Ia
<i>Serpophaga cinerea</i>	RQ		E		v	IVb
<i>Elaenia chiriquensis</i>	RB,BS,BB	P			v	II
<i>Phylloscartes poecilotis</i>	BM	P	E		v	Ia
<i>Contopus virens</i> *	BB,BS		E		v	II
<i>Lophotriccus pileatus</i>	BM		E		v,r	Ib
<i>Hemitriccus granadensis</i>	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Todirostrum cinereum</i>	RB,BS	P			v	II
<i>Myiobius villosus</i> #	BM		E		r,c	Ia
<i>Mionectes olivaceus</i> #	BM,BS	E	P	P	v,r,c	Ia
<i>Mionectes striaticollis</i> #	BM,BS	P	P		v,r,c	Ia

Continuación Anexo.

<i>Leptopogon superciliaris</i>	BM	E			v	Ia
<i>Pseudotriccus pelzelni</i> #	BM		E		r,c	Ia
<i>Pseudotriccus ruficeps</i> #	BM	E	E		r,c	Ia
<i>Tolmomyias sulphureus</i>	BM	P			r,c	II
<i>Platyrinchus mystaceus</i> #	BM	P	P	O	v,r,c	Ia
<i>Platyrinchus flavigularis</i> #	BM			P	r,c	Ia
<i>Myiotriccus ornatus</i>	BM			P	v,r	Ia
<i>Myiophobus flavicans</i>	BM,BS,BB	P	E		v,r,c	Ia
<i>Pyrrhomyias cinnamomea</i>	RB,BS,BB	C	C		v	Ib
<i>Sayornis nigricans</i>	RQ	E	C		v	IVb
<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	RB,BS	P			r,v	II
<i>Colonia colonus</i>	RB,PS	E			v	II
<i>Machetornis rixosus</i>	PS	C			v	III
<i>Attila spadiceus</i> #	BM			P	a	Ib
<i>Myiarchus cephalotes</i>	BS		P		v,r,c	II
<i>Pitangus sulphuratus</i>	PA,BS	C			v	II
<i>Tyrannus melancholicus</i>	PA,PS,RB	C	C		v	III
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	BB,RB,BS	C	P		v	II
<i>Myiodynastes chrysocephalus</i>	BM	C			v	Ia
<i>Megarynchus pitangua</i>	BM,BS,BB,RB	C		E	v,a	II
<i>Pachyrhamphus minor</i>	BM			O	v	Ia
<i>Tityra semifasciata</i> #	PA,BS	P	P		v	II
PIPRIDAE						
<i>Masius chrysopterus</i> #	BM		E	C	r,c	Ia
<i>Machaeropterus regulus</i>	BM			P	r	Ia
<i>Pipra isidorei</i> #	BM,BB	E	P	C	v,r,c	Ib
<i>Pipra coronata</i>	BM			P	v,r	Ia
<i>Pipra erythrocephala</i> #	BM	O		P	v,r,c	Ia
<i>Pipra pipra</i>	BM	C		C	v,r,c	Ia
<i>Chloropipo holochlora</i>	BM			P	v,r	Ia
<i>Schiffornis turdinus</i> #	BM			E-P	r	Ia
COTINGIDAE						
<i>Pipreola riefferii</i>	BM	P	P		v,r,c	Ia
<i>Pyroderus scutatus</i>	BM		E		v	Ia
<i>Rupicola peruviana</i>	BM		C	P	v,c	Ia
<i>Cephalopterus ornatus</i>	BM			E	v	Ia
HIRUNDINIDAE						
<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	AE,PS	E	P		v	III
<i>Notiochelidon murina</i>	AE,RB,PS	C-A			v	III
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	PS,RB,AE	C	A		v	III
<i>Progne chalybea</i>	AE		E		v	III

Continuación Anexo.

CINCLIDAE						
<i>Cinclus leucocephalus</i>	RQ		P		v	IVa
TROGLODYTIDAE						
<i>Thryothorus genibarbis</i>	RB,BB		P		v	Ib
<i>Thryothorus rufalbus</i> #	RB,BS		P		v	Ib
<i>Thryothorus rutilus</i> #	RB		P		r,c,a	II
<i>Troglodytes aedon</i>	PS,RB	C	C		v	III
<i>Troglodytes solstitialis</i>	BM	P	E		v,r	Ia
<i>Henicorhina leucophrys</i>	BS,BM	C	C		a,r,c	Ia
<i>Henicorhina leucosticta</i>	BM			P	v,a,r	Ia
<i>Odontorchilus branickii</i> #	BS,BB		C		v	Ib
<i>Cynnicerthia peruana</i> #	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Microcerculus marginatus</i>	BM,BS,RB	C		C	v,a,r	Ib
MIMIDAE						
<i>Mimus gilvus</i>	PS,RB	C			v	III
TURDINAE						
<i>Myadestes ralloides</i>	BM	C	C	P	v,a,r,c	Ia
<i>Platycichla leucops</i> #	BM			E	r,c	Ia
<i>Catharus dryas</i>	BM	C	E	E	v,r,c	Ia
<i>Catharus ustulatus</i> *	BM		O		v	Ia
<i>Catharus fuscater</i>	BM	P			r,c	Ia
<i>Turdus ignobilis</i>	BM		E		v	III
<i>Turdus fulviventris</i> #	RB,BS		E		r,c	II
<i>Turdus fuscater</i>	RB,BS	C	E		v,r,c	III
<i>Turdus serranus</i>	BM	O			r	Ia
<i>Turdus albicollis</i>	BM			E	r,a	Ia
EMBERIZINAE						
<i>Zonotrichia capensis</i>	RB,BB,PA,BS	P	E		v	II
<i>Tiaris olivacea</i> #	RB,PA		C		v	III
<i>Volatinia jacarina</i>	RB,PS	C	P		v	III
<i>Sicalis flaveola</i>	PS,RB	C			v	III
<i>Sporophila schistacea</i> #	BM		E		v,r,c	Ia
<i>Sporophila luctuosa</i>	RB		P		v	II
<i>Sporophila nigricollis</i>	RB,PS	C			v	III
<i>Haplospiza rustica</i> #	BM		C-A		v,r,c	Ia
<i>Atlapetes brunneinucha</i>	BS	P	P		v,r,c	Ia
<i>Atlapetes semirufus</i>	RB,BS	C			v	II
<i>Lysurus castaneiceps</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Ammodramus aurifrons</i>	RB		E	E	v	III
<i>Arremon aurantiirostris</i>	BM			E	r,c	Ia

Continuación Anexo.

CARDINALINAE						
<i>Saltator maximus</i>	BM			E	r	Ia
THRAUPINAE						
<i>Schistochlamys melanopis</i>	PA,PS,RB	P			v	III
<i>Chlorophonia cyanea</i> #	BS,BB	P	P		v	II
<i>Chlorochrysa calliparaea</i> #	BM		P	O	v	Ia
<i>Cissopis leveriana</i>	RB,PA	C	P	E	v	II
<i>Sericossypha albocristata</i>	BB,BS,BM	P			v	Ib
<i>Chlorospingus canigularis</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Chlorospingus flavigularis</i>	BM		P	P	v,r,c	Ia
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	RB,BS	C	E		v,r,c	Ib
<i>Chlorospingus parvirostris</i>	BS	E	E		v,r,c	Ib
<i>Hemispingus frontalis</i> #	BM		P		v,r,c	Ia
<i>Hemispingus melanotis</i>	RB,BS	E			v	II
<i>Creurgops verticalis</i> #	BS,BB	E	E		v	Ib
<i>Anisognathus flavinucha</i>	BM,BB		C		v	Ib
<i>Euphonia musica</i> #	BB		O		r,c	Ib
<i>Euphonia xanthogaster</i>	BM,BS,BB	P	C	P	v,r	Ib
<i>Thraupis episcopus</i>	RB,BS,PA	C	C		v	II
<i>Thraupis palmarum</i>	BS,RB,BB	C	P	E	v	II
<i>Thraupis cyanocephala</i>	BS,RB,BB	C			v	II
<i>Ramphocelus carbo</i>	RB	P	P	E	v	II
<i>Piranga rubra</i> *	BS,BB		E		v	II
<i>Piranga leucoptera</i> #	BS,RB,BM		P	E	v	II
<i>Tachyphonus rufus</i>	RB		E		v	III
<i>Tachyphonus luctuosus</i>	BB,BS,RB	E			v	II
<i>Tachyphonus surinamus</i>	BM			P	v,r	Ib
<i>Tangara arthus</i>	BM,BS	E	P	E	v	II
<i>Tangara cyanicollis</i> #	BS,PA,BM,RB	P	P	E	v	II
<i>Tangara cyanotis</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Tangara guttata</i>	BS		P		v	II
<i>Tangara gyrola</i>	RB,BS,BM	C	E	P	v	II
<i>Tangara nigroviridis</i>	BS,BB,RB	C	P		v,r	II
<i>Tangara parzudakii</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Tangara ruficervix</i> #	BM		E		v	Ia
<i>Tangara schrankii</i>	BM			E	v	Ia
<i>Tangara vassorii</i>	BB,BM	E			v,r	Ib
<i>Tangara xanthocephala</i> #	BM,BB,BS	P	E		v	Ib
<i>Tangara xanthogastra</i>	BM			O	v	Ia
<i>Tangara chilensis</i>	BM,BB		C	E	v	Ib

Continuación Anexo.

<i>Tangara heinei</i> #	BM,RB		P	E	v	II
<i>Hemithraupis guira</i> #	BM,BB	P			v	Ia
<i>Hemithraupis flavicollis</i>	BM			E	v	Ia
<i>Dacnis lineata</i>	BM,BS	O	E		v	Ib
<i>Chlorophanes spiza</i>	BM			E	v	Ib
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	BS		P		v	II
<i>Diglossa albilatera</i>	BS		E		v,r,c	Ib
<i>Diglossopsis caerulescens</i>	RB,BS,BM	P			v	II
<i>Diglossopsis cyanea</i>	BS,RB,BM	P	E		v,r,c	Ib
<i>Diglossa glauca</i> #	BM		E	E	v,r,c	Ia
<i>Diglossa lafresnayii</i>	RB,BS	C			v	II
TERSININAE						
<i>Tersina viridis</i>	BM	E			v	II
PARULINAE						
<i>Mniotilta varia</i> *	BM		E		v	Ib
<i>Vermivora chrysoptera</i> *	BS		P		v	II
<i>Parula pitiayumi</i> #	BB,BM,RB	P	E	E	v	Ib
<i>Myioborus miniatus</i>	BS,BB,BM,RB	C	C		v	II
<i>Myioborus ornatus</i>	BB,BM	P			v	Ib
<i>Dendroica fusca</i> *	BM		C-A	E	v	Ib
<i>Dendroica cerulea</i> *	BM		C	E	v	Ib
<i>Oporornis philadelphia</i> *	BS		E		v	Ib
<i>Wilsonia canadensis</i> *	BM		C	P	v,r	Ib
<i>Setophaga ruticilla</i> *	BS,RB		E		v	II
<i>Basileuterus cinereicollis</i> %	RB,BB	C			v,r,c	Ib
<i>Basileuterus coronatus</i> #	BM	E	P		v,r,c	Ia
<i>Basileuterus luteoviridis</i>	BB,BS,RB	C			v,r	II
<i>Basileuterus nigrocristatus</i>	RB,BB,BS	P			v	II
<i>Basileuterus tristriatus</i>	BM,BB,RB	C	C	E	v,r,c	Ib
<i>Basileuterus culicivorus</i>	BM,BS	P			v	Ib
<i>Coereba flaveola</i>	RB,BB,BS	C	C		v	II
VIREONINAE						
<i>Vireo leucophrys</i>	BM	O	P	E	v	Ia
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	RB,BS,BB	C			v	II
ICTERIDAE						
<i>Psarocolius angustifrons</i>	BM,BB	A	C	E	v,a	II
<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i> #	BM		C		v	Ia
<i>Molothrus bonariensis</i>	PS	P	E		v	III
<i>Cacicus cela</i>	RB			E	v	II
<i>Cacicus haemorrhous</i> #	BM,BB	C			v	Ib

Continuación Anexo.

<i>Cacicus leucoramphus</i>	BM,BS	P		v	II
<i>Sturnella magna</i> #	PS		C	v	III
<i>Sturnella militaris</i>	PS		P	v	III
FRINGILLIDAE					
<i>Carduelis spinescens</i>	BB,RB	P		v	II
CORVIDAE					
<i>Cyanolyca viridicyana</i>	BM	C		v	Ia
<i>Cyanocorax yncas</i>	BS,BB,BM	C	E	v	II

LOS OCULTOS VASOS COMUNICANTES ENTRE EL CONOCIMIENTO CIENTÍFICO Y LA ÉTICA

por

Moisés Wasserman¹

Resumen

Se hace un análisis de tres diferentes maneras en las que se puede entender la responsabilidad del científico con la ética. Una primera, apenas mencionada, es la que se encuentra más frecuentemente en la literatura moderna y que consiste en explicar a los éticos las implicaciones de nuevos problemas que surgen de desarrollos tecnológicos también novedosos. No se trata pues de nuevos conceptos en ética sino de una contribución a la solución de nuevos problemas usando el pensamiento ético tradicional. La segunda es el estudio biológico de la génesis de los comportamientos sociales, entre ellos el surgimiento de la moral en los humanos. Se traen algunos ejemplos de los animales y se discute en qué medida éstos evolucionaron biológicamente y son verdaderos antecedentes de la moral. Por último, se discute si es posible derivar o modificar normas morales a partir de conocimiento científico. Se plantean las dificultades lógicas para pasar del campo de lo que “es” (propio de la ciencia) al campo de lo que “debe ser” (propio de la ética), y se explica en qué consiste la denominada “Falacia Naturalista” denunciada por Moore. A pesar de eso, se muestran algunos ejemplos en los que resulta claro que debe existir algún mecanismo, o una vía, por medio del cual usando el conocimiento científico la sociedad ha modificado, en el curso de la historia, las normas morales. Una posible solución que se presenta es que la explicación metaética de las normas sí es susceptible al análisis, y a una confrontación con la realidad usando el método científico. Eso permite al hombre racional escoger con argumentos científicos la mejor entre dos normas alternativas, basándose en la fortaleza de sus explicaciones metaéticas.

Introducción

A muchos científicos y filósofos el título de esta conferencia les parecerá absurdo. Sin embargo, si indagáramos las razones por las cuales lo juzgan absurdo, nos encontraremos con la sorpresa de que hay total desacuerdo. Unos, sobre todo entre los científicos, lo rechazarán enfáticamente por el término “ocultos”, pues para ellos

los vasos comunicantes son evidentes y están expuestos a la luz pública; mientras que otros, generalmente entre los filósofos, rechazarán la pretensión misma de que tales vasos existan.

