

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XXVI

DICIEMBRE DE 2002

NÚMERO 101

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA



## CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
<b>Botánica (Botany)</b>		A propósito de un texto para la enseñanza de la química editado a principios del siglo XX en Colombia. (Purport of a chemical published in Colombia at the beginning of the twentieth century) <i>Inés Bernal de Ramírez</i> .....	545
Los géneros <i>Marcgraviastrum</i> y <i>Norantea</i> (Marcgraviaceae) en Brasil. (The genera <i>Marcgraviastrum</i> and <i>Norantea</i> Marcgraviaceae in Brazil). <i>Diego Giraldo Cañas</i> .....	469	<b>Matemáticas (Mathematics)</b>	
<i>Chlorarachnion reptans</i> : primer registro para la Costa Atlántica colombiana. ( <i>Chlorarachnion reptans</i> : first report for the Colombian Atlantic Coast). <i>Ana Sofía Zamora &amp; Reinhard Schnetter</i> .....	477	Aproximación a la potencia asintótica de la prueba del rango signado de Wilcoxon. (A approach to the power of the Wilcoxon signed range test for samples of the generalized lambda distribution). <i>Moisés Aranda &amp; Jimmy Corzo</i> .....	535
<b>Ciencias de la Tierra (Earth Sciences)</b>		<b>Química (Chemistry)</b>	
Las calizas de Tetuán: una nueva unidad litoestratigráfica para la subcuenca de Neiva, valle superior del río Magdalena. Estratigrafía, petrografía y ambiente sedimentario. (The Tetuán Limestones: a new lithostratigraphic unit for the Neiva sub-basin, Upper Magdalena Valley. Stratigraphic, petrographic, and sedimentary environment). <i>John J. Peña, Giovanni Annicchiarico, José Jaramillo &amp; Enrique Velásquez</i> .....	481	Algunos aspectos de ecología química de las esponjas del Caribe <i>Axiyssa ambrosia</i> y <i>Aplysina insularis</i> . (Some aspects of Chemical ecology of the Caribbean sponges <i>Axiyssa ambrosia</i> and <i>Aplysina insularis</i> ) <i>Mónica Payana, Natalia Victorovna Petrichcheva, Alicia L. Morales, Carmenza Duque &amp; Sven Zea</i> .....	565
<b>Ecología (Ecology)</b>		<b>Zoología (Zoology)</b>	
Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia) (Geomorphology and ecological units of Islas del Rosario and Isla Barú reef complex (Caribbean sea, Colombia)) <i>Marta Helena Cendales, Sven Zea &amp; Juan Manuel Díaz</i> .....	497	Genetic differentiation in populations of the river Dolphins genus <i>Isia</i> [Blainville, 1817] and apports to the taxonomic status with molecular analysis (Diferenciación genética en poblaciones de delfines de río del género <i>Isia</i> [Blainville, 1817] y aportes a su taxonomía por medio de análisis moleculares) <i>E. Banguera-Hinestroza, H. Córdenas, M. Ruiz-García, M. Marmontel, E. Gaitán, R. Vásquez &amp; F. García Vallejo</i> .....	575
Aspectos morfométricos y teóricos de un embalse tropical de alta montaña: Represa La Fe, El Retiro, Antioquia. (Morphometrical and theoretical aspects of La Fe tropical high mountain freshwater reservoir, El Retiro, Antioquia) <i>Alejandra Hernani &amp; John J. Ramírez</i> .....	511	Morphological variation in the endemic Colombian water snake, <i>Helicops daniell</i> Amaral, 1937 (Serpentes: Xenodontidae) (Variación morfológica de la serpiente de agua endémica de Colombia <i>Helicops daniell</i> Amaral, 1937. [Serpentes: Xenodontidae]). <i>Douglas A. Rossman</i> .....	589
Comparación de flujos de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano, obtenidos a partir de cámaras de incubación <i>in situ</i> e incubación de núcleos de sedimento en laboratorio. (Comparison of the dissolved inorganic nitrogen and phosphorous fluxes in Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombian Caribbean, obtained with <i>in situ</i> incubation chambers and sediment cores for Laboratory incubation). <i>Gabriel R. Navas, Sven Zea &amp; Néstor Hernández Campos</i> .....	519	<b>Notas (Notes)</b>	
<b>Historia de la Ciencia (History of Science)</b>		Clasificación ecológica pura de los ecosistemas y de la vegetación del planeta Tierra. (Ecological classification of the ecosystems and the vegetation of the Earth) <i>Manuel del Llano</i> .....	595
Los tratados franceses en la enseñanza del análisis en Colombia (1851-1951): Sturm, Humbert y los otros. (The french treatises in the mathematical teaching in Colombia (1851-1951): Sturm, Humbert and the others). <i>Luis Carlos Arboleda</i> .....	533	<b>Índice general del volumen XXVI, año 2002</b> (General Index of volume XXVI).....	599
		<b>Índice de autores (Author index)</b> .....	601
		<b>Constitución de la Academia (Members of the Academy)</b> .....	603

# 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:  
EDITORA GUADALUPE LTDA. - Bogotá, D.C. - Colombia.  
Cra. 42 No. 10A-57 Tel.: 269 07 88 - 562 72 50. E-mail: [guada@coll.telecom.com.co](mailto:guada@coll.telecom.com.co)

# LOS GÉNEROS *MARCGRAVIASTRUM* Y *NORANTEA* (MARCRAVIACEAE) EN BRASIL<sup>1</sup>

por

Diego Giraldo-Cañas<sup>2</sup>

## Resumen

**Giraldo-Cañas, D.:** Los géneros *Marcgraviastrum* y *Norantea* (Marcgraviaceae) en Brasil. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(101): 469-476. ISSN 0370-3908.

Se hace un estudio taxonómico de los géneros *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler y *Norantea* Aubl. para la flora de Brasil. Se presentan una nueva combinación para el género *Marcgraviastrum* [*M. delpinianum* (Wittm.) Giraldo-Cañas = *Norantea delpiniana* Wittm.] y un nuevo registro para la flora brasileña [*Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell]. Así, el género *Marcgraviastrum* queda representado en Brasil por tres especies, dos de las cuales son endémicas de la región sudoriental: *Marcgraviastrum cuneifolium* (Gardner) Bedell y *M. delpinianum*. Por su parte, *Norantea* se reconoce como género monotípico (*N. guianensis* Aubl.), para el cual se proponen varios sinónimos.

**Palabras clave:** Marcgraviaceae, *Marcgraviastrum*, *Norantea*, Flora de Brasil, plantas neotropicales.

## Abstract

A taxonomic study of the genera *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler and *Norantea* Aubl. for the Brazilian Flora is presented. This study includes a new combination [*Marcgraviastrum delpinianum* (Wittm.) Giraldo-Cañas = *Norantea delpiniana* Wittm.] and a new record for Brazil [*Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell]. Thus, *Marcgraviastrum* is represented in Brazil by three species, two which are endemic of the SE Region: *Marcgraviastrum cuneifolium* (Gardner) Bedell and *M. delpinianum*. On the other hand, *Norantea* is accepted as a monotypic genus (*N. guianensis* Aubl.), due are proposal some synonyms.

**Key words:** Marcgraviaceae, *Marcgraviastrum*, *Norantea*, Flora of Brazil, Neotropical plants.

<sup>1</sup> Contribución derivada del proyecto "Estudios sistemáticos en el complejo *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae)" código 803765 de la División de Investigación DIB de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. Correo electrónico: giraldoc@ciencias.unal.edu.co

## Introducción

El género *Norantea* Aubl. (*sensu lato*) es quizás el más complejo y heterogéneo de la familia Marcgraviaceae (Giraldo-Cañas, 2002) y, recientemente se confirmó que éste no es un género monofilético (Ward & Price, 2002). Esto avala la segregación formal de *Norantea* en cuatro géneros establecida por de Roon & Dressler (1997): *Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler, *Norantea* s. str., *Sarcopera* Bedell y *Schwartzia* Vell. Es por esto que *Norantea* se considera como un complejo.

El género *Marcgraviastrum* posee ca. 16 especies y está caracterizado, principalmente, por presentar inflorescencias umbeliformes y por sus nectarios reproductivos pedicelares (brácteas nectaríferas), los cuales nacen cerca de la porción medial a proximal de los pedicelos de las flores, las cuales son todas fértiles (Giraldo-Cañas, 2002). Sus especies se distribuyen desde Nicaragua hasta Perú, Bolivia y Brasil, aunque presenta su mayor diversificación en el noroeste de Sudamérica (Colombia) (Giraldo-Cañas, 1999). La morfología floral de las especies del género *Marcgraviastrum* sugiere que son polinizadas por murciélagos (Gentry, 1991). Sin embargo, aún no hay estudios que avalen dicha hipótesis.

El género *Marcgraviastrum* fue considerado por mucho tiempo como diferentes categorías infragenéricas dentro del género *Norantea* (Triana & Planchon, 1862; Wittmack, 1878; Szyszylowicz, 1893; Gilg & Werdermann, 1925; Macbride, 1956; de Roon, 1970; Punt, 1971; Dodson & Gentry, 1978; Pool, 1993; Ferreira, 1995; Giraldo-Cañas, 1999), hasta que fue propuesto formalmente como género por de Roon & Dressler (1997). Ambos géneros se pueden diferenciar fácilmente así: inflorescencias largamente racemosas en *Norantea* vs. umbeliformes en *Marcgraviastrum*; inflorescencias multifloras en *Norantea* (más de 80 flores por inflorescencia) vs. paucifloras en *Marcgraviastrum* (menos de 20 flores); flores cortamente pediceladas en *Norantea* [pedicelo de 3-7 (—10) mm de longitud] vs. conspicuamente pediceladas en *Marcgraviastrum* (pedicelos de más de 18 mm de longitud) y por el número de estambres por flor (hasta 38 en *Norantea* vs. hasta 150 en *Marcgraviastrum*).

El género *Norantea* (aquí considerado como monotípico; véase el tratamiento taxonómico) se distribuye en Sudamérica en territorio de Colombia, Venezuela, Guayana Francesa, Surinam, Guyana, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil, y al parecer las pocas colecciones centroamericanas provienen de material cultivado. Como se mencionó anteriormente, éste se caracteriza por sus

inflorescencias multifloras y largamente racemosas, por sus flores cortamente pediceladas y por sus grandes nectarios reproductivos pedicelares de color rojo vivo. Según Gentry (1991), *Norantea* s. str. es polinizado por colibríes.

Como resultado del estudio de la familia Marcgraviaceae, se da a conocer el tratamiento taxonómico de los géneros *Marcgraviastrum* y *Norantea* para la flora de Brasil, el cual incluye varias novedades, tanto taxonómicas (una nueva combinación y nuevos sinónimos) como corológicas (un nuevo registro para la flora brasileña), las que se detallan a continuación. Éste aporte pretende contribuir al conocimiento de la flora brasileña y, en especial, al conocimiento de la familia neotropical Marcgraviaceae.

## Materiales y métodos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía vegetal. Se consultaron las colecciones de los herbarios COAH, COL, CR, HUA, IBGE, JAUM, MEDEL, MEXU, MO, NY, PSO, SI, SP, UIS, US y VEN (abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.*, 1990). La terminología de las estructuras morfológicas está basada en Font Quer (1993) [es por esto que se emplean los términos "connato" y "cordata", en lugar de los americanismos "connado" y "cordada", respectivamente], excepto en lo que tiene que ver con la clasificación de los nectarios, siguiéndose en este caso a Schmid (1988). La terminología sexológica de las plantas está basada en Cocucci (1980). Véase Punt (1971) para la información palinológica de las cuatro especies aquí consideradas, trabajo en el cual dichas especies fueron tratadas bajo el género *Norantea*.

Clave para diferenciar las especies brasileñas de *Marcgraviastrum* y *Norantea*

1. Inflorescencias largamente racemosas, multifloras, con más de 80 flores cada una; pedicelos hasta de 10 mm de longitud ..... *Norantea guianensis*
- 1'. Inflorescencias umbeliformes, paucifloras, con menos de 20 flores cada una; pedicelos de más de 18 mm de longitud.
2. Flores erectas sobre los pedicelos; pedicelos de más de 50 mm de longitud; pétalos ca. 10 mm de longitud ..... *Marcgraviastrum mixtum*
- 2'. Flores oblicuas sobre los pedicelos; pedicelos de menos de 30 mm de longitud; pétalos de menos de 7,5 mm de longitud.

3. Hojas con venación suprimida; nectarios reproductivos pedicelares de 8-13 mm de longitud; bractéolas inmediatamente por debajo del cáliz, opuestas; estambres 12 ..... *Marcgraviastrum cuneifolium*
- 3'. Hojas con venación débilmente impresa; nectarios reproductivos pedicelares de 15-22 mm de longitud; bractéolas ubicadas a 1-10 mm de la base del cáliz, opuestas, subopuestas a alternas; estambres 18.....  
..... *Marcgraviastrum delpinianum*

### Tratamiento taxonómico

*Marcgraviastrum* (Wittm. ex Szyszyl.) de Roon & S. Dressler, Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 332. 1997. Basado en *Norantea* Aubl. subsect. *Marcgraviastrum* Wittm. ex Szyszyl., Nat. Pflanzenfam. 3 (6): 163. 1983. LECTÓTIPO: *Norantea mixta* Triana & Planch., Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 4, 17: 374. 1862; designado por de Roon & Dressler, Bot. Jahrb. Syst., 119 (3): 332. 1997.

*Norantea* subgen. *Byrsophyllum* Delpino, Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. 12: 182. 1869. = *Norantea* subgen. *Marcgraviastrum* Wittm., Fl. Brasil. 12 (1): 235. 1878, nom. Superfl., propuesto como un nombre sustituto para *Norantea* subgen. *Byrsophyllum* Delpino, non *Byrsophyllum* Hook. (Rubiaceae) in Benth. & Hook., Gen. Pl. 2: 83. 1873. LECTÓTIPO: *Norantea cuneifolia* (Gardner) Delpino [= *Marcgraviastrum cuneifolium* (Gardner) Bedell], designado por de Roon & Dressler, Bot., Jahrb. Syst., 119 (3): 332. 1997.

Arbustos escandentes, lianescetes. Hojas espiraladas, pecioladas, pecíolos hasta de 1 cm de longitud, levemente canaliculados; láminas foliares coriáceas, enteras, espatuladas, ovadas, obovadas u oblanceoladas, base redondeada, atenuada a cuneada, ápice obtuso, acuminado, emarginado, retuso a cortamente mucronado, láminas con 3-10 pares de glándulas en la superficie abaxial, éstas principalmente submarginales, venación débilmente impresa a suprimida en ambas caras. Inflorescencias terminales, umbeliformes, paucifloras (menos de 12 flores por inflorescencia), flores conspicuamente pediceladas, pedicelos de más de 18 mm de longitud; nectarios reproductivos pedicelares sacciforme-tubulares, péndulos, coriáceos, rugosos, estriados, reticulados, subsésiles, naciendo en la porción proximal del pedicelo (1/3-1/5 basal del pedicelo); bractéolas 2, sepaloideas, persistentes, alternas, subopuestas a más comúnmente opuestas, adyacentes al cáliz o a 10 mm de éste, carnosas, ovadas a orbiculares. Flores perfectas, actinomorfas, erectas u oblicuas sobre los pedicelos; cáliz persistente, sépalos 5, imbricados en dos series, carnosos; pétalos 5, carnosos;

estambres más de 10, adnatos a la base de los pétalos, anteras oblongas, sub-basifijas, introrsas, filamentos aplanados; ovario súpero, globoso a cónico; estigma sésil a subsésil, mamiforme. Frutos globosos, verruculosos a rugosos, cortamente apiculados; semillas numerosas, reniformes a semilunares, reticuladas, brillantes, negruzcas.

**Observaciones.** Este género es a menudo confundido con representantes del género *Marcgravia* L., pues en este último la mayoría de las especies poseen inflorescencias umbeliformes. Se diferencian fácilmente por la filotaxia (hojas dísticas en *Marcgravia* vs. hojas en espiral en *Marcgraviastrum*), por los nectarios reproductivos, los que en *Marcgravia* se ubican en pedicelos sin flores fértiles. Por otra parte, en *Marcgravia* la corola está modificada en una caliptra decidua (pétalos connatos), mientras que en *Marcgraviastrum* los pétalos están connatos sólo basalmente.

### Descripción de las especies

1. *Marcgraviastrum cuneifolium* (Gardner) Bedell, Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 332. 1997. *Marcgravia cuneifolia* Gardner, Lond. Journ. Bot. 2: 335. 1843. *Norantea cuneifolia* (Gardner) Delpino, Atti Soc. Ital. Sci. Nat. 12: 182. 1869. TIPO: Brasil. Río de Janeiro: Organ Mts., Gardner 333 (holótipo BM, isótipos E, FI-W, G, K, NY, OXF, P TCD, W, no vistos).

Arbustos escandentes, hasta de 3 m de altura. Hojas espiraladas, discoloras, pecíolo de 0,3-1 cm de longitud, levemente canaliculado, flexuoso; láminas foliares de (2,2-) 2,8-7 cm de longitud x (0,9-) 1,2-3 cm de ancho, coriáceas, enteras, espatuladas a obovadas, base atenuada a cuneada, ápice obtuso, emarginado, retuso a cortamente mucronado, láminas con 3-6 pares de glándulas submarginales en la superficie abaxial, orbiculares, ca. 1 mm de diámetro, distribuidas regularmente a 1-4 mm de la margen, venación suprimida en ambas caras. Inflorescencias terminales, umbeliformes, laxas, paucifloras (4-12 flores por inflorescencia), flores conspicuamente pediceladas, pedicelos de 18-30 mm de longitud, rectos, estriados longitudinalmente; nectarios reproductivos pedicelares sacciformes, péndulos, coriáceos, rugosos, estriados, reticulados, de 8-13 mm de longitud x 4-5,5 mm de ancho, subsésiles, pedículo ca. 0,8 mm de longitud, naciendo en la porción proximal del pedicelo (1/4-1/5 basal del pedicelo), la boca oval a orbicular, entera a levemente rostrada, de 2,5-3 mm de diámetro; bractéolas 2, sepaloideas, opuestas, adyacentes al cáliz, carnosas, ovadas a orbiculares, ca. 2 mm de diámetro. Flores oblicuas sobre los pedicelos; sépalos carno-

ros, rectos, ovados a orbiculares, de 2,5-3,5 mm de diámetro; pétalos carnosos, obovados, 6-7,5 mm de longitud x ca. 3,5 mm de ancho; estambres 12, adnatos a la base de los pétalos, anteras oblongas, sub-basifijas, filamentos aplanados; ovario cónico, rugoso, ca. 3 mm de longitud x ca. 2 mm de ancho; estigma sésil, mamiforme. Frutos globosos, verruculosos, rugosos, de 7-12 mm de diámetro, cortamente apiculados, el apículo ca. 1 mm de longitud; semillas numerosas, reniformes a semilunares, reticuladas, brillantes, negruzcas, ca. 4 mm de longitud x ca. 1,3 mm de ancho.

**Iconografía.** Wittmack (1878) y Ferreira (1995), bajo *Norantea cuneifolia*.

**Distribución geográfica y ecología.** *Marcgraviastrum cuneifolium* es endémica de la región suroriental de Brasil y sólo se poseen registros de los estados de Espírito Santo, Minas Gerais y Río de Janeiro. Ésta crece en vegetación rala sobre suelos de arenas blancas, en afloramientos rocosos y en riberas de ríos y riachuelos, entre los 600 y 1.200 msnm.

#### Material examinado:

BRASIL. **Espírito Santo:** Mun. Alfredo Chaves, estrada São Bento de Urânia a Alfredo Chaves, 800 m, 16 may 1999, G. Hatschbach et al. 69079 (US). **Minas Gerais:** Serra do Cabral, Morro do Jucão, ca. 10 km N de Joaquim Felício, 7 jul 1985, M. Graças et al. 819 (COL, SP: dos ejemplares). Serra do Espinhaço, ca. 5 km N of São João da Chapada, road to Inhaí, 1.200 m, 28 mar 1970, H. Irwin et al. 28513 (NY). **Río de Janeiro:** Nova Friburgo, Reserva Ecológica Municipal de Macaé de Cima, sítio Sophronites, na margem do rio das Flores, 1100 m, 22°00' S, 42°03' W, 23 mar 1989, C. Correia 23 (COL, NY, SP). Mun. Nova Friburgo, Macaé de Cima, sítio Sophronites, trilha para os Pirineus, 1 sep 1990, A. Fonseca Vaz et al. 731 (NY). Mun. Nova Friburgo, Reserva Ecológica Municipal de Macaé de Cima, sítio Sophronites, 1100 m, 22°00' S, 42°03' W, 17 jul 1989, M. Peron et al. 792 (NY).

#### 2. *Marcgraviastrum delpinianum* (Wittm.) Giraldo-Cañas, comb. nov.

Basónimo: *Norantea delpiniana* Wittm., Fl. Brasil. 12 (1): 236. 1878. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Parahibuna, Gardner 4454 (holótipo BM, no visto).

Arbustos de porte pequeño, hasta de 1,30 m de altura; tallos angulosos. Hojas espiraladas; pecíolo hasta de 0,8 cm de longitud, canaliculado; láminas de 6-11 cm de longitud x 3,5-5,2 cm de ancho, enteras, membranáceas, concóloras, obovadas, base cuneada, ápice obtuso,

emarginado o levemente mucronado, láminas con 3-8 (-10) pares de glándulas en la superficie abaxial, dispuestas irregularmente aunque principalmente submarginales, orbiculares a elípticas, ca. 1 mm de diámetro, venación densa aunque débilmente impresa, broquidódroma. Inflorescencias terminales, umbeliformes, paucifloras (10-15 flores por inflorescencia); flores largamente pediceladas, pedicelos de 18-30 mm de longitud, angulosos, verrugosos; nectarios reproductivos pedicelares sacciforme-tubulares, ligeramente curvos, subsésiles, estriados longitudinalmente, naciendo en el tercio o cuarto proximal del pedicelo, de 15-22 mm de longitud x 4-5 mm de ancho, de boca elíptica a oval; bractéolas 2, sepaloideas, opuestas, subopuestas a alternas, ovadas a orbiculares, ca. 2 mm de diámetro, ubicadas a 1-8 (-10) mm de la base del cáliz. Flores oblicuas sobre los pedicelos; sépalos orbiculares, carnosos, ca. 2,5 mm de diámetro; pétalos (no vistos, *sensu* Ferreira, 1995), ovados, ca. 5 x 2 mm; estambres 18 (no vistos, *sensu* Ferreira, 1995), biseriados, anteras oblongas, sub-basifijas, filamentos oblongos; ovario globoso, estriado longitudinalmente, ca. 3 mm de diámetro, estigma mamiforme, subsésil, estilo ca. 1 mm de longitud. Frutos no vistos.

**Iconografía.** Wittmack (1878) y Ferreira (1995), bajo *Norantea delpiniana*.

**Distribución geográfica y ecología.** *Marcgraviastrum delpinianum* es endémica del estado de Minas Gerais (Brasil); crece en áreas muy húmedas y boscosas. Hasta el presente sólo se conocen tres ejemplares, por lo cual se puede inferir que es una especie muy rara y además desde el año 1956 no se ha vuelto a herborizar. [E. Pereira 2308, RB, no visto, citado por Ferreira (1995)]. Según Pool (1993), la colección *Dombey s. n.* (P, no visto) de Perú citada por Wittmack (1878) en el protólogo de *Norantea delpiniana* realmente corresponde a otra especie de *Marcgraviastrum* [*M. macrocarpum* (G. Don) Bedell ex S. Dressler].

#### Material examinado:

BRASIL. **Minas Gerais:** Coronel Pacheco, Estação Experimental de Café, beira de cachoeira, 12 dic 1942, E. P. Heringer 1158 (COL, SP).

3. *Marcgraviastrum mixtum* (Triana & Planch.) Bedell, Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 332. 1997. *Norantea mixta* Triana & Planch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 4, 17: 374. 1862. TIPO: Colombia. Cundinamarca: Andes de Bogotá, Susumuco, 1.000 m. *Triana s. n.* (holótipo MPU, isótipo P, no vistos).

*Norantea peduncularis* Poepp. ex Wittm. in Mart., Fl. Brasil. 12 (1): 238. 1878. TIPO: Perú. Huánuco, Poeppig 1418 (holótipo B, destruido; fotografía del tipo NY!;

lectotipo W, no visto, designado por de Roon & Dressler, Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 332. 1997; isolectotipos F, W, no vistos).

*Norantea uleana* Pilg., Verh. Bot. Vereins Prov. Branderburg 47: 155. 1905. TIPO: Perú, Loreto: Wald des Cumbaso, 600 m, año 1903, *Ule 6336* (holotipo B, destruido; fotografía del tipo NY!; lectotipo G, no visto, designado por de Roon & Dressler, Bot. Jahrb. Syst. 119 (3): 332. 1997; isolectotipo MG, no visto).

*Norantea curva* J. F. Macbr., Candollea 5: 385. 1934. TIPO: Perú, San Martín: San Roque, *Williams 6999* (holotipo F, isótipo G, no vistos).

Arbustos escandentes, lianescentes. Hojas espiraladas, discoloras, cortamente pecioladas, pecíolo hasta de 0,6 cm de longitud, ca. 0,3-0,4 cm de ancho, canaliculado; láminas foliares de (7-) 8-16 cm de longitud x (2,5-) 2,8-5,8 (-6,3) cm de ancho, coriáceas, enteras, ovales, obovadas a más comúnmente oblanceoladas, base redondeada a más frecuentemente cuneada, ápice obtuso a más comúnmente acuminado, mucronado, márgenes levemente revolutas, láminas con 3-7 pares de glándulas en la cara abaxial, submarginales, orbiculares, ca. 0,9 mm de diámetro, venación broquidódroma levemente impresa a suprimida, láminas con escasas a numerosas máculas negruzcas de ca. 2 mm de diámetro, irregularmente distribuidas en ambas caras, o sin las mismas. Inflorescencias terminales, umbeliformes, 12-20 flores por inflorescencia, densas, pedicelos de 50-75 mm de longitud, rectos a levemente flexuosos, débilmente estriados longitudinalmente; nectarios reproductivos pedicelares sacciformes, levemente curvos, ligeramente estriados longitudinalmente, subsésiles, de 10-25 mm de longitud x 3-6 mm de ancho, naciendo en el tercio o cuarto inferior del pedicelo, la boca de los nectarios ovada, entera a levemente rostrada, dirigida hacia el eje de la inflorescencia; bractéolas 2, sepaloides, opuestas, adyacentes al cáliz, carnosas, orbiculares, ca. 2,5 mm de diámetro. Flores erectas sobre los pedicelos; sépalos carnosos, orbiculares, de 3-4 mm de diámetro; pétalos obovados a ovados, carnosos, ca. 10 mm de longitud x ca. 5 mm de ancho; estambres ca. 40, adnatos a la base de los pétalos, anteras oblongas, basifijas a sub-basifijas, ca. 3 mm de longitud, filamentos 5-7 mm de longitud, aplanados, levemente verrugosos; ovario globoso, ca. 5 mm de diámetro, estriado longitudinalmente; estilo ca. 3 mm de longitud, estigma mamiforme. Frutos globosos, 10-13 mm de diámetro, rugosos, apiculados, apículo ca. 2 mm de longitud; semillas numerosas, negruzcas, brillantes.

**Iconografía.** Wittmack (1878, bajo *Norantea mixta* y *N. peduncularis*).

**Distribución geográfica y ecología.** *Marcgraviastrum mixtum* se distribuye en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Aquí se documenta por primera vez su presencia en territorio brasileño, pues en un estudio reciente sobre el género *Norantea* s. l. en Brasil, dicha especie no fue citada (véase Ferreira, 1995) y tampoco en la Flora de la Reserva de Ducke (Ribeiro *et al.*, 1999). En Brasil, *M. mixtum* crece en bosques, en arbustales, en riberas de ríos y en afloramientos rocosos de la región amazónica, entre los 200 y 800 msnm.

#### Material examinado:

BRASIL. Amazonas: 0-3 km N of km 211 of Perimetral N Highway, Pico Rondon, ca. 1°32' N, 62°48' W, 3 feb 1984, *J. Pipoly et al. 6621* (NY, US), ídem localidad, 5 feb 1984, *J. Pipoly et al. 6656* (NY), 6659 (NY, dos ejemplares). Vicinity of Pico Rondon, Perimetral Norte Highway km 211, 700 m, 1°32' N, 62°48' W, 3 feb 1984, *G. Prance et al. 28799* (NY). Roraima: Vicinity of Auaris, Rio Auaris, near Auaris, 760 m, 4°3' N, 64°22' W, 9 feb 1969, *G. Prance et al. 9766* (NY).

*Norantea Aubl.*, Hist. Pl. Guiane I: 554, t. 220. 1775. TIPO: *Norantea guianensis* Aubl.

4. *Norantea guianensis* Aubl., Hist. Pl. Guiane I: 554, t. 220. 1775. TIPO: Guayana Francesa, *Aublet s. n.* (holotipo BM, no visto).

*Norantea goyazensis* Cambess., Fl. Brasil. Mer. 1: 313. 1828. TIPO: Brasil. Goiás: Serra Dourada, *St. Hilaire s. n.* (holotipo P, no visto). **Syn. nov.**

*Norantea japurensis* Mart., Nov. Gen. Sp. Pl. 3: 179, t. 295. 1832. TIPO: Brasil. Porto das Miranhas, Rio Japurá, *Martius s. n.* (holotipo M, no visto).

*Norantea guianensis* Aubl. subsp. *japurensis* (Mart.) Bedell, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1256. 1993. *Norantea japurensis* Mart., Nov. Gen. Sp. Pl. 3: 179, t. 295. 1832. TIPO: Brasil. Porto das Miranhas, Rio Japurá, *Martius s. n.* (holotipo M, no visto). **Syn. nov.**

*Norantea guianensis* Aubl. var. *japurensis* (Mart.) Ferreira, Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 33 (2): 39. 1995. *Norantea japurensis* Mart., Nov. Gen. Sp. Pl. 3: 179, t. 295. 1832. TIPO: Brasil. Porto das Miranhas, Rio Japurá, *Martius s. n.* (holotipo PH, no visto). **Syn. nov.**

*Norantea guianensis* Aubl. var. *goyazensis* (Cambess.) Ferreira, Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 33 (2): 41. 1995. *Norantea goyazensis* Cambess., Fl. Brasil. Mer. 1: 313. 1828. TIPO: Brasil. Goiás: Serra Dourada, *St. Hilaire s. n.* (holotipo P, no visto). **Syn. nov.**

Véase **Ferreira** (1995) para los demás sinónimos.

Arbustos escandentes a hemiepífitos, profusamente ramificados, ramas erectas a decumbentes. Hojas espiraladas, subsésiles a más frecuentemente pecioladas, pecíolo hasta de 3 cm de longitud, canaliculado; láminas foliares de 8-21 cm de longitud x 3-8.5 cm de ancho, coriáceas, enteras, ovadas, oblanceoladas, oblongo-obovadas a más comúnmente obovadas, base subcordata a más frecuentemente cuneada, ápice retuso, emarginado o mucronado, láminas con 0-6 pares de glándulas en la superficie abaxial, distribuidas irregularmente, orbiculares a ovadas, ca. 1 mm de diámetro, venación densa pero levemente impresa, broquidódroma. Inflorescencias terminales, racemosas, raquis hasta de 70 cm de largo, multifloras (más de 80 flores por inflorescencia), densas; flores cortamente pediceladas, pedicelos hasta de 10 mm de longitud; nectarios reproductivos pedicelares membranáceos a más comúnmente coriáceos, tubulares, sacciformes, cilíndricos, clavados u obovados, lisos o verruculosos, de 8-25 (-30) mm de longitud x 3-10 mm de ancho, pedículo hasta de 20 mm de longitud, naciendo en el tercio proximal o en la porción medial a distal del pedicelo, la boca de los nectarios oblonga, elíptica a semicircular, entera o con dos minúsculas prolongaciones; bractéolas 2, sepaloideas, persistentes, opuestas a subopuestas, adyacentes al cáliz o a 3 (-5) mm de éste, carnosas, ovadas a orbiculares, de ápice agudo u obtuso, ca. 2 mm de diámetro. Flores perfectas, actinomorfas, erectas sobre los pedicelos; cáliz persistente, sépalos 5, imbricados en dos series, carnosos, reflexos, ovados a orbiculares, obtusos a agudos, de 2-2.5 (-3) mm de diámetro; pétalos 5, carnosos, ovados, obtusos, reflexos, de 3-5 mm de longitud; estambres 15-38, adnatos a la base de los pétalos, anteras introrsas, oblongas, basifijas a subbasifijas, amarillas, filamentos aplanados; ovario súpero, ovado a cónico, ca. 1.5 mm de longitud; estigma sésil, mamiforme. Frutos globosos, ligeramente apiculados, de 8-12 mm de diámetro, semillas numerosas, reniformes a oblongas, reticuladas, brillantes, negruzcas.

**Iconografía.** Wittmack (1878), **Ferreira** (1995) y **Ribeiro et al.** (1999).

**Nombres vulgares:** cebola brava (Pará), rabo de Arara (Amazonas, Pará, Roraima).

**Distribución geográfica y ecología.** *Norantea guianensis* es quizás la especie con mayor área de distribución geográfica y ecológica entre las Marcgraviaceae, pues prospera a lo largo de Sudamérica tropical, en una variada gama de hábitats: caatingas, campinas, cerrados, afloramientos rocosos, bosques de galería, diferentes tipos de

sabanas, bosques maduros y densos, diferentes tipos vegetación costera y vegetación secundaria. Esta especie crece principalmente en regiones húmedas a pluviales por debajo de los 1.000 msnm, aunque puede alcanzar ambientes ubicados a un poco más de 2.000 m.

**Observaciones.** Aquí se considera el género *Norantea* monotípico, pues las características que normalmente se han usado para reconocer dos especies (y varias subespecies y variedades) no son en ningún momento estables, incluso en una misma planta. Es por esto que aquí sólo se reconoce una especie. Las dos especies reconocidas anteriormente para *Norantea* s. str. (*N. guianensis* Aubl. y *N. goyazensis* Cambess.), se separaban básicamente por la longitud del pecíolo, la forma de la hoja y por el nectario reproductivo pedicelar, el cual, en algunos casos, puede ser liso o verruculoso. No obstante, dichas características presentan una gran variación, por lo que se procedió a considerar los sinónimos antes expuestos.

A causa de sus inflorescencias largamente racemosas y de sus nectarios rojos, *N. guianensis* es a menudo confundida con el género *Sarcopera*, pero se diferencian fácilmente pues en *Sarcopera* las flores son sésiles y están dispuestas en un largo raquis (inflorescencias espiciformes) [sólo una especie de *Sarcopera*, *S. oxystylis* (Baill.) Bedell ex Giraldo-Cañas, presenta pedicelos de 3-5 (-9) mm de longitud (Giraldo-Cañas, 2002)] y en todos los casos, los nectarios reproductivos nacen en el raquis justo en la base de las flores, mientras que en *Norantea* éstos siempre nacen en el pedicelo.

Las inflorescencias de *N. guianensis* son frecuentemente visitadas por colibríes y hormigas (observaciones personales). Según la información consignada en el ejemplar *S. Egler et al. s. n.* (SP: 320757), el néctar de las inflorescencias es consumido por *Saguinus bicolor bicolor* (Primates: Callitrichidae). *N. guianensis* en algunas ocasiones es cultivada como ornamental por el bello colorido de sus inflorescencias.