Somos testigos de una enorme y general inquietud sobre los efectos de la ciencia y la tecnología en el comportamiento moral de la humanidad. Permanentemente se

¹ Profesor Asociado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Presidente Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá. e-mail: mwasser@ciencias.unal.edu.co

escuchan voces que llaman a los científicos a asumir su responsabilidad en el manejo de las consecuencias de su actividad sobre la sociedad y sobre el mundo. Hay muchos ejemplos que muestran que esa responsabilidad ha sido asumida en forma personal y en grupo. Han surgido disciplinas como la bioética, la bioética global, la ética de la tierra, la ética biomédica, la ética ecológica, y tantas otras. Van Rensselaer Potter, quien propuso por primera vez el término "Bioética"¹, entre los anteriores es el más popular, ha tratado de fundamentar teóricamente su propuesta de una ética nueva y globalizante.

Sin embargo, hay que reconocer que no ha sido muy exitoso en eso, y se han impuesto más bien unas éticas aplicadas, que pretenden encontrar soluciones prácticas a problemas nuevos, que han surgido de los también nuevos desarrollos tecnológicos. No quiero decir con eso que el esfuerzo de la bioética no sea importante, por el contrario, una de las tareas centrales de la ética moderna es dar respuesta a los problemas que han surgido de las biotecnologías. Pero, no se trata en realidad de una nueva ética, sino de nuevos problemas. Éstos necesitan indudablemente el conocimiento científico para ser entendidos pero eso no quiere decir que su solución dependa sólo del conocimiento científico, ni que excluya de ninguna forma a la reflexión filosófica tradicional. La gran inquietud contemporánea alrededor de la relación entre ciencia y ética indica que hay un problema y que es muy complejo. Para ilustrar su complejidad iniciaré con algunas citas.

La primera es de Richard P. Feynman, posiblemente el físico más importante de la segunda mitad del siglo XX. Relataba² que un sacerdote budista en Hawai le dijo que "todo hombre recibe al nacer la llave del paraíso, sólo que esa llave sirve también para abrir las puertas del infierno", es él quien decide qué puerta abrir. Con esto sentaba Feynman la posición de que la ciencia y las consecuencias de su aplicación son ámbitos separados. La obligación del científico es producir conocimiento. Eso debe hacerse en forma rigurosa y el conocimiento debe ser tan veraz como sea posible. El hombre, no la ciencia, tiene la obligación de preocuparse por las implicaciones morales y sociales de la aplicación del conocimiento. Feynman mismo como hombre fue éticamente muy responsable y como científico muy riguroso.

La segunda cita proviene de Edward O. Wilson, importante evolucionista y biólogo conocido por sus investigaciones sobre el comportamiento social de las hormigas, y también por haber acuñado el término "sociobiología" que despierta en mucha gente gran desconfianza (muy frecuentemente en gente que no lo ha leído bien). Decía que "los científicos y los humanistas deben considerar la

posibilidad, de que ha llegado el momento, de que la ética sea retirada temporalmente de las manos de los filósofos y sea biologizada"; después complementa y aclara³ "la verdadera humanización del altruismo, en el sentido de añadirle sabiduría y reflexión al contrato social, sólo puede llegar a través de un examen científico profundo de la moral". Wilson nos está diciendo que en su opinión el altruismo humano y la moral son fenómenos biológicos, y serán perfectamente entendidos cuando se conozca bien su contenido biológico y sólo a partir de su génesis evolutiva.

La tercera cita es de un filósofo moderno, el ético Peter Singer, quien se ha dedicado muy especialmente a estudiar y criticar los escritos sobre ética que provienen del campo de la biología, la sociobiología y la genética. Refiriéndose a algunas teorías que plantea Wilson sobre la naturaleza humana dice⁴: "Todas esas explicaciones biológicas del comportamiento humano son controversiales; pero el interés acá no es si son ciertas o falsas. Nuestra preocupación son las implicaciones éticas de las teorías, no las teorías mismas". La posición de Singer (por supuesto mucho más compleja de lo que deja ver una cita breve), es que al ético le interesan las implicaciones, más que el contenido de verdad. El conocimiento, fundamental para Feynman y Wilson en las citas anteriores, es de importancia secundaria frente a sus propias implicaciones. La reflexión ética es independiente de los hechos y por tanto las normas morales no pueden ser derivadas de ellos.

Nos encontramos pues con varios problemas, y todos de importancia, que involucran al conocimiento científico y a la ética. ¿Puede la ciencia decir algo sobre los comportamientos morales exigidos como consecuencia de nuevos desarrollos tecnológicos? ¿Es la moral un producto de la evolución biológica como cree Wilson, y por tanto se explica con ella y se modifica de acuerdo con sus reglas? ¿Es necesaria la biología como fundamento de la ética? ¿Están separados el conocimiento y la ética por una barrera lógica infranqueable? ¿Nos sirven los hechos y el conocimiento científico en nuestras reflexiones éticas? Por supuesto que no pretendo acabar con todos esos problemas en un breve artículo, desearía sólo definirlos un poco más y adelantar en algunos casos algunas propuestas preliminares de solución. Tal vez tratar de mostrar que sí existen los vasos comunicantes nombrados en el título y señalar cuáles podrían ser algunos de ellos.

Biología y Ética

¿Cuál es la relación entre la biología y la ética? El hombre es un primate. El filósofo Michael Ruse lo llamó un mono modificado⁵. Un producto de la evolución bio-

lógica. Todas sus características físicas, todas sus estructuras fisiológicas y moleculares tienen homologías muy cercanas con las de otros animales. De centros de control en el hipotálamo y en el sistema límbico nos fluyen emociones de amor, odio, culpa y temor, y esos centros son indudables productos de la evolución. No es descabellado pensar que fenómenos más sofisticados del comportamiento estén también sustentados en la biología y tengan antecedentes en especies diferentes a la nuestra. ¿Qué puede entonces decirnos la biología sobre el comportamiento humano? Tratemos de definirlo con dos preguntas más precisas:

1. ¿Puede la biología (sobre todo la biología evolutiva) explicarnos cómo fueron los desarrollos que generaron en el hombre la capacidad para elaborar conceptos éticos, juicios sobre su propio comportamiento y en últimas complejos sistemas morales? Es decir, ¿explicaría la biología la génesis de una capacidad moral en los hombres? (Darwin la llamó un sentido moral⁶).
2. ¿Puede explicar la biología a la parte sustantiva de las normas? ¿Está la moral misma determinada biológicamente? ¿Nos provee la biología con hechos que permitan derivar nuevas normas o modificar antiguas? ¿Es posible usar el conocimiento para decidir cuál es el mejor entre dos sistemas normativos distintos?

La mayoría de los sociobiólogos responderían que sí a las dos preguntas sin dudar, muchos filósofos dirían que no. Examinemos brevemente cada una de ellas por separado.

¿Explica la biología evolutiva la génesis de la capacidad del hombre para ser moral?

Esa primera pregunta no se refiere a la moral misma, sino a la forma como pudo haber surgido evolutivamente la capacidad del hombre para desarrollarla. Ha habido una intensa investigación alrededor de ella, y se han logrado resultados muy interesantes. Algunos vienen del campo de la etología, que ha estudiado comportamientos sociales en los animales, que tal vez podrían ser antecedentes evolutivos de los sistemas morales humanos.

Seguramente uno de los más intrigantes es el altruismo, esa tendencia de algunos individuos a sacrificar sus posibilidades de supervivencia para aumentar las de otros, o la disposición para invertir grandes esfuerzos en otros individuos, en detrimento de sus propias posibilidades de vida y reproducción. Como mínimo, es un acto que confiere un beneficio a un extraño, con un costo para quien lo ejecuta. Es intrigante el altruismo, porque parece estar en abierta contradicción con la teoría, ampliamente acep-

tada, de la evolución por selección natural. Según esta teoría sobrevive, y se estabiliza en las poblaciones, aquel carácter que sea más apto para pasar a las futuras generaciones. Un gen que codifique para el auto-sacrificio desaparecería muy rápido, porque los individuos portadores morirían antes de reproducirse, o al menos tendrían menos oportunidades de hacerlo que aquellos que no portan tal gen y no se sacrifican por los otros. Sin embargo, hay muchos ejemplos, algunos impresionantes.

Seguramente el ejemplo más conocido de altruismo es el altruismo reproductivo⁷ en las sociedades de *Hymenoptera* (hormigas, abejas y avispas). Como es bien sabido, estos insectos desarrollan sociedades con individuos polimórficos, especializados en tareas específicas, muchos de ellos dedican toda su vida a la defensa de la sociedad, o a la consecución de alimentos, sin reproducirse. Estas especies son haplo-diploides, el sexo femenino tiene dos cromosomas de cada clase, mientras que el masculino tiene solo una copia. Eso hace que las relaciones de parentesco (kinship) sean anormales, así una abeja es más cercana genéticamente a sus hermanas que a sus hijos. Hay otros ejemplos de altruismo reproductivo, entre las aves en las que hay asistentes de nido, que a pesar de no ser padres de los pichones participan en el esfuerzo para alimentarlos. En mamíferos los ejemplos de este tipo de altruismo son menos frecuentes pero también existen. Seguramente el más extraño es el de los topos desnudos (*Heterocephalus glaber*) que forman colonias en las cuales la mayoría de los adultos son obreros, no reproductivos. Y otro, más frecuente, es el de diversos canes que retienen a parte de la camada como "ayudadores" para la cría de las camadas subsiguientes.

Es muy conocido también el tipo de altruismo que consiste en servir de vigía y avisar al grupo familiar de la presencia de predadores. Un caso bien estudiado⁸ es el de las ardillas de tierra (*Spermophilus beldingi*) en las cuales se observó que el 50% de las víctimas de los predadores son los vigías, que al avisar a su grupo familiar del peligro llaman la atención. Esos llamados se repiten y sus características acústicas les ayudan a las otras ardillas a localizar al predador, pero también ayudan al predador a situar al vigía muy precisamente.

Otro fenómeno importante, y que pareciera ser también un antecedente biológico de los sistemas morales, es el de la cooperación, o altruismo recíproco. Es un sistema en el cual se intercambian actos altruistas, que a la larga le producen al individuo un beneficio mayor que el costo en el que incurre. Un ejemplo interesante es el de los vampiros (*Desmodus rotundus*) que regurgitan sus comidas de sangre y las comparten con otros para compensar búsquedas

infructuosas de alimento. Wilkinson⁹ pudo mostrar cómo se trata realmente de un altruismo recíproco. Grupos de 8 a 12 hembras que se asocian por muy largos periodos de tiempo, intercambian los papeles de receptor y donador, y tienen la tendencia de remunerar más frecuentemente a aquellas de quienes habían recibido recientemente una donación. Por supuesto, este sistema debe sugerir inmediatamente en el observador la posibilidad del engaño. Si surgiera un individuo cuyos genes lo condicionaran para recibir más de lo que da, del punto de vista evolutivo, su progenie tendería a afianzarse rápidamente en la población porque tendría ventajas sobre los reciprocantes honestos, y en algunas generaciones, el de la deshonestidad sería el gen preponderante.

La existencia de los fenómenos de los cuales traje unos pocos, entre muchísimos ejemplos, parece contradecir el principio de la evolución por selección natural, por el cual, a la larga, desaparecerían de las poblaciones aquellos individuos que portan genes altruistas. La paradoja es sólo aparente, y se han propuesto algunas soluciones muy interesantes. Es muy fácil entender el altruismo de padres por sus hijos, éste cuadra perfectamente con la lógica evolutiva. William D. Hamilton extendió este argumento¹⁰ haciendo un muy interesante análisis matemático que explica las interacciones entre individuos familiares cercanos para mejorar sus respectivas capacidades de adaptación (fitness). Calculando un factor dependiente del grado de cercanía familiar al que llamó adaptabilidad incluyente (inclusive fitness) pudo modelar los comportamientos en ciertas sociedades animales (algunos de los ejemplos anteriores), y mostrar cómo esos comportamientos aparentemente paradójicos e inconvenientes, eran en realidad muy convenientes para mantener los genes del individuo altruista en la población. Hizo ver cómo esos comportamientos podían establecerse como estrategias evolutivas estables. Es decir, que la paradoja sólo es aparente, se siguen estableciendo aquellos genes que otorgan ventajas adaptativas como predice el Darwinismo clásico. La relación genética extraña en las *Hymenoptera* que mencioné antes, en que las hermanas son más cercanas genéticamente que los hijos, explica fácilmente, con el factor de Hamilton, ese caso extremo de altruismo reproductivo. Robert Trivers¹¹ complementó el trabajo de Hamilton y desarrolló un modelo matemático que permite explicar la selección natural de los sistemas de altruismo recíproco. El modelo muestra cómo la selección natural opera a largo término en contra del deshonesto, y se fija la tendencia a cooperar como una estrategia evolutiva estable.

Muy interesante también es el uso de la teoría de juegos por Robert Axelrod y Hamilton¹². Varios biólogos ya habían mostrado que muchas relaciones de cooperación

en sociedades animales parecen estar guiadas por algo análogo al juego conocido como el "dilema del prisionero" jugado en tiempo evolutivo. La situación es la siguiente: dos hombres han sido encarcelados acusados de cometer un crimen, y son interrogados por separado. Cada uno de ellos es incitado a echarle la culpa al otro y a producir evidencias de su crimen. Si ninguno de los dos cede a la presión, llamemos a eso cooperación por el silencio, no habrá suficientes pruebas y podrán condenarlos sólo por un crimen menor, con una sentencia pequeña. Si los dos ceden y traicionan al otro, habrá pruebas contra los dos y ambos serán considerados culpables y condenados a una larga condena, pero con alguna rebaja por colaboración con la justicia. Si uno de los dos traiciona y el otro coopera, quien coopera será condenado a prisión perpetua y quien traiciona saldrá libre. He ahí el dilema. Si los dos cooperaran les iría relativamente bien a ambos, pero ninguno se atreve a hacerlo porque si el otro traiciona, le iría a él sumamente mal. Con esa lógica el resultado del juego es evidente, los dos deben traicionar, les va a ir mal a ambos pero no tan mal como si alguno coopera mientras que el otro traiciona. Ahora, si se le da un valor numérico a cada resultado, de acuerdo con lo bueno o malo que es, y se juega muchas veces seguidas (imitando a muchas generaciones), los jugadores pueden establecer relaciones de confianza, analizar las intenciones del otro y generar estrategias que les permitan mejorar el resultado. Al final de un número muy grande de repeticiones se suman puntos y se define al ganador.