#### Material examinado:

**BRASIL. Amapá:** Parque Florestal de Macapá, 14 oct 1979, *D. Austin et al.* 7024 (NY). **Amazonas:** Mun. São Gabriel da Cachoeira, rio Negro, margem direita do rio Waupés, Matapá, 7 dic 1978, *C. Damião* 3014 (COL). Circa Campo Grande, 1 ene 1936, *A. Ducke* 124 (US). Manáus, mata de terra firme, perto de Flores, 16 oct 1943, *A. Ducke* 1405 (US). Manaus, Villa Belisario, 21 dic 1929, *A. Ducke* 23467 (US). Manaus, Rio Cuieiras, ene 1993, *S. Egler et al. s. n.* (SP: 320757). 376 km S of Manaus along BR 319, N of the farm of São João, 16 oct 1983, *P. Hutchison et al.*



8659 (US), 17 oct 1983, *P. Hutchison et al.* 8680 (US). Mun. São Paulo de Olivença, basin of Rio Solimões, basin of creek Belem, 26 oct/11 dic 1936, *B. Krukoff* 8915 (US). Serra Aracá, S toward Rio Jaurai, 140 m, 4 mar 1984, *J. Pipoly & A. Cress* 6783 (US). Manaus-Itacoatiara, km 26, Reserva Florestal Ducke, 23 mar 1995, *J. Ribeiro & P. Assunção* 1585 (SP). Goiás: Chapada dos Veadeiros, ca. 2 km de colinas/Cavalcante, 8 sep 1994, *T. Filgueiras & M. Fonseca* 3026 (COL, IBGE, SP). Mun. Niquelândia, Estrada de chão em direção a reserva do IBMA, ca. 5 km de Niquelândia, 16 ago 1996, *M. Fonseca et al.* 1129 (IBGE). Mun. Goiás, Serra Dourada, 30 jul 1952, *A. Macêdo* 3736 (NY, SP). Chapada dos Veadeiros, Parque Nacional Chapada dos Veadeiros, trilha entre a sede do Parque e o Canion do Rio Preto, 16 ago 1995, *F. Oliveira et al.* 406 (IBGE). Acampamento da Fundação Brasil Central Xavantina, 7 ago 1967, *Sidney* 273 (NY, dos ejemplares). Serra Dourada, 23 ago 1967, *Sidney* 307 (NY). 328 km de Anápolis para Belém, 9 nov 1963, *N. Silva* 57742 (NY). Mun. Paraúna, serra das Galés, a 27 km a Oeste de Paraúna, 12 dic 1989, *B. de Sousa Dias* 1212-89 (IBGE). Mun. Cavalcante, Fazenda Horta, 22 oct 1997, *C. Tosta et al.* 25 (IBGE). Region of the southern Serra Dourada, 22 km E of Formoso, 23 may 1956, *E. Yale Dawson* 15102 (US). Mun. Serranópolis, Reserva Particular do Patrimônio Natural, Pousada da Araras, cerca de 39 km da cidade, Fazenda Pedreiras, sitio arqueológico Manoel Braga, 495 m, 18 jul 1998, *M. Aparecida da Silva et al.* 3881 (IBGE, US). Sin localidad, año 1841, *L. G. Gardner* 3043 (NY). Mato Grosso: Mun. Sinop, Porto dos Gaúchos, Rio Teles Pires, 25 sep 1985, *C. Cid Ferreira et al.* 6251 (NY). Serra da Saudade, Alto Araguaia, 750 m, 26 ago 1963, *B. Maguire et al.* 56334 (NY). Chapada dos Guimarães, próximo ao Vêu das Noivas, 24 sep 1988, *M. Wanderley et al.* 1080 (COL, SP). Pará: Northeast woods of the I.A.N., Belém, 30 oct 1942, *W. Archer* 7753 (US: 2592243, en este ejemplar hay mezcla, la inflorescencia corresponde a *Norantea guianensis* y la rama vegetativa corresponde a una Clusiaceae). South forest of the I.A.N., Belém, 5 dic 1942, *W. Archer* 7930 (US), 7 dic 1942, *W. Archer* 7941 (US), 16 dic 1942, *W. Archer* 7985 (US). Serra dos Carajás, serra norte, near AMZA Exploration Camp, 600 m, 13 oct 1977, *C. Berg & A. Henderson* BG-501 (US), 15 oct 1977, *C. Berg et al.* BG-550 (US). Cachimbo, 16-22 may 1955, *W. Bockermann* 192 (COL, SP). Ilha de Marajó, Fazenda do Cardoso, 2 mar 1943, *F. Camargo* IAN-2 (US). Rodovia Belem-Brasilia, km 92, 25 sep 1959, *M. Kuhlmann & S. Jimbo* 296 (COL, SP). Rio Jarí, Planalto, Monte Dourado, 23 ene 1968, *E. de Oliveira* 3956 (NY), 27 ene 1968, *E. de Oliveira* 4010 (NY). Serra do Cachimbo, 425 m, 14 dic 1956, *J. Pires et al.* 6228 (NY). Serra do Cachimbo, BR

163, Cuiabá-Santarém Highway, cachoeira de Curua, N slope of Serra Cachimbo, 300 m, 4 nov 1977, *G. Prance et al.* 9050 (US). Southern slope of Akarai Mountains, in drainage of Rio Mapuera (Trombetas tributary), 500-700 m, 18/20 ene 1938, *A. Smith* 2939 (US). Roraima: Canto Galo, Rio Mucajai between Pratinha and Rio Apiaú, 21 ene 1967, *G. Prance et al.* 3947 (US). Tocantins: Rio Solimões, 24 ene 1924, *Kuhlmann* 21197 (US). Mun. Almas, fundos da casa do Sr. Dario, localidade de Sobradinho, 13 sep 1991, *B. Pereira et al.* 1714 (US).

### Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia y a su Instituto de Ciencias Naturales por las facilidades permanentes para llevar a cabo los estudios botánicos. A E. Forero (COL) por su valiosa colaboración. A S. Dressler (FR), R. Ortiz-Gentry (MO) y A. Idárraga (HUA) por el obsequio de valiosa bibliografía. Agradezco a los curadores y al personal científico y técnico de los herbarios COAH, COL, CR, HUA, IBGE, JAUM, MEDEL, MEXU, MO, NY, PSO, SI, SP, UIS, US y VEN por todas las facilidades brindadas. Al Comité Editorial y a los evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios. Esta contribución es producto del proyecto "Estudios sistemáticos en el complejo *Norantea* Aubl. (Marcgraviaceae)", código 803765 de la División de Investigación DIB de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

### Literatura citada

- Cocucci, A. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Bot. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 75-81.
- de Roon, A. 1970. Flora of Panama. Family 121: Marcgraviaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 57 (1): 29-50.
- & S. Dressler. 1997. New taxa of *Norantea* Aubl. s.l. (Marcgraviaceae) from Central America and adjacent South America. *Bot. Jahrb. Syst.* 119 (3): 327-335.
- Dodson, C. & A. Gentry. 1978. Flora of the Rio Palenque Science Center, Los Rios Province, Ecuador. *Selbyana* 4 (1): 1-628.
- Ferreira, G. 1995. Estudo taxonômico das espécies brasileiras do gênero *Norantea* Aublet (Marcgraviaceae). *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 33 (2): 9-53.
- Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Gentry, A. 1991. Breeding and dispersal systems of lianas. En: F. Putz & H. Mooney (eds.), *The biology of vines*: 393-423. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gilg, E. & E. Werdermann. 1925. Marcgraviaceae, en: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.*, ed. 2, 21: 94-106.

- Giraldo-Cañas, D. 1999. Las Marcgraviaceae de la Amazonia colombiana: estudio preliminar sobre su diversidad, distribución y fitogeografía. *Darwiniana* 37 (1-2): 15-24.
- . 2002. Novedades taxonómicas y corológicas en *Marcgraviastrum*, *Sarcopera* y *Schwartzia* (Marcgraviaceae) de Sudamérica. *Hickenia* 3 (32): 119-123.
- Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett. 1990. *Index Herbariorum. Part 1: The Herbaria of the world*. The New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York.
- Machride, J. 1956. Marcgraviaceae, Flora of Peru. Field Museum of Natural History, Bot., part III-A, 13: 703-717.
- Pool, A. 1993. Marcgraviaceae, en: L. Brako & J. Zarucchi (eds.), *Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru*. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 670-672.
- Punt, W. 1971. Pollen morphology of the genera *Norantea*, *Souroubea*, and *Ruyschia* (Marcgraviaceae). *Pollen et Spores* 13 (2): 199-232.
- Ribeiro, J., M. Hopkins, A. Vicentini, C. Sothers, M. da Costa, J. de Brito, M. de Souza, L. Martins, L. Lohmann, P. Assunção, E. Pereira, C. da Silva, M. Mesquita & L. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus.
- Schmid, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries: historical perspective and terminological recommendations. *Bot. Rev.* 54 (2): 179-232.
- Szyszyłowicz, I. 1893. Marcgraviaceae, en: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 3 (6): 157-164.
- Triana, J. & J. Planchon. 1862. *Prodromus florae novo-granatensis: Ternstroemiaceae trib. Marcgraviaceae*. *Ann. Sci. Nat., Bot., sér.* 4, 17: 359-379.
- Ward, N. & R. Price. 2002. Phylogenetic relationships of Marcgraviaceae: insights from three chloroplast genes. *Syst. Bot.* 27 (1): 149-160.
- Wittmack, L. 1878. Marcgraviaceae, en: C. F. P. von Martius (ed.), *Fl. Brasil.* 12 (1): 213-258.

# *CHLORARACHNION REPTANS*: PRIMER REGISTRO PARA LA COSTA ATLÁNTICA COLOMBIANA

por

Ana Sofía Zamora<sup>1</sup> & Reinhard Schnetter<sup>1</sup>

## Resumen

**Zamora, Ana Sofía & R. Schnetter:** *Chlorarachnion reptans*: primer registro para la Costa Atlántica colombiana. Rev. Acad. Colom. Cienc. 26(101): 477-480. ISSN 0370-3908.

Se registra por primera vez *Chlorarachnion reptans* (filum Chlorarachniophyta) para la flora colombiana. Se comentan los principales caracteres de esta especie.

**Palabras clave:** *Chlorarachnion reptans*, Chlorarachniophyta, meroplasmodio, Costa Atlántica colombiana.

## Abstract

*Chlorarachnion reptans* (phylum Chlorarachniophyta) is reported for the first time for the Colombian flora. The principal characters of the species are commented.

**Key words:** *Chlorarachnion reptans*, Chlorarachniophyta, meroplasmodium, Colombian Atlantic Coast.

## Introducción

*Chlorarachnion reptans* fue descrito por Geitler (1930), con base en material recolectado en las Islas Canarias. Dentro de sus características se encuentra la formación de células ameboides con cloroplastos, unidas entre sí por medio de una red tridimensional de reticulopodios. Este conjunto se conoce como meroplasmodio (Grell, 1990). En él quedan atrapadas células

algales, bacterias y otros organismos, los cuales son digeridos en el mismo lugar de la captura. Los reticulopodios son largos y delgados, especialmente en sus extremos y se entretrejen unos con otros. Las células pueden retraer sus reticulopodios y entrar en un estado de latencia, durante el cual adquieren forma cocal. Las células también pueden encontrarse aisladas. El ancho de los cuerpos celulares es de ca. 10 µm, al extenderse su largo puede alcanzar 17 µm (Geitler, 1930). Cada célula posee un núcleo cen-

<sup>1</sup> Botanisches Institut der Justus Liebig Universität, Senckenbergstr. 17 - 21, 35390 Giessen, Alemania.

tral y un número variable de cromatóforos periféricos con clorofilas *a* y *b* (Hibberd & Norris, 1984).

Estudios realizados con microscopía electrónica han complementado los conocimientos acerca de *Chlorarachnion reptans*. Cada cromatóforo con su pirenoide se encuentra envuelto por cuatro membranas (Hibberd & Norris, 1984). En el espacio periplastidial entre las dos membranas internas y las dos externas está presente una estructura conocida como nucleomorfo (Hibberd & Norris, 1984), sumergido en la parte distal del pirenoide (Ishida *et al.*, 1996). En él se comprobó la presencia de ADN (Ludwig & Gibbs, 1989). Se cree que este es el núcleo vestigial de un endosimbionte, posiblemente una microalga verde (Van de Peer *et al.*, 1996), que pudo haber dado origen a los cloroplastos de estos organismos (McFadden *et al.*, 1994; McFadden & Gilson, 1995).

Otras características de *Chlorarachnion reptans* son las mitocondrias con crestas tubulares y la formación de estadios monoflagelados (zoosporas) durante su ciclo de vida. El único flagelo se localiza cerca de la parte anterior de la zoospora y tiene forma helicoidal (Hibberd & Norris, 1984; Ishida *et al.*, 1996). Esta forma del flagelo se presenta en especies bentónicas y una especie planctónica (*Bigelowiella natans* Moestrup & Sengco; Moestrup & Sengco, 2001) del filum Chlorarachniophyta. En un grupo picopláctico de este filum («beast group»; Gilson & McFadden, 1999), la forma de las células flageladas es diferente de la de las especies bentónicas y de *B. natans*. El principal carbohidrato de reserva es el  $\beta$ -1,3-glucano. Éste es almacenado en vesículas citoplasmáticas, generalmente asociadas con los pirenoides (McFadden *et al.*, 1997).

Hibberd & Norris (1984) hicieron los registros para muestras tomadas en el Puerto Peñasco, México, y establecieron el filum Chlorarachniophyta. La segunda especie descrita, *Cryptochlora perforans* (Calderón-Sáenz & Schnetter), fue encontrada en las costas del Atlántico colombiano (Parque Nacional Natural Tairona), en filamentos de la ulvoficea sifonal *Boodleopsis pusilla* Collins (Calderón-Sáenz & Schnetter, 1987; 1989). Se cree que las especies de Chlorarachniophyta se encuentran en regiones tropicales y subtropicales alrededor de todo el mundo. Hasta ahora han sido establecidos cinco géneros y descritas por lo menos seis especies.

#### Materiales y métodos

Muestras de sustrato del sublitoral superior con agua marina fueron recolectadas en botellas de plástico con tapa rosca y capacidad para 50 ml durante septiembre de 2001 en

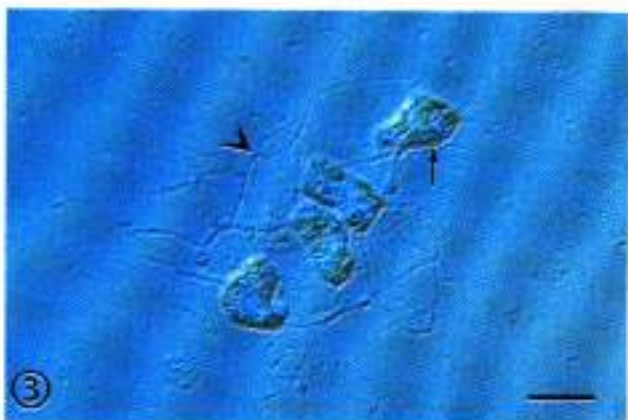
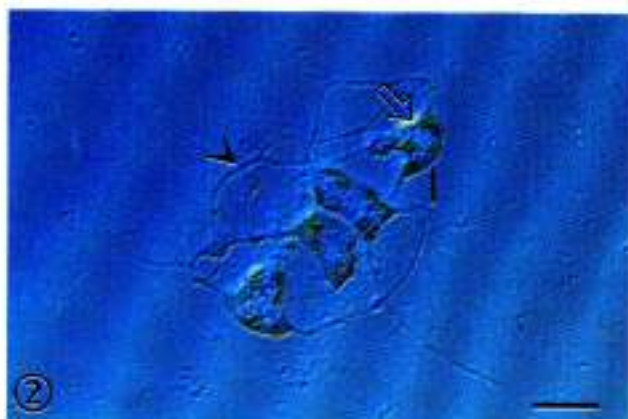
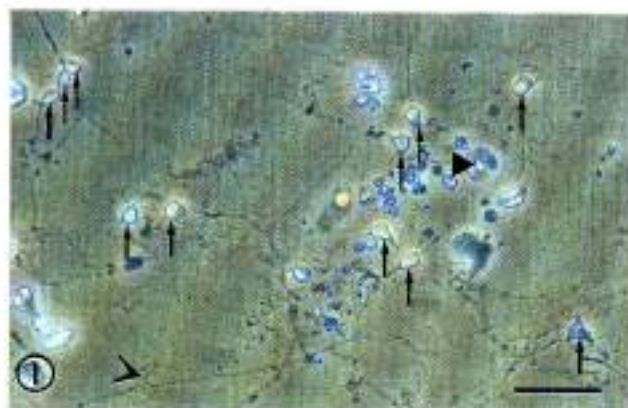
Rocky Cay, San Andrés, Colombia. Posteriormente se trasladaron a cajas de Petri (plásticas y estériles), las cuales fueron selladas con Parafilm. Las cajas de Petri se mantuvieron a una temperatura de aproximadamente 20°C, bajo condiciones lumínicas naturales y evitando la radiación solar directa. Las cajas de Petri fueron examinadas con un microscopio invertido modificado (Leica Fluovert) equipado con objetivos Leica para contraste de fase y un objetivo Leica EF 50/0,85 P para contraste diferencial de interferencia (DIC). Las imágenes fueron tomadas con una cámara fotográfica automática (Leica Wild MPS 45/51S). Para la toma de imágenes con DIC se utilizaron cajas de Petri en las cuales se hizo una perforación circular en cada tapa de aproximadamente 1,5 cm de diámetro. El plástico en este lugar fue reemplazado por un cubreobjeto de vidrio, adherido a la caja de Petri con silicona. Las fotografías reproducidas en este trabajo provienen de material *in vivo*.

#### Resultados y discusión

Los organismos encontrados en Rocky Cay (San Andrés) poseen células ameboides. Éstas extienden reticulopodios que se interconectan unos con otros, en conjunto forman un meroplasmodio. En el meroplasmodio quedan atrapadas algunas diatomeas, células bacterianas y otros organismos (Fig. 1). A través de los reticulopodios se observa un transporte bidireccional de partículas citoplasmáticas (Fig. 1). Las células ameboides migran a través del meroplasmodio (Figs. 2 y 3; 4a y 4b). El meroplasmodio, a su vez, se desplaza por el sustrato con el paso del tiempo (comparar Figs. 4a y 4b). Los cuerpos celulares carecen de pared celular y poseen un contorno irregular (Figs. 4a y 4b). Esta apariencia del meroplasmodio y los tamaños de las células corresponden exactamente a la descripción de Geitler (1930), y son características de la especie *Chlorarachnion reptans*. Se diferencia de la que presentan las especies de otros géneros del filum. Esto ratifica que los organismos encontrados pertenecen a la especie *Chlorarachnion reptans*. Este es el primer registro de *Chlorarachnion reptans* para la costa Caribe colombiana.

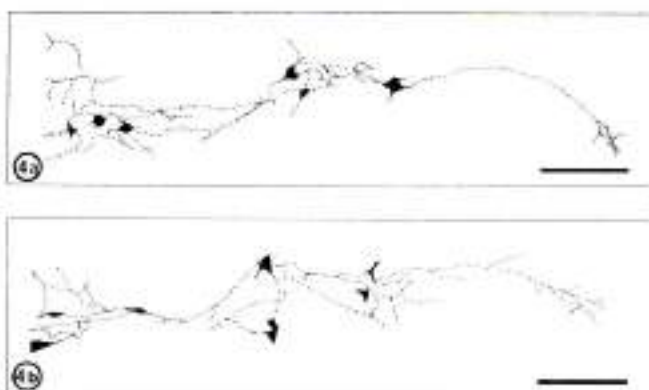
#### Agradecimientos

Los autores agradecen al Ministerio del Medio Ambiente de Colombia por el permiso (No. 0069) dado para la exportación de las muestras al Instituto de Botánica de la Universidad Justus Liebig Giessen, Alemania. Igualmente expresan sus agradecimientos al capitán F. Arias, director del Invemar, por su colaboración, y al señor J. Doering, Universidad Justus Liebig Giessen, Alemania, por su ayuda en la elaboración de las imágenes.



**Figura 1.** Meroplasmodio de *Chlorarachnion reptans*. Se observan células ameboides interconectadas unas con otras por medio de reticulopodios finos. Estas células se desplazan por el meroplasmodio, que a su vez también cambia su posición en el sustrato. Célula ameboides I, reticulopodio R, diatomea atrapada en el meroplasmodio U. Contraste de fase. Escala = 50 µm.

**Figura 2 y 3.** Meroplasmodio con cuatro células formando una red por medio de sus reticulopodios. Son visibles los cloroplastos. Las imágenes fueron tomadas con una diferencia de 9 horas y 30 minutos, se evidencia el cambio de forma de las células ameboides y de los reticulopodios fusionados. Símbolos ver Fig. 1; Cloroplasto. Contraste diferencial de interferencia. Escala = 10 µm.



**Figura 4.** Esquema basado en microfotografías, mostrando la migración de las células ameboides (dibujadas en negro) a través del meroplasmodio. La diferencia entre el dibujo 4a y el 4b es de 15 horas. El meroplasmodio modifica su forma con el paso del tiempo. Escala = 50 µm

## Bibliografía

- Calderón-Sáenz, E. & R. Schnetter. 1987. *Cryptochlora perforans*, a new genus and species of algae (Chlorarachniophyta), capable of penetrating dead algal filaments. *Pl. Syst. Evol.* 158: 69-71.
- . 1989. Morphology, biology, and systematics of *Cryptochlora perforans* (Chlorarachniophyta), a phagotrophic marine alga. *Pl. Syst. Evol.* 163: 165-176.
- Gettler, L., 1930. Ein grünes Filarplasmodium und andere neue Protisten. *Arch. Protistenk.* 69: 615-636.
- Gilson, P. R. & G. I. McFadden. 1999. Molecular, morphological and phylogenetic characterization of six chlorarachniophyte strains. *Phycol. Res.* 47: 7-19.
- Grell, K. G. 1990. The ultrastructure of *Reticulosphaera socialis* Grell (Heterokontophyta). *Europ. J. Protistol.* 26: 37-54.
- Hibberd, D. J. & R. E. Norris. 1984. Cytology and ultrastructure of *Chlorarachnion reptans* (Chlorarachniophyta) *divisio nova*. Chlorarachniophyceae *classis nova*. *J. Phycol.* 20: 310-330.
- Ishida, K., Nakayama, T. & Y. Hara. 1996. Taxonomic studies on the Chlorarachniophyta. II. Generic delimitation of the chlorarachniophytes and description of *Gymnochlora stellata* gen. et sp. nov. and *Lothurella* gen. nov. *Phycol. Res.* 44: 37-45.
- Ludwig, M. & S. P. Gibbs. 1989. Evidence that the nucleomorphs of *Chlorarachnion reptans* (Chlorarachniophyceae) are vestigial nuclei: Morphology, division and DNA-DAPI fluorescence. *J. Phycol.* 25: 385-94.
- McFadden, G. I., Gilson, P. R., Hofmann, C. J. B., Adcock, G. J. & U-G. Maier. 1994. Evidence that an amoeba acquired a chloroplast by retaining part of an engulfed eukaryotic alga. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 3690-3694.
- McFadden, G. I. & P. R. Gilson. 1995. Something borrowed, something green: Lateral transfer of chloroplasts by secondary endosymbiosis. *Tree* 10: 12-17.

McFadden, G. I. , Gilson, P. R. & I. M. Sims. 1997. Preliminary characterization of carbohydrate stores from chlorarachniophytes (Division: Chlorarachniophyta). *Phycol. Res.* 45: 145-151.

Moestrup, O. & M. Sengco. 2001. Ultrastructural studies on *Bigeloviella nasans*, gen. et sp. nov., a Chlorarachniophyte flagellate. *J. Phycol.* 37: 624-646.

Van de Peer, Y. , Rensing, S. A., Maier, U-G. & R. De Wachter. 1996. Substitution rate calibration of small subunit ribosomal RNA identifies chlorarachniophyte endosymbionts as remnants of green algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 7732-7736.

# LAS CALIZAS DE TETUÁN: UNA NUEVA UNIDAD LITOSTRATIGRÁFICA PARA LA SUBCUENCA DE NEIVA, VALLE SUPERIOR DEL MAGDALENA. ESTRATIGRAFÍA, PETROGRAFÍA Y AMBIENTE SEDIMENTARIO

por

John J. Peña<sup>1</sup>, Giovanni P. Annicchiarico<sup>2</sup>, José M. Jaramillo, Enrique Velásquez<sup>3</sup>

## Resumen

Peña, John J., Giovanni P. Annicchiarico, José M. Jaramillo & Enrique Velásquez: Las Calizas de Tetuán: una nueva unidad litoestratigráfica para la subcuenca de Neiva, Valle Superior del Magdalena. Estratigrafía, petrografía y ambiente sedimentario. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(101): 481-496. ISSN 0370-3908.

Se propone formalmente el término Calizas de Tetuán, para designar la parte inferior del Grupo Villeta en la Subcuenca de Neiva. El intervalo litoestratigráfico se define a partir de sucesiones aflorantes en las quebradas El Ocal, Itaibe y El Tobo, en donde se establecen tres segmentos (I, II y III), correlacionables simultáneamente con cuatro segmentos (A, B, C y D) definidos en subsuelo mediante registros eléctricos. Los aspectos regionales de la unidad son documentados con un mapa y cuatro secciones de correlación. Se propone un ambiente sedimentario de plataforma carbonatada abierta (tipo rampa); inundada por aguas cálidas y desarrollada durante un ciclo transgresivo del Albiano medio al superior, sobre una cuenca pericratónica.

**Palabras clave:** Colombia, Valle Superior del Magdalena, Grupo Villeta, Calizas de Tetuán, Albiano, Nomenclatura, Estratigrafía, Petrografía, Ambiente sedimentario.

## Abstract

The term Tetuan Limestone is formally proposed in order to designate the inner part of the Villeta Group placed in the Neiva Sub-basin. The lithostratigraphic gap is defined from outcropping sequences in El Ocal, Itaibe and El Tobo streams where tree segments (I, II and III) are established.

1 Cr. 26 N° 6 - 38 Bogotá, D.C., Colombia.

2 Cr. 26 N° 6 - 38 Bogotá, D.C., Colombia.

3 TOTALFINAELF, Bogotá, D.C., Colombia.

4 SIPETROL, Bogotá, D.C., Colombia.

These segments are simultaneously correlated with four segments (A, B, C, and D) defined in subsol through wireline logs. The regional aspects of the unit are documented with a map and four correlation sections. The sedimentary environment is proposed as of open carbonate platform (ramp); flooded by warm water and development during time of a transgressive cycle from the Middle Albian to the Upper one, over a pericratonic basin.

**Key words:** Colombia, Upper Magdalena Valley, Villeta Group, Tetuan Limestone, Albian, Nomenclature, Stratigraphy, Petrography, Sedimentary Environment.

## Introducción

El Valle Superior del Magdalena es una depresión geomorfológica limitada al W por la Cordillera Central y al E por la Cordillera Oriental. Esta región se divide en la Subcuenca de Neiva al sur y la Subcuenca de Girardot al norte; siendo el Umbral de Natagaima el límite entre las dos (Mojica & Franco 1990). Estructuralmente la Subcuenca de Neiva se encuentra limitada por el sistema de Fallas de Chusma al occidente y por el sistema de Fallas de Garzón - Suaza al oriente. Ver figura 1. El basamento de la Subcuenca de Neiva está formado por rocas metamórficas e ígneas precretácicas, sedimentitas del Paleozoico y Triásico-Jurásico. Reposando discordantemente sobre la secuencia precretácica se superponen rocas siliciclásticas, depositadas en ambientes continentales a marinos durante el Cretácico-Terciario.

La nomenclatura de la sucesión estratigráfica del Valle Superior del Magdalena no ha sido formalizada en su totalidad. El estado actual de la nomenclatura está relacionado con la existencia de términos informales, establecidos y utilizados por compañías petroleras que operan en el área, sin que exista una clara definición de las unidades litoestratigráficas. Hasta la fecha no hay ningún trabajo que describa detalladamente la parte inferior del Grupo Villeta y que defina de manera formal la nomenclatura de este intervalo en el Valle Superior del Magdalena.

En este artículo se formaliza el término Calizas de Tetuán, tomando como base la información presentada por Peña & Annicchiarico (1999) en su tesis de grado. Los mencionados autores llevaron a cabo el siguiente trabajo práctico y de investigación: Estudio y análisis de tres columnas estratigráficas aflorantes en las quebradas El Ocal, Itaibe y El Tobo, levantadas a escala 1:50, caracterización petrográfica de la unidad y definición de seis tipos de litofacies mediante la descripción de 58 muestras de mano pulidas y 30 secciones delgadas. Interpretación ambiental de los segmentos informalmente establecidos a partir de las características litológicas y paleontológicas obtenidas de las secciones estratigráficas y del estudio petrográfico. Finalmente elaboraron cuatro secciones de correlación a

través de la Subcuenca de Neiva, utilizando registros eléctricos de 31 pozos perforados en el área. Ver Figura 1.

## Discusión acerca de la nomenclatura estratigráfica

El nombre Villeta ha sido utilizado en la nomenclatura del Valle Superior del Magdalena con el rango de formación o de grupo (incluso como piso). Entre los trabajos de referencia más importantes se encuentran: Hettner (1892), Grosse (1935), Miley (1945), Olsson (1956), Hubach (1957), Corrigan (1967), Beltrán & Gallo (1968), Julivert (1968), Barrio & Coffield (1992), Patarroyo (1993), Etayo-Serna (1994), Etayo-Serna & Carrillo (1996), Vergara (1994) y Peña & Annicchiarico (1999). Dichos autores han interpretado el término Villeta en diferente forma, cambiando sus límites, rango de edades y unidades que lo conforman, por lo que hasta ahora no hay una nomenclatura que sea de común aceptación tanto para la comunidad académica, como para la industria petrolera.

En esta publicación se propone mantener el término Grupo Villeta y formalizar el término Calizas de Tetuán bajo el rango de formación para la parte inferior de este grupo. De esta manera proponemos que el Grupo Villeta quede conformado por las siguientes unidades litoestratigráficas: Calizas de Tetuán (este trabajo); "Shale de Bambucá" (Allen, 1989, en Barrio & Coffield, 1992); Formación Hondita y Formación Loma Gorda Porta (1965-1966). Estratigráficamente el Grupo Villeta reposa concordantemente sobre la Formación Caballos (en el sentido de Flores & Carrillo 1994) e infrayace concordantemente el Grupo Oliní (en el sentido de Porta 1965-1966). Ver Figura 2.

Con respecto a la validez del término Villeta en el Valle Superior del Magdalena, autores como Julivert (1968), Patarroyo (1993) y Vergara (1994), anotan que el nombre Villeta debe limitarse al flanco occidental de la Cordillera Oriental, argumentando la definición de la unidad en dicha área y por ende la restricción del término. Sin embargo, Hettner (1892) no limita las capas de Villeta, "Villetaschisten", al flanco occidental de la Cordillera Oriental; por el contrario extiende dicho término al flanco oriental



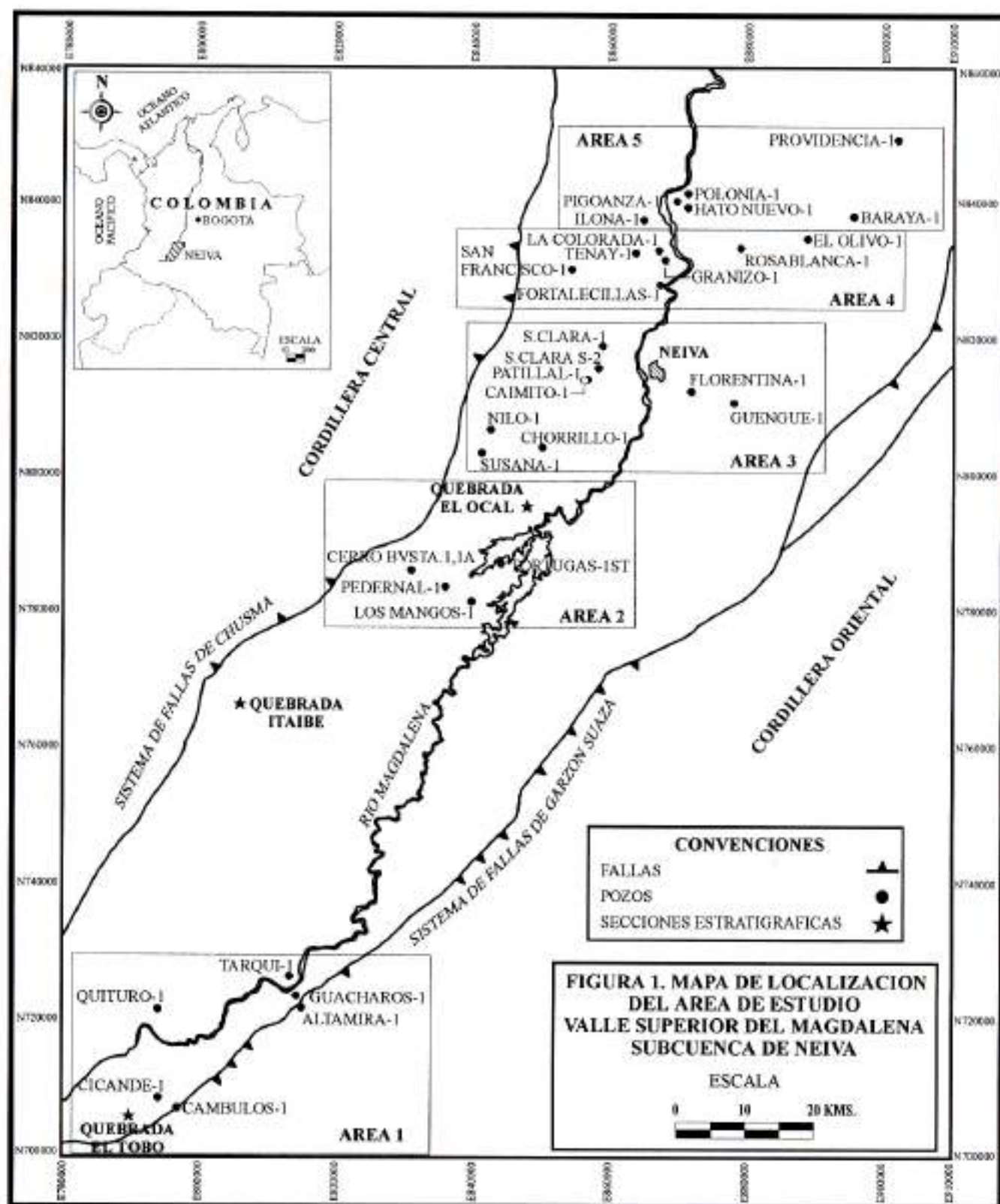


Figura 1. Mapa de localización del área de estudio. Tomado de Peña & Annicchiarico (1999)

COLUMNA ESTRATIGRÁFICA GENERALIZADA DE LA SUBCUENCA DE NIEVA, VALLE SUPERIOR DEL MAGDALENA

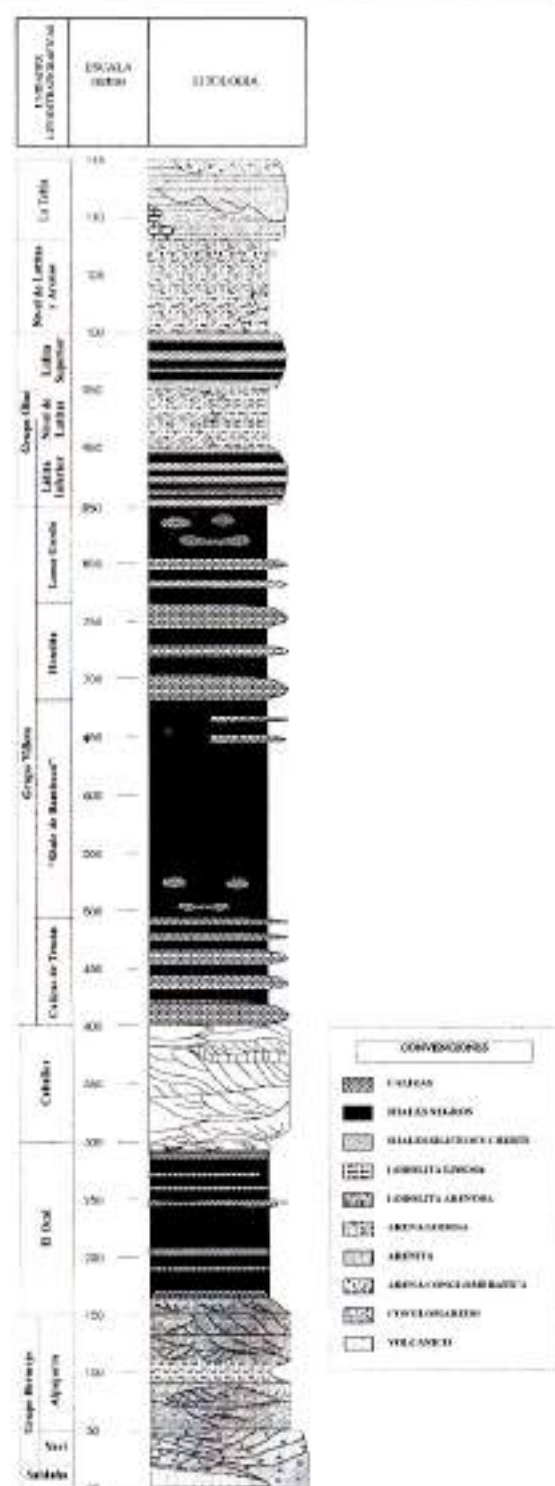


Figura 2. Columna estratigráfica generalizada para la subcuenca de Neiva, VSM. Modificada de Etayo - Serna 1994

de la Cordillera Oriental cuando reporta los estratos de Villeta en Choachí, Ubaque, La Unión, Fómeque, Gachetá, Ubalá, Gachalá y Monte Redondo. Aún más, identifica y reconoce afloramientos de las "Capas de Villeta" por el camino entre Río Negro y Cúcuta en el Valle de Matanzas (Santander). **Hettner** (1892) no restringe los nombres por el establecidos, y en el caso del de Villeta lo aplica a la secuencia cretácica representada por facies lutíticas en las que intercalan calizas y arenas. En suma, no hay hasta el momento una publicación en la que se proponga formalmente una sección tipo para el Grupo Villeta y se definan límites geográficos claros para la unidad.