Obviamente el número de estrategias posibles que pueden surgir en ese juego iterativo es muy grande. Axelrod se puso en la búsqueda de la mejor estrategia. Para eso hizo un concurso, e invitó a los más importantes matemáticos en teoría de juegos a proponer estrategias. Recibió 14 propuestas y él diseñó como control una estrategia en la cual se traicionaba o cooperaba completamente al azar. Tradujo todas las estrategias al mismo lenguaje de computación, y en un muy buen computador las puso a jugar a la una contra la otra. En cada caso permitió 200 juegos seguidos antes de totalizar pérdidas y ganancias. La estrategia ganadora fue la propuesta por el profesor Anatol Rapaport, matemático de la Universidad de Toronto. La llamó la estrategia del "Tit for Tat" o "tal para cual" que consistía en cooperar en la primera jugada y de ahí en adelante copiar la jugada anterior del oponente. Esta estrategia, que se basa en cooperar, pero no ingenuamente sino reaccionando ante la actitud del otro, resultó mejor que otras que se basaban en no cooperar, o en cooperar sin tener en cuenta lo que el otro hacía. Es interesante notar que de las 14 estrategias recibidas, ocho se basaban en no traicionar nunca antes que el oponente, y esas ocho estrategias tuvieron los mejores

puntajes. El juego se puede aplicar a muchos comportamientos biológicos conocidos y la conclusión es que en un proceso iterativo de selección, generación tras generación, predomina finalmente la estrategia de cooperación recíproca. Este es uno de los ejemplos del uso de teoría de juegos en el análisis de la evolución de los comportamientos sociales en animales. Una conclusión general es que en una población pueden surgir en forma espontánea estrategias de altruismo (léase genes) y de cooperación, y que en tiempo evolutivo esas estrategias (genes) pueden fijarse en la población como “estrategias evolutivas estables”.

Estos ejemplos sólo muestran que comportamientos sociales como el altruismo y la cooperación pueden surgir espontáneamente en animales sociales sin ninguna regla diferente a la de la evolución por selección natural, y un apoyo fuerte a esta hipótesis es el muy reciente reporte¹³ del aislamiento, caracterización y secuenciación de un gen que define el comportamiento altruista en hormigas.

La pregunta obvia es en qué medida estos comportamientos animales son extrapolables al hombre y si tienen algo que ver con la moral. Sería absurdo pretender que el altruismo de una ardilla vigía es el mismo de Albert Schweizer, o que el de una abeja obrera que renuncia a procrear es similar al de un sacerdote que dedica su vida a una obra social. Sin embargo, parece que se puede decir que los sistemas morales deben ser compatibles con la biología de la especie. Una abeja que pretendiera establecer en su panal el principio de que “todas las abejas son iguales” sería tan condenable en su sociedad como un hombre que quiera ser escogido como el único padre de todos los hijos de su comunidad. Lo que le fija la evolución biológica al hombre es la capacidad de ser moral y limita sus posibilidades, entre todos los sistemas morales imaginables, a aquellos que sean compatibles con su biología. Por supuesto, no puede determinar qué sistema se va a desarrollar. Es posiblemente algo análogo a la gramática universal propuesta por Chomski¹⁴. La capacidad gramática está genéticamente determinada. Un niño sólo puede aprender a hablar lenguajes humanos, pero nada determina en su genética cuál de esos idiomas va a hablar. Eso será fijado culturalmente.

¿Pueden deducirse las normas morales de los hechos biológicos y del conocimiento?

Esta segunda pregunta es a todas luces mucho más difícil de responder. Está íntimamente relacionada con preguntas fundamentales que ha hecho el hombre desde siempre. ¿Es el hombre moral por naturaleza como proponen Aristóteles y Tomás de Aquino? ¿Es un sistema artificial que le da a quien detenta el poder la capacidad de

comandar y el derecho a ser obedecido como cree Hobbes? Es el acto moral un acto necesariamente racional como piensa Kant o es necesariamente pasional como propone Hume? A pesar de la estrecha relación y dependencia de esos temas, me limitaré en este artículo solamente a discutir algunas relaciones entre el conocimiento científico y las normas morales.

Ya se había inferido que la biología sólo es “destino” en una forma muy limitada. Un repertorio de comportamientos es genéticamente heredado de nuestros ancestros evolutivos, pero las formas específicas que estos comportamientos asuman no pueden predecirse de la genética, sino que están sujetos a las circunstancias en que se desarrolla la sociedad específica, es decir, son productos culturales.

Por supuesto, hay una discusión muy activa en el campo de la sociobiología sobre en qué medida la cultura a su vez está también determinada genéticamente. Wilson (3) afirma que “las premisas éticas son productos peculiares de la historia genética, y pueden entenderse solamente como mecanismos adaptativos para la especie que las posee”. La lógica del argumento se basa en la reducción de las “premisas éticas” que son sentimientos secundarios, a los sentimientos primarios sobre los cuales se construyen. Las premisas éticas serían productos racionales de un hombre que tiene sentimientos de temor, de amor y de compasión, que es capaz de reconocerse a sí mismo como una entidad independiente, y reconocer a los otros hombres como entidades independientes parecidas. Pero, la razón, los sentimientos y la capacidad de reconocimiento, a sí mismo y a los otros, son características que deben ser explicadas biológica y evolutivamente, y por tanto sus productos también.

Otros autores, uno de ellos Richard Dawkins¹⁵, han tratado de mostrar cómo los mismos principios de biología evolutiva pueden explicar en forma análoga el desarrollo de las culturas. Dawkins acuñó el término “memes” en analogía a genes, como replicadores autónomos pero que no tienen existencia física sino que pueden ser ideas, conceptos, incluso tonadas o actitudes, y que se replican en la población, sujetos a la aparición de cambios y mutaciones y a una selección natural basada precisamente en su éxito relativo para replicarse. Han surgido también corrientes de psicología evolutiva y de epistemología evolutiva. Todas éstas tratan de resolver la dicotomía biología-cultura mostrando que en realidad la cultura es una extensión de la biología que evoluciona de acuerdo con las mismas reglas fundamentales con las que han venido evolucionando los seres vivos en el mundo.

Sin embargo, el paso lógico de un hecho, o de un conocimiento a una norma, no se explica con ninguno de

los intentos anteriores. Ya había advertido Hume en 1739 y fue extraordinariamente bien analizado por Moore en 1903 que no es posible lógicamente derivar lo que "debe ser" de lo que "es". Moore denominó a este error filosófico la "Falacia Naturalista", e infortunadamente muchos de los científicos que se acercan al tema, en gran medida los sociobiólogos antes mencionados, la cometen. La ciencia puede decir cómo funcionan las cosas, la biología evolutiva tal vez puede proponer una teoría científica sobre la forma como el humano adquirió su capacidad de ser moral, pero no puede decidir si un hecho es bueno o es malo, basándose simplemente en el estudio de los hechos mismos. Un argumento no puede ser válido lógicamente a menos que las conclusiones sólo contengan términos que están presentes en las premisas. Para proceder lógicamente de lo que "es" a lo que "debe ser" sería necesario incluir una premisa que justifique la transición. Pero es evidente que esta premisa a su vez debe ser justificada por otra y así indefinidamente. El "es" pertenece al dominio del conocimiento científico, el "debe ser" al de la ética, y pareciera que lógicamente no existe la posibilidad de derivar el uno del otro. Ni siquiera se pueden usar argumentos naturalistas. Es obvio que la viruela fue un fenómeno natural y su erradicación no, pero nadie se atrevería a decir que eso hace que la viruela sea moral y que quienes la erradicaron sean inmorales.

Por supuesto la discusión es compleja y han participado muchísimos brillantes filósofos en ella. Aun así, y después de muchos intentos de rebatirla, creo que la "Falacia Naturalista" constituye un argumento muy fuerte contra el uso de conocimientos científicos para justificar el establecimiento o cambio de las normas morales. Sin embargo, la realidad muestra que los sistemas morales han cambiado y cambian con el tiempo, y no puede uno dejar de preguntarse, ¿si el ámbito moral está aislado del conocimiento, cuál es la fuerza que mueve su cambio?

Pensemos en un médico del siglo XVII que enfrentó un paciente con fiebre y con grave congestión y le recetó una sangría. Ese acto médico fue ético y respetable. El paciente y sus familiares seguro quedaron agradecidos con el doctor y le profesaron un gran respeto. Si un médico hoy le recetara una sangría a un paciente en similares condiciones, no sólo estaría haciendo un acto contra la ética, sino que seguramente tendría que responder penalmente por él. ¿Qué hace que el mismo acto, ejecutado por dos médicos que hicieron exactamente el mismo juramento hipocrático, haya sido moral en el siglo XVII e inmoral hoy? Es inevitable concluir que la única diferencia es el conocimiento. El médico de hoy tiene un conocimiento que convierte a la sangría en un acto no ético. Es

decir, hay un vaso comunicante oculto, que a pesar de la "Falacia Naturalista" permite modificar una norma moral con un conocimiento.

Se pueden traer muchos ejemplos, creo que el más dramático de todos es el impacto que ha tenido la redefinición de lo que es normal gracias a la moderna estadística. Hoy en día no hay barreras cualitativas entre lo normal y lo anormal, se trata simplemente de una distribución estadística, así que normal es aquello que sucede con más frecuencia, pero no es por ello necesariamente más o menos bueno. Piensen en qué medida ese concepto de lo normal como lo frecuente, no como lo bueno, y lo anormal como lo infrecuente, y no cómo lo malo, ha cambiado los comportamientos de la sociedad moderna con algunos grupos minoritarios como el de los homosexuales. Nuevamente, hechos derivados de estudios científicos, han logrado revocar normas morales y cambiarlas por otras totalmente opuestas.

¿Dónde están pues los vasos comunicantes? Es este un campo especulativo, en el cual se adelantan interesantes debates y se han propuesto algunas soluciones (19, 20). Un sistema moral tiene siempre dos componentes. El primero es el normativo, dice qué es lo que se debe hacer. El segundo es un componente metaético explicativo. Se debe hacer porque va a causar el bienestar de la gente, porque produce estabilidad, porque defiende a la sociedad, o no se debe hacer porque tendrá consecuencias perversas, porque el acto proviene de un maleficio, o por muchas otras razones. Ese componente metaético sí es susceptible de ser examinado y puesto a prueba con el método científico. Una norma cuya explicación se ve refutada es una norma débil, y si estamos en la posibilidad de escoger entre dos normas alternativas, se pueden poner a prueba sus explicaciones metaéticas, y seguramente en forma racional desecharemos aquella basada en un argumento rebatido. Es decir, podemos, con un mecanismo de "conjeturas y refutaciones" como el que usamos en ciencia, discriminar a aquellas normas cuyos fundamentos y explicaciones son débiles y cambiarlas por otras mejor sustentadas. Eso explicaría al menos parcialmente por qué las normas cambian y, como en los ejemplos anteriores, por qué parecen cambiar dependiendo de la adquisición de nuevos conocimientos. Eso nos permite decir con algo de seguridad que la Declaración Universal de los Derechos del Hombre es una norma mejor que los Códigos de Hammurabi.

Por supuesto, hay muchísimo más que decir en este tema, pero quisiera aun con esta discusión tan breve e incompleta sacar algunas conclusiones sobre el papel del conocimiento científico en la construcción de la ética y señalar

algunos de los vasos comunicantes que parecen existir entre los dos campos que en lógica están tan separados:

1. La ciencia debe jugar un importante papel en la definición y explicación de los nuevos problemas éticos que sus aplicaciones presentan al hombre. Si bien es cierto que no se trata de una nueva ética, y que la ciencia no puede reemplazar en eso a la reflexión filosófica rigurosa, no es menos cierto que esa reflexión será poco rigurosa e insuficiente, si no se entienden en profundidad los elementos científicos del problema.
2. La ciencia puede y debe intentar explicaciones cada vez mejores sobre la génesis de los comportamientos sociales en el hombre. Ese conocimiento ayudará a conocer los límites de lo que es una moral biológicamente posible.
3. La ciencia puede apoyar a definir entre normas alternativas, no con análisis fácticos sobre las normas mismas, sino sopesando el valor de las explicaciones metaéticas que las sustentan.

Creo que así se podría definir en forma más precisa el papel que el científico, como tal y no como ciudadano corriente, podría jugar en la construcción y modificación de los sistemas morales que regulan a la sociedad moderna.

Referencias

1. **Van Rensselaer Potter.** 1971. *Bioethics, Bridge to the Future.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
2. **Richard P. Feynman.** 1998. *The Meaning of it All. Thoughts of a Citizen Scientist.* Perseus Books, Reading, Massachusetts.
3. **Edward O. Wilson.** 1978. *Sociobiology: The New Synthesis* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
4. **Peter Singer.** 1981. *The Expanding Circle.* Ethics and Sociobiology. Farrar, Strauss and Giroux Eds. New York.
5. **Michael Ruse.** 1986. *Evolutionary Ethics: A Phenix Arisen,* Zygon 21: 95-112
6. **Charles Darwin.** 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Race.* 2nd ed. John Murray, London. 148-194.
7. **Robert Trivers.** 1985. *Social Evolution.* The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, California
8. **PW Sherman.** 1977. *Nepotism and the evolution of alarm calls.* Science 197:1246-1253
9. **GS Wilkinson.** 1984. *Reciprocal food sharing in the vampire bat.* Nature 308: 181-184
10. **WD Hamilton.** 1964.. *The Genetical Evolution of Social Behaviour.* Journal of Theoretical Biology 7:1-16
11. **R Trivers.** 1971. *The Evolution of Reciprocal Altruism.* The Quarterly Review of Biology 46: 35-57
12. **R Axelrod and WD Hamilton.** 1981. *The Evolution of Cooperation.* Science 211: 1390-1396
13. **M Krieger and K Ross.** 2002. *Identification of a major gene regulating complex social behavior.* Science 295: 328-331.
14. **N Chomsky.** 1980. *Rules and Representations.* Columbia University Press. New York.
15. **R Dawkins.** 1989. *The Selfish Gene.* Oxford University Press. Oxford
16. **D Hume.** 1888. *A treatise on Human Nature.* Clarendon Press. Oxford (Publicado por primera vez en 1739).
17. **GE Moore.** 1988. *Principia Ethica.* Prometheus Books. Amherst, New York (Publicado por primera vez en 1903).
18. **KR Popper.** 1963. *Conjectures and Refutations. The Growth of Scientific Knowledge.* Routledge and Kegan Paul Ltd. London
19. **M Ruse.** 1986. *Taking Darwin Seriously.* Basil Blackwell. Oxford
20. **WA Rottschaeffer and D Martinsen.** 1990. *Really Taking Darwin Seriously: An Alternative to Michael Ruse's Darwinian Metaethics.* Biology and Philosophy 5: 149-173.