El primer autor en llevar el nombre Villeta al Valle Superior del Magdalena y Cordillera Oriental parte sur (Huila y Caquetá) es **Grosse** (1935), quien anota: el "Piso de Villeta" conserva su carácter de N a S, sustentando así la aplicación de dicho nombre a las "pizarras negras, calizas grises y areniscas claras" de edad cretácica que "corresponden perfectamente con el piso de Villeta establecido por Hettner".

En el área Ortega-Chaparral, **Miley** (1945) posiciona la Formación Villeta suprayaciendo las arenas de la Formación Caballos e infrayaciendo las arenas de la Formación Monserrate, definiendo así límites litológicos en vez de cronológicos. Según las descripciones de **Miley** (1945) las liditas del Grupo Oliní hacen parte del Villeta.

Otro autor que modifica la nomenclatura del Valle Superior del Magdalena es **Olsson** (1956), quien se refiere al Villeta con el rango de formación, basándose en **Hettner** (1892) para la descripción litológica. En este mismo trabajo se presenta una tabla de nomenclatura estratigráfica del cretácico en Colombia. Allí **Olsson** (1956) anota "Villeta" (sin rango) y lo utiliza para el Valle Superior del Magdalena y Cordillera Oriental. En el Valle Superior del Magdalena, el Villeta es dividido en Rosa Blanca, Paja, Tablazo y Boyacá; mientras que en la Cordillera Oriental se divide en Rosa Blanca, Fómeque, Une (Nevado del Cocuy) y Munar.

Posteriormente **Hubach** (1957) extiende la Formación Fómeque y la Arenisca de Une del Grupo Villeta (en su sentido) al Valle Superior del Magdalena. Se conserva así la subdivisión del Villeta aflorante en la carretera Chipaque-Cáqueza, flanco oriental de la Cordillera Oriental (**Hubach** en **Kehrer**, 1933). El mencionado autor ubica cronológicamente el límite superior del Villeta, en el nivel litológico correspondiente con la caliza cenomaniense de *Exogira Mermetti*; localizada a unos 50 m por debajo del "Miembro Lidítico de La Frontera" de edad Turoniano- Coniaciano basal. De allí se deduce que las

formaciones Hondita y Loma Gorda definidas por **Porta** (1965-66) se incluían dentro del Grupo Guadalupe (inferior). Para **Hubach** (1957) el Miembro Lidítico de La Frontera, aflorante en Albán, está representado por la Tercera Lidita en el Valle del Magdalena. Finalmente, se interpreta que la Tercera Lidita es correspondiente con la Formación Loma Gorda.

No cabe duda de la extensión del término Villeta por parte de **Hubach** (1957) al Valle Superior del Magdalena, pues en otro de sus apartes anota: "Al sur de Bogotá, el Villeta seguramente va extendiéndose contra las rocas del Macizo de Garzón, pero sigue por el lado W de éste hacia Mocoa y el oriente de Ecuador y de Perú". Adicionalmente se debe aclarar que **Hubach** en ninguno de sus trabajos, desde 1931 hasta 1957, propuso formalmente la sección de la carretera Chipaque-Cáqueza o la sección del Anticlinal de Apulo como estratotipos.

**Porta** (1965-66) formaliza la nomenclatura estratigráfica de la secuencia cretácica media y superior; aflorante en el área de Guataquí- Piedras, norte del Valle Superior del Magdalena. De las unidades establecidas por **Porta** (1965-66), la Formación Hondita y Loma Gorda corresponden a la parte superior del Grupo Villeta.

**Corrigan** (1967) sugiere mantener el nombre Villeta dándole el rango de formación e interpreta la unidad en el mismo sentido de **Miley** (1945), pues incluye las liditas del Grupo Oliní dentro del Villeta. La unidad se definió como las facies lutíticas, comprendidas entre las arenas de la Formación Caballos y las arenas de la Formación Guadalupe.

**Beltrán & Gallo** (1968) mantienen al parecer el sentido de **Corrigan** (1967), cuando ubican el Villeta suprayaciendo la Formación Caballos e infrayaciendo la Formación Monserrate. Sin embargo, estos autores incluyen los cherts o liditas del Grupo Oliní dentro del Monserrate; cambiando los límites litológicos del Villeta a su posición actual en el Valle Superior del Magdalena.

**Etayo-Serna** (1994) presenta una columna estratigráfica del Valle Superior del Magdalena, en donde son reconocidas algunas de las unidades litoestratigráficas establecidas por **Porta** (1965-66). Allí el Grupo Villeta suprayace las arenas de la Formación Caballos e infrayace la Lidita Inferior del Grupo Oliní.

En esta publicación se mantiene el nombre Villeta con el rango de grupo, por tratarse de un término demasiado arraigado a la nomenclatura estratigráfica del Valle Superior del Magdalena como ya se ha expuesto. A su vez se mantiene la posición estratigráfica asignada por **Texas**

(1962) y **Allen** (1989), en **Barrio & Coffield** (1992), para las Calizas de Tetuán y "Shale de Bambucá". La posición estratigráfica asignada por **Barrio & Coffield** (1992) para estas mismas unidades se considera errada, ya que dichos autores ubican las Calizas de Tetuán y el "Shale de Bambucá" infrayaciendo las arenas de la Formación Caballos.

### Calizas de Tetuán

**Justificación:** Las Calizas de Tetuán tienen límites litológicos conspicuos, características litológicas y paleontológicas bien definidas, que permiten su identificación y separación dentro del Grupo Villeta. Así mismo, se ha comprobado su amplia distribución geográfica y por tanto la posibilidad de cartografiar la unidad, como lo muestra **Etayo-Serna & Carrillo** (1996), las secciones estratigráficas y de correlación presentadas en este documento. Ver Figuras 1, 3 y 4. Los demás aspectos formales exigidos por la Guía Estratigráfica Internacional para el establecimiento de las Calizas de Tetuán como formación se resuelven en este mismo trabajo.

**Antecedentes:** De acuerdo con lo expuesto por **Barrio & Coffield** (1992), la primera referencia acerca de las Calizas de Tetuán corresponde a **Texas** (1962), compañía que establece dicho término para designar un cuerpo de calizas presente en el Campo Ortega. La referencia en mención corresponde a un registro compuesto generalizado del Campo Ortega a escala 1:10.000, en el que se definen las unidades reconocidas por **Texas** en subsuelo. Posteriormente **Allen** (1989, en **Barrio & Coffield** 1992) utiliza la misma nomenclatura de **Texas** (1962, en **Barrio & Coffield** 1992).

**Etayo-Serna & Carrillo** (1996) datan la sección de la quebrada El Ocal, basándose en los resultados de un detallado estudio bioestratigráfico con macrofósiles. Allí estos autores muestran una columna estratigráfica con una buena representación de la litología de las Calizas de Tetuán y un mapa en donde se observa la cartografía de las calizas. **Peña & Annicchiarico** (1999), en su trabajo de grado, hacen la evaluación a escala regional de las Calizas de Tetuán como roca reservorio de hidrocarburos. Este último estudio es el más detallado e incluye aspectos estratigráficos, sedimentológicos, genéticos, petrofísicos, así como también aspectos regionales que tienen que ver con la distribución geográfica, variaciones faciales y de espesores de dichas calizas.

**NOMBRE:** Se deriva del río Tetuán (departamento del Tolima). Hasta el momento no hay ninguna publicación que proponga la sucesión aflorante en el mencionado río

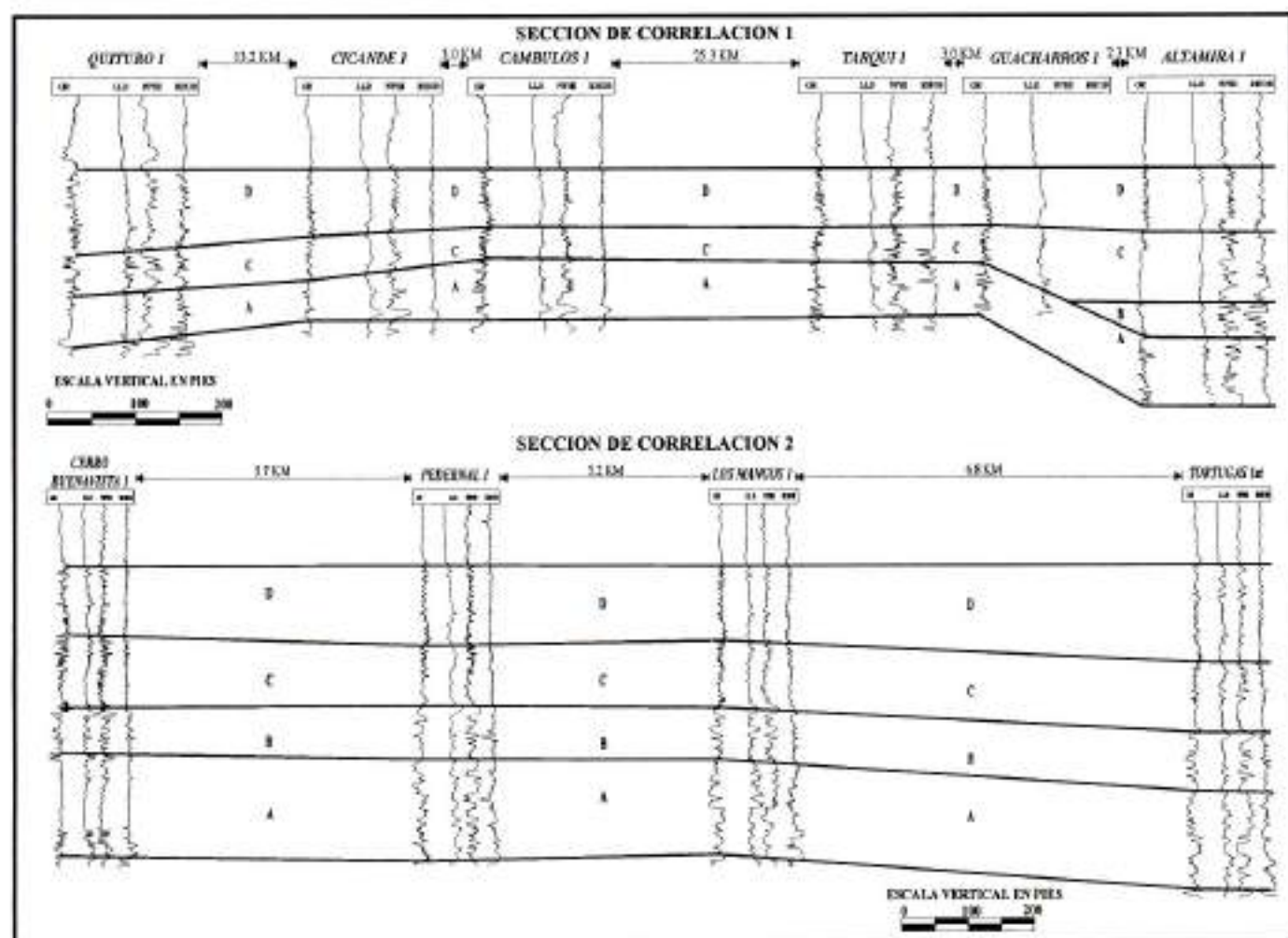


Figura 3. Secciones de correlación 1 y 2. Tomado de Peña & Annicchiarico (1999)

como estratotipo. El término Calizas de Tetuán se mantiene, pues ya ha sido utilizado en algunos trabajos académicos y en gran cantidad de registros de pozos perforados en el Valle Superior del Magdalena, en los que este intervalo estratigráfico ha sido designado con ese nombre.

**Límites:** El límite inferior de las Calizas de Tetuán con la Formación Caballos es concordante neto. Se posiciona en la base de la primera capa de caliza que suprayace la última capa de arena del Caballos. El límite superior es concordante neto y se ubica en el techo de la última capa de Biomicrota microesparfítica por debajo de las lodolitas negras pertenecientes al "Shale de Bambucá".

**Aspectos regionales:** Peña & Annicchiarico (1999) establecen la presencia de las Calizas de Tetuán en 31

pozos y tres secciones aflorantes en la Subcuenca de Neiva. Ver figura 1. El desarrollo de los carbonatos y la variación lateral de espesores, se deducen a partir de cuatro secciones de correlación presentadas por Peña & Annicchiarico (1999). Ver Figuras 3 y 4. Dichas secciones muestran cómo la plataforma declina y se profundiza en sentido NE, al tiempo que el espesor total se ve aumentado como consecuencia del incremento en el espacio de acomodación. Los registros eléctricos de pozo y columnas estratigráficas del S y W de la subcuenca, muestran el acunamiento de la unidad hacia esos márgenes y el aumento de la relación espesor neto de caliza/espesor total. Se afirma que hacia el centro del actual Valle del Magdalena (Subcuenca de Neiva) se acumularon los mayores espesores totales de las Calizas de Tetuán.

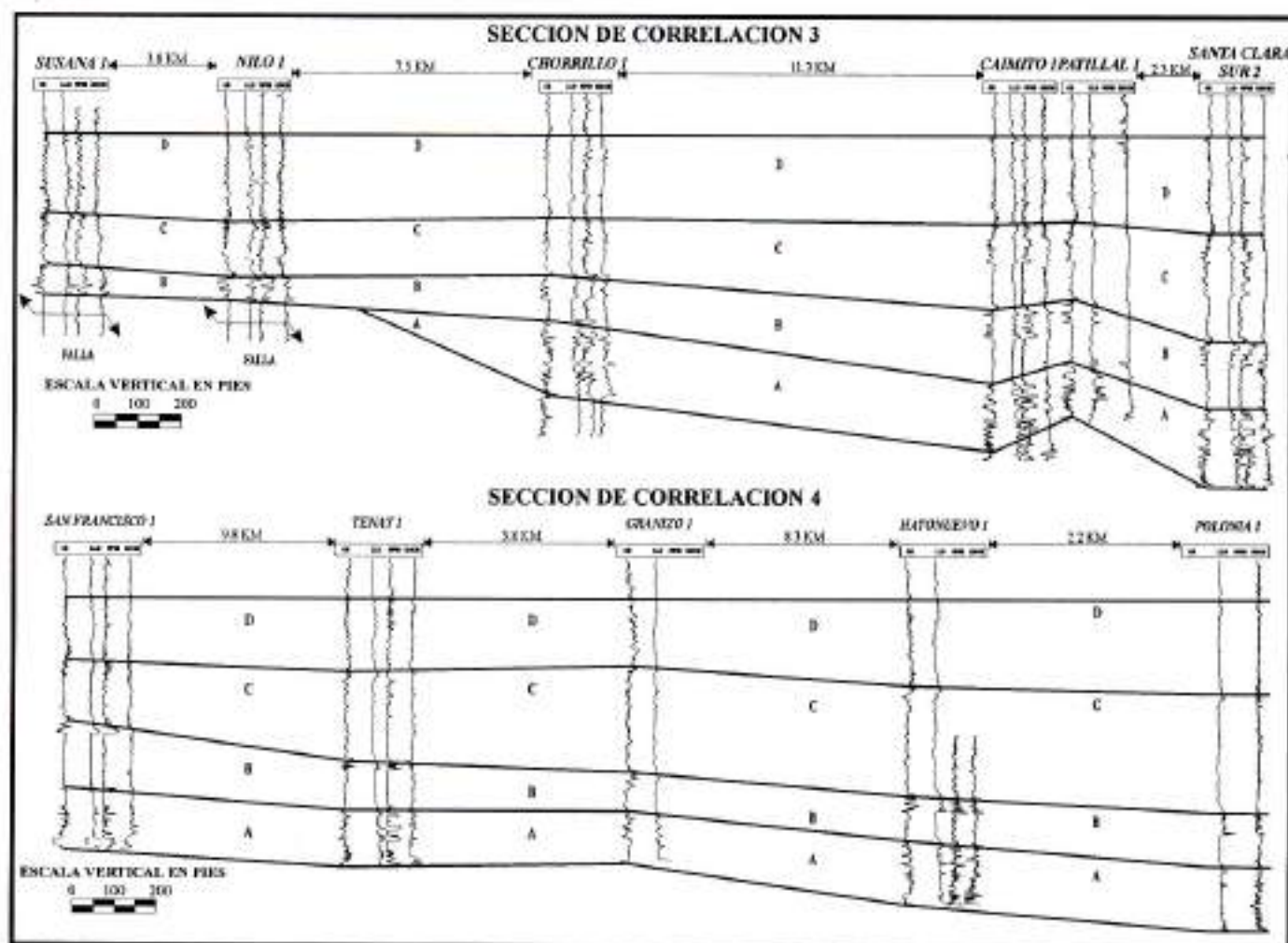


Figura 4. Secciones de correlación 3 y 4, Tomado de Peña & Annicchiarico (1999)

**Correlación de la unidad en superficie y subsuelo:** El análisis de los espesores de los segmentos y de sus capas, petrografía de muestras de superficie y subsuelo, así como la identificación de niveles guía a escala regional, permiten correlacionar los segmentos definidos en superficie y los establecidos en el subsuelo mediante registros eléctricos así: Segmento I correspondiente con el segmento A. Segmento II correspondiente con el segmento B. Segmento III correspondiente con los segmentos C y D. Ver figura 5.

#### Holoestratotipo

Se propone la sección aflorante en la quebrada El Ocal, localizada a unos 10 km al NNE del municipio de Yaguará (Huila). La sección aflora a 100 m de la casa de la hacienda El Ocal, por el cauce de la quebrada y el camino que va

paralelo a dicha quebrada. Inicia a 10 m del cruce de la carretera con la quebrada El Ocal en las coordenadas (origen Bogotá)  $X = 795.550$  e  $Y = 847.475$  y finaliza en las coordenadas  $X = 795.650$  e  $Y = 847.600$ , aguas abajo. **Plancha IGAC 345-I-B.** Ver figura 1.

**Descripción:** El espesor total de las Calizas de Tetuán medido en esta sección fue de 37,77 m. La sucesión estratigráfica aflorante en esta quebrada se dividió en 3 segmentos informales que de base a techo son I, II y III, los cuales pueden ser identificados en las secciones de las quebradas Itaibe y El Tobo. Ver figura 5.

**Segmento I:** Tiene un espesor de 8,3 m. Comienza con una capa gruesa de Biomicrota microesparfítica empaquetada muy gruesa. Este estrato macizo tabular es de color

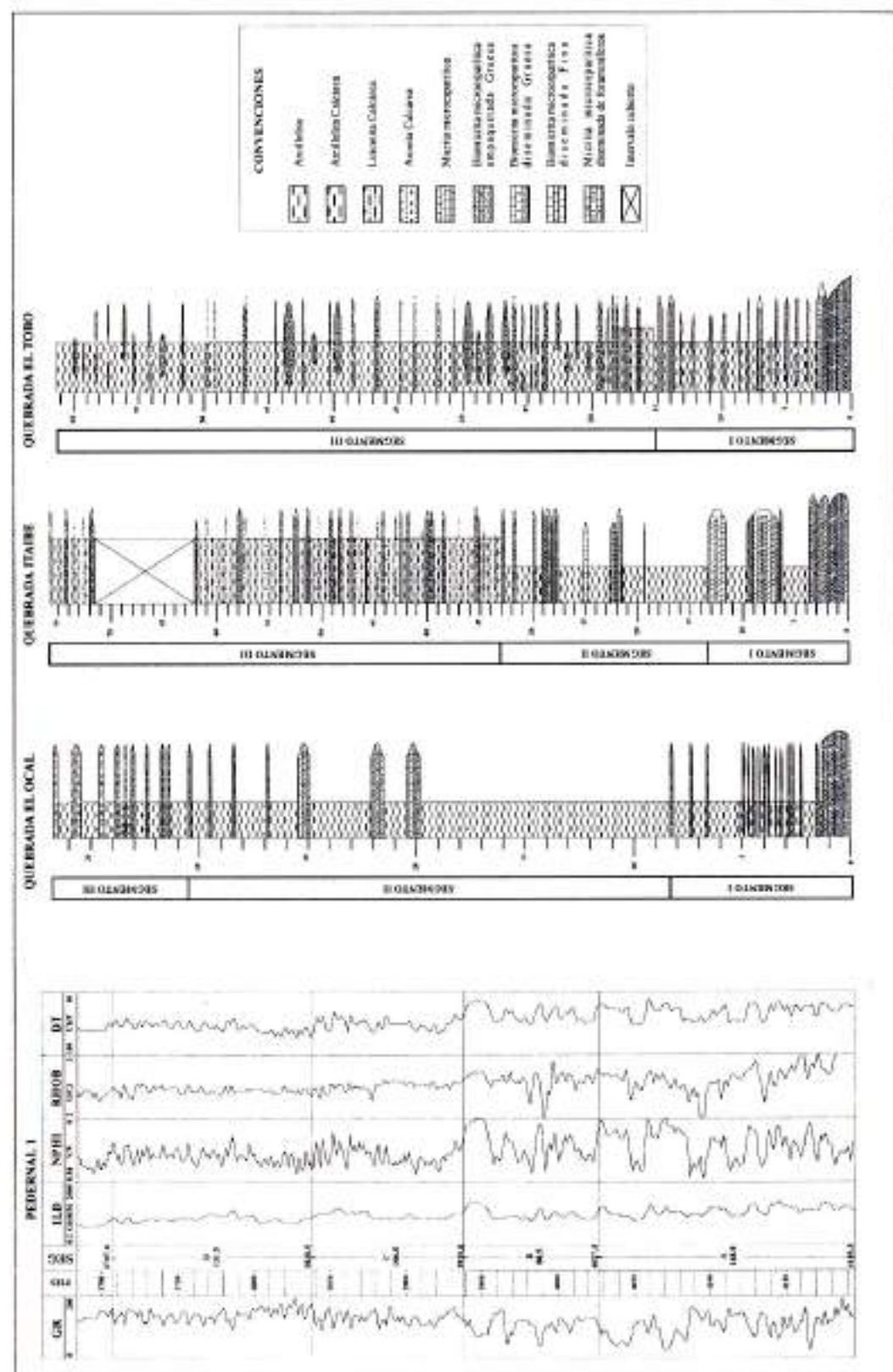


Figura 5. Secciones estratigráficas de los estratotipos para las Calizas de Tetuán y sección de referencia del pozo Pedernal 1. Tomado de PEÑA & ANNICCHIARICO (1999).

gris oscuro a claro, tiene gradación normal, contactos ligeramente ondulados y presenta rellenos arenosos de la capa infrayacente que evidencian alta bioturbación. Suprayaciendo este estrato, se presenta una sucesión rítmica de capas finas de Biomicrofitas microesparíticas diseminadas finas de color gris oscuro, macizas, tabulares a lenticulares; intercaladas con shales negros ligeramente fosilíferos. En este segmento se identificaron bivalvos y gasterópodos de conchas gruesas ornamentadas, bien preservadas, separadas y/o rotas sin orientación preferencial. También se presentan amonitas de gran tamaño (hasta de 40 cm de diámetro). En sección delgada se observan algunos foraminíferos bentónicos y fragmentos sin diferenciar, posiblemente de organismos coloniales. Ver foto 1.

**Segmento II:** Tiene 22,2 m de espesor y en él se pueden reconocer claramente dos niveles dentro del mismo ciclo de sedimentación. El nivel inferior bastante fosilífero se compone de shales negros con laminación muy fina,

ondulosa no paralela discontinua, con 11,5 m de espesor. Suprayaciendo este paquete arcilloso se presenta una intercalación rítmica de tres capas gruesas de Biomicrofitas microesparíticas diseminadas gruesas a finas con capas gruesas de shales. En las dos primeras capas de caliza el grado de bioturbación es alto, presentándose thalassinoides en la base de las capas. La última parte de este segmento está constituida una intercalación de shales con delgadas capas de Biomicrofitas microesparíticas diseminadas finas. El contenido fósil a nivel macro está representado por bivalvos, gasterópodos y amonitas, mientras que a escala micro se observan foraminíferos plantónicos en mayor número que los presentes en el segmento I. Ver foto 2.

**Segmento III:** Tiene un espesor de 6,2 m y está constituido por una intercalación de capas finas a medias de Biomicrofitas microesparíticas diseminadas finas con geometría lenticular (boudinage) y capas medias de shales negros. En sección delgada se identificaron foraminíferos

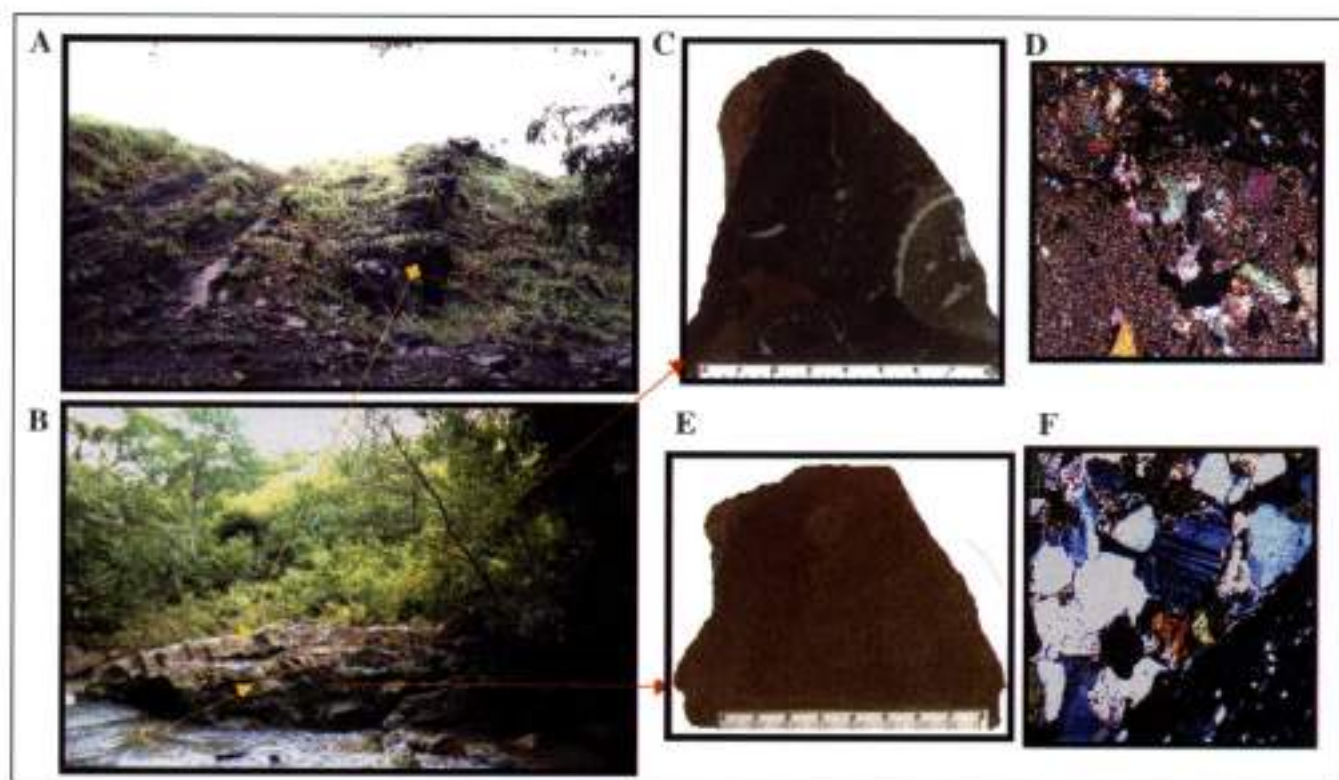


Foto 1. A: Base del Segmento I sobre el camino que va paralelo a la Quebrada El Ocal. B: Contacto entre las Calizas de Tetuán y la Formación Caballos en el cauce de la quebrada (marcado con una C). C: Muestra pulida de la base de las Calizas de Tetuán; clasificada como Biomicrofitas microesparíticas empaquetada gruesa. Se identifican conchas de bivalvos y un relleno con material de color café de la capa infrayacente, que evidencian bioturbación. D: Sección delgada mostrando la matriz microesparítica, fragmentos de conchas, cristales de cuarzo y glauconita. E: Muestra pulida del tope de la Formación Caballos clasificada como Cuarzo arena glauconítica con cemento calcáreo. El color amarillento es producto de óxidos de hierro. F: En sección delgada se identifican cristales de cuarzo, microclina, plagioclasa y glauconita envueltas en cemento calcáreo. Tomado de Peña & Annicchiarico (1999).

plantónicos, los cuales incrementan su número hacia el tope de la unidad en donde forman láminas finas lenticulares de Biomicrocristas microesparíticas empaquetadas de foraminíferos dentro de las Biomicrocristas microesparíticas diseminadas. Ver foto 2.

### Paraestratotipo

Se propone la sección expuesta en la quebrada Itaibe al SW del departamento de Huila entre Paicol y La Plata, tomando por el desvío hacia el municipio de Itaibe y luego por la carretera que va a la vereda La Esperanza. La sección aflora 1 km al NO de la mencionada vereda y a 10 km de la población de Itaibe en el departamento del Cauca. El levantamiento de la columna estratigráfica se inicia en las coordenadas (origen Bogotá)  $X = 766.525$  e  $Y = 1'139.725$  y finaliza en las coordenadas  $X = 766.600$  e  $Y = 1'139.450$  aguas arriba sobre el cauce de la quebrada Itaibe. **Plancha IGAC 344-III-D.** Ver figura 1.

**Descripción:** La sección se comenzó a levantar en la primera capa de caliza aflorante después de un cubierto parcial formado por 39,68 m de lodolitas grises finamente laminadas, con patinas amarillas producto de alteración, que suprayacen gruesos bancos lenticulares de arena con estratificación en artesa e inclinada, pertenecientes a la Formación Caballos. Las Calizas de Tetuán en esta sección se han dividido en tres segmentos y su espesor total medido es de 76 m. Se puede anotar adicionalmente que el patrón de fracturamiento de las calizas es perpendicular a la estratificación y forma bloques de tamaño métrico a decimétrico. Ver figura 5.

**Segmento I:** Tiene un espesor de 13,3 m. Se compone de una sucesión de capas muy gruesas a gruesas de Biomicrocrista microesparíticas cuarzosas empaquetadas gruesas con gradación normal. Las calizas de este nivel son tabulares y macizas, diferenciándose de las demás secciones por su mayor contenido de cuarzo, glauconita y óxidos de hierro. En la parte media y superior del segmento, las calizas grises intercalan con capas muy gruesas de shales negros finamente laminados, en los que ocurren patinas de azufre, óxidos de hierro y ocasionales láminas de yeso. A nivel macro se identificaron conchas de bivalvos y gasterópodos; separadas, fracturadas y sin orientación. En sección delgada se identificaron foraminíferos bentónicos, equinodermos y fragmentos fosfatisados de peces.

**Segmento II:** Tiene un espesor de 22 m. Los niveles medio e inferior son dominados por capas muy gruesas de shales intercaladas con capas medias a finas, tabulares y

macizas de Biomicrocristas microesparíticas empaquetadas, Biomicrocristas microesparíticas diseminadas y Micritas microesparíticas. En el nivel superior las calizas son más frecuentes, siendo representadas por capas medias a gruesas de Biomicrocristas microesparíticas empaquetadas y diseminadas, altamente bioturbadas y con fósiles de talla gruesa, media y fina. Hacia la parte media de este nivel, ocurre una gruesa capa de Pelbiomicrocrista microesparítica empaquetada muy gruesa a gruesa en donde se encuentra la mayor variedad fósil. En general las calizas presentan contenidos importantes de cuarzo y glauconita, costras gruesas anaranjadas por alteración, madrigueras de Thalassinoides en la base, impregnación de petróleo y aspecto terroso. Los shales a través de todo el segmento se disponen en capas muy finas y láminas medias con estratificación paralela a subparalela; son calcáreos y ricos en materia orgánica, tienen un estado de alteración moderado a avanzado que da lugar a un patrón de astillamiento grueso. El contenido fósil del segmento está representado por bivalvos, gasterópodos, amonitas, pelets, foraminíferos, fragmentos de briozoos y fragmentos sin diferenciar, posiblemente de organismos coloniales.

**Segmento III:** Mide 43,5 m. La parte inferior del segmento es una intercalación de capas medias y onduladas de Biomicrocristas microesparíticas diseminadas finas de foraminíferos, intercaladas con capas medias a gruesas de shales calcáreos. En la parte superior del segmento intercalan capas medias a gruesas de shales con mayor cementación, y capas medias a finas menos continuas de Biomicrocristas microesparíticas diseminadas finas de foraminíferos. Ascendiendo estratigráficamente las calizas dan lugar a niveles concrecionales de forma ondulosa a lenticular. En la parte más superior los contactos entre los niveles concrecionales y los shales, son transicionales por el aumento del cemento calcáreo. El Segmento III marca la abrupta desaparición del contenido macro fósil y organismos bentónicos que dan paso a micro fósiles plantónicos. La petrografía de las secciones pulidas y delgadas permitió establecer que medida que se asciende estratigráficamente se definen láminas lenticulares muy finas de Biomicrocrista microesparíticas empaquetadas de foraminíferos dentro de las Biomicrocristas microesparíticas diseminadas de foraminíferos. Las calizas de este nivel están bastante impregnadas de aceite y tienen aspecto terroso.

### Paraestratotipo

Se propone la sucesión estratigráfica aflorante en el cauce de la quebrada El Tobo, localizada al S del departamento de Huila; entre las poblaciones de Timaná y Pitalito. Se accesa desde la carretera principal desviando al W por la carretera que conduce a la vereda de Mateorico. El levantamiento de la sección se inicia en las coordenadas



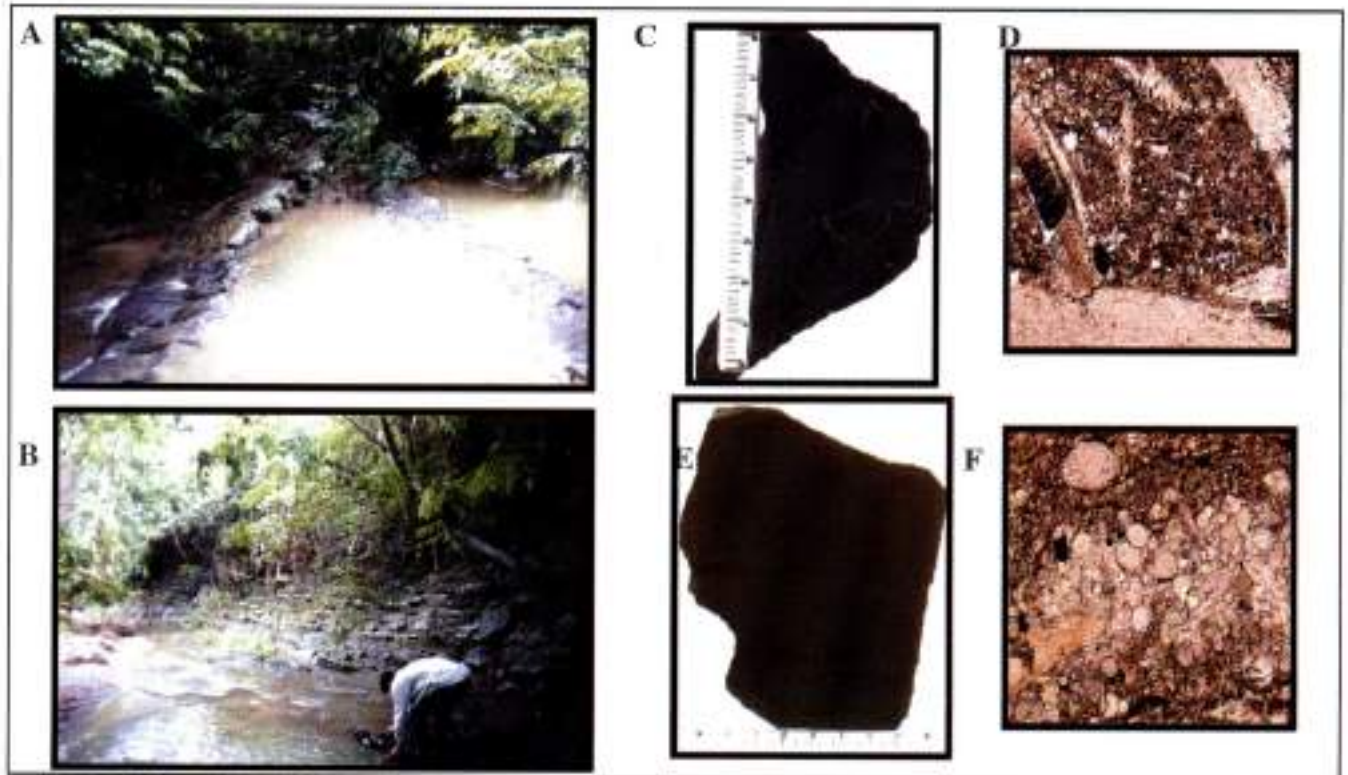


Foto 2. A: Muestra dos capas de Biomicroritas microesparíticas diseminadas gruesas a finas ubicadas al tope del Segmento II. B: Capas medias de Biomicroritas microesparíticas diseminadas de la base del Segmento III. Se observa la geometría ondulosa de las capas. C: Muestra pulida del primer estrato (capa de la derecha en la fotografía A, Seg II) de Biomicrorita microesparítica diseminada. Se observan conchas de bivalvos, gasterópodos y fragmentos de peces en posición caótica. D: En sección delgada (aumento 4x) se identifican dentro de la matriz de micrita y microesparita, cuarzos y un foraminífero bentónico en la parte inferior derecha. También son claros los fragmentos de conchas. E: Sección pulida de una muestra tomada al tope de la unidad (Seg III) y en la que se observan láminas lenticulares más oscuras de Biomicrorita microesparítica empaquetada de foraminíferos. F: Sección delgada (aumento 4x) con el detalle de una lámina de Biomicrorita microesparítica empaquetada de foraminíferos. Los foraminíferos del Segmento III son planctónicos exclusivamente. Tomado de PEÑA & ANSICHARICO (1999).

(origen Bogotá) X = 706.030 e Y = 1'123.550 y finaliza en las coordenadas X = 706.030 e Y = 1'123.800, aguas abajo en la quebrada El Tobo. Plancha IGAC 389-I-A. Ver figura 1.

**Descripción:** La sección de la quebrada El Tobo es bastante homogénea, por lo que es más difícil separar la unidad en segmentos. Aquí la sucesión presenta amalgamación entre las calizas y los shales, debido al aumento de cemento calcáreo. Sin embargo, la sucesión se dividió en 2 segmentos entre los que no se presentan límites abruptos. Al igual que en la quebrada El Ocal, las Calizas de Tetuán se superponen concordantemente sobre la última arenita de la Formación Caballos. Ver figura 5.

**Segmento I:** Tiene 14,9 m de espesor. La parte más inferior está constituida por dos capas gruesas, tabulares, maci-

zas normalmente gradadas de Biomicrorita microesparítica empaquetada muy gruesa. El contenido de material terrígeno (Qz y feldespatos) en esta sección no es tan abundante como en Itaibe, y está restringido a las dos primeras capas de caliza. Los niveles medio y superior están formados por shales calcáreos, intercalados rítmicamente con Biomicroritas microesparíticas fosilíferas, dispuestas en capas lenticulares finas a medias y niveles concrecionales. Los fósiles identificados en este segmento son bivalvos, gasterópodos, restos fosfatizados de peces, placas y espículas de equinodermos, así como foraminíferos bentónicos. El porcentaje de macrofósiles es el menor de las tres secciones descritas.

**Segmento III:** Este segmento tiene un espesor total de 36,3 m y se divide en dos niveles. El nivel inferior de 17

m de espesor, es una sucesión rítmica de capas medias a gruesas de shales calcáreos con laminación ondulosa, interdigitados con capas medias, macizas y ligeramente onduladas de Biomicrofitas microesparíticas diseminadas finas. Ascendiendo estratigráficamente las calizas se tornan laminadas e se intercalan arrítmicamente dentro de los shales calcáreos para dar paso a niveles concrecionales. Otra característica importante de las calizas en esta parte de la sección es el fuerte adelgazamiento lateral del espesor de las capas en pocos metros. El nivel superior del Segmento III tiene un espesor de 29,3 m y corresponde a un paquete muy grueso de shales calcáreos, con esporádicas intercalaciones de capas delgadas tabulares a onduladas de Biomicrofitas microesparíticas fosilíferas y niveles concrecionales de similar composición. El contenido fósil del segmento está representado por foraminíferos planctónicos exclusivamente. La parte superior de la secuencia registra el decrecimiento paulatino del contenido de cemento calcáreo e impregnación de petróleo. Las calizas de toda la sección son en su mayoría de color gris oscuro, terrosas, impregnadas con petróleo y presentan estructuras cono en cono en la base y/o tope de las capas; estilolitos y microfrazas sin rellenar son identificados en sección delgada.

A continuación se presenta una tabla resumen con las litofacies definidas para las Calizas de Tetuán, en donde se describen sus características sedimentológicas y el ambiente sedimentario en el cual se desarrollaron. Ver tabla 1.

### Ambiente sedimentario

El estudio petrográfico de las secciones delgadas y muestras de mano pulidas, estructuras sedimentarias externas e internas de las capas, además del contenido paleontológico de las Calizas de Tetuán, permiten proponer e interpretar un ambiente sedimentario de plataforma carbonatada abierta, tipo rampa (Read 1985, James & Kendall 1992, James & Bourque 1992, y Jones & Desrochers 1992), inundada por aguas cálidas y desarrollada durante un ciclo transgresivo del Albiano medio al superior, sobre una cuenca pericratónica. Esta plataforma evolucionó de facies de rampa somera en el segmento I a facies características de rampa profunda y fondo pelágico en la parte superior del segmento III, en donde se produce el ahogamiento de la plataforma. La profundización del ambiente no es abrupta, aunque sí se lleva a cabo rápidamente como lo muestra la gradación entre facies de plataforma interna hasta facies de plataforma externa o de aguas profundas.

Se propone que la plataforma era abierta para ese tiempo, pues en las secciones estratigráficas no se identificaron

grandes bancos arrecifales o construcciones carbonáticas que formarían barreras y restringieran la circulación del agua hacia la línea de costa, así como tampoco se comprobó la existencia de turbiditas, brechas o flujos que indiquen la presencia de un talud o inclinación pronunciada de la plataforma. Ver figura 6.

Algunos ejemplos de otras áreas donde se desarrollan este tipo de carbonatos en ambientes de plataforma abierta tipo rampa son: la plataforma de Maracaibo, al noroeste de Venezuela, Vahrenkamp *et al.* (1993); la cuenca de Chihuahua en México, Cantú Chapa (1993); la cuenca de Sergipe al noreste de Brasil, Koutsoukos *et al.* (1993); la rampa de Nigeria en África occidental, Pascal *et al.* (1993).

**Segmento I:** Este intervalo inicialmente se enmarca en un ambiente de plataforma mixta, que culmina en un ambiente dominado totalmente por la depositación de carbonatos. Los rasgos litológicos y paleontológicos señalan ambientes de tras-rampa a rampa somera, ver el modelo de Jones & Desrochers (1992). Fragmentos de briozoos y otros restos observados en sección delgada justifican la posible existencia de pequeñas construcciones coloniales tales como parches de arrecifes. Los fósiles aquí identificados se encuadran dentro de la asociación biótica de tipo chlorozoan, común de aguas cálidas según se expone en Jones & Desrochers (1992).

Se propone como área fuente de los materiales clásticos identificados en las calizas, los cuerpos intrusivos ubicados en el área y rocas de la Formación Saldaña. La presencia de cuarzo de origen plutónico, microclina y labradorita determinada mediante el método de Michel Levi, confirman tal procedencia. Los dos últimos minerales son típicos de rocas ígneas de composición riolítica y andesítica pertenecientes a la Formación Saldaña en concordancia con lo expuesto por Bayona *et al.* (1994). A partir del decrecimiento en el porcentaje y tamaño de terrígenos, también se deduce la progresiva migración del área fuente y entrapamiento de sedimentos en la línea de costa a medida que se produce la transgresión, favoreciendo la producción y acumulación de carbonatos.

**Segmento II:** Las lodolitas de la parte inferior indican ambientes de aguas tranquilas en la tras-rampa (facies de llanuras mareales en ambiente protegido y/o subaéreo) a rampa somera ver Jones & Desrochers (1992). Las intercalaciones de Biomicrofitas microesparíticas empaquetadas y diseminadas gruesas a medias, de la parte media y superior registran el desarrollo de "mounds" o acumulaciones fósiles de distribución considerable o localizada. La asociación faunística y las litofacies indican ambientes

**Tabla 1.** Resumen de las litofacies definidas para las Calizas de Tetuán. Tomada de Peña & Annicchiarico (1999).

LITOFACIES	ESTRUCTURAS SEDIMENTARIAS	ALOQUÍMICOS	CLASIFICACIÓN	INTERPRETACIÓN AMBIENTAL
I	Capas tabulares de contactos ondulosos, ocasionalmente con estructura externa concrecional. Las estructuras internas son escasas y generalmente la roca es maciza. Algunas capas muestran evidencias de exposición subaérea como grietas de desecación en su superficie e intraclastos fuertemente oxidados.	Fragmentos de peces, bivalvos, gasterópodos, conchas sin diferenciar e intraclastos.	Micritas microesparíticas fosilíferas.	Ubicada en la tras-rampa o backramp y depositada en llanuras mareales.
II	Las capas son tabulares con contactos ligeramente ondulosos y presentan gradación normal. Ocasionalmente se presenta alta bioturbación a la base (Thalassinoides).	Bivalvos ornamentados, gasterópodos de concha gruesa y gran tamaño (1mm a 30cm), y amonitas.	Biomicrocrista microesparítica empaquetada muy gruesa en la base que gradúa a Caliza lodosa Biomicrocrista microesparítica media a gruesa al tope.	Bancos esqueléticos desarrollados en la rampa somera.
III	Las capas ligeramente ondulosas, macizas, fuertemente bioturbadas a la base (Thalassinoides).	Bivalvos, gasterópodos de concha gruesa, similar a la litofacies II, amonitas, y en menor proporción pelets, placas de equinodermos, fragmentos de briozoos y foraminíferos.	Biomicrocrista microesparítica diseminada gruesa.	Bancos esqueléticos desarrollados en la rampa somera.
IV	Las capas son ligeramente ondulosas, masivas y no parecen tener carácter regional.	Bivalvos, gasterópodos y restos de peces, de concha delgada y de menor tamaño que los de la litofacies II y III.	Biomicrocrista microesparítica diseminada fina.	Bancos esqueléticos desarrollados entre la rampa somera y profunda.
V	Las capas son de forma ondulosa y lenticular, presentan laminación lenticular a ondulosa no paralela discontinua fina que se desarrolla mejor hacia el tope de la unidad.	Los fósiles son exclusivamente foraminíferos planctónicos.	Biomicrocrista microesparítica de foraminíferos, con láminas conformadas de Biomicrocristas microesparíticas empaquetadas de foraminíferos	Desde la parte superior de la rampa profunda hasta el fondo pelágico.
VI	Laminación ondulosa no paralela discontinua.	Fragmentos de peces, fragmentos de bivalvos y de otras conchas sin diferenciar generalmente menores de 3 cm de longitud y de concha muy delgada y posiblemente foraminíferos.	Latitas arcillosas calcáreas fósiles.	Desde la tras-rampa hasta el límite de la rampa profunda y el fondo pelágico.

## MODELO AMBIENTAL PARA LAS CALIZAS DE TETUAN

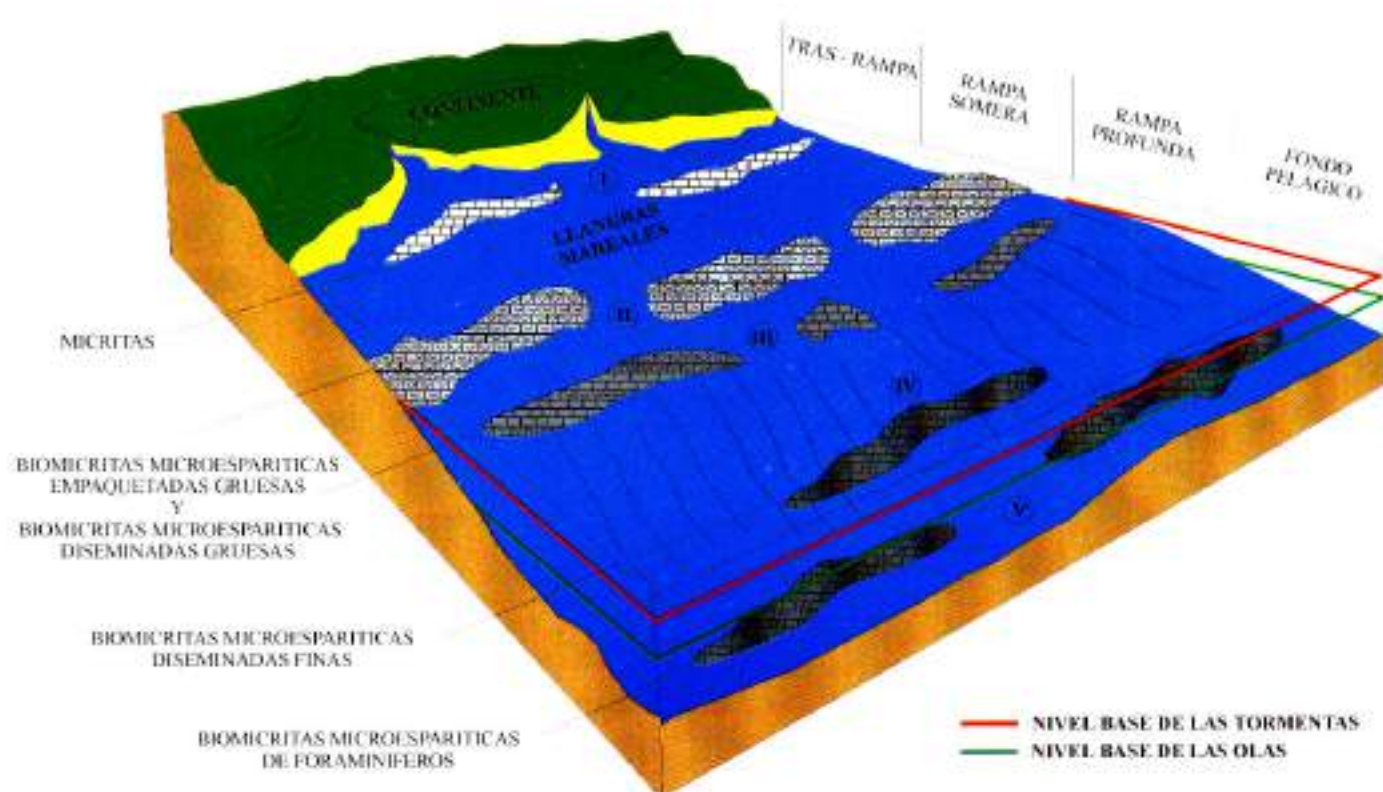


Figura 6. Modelo ambiental para las Calizas de Tetuán. Modificado de Peña & Amicciharico (1999)

de rampa somera (Inden & Moore 1983; Read 1985 y Jones & Desrochers 1992). Como en el segmento I no se descarta la existencia de pequeñas construcciones arrecifales. Las Biomicroritas microesparticas diseminadas finas de parte más superior señalan ambientes transicionales entre la parte baja de la rampa somera y la parte superior de la rampa profunda; en donde las condiciones de baja energía prevalecen y se presenta alta bioturbación con la ocurrencia ocasional de depósitos de tempestitas.

**Segmento III:** Registra la profundización del fondo y la última fase de depositación de las calizas antes de dar paso a la acumulación del Shale de Bambucá, como consecuencia del ahogamiento de la plataforma. La interacción de Iodolitas y Biomicroritas microesparticas diseminadas de foraminíferos (*globigerinodes* y *globorotalia*?) señalan un ambiente anóxico de aguas tranquilas y profundas de rampa profunda a fondo pelágico.

En las sucesiones estratigráficas no se identificaron depósitos de tormentas, indicando que el fondo se encontraba por debajo del nivel base de acción de las tormentas.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, y a los profesores del Departamento de Geociencias, por sus esfuerzos durante la formación académica y profesional de los mismos, los cuales se ven cristalizados en la realización de este trabajo.

Agradecemos la financiación del trabajo de campo por parte de la compañía Total Exploratie. De igual manera, extendemos agradecimientos personales a los geólogos Javier Guerrero y Jorge Brieva de la Universidad Nacional de Colombia, Eduardo Ariza y Edgar Shajid Kairuz, de Ecopetrol, y María Euridice Páramo, de Ingeominas.

## Referencias bibliográficas

- Barrio, C. & Coffield, D.** 1992. Late Cretaceous Stratigraphy of the Upper Magdalena Basin in the Payandé - Chaparral segment (western Girardot Sub-Basin) Colombia. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 5, (2): pp.123-139.
- Bayona, G., García, D. & Mora, P.** 1994. La Formación Saldaña: Producto de la actividad de estratovolcanes continentales en un dominio de Retro-arco. *Etayo-Serna, F. Estudios Geológicos del Valle Superior del Magdalena*, pp. 1-1-1-21, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Beltrán, N. & Gallo, J.** 1968. The Geology of the Neiva Sub-Basin Upper Magdalena Basin, Southern portion. *Geological Field Trips, Colombia, 1958-1978*, pp. 253-275, Colombian Society of Petroleum Geologists and Geophysicists, Bogotá.
- Cantú Chapa, C.** 1993. Sedimentation and Tectonic Subsidence during the Albiano-Cenomanian in the Chihuahua Basin, Mexico.- *Simo, Scott & Mase. Cretaceous Carbonate Platforms. Memoir 56*, pp. 61-70, The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Corrigan, H.** 1967. The Geology of the Upper Magdalena Basin (Northern portion). - *Geological Field Trips, Colombia, 1958-1978*, pp. 221-251, Colombian Society of Petroleum Geologists and Geophysicists, Bogotá.
- Etayo-Serna, F.** 1994. A Modo de Historia Geológica del Cretácico en el Valle Superior del Magdalena. *Etayo-Serna, F. Estudios Geológicos del Valle Superior del Magdalena*, pp. XX-1-XX-5, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Etayo-Serna, F. & Carrillo, G.** 1996. Bioestratigrafía del Cretácico mediante Macrofósiles en la Sección El Oca, Valle Superior del Magdalena, Colombia. *Geología Colombiana* (20): pp. 81-92.
- Flórez, J. & Carrillo, G.** 1994. Estratigrafía de la Sucesión Litológica Basal del Cretácico del Valle Superior del Magdalena. *Etayo-Serna, F. Estudios Geológicos del Valle Superior del Magdalena*, pp. II-1-II-25, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Grosse, E.** 1935. Acerca de la Geología del Sur de Colombia. Informe rendido al Ministerio de Industrias sobre un Viaje al Huila y Alto Caquetá. *Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Tomo III*, pp. 31-137, Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- Hettner, A.** 1892. Die Kordilleren von Bogotá. *Peterm. Mitt. Erg. Bd. 22, Heft N° 104*, pp. 1-131, Ingeominas, Bogotá.
- Hubach, E.** 1931a. Exploración en la Región de Apulo-San Antonio-Vicé. En: *Boletín de Minas y Petróleo, Tomo IV* (25-27): pp. 41-60, Bogotá.
- . 1931b. La Formación "Cáqueza". (1), Región de Cáqueza (oriente de Cundinamarca). *Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Tomo VI*, pp. 23-26, Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- . 1933a. Los Deslizamientos de Nocaima y Datos Geológicos de la Región. *Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Tomo VI*, pp. 11-22, Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- . 1933b. La región de Panga-Panga, al noreste de Chocó (Cundinamarca). *Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Tomo VI*, pp. 31-37, Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- . 1937. Estratigrafía de la Sabana de Bogotá y alrededores. *Boletín Geológico, v. V, (2)*: pp. 93-112, Ministerio de Minas y Petróleos, Instituto Geológico Nacional, Bogotá.
- . 1957. Contribución a las Unidades Estratigráficas de Colombia. *Compilación de los Estudios Geológicos Oficiales en Colombia, Tomo XVII*, pp. 1-166, Ministerio de Minas y Energía, Ingeominas, Bogotá.
- Inden, R. & Moore, C.** 1983. Beach Environment.- *Scholle, P., Bedout, D. & Moore, C. Carbonate Depositional Environments. Memoir 33*, pp. 211-266, The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- James, N. & Bourque, P.-A.** 1992. Reef and Mound.- *Walker, R. & James, N. Facies Models, Response to Sea Level Change*, pp. 323-348, Geological Association of Canada, Ontario.
- James, N. & Kendall, A.** 1992. Introduction to Carbonate and Evaporite Facies Models. *Walker, R. & James, N. Facies Models, Response to Sea Level Change*, pp. 277-302, Geological Association of Canada, Ontario.
- Jones, B. & Desrochers, A.** 1992. Shallow Platform Carbonates. *Walker, R. & James, N. Facies Models, Response to Sea Level Change*, pp. 277-302, Geological Association of Canada, Ontario.
- Julivert, M.** 1968. *Lexique Stratifique International, Amerique Latine, Colombia, v V, Fascicule 4°*, Centre National de la Recherche Scientifique, París.
- Kehrer, G.** 1933. El Carboniano del borde llanero de la Cordillera Oriental, Colombia. *Boletín de Minas y Petróleos*, 49-54, pp. 105-121, Servicio Geológico Nacional, Bogotá.
- Koutsoukos, E., Destro, N., Azambuja Filho, N. & Spadini, A.** 1993. Upper Albiano-Lower Coniaciano Carbonate Sequence in the Sergipe Basin, Northeastern Brazil. *Simo, Scott & Mase. Cretaceous Carbonate Platforms. Memoir 56*, pp. 127-144, The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Miley, R.** 1945. *Geological Report on the Chaparral - Ortega Area - Department of Tolima. Texas Petroleum Company, Geological Department Bogotá, Colombia*, 48p.
- Mojica, J. & Franco, R.** 1990. Estructura y Evolución Tectónica del Valle Medio y Superior del Magdalena, Colombia. *Geología Colombiana*, (17): pp. 41-64.
- Olsson, A.** 1956. Colombia In: *Jenks, W et al. 1956. Handbook of south American Geology. Geological Society American Memoir 65*, pp. 293- 326, New York.
- Patarroyo-Gama, P.** 1993. Las Formaciones Cretácicas Hondita y Loma Gorda. A propósito de la nomenclatura estratigráfica del Valle Superior del Magdalena, Colombia. *Memorias VI Congreso Colombiano de Geología, Tomo III*, pp. 803-814, Ingeominas - Eafit, Medellín.
- Pascal, A., Alzouma, M., Lang, J. & Meister, C.** 1993. Late Cenomanian-Early Turonian Shelf Ramp, Niger, West Africa.

- Simo, Scott & Mase. Cretaceous Carbonate Platform. Memoir 56, pp. 145-154, The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Peña, J. & Annicchiarico, G.** 1999. Evaluación Regional de las Calizas de Tetsán como Potencial Reservorio de Hidrocarburos en la Subcuenca de Neiva, Valle Superior del Magdalena. Trabajo de Grado, Universidad Nacional de Colombia, pp. 1-124, Bogotá.
- Porta, J.** 1965. Estratigrafía del Cretácico Superior y Terciario en el Extremo Sur del Valle Medio del Magdalena. Boletín de Geología UIS, (19): pp. 5-50.
- 1966. La Geología del Extremo Sur del Valle Medio del Magdalena entre Honda y Guataquí (Colombia). Boletín de Geología UIS, (22-23): pp. 5-347.
- Read, F.** 1985. Carbonate Platform Facies Models. The American Association of Petroleum Geologists Bulletin, v 69, (1): pp. 1-21.
- Vahrenkamp, V., Franssen, R., Grotzsch, J. & Muñoz, P.** 1993. Maracaibo Platform (Aptiano-Albiano), Northwestern Venezuela. - Simo, Scott & Mase. Cretaceous Carbonate Platforms. Memoir 56, pp. 25-34, The American Association of Petroleum Geologists Tulsa, Oklahoma.
- Vergara, L.** 1994. Stratigraphic, Micropaleontologic and Organic Geochemical Relation in the Cretaceous of the Upper Magdalena Valley, Colombia. Giessener Geologische Schriften, (50), pp. 1-179.

# GEOMORFOLOGÍA Y UNIDADES ECOLÓGICAS DEL COMPLEJO DE ARRECIFES DE LAS ISLAS DEL ROSARIO E ISLA BARÚ (MAR CARIBE, COLOMBIA)<sup>‡</sup>

por

María Helena Cendales<sup>1</sup>, Sven Zea<sup>1</sup> & Juan Manuel Díaz<sup>2</sup>.

## Resumen

Cendales, M.H., Zea, S. & Díaz J.M.: Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(101): 497-510. ISSN 03070-3908.

Se complementó la cartografía temática de los biotopos marinos de arrecifes del archipiélago del Rosario e Isla Barú, Caribe continental colombiano. El archipiélago es un complejo de arrecifes holocénico con terrazas, arrecifes franjeantes y bajos tipo bancos coralinos, formado por la interacción entre diapirismo de lodo, cambios relativos del nivel del mar y crecimiento de arrecifes. Las unidades ecológicas corresponden a la zonificación vertical coralina del Caribe continental. Hay grandes extensiones de corales *Acropora* spp. muertos y entre ellos se desarrollan otros organismos (principalmente algas), resultando en un reemplazo de especies dominantes y en cambios en el esquema de zonación. Las especies sobrevivientes se encuentran en regular estado de salud, afectadas por condiciones de estrés de origen regional y local.

**Palabras clave:** Arrecifes coralinos, cartografía, geomorfología, zonación, salud coralina, Islas del Rosario, Isla Barú, Colombia, Caribe.

## Abstract

The thematic cartography of the reef biotopes of the Islas del Rosario archipelago and Isla Barú was complemented. The archipelago is an holocenic reef complex with terraces, fringing reefs and

<sup>‡</sup> Contribución 647 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, y 153 del Programa de Posgrado en Biología – Línea Biología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Biología), INVEMAR, Cerro Punta de Betín, AA 10-16, Santa Marta, Colombia. E-mail: mcendales@humboldt.org.co & szea@invemar.org.co

<sup>2</sup> Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, Cerro Punta de Betín, AA 10-16, Santa Marta, Colombia. E-mail: jmdiaz@invemar.org.co

bank reefs, formed from the interaction between mud diapirism, relative sea level changes and reef growth. Marine ecological units correspond with the vertical reef zonation described for the continental Caribbean. There is a great extension of dead *Acropora* spp. among which several other kinds of organisms (mainly algae) develop. As a result, there has been a replacement of dominant species and changes in zonation patterns. Health of survivor species is moderate, being chronically affected by regional and local stress conditions.

**Key words:** Coral reefs, cartography, geomorphology, zonation, coral health, Islas del Rosario, Isla Barú, Colombia, Caribbean.

## Introducción

La cartografía temática, que involucra inferencias acerca de la formación de biotopos y su dinámica, tiene múltiples aplicaciones como primer paso hacia la comprensión de estructuras y procesos ecológicos. Es fundamental para los estudios de línea de base dirigidos a planes de conservación y manejo integrado de áreas marinas y terrestres, encaminados a proyectos de desarrollo. Por ello, se constituye en herramienta básica, especialmente en países como Colombia, con alta diversidad y alto desconocimiento y desaprovechamiento de sus recursos.

En el Caribe colombiano se presentan prácticamente todos los tipos de paisajes marinos tropicales; sin embargo, se conoce relativamente poco acerca de su localización, distribución, estructura, estado ambiental y dinámica temporal. Esto se debe a que los estudios realizados generalmente han sido puntuales y muy específicos, y a que el desarrollo de tecnologías apropiadas ha sido reciente y de altos costos, entre otras razones. El archipiélago Islas del Rosario y Barú no es la excepción; este conjunto de islas y bajos coralinos de origen reciente (Vernette 1989b) es considerado como la formación de arrecifes más rica e importante del Caribe continental colombiano (Prah & Erhardt 1985). El archipiélago forma parte del Parque Nacional Natural Corales del Rosario y San Bernardo, y su cartografía temática de biotopos marinos adquiere relevancia para los planes de manejo y conservación.

Por ello, el presente trabajo pretende complementar la información existente con esquemas de localización, distribución y zonación de los biotopos marinos y con observaciones de la influencia que el medio ejerce sobre las comunidades coralinas, combinando técnicas como las fotografías aéreas, observaciones en campo y los Sistemas de Información Geográfica - SIG.

## Área de Estudio

El área de estudio está localizada en la parte central de la plataforma continental del Caribe colombiano, 52 km

al SW de Cartagena (10°7'-10°14' N, 75°37'-75°52' W) (Figuras 1 y 2). Es un conjunto de antiguas y sucesivas formaciones de coral a diferentes profundidades, conformado por 28 islas y cayos emergidos a menos de 3 m de altura, a excepción de Barú que tiene algunas elevaciones mayores.

Este sector de la plataforma está influido por la acción de los vientos Alisios del NE, que modulan el patrón de oleaje y la intensidad de la contracorriente de Panamá, causando una marcada estacionalidad climática. En la época seca, de diciembre a abril, dominan los vientos Alisios y se presenta un fuerte oleaje, mientras que en la época lluviosa, de mayo a noviembre, domina la contracorriente y los aportes terrígenos del Canal del Dique a través de la Bahía Barbacoas, y por ello existe una gran turbidez del agua y el oleaje es menor.

Diferencias en la topografía, la acción del oleaje y la distancia a la Bahía Barbacoas, son factores importantes para los esquemas de distribución coralina. Dentro del relativamente estrecho (+3 a -60 m) pero poco homogéneo intervalo entre la altura insular y la profundidad máxima de los arrecifes actuales, las variaciones en el relieve y el tipo de sustrato son importantes, encontrándose diferentes formas como planos, pendientes, fondos de sedimentos finos, entre otros, de los que depende el establecimiento de ciertas comunidades. La sedimentación y la turbidez del agua influyen estacionalmente, siendo más altas en la época lluviosa y a mayor cercanía a la Bahía Barbacoas (Leble 1985, Ramírez 1986, Corchuelo y Alvarado 1990).

El sistema costero, insular y de bajos de arrecifes, que va desde Isla Arena -Atlántico-, hasta Isla Fuerte -frente a Córdoba- (Figura 1), sobre la plataforma continental Caribe colombiana, hace parte del mismo complejo tectónico San Jacinto - Sinú, cinturones en los que termina la Cordillera Occidental andina con dirección 30° Norte (Vernette 1985, 1989a,b). Éstos son de origen orogénico, producto de la tectónica ocasionada por la convergencia de placas, y se manifiestan principalmente por diapirismo arcilloso y cambios relativos en el nivel del mar. Los arre-



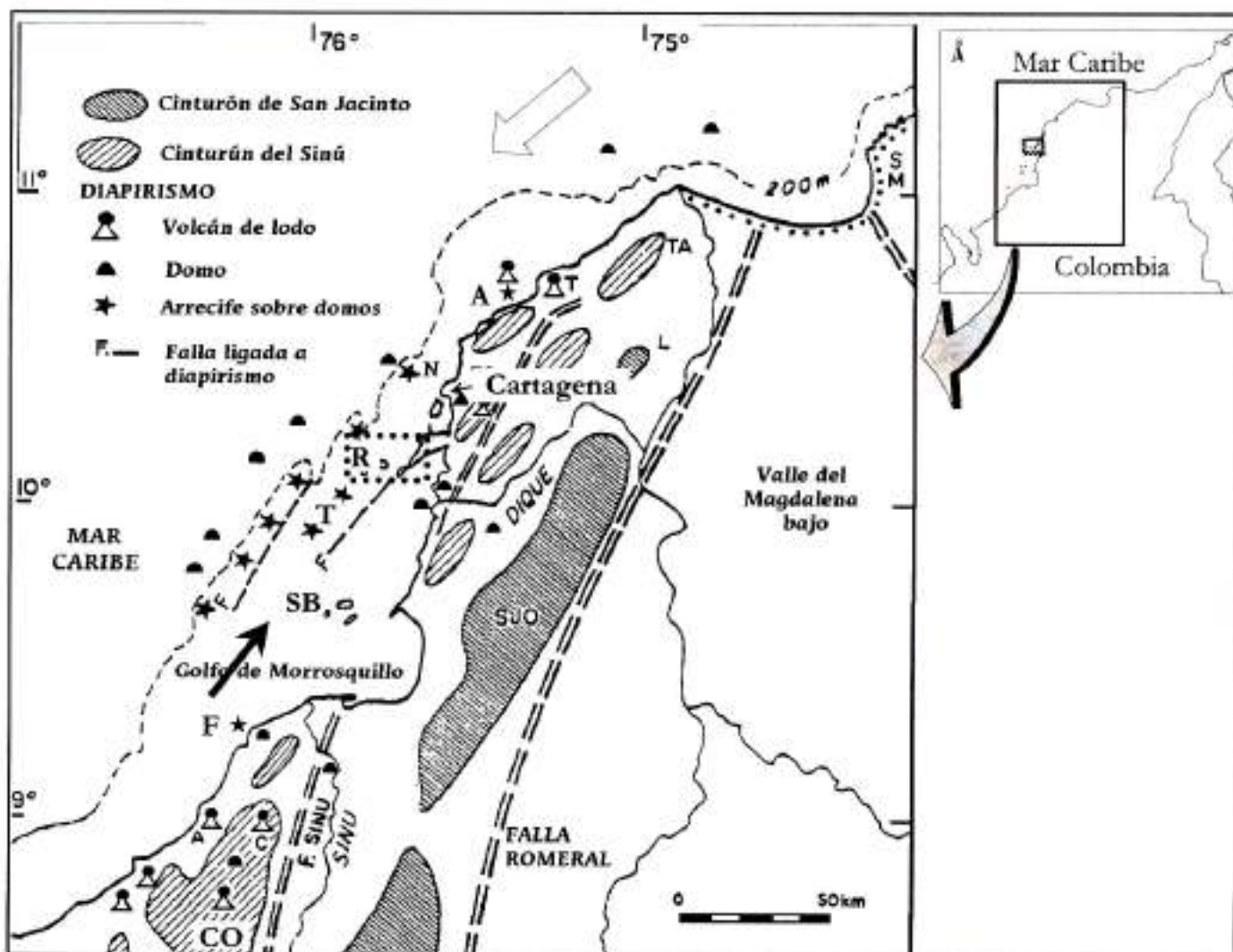


Figura 1. Diapirismo arcilloso y asentamiento de arrecifes de coral en la plataforma continental Caribe colombiano. SM = Sierra Nevada de Santa Marta, SJO = Cinturón de San Jacinto, CO = Cordillera Occidental. Altos-fondos: A = Isla Arena (Atl.), R = Rosario, T = Tortugas, SB = San Bernardo, F = Isla Fuerte.  $\nabla$  Vientos Alisios del NE.  $\nwarrow$  Contracorriente del Caribe. (Adaptado de Vernet 1985). Área de estudio enmarcada en el recuadro punteado; detalle de ella en la Figura 2.

cifes se comenzaron a construir sobre las estructuras elevadas en la zona fótica, y se han modelado a través de los varios cambios del nivel del mar durante el pleistoceno (Vernette 1989b, Sánchez 1995).