LOS OCULTOS VASOS COMUNICANTES ENTRE EL CONOCIMIENTO CIENTÍFICO Y LA ÉTICA

por

Moisés Wasserman¹

Resumen

Se hace un análisis de tres diferentes maneras en las que se puede entender la responsabilidad del científico con la ética. Una primera, apenas mencionada, es la que se encuentra más frecuentemente en la literatura moderna y que consiste en explicar a los éticos las implicaciones de nuevos problemas que surgen de desarrollos tecnológicos también novedosos. No se trata pues de nuevos conceptos en ética sino de una contribución a la solución de nuevos problemas usando el pensamiento ético tradicional. La segunda es el estudio biológico de la génesis de los comportamientos sociales, entre ellos el surgimiento de la moral en los humanos. Se traen algunos ejemplos de los animales y se discute en qué medida éstos evolucionaron biológicamente y son verdaderos antecedentes de la moral. Por último, se discute si es posible derivar o modificar normas morales a partir de conocimiento científico. Se plantean las dificultades lógicas para pasar del campo de lo que “es” (propio de la ciencia) al campo de lo que “debe ser” (propio de la ética), y se explica en qué consiste la denominada “Falacia Naturalista” denunciada por Moore. A pesar de eso, se muestran algunos ejemplos en los que resulta claro que debe existir algún mecanismo, o una vía, por medio del cual usando el conocimiento científico la sociedad ha modificado, en el curso de la historia, las normas morales. Una posible solución que se presenta es que la explicación metaética de las normas sí es susceptible al análisis, y a una confrontación con la realidad usando el método científico. Eso permite al hombre racional escoger con argumentos científicos la mejor entre dos normas alternativas, basándose en la fortaleza de sus explicaciones metaéticas.

Introducción

A muchos científicos y filósofos el título de esta conferencia les parecerá absurdo. Sin embargo, si indagáramos las razones por las cuales lo juzgan absurdo, nos encontraremos con la sorpresa de que hay total desacuerdo. Unos, sobre todo entre los científicos, lo rechazarán enfáticamente por el término “ocultos”, pues para ellos

los vasos comunicantes son evidentes y están expuestos a la luz pública; mientras que otros, generalmente entre los filósofos, rechazarán la pretensión misma de que tales vasos existan.

Somos testigos de una enorme y general inquietud sobre los efectos de la ciencia y la tecnología en el comportamiento moral de la humanidad. Permanentemente se

¹ Profesor Asociado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Presidente Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá. e-mail: mwasser@ciencias.unal.edu.co

escuchan voces que llaman a los científicos a asumir su responsabilidad en el manejo de las consecuencias de su actividad sobre la sociedad y sobre el mundo. Hay muchos ejemplos que muestran que esa responsabilidad ha sido asumida en forma personal y en grupo. Han surgido disciplinas como la bioética, la bioética global, la ética de la tierra, la ética biomédica, la ética ecológica, y tantas otras. Van Rensselaer Potter, quien propuso por primera vez el término "Bioética"¹, entre los anteriores es el más popular, ha tratado de fundamentar teóricamente su propuesta de una ética nueva y globalizante.

Sin embargo, hay que reconocer que no ha sido muy exitoso en eso, y se han impuesto más bien unas éticas aplicadas, que pretenden encontrar soluciones prácticas a problemas nuevos, que han surgido de los también nuevos desarrollos tecnológicos. No quiero decir con eso que el esfuerzo de la bioética no sea importante, por el contrario, una de las tareas centrales de la ética moderna es dar respuesta a los problemas que han surgido de las biotecnologías. Pero, no se trata en realidad de una nueva ética, sino de nuevos problemas. Éstos necesitan indudablemente el conocimiento científico para ser entendidos pero eso no quiere decir que su solución dependa sólo del conocimiento científico, ni que excluya de ninguna forma a la reflexión filosófica tradicional. La gran inquietud contemporánea alrededor de la relación entre ciencia y ética indica que hay un problema y que es muy complejo. Para ilustrar su complejidad iniciaré con algunas citas.

La primera es de Richard P. Feynman, posiblemente el físico más importante de la segunda mitad del siglo XX. Relataba² que un sacerdote budista en Hawai le dijo que "todo hombre recibe al nacer la llave del paraíso, sólo que esa llave sirve también para abrir las puertas del infierno", es él quien decide qué puerta abrir. Con esto sentaba Feynman la posición de que la ciencia y las consecuencias de su aplicación son ámbitos separados. La obligación del científico es producir conocimiento. Eso debe hacerse en forma rigurosa y el conocimiento debe ser tan veraz como sea posible. El hombre, no la ciencia, tiene la obligación de preocuparse por las implicaciones morales y sociales de la aplicación del conocimiento. Feynman mismo como hombre fue éticamente muy responsable y como científico muy riguroso.

La segunda cita proviene de Edward O. Wilson, importante evolucionista y biólogo conocido por sus investigaciones sobre el comportamiento social de las hormigas, y también por haber acuñado el término "sociobiología" que despierta en mucha gente gran desconfianza (muy frecuentemente en gente que no lo ha leído bien). Decía que "los científicos y los humanistas deben considerar la

posibilidad, de que ha llegado el momento, de que la ética sea retirada temporalmente de las manos de los filósofos y sea biologizada"; después complementa y aclara³ "la verdadera humanización del altruismo, en el sentido de añadirle sabiduría y reflexión al contrato social, sólo puede llegar a través de un examen científico profundo de la moral". Wilson nos está diciendo que en su opinión el altruismo humano y la moral son fenómenos biológicos, y serán perfectamente entendidos cuando se conozca bien su contenido biológico y sólo a partir de su génesis evolutiva.

La tercera cita es de un filósofo moderno, el ético Peter Singer, quien se ha dedicado muy especialmente a estudiar y criticar los escritos sobre ética que provienen del campo de la biología, la sociobiología y la genética. Refiriéndose a algunas teorías que plantea Wilson sobre la naturaleza humana dice⁴: "Todas esas explicaciones biológicas del comportamiento humano son controversiales; pero el interés acá no es si son ciertas o falsas. Nuestra preocupación son las implicaciones éticas de las teorías, no las teorías mismas". La posición de Singer (por supuesto mucho más compleja de lo que deja ver una cita breve), es que al ético le interesan las implicaciones, más que el contenido de verdad. El conocimiento, fundamental para Feynman y Wilson en las citas anteriores, es de importancia secundaria frente a sus propias implicaciones. La reflexión ética es independiente de los hechos y por tanto las normas morales no pueden ser derivadas de ellos.

Nos encontramos pues con varios problemas, y todos de importancia, que involucran al conocimiento científico y a la ética. ¿Puede la ciencia decir algo sobre los comportamientos morales exigidos como consecuencia de nuevos desarrollos tecnológicos? ¿Es la moral un producto de la evolución biológica como cree Wilson, y por tanto se explica con ella y se modifica de acuerdo con sus reglas? ¿Es necesaria la biología como fundamento de la ética? ¿Están separados el conocimiento y la ética por una barrera lógica infranqueable? ¿Nos sirven los hechos y el conocimiento científico en nuestras reflexiones éticas? Por supuesto que no pretendo acabar con todos esos problemas en un breve artículo, desearía sólo definirlos un poco más y adelantar en algunos casos algunas propuestas preliminares de solución. Tal vez tratar de mostrar que sí existen los vasos comunicantes nombrados en el título y señalar cuáles podrían ser algunos de ellos.

Biología y Ética

¿Cuál es la relación entre la biología y la ética? El hombre es un primate. El filósofo Michael Ruse lo llamó un mono modificado⁵. Un producto de la evolución bio-

lógica. Todas sus características físicas, todas sus estructuras fisiológicas y moleculares tienen homologías muy cercanas con las de otros animales. De centros de control en el hipotálamo y en el sistema límbico nos fluyen emociones de amor, odio, culpa y temor, y esos centros son indudables productos de la evolución. No es descabellado pensar que fenómenos más sofisticados del comportamiento estén también sustentados en la biología y tengan antecedentes en especies diferentes a la nuestra. ¿Qué puede entonces decirnos la biología sobre el comportamiento humano? Tratemos de definirlo con dos preguntas más precisas:

1. ¿Puede la biología (sobre todo la biología evolutiva) explicarnos cómo fueron los desarrollos que generaron en el hombre la capacidad para elaborar conceptos éticos, juicios sobre su propio comportamiento y en últimas complejos sistemas morales? Es decir, ¿explicaría la biología la génesis de una capacidad moral en los hombres? (Darwin la llamó un sentido moral⁶).
2. ¿Puede explicar la biología a la parte sustantiva de las normas? ¿Está la moral misma determinada biológicamente? ¿Nos provee la biología con hechos que permitan derivar nuevas normas o modificar antiguas? ¿Es posible usar el conocimiento para decidir cuál es el mejor entre dos sistemas normativos distintos?

La mayoría de los sociobiólogos responderían que sí a las dos preguntas sin dudar, muchos filósofos dirían que no. Examinemos brevemente cada una de ellas por separado.

¿Explica la biología evolutiva la génesis de la capacidad del hombre para ser moral?

Esa primera pregunta no se refiere a la moral misma, sino a la forma como pudo haber surgido evolutivamente la capacidad del hombre para desarrollarla. Ha habido una intensa investigación alrededor de ella, y se han logrado resultados muy interesantes. Algunos vienen del campo de la etología, que ha estudiado comportamientos sociales en los animales, que tal vez podrían ser antecedentes evolutivos de los sistemas morales humanos.

Seguramente uno de los más intrigantes es el altruismo, esa tendencia de algunos individuos a sacrificar sus posibilidades de supervivencia para aumentar las de otros, o la disposición para invertir grandes esfuerzos en otros individuos, en detrimento de sus propias posibilidades de vida y reproducción. Como mínimo, es un acto que confiere un beneficio a un extraño, con un costo para quien lo ejecuta. Es intrigante el altruismo, porque parece estar en abierta contradicción con la teoría, ampliamente acep-

tada, de la evolución por selección natural. Según esta teoría sobrevive, y se estabiliza en las poblaciones, aquel carácter que sea más apto para pasar a las futuras generaciones. Un gen que codifique para el auto-sacrificio desaparecería muy rápido, porque los individuos portadores morirían antes de reproducirse, o al menos tendrían menos oportunidades de hacerlo que aquellos que no portan tal gen y no se sacrifican por los otros. Sin embargo, hay muchos ejemplos, algunos impresionantes.

Seguramente el ejemplo más conocido de altruismo es el altruismo reproductivo⁷ en las sociedades de *Hymenoptera* (hormigas, abejas y avispas). Como es bien sabido, estos insectos desarrollan sociedades con individuos polimórficos, especializados en tareas específicas, muchos de ellos dedican toda su vida a la defensa de la sociedad, o a la consecución de alimentos, sin reproducirse. Estas especies son haplo-diploides, el sexo femenino tiene dos cromosomas de cada clase, mientras que el masculino tiene solo una copia. Eso hace que las relaciones de parentesco (kinship) sean anormales, así una abeja es más cercana genéticamente a sus hermanas que a sus hijos. Hay otros ejemplos de altruismo reproductivo, entre las aves en las que hay asistentes de nido, que a pesar de no ser padres de los pichones participan en el esfuerzo para alimentarlos. En mamíferos los ejemplos de este tipo de altruismo son menos frecuentes pero también existen. Seguramente el más extraño es el de los topos desnudos (*Heterocephalus glaber*) que forman colonias en las cuales la mayoría de los adultos son obreros, no reproductivos. Y otro, más frecuente, es el de diversos canes que retienen a parte de la camada como "ayudadores" para la cría de las camadas subsiguientes.

Es muy conocido también el tipo de altruismo que consiste en servir de vigía y avisar al grupo familiar de la presencia de predadores. Un caso bien estudiado⁸ es el de las ardillas de tierra (*Spermophilus beldingi*) en las cuales se observó que el 50% de las víctimas de los predadores son los vigías, que al avisar a su grupo familiar del peligro llaman la atención. Esos llamados se repiten y sus características acústicas les ayudan a las otras ardillas a localizar al predador, pero también ayudan al predador a situar al vigía muy precisamente.

Otro fenómeno importante, y que pareciera ser también un antecedente biológico de los sistemas morales, es el de la cooperación, o altruismo recíproco. Es un sistema en el cual se intercambian actos altruistas, que a la larga le producen al individuo un beneficio mayor que el costo en el que incurre. Un ejemplo interesante es el de los vampiros (*Desmodus rotundus*) que regurgitan sus comidas de sangre y las comparten con otros para compensar búsquedas

infructuosas de alimento. Wilkinson⁹ pudo mostrar cómo se trata realmente de un altruismo recíproco. Grupos de 8 a 12 hembras que se asocian por muy largos periodos de tiempo, intercambian los papeles de receptor y donador, y tienen la tendencia de remunerar más frecuentemente a aquellas de quienes habían recibido recientemente una donación. Por supuesto, este sistema debe sugerir inmediatamente en el observador la posibilidad del engaño. Si surgiera un individuo cuyos genes lo condicionaran para recibir más de lo que da, del punto de vista evolutivo, su progenie tendería a afianzarse rápidamente en la población porque tendría ventajas sobre los reciprocantes honestos, y en algunas generaciones, el de la deshonestidad sería el gen preponderante.

La existencia de los fenómenos de los cuales traje unos pocos, entre muchísimos ejemplos, parece contradecir el principio de la evolución por selección natural, por el cual, a la larga, desaparecerían de las poblaciones aquellos individuos que portan genes altruistas. La paradoja es sólo aparente, y se han propuesto algunas soluciones muy interesantes. Es muy fácil entender el altruismo de padres por sus hijos, éste cuadra perfectamente con la lógica evolutiva. William D. Hamilton extendió este argumento¹⁰ haciendo un muy interesante análisis matemático que explica las interacciones entre individuos familiares cercanos para mejorar sus respectivas capacidades de adaptación (fitness). Calculando un factor dependiente del grado de cercanía familiar al que llamó adaptabilidad incluyente (inclusive fitness) pudo modelar los comportamientos en ciertas sociedades animales (algunos de los ejemplos anteriores), y mostrar cómo esos comportamientos aparentemente paradójicos e inconvenientes, eran en realidad muy convenientes para mantener los genes del individuo altruista en la población. Hizo ver cómo esos comportamientos podían establecerse como estrategias evolutivas estables. Es decir, que la paradoja sólo es aparente, se siguen estableciendo aquellos genes que otorgan ventajas adaptativas como predice el Darwinismo clásico. La relación genética extraña en las *Hymenoptera* que mencioné antes, en que las hermanas son más cercanas genéticamente que los hijos, explica fácilmente, con el factor de Hamilton, ese caso extremo de altruismo reproductivo. Robert Trivers¹¹ complementó el trabajo de Hamilton y desarrolló un modelo matemático que permite explicar la selección natural de los sistemas de altruismo recíproco. El modelo muestra cómo la selección natural opera a largo término en contra del deshonesto, y se fija la tendencia a cooperar como una estrategia evolutiva estable.

Muy interesante también es el uso de la teoría de juegos por Robert Axelrod y Hamilton¹². Varios biólogos ya habían mostrado que muchas relaciones de cooperación

en sociedades animales parecen estar guiadas por algo análogo al juego conocido como el "dilema del prisionero" jugado en tiempo evolutivo. La situación es la siguiente: dos hombres han sido encarcelados acusados de cometer un crimen, y son interrogados por separado. Cada uno de ellos es incitado a echarle la culpa al otro y a producir evidencias de su crimen. Si ninguno de los dos cede a la presión, llamemos a eso cooperación por el silencio, no habrá suficientes pruebas y podrán condenarlos sólo por un crimen menor, con una sentencia pequeña. Si los dos ceden y traicionan al otro, habrá pruebas contra los dos y ambos serán considerados culpables y condenados a una larga condena, pero con alguna rebaja por colaboración con la justicia. Si uno de los dos traiciona y el otro coopera, quien coopera será condenado a prisión perpetua y quien traiciona saldrá libre. He ahí el dilema. Si los dos cooperaran les iría relativamente bien a ambos, pero ninguno se atreve a hacerlo porque si el otro traiciona, le iría a él sumamente mal. Con esa lógica el resultado del juego es evidente, los dos deben traicionar, les va a ir mal a ambos pero no tan mal como si alguno coopera mientras que el otro traiciona. Ahora, si se le da un valor numérico a cada resultado, de acuerdo con lo bueno o malo que es, y se juega muchas veces seguidas (imitando a muchas generaciones), los jugadores pueden establecer relaciones de confianza, analizar las intenciones del otro y generar estrategias que les permitan mejorar el resultado. Al final de un número muy grande de repeticiones se suman puntos y se define al ganador.

Obviamente el número de estrategias posibles que pueden surgir en ese juego iterativo es muy grande. Axelrod se puso en la búsqueda de la mejor estrategia. Para eso hizo un concurso, e invitó a los más importantes matemáticos en teoría de juegos a proponer estrategias. Recibió 14 propuestas y él diseñó como control una estrategia en la cual se traicionaba o cooperaba completamente al azar. Tradujo todas las estrategias al mismo lenguaje de computación, y en un muy buen computador las puso a jugar a la una contra la otra. En cada caso permitió 200 juegos seguidos antes de totalizar pérdidas y ganancias. La estrategia ganadora fue la propuesta por el profesor Anatol Rapaport, matemático de la Universidad de Toronto. La llamó la estrategia del "Tit for Tat" o "tal para cual" que consistía en cooperar en la primera jugada y de ahí en adelante copiar la jugada anterior del oponente. Esta estrategia, que se basa en cooperar, pero no ingenuamente sino reaccionando ante la actitud del otro, resultó mejor que otras que se basaban en no cooperar, o en cooperar sin tener en cuenta lo que el otro hacía. Es interesante notar que de las 14 estrategias recibidas, ocho se basaban en no traicionar nunca antes que el oponente, y esas ocho estrategias tuvieron los mejores

puntajes. El juego se puede aplicar a muchos comportamientos biológicos conocidos y la conclusión es que en un proceso iterativo de selección, generación tras generación, predomina finalmente la estrategia de cooperación recíproca. Este es uno de los ejemplos del uso de teoría de juegos en el análisis de la evolución de los comportamientos sociales en animales. Una conclusión general es que en una población pueden surgir en forma espontánea estrategias de altruismo (léase genes) y de cooperación, y que en tiempo evolutivo esas estrategias (genes) pueden fijarse en la población como “estrategias evolutivas estables”.

Estos ejemplos sólo muestran que comportamientos sociales como el altruismo y la cooperación pueden surgir espontáneamente en animales sociales sin ninguna regla diferente a la de la evolución por selección natural, y un apoyo fuerte a esta hipótesis es el muy reciente reporte¹³ del aislamiento, caracterización y secuenciación de un gen que define el comportamiento altruista en hormigas.

La pregunta obvia es en qué medida estos comportamientos animales son extrapolables al hombre y si tienen algo que ver con la moral. Sería absurdo pretender que el altruismo de una ardilla vigía es el mismo de Albert Schweizer, o que el de una abeja obrera que renuncia a procrear es similar al de un sacerdote que dedica su vida a una obra social. Sin embargo, parece que se puede decir que los sistemas morales deben ser compatibles con la biología de la especie. Una abeja que pretendiera establecer en su panal el principio de que “todas las abejas son iguales” sería tan condenable en su sociedad como un hombre que quiera ser escogido como el único padre de todos los hijos de su comunidad. Lo que le fija la evolución biológica al hombre es la capacidad de ser moral y limita sus posibilidades, entre todos los sistemas morales imaginables, a aquellos que sean compatibles con su biología. Por supuesto, no puede determinar qué sistema se va a desarrollar. Es posiblemente algo análogo a la gramática universal propuesta por Chomski¹⁴. La capacidad gramática está genéticamente determinada. Un niño sólo puede aprender a hablar lenguajes humanos, pero nada determina en su genética cuál de esos idiomas va a hablar. Eso será fijado culturalmente.

¿Pueden deducirse las normas morales de los hechos biológicos y del conocimiento?

Esta segunda pregunta es a todas luces mucho más difícil de responder. Está íntimamente relacionada con preguntas fundamentales que ha hecho el hombre desde siempre. ¿Es el hombre moral por naturaleza como proponen Aristóteles y Tomás de Aquino? ¿Es un sistema artificial que le da a quien detenta el poder la capacidad de

comandar y el derecho a ser obedecido como cree Hobbes? Es el acto moral un acto necesariamente racional como piensa Kant o es necesariamente pasional como propone Hume? A pesar de la estrecha relación y dependencia de esos temas, me limitaré en este artículo solamente a discutir algunas relaciones entre el conocimiento científico y las normas morales.

Ya se había inferido que la biología sólo es “destino” en una forma muy limitada. Un repertorio de comportamientos es genéticamente heredado de nuestros ancestros evolutivos, pero las formas específicas que estos comportamientos asuman no pueden predecirse de la genética, sino que están sujetos a las circunstancias en que se desarrolla la sociedad específica, es decir, son productos culturales.

Por supuesto, hay una discusión muy activa en el campo de la sociobiología sobre en qué medida la cultura a su vez está también determinada genéticamente. Wilson (3) afirma que “las premisas éticas son productos peculiares de la historia genética, y pueden entenderse solamente como mecanismos adaptativos para la especie que las posee”. La lógica del argumento se basa en la reducción de las “premisas éticas” que son sentimientos secundarios, a los sentimientos primarios sobre los cuales se construyen. Las premisas éticas serían productos racionales de un hombre que tiene sentimientos de temor, de amor y de compasión, que es capaz de reconocerse a sí mismo como una entidad independiente, y reconocer a los otros hombres como entidades independientes parecidas. Pero, la razón, los sentimientos y la capacidad de reconocimiento, a sí mismo y a los otros, son características que deben ser explicadas biológica y evolutivamente, y por tanto sus productos también.

Otros autores, uno de ellos Richard Dawkins¹⁵, han tratado de mostrar cómo los mismos principios de biología evolutiva pueden explicar en forma análoga el desarrollo de las culturas. Dawkins acuñó el término “memes” en analogía a genes, como replicadores autónomos pero que no tienen existencia física sino que pueden ser ideas, conceptos, incluso tonadas o actitudes, y que se replican en la población, sujetos a la aparición de cambios y mutaciones y a una selección natural basada precisamente en su éxito relativo para replicarse. Han surgido también corrientes de psicología evolutiva y de epistemología evolutiva. Todas éstas tratan de resolver la dicotomía biología-cultura mostrando que en realidad la cultura es una extensión de la biología que evoluciona de acuerdo con las mismas reglas fundamentales con las que han venido evolucionando los seres vivos en el mundo.

Sin embargo, el paso lógico de un hecho, o de un conocimiento a una norma, no se explica con ninguno de

los intentos anteriores. Ya había advertido Hume en 1739 y fue extraordinariamente bien analizado por Moore en 1903 que no es posible lógicamente derivar lo que "debe ser" de lo que "es". Moore denominó a este error filosófico la "Falacia Naturalista", e infortunadamente muchos de los científicos que se acercan al tema, en gran medida los sociobiólogos antes mencionados, la cometen. La ciencia puede decir cómo funcionan las cosas, la biología evolutiva tal vez puede proponer una teoría científica sobre la forma como el humano adquirió su capacidad de ser moral, pero no puede decidir si un hecho es bueno o es malo, basándose simplemente en el estudio de los hechos mismos. Un argumento no puede ser válido lógicamente a menos que las conclusiones sólo contengan términos que están presentes en las premisas. Para proceder lógicamente de lo que "es" a lo que "debe ser" sería necesario incluir una premisa que justifique la transición. Pero es evidente que esta premisa a su vez debe ser justificada por otra y así indefinidamente. El "es" pertenece al dominio del conocimiento científico, el "debe ser" al de la ética, y pareciera que lógicamente no existe la posibilidad de derivar el uno del otro. Ni siquiera se pueden usar argumentos naturalistas. Es obvio que la viruela fue un fenómeno natural y su erradicación no, pero nadie se atrevería a decir que eso hace que la viruela sea moral y que quienes la erradicaron sean inmorales.

Por supuesto la discusión es compleja y han participado muchísimos brillantes filósofos en ella. Aun así, y después de muchos intentos de rebatirla, creo que la "Falacia Naturalista" constituye un argumento muy fuerte contra el uso de conocimientos científicos para justificar el establecimiento o cambio de las normas morales. Sin embargo, la realidad muestra que los sistemas morales han cambiado y cambian con el tiempo, y no puede uno dejar de preguntarse, ¿si el ámbito moral está aislado del conocimiento, cuál es la fuerza que mueve su cambio?

Pensemos en un médico del siglo XVII que enfrentó un paciente con fiebre y con grave congestión y le recetó una sangría. Ese acto médico fue ético y respetable. El paciente y sus familiares seguro quedaron agradecidos con el doctor y le profesaron un gran respeto. Si un médico hoy le recetara una sangría a un paciente en similares condiciones, no sólo estaría haciendo un acto contra la ética, sino que seguramente tendría que responder penalmente por él. ¿Qué hace que el mismo acto, ejecutado por dos médicos que hicieron exactamente el mismo juramento hipocrático, haya sido moral en el siglo XVII e inmoral hoy? Es inevitable concluir que la única diferencia es el conocimiento. El médico de hoy tiene un conocimiento que convierte a la sangría en un acto no ético. Es

decir, hay un vaso comunicante oculto, que a pesar de la "Falacia Naturalista" permite modificar una norma moral con un conocimiento.

Se pueden traer muchos ejemplos, creo que el más dramático de todos es el impacto que ha tenido la redefinición de lo que es normal gracias a la moderna estadística. Hoy en día no hay barreras cualitativas entre lo normal y lo anormal, se trata simplemente de una distribución estadística, así que normal es aquello que sucede con más frecuencia, pero no es por ello necesariamente más o menos bueno. Piensen en qué medida ese concepto de lo normal como lo frecuente, no como lo bueno, y lo anormal como lo infrecuente, y no cómo lo malo, ha cambiado los comportamientos de la sociedad moderna con algunos grupos minoritarios como el de los homosexuales. Nuevamente, hechos derivados de estudios científicos, han logrado revocar normas morales y cambiarlas por otras totalmente opuestas.

¿Dónde están pues los vasos comunicantes? Es este un campo especulativo, en el cual se adelantan interesantes debates y se han propuesto algunas soluciones (19, 20). Un sistema moral tiene siempre dos componentes. El primero es el normativo, dice qué es lo que se debe hacer. El segundo es un componente metaético explicativo. Se debe hacer porque va a causar el bienestar de la gente, porque produce estabilidad, porque defiende a la sociedad, o no se debe hacer porque tendrá consecuencias perversas, porque el acto proviene de un maleficio, o por muchas otras razones. Ese componente metaético sí es susceptible de ser examinado y puesto a prueba con el método científico. Una norma cuya explicación se ve refutada es una norma débil, y si estamos en la posibilidad de escoger entre dos normas alternativas, se pueden poner a prueba sus explicaciones metaéticas, y seguramente en forma racional desecharemos aquella basada en un argumento rebatido. Es decir, podemos, con un mecanismo de "conjeturas y refutaciones" como el que usamos en ciencia, discriminar a aquellas normas cuyos fundamentos y explicaciones son débiles y cambiarlas por otras mejor sustentadas. Eso explicaría al menos parcialmente por qué las normas cambian y, como en los ejemplos anteriores, por qué parecen cambiar dependiendo de la adquisición de nuevos conocimientos. Eso nos permite decir con algo de seguridad que la Declaración Universal de los Derechos del Hombre es una norma mejor que los Códigos de Hammurabi.

Por supuesto, hay muchísimo más que decir en este tema, pero quisiera aun con esta discusión tan breve e incompleta sacar algunas conclusiones sobre el papel del conocimiento científico en la construcción de la ética y señalar

algunos de los vasos comunicantes que parecen existir entre los dos campos que en lógica están tan separados:

1. La ciencia debe jugar un importante papel en la definición y explicación de los nuevos problemas éticos que sus aplicaciones presentan al hombre. Si bien es cierto que no se trata de una nueva ética, y que la ciencia no puede reemplazar en eso a la reflexión filosófica rigurosa, no es menos cierto que esa reflexión será poco rigurosa e insuficiente, si no se entienden en profundidad los elementos científicos del problema.
2. La ciencia puede y debe intentar explicaciones cada vez mejores sobre la génesis de los comportamientos sociales en el hombre. Ese conocimiento ayudará a conocer los límites de lo que es una moral biológicamente posible.
3. La ciencia puede apoyar a definir entre normas alternativas, no con análisis fácticos sobre las normas mismas, sino sopesando el valor de las explicaciones metaéticas que las sustentan.

Creo que así se podría definir en forma más precisa el papel que el científico, como tal y no como ciudadano corriente, podría jugar en la construcción y modificación de los sistemas morales que regulan a la sociedad moderna.