#### Métodos

Se identificaron los principales tipos de fondos marinos del archipiélago Islas del Rosario e Isla Barú mediante cartas de navegación (Defense Mapping Agency DMA de U.S.A, 1992, escala 1:75.000), fotografías aéreas perpendiculares pancromáticas (Instituto Geográfico "Agustín

Codazzi", escala 1:11000) y fotografías oblicuas a color (tomadas durante un sobrevuelo).

Con base en la interpretación de las fotografías aéreas se escogieron los sitios de muestreo, buscando los lugares con mayor cantidad de sustrato duro coralino. En campo se realizaron 107 puntos de control (para verificación cartográfica) y 57 estaciones o parcelas de 400 m<sup>2</sup> aproximadamente. En estas últimas se estimaron algunas variables ambientales (visibilidad, dirección e intensidad del oleaje y la corriente), profundidad, relieve, abundancia y composición de tipos de sustrato, de especies de corales pétreos y de grupos de otros organismos (expresadas en



Figura 2. Área de estudio

coberturas relativas). En 43 de las estaciones se valoró la presencia de agentes y señales de deterioro coralino. Con la implementación de bases de datos y la integración de información previa a este estudio, se restituyó la base cartográfica del archipiélago, obteniéndose el mapa de batimetría, y los mapas de Unidades Geomorfológicas y Ecológicas, mediante a la utilización de un Sistema de Información Geográfica (SIG). Dichas unidades fueron definidas y descritas teniendo en cuenta características bióticas y abióticas.

Dentro de la descripción realizada del área de estudio, se incorporaron trabajos previos al presente, entre los que se destacan Werding & Sánchez (1979), Coral & Caicedo (1983), Sánchez (1995), Schönwald (1998) y Cendales (1999).

## Resultados

### Unidades geomorfológicas

El archipiélago de Islas del Rosario e Isla Barú es un complejo de arrecifes conformado por un conjunto de is-

las y bancos coralinos (llamados localmente "bajos"), ubicados sobre la plataforma continental, con topografía relativamente irregular (Figura 2). Con base en el relieve, se observó que las formaciones coralinas en el archipiélago están alojadas sobre terrazas calcáreas de abrasión, que conforman las plataformas que rodean las islas y que caen a fondos areno-lodosos. Además, hay bancos de coral aislados de las plataformas insulares. Sobre las terrazas se desarrollan varios tipos de formaciones coralinas que, según sea su cercanía a la superficie, presentan características diferentes, por lo que se tratan como unidades aparte. De esta manera, se distinguieron 5 unidades geomorfológicas básicas, que son: (1) zonas emergidas (islas), (2) terrazas, (3) arrecifes franjeantes, (4) bancos y (5) fondos blandos, como se muestra en la Figura 3.

Las terrazas calcáreas tienen poca inclinación, iniciándose en la costa y descendiendo gradualmente hasta el borde externo, a los 9-12 m. Allí comienza el talud insular, que cae con mayor inclinación hasta los 25-40 m, llegando a los fondos blandos de la plataforma continental.

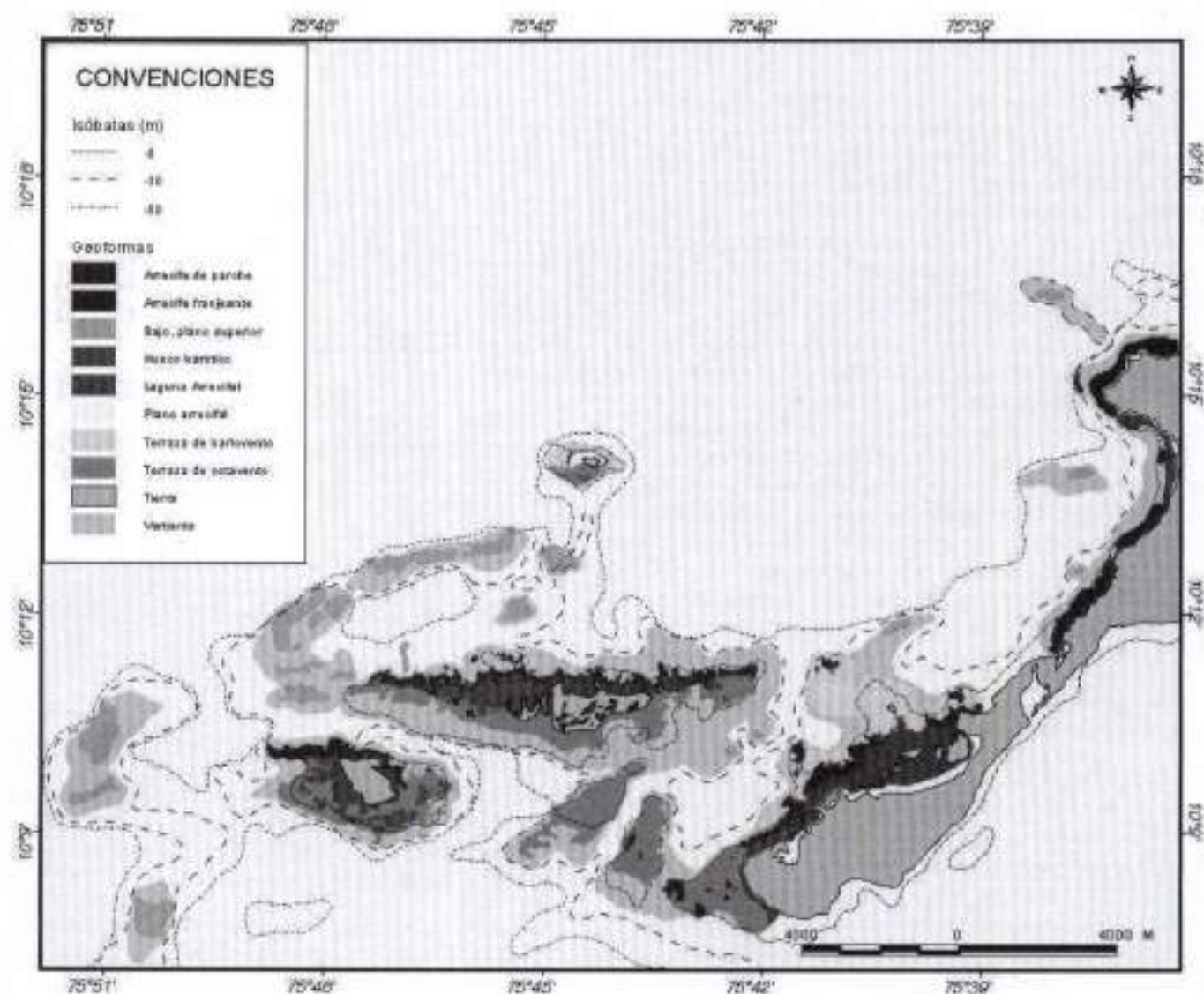


Figura 3. Mapa de las unidades geomorfológicas definidas para Islas del Rosario e Isla Barú.

En algunos lugares del talud insular es evidente una segunda terraza, cuyo borde está a los 21-25 m. Gran parte de las terrazas están cubiertas por formaciones de coral o están surcadas por canales de sedimentos que modifican su relieve y disimulan el borde. A sotavento, las terrazas son más amplias (N-S hasta 1,5 km) formando planos levemente inclinados y poco heterogéneos. En las islas Rosario, Tesoro y Pajarales, a sotavento existen varias depresiones o huecos kársticos, cuyas paredes caen rápidamente a 20 m o más. Las terrazas de barlovento alcanzan la superficie con los arrecifes franjeantes, mientras las de sotavento lo hacen con los parches de coral.

Los arrecifes franjeantes crecen como elevaciones sobre las terrazas de barlovento, a semejanza de pequeñas barreras. Están separados de la línea de costa insular por canales estrechos y poco profundos, generalmente de arena y cascajo de coral. Las formaciones más importantes de este tipo se presentan en las islas Grande y Tesoro; exponentes de menor tamaño se encuentran en Isla Rosario y en el costado oceánico de Isla Barú, pero en esta última están muy surcados y erosionados. Exhiben varias zonas, como parte trasera, rompiente y vertiente. La zona de rompiente se presenta en el punto de máxima exposición al oleaje de los arrecifes franjeantes, a manera de una

franja superficial (<1 m); en lugares más protegidos donde no hay esta zona, como en el centro de Barú, el terreno se comporta casi como un "arrecife trasero" y con abundante sustrato blando. Detrás de la rompiente, en general, se ubica un plano muy somero que llega hasta la costa, o que cae a manera de arrecife trasero en la "laguna de arrecifes" o "canal de botes". La rompiente desciende por su lado externo en una vertiente que va aumentando de pendiente hasta que alcanza la terraza de barlovento. Allí donde la terraza está truncada cerca de la costa, la vertiente puede caer directamente al talud insular.

Los bancos (bajos) de arrecifes externos son elevaciones de la plataforma, truncados por un plano en su parte superior, formando grandes parches en la periferia del archipiélago, que surgen en los 30 m y alcanzan los 8 m de profundidad. Siguiendo la batimetría, los bajos Rosario y Las Palmas hacen parte de un solo sistema de altorrelieves de la plataforma como prolongación del Bajo Tortugas, que continúa con dirección hacia Isla Tesoro. Hay otros bajos entre esta isla y Pajarales, un poco más someros y parecen ser una continuación de la plataforma de Isla Grande. En el lado oceánico de los bajos exteriores se encuentran sistemas paralelos de espolones de coral y surcos de arena.

#### Composición y abundancia general de especies de coral y grupos de otros organismos

Las especies de corales hermatípicos más frecuentes son también las más abundantes. Éstas en general tienen en común un amplio intervalo batimétrico, gran tolerancia ecológica, predominan en zonas protegidas y conforman los hábitats de mayor representación en el área. Los valores presentados a continuación corresponden a los promedios de la cobertura relativa de la especie en las estaciones de muestreo donde ésta se encontrara. Las especies *Montastraea annularis* s.l.<sup>1</sup> (42,1 %) y *Colpophyllia natans* (10,6 %) son abundantes desde los 2 m y se encuentran en general rodeando depresiones, cañones y canales; hacia sotavento, las colonias son medianas y hay una alta proporción de sustrato arenoso, y en zonas más expuestas las colonias son grandes y acompañadas por otras especies. *Porites astreoides* (13,6 %) es común encontrarlo tanto sobre escombros de corales ramificados (especialmente *P. porites* y *Acropora cervicornis*) a manera de un colonizador secundario, como en lugares en buen estado, adoptando las formas de crecimiento que le son propias a cada tipo de ambiente (masivas de color verde brillante en ambientes protegidos, montículos aplanados también verdes en

ambientes muy expuestos; formas de plato de color café oscuro en vertientes profundas). *Agaricia tenuifolia* (25,3 %) y *Porites porites* (20,0 %) dominan zonas de media a baja energía, tendiendo a formar parches de grandes extensiones desde la superficie hasta 18 m aproximadamente.

Casi la totalidad de las poblaciones de *Acropora palmata* y *A. cervicornis* están muertas, en posición de vida y/o fragmentados como escombros, y se encuentran en gran parte de los lugares visitados. Sin embargo, son importantes por constituir el andamio arrecifes en grandes extensiones, entre el cual están creciendo colonias de corales masivos principalmente, que representan ahora la mayoría del coral vivo.

Las algas frondosas son las que mayor cobertura tienen sobre el andamiaje de arrecifes (68,6 % relativo al total de organismos sobre el coral muerto). Este tipo de algas es también el de más amplia distribución, seguido por las algas crustáceas y por las esponjas. Dentro de las algas frondosas, *Halimeda* (39,3 %) y *Dictyota* (38,1 % relativo al total de algas frondosas) son los géneros de mayor cobertura en el archipiélago.

#### Unidades ecológicas

Al clasificar las estaciones de acuerdo con la profundidad, tipo de sustrato (duro vs. blando, coral constructor), cantidad de coral vivo y muerto, especies dominantes (incluyendo coral constructor principal así estuviese muerto), grado de exposición al oleaje, relieve y geomorfología, se definieron 7 "unidades ecológicas" (Tabla 1 y Figura 4), basadas en la zonificación hecha para el Caribe por Geister (1977).

Éstas, en orden descendente de nivel de energía del oleaje, son: Unidad *Millepora* - *Palythoa*, Unidad Restos de *Acropora palmata*, Unidad *Montastraea* spp. con restos de *Acropora cervicornis*, Unidad *Porites porites* (con dos subunidades: "*P. porites* - *Agaricia tenuifolia*" y "*P. porites* - *Dictyota* spp."), Unidad *Agaricia tenuifolia*, Unidad *Montastraea* spp. (con colonias más grandes y mayor cantidad de sustrato duro a barlovento), Unidad *Agaricia* spp. con *Montastraea franksi* (sin señales de deterioro en general), Unidad Mixta y Unidad Fondos Blandos Vegetados (Praderas de *Thalassia* con presencia mínima de corales). Para detalles ver Tabla 1 y Cendales (1999).

#### Zonación vertical general

En las zonas coralinas del archipiélago, la transición de las unidades ecológicas en profundidad y relieve tiene un comportamiento un poco distinto conforme se trate de barlovento o sotavento (Figura 5). Las principales diferencias son la ausencia de las unidades "*Millepora* -

1 s.l. = *sensu lato* (*Montastraea annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*).

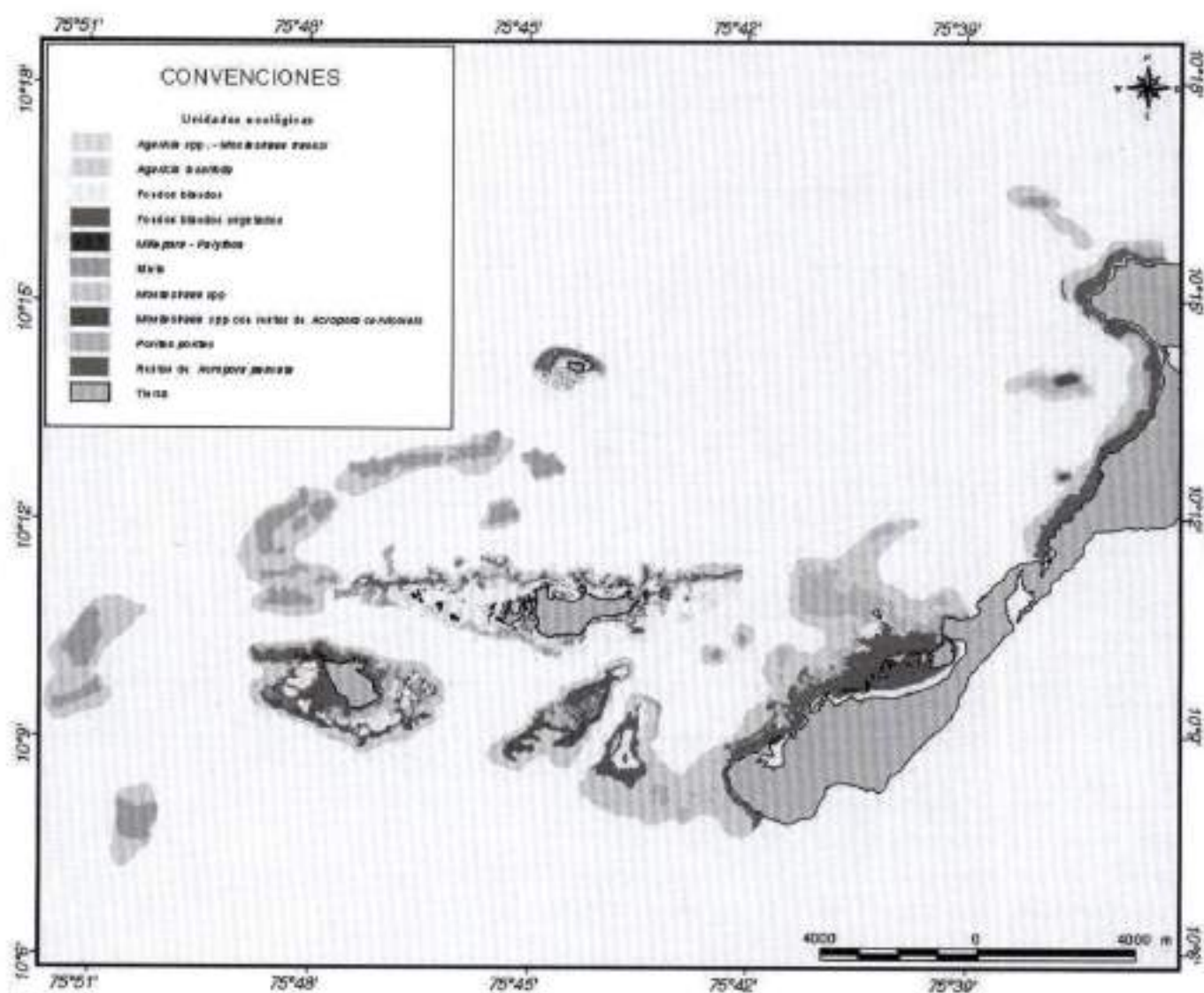


Figura 4. Mapa de las unidades ecológicas definidas para las Islas del Rosario y Barié.

*Palythoa*” y “Restos de *Acropora palmata*” a sotavento. También, “*Agaricia tenuifolia*” no es una unidad diferenciada en las zonas protegidas sino que se ve como una franja de transición al lado de “*Porites porites*”. Además, la extensión batimétrica de cada unidad es mayor a sotavento. En ambos casos, ocasionalmente faltan una o más unidades del inicio, según sea el nivel de energía del oleaje en el que se encuentre el lugar observado. Ninguna transición, ni horizontal ni vertical, es drástica, así que los valores de intervalos de profundidad no deben asumirse estrictamente. Esto depende del relieve y del grado de exposición al oleaje, principalmente (ver Figura 5).

## Discusión y conclusiones

### Origen del archipiélago

A partir de las observaciones realizadas durante este trabajo, y con base en la información obtenida por Vermette (1982, 1985), Sánchez (1995) y Parada-Ruffinatti (1996), y de acuerdo con los modelos glacioeustáticos de Clark *et al.* (1978), el siguiente es un resumen de la historia geológica del archipiélago. Durante el Pleistoceno, el diapirismo de lodo y la tectónica de placas formaron elevaciones en la plataforma hasta la zona fótica, en donde se asentaron las primeras construcciones coralinas. Las aguas

**Tabla 1.** Características principales de las Unidades Ecológicas definidas en las formaciones coralinas de Islas del Rosario e Isla Barú †.

Unidad Ecológica	Profund. Min-Max (m)	Sustrato Duro Prom. (%)	Coral Vivo Min-Max Prom. (%)	Especies dominantes de Coral	Otras Categorías de Organismos Dominantes	Cobertura Otras Categorías (%)	# Estaciones
<i>Millepora - Palythoa</i> ‡*	0 - 0.5			<i>Millepora complanata</i> , <i>Palythoa caribbeorum</i> .			
Restos de <i>Acropora palmata</i> ‡	0.5 - 7	100	2 - 40 17,4	<i>Montastraea faveolata</i>	Algas costrosas, <i>Dictyota</i> spp., <i>Cliona</i> sp. 2**	13,0	7
<i>Montastraea</i> spp. con restos de <i>Acropora cervicornis</i>	3 - 11	92	2 - 30 16,6	<i>M. faveolata</i> , <i>M. annularis</i>	<i>Dictyota</i> spp., Céspedes algales	11,3	14
<i>Porites porites</i>	0.5 - 10	96	5 - 50 25,0	<i>Porites astreoides</i> , <i>P. porites</i> , <i>Agaricia tenuifolia</i>	<i>Dictyota</i> spp., <i>Halimeda</i> spp.	11,4	14
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2 - 18	99	25 - 70 46,0	<i>A. tenuifolia</i>	<i>Halimeda</i> spp.	16,0	9
<i>Montastraea</i> spp.	3 - 25	79	30 - 80 42,0	<i>M. annularis</i> s.l., <i>Colpophyllia natans</i>	Algas costrosas, <i>Halimeda</i> spp.	11,7	7
Mixta	6 - 36	85	20 - 60 33,0	Formas masivas	Algas costrosas, octocorales	7,4	6
<i>Agaricia</i> spp. con <i>Montastraea franki</i> *	18 - 35			Formas de plato.	Espojas, Antipatarios		
Fondos Blandos Vegetados *	< 5				<i>Thalassia testudinum</i>		

† Las estimaciones no incluyen representantes de estas unidades en Isla Grande, Pajarales e Isla Tesoro.

‡ Se encuentran únicamente a barlovento.

\* Unidades donde se realizaron observaciones pero no se instalaron estaciones (ni se hicieron estimaciones de coberturas)

\*\* Especie revestiente y excavadora del complejo *Cliona aprica* - *C. langae* - *C. caribbaea*.

fueron cálidas y el nivel de mar estuvo varias veces por encima y por debajo del actual, erosionando las estructuras durante las regresiones y modelando varios niveles de terrazas durante las transgresiones. Los bordes de las terrazas se observan, una a 9 - 12 m y la otra a 21 - 25 m; esta última sería homologable con la encontrada a unos 20 m en San Andrés y Providencia (Geister 1975, Díaz *et al.* 1996b) y otras partes del Caribe (como Jamaica, Goreau & Goreau 1973). Habría que examinar con detenimiento las diferentes continuidades y los registros fósiles. La última regresión marina causada por la última glaciación (Wisconsin, 80 a 20 mil años AP), que bajó el nivel del mar a 120 m del actual, expuso las formaciones de arrecifes a la erosión subaérea y al colapso de las estructuras calcáreas por el flujo de aguas subterráneas dulces (formación de depresiones o huecos kársticos), lo cual erosionó y surcó las terrazas de abrasión produciendo un relieve muy irregular.

Con la posterior transgresión marina, que comenzó a final del Pleistoceno, aproximadamente 16 mil años AP, de nuevo crecieron las comunidades de corales sobre los altorrelieves del amazón pleistocénico. El nivel del mar y el crecimiento de arrecifes que lo siguió alcanzaron su nivel máximo en el Holoceno, hace unos 2700 años, a unos +3 m del nivel actual. Un posterior descenso relativo del nivel del mar hizo que las islas emergieran y debió entonces ocurrir una fuerte erosión de parte de los arrecifes someros. Existe controversia sobre si la causa por la cual las islas hoy están emergidas fue por un descenso absoluto en el nivel del mar (Vernette 1982, 1985) o por una elevación tectónica local (Geister 1992). Empero, modelos glacioeustáticos muestran que los márgenes continentales, a diferencia de las islas oceánicas, experimentan un levantamiento cuando se derrite el agua glacial. Debido a que la corteza oceánica es deprimida por la car-

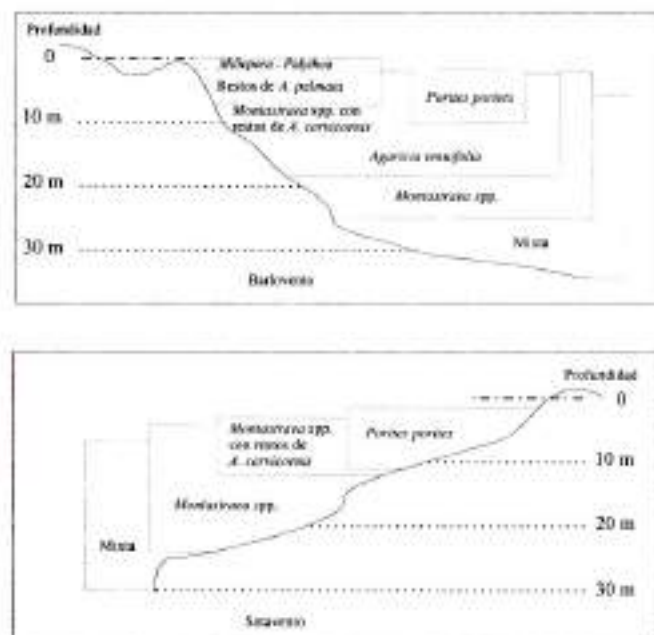


Figura 5. Esquemas de distribución vertical de las Unidades Ecológicas en las áreas coralinas de las Islas del Rosario y Barú.

ga adicional de agua derretida, el material dentro de la tierra fluye desde debajo del océano a debajo del continente, causando que los continentes suban y que ocurra un ladeamiento hacia arriba en el margen (Clark *et al.* 1978). Esto habría causado el descenso relativo del nivel del mar existente en el área de Cartagena, y que está ausente en el archipiélago de San Andrés y Providencia.

### Morfología general del área

En la plataforma continental colombiana, el intervalo batimétrico no es muy amplio (0 - 80 m aprox.), pero el relieve que se ha formado es muy heterogéneo y causa muchos y variados ambientes. Los principales factores ambientales que han contribuido al desarrollo de arrecifes son: (1) el grado de exposición al oleaje, con marcadas diferencias entre barlovento y sotavento y (2) la turbidez, cambiante entre la época seca y la lluviosa y entre mayor (NW) y menor (SE) distancia a los afluentes continentales. Entre otros factores importantes están además la topografía y la distancia a la costa continental.

Parada-Ruffinati (1996) describió el área de los archipiélagos como de ambiente lacustre. Esto significa que las estructuras calcáreas están sometidas a una agitación del agua menor a la del Caribe oceánico. Adicionalmente, el archipiélago es un obstáculo que hace que hacia el sur disminuyan la intensidad y acción de los Alisios del NE (y del

oleaje). Por ello, en el Bajo Tortugas y en el archipiélago San Bernardo, al sur, el nivel de energía es menor y la influencia de los aportes del río Sinú y de los vientos del SW son mayores, resultando en que no haya tanta variedad vertical en las comunidades de coral, incluso a pesar de ser más ancha la plataforma en dichas formaciones. Los efectos nombrados son también claros al comparar dentro del área de estudio las formaciones de arrecifes de Isla Tesoro e Isla Grande con las demás, siendo las primeras las que gozan de las más variadas condiciones ambientales y por ende son estructuralmente más desarrolladas (ver Sánchez 1995, Schönwald 1998).

De Cartagena hacia el norte, la plataforma continental es más angosta (Figura 1) y hay gran influencia del río Magdalena y de aguas de afloramiento costero desde Santa Marta hasta La Guajira, dando lugar a pocas formaciones coralinas.

Estas condiciones muy generales son las que determinan actualmente la morfología del litoral continental del Caribe colombiano, dentro del cual se ha afirmado que las comunidades coralinas de las Islas del Rosario y Barú son el complejo arrecifes reciente más desarrollado (Prah & Erhardt 1985, entre otros). Dicho apelativo se relaciona con la mayor complejidad estructural de las formaciones, debido a la mencionada morfología de la plataforma (islas y altos-fondos) que brindan suficiente sustrato firme, y al cambio en la orientación general de la costa (Vernette, 1985), que dan al archipiélago propiedades como suficiente turbulencia, buena luminosidad y transparencia del agua la mayor parte del año.

### Geomorfología de los arrecifes del archipiélago

Con base en la clasificación de las formaciones coralinas recientes de Geister (1983) según sus propiedades ecológicas, estructurales y topográficas, se puede afirmar que el área de las Islas del Rosario y Barú no es un arrecife genuino sino un complejo de arrecifes que contiene varios de los tipos geomorfológicos básicos; estos son arrecifes franjeantes, bancos y parches (Figura 3). Sin embargo, ninguno de ellos está desarrollado al máximo, debido en parte a su escasa edad geológica y cercanía al continente (influencia de aguas turbias y sedimentos, poca profundidad).

De acuerdo con lo anterior y con Schuhmacher (1978) y Díaz *et al.* (1996b), se podrían clasificar estas formaciones como arrecifes franjeantes y de parche, todos creciendo sobre terrazas y relieves formados previamente durante cambios relativos y absolutos del nivel del mar. Aquí se hizo una diferenciación entre parche ("patch reef") y ban-

co, siendo el primero de menor tamaño y ubicándose sobre áreas someras, mientras que el segundo es más grande y surge desde profundidades a las que los corales no crecen.

Es por eso que términos utilizados en el Caribe para describir la geomorfología de los arrecifes no han sido correctamente aplicados y no son precisos para las Islas del Rosario. Un ejemplo es el caso de las barreras de arrecifes, término que se ha venido aplicando a los arrecifes franjeantes al norte de Isla Rosario, Pajarales e Isla Grande. Las barreras de arrecifes propiamente dichas se encuentran en Belice y en algunos sectores del archipiélago de San Andrés (Rützler & Macintyre 1982, Díaz *et al.* 1995, Díaz *et al.* 1996b), mientras que en los demás arrecifes del Caribe, dominan los arrecifes costeros o franjeantes con sus posteriores terrazas sedimentarias, y hacia las islas a veces con un canal trasero ("canal de botes") a manera de una estrecha y somera laguna arrecifes (Ladd 1977, Schuhmacher 1978). Ejemplares de estos son los que se encuentran en las islas Tesoro, Grande y de menor tamaño en las islas Rosario y Barú. También pueden encontrarse unas pequeñas formaciones de este tipo cerca de Santa Marta (Parque Tayrona, Solano 1987, Zea 1993, entre otros), Isla Arena (Atlántico, Pinzón *et al.* 1998), archipiélago de San Bernardo (López-Victoria & Díaz, 2000) e Isla Fuerte (Díaz *et al.* 1996a).

El carácter discontinuo de los arrecifes franjeantes de Isla Rosario y puntas Barú y Gigante es común en zonas bajo condiciones no muy favorables para el desarrollo de estas estructuras, como la sedimentación y el aporte de aguas dulces (Ladd, 1977), lo cual también podría explicar situaciones similares en el archipiélago de San Bernardo (López-Victoria & Díaz 2000) y las islas Fuerte (Díaz *et al.*, 1996a) y Arena (Pinzón *et al.* 1998) en Colombia.

En el archipiélago del Rosario no se encuentran zonas desarrolladas de surcos y espolones frontales, como se describen para Jamaica o Belice. Apenas existen algunas zonas de surcos y espolones con poco desarrollo al norte de Isla Tesoro, NW de Isla Rosario y al N de Punta Gigante. Éstos se encuentran erosionados a causa de la pérdida reciente de las colonias de *Acropora palmata*, haciendo que la terraza del arrecife frontal se haya transformado en una terraza de abrasión (Sánchez, 1995), como pudo suceder en los demás planos frontales de las terrazas del archipiélago. Estas características hacen que el mayor impacto de las olas recibido por la parte más somera (escombros de acropóridos), no dirija y disipe el flujo de energía por surcos hacia el fondo, sino más bien cause la dispersión de energía y sedimentos en varios sentidos y se pierda así estabilidad mecánica.

Las vertientes o taludes insulares terminan entre 21 m (norte de Isla Grande, Pajarales e Isla Rosario, Barú) y 40 m (Isla Tesoro, sur de Isla Grande) de profundidad en un plano que disminuye de pendiente y que, generalmente, es a donde llega buena parte de los fragmentos y sedimentos provenientes de las partes más someras (ver Goreau & Goreau, 1973). Si bien estos planos no son extensos en el archipiélago, si dan paso a un cambio de hábitat, donde predomina el sustrato blando. En la transición entre la vertiente y el plano, la cementación es mínima y grande la interacción corales - esponjas (Goreau & Goreau, 1973).

### Zonación coralina y cambios recientes

El modelo de zonación vertical propuesto (Figura 5), al igual que las unidades geomorfológicas (Figura 3), se realizaron con base en facies coralinas, independientemente de si estaban vivas o recientemente muertas, y siguiendo los modelos de Geister (1977) y Graus & Macintyre (1989). Las unidades concuerdan con las descripciones para otras partes del Caribe, hechas por otros autores como Goreau (1959), Rützler & Macintyre (1982), Duyl (1985), Díaz *et al.* (1995), Díaz *et al.* (1996b), Greb *et al.* (1996) y Díaz *et al.* (2000), entre otros. De acuerdo con dichos modelos, las formaciones coralinas predominantes del archipiélago del Rosario corresponderían a arrecifes de *Acropora cervicornis* o de mediana exposición al oleaje. Sin embargo, si se pretendiera definir las zonas coralinas de las Islas del Rosario y Barú por las áreas que ocupan sus unidades ecológicas, con sus especies constructoras recientemente muertas o no, se podría decir que el archipiélago es un gran conjunto de "*Montastraea* spp." y en general, de corales masivos (Figura 4), aunque el nivel de energía sea el que le corresponde a la zona de *A. Cervicornis*, es decir, superior.

Cabe notar que en el archipiélago, al igual que todo el Caribe continental colombiano, no están los niveles más altos de energía del oleaje propuestos por Geister (1977). Además, en dicho esquema no se encuentra ninguna zona o asociación "*Agaricia tenuifolia*", la cual sí es común en arrecifes cercanos al continente. Dentro de los mencionados esquemas de zonación coralina, el factor más importante es el nivel energético del oleaje, que disminuye su influencia a mayor profundidad, donde cobra mayor importancia la topografía del fondo, de manera similar a como lo describe Duyl (1985).

Desde el estudio de Werding & Sánchez (1979), se registró que en 1977 todo el plano de sotavento de Isla Rosario se componía de setos muertos de *Acropora cervicornis*, situación que empeoró a principios de los años 80 (Coral & Caicedo 1983, Ramírez 1986) y que no ha cambiado sustancialmente hasta ahora. Si se tiene en cuenta que en-



tre sus estrategias de vida están la rápida colonización y regeneración de sus ramas, a pesar de su fragilidad (Duyf, 1985), su decadencia y escasa recuperación señalan que el estrés ambiental continúa y que el sistema ha sido poco elástico. Con un intervalo energético distinto y batimetría similar, *A. palmata* ha estado sometida al mismo estrés, por lo que de los sitios donde deberían estar las "barreras" de este coral, hoy sólo se encuentran escombros y una gran cantidad de organismos oportunistas.