Referencias

1. **Van Rensselaer Potter.** 1971. *Bioethics, Bridge to the Future.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
2. **Richard P. Feynman.** 1998. *The Meaning of it All. Thoughts of a Citizen Scientist.* Perseus Books, Reading, Massachusetts.
3. **Edward O. Wilson.** 1978. *Sociobiology: The New Synthesis* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
4. **Peter Singer.** 1981. *The Expanding Circle.* Ethics and Sociobiology. Farrar, Strauss and Giroux Eds. New York.
5. **Michael Ruse.** 1986. *Evolutionary Ethics: A Phenix Arisen,* Zygon 21: 95-112
6. **Charles Darwin.** 1874. *The Descent of Man and Selection in Relation to Race.* 2nd ed. John Murray, London. 148-194.
7. **Robert Trivers.** 1985. *Social Evolution.* The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, California
8. **PW Sherman.** 1977. *Nepotism and the evolution of alarm calls.* Science 197:1246-1253
9. **GS Wilkinson.** 1984. *Reciprocal food sharing in the vampire bat.* Nature 308: 181-184
10. **WD Hamilton.** 1964. *The Genetical Evolution of Social Behaviour.* Journal of Theoretical Biology 7:1-16
11. **R Trivers.** 1971. *The Evolution of Reciprocal Altruism.* The Quarterly Review of Biology 46: 35-57
12. **R Axelrod and WD Hamilton.** 1981. *The Evolution of Cooperation.* Science 211: 1390-1396
13. **M Krieger and K Ross.** 2002. *Identification of a major gene regulating complex social behavior.* Science 295: 328-331.
14. **N Chomsky.** 1980. *Rules and Representations.* Columbia University Press. New York.
15. **R Dawkins.** 1989. *The Selfish Gene.* Oxford University Press. Oxford
16. **D Hume.** 1888. *A treatise on Human Nature.* Clarendon Press. Oxford (Publicado por primera vez en 1739).
17. **GE Moore.** 1988. *Principia Ethica.* Prometheus Books. Amherst, New York (Publicado por primera vez en 1903).
18. **KR Popper.** 1963. *Conjectures and Refutations. The Growth of Scientific Knowledge.* Routledge and Kegan Paul Ltd. London
19. **M Ruse.** 1986. *Taking Darwin Seriously.* Basil Blackwell. Oxford
20. **WA Rottschaeffer and D Martinsen.** 1990. *Really Taking Darwin Seriously: An Alternative to Michael Ruse's Darwinian Metaethics.* Biology and Philosophy 5: 149-173.

INFORME PRESENTADO POR DON JOSÉ A. LOZANO, SECRETARIO DE LA CORPORACIÓN, SOBRE LAS ACTIVIDADES DESARROLLADAS DURANTE EL AÑO ACADÉMICO COMPRENDIDO ENTRE EL 20 DE AGOSTO DE 2001 Y EL 19 DE AGOSTO DE 2002

A continuación se resumen las actividades adelantadas por la Corporación durante el año académico estatutario 2001 - 2002.

SESIONES

a. Junta Directiva. La Junta Directiva sesionó de manera ordinaria en once oportunidades, y extraordinariamente en dos ocasiones. En estas reuniones tomó las decisiones políticas y administrativas necesarias para el funcionamiento de la Academia.

El 28 de diciembre de 2001 firmó el contrato No. 021 de 2001 con la Universidad Nacional para ejecutar los dineros remanentes de los contratos 020 de 1999, su otro sí 01 de 2000, el contrato 019 y el 026 de 2000. Este contrato tiene una duración de 14 meses.

Se firmó con el Ministerio del Medio Ambiente, por intermedio de la SECAB, el contrato de consultoría 079-002/00 para la elaboración de "Guías de Formulación de Proyectos GEI".

Se prorrogaron por un año los contratos con Don Alex García: uno sobre arrendamiento del servidor virtual y el otro de prestación de servicios y actualización de páginas electrónicas.

b. Sesiones ordinarias. En las reuniones ordinarias celebradas, en su mayoría, los terceros miércoles de cada mes, se dictaron las siguientes conferencias:

Septiembre 19: Don Hernando Groot Liévano, "De cómo ayudó la fiebre amarilla a defender a Cartagena en 1741"

Octubre 17: Don Julio Carrizosa Umaña, "La visión ambiental compleja".

Noviembre 21: Don Humberto Rodríguez, "Resultados de los estudios realizados por el grupo de trabajo de gases de efecto invernadero de la Academia".

Diciembre 12: Profesor José García, "Teleotimia- protilo un nuevo enfoque de comprensión de la naturaleza".

Febrero 20: Don Santiago Gaviria Melo, "Una comparación limnológica entre lagos templados y tropicales de alta montaña".

Marzo 20: Don Luis Alejandro Barrera "Aproximaciones terapéuticas a algunas enfermedades genéticas" (Terapia Génica y Terapia de reemplazo Enzimático).

Abril 17: "Debate ético y legal en torno al patentamiento de genes humanos".

- Don Luis Alejandro Barrera – Académico Correspondiente y Director del Instituto de Errores Innatos del Metabolismo – Pontificia Universidad Javeriana (Coordinador del debate).
- Padre Alfonso Llano - Director Instituto de Bioética - Pontificia Universidad Javeriana.
- Doña Emilsen González de Cancino - Directora del Centro de Estudios sobre Genética y Derecho – Universidad Externado de Colombia.

Mayo 15: Don Santiago Díaz, "Novedades genéricas en asteráceas colombianas".

Junio 19: Revisión y discusión de Estatutos

Julio 24: Elección Junta Directiva periodo 2002-2004, la cual quedó constituida de la siguiente manera:

PRESIDENTE	Don Moisés Wasserman Lerner cc.17.157.126 de Bogotá
VICEPRESIDENTE	Don Hernando Dueñas Jiménez cc. 17.198.280 de Bogotá
SECRETARIO	Don José A. Lozano Iriarte cc. 2.893.755 de Bogotá
TESORERO	Doña Inés Bernal de Ramírez cc.20.219.947 de Bogotá
DIRECTOR DE LA REVISTA	Don Santiago Díaz Piedrahita cc. 17.103.645 de Bogotá
DIRECTOR DE BIBLIOTECA	Don Diógenes Campos Romero cc. 17.147.454 de Bogotá
VOCAL	Don Luis Eduardo Mora Osejo cc. 72.826 de Bogotá

c. Sesiones especiales. Durante la sesión Solemne Estatutaria del 22 de agosto, Doña Alicia Dussan de Reichel presentó el estudio de fondo "Prehistoria del norte de Colombia".

En sesiones especiales se posesionaron siete Académicos Correspondientes, quienes, presentaron los respectivos trabajos científicos preparados especialmente para la ocasión: Los tres primeros, que se sumaron al Capítulo del Caribe, se posesionaron en la sesión que tuvo lugar en la sede de la Academia de Medicina de Cartagena.

Septiembre 7: Don Germán Antonio Bula Meyer "Ecología de las macroalgas del plano contiguo al talud de los sistemas coralinos, con énfasis en el Caribe"; Don Sven Eloy Zea Sjöberg, "Esquemas de distribución espacial de esponjas marinas en complejos arrecifales oceánicos remotos del Caribe suroccidental"; Don Rodolfo Alejandro Castillo Córdoba, "Influencia de la cantidad de titanio sobre la textura y estructura de soportes de sílica para la fabricación de catalizadores para la polimerización de olefinas".

Septiembre 12: Doña Clara Chamorro, "La importancia de la Biología en la conservación de los suelos".

Octubre 31: Doña Marie Luise Schmetter, "El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia-germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas"

Abril 24: Don Bernardo Gómez Moreno, "Aceleradores de partículas: Microscopios y Máquinas del Tiempo para la comprensión del Cosmos".

Mayo 22: Doña Angela Stella Camacho Beltrán, "Luz, Materia y el Nanomundo"

Fueron exaltados a Miembro de Número siete académicos, quienes de acuerdo con los estatutos, pronunciaron un discurso de fondo al que dio respuesta un Académico de Número:

Octubre 10: Don Diógenes Campos Romero, "Determinismo, caos e impredecibilidad", respondió Don Humberto Rodríguez Murcia.

Noviembre 14: Don José María Rincón Martínez, "El carbón y su problemática ambiental", dio respuesta Doña Inés Bernal de Ramírez.

Noviembre 28: Don Polidoro Pinto Escobar, "Las Gramineas en Colombia", la respuesta estuvo a cargo de Don Santiago Díaz Piedrahita.

Marzo 13: Don Dimas Malagón Castro, "Ensayo sobre la tipología de los suelos colombianos. Énfasis en génesis y aspectos ambientales", respondió Don José A. Lozano Iriarte.

Mayo 29: Don Jaime Lesmes Camacho "Funciones generalizadas y Ecuaciones Diferenciales Parciales", dio respuesta Don Víctor Albis González.

Junio 12: Don Jairo Charris Castañeda, "Sobre la fracción continua de sistemas cribados", la respuesta estuvo a cargo de Don Jaime Lesmes Castañeda.

Julio 10: Don Xavier Caicedo Ferrer, "Continuidad de las construcciones matemáticas", dio respuesta Don Jairo Charris Castañeda.

Con motivo de la reunión del Consejo de la Academia de Ciencias de América Latina los días 24 y 25 de septiembre se realizó un ciclo de conferencias en el auditorio del Instituto Nacional de Salud,

El primer día participaron:

Guillermo Cardoza del Centro Euro-Latinoamericano, Instituto de Empresa. Madrid, España. "Ciencia, tecnología, innovación y desarrollo en América Latina y el Sudeste Asiático: Estudio comparativo".

José A. Lozano. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, Colombia. "Relaciones entre educación, ciencia y desarrollo".

Máximo Drets. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. Montevideo, Uruguay "Estructura fina de la región subtelomérica y su papel en patología humana hereditaria".

Guillermo Whittembury. Centro de Biofísica y Bioquímica. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. "Aquaporinas, los canales de agua y la diabetes insípida".

El segundo día participaron:

Crodowaldo Pavan. Microbiología Genética, Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad de Sao Paulo. Sao Paulo, Brasil. "Sociedade, ciencia e o futuro da espécie".

Gloria M. Villegas. Centro de Biociencias y Medicina Molecular, Instituto de Estudios Avanzados (IDEA). Caracas, Venezuela. "Actividad neurotrófica liberada por nervios ciáticos cultivados".

Raimundo Villegas. Centro de Biociencias y Medicina Molecular, Instituto de Estudios Avanzados (IDEA). Caracas, Venezuela "Naturaleza de la actividad neurotrófica del nervio periférico".

Francisco J. Barrantes. Cátedra UNESCO de Biofísica y Neurobiología Molecular, Instituto de Investigaciones Bioquímicas, Bahía Blanca, Argentina

"Estudios celulares y moleculares sobre el receptor de acetilcolina en la membrana".

Hugo Aréchiga. División de Estudios de Postgrado e Investigación, Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México D.F., México "El substrato neuronal de los ritmos diurnos".

Además se esbozaron proyectos futuros de cooperación entre el Instituto Nacional de Salud y el Instituto de Estudios Avanzados de Venezuela

Los días 23 y 24 de noviembre se realizó la reunión de la Junta Directiva de la Comunidad Científica del Caribe CCC, participaron

Miembros:

Dr. Luis Eduardo Mora Osejo, Presidente	Colombia
Dr Harold Ramkimsoon; Vicepresidente	Trinidad y Tobago
Dr. Ismael Clark; Secretario	Cuba
Dr. Mario Bonetti; Vocal	República Dominicana
Dr. Francisco Guzmán Pasos, Tesorero	Nicaragua
Dr. Mariano José Vargas	Nicaragua

Invitados:

Dr. José A. Lozano	Colombia
Dr. Sergio Pastrana	Cuba
Dra. Inés Bernal de Ramírez	Colombia
Dr. Ricardo Salazar	Colombia

Se aprobó el "Acuerdo de Bogotá" dirigido a los Gobiernos del área y a organismos internacionales y se asignaron las tareas por realizar en el resto del año y en el próximo.

PARTICIPACIÓN EN ACTIVIDADES NACIONALES E INTERNACIONALES

La Academia Colombiana de Ciencias continuó su afiliación y participación en el Consejo Internacional para la Ciencia (ICSU), el Programa Internacional Geosfera-Biosfera (IGBP), la Red de Derechos Humanos de las Academias de Ciencias y Sociedades Científicas, la Federación Latinoamericana de Academias de Ciencias (FELAC), el Comité sobre Ciencia y Tecnología en países en Desarrollo y Red Internacional de Biociencias (COSTED-IBN), la Academia de Ciencias del Tercer Mundo (TWAS), la Fundación Internacional para la Ciencia (IFS), la Unión Internacional para la Investigación del Cuaternario (INQUA) y la Unión Internacional de Historia y Filosofía de la Ciencia.

A nivel nacional es miembro del Colegio Máximo de Academias, de la Fundación Pro- Sierra Nevada de Santa Marta, miembro de la Junta Directiva de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, y preside el Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental.

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales cuenta con las siguientes Comisiones Permanentes:

- Comisión Permanente de Candidaturas, integrada actualmente por Don Eduardo Posada Flórez, Don Carlos Corredor Pereira y Don Eduardo Brieva Bustillo.
- Comisión Permanente de Parques Nacionales, integrada este año por Don Julio Carrizosa Umaña, Don Polidoro Pinto, Don Jhon D. Lynch y Don Thomas van der Hammen
- Comisión Permanente para el Fomento de la Investigación Científica, integrada en este periodo acadé-

mico por Don Moises Wasserman Lerner, Don Diógenes Campos y Don José María Rincón.

- Comisión Permanente para el Mejoramiento de la Enseñanza de las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, constituida en la actualidad por Doña Inés Bernal de Ranírez, Doña Margarita Perea, Don Carlos Corredor Pereira, Don Jaime Rodríguez Lara y Don José A. Lozano.

La Academia cuenta con comités y grupos de trabajo internos permanentes o temporales y además participa en comités y grupos externos a través del Presidente o sus delegados:

La Academia participó en este periodo, por norma o por invitación, en todos los comités creados por el Ministerio de Medio Ambiente

Don Thomas van der Hammen coordina el Comité de Investigación del Cuaternario (INQUA).

Don Humberto Rodríguez coordina el Grupo de Trabajo de Gases de Invernadero.

Don José A. Lozano preside el Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental.

Don Jorge Arias de Greiff representa a la Academia en el Programa COPUOS, de usos del espacio exterior, que coordina el Ministerio de Relaciones Exteriores.

Don Luis Alejandro Barrera participó en el Comité de Bioseguridad convocado por el Ministerio del Medio Ambiente.

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.

Durante este periodo varios miembros representaron la Academia en numerosas actividades. Algunas de ellas se mencionan a continuación.

El Presidente de la Academia Don Luis Eduardo Mora participó, entre otros, en los siguientes eventos:

Lanzamiento del programa de aprovechamiento de la Biodiversidad del eje Cafetero que tuvo lugar en Manizales.