Si bien *Montastraea annularis* s.l. es frecuente en casi todos los ambientes del arrecife (Goreau 1959, entre otros), este complejo de especies se ha vuelto dominante en los últimos años en todo el Caribe, especialmente al aparecer ahora de forma más conspicua ante la ausencia de los acropóridos, entre los que crecía abundantemente en valles y depresiones. Su éxito se relaciona con una gran capacidad de recuperación y longevidad, dadas por su mejor habilidad de autolimpieza, de sobrevivir en aguas calientes, turbias y eutróficas, y de resistir a las fracturas causadas por movimientos relativamente fuertes del agua (Duyf, 1985). En situaciones normales en el pasado, *Montastraea annularis* (s.l.) eran los corales constructores más activos en aguas medias, y cuando el andamio resultante de su crecimiento alcanzaba zonas someras, era recubierto por *Acropora palmata* pasando este último a ser el hermatipo más importante, en lo que se consideraría un reemplazo de funciones producido por competencia (Goreau 1959).

Sobre los escombros de acropóridos, a manera de especies oportunistas, han colonizado ampliamente en los últimos años especies pioneras de alta tasa de calcificación (*Porites astreoides*, *Millepora* spp., *Agaricia agaricites*, *A. tenuifolia*). También, otras especies masivas (*Diploria* spp., *Meandrina meandrites*, *Isophyllastrea rigida*, *Colpophyllia natans*) están colonizando espacios y depresiones entre el andamio muerto (Coral & Caicedo, 1983).

Los parches de *Porites porites* también son abundantes en todo el Caribe, y en el área de estudio y en muchos lugares continentales de Colombia, son importantes en aguas someras y poco agitadas (ver Díaz et al., 1995, Schönwald 1998, Cendales 1999, López-Victoria & Díaz 2000, Díaz et al. 2000). El caso de *Agaricia tenuifolia* es interesante, ya que es más abundante en las vertientes de los arrecifes continentales del Caribe sur (ver Rützler & Macintyre 1982, Solano 1987, Greb et al. 1996, Cendales 1999, López-Victoria & Díaz 2000) donde ha sido mayor la mortalidad de *Acropora cervicornis*, y está re-ocupando las áreas donde esta última floreció, quedando en su mismo intervalo de profundidad y energía. Con anterioridad, los

acropóridos tenían relegada a *A. tenuifolia* a una mayor profundidad. Éste y los de arriba serían ejemplos de cambio de dominancia por causas extrínsecas y no por competencia entre las especies (ver Aronson et al., 1998).

Como consecuencia de todo lo anterior, actualmente en casi todo el Caribe y también en el área de estudio, por la falta de los acropóridos, los principales constructores de arrecifes son *Montastraea* spp. (Rützler & Macintyre 1982, Duyf 1985), *Porites astreoides*, e incluso *Agaricia tenuifolia*.

Al descender en profundidad las condiciones cambian, y el efecto de los factores de estrés ha sido menor y no ha habido cambios ulteriores significativos. Allí donde ninguno de los factores abióticos es preponderante, especialmente a profundidades medias (alrededor de 12 m), como es el caso frecuente en el archipiélago, no ha ocurrido la dominancia de una u otra forma o especie, presentándose entonces las zonas mixtas (ver también Coral & Caicedo 1983, Duyf 1985). Más abajo (hacia los 18 m), en las vertientes, por la escasez de luz y el fuerte ángulo de inclinación, se debe aprovechar el espacio, por lo que la eficiente forma de crecimiento laminar fijada al sustrato en un solo extremo, es la dominante (Goreau 1959, Duyf 1985). Así, los corales constructores son las especies laminares de *Agaricia*, y especies que son más arriba masivas y que toman aquí forma de plato, como *Montastraea franksi* y *Porites astreoides*.

En síntesis, en el archipiélago, con el aumento de causas de estrés, hay un conjunto de factores que han modificado el patrón de zonación. Se han liberado ciertos nichos antes no disponibles a los que han respondido las poblaciones sobrevivientes cambiando el esquema de dominancia. Según Duyf (1985), una alta diversidad de características y estrategias entre las especies coralinas, es el resultado de un proceso de especialización, pero aparentemente el paisaje se estaría volviendo cada vez más homogéneo porque son las especies generalistas las que lo están dominando (Ramírez 1986). Es posible que ésta sea sólo una (o más) etapa(s) de transición en las comunidades coralinas, en la que nuevas estrategias se estén dando y aún no sean detectadas, como respuesta al dinamismo, pasado y presente, de las condiciones ambientales y los consecuentes cambios en las interacciones interespecíficas. Es probable que en un futuro el archipiélago (e incluso el Caribe) presente un paisaje dominado por colonias de corales masivos con diferentes estrategias de crecimiento y reproducción, en convivencia con algas frondosas, capaces de resistir las perturbaciones como la turbidez y alta incidencia lumínica.

### Posibles causas de deterioro coralino

Los primeros registros de signos de deterioro en el archipiélago son de 1977 (Werding & Sánchez 1979), y estudios posteriores muestran cifras del aumento del daño en las poblaciones marinas, con una notable mortalidad coralina (ver recopilación en Cendales 1999). En la Tabla 2 se hace un resumen de las causas posibles del deterioro de las comunidades marinas del archipiélago.

En gran parte del Caribe se ha atribuido la mortalidad masiva de los corales ramificados, especialmente los acropóridos, al menos en parte, a una epidemia de la enfermedad Banda Blanca que ocurrió a principios de los años 80 (Peters 1997). Para el Archipiélago existieron entonces otras causas en el deceso casi total de dichas poblaciones, que parece comenzó a ocurrir en el final de la década de los setenta.

La ausencia de recuperación por parte de los acropóridos y la mortalidad parcial de tejidos siempre presen-

te en la actualidad en casi todos los corales dominantes (datos no incluidos; ver Cendales 1999), indican que persisten condiciones de estrés de tipo regional y/o local. El conjunto de condiciones de tipo regional puede ser (1) los sucesivos eventos de blanqueamiento coralino por calentamiento del agua durante el fenómeno de "El Niño" (Ramírez 1986, Glynn 1991), (2) la muerte masiva del erizo herbívoro *Diadema antillarum* (Lessios *et al.* 1984, Ramírez 1986), que permitió la proliferación de algas y, (3) las enfermedades epidémicas como Banda Blanca sobre acropóridos (Garzón-Ferreira & Kielman 1993) y como Aspergilosis sobre el abanico de mar *Gorgonia ventalina* (Garzón-Ferreira & Zea 1992, Smith *et al.* 1996). Entre las condiciones de estrés de tipo local sobresalen la sobrepesca, la sedimentación, el aumento de nutrientes inorgánicos en disolución, la colonización y construcción incontrolada en Islas Grande y en Pajarales, y el tráfico incontrolado y otras actividades náuticas (Werding & Sánchez 1979, Ramírez 1986, Alvarado

Tabla 2. Síntesis y calificación de los factores de estrés y deterioro en el archipiélago Islas del Rosario e Isla Barú (ver Cendales 1999 para detalles).

Causa de deterioro	Intensidad	Permanencia	Efecto*	Lugar del Archipiélago
Sedimentación	Alta	Estacional	Mortalidad alta	Mayor al SE
Mar de Leva	Alta	Estacional	Mortalidad alta	Todo
Daño físico a corales	Alta	Persistente	Mortalidad baja	Mayor en zonas someras ( <i>Amypon, Pointe</i> )
Contaminación por residuos	Media	Persistente	Mortalidad baja	Mayor alrededor de Punta Barú e Isla Grande.
Construcciones y rellenos	Baja	Esporádica	Mortalidad baja	
Pesca con dinamita	Alta	Esporádica**	Mortalidad alta	Todo
Pesca artesanal	Media	Persistente	Mortalidad baja	Todo
Altas temperaturas del agua	Alta	Episódica	Blanqueamiento	Todo (mayor en zonas someras)
Patógenos (Banda blanca, Banda negra, Aspergilosis, etc.)	Alta	Episódica	Enfermedades epidémicas Mort. alta	Todo
Mortalidad herbívoros, sobrepesca de depredadores	Alta	Esporádica**	Proliferación algas y otros	Todo
Exceso de nutrientes inorgánicos	Baja	Estacional	Proliferación algas y otros	Todo
Proliferación de algas y otros organismos (peces territoriales, esponjas)	Alta	Estacional	Mortalidad Baja	Todo

\* Consecuencia de los agentes y tensiones sobre las colonias de corales duros, principalmente.

\*\* Causó grandes perjuicios en años anteriores, pero en este estudio no se observaron señales recientes de ellas.

*et al.* 1986, Corchuelo y Alvarado 1990), aunque con intensidad variable a lo largo del tiempo (Tabla 2).

Se espera que con la puesta en marcha y posterior seguimiento del plan de manejo ambiental para el "Parque Nacional Natural Los Corales del Rosario y de San Bernardo", al menos los agentes locales de deterioro sean mitigados, tal que permita que las comunidades arrecifales puedan continuar y mejorar su estado. Para los agentes regionales es importante un cambio de actitud global y la cooperación multilateral.

Para concluir, el archipiélago Islas del Rosario y Barú son un complejo arrecifes, resultado de sucesivas etapas de construcción por comunidades coralinas y erosión, asociadas a los cambios del nivel del mar. Su relieve irregular, su posición privilegiada con respecto a la costa colombiana, su escasa edad geológica y cercanía al continente, son la base para la definición y nominación de las Unidades Geomorfológicas (Figura 3). El archipiélago es un lugar de transición, de cambio reciente en la fisonomía del paisaje (desde finales de los 70, gracias a la mortalidad de acropóridos), en el cual ahora dominan corales masivos e incrustantes y algas oportunistas. Se destaca el caso de las vertientes con buena luz y circulación de agua, donde hay un reemplazo de nicho: *Agaricia tenuifolia* por *Acropora cervicornis*. La distribución de las poblaciones coralinas está dada por la intensidad del oleaje, disponibilidad de luz y de sustrato duro, distancia a la Bahía de Barbacoas, topografía y capacidad de colonizar nuevos espacios. Con base en todo lo anterior, se definieron las Unidades Ecológicas (Figura 4), que concuerdan con la zonación vertical (Figura 5) del Caribe.

La creciente mortalidad y deterioro de los corales en las últimas dos décadas y la presencia de muerte actual y de otros signos de deterioro, indican que los agentes causantes continúan, pero faltan estudios que permitan identificar bien los orígenes y mecanismos de acción y de control de dichas causas.

### Agradecimientos

Los autores expresan su gratitud a los demás integrantes del Grupo de Investigación en Arrecifes Coralinos de Invemar (Santa Marta), especialmente los que participaron en el proyecto "Áreas Arrecifales II", y a Rafael Vieira y los demás miembros del Ceiner - Islas del Rosario, por su valiosa colaboración. De igual manera, al Dr. Jörn Geister (Geologisches Institut, Universidad de Berna, Suiza), al Dr. Georges Vernet (Universidad de Bordeaux I, Francia) y al Prof. Gabriel Guillot (Depto. de Biología, Universidad Nacional de Colombia), por su asesoría y comentarios. Este

estudio hizo parte del Proyecto de Invemar "Evaluación Bioecológica y Ambiental de Áreas Arrecifales del Caribe Colombiano, Fase II", financiado por Colciencias (2105-09-120-97). Este manuscrito forma parte del trabajo de grado de M.H. Cendales, carrera de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

### Bibliografía

- Alvarado E.M., F. Duque, L. Flórez & R. Ramírez. 1986. Evaluación cualitativa de los arrecifes coralinos de las Islas del Rosario (Cartagena, Colombia). *Boletín Ecológico* 15: 1-30.
- Aronson, R.B., W.F. Precht & I.G. Macintyre. 1998. Extrinsic control of species replacement on a Holocene reef in Belize: the role of coral disease. *Coral Reefs* 17: 223-230.
- Cendales, M.H. 1999. Cartografía, composición y estado actual de los biotopos marinos arrecifales de Isla Rosario, Isla Barú y de los bajos intermedios del archipiélago del Rosario. Trabajo de Grado, Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 113 p.
- Clark, J.A., W.E. Farrell & W.R. Peltier. 1978. Global changes and postglacial sea level: a numerical calculation. *Quaternary Research* 9: 265-287.
- Coral, D.A. & A. Caicedo. 1983. Descripción de la formación arrecifes de Isla Grande (Islas del Rosario) con anotaciones ecológicas. Tesis de Grado Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 110 p.
- Corchuelo, M.C. & E.M. Alvarado. 1990. Factores físico-químicos imperantes en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario. *Mem. VII Sem. Nal. Cienc. Tecnol. Mar.*, Cali: 337-342.
- Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea. 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia: Estado actual y perspectivas para su conservación. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras* 7, Bogotá. 147 p.
- Díaz, J.M., J.A. Sánchez, G. Díaz-Pulido. 1996.(a) Geomorfología y formaciones arrecifales recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 25: 87-105.
- Díaz, J.M., G. Díaz-Pulido, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, J.A. Sánchez & S. Zea. 1996.(b) Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano. I. Complejos arrecifales oceánicos. INVE-MAR, Serie publicaciones especiales 2, Santa Marta. 83 p.
- Díaz, J.M., L.M. Barrios, M.H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F.J. Parra, J. Pinzón, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata & S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. INVE-MAR, Serie Publicaciones Especiales 5, Santa Marta. 176 p.
- Dayl, E.C. van, 1985. Atlas of the living reefs of Curaçao and Bonaire (Netherlands Antilles). Utrecht, Netherlands: Natuurwetenschappelijke Studierkring voor Suriname en de Nederlandse Antillen. 38 pp.
- Garzón-Ferreira, J. & M. Kielman. 1993. Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades.

- Proc. Colloquium on Global Aspects of Coral Reefs, Health, Hazards and History. University of Miami, Miami: 247-253.
- Garzón-Ferreira, J. & S. Zea.** 1992. A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (Cnidaria: Gorgoniidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia. *Bull. Mar. Sci.* 50(3): 522 - 526.
- Geister, J.** 1975. Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel San Andrés. *Stuttgart Beitrage Naturkunde (Geol. Paleont.)* 15: 1-203.
- Geister, J.** 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami* 1: 23-29.
- Geister, J.** 1983. Holozäne westindische Korallenriffe: geomorphologie, Ökologie und Fazies. *Facies*, 9: 173-284.
- Geister, J.** 1992. Modern reef development and cenozoic evolution of an oceanic island / reef complex: Isla de Providencia (Western Caribbean Sea, Colombia). *Facies*, 27: 1-70.
- Glynn, P.W.** 1991. Coral reef bleaching in the 1980s and possible connections with global warming. *Trends. Ecol. Evol.* 6(6): 175-179.
- Goreau, T.F.** 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology*, 40(1): 67-90.
- Goreau, T.F. & N.L. Goreau.** 1973. The ecology of Jamaican coral reefs. II. Geomorphology, zonation, and sedimentary phases. *Bull. Mar. Sci.* 23(2): 399-464.
- Graus R. & I. Macintyre.** 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs* 8: 9-18.
- Greb, L., B. Saric, H. Seyfried, T. Broszonn, S. Brauch, G. Gugan, C. Wiltshko & R. Leinelder.** 1996. Ökologie und Sedimentologie eines rezenten Rampensystems an der Karibikküste von Panamá. *Profil* 10: 1-168 p.
- Laad, H.S.** 1977. Types of coral reefs and their distribution. p. 1-19. En: Jones, O. & R. Endean. (Eds.), *Biology and geology of coral reefs* 4: Geology 2. Academic Press, Nueva York. 337 p.
- Leble, S.** 1985. El archipiélago Islas del Rosario. Estudio morfológico, hidrodinámico y sedimentológico. Informe final. CIOH, Cartagena. 152 p.
- Lessios, H.A., D.R. Robertson & J.D. Cubit.** 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*. 226: 335-337.
- López-Victoria, M & J. M. Díaz.** 2000. Morfología y estructura de las formaciones coralinas del archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 219-230.
- Parada-Ruffinatti, C.** 1996. Foraminíferos del Pleistoceno - Holoceno en el Caribe colombiano. Biblioteca José Jerónimo Triana N° 14. Santa Fe de Bogotá. 392 p.
- Peters, E.C.** 1997. Diseases of coral reef organisms. En Birkeland, C. (Ed.): *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, New York, 356 p.
- Pinzón, J.H., A.M. Perdomo & J.M. Díaz.** 1998. Isla Arena, una formación coralina saludable en el área de influencia de la pluma del río Magdalena, plataforma continental del Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 27(1): 21-37.
- Prahl, H. von & H. Erhardt.** 1985. Colombia: corales y arrecifes coralinos. FEN Colombia. Bogotá, 295p.
- Ramírez G., A.** 1986. Ecología descriptiva de las llanuras madreporarias del Parque Nacional Submarino Los Corales del Rosario (Mar Caribe) Colombia. *Boletín Ecológico* 14: 34-63.
- Rützler, K. & I.G. Macintyre.** 1982. The habitat distribution and community structure of the barrier reef complex at Carrie Bow Cay, Belize. En: Rützler & Macintyre (eds). *The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I. Structure and communities*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC (Smithson. Con. Mar. Rep. 12: 9-45).
- Sánchez, J.A.** 1995. Benthic communities and geomorphology of the Tesoro island coral reef, Colombian Caribbean. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betón*. 24 : 55-77.
- Schönwald, N.** 1998. Distribución y composición de los hábitats marinos asociados a las estructuras arrecifales del área de Isla Grande, archipiélago del Rosario, Caribe Colombiano. Trabajo de grado, Departamento de Biología. Univ. de los Andes. Bogotá. 57 p.
- Schuhmacher, H.** 1978. Arrecifes coralinos, su extensión, mundo animal y ecología. Edit. Omega S.A. Barcelona, 288 p.
- Smith, G., L.D. Ives, I.A. Nagelkerken & K.B. Ritchie.** 1996. Aspergillosis associated with Caribbean sea fan mortalities. *Nature* 382: 487.
- Solano, O.D.** 1987. Estructura y diversidad de la comunidad de corales hermatípicos de la bahía de Chengue (Parque Nacional Natural Tayrona). Tesis de Grado M. Sc. Universidad Nacional de Colombia. 111 p.
- Vernette, G.** 1982. Huellas de la última transgresión marina en la región de Cartagena. *Bol. Cient. CIOH* 4: 33-47.
- Vernette, G.** 1985. Le plate-forme continentale Caraïbe de Colombie: Importance du diapirisme argileux sur le morphologie et la sédimentation. Thèse Doctorat. Mem. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine. N° 20, 387 p.
- Vernette, G.** 1989a. Examples of diapiric control on shelf topography and sedimentation patterns on the Colombian Caribbean continental shelf. *Journal of South American Earth Sciences*. Vol. 2 No. 4 pp. 391 - 400.
- Vernette, G.** 1989b. Impact du diapirisme argileux sur les récifs de la plate-forme colombienne des Caraïbes. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*. 45 : 97-105.
- Werdling, B. & H. Sánchez.** 1979. Situación general de las estructuras arrecifales. En: Informe faunístico y florístico de las Islas del Rosario en la Costa Norte de Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betón*. 11: 7-20.
- Zea, S.** 1993. Cover of sponges and other sessile organisms in rocky and coral reef habitats of Santa Marta, Colombian Caribbean Sea. *Caribb. J. Sci.* 29(1-2): 75-88.

# ASPECTOS MORFOMÉTRICOS Y TEÓRICOS DE UN EMBALSE TROPICAL DE ALTA MONTAÑA: REPRESA LA FE, EL RETIRO, COLOMBIA

por

Alejandra Hernani T.<sup>1</sup> John J. Ramírez R.<sup>2</sup>

## Resumen

**Hernani, A. & John J. Ramírez:** Aspectos morfométricos y teóricos de un embalse tropical de alta montaña: Represa La Fe, El Retiro, Colombia. *Rev. Acad. Colom. Cienc.* **26**(101): 511-518. ISSN 0370-3908.

Se describen las características batimétricas y morfométricas de la represa La Fe y las predicciones de carácter teórico derivadas del análisis de los parámetros morfométricos y los elementos de forma. El valor del índice de desarrollo de Perímetro ( $F = 2,25$ ) corresponde al de un sistema medianamente dendrítico. El índice de desarrollo de volumen ( $Dv = 1,05$ ) muestra un cuenco de forma cónica ligeramente convexa y con puntos de inflexión (SCx-micro). Los valores de la profundidad relativa ( $Dr = 2,07\%$ ) y el fetch efectivo ( $L_f = 5,9 \times 10^{-3}$  km) corresponden a un cuerpo de agua con una pista de acción reducida para el viento y una profundidad considerable en el punto de muestreo. Se predice que el embalse La Fe es un cuerpo de agua térmicamente estable, con penetración de luz y alotrofia considerables, de productividad baja, mezcla restringida sólo a los primeros metros de la columna de agua y zona litoral ampliamente desarrollada.

**Palabras clave:** Limnología, embalse tropical de alta montaña, morfometría.

## Abstract

Batimetric and morphometric characteristics of La Fe reservoir are described. Theoretical predictions are derived from morphometrical parameters and shape elements. The shore development index ( $F = 2,25$ ) shows a more or less dendritic system. In accordance with the values of the volume development index ( $Dv = 1,05$ ), La Fe reservoir has a conical basin, and slightly convex shape with several inflexion points (SCx-micro). The values of relative depth ( $Dr = 2,07\%$ ) and effective fetch ( $L_f = 5,9 \times 10^{-3}$  km) show a waterbody with a reduced road for the wind action and a considerable depth in the sampling point. It is predicted that La Fe reservoir is a freshwater system with termical stability, considerable light penetration and alotrophy, low productivity, restricted mixing to first meters of water column and a litoral zone widely developed.

**Key words:** Limnology, high mountain tropical reservoir, morphometry.

<sup>1</sup> Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Apartado 1226, Medellín, Colombia. e-mail: alejahernani@hotmail.com

<sup>2</sup> Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Apartado 1226, Medellín, Colombia. e-mail: jjram@matematicas.udea.edu.co

## Introducción

Las dimensiones físicas de un lago interactúan con los factores climáticos y otros factores edáficos asociados para determinar la naturaleza del lago como ambiente y, por lo tanto, a los habitantes del mismo. Por ello, es necesario resaltar el control operado sobre todos los fenómenos físicos por las características morfológicas del vaso del lago, al igual que por la topografía subaérea y por la situación climatológica local (Barbanti 1985).

Los métodos para medir y analizar las dimensiones físicas de un lago o embalse se llaman morfometría. Forman parte de los métodos morfológicos que detallan las formas y los elementos de forma de un cuerpo de agua, su génesis (desde un punto de vista geográfico y ecológico) y sus papeles en una perspectiva limnológica amplia. La interpretación correcta de estos datos es una herramienta útil para el manejo de estos sistemas, pues son la base para reconocer las variaciones en la morfología del fondo y la capacidad de las cubetas, establecer la distribución de los sedimentos, y las variaciones de volumen y área del cuerpo de agua (Håkanson 1981, Cole 1983). A pesar de lo anterior, cabe destacar que la información obtenida no debe sustituir a los monitoreos adecuados, pues sólo resalta tendencias y no reporta datos sobre el funcionamiento del lago (Sperling 1994).

Algunos parámetros morfométricos son extremadamente significativos, ya que evidencian la susceptibilidad del cuerpo de agua a la eutroficación y permiten especular sobre la productividad del sistema. Otros como la profundidad máxima y el cálculo de algunas relaciones o índices conducen a conclusiones acerca de la forma de la cubeta. El conocimiento de las curvas de profundidad y volumen permite dilucidar en qué región del lago está contenida la mayor cantidad de agua, lo cual constituye un indicador importante de la posible conducta del sistema en relación con la formación de perfiles térmicos y la definición de los ciclos de estratificación y circulación de los lagos (Sperling 1994).

El presente artículo analiza las características batimétricas y morfométricas de la represa La Fe y establece predicciones teóricas basadas en el análisis de los parámetros y elementos morfométricos utilizados.

## Materiales y métodos

Descripción del área. La zona de captación del embalse La Fe (antes embalse Los Salados) se ubica entre las coordenadas 6° 12' 5" 59' Norte y 75° 35' -75° 28' Oeste; cubre un área de 173 km<sup>2</sup> con alturas que oscilan entre los

2.175 y los 3.000 msnm. Fue llenada en 1973 y se sitúa en su totalidad en la formación vegetal bmh-MB, caracterizada por una precipitación media anual entre 2.000 y 4.000 mm. En la clasificación de Donato (1991) se localiza en la Provincia de alta Montaña Tropical. Es propiedad de las Empresas Públicas de Medellín (EPM-EPS) y está situada en el municipio de El Retiro, 100 m arriba del sitio La Fe, donde confluyen la quebrada Las Palmas y el río Pantanillo. Recibe las aguas de las quebradas Las Palmas, Potreros, La Miel y Espíritu Santo por gravedad y las de los ríos Pantanillo, Piedras y Buey por bombeo. Su vertedero puede descargar en condiciones normales 690 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> (Abuchaibe *et al.* 1988). Las aguas del río Pantanillo son tratadas mediante el sistema de lodos activados en una planta de tratamiento localizada en el municipio de El Retiro, antes de ser bombeadas a la represa La Fe, lo que disminuye la entrada de material particulado, pero no la del material disuelto.

El embalse es utilizado principalmente para acueducto, pero una parte del mismo está destinado a la recreación (Parque Los Salados). Parcialmente es utilizado para generación hidroeléctrica.

Del volumen total del embalse (aprox. 15 Mm<sup>3</sup>), 12 Mm<sup>3</sup> son utilizados para regular conjuntamente con el bombeo del río Pantanillo un caudal de 8.0 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> destinado al acueducto metropolitano a través de la planta de tratamiento de la Ayurá, localizada en el municipio de Envigado (Abuchaibe *et al.* 1988).

Gran parte de la zona de estudio se sitúa en el metamórfico, pero al sur de la población de El Retiro se manifiesta el batolito antioqueño. La meteorización de estas rocas es bastante profunda en las zonas de menor pendiente, pero en las zonas de mayor inclinación, las rocas no alcanzan a aflorar. Los suelos derivados de esta meteorización son arcillosos, de colores rojo y pardo rojizo (Córdoba & Villegas 1966).

Los suelos de esta región son ricos en materia orgánica y nitrógeno total, este último asimilable sólo en pequeña cantidad. Son ácidos, con pH que varía de 4.4 a 4.5; pobres en calcio, magnesio y fósforo y medianos en potasio. Son grandes fijadores de fósforo. Las vertientes de la represa se encuentran sembradas con pinos (*Pinus patula*) y cipreses (*Cupressus lusitanica*) (Córdoba & Villegas 1966).

La torre de captación tiene un diámetro interior de 2,80 m; tiene instaladas tres compuertas deslizantes de 36" de ancho por 72" de altura: la inferior se sitúa entre las cotas 2150.65 y 2148.40, la siguiente entre la 2146.15

y la 2143.90, y la superior entre las cotas 2141.65 y 2139.40.

Con la finalidad de contrastar la información teórica brindada por los parámetros y elementos de forma con la información real obtenida se realizaron 10 muestreos entre los meses de marzo y julio de 1998 en la zona de máxima profundidad (20 – 25 m) localizada en el área limnética del embalse, cerca del sitio de presa. (Fig. 1). En esta zona se realizaron semanalmente perfiles térmicos a cada 0,05 m en los primeros 15 metros de la columna de agua, y desde allí hasta el fondo a cada 0,50 m. Se midió además el oxígeno disuelto a cada 5 metros con un kit Merck mediante el método de Winkler.

El mapa batimétrico del embalse La Fe y los datos de volúmenes y áreas en cada cota fueron suministrados por la Sección de Hidrometría de las Empresas Públicas de Medellín. Con base en estos datos y las recomendaciones de Håkanson (1981) y Cole (1983) se construyó una curva hipsográfica absoluta y con ella se estableció la forma del embalse y las profundidades mediana, del primero y del tercer cuartil. Las medidas morfométricas superficia-

les se obtuvieron sobre un mapa de escala 1:5000. Los factores de Inclinación ( $S$ ) y Forma ( $Dv^{-1}$ ) se calcularon con las fórmulas de Barbanti (1985).

Para establecer las unidades por encima o por debajo del valor medio estimado para un parámetro morfométrico dado se utilizó la fórmula:

$(x_i - m)/m$ , donde  $x_i$  es el valor del parámetro, y  $m$  corresponde al valor de la media aritmética muestral.

La dispersión de los datos respecto del valor medio se estimó con el coeficiente de variación relativa de Pearson (CV, en porcentaje).

Con base en la dirección del viento estimada con una veleta de tela, una brújula y una rosa de los vientos, se calculó el valor del fetch efectivo ( $L_f$ ), utilizando el método propuesto por el **Standard Beach Erosion Board** (1972 en Håkanson 1981). En cada jornada de muestreo se tomaron siete medidas de dirección del viento, obteniéndose para cada una un valor de  $L_f$ . El valor medio constituyó el Fetch efectivo definitivo, considerado una medida más representativa del mismo, debido al comportamiento errático del viento en la estación de muestreo.

La transparencia ( $D_{50}$ ) se estimó con un disco de Secchi de 0,20 m de diámetro y bandas negras y blancas alternadas y la profundidad de la zona fótica ( $D_{50}$ ) se calculó multiplicando la transparencia por 2,75. El coeficiente de atenuación lumínica ( $k$ ), se estimó a través de la fórmula de Weinberg (1976):

$$k = 2.6/(D_{50} + 2.5) - 0.048$$

## Resultados

La Tabla 1 presenta los valores de los principales parámetros morfométricos y elementos de forma evaluados para el embalse La Fe. De acuerdo con ellos, la represa es un cuerpo de agua pequeño; con transparencia alta, ligeramente dendrítico; alotrófico; con vaso en forma de V; fetch reducido, tendencia a la estabilidad térmica y a la anoxia de fondo; zona litoral desarrollada, exportador de calor, acumulador de nutrientes y oligomesotrófico.

## Discusión

A pesar de que según Håkanson (1981) la represa La Fe es un cuerpo de agua pequeño ( $A < 2,0 \text{ km}^2$ ), para Cole (1983) no tiene mucho sentido hablar del tamaño de un cuerpo de agua en función de su área solamente; sería necesario considerar además otras dimensiones como el volumen, pues no siempre los lagos de mayor área son los

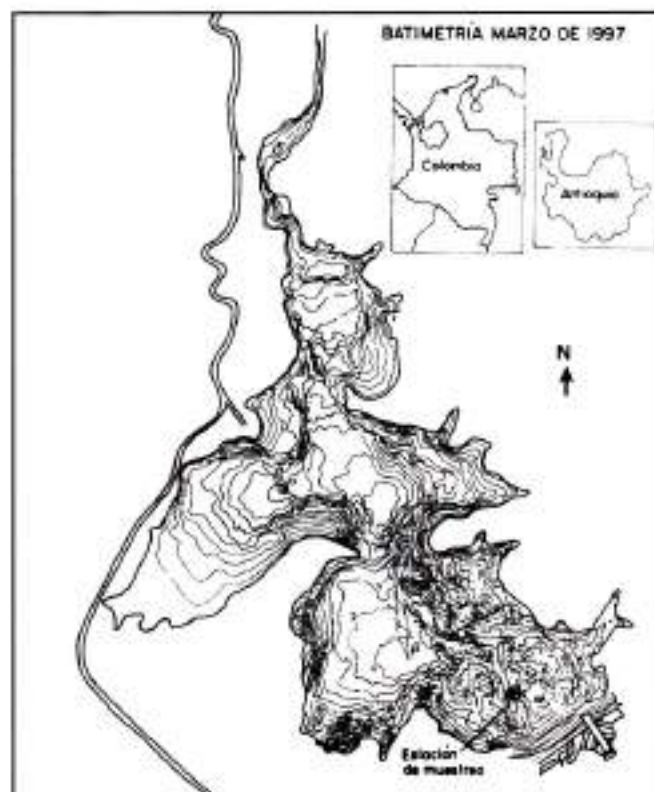


Figura 1. Mapa Batimétrico de la Represa de La Fe, señalando la estación de muestreo.

**Tabla 1.** Valores de los parámetros morfométricos estimados para la represa La Fe

Parámetro	Valor
Longitud máxima ( $L_{max}$ ), km	0.65
Ancho máximo ( $B_{max}$ ), km	0.41
Ancho medio ( $B_m$ ), km	2.21
Elipsoidad ( $E$ ), adimensional	0.29
Profundidad máxima ( $D_{max}$ ), m	28.00
Profundidad media ( $D_m$ ), m	9.79
Profundidad mediana ( $D_{50}$ ), m	9.30
Profundidad del primer cuartil ( $D_{25}$ ), m	16.8
Profundidad del tercer cuartil ( $D_{75}$ ), m	5.00
Profundidad relativa ( $Dr$ ), %	2.07
Dirección del eje mayor	SSO-NNE
Perímetro ( $L_0$ ), km	9.54
Área total ( $A$ ), km <sup>2</sup>	1.43
Volumen ( $V$ ), km <sup>3</sup>	0.014
Índice de desarrollo del perímetro ( $F$ ), adimensional	2.25
Índice de desarrollo de volumen ( $Dv$ ), adimensional	1.05
Forma del embalse	SCxmi
$D_m/D_{max}$	0.35
$L_{max}/B_{max}$	1.41
% de la pendiente media (%MS)	4.15
Factor de pendiente ( $S$ ), %	1.00
Factor de forma ( $Dv^{-1}$ ), adimensional	0.95
Feich efectivo ( $L_e$ ), km	$5.9 \times 10^3$

más profundos ni los de mayor volumen. Por ejemplo, el Lago Chad en África Ecuatorial cubre 16.500 km<sup>2</sup> pero su profundidad media es de sólo 1,5 m y su volumen aproximadamente de 25 km<sup>3</sup>. El Lago Baikal tiene un área de 31.500 km<sup>2</sup>, 2,64 veces menor que la del Lago Superior (83.300 km<sup>2</sup>); a pesar de ello, el volumen del Lago Baikal (23.000 km<sup>3</sup>) es 2,09 veces mayor que el del Superior (11.000 km<sup>3</sup>) ¿Cuál lago es entonces mayor?

El valor de  $F$ , 2,25 veces mayor que el de referencia para una cubeta circular perfecta con  $F = 1,0$ , indica que el lago tiene forma ligeramente dendrítica. Consecuentemente, el grado de elipsoidad ( $E = 0,29$ ) se aleja de una forma circular, cuyo valor sería de cero. Según **Håkanson** (1981), valores de  $F$  mayores que 10 son raros y corresponderían a archipiélagos.

Cuando  $F$  presenta valores mayores que 3,5, el cuerpo de agua es clasificado como dendrítico. Al comparar el valor hallado de  $F$  con el de otros embalses (Tabla 2), se observa que se halla 0,56 unidades por debajo del valor medio lo que corrobora que se trata de un cuerpo de agua medianamente dendrítico en el cual, por los mayores pun-

tos de contacto con el área circundante, la alotrofia debe ser considerable pero contrarrestada por el cinturón de macrófitas presente, como se analizará más adelante.

Para **Wetzel** (1981), la mayoría de los lagos se desvían mucho de la forma circular presentando formas subcirculares y elípticas, con valores de  $F$  aproximadamente de 2, como es el caso del embalse La Fe (Tabla 1). Cuando la forma es más alargada aumenta notablemente el valor de  $F$ .