Lanzamiento de la Carrera de Biología Tropical Andina, de la Universidad de Caldas, cuyo programa fue diseñado y propuesto por él.

Celebración de los 40 años de la Facultad de Biología, de la Universidad de Nariño, de la cual fue fundador.

Defensa de la Reserva de Planalto, aledaña a las instalaciones de CENICAFE en Chinchiná, en donde participó con una ponencia que fue leída durante la audiencia que se llevó a cabo.

Primer Encuentro sobre Filosofía y Medio Ambiente, convocado por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional, donde dictó la conferencia: "Pensar la Vida".

Taller "*Biodiversity in the Caribbean*", en la ciudad de Georgetown, en Guyana, donde presentó una conferencia sobre estado actual de la biodiversidad en Colombia y participó en la redacción de un proyecto para la protección de la biodiversidad en los países del Caribe.

Presidió el Comité Científico del Congreso Mundial de Páramos y fue el Presidente del Congreso, que se celebró en Paipa. Allí dictó dos conferencias.

Por solicitud de las universidades Nacional de Colombia y de Nariño presentó un proyecto para establecer un Observatorio de Alta Montaña, de Ecología y Medio Ambiente en el departamento de Nariño.

En la sesión plenaria final del Congreso Nacional Ambiental presentó las conclusiones y recomendaciones de la Sesión Paralela sobre Formación Investigativa Participativa, organizada por la Red colombiana de Formación Ambiental.

El Presidente y el Secretario participaron, entre otros en los siguientes eventos: Congreso Nacional Ambiental, en donde dictaron sendas conferencias, en la sesión paralela organizada por la Red Colombiana de Formación Ambiental, sobre el tema Formación Investigativa Participativa.

la Primera Semana de la Ciencia en la Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, donde también dictaron sendas conferencias.

En las reuniones del Comité Académico del Congreso Mundial de Páramos.

Reunión convocada por Vicepresidencia de la República para discutir la política de Cambio Climático. Insistieron en la necesidad de aumentar y mejorar el conocimiento de los procesos locales y regionales que afectan el clima de nuestro país.

Asistieron a la presentación, por parte del IDEAM de la Primera Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático

Visitaron la Corporación para Investigaciones Biológicas, en Medellín, invitados por la Académica Doña

Angela Restrepo. Posteriormente, acompañados por los académicos Don Gabriel Poveda, Doña Angela Restrepo y Don Michel Hermelin se entrevistaron con el Gobernador, el Secretario de Educación y la Directora de Medio Ambiente del Departamento. El Gobernador y sus colaboradores recibieron con muy buena disposición el anuncio de la creación del capítulo de Medellín y de la cooperación que el capítulo puede prestar al Departamento de Antioquia, muy especialmente en lo referente al mejoramiento de la educación en ciencias.

Don José A. Lozano, como delegado de la Academia y Presidente de la Red Colombiana de Formación Ambiental, presidió las reuniones del Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental. También representó a la Academia, en la ceremonia que realizó, en el mes de marzo, la Universidad de Magdalena, al darle a su Biblioteca el nombre del desaparecido académico Germán Bula Meyer; participó en los talleres sobre Gestión Ambiental Municipal, realizados en Chinautá y Bogotá y en la Semana de la Solidaridad Ecológica y Ambiental, en Rioacha, Guajira, dictó su conferencia "Formación Investigativa Participativa - esquema general".

Doña Inés Bernal y Don José A. Lozano asistieron al taller sobre "La generación de materiales experimentales y módulos de aprendizaje para la educación en ciencias" realizada en Santiago de Chile.

Don Santiago Gaviria, participó en el Seminario de Limnología organizado en la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia en Tunja.

Don Enrique Forero representó a la Academia en el taller, auspiciado por ICSU, que sobre "Science and the media", se desarrolló en Tobago.

Don Jorge Arias de Greiff participó, en representación de la Academia en la IV Conferencia Espacial de las Américas que se realizó en Cartagena.

Doña Inés Bernal de Ramírez asistió al "Seminario de Estandares de normatividad para la enseñanza de las ciencias", que se realizó en Bogotá..

Don Jaime Rodríguez Lara participó en el Primer Seminario Internacional Educación Superior, Calidad y Acreditación, realizado en Cartagena.

Se apoyó la realización de los siguientes eventos:

XIII Escuela Latinoamericana de Matemáticas, entre el 29 de julio y el 3 de agosto de 2002, ciudad de Cartagena.

IX Congreso Latinoamericano de Cromatografía y Técnicas Afines, del 20 al 22 de febrero de 2002, en la ciudad de Cartagena.

VII Congreso Colombiano de Fitoquímica, del 30 de abril al 3 de mayo de 2002, en la ciudad de Bogotá.

Se cofinanció la impresión del No. 2 Vol. 3 de la Revista de Educación en Ciencias.

DEFUNCIONES

La Academia lamenta la pérdida del Académico Honorario Don Jorge Ancízar Sordo; el Miembro de Número Don Luis Guillermo Durán y los Miembros correspondientes Don Germán Bula Meyer y Don Jorge Hernández Camacho.

CONCEPTOS

Por solicitud del Ministerio del Medio Ambiente la Academia emitió concepto sobre

- la creación del área especial de conservación del Parque Nacional Natural Alto Fragua, "Intiwasi" la cual se localiza en la región del Piedemonte Amazónico.
- la creación de un área de conservación para integrar el Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, *Santuario de Flora y Fauna Jorge Ignacio Hernández Camacho "El Mono Hernández*, la cual se localiza en el delta del canal del Dique
- la creación del Parque Nacional Serranía de los Churumbelos
- la creación de un área de conservación que se denominará Parque Nacional Natural Río Puré, localizada en la región Amazónica.

La Academia participó en las discusiones iniciales sobre "línea base y el diagnóstico ambiental del país" y expresó su opinión en muchas actividades convocadas por el Ministerio del Medio Ambiente.

PREMIOS

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 de la Academia.

En la Sesión Solemne, realizada el 22 de agosto, se entregó el Premio a la Obra Integral de un Científico, correspondiente al año 2001, a Don Jorge Hernández Camacho, El Premio Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fís-

sicas y Naturales - Academia de Ciencias del Tercer Mundo (ACCEFYN-TWAS) para motivar a jóvenes investigadores, en el área de Biología, versión 2001, fue otorgado a Doña Eulalia Banguera – Hinestroza.

En el año 2002 la convocatoria se realizó en el área de Física, de acuerdo con las nuevas normas establecidas por la TWAS.

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. Además la Academia continúa suscrita a diez títulos de revistas científicas.

Se puede consultar en la página electrónica de la Academia 3.200 registros de libros y las referencias bibliográficas de los más de 100 artículos publicados en la Revista de la Academia.

PUBLICACIONES

El Director de la Revista, Don Santiago Díaz, es el responsable de las publicaciones de la Academia. Se publicaron y distribuyeron los números 97, 98, 99 de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. La lista de canje cuenta con 508 direcciones así: 118 en Colombia, 194 en América y 196 en Europa y resto del mundo.

La Academia publicó y distribuyó los siguientes libros:

Colección Jorge Álvarez Lleras, de monografías científicas.

“Los nemátodos de la película superficial del agua en Colombia” de Hernán Ariztizábal

“Estudio sistemático del género *Cavia* Pallas, 1766 (Rodentia: Caviidae) en Colombia. Revisión del registro arqueológico colombiano” de María Pinto, Henry Zúñiga y Olga María Torres.

Colección Julio Carrizosa Valenzuela, de textos universitarios.

“Introducción al estudio de la composición de los alimentos”, de Angela Kairuz de Chivetta,.

Se publicó, en forma de folleto el manifiesto “La Superación del Eurocentrismo Enriquecimiento del saber sistémico y endógeno sobre nuestro contexto tropical” de Luis Eduardo Mora y Orlando Fals Borda.

El Académico Don Alvaro Jaramillo está trabajando en la preparación de un tomo sobre el clima de Colombia con el que se iniciará la producción de libros sobre el entorno natural de Colombia para contribuir al mejoramiento de la enseñanza de las ciencias a nivel secundario y universitario.

Gaceta

Se publicaron 4 números dobles del órgano divulgativo Gaceta, editada por Don Víctor Albis.

Publicaciones Electrónicas

Bajo la supervisión de Don Víctor Albis, se mantiene la página electrónica de la Academia que contiene la información de la Biblioteca, seis libros en versión digital y otras informaciones sobre la Academia.

INFORME PRESENTADO POR DON JOSÉ A. LOZANO, SECRETARIO DE LA CORPORACIÓN, SOBRE LAS ACTIVIDADES DESARROLLADAS DURANTE EL AÑO ACADÉMICO COMPRENDIDO ENTRE EL 20 DE AGOSTO DE 2001 Y EL 19 DE AGOSTO DE 2002

A continuación se resumen las actividades adelantadas por la Corporación durante el año académico estatutario 2001 - 2002.

SESIONES

a. Junta Directiva. La Junta Directiva sesionó de manera ordinaria en once oportunidades, y extraordinariamente en dos ocasiones. En estas reuniones tomó las decisiones políticas y administrativas necesarias para el funcionamiento de la Academia.

El 28 de diciembre de 2001 firmó el contrato No. 021 de 2001 con la Universidad Nacional para ejecutar los dineros remanentes de los contratos 020 de 1999, su otro sí 01 de 2000, el contrato 019 y el 026 de 2000. Este contrato tiene una duración de 14 meses.

Se firmó con el Ministerio del Medio Ambiente, por intermedio de la SECAB, el contrato de consultoría 079-002/00 para la elaboración de "Guías de Formulación de Proyectos GEI".

Se prorrogaron por un año los contratos con Don Alex García: uno sobre arrendamiento del servidor virtual y el otro de prestación de servicios y actualización de páginas electrónicas.

b. Sesiones ordinarias. En las reuniones ordinarias celebradas, en su mayoría, los terceros miércoles de cada mes, se dictaron las siguientes conferencias:

Septiembre 19: Don Hernando Groot Liévano, "De cómo ayudó la fiebre amarilla a defender a Cartagena en 1741"

Octubre 17: Don Julio Carrizosa Umaña, "La visión ambiental compleja".

Noviembre 21: Don Humberto Rodríguez, "Resultados de los estudios realizados por el grupo de trabajo de gases de efecto invernadero de la Academia".

Diciembre 12: Profesor José García, "Teleotimia- protilo un nuevo enfoque de comprensión de la naturaleza".

Febrero 20: Don Santiago Gaviria Melo, "Una comparación limnológica entre lagos templados y tropicales de alta montaña".

Marzo 20: Don Luis Alejandro Barrera "Aproximaciones terapéuticas a algunas enfermedades genéticas" (Terapia Génica y Terapia de reemplazo Enzimático).

Abril 17: "Debate ético y legal en torno al patentamiento de genes humanos".

- Don Luis Alejandro Barrera – Académico Correspondiente y Director del Instituto de Errores Innatos del Metabolismo – Pontificia Universidad Javeriana (Coordinador del debate).
- Padre Alfonso Llano - Director Instituto de Bioética - Pontificia Universidad Javeriana.
- Doña Emilsen González de Cancino - Directora del Centro de Estudios sobre Genética y Derecho – Universidad Externado de Colombia.

Mayo 15: Don Santiago Díaz, "Novedades genéricas en asteráceas colombianas".

Junio 19: Revisión y discusión de Estatutos

Julio 24: Elección Junta Directiva periodo 2002-2004, la cual quedó constituida de la siguiente manera:

PRESIDENTE	Don Moisés Wasserman Lerner cc.17.157.126 de Bogotá
VICEPRESIDENTE	Don Hernando Dueñas Jiménez cc. 17.198.280 de Bogotá
SECRETARIO	Don José A. Lozano Iriarte cc. 2.893.755 de Bogotá
TESORERO	Doña Inés Bernal de Ramírez cc.20.219.947 de Bogotá
DIRECTOR DE LA REVISTA	Don Santiago Díaz Piedrahita cc. 17.103.645 de Bogotá
DIRECTOR DE BIBLIOTECA	Don Diógenes Campos Romero cc. 17.147.454 de Bogotá
VOCAL	Don Luis Eduardo Mora Osejo cc. 72.826 de Bogotá

c. Sesiones especiales. Durante la sesión Solemne Estatutaria del 22 de agosto, Doña Alicia Dussan de Reichel presentó el estudio de fondo “Prehistoria del norte de Colombia”.

En sesiones especiales se posesionaron siete Académicos Correspondientes, quienes, presentaron los respectivos trabajos científicos preparados especialmente para la ocasión: Los tres primeros, que se sumaron al Capítulo del Caribe, se posesionaron en la sesión que tuvo lugar en la sede de la Academia de Medicina de Cartagena.

Septiembre 7: Don Germán Antonio Bula Meyer “Ecología de las macroalgas del plano contiguo al talud de los sistemas coralinos, con énfasis en el Caribe”; Don Sven Eloy Zea Sjöberg, “Esquemas de distribución espacial de esponjas marinas en complejos arrecifales oceánicos remotos del Caribe suroccidental”; Don Rodolfo Alejandro Castillo Córdoba, “Influencia de la cantidad de titanio sobre la textura y estructura de soportes de sílica para la fabricación de catalizadores para la polimerización de olefinas”.

Septiembre 12: Doña Clara Chamorro, “La importancia de la Biología en la conservación de los suelos”.

Octubre 31: Doña Marie Luise Schnetter, “El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia-germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas”

Abril 24: Don Bernardo Gómez Moreno, “Aceleradores de partículas: Microscopios y Máquinas del Tiempo para la comprensión del Cosmos”.

Mayo 22: Doña Angela Stella Camacho Beltrán, “Luz, Materia y el Nanomundo”

Fueron exaltados a Miembro de Número siete académicos, quienes de acuerdo con los estatutos, pronunciaron un discurso de fondo al que dio respuesta un Académico de Número:

Octubre 10: Don Diógenes Campos Romero, “Determinismo, caos e impredecibilidad”, respondió Don Humberto Rodríguez Murcia.

Noviembre 14: Don José María Rincón Martínez, “El carbón y su problemática ambiental”, dio respuesta Doña Inés Bernal de Ramírez.

Noviembre 28: Don Polidoro Pinto Escobar, “Las Gramineas en Colombia”, la respuesta estuvo a cargo de Don Santiago Díaz Piedrahita.

Marzo 13: Don Dimas Malagón Castro, “Ensayo sobre la tipología de los suelos colombianos. Énfasis en génesis y aspectos ambientales”, respondió Don José A. Lozano Iriarte.

Mayo 29: Don Jaime Lesmes Camacho “Funciones generalizadas y Ecuaciones Diferenciales Parciales”, dio respuesta Don Víctor Albis González.