La razón  $D_m/D_{max}$  da un valor comparativo de la forma de la cubeta en términos de desarrollo volumétrico. Para la mayor parte de los lagos, este cociente es mayor que 0,33, valor que se obtendría en una depresión cónica. **Wetzel** (1981) reporta para más de 100 lagos un valor medio de 0,467 para esta razón, muy cercano al correspondiente a un senoide elíptico ( $D_m/D_{max} = 0,464$ ). El valor en la represa La Fe para dicha razón es de 0,35, es decir, similar al de una depresión cónica perfecta o un cono elíptico recto. A pesar de que investigaciones realizadas en un gran número de lagos (**Hayes** 1957, **Gorham** 1958, **Neumann** 1959, **Koshinsky** 1970) concluyen que la mayoría de los lagos tienen una cubeta en forma de U en su sección cruzada, La Fe se aleja profundamente de esta tendencia. El valor de la profundidad media, ligeramente mayor que el de la profundidad mediana, resalta la regularidad de la forma en  $V$  del vaso del embalse. Esta forma se corrobora comparándola con las curvas batigrá-

**Tabla 2.** Valores de profundidad relativa ( $Dr$ ), y de los índices de Desarrollo de Volumen ( $Dv$ ) y Desarrollo de Perímetro ( $F$ ) en diferentes cuerpos de agua brasileros (Fuente: **Sperling** 1994)

Sistema	$Dv$	$Dr$	$F$
Três Marias	0.96	0.15	—
Formoso	1.00	0.20	—
Bocaina	0.80	0.30	—
Nova Ponte	—	0.50	5.30
Ibirite	—	—	—
Emborcação	0.86	0.60	—
Petú	—	—	6.60
Salinas	—	0.60	—
Machado Mineiro	—	0.60	—
Pampulha	0.94	0.90	3.70
Vargem das Flores	1.10	0.90	6.60
Serra Azul	1.00	1.00	5.70
Samambaia	—	1.10	—
Bananal	—	1.10	—
Soledade	—	1.40	6.00
Carafas	—	1.70	—
Calhauzinho	—	1.80	—
Mosquito	—	2.20	—
La Fe	1.05	2.07	2.25



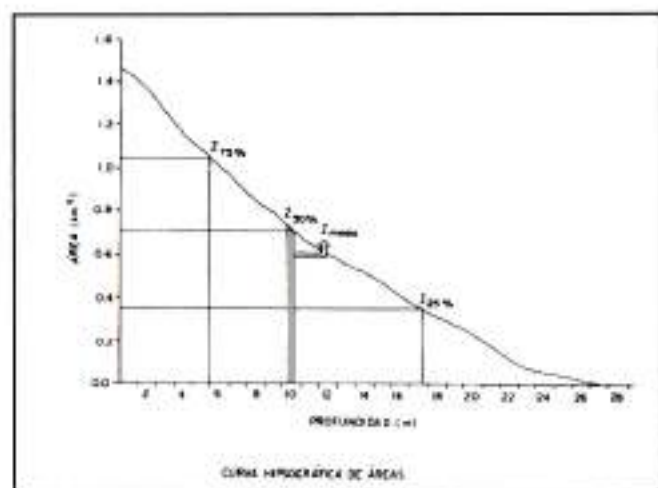


Figura 2. Curva Hipsográfica absoluta para el embalse La Fe.

ficas de vasos de lagos regulares citadas en **Khomskis & Filatova (1972)**. Los valores similares entre  $D_{50}$  y  $D_{75}$  implican además que el volumen de agua se reparte equitativamente en la columna de agua. El valor hallado para  $D_{50}$  (1.05) es ligeramente mayor que el valor de referencia (1.0) por lo que puede concluirse que la cubeta lacustre de la represa La Fe presenta realmente forma de V, ligeramente convexa (SCx), en la cual se ubican la mayoría de los lagos, y denominada micro por presentar varios puntos leves de inflexión (Fig. 2). En este tipo de forma la región litoral cobra importancia, pues ocupará una extensión considerable del ecosistema acuático. En concordancia con lo predicho, el embalse La Fe está rodeado por un denso cinturón de la macrófita *Egeria densa*, la cual se ha intentado infructuosamente erradicar de varias maneras (**Salazar & Díez de Arango 1987**).

El efecto de los aportes de materiales alóctonos disueltos y particulados deducidos a partir del valor de F se atenúa por la alta asimilación de nutrientes en la zona litoral debido a su acción filtrante del material disuelto, lo que disminuye la eutrofia potencial (**Sperling 1994**). Además, las macrófitas presentes actúan también como una barrera para el material alóctono particulado, disminuyendo la colmatación del embalse e incrementando su vida útil.

*E. densa* es una macrófita enraizada sumergida. Teóricamente, las plantas de este grupo pueden crecer hasta 11 m de profundidad, dependiendo de la disponibilidad de luz y la mayoría tienen sus órganos reproductivos flotando en la superficie. Al igual que las demás macrófitas presenta gran capacidad de adaptación y amplitud ecológica,

pudiendo llegar a colonizar diferentes tipos de ambientes y a soportar largos periodos de sequía. Esta última condición hace que fracasen los intentos de combatir esta macrófita disminuyendo el nivel del embalse.

En las especies sumergidas de hojas flotantes y emergentes comúnmente se observan cambios estacionales de dominancia y de composición, pero también aparece una clara tendencia a la formación de extensas poblaciones monoespecíficas en las que se alcanza un crecimiento óptimo si existe mucha luz y temperatura y niveles adecuados de agua (**Wetzel 1981**). Este es el caso de *E. densa* en el embalse La Fe.

Las regiones litorales con amplio desarrollo de macrófitas influyen en el metabolismo del ecosistema de varias maneras (**Esteves 1998**):

- Reduciendo la turbulencia, produciendo el denominado efecto de filtro que sedimenta gran parte del material alóctono;
- Las del tipo enraizado producen el llamado efecto de «bombeamiento», que incide notablemente en la circulación de nutrientes debido a la absorción de los mismos desde las partes profundas del sedimento, donde no están disponibles para otras plantas. Posteriormente, éstos serán liberados para la columna de agua por excreción o al descomponerse la biomasa.

Esto hace que no exista una relación directa entre los valores de biomasa de macrófitas y el estado trófico, pues estos macrófitos enraizados tienen en el sedimento una fuente casi inagotable de nutrientes, lo que facilita su crecimiento sin depender de la concentración de los mismos en el agua (**Esteves 1998**).

La productividad de las macrófitas del tipo *E. densa* en sistemas con alta penetración de luz (como La Fe) es considerable, ya que además de la disponibilidad lumínica, pueden suplir sus necesidades nutricionales a partir del sedimento, que aún en lagos oligotróficos posee mayor concentración de los mismos que la columna de agua. Teóricamente, cuanto más eutroficado el ecosistema, menores serán los valores de biomasa de las macrófitas acuáticas. Esto ocurre porque en estas condiciones se favorece mayormente el crecimiento de densas poblaciones algales que reducirían la penetración de luz y podrían impedir el crecimiento de las macrófitas enraizadas en el sedimento (**Esteves 1998**). En la represa La Fe los «blooms» de *B. braunii* registrados durante todo el periodo de muestreo no cumplen esta función, pues no disminuyen la penetración de luz, como será explicado posteriormente.

La profundidad relativa ( $D_r$ ) de un sistema lacustre está relacionada con las condiciones de estabilidad y estratificación del cuerpo de agua, con la transparencia y con el nivel de productividad. En general, los lagos con área superficial grande y poca profundidad presentan valores de  $D_r$  menores del 1% mientras que lagos y embalses pequeños y profundos tienen valores altos de  $D_r$ . El valor encontrado para este parámetro en la represa La Fe fue de 2,07% (Tabla 1), el cual no corrobora lo predicho por Villamizar (1984) en cuanto a que este embalse sería desestratificado. En la Tabla 2 se presentan valores de  $D_r$  de algunos embalses. Con base en ellos, se calculó que el sistema acuático se localiza 1,06 unidades por encima de la media, siendo por tanto uno de los mayores valores registrados en esta Tabla.

En teoría, los sistemas acuáticos con  $D_r$  alto están menos expuestos a las influencias del viento y presentarán valores altos de profundidad Secchi (Sperling 1994), lo cual concuerda con lo hallado ya que la transparencia (media = 4,25 m, CV = 18,4%) y la profundidad de la zona fótica (11,42 m, CV = 19,2%) mostraron valores medios altos y poco variables. El valor registrado para la zona iluminada corresponde al 41% de la profundidad total. Ésta es también la zona de producción de oxígeno, por lo que se espera que la productividad del sistema sea alta, siempre y cuando, además del clima lumínico apropiado, exista una oferta alta de nutrientes. Dicha oferta está garantizada por los aportes de los afluentes a la represa, el bombeo del río Pantanillo y la descomposición periódica de *E. densa*.

Como ya se mencionó en la descripción del área, las aguas del río Pantanillo aunque previamente tratadas, aportan al embalse altas concentraciones de diferentes formas de nitrógeno y fósforo solubles que no son retenidas por el tratamiento secundario efectuado en la planta del Retiro.

La descomposición de la biomasa proveniente de la muerte de *E. densa* permite la liberación de la mayor parte de los nutrientes retenidos y ejerce un alto consumo de oxígeno. En ecosistemas lacustres tropicales este proceso es continuo y ocurre durante casi todo el año pues las condiciones climáticas, especialmente la temperatura, son favorables y el nacimiento, crecimiento y muerte de individuos ocurre en un proceso continuo durante todo el año (Esteves 1998, Wetzel 1981). Los detritus particulados originados almacenan grandes cantidades de nutrientes orgánicos e inorgánicos que son liberados al medio a través de procesos de solubilización y descomposición por bacterias y otros organismos detritívoros (Wetzel et al. 1972).

La relativa constancia en el valor de la profundidad Secchi (CV= 118,4%), a pesar de que durante todo el tiempo de muestreo se presentó un bloom del alga verde *Botryococcus braunii*, demuestra: 1) que partículas grandes no inciden en la turbidez ni en la profundidad Secchi, como sería de esperar, y 2) que en el presente caso la absorción de la luz y no la dispersión por las partículas algales, representaría la mayoría de la atenuación lumínica.

Según Edmonson (1980) al comparar dos poblaciones fitoplanctónicas en dos lagos diferentes, con igual contenido de clorofila, suspendidas bajo 1 m<sup>2</sup> de agua, esféricas, pero una con un radio de 0,5 mm, y la otra con un radio de 5 mm, ambas absorberán luz de manera diferente, ya que se requerirán 1.000 células pequeñas (de 0,5 mm) para igualar el volumen de una sola de las células mayores. Por ser la transparencia sensible al número de partículas que absorben y dispersan la luz, la primera población produciría una disminución más notable en la profundidad Secchi. En el Lago Washington, cuando la clorofila era alta, Edmonson (1980) encontró altos valores de transparencia. Esto ocurría porque el fitoplancton era dominado por colonias grandes, con altos contenidos de clorofila, pero poca dispersión de la luz (que sería lo que harían muchas células pequeñas). Lo narrado describe lo ocurrido en la represa La Fe.

El valor de  $D_r$  hallado en la represa La Fe permite predecir también que el sistema tiene tendencia a presentar estratificación y estabilidad fuertes, es decir, alta resistencia a la acción del viento. Ésta se presentó en todos los perfiles térmicos realizados en esta investigación y serán discutidos en una publicación posterior.

La salida periódica de agua hacia la planta de tratamiento de La Ayurá a través de las dos primeras compuertas de la torre de captación y el hecho de que durante el tiempo de muestreo el embalse no haya rebosado, lo convierten en un exportador de calor y un acumulador de nutrientes. Este fenómeno incide en el patrón de estratificación del lago, pues el metalimnión asciende hacia la superficie presentándose una zona de mezcla de poco espesor. La estratificación desarrollada permitirá entonces el acumulo de nutrientes en el fondo del embalse y acrecentará la anoxia por la demanda de oxígeno para descomponer los detritos y otros materiales sedimentados. Lo anterior fue lo evidenciado en los perfiles térmicos efectuados.

Con referencia al estado trófico del embalse, el coeficiente de atenuación lumínica (0,39 m<sup>-1</sup>), presentó un valor correspondiente al de un lago oligomesotrófico, muy alejado del valor citado por Howard-Williams & Vincent (1984) para un lago turbio ( $k = 6,70$  a  $10,0$  m<sup>-1</sup>).

La profundidad crítica del lago se sitúa aproximadamente a los 5,0 m y coincide con la profundidad del tercer cuartil. Ella conforma según **Barbanti** (1985), el área dominada por la erosión y el transporte, la cual constituye una pequeña porción del embalse (25,06%). El área de acumulación ocupa un alto porcentaje (74,9%), como es evidenciado por el valor del factor de forma ( $Dv^{-1} = 0,95$ , Tabla 1) y por la forma regular de la curva hipsográfica. Dado que el factor de inclinación ( $S = 1,00$ , Tabla 1) y el porcentaje de la pendiente media del lago (%MS = 4,15%, Tabla 1) son menores del 5%, se espera que los depósitos finos erodados por el movimiento del agua en las orillas, ruedan rápidamente hacia el área de acumulación (**Barbanti** 1985).

La morfología del lago es una fuente importante en la determinación de la dinámica de la mezcla, pues la morfometría y la situación del sitio de muestreo facilitan o dificultan la acción del viento y, consecuentemente, su pista y distancia de acción, es decir, del fetch. Este parámetro, según **Håkanson** (1981), proporciona una medida más representativa de cómo el viento gobierna la longitud y altura de las olas, ya que varias direcciones del viento son tomadas en cuenta. Para **Hutchinson** (1957) el fetch del viento es el que proporciona la energía para el transporte turbulento. En la represa La Fe el valor de  $L_f$  fue de  $5,9 \times 10^3$  km, un valor bastante bajo cuando comparado con el de por ejemplo el lago Vänern que es de 33 km. Nótese en la Fig. 1 que la estación de muestreo se sitúa en un área donde la influencia del viento, ya de por sí pequeña, y aunque su dirección haya sido la mayoría de las veces en el sentido del eje longitudinal, queda confinada a la misma. Esto, aunado a su valor pequeño y a su poca variación (CV = 19,7 %), permite concluir que su acción en la generación de turbulencia es despreciable. Esto permitiría la formación de estratificaciones estables en el sitio de muestreo, lo cual concuerda con lo ya mencionado para la profundidad relativa ( $D_r$ ).

A nivel general se concluye que muchas de las derivaciones teóricas planteadas se cumplen en el embalse La Fe. Sin embargo, ya que a partir de las predicciones fundamentadas en los estudios morfométricos se pueden plantear nuevos problemas, generar nuevas hipótesis y corroborar otras antiguas, se enuncian a continuación algunas preguntas que se constituyen en problemas a ser resueltos en futuros trabajos.

1) Si el embalse La Fe es realmente estratificado, ¿cuánto tiempo dura la estabilidad térmica? 2) ¿Es realmente conveniente retirar la macrofita acuática *E. densa* del embalse? 3) ¿Cómo es la productividad del embalse? 4) ¿Cómo influye en el estado trófico del embalse la entrada por bombeo del agua previamente tratada de los ríos

Pantanillo y Buey? 5) ¿Qué relación tiene la anterior condición con la ocurrencia periódica de blooms de distintas poblaciones algales? 6) ¿Cuál es el factor limitante en la represa? 7) ¿Cuál es el aporte de la zona litoral a la productividad del embalse? 8) ¿Cuál es la tasa de sedimentación en el embalse y qué proporción de dicho proceso es retenido por la macrofita? 9) ¿Cuál es el aporte de nutrientes al embalse por la descomposición de la macrofita? 10) ¿Cuál es la DBO ejercida por este proceso? 11) ¿Cuál es la tasa de descomposición de la macrofita?

### Agradecimientos

Los autores agradecen a las Empresas Públicas de Medellín por facilitar el ingreso a la represa, el uso de sus instalaciones, equipos y material cartográfico necesario; el apoyo logístico del Departamento de Biología de la Universidad de Antioquia al permitir el uso de los equipos del laboratorio de Limnología Alexander Von Humboldt; a Ana Lucía Estrada, Álvaro Wills, Omayra Sierra, Alexandra Arango y Doralba Hernández por su interesada ayuda.

### Bibliografía

- Abuchaibe, H., J. Agudelo & C. Sañudo.** 1988. Descripción general de las instalaciones del acueducto metropolitano, Revista Empresas Públicas de Medellín 10: 35-97.
- Barbanti, L.** 1985. Some problems and new prospects on Physical Limnology. *Limnology: a review*. Memorias Istituto Italiano de Idrobiologia 43: 1-32.
- Beach erosion board.** 1972. Waves in inland reservoirs. Technical Memoir 132, Beach Erosion Corps of Engineers, Washington, D.C. pp. 27-30 en: Håkanson, L. 1981. *A manual on lake morphometry*. Springer Verlag, Berlin.
- Cole, G. A.** 1983. *Textbook of Limnology*. 3<sup>rd</sup> ed. The Mosby Co., Saint Louis.
- Córdoba, G. J. & A. Villegas.** 1966. Estudio preliminar y manejo de la cuenca de captación del embalse La Fe. Revista Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá.
- Donato, J. C.** 1991. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión. Cuadernos Divulgativos 4: 1-8.
- Edmonson, W. T.** 1980. Secchi disk and chlorophyll. *Limnology and Oceanography* 25: 378-379.
- Esteves, F.** 1998. *Fundamentos de Limnología*. 2<sup>a</sup> ed. Editora Interciencia. Pinep, Río de Janeiro.
- Gorham, E.** 1958. The physical limnology of Northern Britain: an epitome of the bathymetrical survey of the Scottish freshwater lochs, 1987-1909. *Limnology and Oceanography* 3: 40-50.
- Hayes, F. R.** 1957. On the variation in bottom fauna and fish yield in relation to trophic level and lake dimensions. *Journal of Fisheries Research Board Canada* 14: 1-32.

- Howard-williams, C. & W. I. Vincent.** 1984. Optical properties of New Zealand Lakes. I. Attenuation, scattering, and a comparison between downwelling and scalar irradiances. *Archiv für Hydrobiologie* 99: 318-330.
- Hutchinson, G. E.** 1957. *A treatise on Limnology. I. Geography, physics and chemistry.* Wiley, Nueva York.
- Khomkis, W.R & T. N. Filatova.** 1972. Principles of typology of stratified lakes in relation to vertical exchange. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie* 18: 528 - 536.
- Koshinky, G. D.** 1970. The morphometry of shield lakes in Saskatchewan. *Limnology and Oceanography* 15: 695-701.
- Neumann, J.** 1959. Maximum depth and average depth of lakes. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 16: 923-927.
- Salazar, A. & R. Díez de Arango.** 1987. Control de plantas acuáticas en el embalse La Fe. *Revista Ainsa (Medellín)* 2: 7-31.
- Sperling, E.** 1994. Morphometric features of some lakes and reservoirs in the State of Minas Gerais. pp. 71-76 en: Pinto-Coelho, R., A. Gian & E. Sperling (eds.). *Ecology and human impacts on lakes and reservoirs in Minas Gerais with special reference to future developments and management strategies.* Segrac, Belo Horizonte.
- Villamizar, D.** 1984. Algunas consideraciones sobre los riesgos de proliferación de plantas acuáticas en embalses. *Revista Ainsa (Medellín)* 2: 23-29.
- Weinberg, E.** 1976. Submarine daylight and ecology. *Marine Biology* 37: 291-304
- Wetzel, R. G.** 1981. *Limnología.* Edic. Omega S.A, Barcelona.
- Wetzel, R. G.; P. H. Rich; M. C. Miller & H. L. Allen.** 1972. Metabolism of dissolved and particulate detrital carbon in temperate hard-water. *Memorias Istituto Italiano de Idrobiologia* 29: 185-243.

# COMPARACIÓN DE LOS FLUJOS DE NITRÓGENO Y FÓSFORO INORGÁNICOS DISUELTOS EN LA CIÉNAGA GRANDE DE SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO, OBTENIDOS A PARTIR DE CÁMARAS DE INCUBACIÓN *IN SITU* E INCUBACIÓN DE NÚCLEOS DE SEDIMENTO EN LABORATORIO

por

Gabriel R. Navas S.<sup>1</sup>, Sven Zea<sup>2</sup> y Néstor Hernando Campos<sup>3</sup>

## Resumen

**Navas S., Gabriel, Sven Zea & Néstor H. Campos:** Comparación de los flujos de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano, obtenidos a partir de cámaras de incubación *in situ* e incubación de núcleos de sedimento en laboratorio. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(101): 519-531. ISSN 0370-3908.

En este trabajo se comparan los resultados de dos métodos de bajo costo para determinar los flujos nitrógeno y fósforo en forma iónica en la interfase agua - sedimento blando en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Se emplearon cámaras transparentes ubicadas *in situ* y núcleos de sedimento incubados en el laboratorio. En el interior de las cámaras se presentó una disminución rápida de la concentración de oxígeno disuelto por lo que la incubación no pudo extenderse más allá de seis horas, tiempo durante el cual no se detectaron variaciones importantes en las especies químicas consideradas. Además, las cámaras fueron difíciles de manipular. Los núcleos de sedimento incubados en el laboratorio por 24 horas no presentaron disminuciones acusadas de oxígeno disuelto y los cambios de concentración iónica fueron en general suficientes para obtener una cuantificación de los flujos.

**Palabras clave:** Nitrógeno, Fósforo, Flujos, Sedimento, Ciénaga, Caribe, Colombia.

1. Investigador Adjunto. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR). Apartado Aéreo 1016, Santa Marta, Colombia.
2. Profesor Asociado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. INVEMAR. Apartado Aéreo 1016, Santa Marta, Colombia.
3. Profesor Asociado. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. INVEMAR. Apartado Aéreo 1016, Santa Marta, Colombia.

### Abstract

This research focused on the comparison of low cost methodologies to determine ionic nitrogen and phosphorous fluxes across the soft sediment-water interface in Ciénaga Grande de Santa Marta. *In situ* transparent incubation chambers and sediment cores for laboratory incubation were employed. It was found that inside the incubation chambers a depletion of dissolved oxygen occurred thus the incubation can not be extended for more than six hours, time insufficiently to detect important variations in concentration of the analyzed ions. Furthermore in addition, chambers were difficult to handle. Twenty-four hour sediment core incubation in the laboratory did not have the above-mentioned problems. Oxygen concentration could be kept constant, and ion concentration changes were generally large enough to allow quantitative estimations of the fluxes.

**Key words:** Nitrogen, Phosphorous, Flows, Sediment, Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribbean, Colombia.

### Introducción

Las lagunas costeras tropicales se caracterizan por mantener una producción biológica primaria superior a la de otras aguas marinas tropicales durante todo el año (Morell y Corredor, 1993). El primer eslabón en la producción de biomasa son los organismos productores primarios (fitoplancton), los cuales para su existencia y desarrollo necesitan primordialmente un espacio físico, radiación solar, agua, dióxido de carbono y macro y micronutrientes. Los elementos considerados como principales fuentes nutritivas (macro) son el nitrógeno y el fósforo, los cuales se encuentran en estos sistemas principalmente en forma iónica como nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y fosfato ( $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^{2-}$ , dependiendo del pH) (Santschi *et al.*, 1990; DeAngelis *et al.*, 1989). Estos compuestos se incorporan generalmente en una relación por átomo de 106C:16N:1P, la cual es la relación generalizada de los constituyentes químicos de la materia (DeAngelis *et al.*, 1989).

Para aproximarse al entendimiento de la producción biológica en las lagunas costeras tropicales una de las estrategias más utilizadas ha sido el modelar los procesos que controlan el intercambio de nutrientes, particularmente del nitrógeno y fósforo, entre los diferentes compartimentos del ecosistema. Uno de los intercambios más importante es el que se presenta entre el sedimento y agua. Varios estudios (Simon, 1988; Teague *et al.*, 1988; Arenas y De la Lanza, 1990; Dollar *et al.*, 1991; DeAngelis *et al.*, 1989; Raaphorst *et al.*, 1992; Farías *et al.*, 1995) realizados en lagunas costeras tropicales han demostrado que el sedimento aporta generalmente una fracción significativa de los requerimientos diarios de nitrógeno y fósforo del fitoplancton en la columna de agua.

Para la medición de los flujos de los nutrientes inorgánicos disueltos al o desde el fondo se utilizan va-

rias metodologías, siendo las más usuales los perfiles de concentración al interior del sedimento (Reeburgh, 1967; Krom y Berner, 1980; Raaphorst *et al.*, 1992; Morell y Corredor, 1993; Farías *et al.*, 1995; Farías *et al.*, 1996), la incubación en cámaras *in situ* (Boynton *et al.*, 1980; Hopkinson, 1987; Teague *et al.*, 1988; Dollar *et al.*, 1991; Raaphorst *et al.*, 1992; Farías *et al.*, 1995), y la incubación en el laboratorio de núcleos de sedimento (Hopkinson, 1987; Corredor y Morell, 1989; Raaphorst *et al.*, 1990, 1992; Farías *et al.*, 1995, 1996; Jensen. *et al.*, 1995). Con los perfiles de concentración se busca determinar la concentración de la sustancia en el gradiente vertical de la columna de sedimento con el fin de calcular la cantidad que fluye por difusión debido a la diferencia de concentraciones entre el sedimento y la columna del agua utilizando la ley de Fick. Las cámaras de incubación y los núcleos de sedimento se emplean para determinar los flujos a partir del cambio de la concentración del ión en el agua sobrenadante, en el caso de las cámaras, *in situ*, y en el caso de los núcleos, en el laboratorio.

En este trabajo se comparan los resultados obtenidos en la determinación de los flujos de nitrógeno y fósforo en forma iónica en la interfase agua - sedimento blando en la Ciénaga Grande de Santa Marta, CGSM, mediante incubaciones *in situ* con cámaras, y en el laboratorio con núcleos de sedimento. Para ambos casos se empleó una metodología de bajo costo adaptada a los equipos e infraestructura disponibles. Los resultados de la evaluación de flujos a lo largo del ciclo climático y entre estaciones se presentan aparte (Navas, 1998).

### Área de estudio

La CGSM se encuentra ubicada en la costa Caribe de Colombia haciendo parte del delta exterior del río Magdalena, uno de los ecosistemas laguno-estuarinos más importantes de la cuenca del Caribe tanto a nivel

ecológico como económico (Giraldo *et al.*, 1995; Rueda y Mancera, 1995). El delta está conformado por un sistema de caños, lagunas y pantanos de manglar con un área aproximada de 1.819 km<sup>2</sup>, y por el espejo de agua de la CGSM de aproximadamente 450 km<sup>2</sup>, lo que la convierte en la laguna costera tropical más grande de Colombia (CETIH, 1978, Wiedemann, 1973) (Fig. 1). La región tiene clima semiárido (CETIH, 1978) con 4 épocas climáticas descritas por Kaufmann & Hevert (1973) así: sequía (diciembre-abril), lluviosa menor (mayo-junio), seca menor (julio-agosto), y lluviosa mayor (septiembre-noviembre). La temperatura media anual oscila entre 27 y 29°C y el régimen de precipitación anual es de 400 a 1.300 mm, mostrando un potencial de evapotranspiración anual de aproximadamente 1.800 mm. Los altos niveles de evapotranspiración y las bajas precipitaciones originan un déficit hídrico anual de 1.029 mm (IGAC, 1973; HIMAT, 1992). El área está influenciada por los vientos Alisios del Norte y Noreste que pueden alcanzar velocidades de 0,6 ms<sup>-1</sup>, los cuales alternan con períodos de calma; en la época de máximas lluvias soplan los vientos ecuatoriales del sur (Erffa, 1973; Simon, 1981) produciendo fuerte oleaje. La CGSM tiene una profundidad que oscila entre 1,5 y 2 m (Wiedemann, 1973). El nivel de marea oscila menos de 20 cm entre marea alta y marea baja (Wiedemann, 1973). La temperatura del agua varía a lo largo del año entre 25 y 33°C, y la salinidad fluctúa fuertemente entre 0 y 33‰ dependiendo principalmente

del sitio y de las condiciones meteorológicas estacionales (Simon, 1981).

La CGSM está separada del mar Caribe por una barrera arenosa denominada Isla de Salamanca, comunicándose a través de la boca de la Barra, un estrecho artificial de 200 a 300 m de ancho, y otras bocas efímeras que se presentan a lo largo de la Isla (IGAC, 1973). Por el sur y suroeste desembocan directamente varios ríos provenientes de la Sierra Nevada de Santa Marta (Aracataca, Sevilla, Frío y Fundación), y por el occidente le llegan aguas provenientes del río Magdalena, a través del complejo de ciénagas de Pajarales y varios caños artificiales (Kauffman y Hebert, 1973; CETIH, 1978; Botero, 1988; Hernández & Gocke, 1989-1990).

La laguna está rodeada por manglares, principalmente de las especies *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* (Hoppe *et al.*, 1983; Rueda y Mancera, 1995). Los sedimentos blandos cubren gran parte del fondo y están conformados en gran parte por arcillas y fangos arenosos, arcillosos y limosos (Moreno, 1990). En algunos sectores, sobre todo al norte, se halla tapizado por conchas y bancos de la ostra *Crassostrea rhizophorae* (Botero, 1988; Rueda & Mancera, 1995).

## Materiales y métodos

### Fase experimental

Se realizaron dos faenas de muestreo con el fin de comparar los resultados arrojados por los métodos para determinar los flujos de iones de nitrógeno y fósforo inorgánicos. En la primera faena (octubre - noviembre de 1995) se determinaron los flujos por medio de cámaras de incubación *in situ*, a partir de incubaciones en las estaciones frente a Islas del Rosario -IR- y frente a la desembocadura del río Sevilla -RS- (Fig. 1), tanto en período de máxima iluminación (9:00 - 15:00), como en la noche (21:00 - 3:00). En la segunda, de marzo a mayo de 1996, en IR y RS, se obtuvieron en tres días diferentes núcleos de sedimento que se incubaron por 24 h en laboratorio.

### Cámaras de incubación

Para la incubación se emplearon 3 cámaras de fondo abierto y una de fondo cerrado. Éstas se diseñaron teniendo en cuenta las empleadas por Boynton *et al.* (1980), Teague *et al.* (1988), Dollar *et al.* (1991) y Fariás *et al.* (1995). Se construyeron en acrílico transparente de 3 mm de grosor, 50 cm de largo y ancho y 20 cm de altura (Fig. 2A), medidas que permitan cubrir una superficie de 0,25 m<sup>2</sup> y encerrar un volumen aproximado de 25 l. La presencia de un tope externo

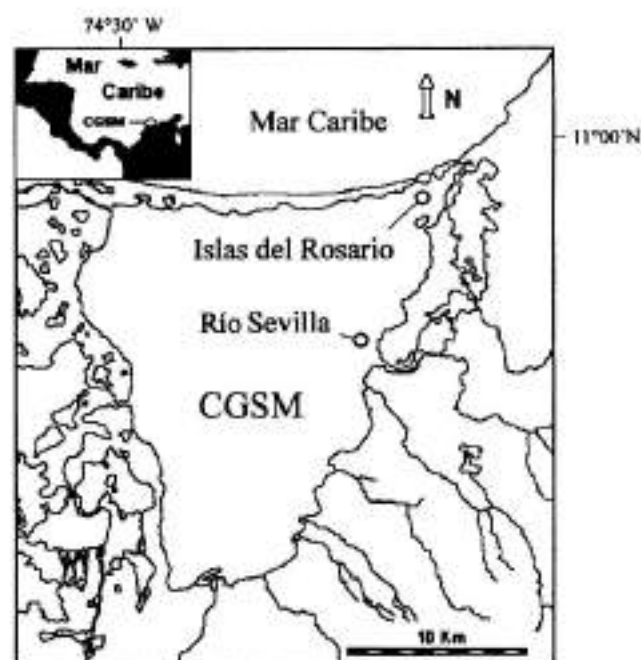


Figura 1

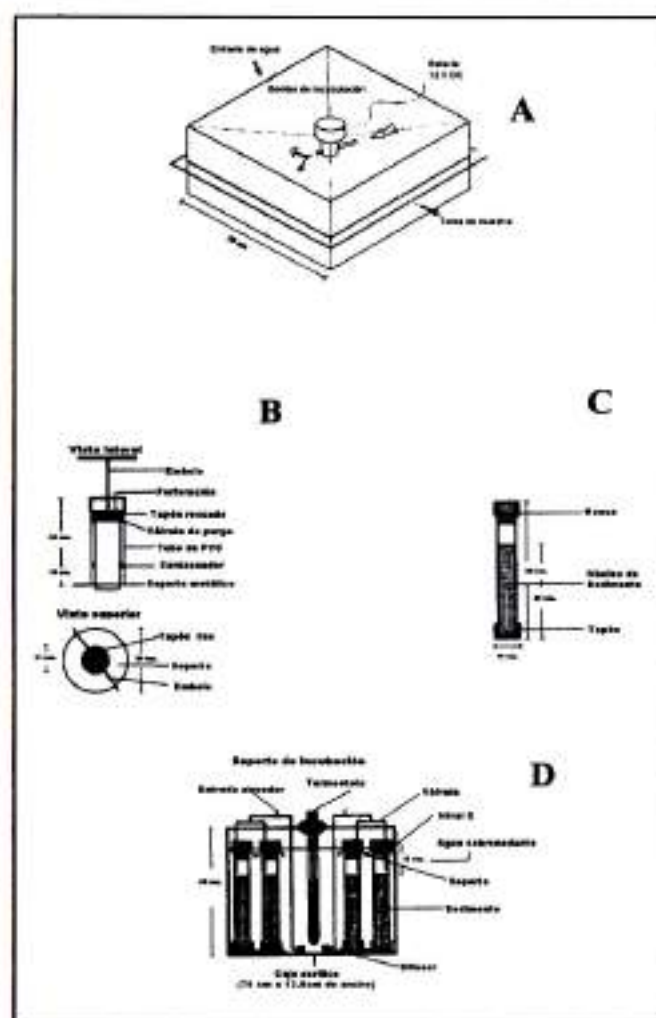


Figura 2

limitaba a 10 cm la entrada de las cámaras en el sedimento. Para evitar formación de gradientes en las especies químicas a cuantificar, se ubicó en el interior de cada cámara una bomba magnética sumergible cuya velocidad de giro se controló por un reóstato conectado a una batería de 12 v, ubicada en un bote anclado al lado de las cámaras. Las cámaras contaron con un pequeño orificio en la parte superior que aseguró que la muestra que se extraía desde el bote, por medio de una manguera y una bomba de vacío manual, fuera reemplazada por agua del medio y no por agua intersticial proveniente del sedimento. El agua reemplazada en cada determinación puntual de nutrientes (300 ml) fue de aproximadamente 1,2% del volumen total de la cámara.

Una vez colocadas sobre el sedimento las 3 cámaras de fondo abierto y la cámara de fondo cerrado, se dejaron reposar alrededor de 15 min, se encendieron las bombas,

y al cabo de 15 min más se inició la extracción de las muestras cada hora durante un total de 6 horas.

Cada muestra se recolectó en botellas plásticas previamente lavadas con HCl al 10% y agua desionizada; se determinó electrométicamente el oxígeno disuelto y la temperatura por medio de un oxímetro portátil WTW; luego se filtró con papel Whatman GF/C (0,45 mm de poro) previamente combustionado a 550 °C por 8 h, se guardó en neveras de poliestireno con hielo y se congeló a la llegada al laboratorio, analizándose a más tardar 15 días después.