Junio 12: Don Jairo Charris Castañeda, “Sobre la fracción continua de sistemas cribados”, la respuesta estuvo a cargo de Don Jaime Lesmes Castañeda.

Julio 10: Don Xavier Caicedo Ferrer, “Continuidad de las construcciones matemáticas”, dio respuesta Don Jairo Charris Castañeda.

Con motivo de la reunión del Consejo de la Academia de Ciencias de América Latina los días 24 y 25 de septiembre se realizó un ciclo de conferencias en el auditorio del Instituto Nacional de Salud,

El primer día participaron:

Guillermo Cardoza del Centro Euro-Latinoamericano, Instituto de Empresa. Madrid, España. “Ciencia, tecnología, innovación y desarrollo en América Latina y el Sudeste Asiático: Estudio comparativo”.

José A. Lozano. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, Colombia. “Relaciones entre educación, ciencia y desarrollo”.

Máximo Drets. Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable. Montevideo, Uruguay “Estructura fina de la región subtelomérica y su papel en patología humana hereditaria”.

Guillermo Whittembury. Centro de Biofísica y Bioquímica. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. "Aquaporinas, los canales de agua y la diabetes insípida".

El segundo día participaron:

Crodowaldo Pavan. Microbiología Genética, Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad de Sao Paulo. Sao Paulo, Brasil. "Sociedade, ciencia e o futuro da espécie".

Gloria M. Villegas. Centro de Biociencias y Medicina Molecular, Instituto de Estudios Avanzados (IDEA). Caracas, Venezuela. "Actividad neurotrófica liberada por nervios ciáticos cultivados".

Raimundo Villegas. Centro de Biociencias y Medicina Molecular, Instituto de Estudios Avanzados (IDEA). Caracas, Venezuela "Naturaleza de la actividad neurotrófica del nervio periférico".

Francisco J. Barrantes. Cátedra UNESCO de Biofísica y Neurobiología Molecular, Instituto de Investigaciones Bioquímicas, Bahía Blanca, Argentina

"Estudios celulares y moleculares sobre el receptor de acetilcolina en la membrana".

Hugo Aréchiga. División de Estudios de Postgrado e Investigación, Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México D.F., México "El substrato neuronal de los ritmos diurnos".

Además se esbozaron proyectos futuros de cooperación entre el Instituto Nacional de Salud y el Instituto de Estudios Avanzados de Venezuela

Los días 23 y 24 de noviembre se realizó la reunión de la Junta Directiva de la Comunidad Científica del Caribe CCC, participaron

Miembros:

Dr. Luis Eduardo Mora Osejo, Presidente	Colombia
Dr Harold Ramkimsoon; Vicepresidente	Trinidad y Tobago
Dr. Ismael Clark; Secretario	Cuba
Dr. Mario Bonetti; Vocal	República Dominicana
Dr. Francisco Guzmán Pasos, Tesorero	Nicaragua
Dr. Mariano José Vargas	Nicaragua

Invitados:

Dr. José A. Lozano	Colombia
Dr. Sergio Pastrana	Cuba
Dra. Inés Bernal de Ramírez	Colombia
Dr. Ricardo Salazar	Colombia

Se aprobó el "Acuerdo de Bogotá" dirigido a los Gobiernos del área y a organismos internacionales y se asignaron las tareas por realizar en el resto del año y en el próximo.

PARTICIPACIÓN EN ACTIVIDADES NACIONALES E INTERNACIONALES

La Academia Colombiana de Ciencias continuó su afiliación y participación en el Consejo Internacional para la Ciencia (ICSU), el Programa Internacional Geosfera-Biosfera (IGBP), la Red de Derechos Humanos de las Academias de Ciencias y Sociedades Científicas, la Federación Latinoamericana de Academias de Ciencias (FELAC), el Comité sobre Ciencia y Tecnología en países en Desarrollo y Red Internacional de Biociencias (COSTED-IBN), la Academia de Ciencias del Tercer Mundo (TWAS), la Fundación Internacional para la Ciencia (IFS), la Unión Internacional para la Investigación del Cuaternario (INQUA) y la Unión Internacional de Historia y Filosofía de la Ciencia.

A nivel nacional es miembro del Colegio Máximo de Academias, de la Fundación Pro- Sierra Nevada de Santa Marta, miembro de la Junta Directiva de la Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia, y preside el Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental.

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales cuenta con las siguientes Comisiones Permanentes:

- Comisión Permanente de Candidaturas, integrada actualmente por Don Eduardo Posada Flórez, Don Carlos Corredor Pereira y Don Eduardo Brieva Bustillo.
- Comisión Permanente de Parques Nacionales, integrada este año por Don Julio Carrizosa Umaña, Don Polidoro Pinto, Don Jhon D. Lynch y Don Thomas van der Hammen
- Comisión Permanente para el Fomento de la Investigación Científica, integrada en este periodo acadé-

mico por Don Moises Wasserman Lerner, Don Diógenes Campos y Don José María Rincón.

- Comisión Permanente para el Mejoramiento de la Enseñanza de las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, constituida en la actualidad por Doña Inés Bernal de Ranírez, Doña Margarita Perea, Don Carlos Corredor Pereira, Don Jaime Rodríguez Lara y Don José A. Lozano.

La Academia cuenta con comités y grupos de trabajo internos permanentes o temporales y además participa en comités y grupos externos a través del Presidente o sus delegados:

La Academia participó en este periodo, por norma o por invitación, en todos los comités creados por el Ministerio de Medio Ambiente

Don Thomas van der Hammen coordina el Comité de Investigación del Cuaternario (INQUA).

Don Humberto Rodríguez coordina el Grupo de Trabajo de Gases de Invernadero.

Don José A. Lozano preside el Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental.

Don Jorge Arias de Greiff representa a la Academia en el Programa COPUOS, de usos del espacio exterior, que coordina el Ministerio de Relaciones Exteriores.

Don Luis Alejandro Barrera participó en el Comité de Bioseguridad convocado por el Ministerio del Medio Ambiente.

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.

Durante este periodo varios miembros representaron la Academia en numerosas actividades. Algunas de ellas se mencionan a continuación.

El Presidente de la Academia Don Luis Eduardo Mora participó, entre otros, en los siguientes eventos:

Lanzamiento del programa de aprovechamiento de la Biodiversidad del eje Cafetero que tuvo lugar en Manizales.

Lanzamiento de la Carrera de Biología Tropical Andina, de la Universidad de Caldas, cuyo programa fue diseñado y propuesto por él.

Celebración de los 40 años de la Facultad de Biología, de la Universidad de Nariño, de la cual fue fundador.

Defensa de la Reserva de Planalto, aledaña a las instalaciones de CENICAFE en Chinchiná, en donde participó con una ponencia que fue leída durante la audiencia que se llevó a cabo.

Primer Encuentro sobre Filosofía y Medio Ambiente, convocado por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional, donde dictó la conferencia: "Pensar la Vida".

Taller "*Biodiversity in the Caribbean*", en la ciudad de Georgetown, en Guyana, donde presentó una conferencia sobre estado actual de la biodiversidad en Colombia y participó en la redacción de un proyecto para la protección de la biodiversidad en los países del Caribe.

Presidió el Comité Científico del Congreso Mundial de Páramos y fue el Presidente del Congreso, que se celebró en Paipa. Allí dictó dos conferencias.

Por solicitud de las universidades Nacional de Colombia y de Nariño presentó un proyecto para establecer un Observatorio de Alta Montaña, de Ecología y Medio Ambiente en el departamento de Nariño.

En la sesión plenaria final del Congreso Nacional Ambiental presentó las conclusiones y recomendaciones de la Sesión Paralela sobre Formación Investigativa Participativa, organizada por la Red colombiana de Formación Ambiental.

El Presidente y el Secretario participaron, entre otros en los siguientes eventos: Congreso Nacional Ambiental, en donde dictaron sendas conferencias, en la sesión paralela organizada por la Red Colombiana de Formación Ambiental, sobre el tema Formación Investigativa Participativa.

la Primera Semana de la Ciencia en la Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, donde también dictaron sendas conferencias.

En las reuniones del Comité Académico del Congreso Mundial de Páramos.

Reunión convocada por Vicepresidencia de la República para discutir la política de Cambio Climático. Insistieron en la necesidad de aumentar y mejorar el conocimiento de los procesos locales y regionales que afectan el clima de nuestro país.

Asistieron a la presentación, por parte del IDEAM de la Primera Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático

Visitaron la Corporación para Investigaciones Biológicas, en Medellín, invitados por la Académica Doña

Angela Restrepo. Posteriormente, acompañados por los académicos Don Gabriel Poveda, Doña Angela Restrepo y Don Michel Hermelin se entrevistaron con el Gobernador, el Secretario de Educación y la Directora de Medio Ambiente del Departamento. El Gobernador y sus colaboradores recibieron con muy buena disposición el anuncio de la creación del capítulo de Medellín y de la cooperación que el capítulo puede prestar al Departamento de Antioquia, muy especialmente en lo referente al mejoramiento de la educación en ciencias.

Don José A. Lozano, como delegado de la Academia y Presidente de la Red Colombiana de Formación Ambiental, presidió las reuniones del Comité Directivo de la Red Colombiana de Formación Ambiental. También representó a la Academia, en la ceremonia que realizó, en el mes de marzo, la Universidad de Magdalena, al darle a su Biblioteca el nombre del desaparecido académico Germán Bula Meyer; participó en los talleres sobre Gestión Ambiental Municipal, realizados en Chinautá y Bogotá y en la Semana de la Solidaridad Ecológica y Ambiental, en Rioacha, Guajira, dictó su conferencia "Formación Investigativa Participativa - esquema general".

Doña Inés Bernal y Don José A. Lozano asistieron al taller sobre "La generación de materiales experimentales y módulos de aprendizaje para la educación en ciencias" realizada en Santiago de Chile.

Don Santiago Gaviria, participó en el Seminario de Limnología organizado en la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia en Tunja.

Don Enrique Forero representó a la Academia en el taller, auspiciado por ICSU, que sobre "Science and the media", se desarrolló en Tobago.

Don Jorge Arias de Greiff participó, en representación de la Academia en la IV Conferencia Espacial de las Américas que se realizó en Cartagena.

Doña Inés Bernal de Ramírez asistió al "Seminario de Estandares de normatividad para la enseñanza de las ciencias", que se realizó en Bogotá..

Don Jaime Rodríguez Lara participó en el Primer Seminario Internacional Educación Superior, Calidad y Acreditación, realizado en Cartagena.

Se apoyó la realización de los siguientes eventos:

XIII Escuela Latinoamericana de Matemáticas, entre el 29 de julio y el 3 de agosto de 2002, ciudad de Cartagena.

IX Congreso Latinoamericano de Cromatografía y Técnicas Afines, del 20 al 22 de febrero de 2002, en la ciudad de Cartagena.

VII Congreso Colombiano de Fitoquímica, del 30 de abril al 3 de mayo de 2002, en la ciudad de Bogotá.

Se cofinanció la impresión del No. 2 Vol. 3 de la Revista de Educación en Ciencias.

DEFUNCIONES

La Academia lamenta la pérdida del Académico Honorario Don Jorge Ancízar Sordo; el Miembro de Número Don Luis Guillermo Durán y los Miembros correspondientes Don Germán Bula Meyer y Don Jorge Hernández Camacho.

CONCEPTOS

Por solicitud del Ministerio del Medio Ambiente la Academia emitió concepto sobre

- la creación del área especial de conservación del Parque Nacional Natural Alto Fragua, "Intiwasi" la cual se localiza en la región del Piedemonte Amazónico.
- la creación de un área de conservación para integrar el Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, *Santuario de Flora y Fauna Jorge Ignacio Hernández Camacho "El Mono Hernández*, la cual se localiza en el delta del canal del Dique
- la creación del Parque Nacional Serranía de los Churumbelos
- la creación de un área de conservación que se denominará Parque Nacional Natural Río Puré, localizada en la región Amazónica.

La Academia participó en las discusiones iniciales sobre "línea base y el diagnóstico ambiental del país" y expresó su opinión en muchas actividades convocadas por el Ministerio del Medio Ambiente.

PREMIOS

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 de la Academia.

En la Sesión Solemne, realizada el 22 de agosto, se entregó el Premio a la Obra Integral de un Científico, correspondiente al año 2001, a Don Jorge Hernández Camacho, El Premio Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fís-

sicas y Naturales - Academia de Ciencias del Tercer Mundo (ACCEFYN-TWAS) para motivar a jóvenes investigadores, en el área de Biología, versión 2001, fue otorgado a Doña Eulalia Banguera – Hinestroza.

En el año 2002 la convocatoria se realizó en el área de Física, de acuerdo con las nuevas normas establecidas por la TWAS.

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. Además la Academia continúa suscrita a diez títulos de revistas científicas.

Se puede consultar en la página electrónica de la Academia 3.200 registros de libros y las referencias bibliográficas de los más de 100 artículos publicados en la Revista de la Academia.

PUBLICACIONES

El Director de la Revista, Don Santiago Díaz, es el responsable de las publicaciones de la Academia. Se publicaron y distribuyeron los números 97, 98, 99 de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. La lista de canje cuenta con 508 direcciones así: 118 en Colombia, 194 en América y 196 en Europa y resto del mundo.

La Academia publicó y distribuyó los siguientes libros:

Colección Jorge Álvarez Lleras, de monografías científicas.

“Los nemátodos de la película superficial del agua en Colombia” de Hernán Ariztizábal

“Estudio sistemático del género *Cavia* Pallas, 1766 (Rodentia: Caviidae) en Colombia. Revisión del registro arqueológico colombiano” de María Pinto, Henry Zúñiga y Olga María Torres.

Colección Julio Carrizosa Valenzuela, de textos universitarios.

“Introducción al estudio de la composición de los alimentos”, de Angela Kairuz de Chivetta.

Se publicó, en forma de folleto el manifiesto “La Superación del Eurocentrismo Enriquecimiento del saber sistémico y endógeno sobre nuestro contexto tropical” de Luis Eduardo Mora y Orlando Fals Borda.

El Académico Don Alvaro Jaramillo está trabajando en la preparación de un tomo sobre el clima de Colombia con el que se iniciará la producción de libros sobre el entorno natural de Colombia para contribuir al mejoramiento de la enseñanza de las ciencias a nivel secundario y universitario.

Gaceta

Se publicaron 4 números dobles del órgano divulgativo Gaceta, editada por Don Víctor Albis.

Publicaciones Electrónicas

Bajo la supervisión de Don Víctor Albis, se mantiene la página electrónica de la Academia que contiene la información de la Biblioteca, seis libros en versión digital y otras informaciones sobre la Academia.