### Incubación de núcleos de sedimento

La metodología para la colecta de núcleos de sedimento y su incubación en laboratorio se diseñó teniendo en cuenta los trabajos de Raaphorst & Brinkman (1984), Corredor & Morell (1989), Raaphorst *et al.* (1992), Sloth *et al.* (1995) y Farías *et al.* (1995). En las estaciones IR y RS se tomaron 4 núcleos de sedimento mediante un pistón de émbolo manual provisto de una válvula de purga (Fig. 2B). Éste fue construido de tal manera que enterrara en el sedimento (hasta 20 cm de profundidad) un corazonador de PVC de 35 cm de largo y 10 cm de diámetro interno. Estas medidas aseguraba el dejar el espacio suficiente para ajustar una columna de agua de 12 cm (Fig. 2C). Los corazonadores con sus núcleos de sedimento y agua sobrenadante fueron cerrados herméticamente por medio de un tapón roscado en la parte superior y con un tapón liso impregnado de vaselina en la inferior, se ubicaron en un soporte dentro de un recipiente de poliestireno, y se transportaron al laboratorio dentro de las siguientes 4 horas.

Adicionalmente se tomaron 5 l de agua de cada estación, la cual, una vez en el laboratorio, fue filtrada dos veces a través de filtros GF/C de 0,45 mm de poro para remover el plancton y el material particulado.

En el laboratorio los corazonadores con sus núcleos fueron envueltos en bolsas plásticas y colocados en un acuario de acrílico transparente rodeados de agua de grifo a una temperatura de 29  $\pm$  2 °C (valor promedio para la CGSM) controlada por medio de un termostato (Fig. 2D).

Después de un tiempo de reposo (15 min) el agua sobrenadante en cada núcleo fue cuidadosamente sifoneada y reemplazada con agua filtrada del lugar de origen. Ésta se mantuvo oxigenada por burbujeo continuo empleando aireadores magnéticos, lo cual al mismo tiempo evitó la estratificación en la concentración de las especies químicas a medir. La incubación se prolongó por un período de 24 h (excepto el muestreo 2, por 12 horas



solamente) en oscuridad (teniendo en cuenta que la cantidad de luz que llega al fondo de la ciénaga es usualmente baja). Durante la incubación, se tomó una muestra inicial y luego muestras a intervalos regulares de 6 h hasta 24 h, para un total de 40 muestras por experimento (8 núcleos, 5 muestras). Las muestras fueron filtradas con membranas GF/C previamente combustionadas a 550°C por 8 h y fueron procesadas inmediatamente para la determinación de la concentración de las especies químicas consideradas. Al inicio y final de las incubaciones se midió el contenido de oxígeno con un oxímetro WTW y la temperatura con termómetro de mercurio.

#### Análisis químicos

La concentración de los iones se determinó espectrofotométricamente por medio de la metodología estándar (Greenberg *et al.*, 1992) siguiendo las modificaciones propuestas por Gocke (1984) para lagunas costeras. El amonio se cuantificó por el método del azul de indofenol, utilizando como catalizador hipoclorito de sodio comercial, incubando por 12 horas y leyendo en celda de 1 cm a 630 nm. La concentración de nitrito se midió por el método de la sulfanilamida y el N[Naftil-(1)]-etilendiaminodihidratado leyendo la absorbancia 30 minutos más tarde, en celda de 5 cm a 540 nm. El ortofosfato se determinó por medio del método del ácido ascórbico, luego de 30 minutos de coloración, en celda de 5 cm a 880 nm; en esta determinación están incluidas no solamente los aniones ortofosfato, sino también cantidades desconocidas de otros compuestos orgánicos e inorgánicos con compuestos fosforados (Krom & Berner, 1980).

#### Análisis de gabinete

Para calcular las tasas de flujo de las especies químicas evaluadas hacia el agua sobrenadante (flujos positivos) o hacia el sedimento (flujos negativos), se graficó la cantidad de micromoles fluidas, al o desde el medio acuático, calculada a partir de los datos de cambio de concentración, en función del tiempo de incubación en horas. Al igual que en trabajos como el de Dollar *et al.* (1991), en algunas de las gráficas, los puntos claramente diferentes, o que cambiaban bruscamente la tendencia de los demás no fueron tenidos en cuenta al momento de calcular las tasas de flujo de los iones. En total, de 96 gráficas se excluyó un punto en 8 de ellas.

#### Cámaras de incubación

En las gráficas de la cantidad de los iones que fluyó al y desde el medio acuático, los puntos fueron ajustados por regresión a una línea recta y la pendiente de la misma

fue considerada como la tasa a la cual fluyen (Dollar *et al.*, 1991; Farías *et al.*, 1995). La tasa fue referida al volumen y área de la cámara y se expresó en  $\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ . Adicionalmente se graficó la concentración de oxígeno ( $\text{mg l}^{-1}$ ), en función del tiempo de incubación.

#### Incubación de núcleos de sedimento

Las tasas de flujo fueron determinadas a partir de la pendiente de la regresión obtenida al graficar la cantidad acumulada de sustancia que fluyó (mmol) en cada uno de los intervalos de tiempo, corregida al volumen de incubación que disminuía a medida que se obtenían muestras. Los valores fueron expresados en  $\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$  (Corredor & Morell 1989; Farías *et al.*, 1996).

#### Comparación entre métodos

Se realizó gráficamente comparando el comportamiento obtenido (para cada una de las especies químicas consideradas) de la cantidad de micromoles fluidas al o desde el medio acuático en función del tiempo de incubación, a partir de las réplicas de cada una de las cámaras y núcleos para cada incubación. Adicionalmente, los valores promedio y error estándar de los flujos obtenidos para los dos sitios por cada método fueron consignados en una tabla y comparados gráficamente. Finalmente, se realizó un breve análisis sobre las consideraciones logísticas inherentes a cada uno de los métodos empleados.

### Resultados

#### Cambios de concentración

##### Oxígeno

Se observó una disminución progresiva de la concentración de oxígeno a lo largo del tiempo en las cámaras abiertas al fondo en ambas estaciones (Fig. 3), siendo más acusada en RS que en IR. Al cabo de las seis horas únicamente en una de las cámaras el oxígeno fue superior a 2  $\text{mg l}^{-1}$ , mientras que para IR casi todas tenían concentraciones superiores a 2  $\text{mg l}^{-1}$ . En las cámaras cerradas al fondo la concentración de oxígeno tuvo un comportamiento más homogéneo y constante a lo largo del tiempo, tanto entre estaciones como entre períodos del día y muestreos.

En la incubación con núcleos de sedimento, la concentración de oxígeno siempre se mantuvo por encima de 3,5  $\text{mg l}^{-1}$ , debido a que éste era suministrado por medio de la aireación de los núcleos con las bombas magnéticas. Los valores máximos y mínimos en IR fueron 5,8 y 4,0  $\text{mg l}^{-1}$ , y para RS 5,5 y 3,5  $\text{mg l}^{-1}$ .

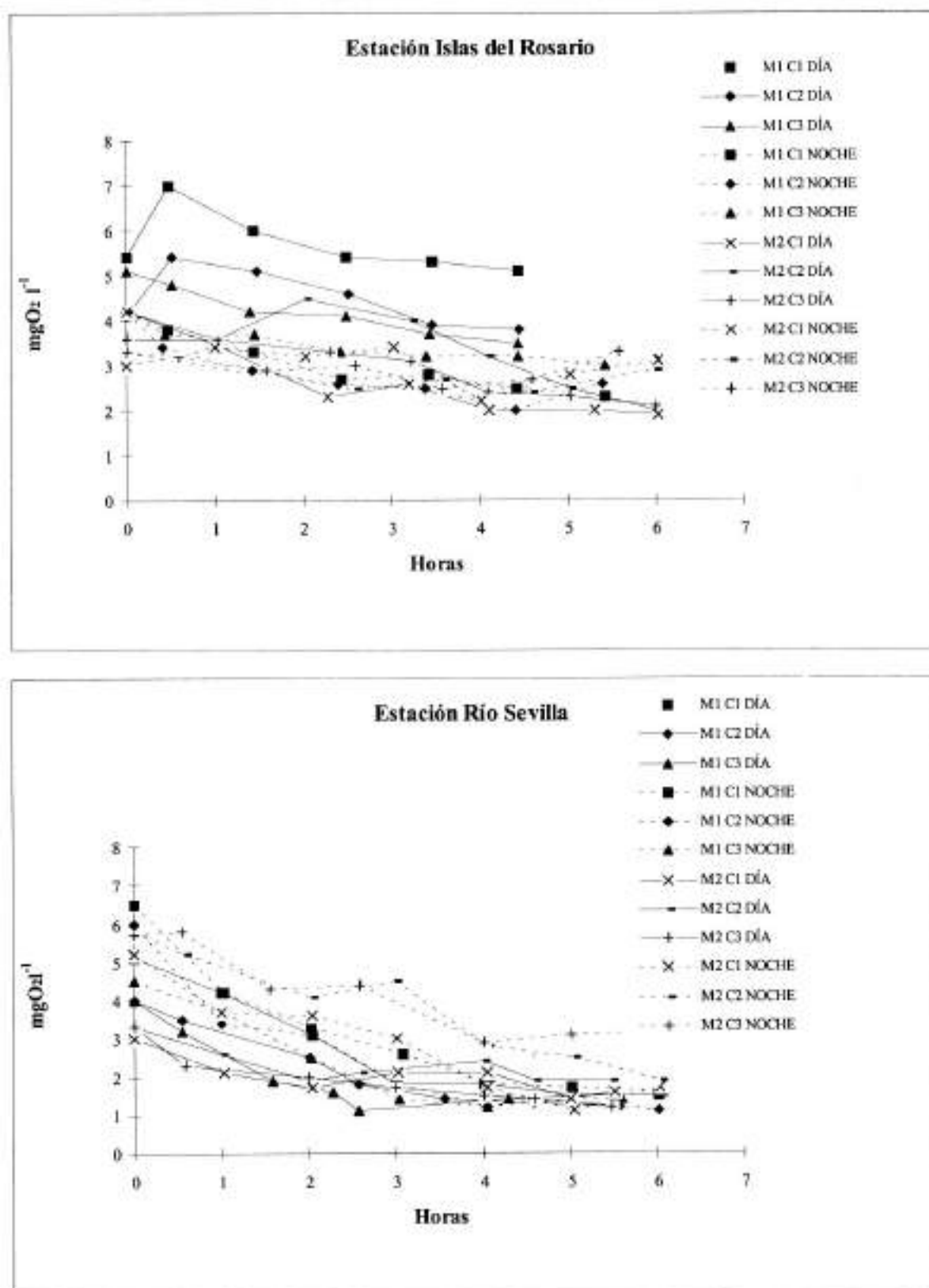


Figura 3

### Iones

En la figura 4 se muestran como ejemplos los comportamientos de los cambios de concentración del amonio y los ortofosfatos en función del tiempo de incubación en cámaras abiertas al fondo. En general, se encontró una elevada variación tanto entre cámaras, como entre concentraciones de los iones al interior de las cámaras a lo largo del tiempo. Las cámaras cerradas al fondo mostraron un comportamiento similar, variando en la mayoría de los casos entre los mismos límites. Ni el amonio ni el nitrito mostraron comportamientos de variación de concentración que hicieran suponer alguna tendencia de flujo en una u otra dirección a lo largo del tiempo. El comportamiento de los ortofosfatos fue similarmente variable, aunque en varios casos las concentraciones fueron indetectables.

Para los tres iones considerados, los flujos entre cámaras abiertas al fondo, cerradas al fondo y muestreos no presentaron diferencias entre los periodos del día. Sin embargo, para el ortofosfato se presentó en RS un aumento de la cantidad que fluyó al agua sobrenadante a lo largo del tiempo en casi todas las cámaras, especialmente a partir de la segunda hora de muestreo, y que fue más acusado en el muestreo 1 de noche.

Al igual que en el caso de las cámaras abiertas al fondo, los cambios de concentración de los iones en función del tiempo de incubación en núcleos de sedimento mostraron una elevada variación, tanto entre núcleos como al interior de cada núcleo (Fig. 5). Empero, en general los tres iones mostraron un comportamiento más homogéneo de cambio que en las cámaras abiertas y de fondo cerrado, lo que permitió vislumbrar en la mayoría de los casos para cada núcleo un comportamiento consistente de flujo neto en una u otra dirección. Además, los cambios de concentración dentro de las seis primeras horas fueron mayores para los núcleos de sedimento. En particular, para el amonio las concentraciones aumentaron casi siempre, aunque se pudo observar una menor intensidad de aumento luego de 12 horas. Para el nitrito sólo se detectaron ligeros aumentos a lo largo del tiempo en una de las estaciones. Para los ortofosfatos, en cambio, aunque el comportamiento general fue más homogéneo en los núcleos que en las cámaras, también hubo variación en la dirección del flujo durante la incubación al interior de los núcleos; empero, hubo casos claros de cambios de concentración consistentes con flujos netos en una u otra dirección.

### Flujos

Reflejando los resultados arriba presentados, las tasas de flujo calculadas presentaron en general amplia variación

entre réplicas, sin tener en cuenta si se obtuvieron a partir de cámaras abiertas al fondo, cerradas al fondo, o núcleos.

El valor promedio de las tasas de flujo mostró que las más intensas son las de amonio y las más bajas las de nitrito (Fig. 6). En todos los casos se detectaron tasas promedio positivas de amonio. Las incubaciones mediante núcleos permitieron inferir tasas mayores que con las cámaras; igualmente, los núcleos como las cámaras mostraron una mayor tasa promedio de flujo en RS que en IR. Las cámaras de fondo cerrado fueron las que mostraron la menor tasa promedio de flujo de amonio.

Las tasas de flujo calculadas por medio de las cámaras abiertas, cerradas y núcleos, mostraron comportamientos contradictorios en cuanto al flujo obtenido de nitrito. Las mayores tasas se obtuvieron en las cámaras abiertas, las cuales mostraron un flujo negativo en IR y positivo en RS; mientras que en núcleos y cámaras cerradas se presentó un flujo inverso, con magnitudes de tasa de flujo similares y menores que las detectadas con las cámaras abiertas. Para ortofosfatos tanto en las cámaras abiertas como en los núcleos (en menor medida), se detectó un flujo positivo del ión en RS. En IR los métodos mostraron resultados contradictorios, un flujo pequeño positivo en las cámaras abiertas y uno negativo y ligeramente más intenso en los núcleos. Las cámaras cerradas permitieron inferir un flujo negativo en IR, más intenso que los medidos con los otros dos métodos, y un flujo negativo de menor intensidad en RS.

### Aspectos logísticos

Durante los muestreos se encontró que la incubación de cámaras *in situ* presentó varios problemas. En tres de los muestreos se presentó turbulencia en el agua en cuestión de minutos, la cual fue lo suficientemente fuerte para soltar el bote, y provocar que las cámaras se aflojaran y en algunos casos se abrieran, haciendo necesario reanudar la incubación. La fuerte corriente de entrada o salida del agua por la Boca de la Barra ocasionó en varios muestreos el arrastre de sedimentos alrededor de las cámaras, llegando en algunos casos a levantarlas del lado que estaba en contra de la corriente. En las bombas magnéticas sumergibles se detectó que a medida que el tiempo de muestreo transcurría la batería se iba descargando, con lo cual la agitación cada vez se iba haciendo más débil. La evidencia más clara de esta variación se observó en uno de los muestreos, en el cual fue necesario reemplazar la batería por descarga, y al arrancar las bombas con la nueva batería, el agua salió turbia y el oxígeno bajó bruscamente, lo que evidenció una perturbación de los sedimentos. El elevado consumo de oxígeno por el fondo en ambas estaciones, no permitió que el tiempo de incubación fuera mayor

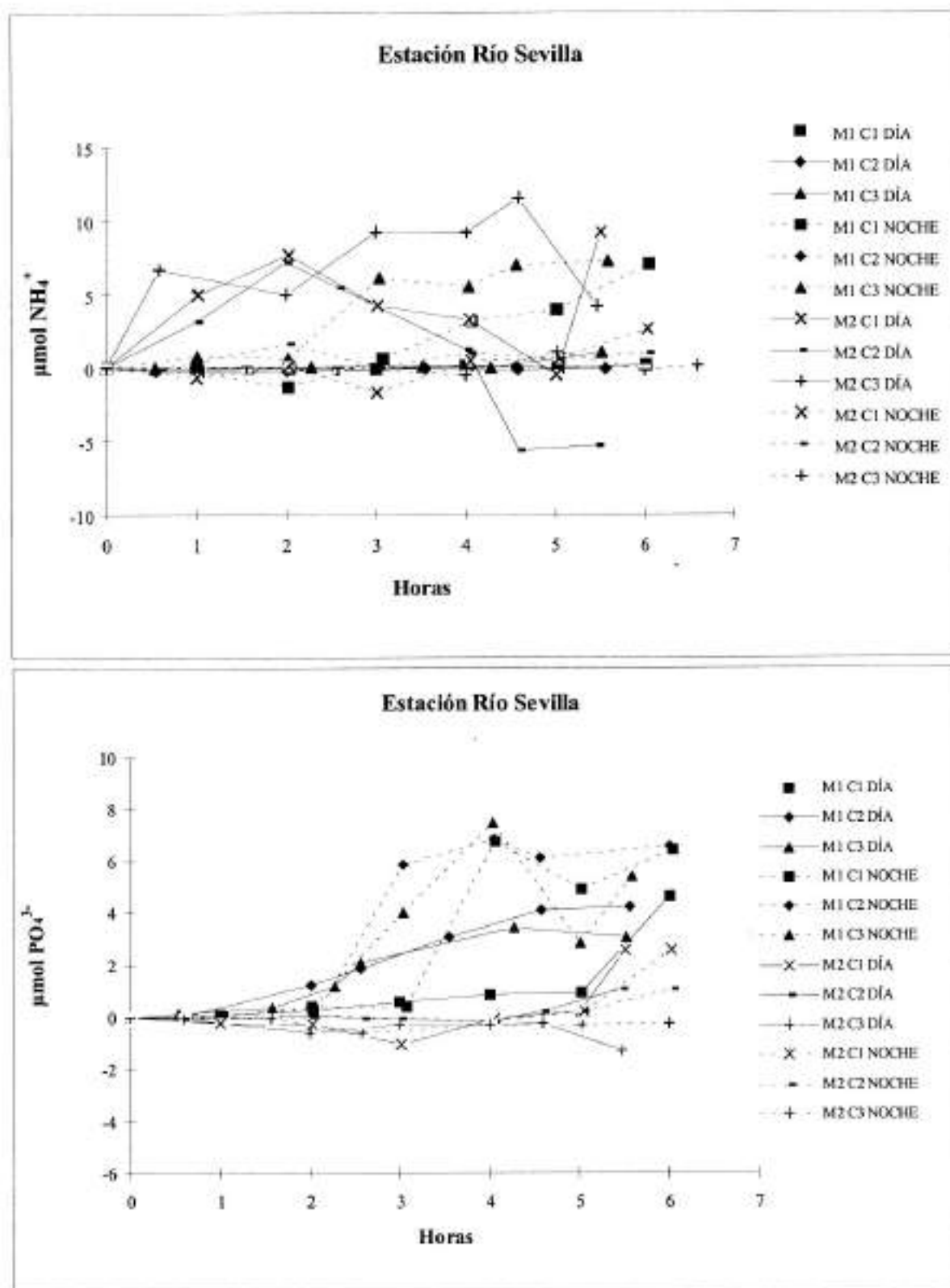


Figura 4

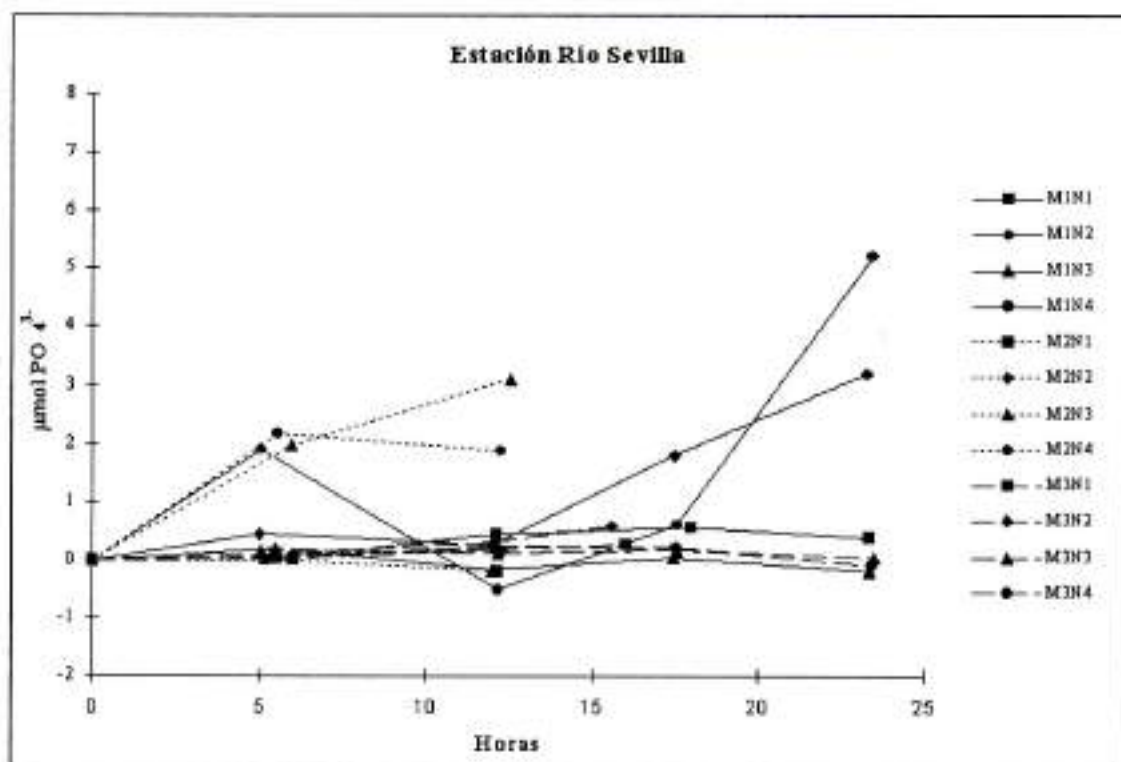
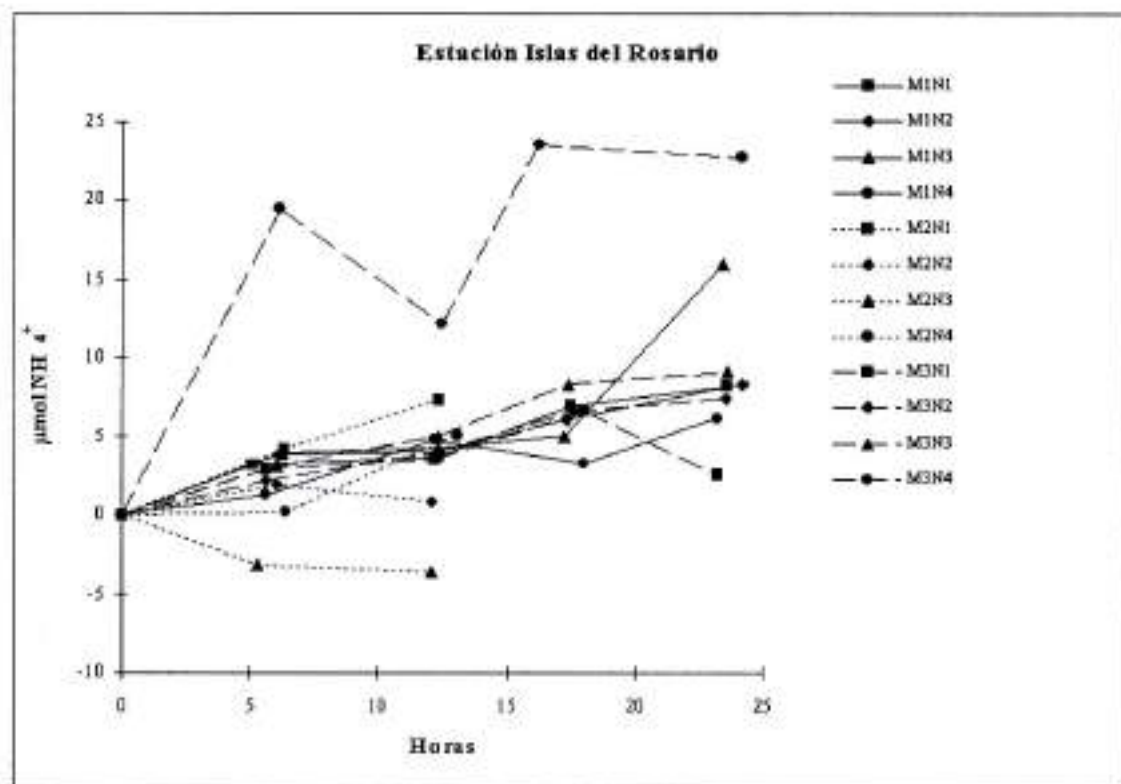


Figura 5

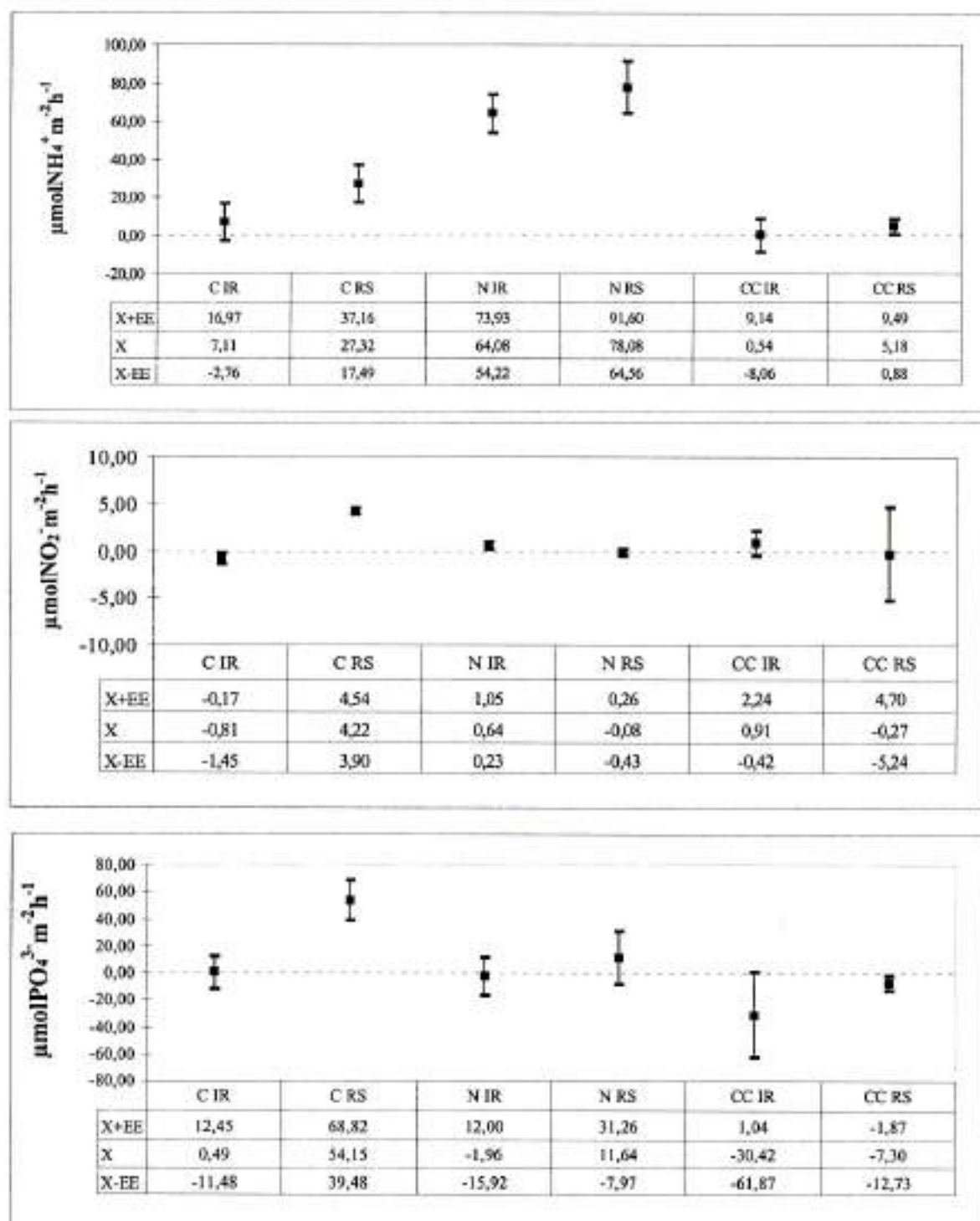


Figura 6

a seis horas, tiempo que no alcanzó para permitir medir en varios casos cambios de concentración lo suficientemente altos para obtener datos de flujo confiables. Finalmente, debido a la falta de equipos adecuados para obtener determinaciones de nutrientes en el campo, y la elevada cantidad de muestras tomadas con cámaras, fue necesario congelarlas y efectuar las determinaciones finales en algunos casos hasta dos semanas después.

En la incubación de núcleos de sedimento, el hecho de extraer el sedimento del medio e incubarlo en laboratorio, el mantener la concentración de oxígeno constante y alta mediante aireación continua, y el incubar los núcleos en la oscuridad, seguramente afectaron los flujos que se sucederían naturalmente en los fondos de la CGSM.

## Discusión

### Oxígeno

La progresiva disminución en la concentración de oxígeno en las incubaciones de sedimentos en la CGSM, demuestra que las cámaras efectivamente aislaron eficientemente la parte del fondo que cubrieron. La disminución de la concentración de oxígeno en tan sólo 6 horas en ambas estaciones es un claro indicativo de la elevada actividad metabólica en la CGSM (Hoppe *et al.*, 1983), que consume oxígeno a tasas más altas que en otros estuarios y lagunas costeras (Teague *et al.*, 1988; Arenas & De la Lanza, 1990). Moreno (1990) encontró también que para la CGSM los componentes bacterial y químico del sedimento presentaron un elevado consumo de oxígeno. Este autor propuso que el elevado consumo es debido al alto aporte de detritus que reciben estos fondos, lo cual favorece el florecimiento de la comunidad bacterial. Señaló además que los excedentes orgánicos que se depositan generan actividades anaeróbicas subsuperficiales, que producen materiales reducidos, que se difunden hasta la superficie aeróbica del sedimento consumiendo oxígeno, y que este proceso se ve favorecido por el carácter limo-arcilloso de los sedimentos. En concordancia, el mayor consumo de oxígeno de los fondos de RS, detectado tanto con cámaras abiertas al fondo como con los núcleos de sedimento incubados aireados, probablemente es el efecto del mayor contenido de materia orgánica en esta estación, de su menor estado de degradación, de su composición granulométrica y de una comunidad microbiana probablemente diferente de la de IR (Navas, 1998).

La aparente estabilización de las curvas al final de la incubación implicaría una toma diferencial del oxígeno por el fondo. Esto puede deberse a que los organismos agotan el oxígeno hasta cierto nivel, y luego tenderían a

emplear otras fuentes metabólicas (Santschi *et al.*, 1990; Boucher *et al.*, 1994).

La comunidad planctónica encerrada en el agua sobrenadante en las cámaras probablemente no presentó un efecto significativo en los flujos de oxígeno, puesto que no se presentaron diferencias en el comportamiento de éstos en los períodos del día en ambas estaciones. Este resultado difiere del encontrado por Arenas & De la Lanza (1990) quienes en una laguna costera tropical mexicana encontraron flujos positivos promedio de oxígeno de  $0,06 \text{ ml}^{-1}\text{h}^{-1}$  en bolsas de plástico cerradas durante las horas de luz.

En las cámaras cerradas la concentración de oxígeno no presentó variaciones a lo largo del tiempo de incubación y no sigue un patrón que pueda relacionarse con las estaciones ni con los períodos del día o muestreos.

### Flujos

El comportamiento de las curvas de cambio de concentración de amonio, nitrito y ortofosfato a lo largo del tiempo fue más variable en las cámaras abiertas al fondo, que en los núcleos. En general, los núcleos permitieron detectar flujos más consistentes y tasas más altas que las cámaras abiertas al fondo.

Esta variabilidad fue semejante a la encontrada por Morell & Corredor (1993) y Farías *et al.* (1995, 1996) en zonas costeras.

Las diferencias en los flujos determinados con cámaras incubadas en el mismo sitio y al mismo tiempo, es una evidencia de que dentro de la escala espacial de muestreo (aprox.  $10 \text{ m}^2$ ), las comunidades y/o las características de los sedimentos presentan importantes variaciones.

El comportamiento contradictorio de los flujos de  $\text{NO}_3^-$  estimados con cámaras y núcleos, así como los bajos valores obtenidos en las concentraciones puntuales durante las incubaciones puede ser un resultado aleatorio debido a la baja magnitud de las concentraciones y a la variabilidad intrínseca de los datos, y probablemente no indique un flujo real en la interfase.

El hecho de que con las cámaras abiertas al fondo se detectaron mayores flujos de ortofosfatos hacia la columna de agua puede ser el reflejo de la mayor oxigenación a que estuvieron sometidos los núcleos en el laboratorio, pues en condiciones aeróbicas éstos tienden a ser retenidos por el sedimento (Slomp *et al.*, 1992; Jensen *et al.*, 1995).

Finalmente, la incubación de núcleos de sedimento en laboratorio demostró ser menos dispendiosa y permitió analizar las concentraciones de los iones inmediatamente. En general, se puede concluir que con la incubación de núcleos de sedimento se obtuvieron tasas más altas y menos variables.

#### Variación entre cámaras abiertas y cerradas

Para el amonio, nitrito y ortofosfato las variaciones en la concentración a lo largo del tiempo en las cámaras cerradas al fondo fueron erráticas, muy variables y las tasas de menor intensidad que las detectadas en las cámaras de fondo abierto. Esto demuestra que la actividad metabólica sobre estos iones en la columna de agua es muy baja comparada con la de los sedimentos. Alternativamente, mostrarían que el reciclaje es extremadamente alto y los elementos disponibles son reincorporados inmediatamente (Sánchez & Zea, en prensa). Implica, además, que el efecto del agua sobrenadante sobre los flujos en la interfase agua-sedimento es despreciable para lagunas costeras y otros ecosistemas marinos (Dollar *et al.*, 1991).

#### Variación de los flujos entre períodos del día

Para los tres iones considerados, los flujos entre cámaras abiertas y cerradas y muestreos no presentaron diferencias entre el día y la noche. Sin embargo, para el ortofosfato se presentó en RS un aumento de la cantidad que fluyó al agua sobrenadante a lo largo del tiempo en casi todas las cámaras, especialmente a partir de la segunda hora de muestreo, y que fue más acusado en el muestreo 1 de noche. Raaphorst *et al.* (1992) mencionan que las tasas de intercambio de fosfato pueden ser influidas por las condiciones de luz prevaletantes, tendiendo a ser consumido por los sedimentos iluminados y liberado en la oscuridad. Mancera y Vidal (1994) proponen que los eventos de mortandades masivas de peces en la CGSM pueden estar relacionadas con florecimientos de algas tóxicas originados, al menos en parte, por un aumento en la concentración de ortofosfato en la columna de agua, provenientes del fondo que se ha tornado anóxico (Sánchez y Zea, en prensa), también encontraron liberación neta de fósforo directamente en la columna de agua durante la noche en la CGSM.

Contribución No..... del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR-, y No..... del Programa Posgrado en Biología Marina, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias.

#### Agradecimientos

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo económico de COLCIENCIAS y el BID, en el marco del proyecto "Procesos reguladores de la producción biológica en lagunas costeras tropicales" (CO-1101-09-031-93), realizado en conjunto por la Universidad Nacional de Colombia y el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR-. Los autores desean agradecer muy especialmente al investigador Walberto Troncoso por su ayuda en las determinaciones químicas. Contribuciones del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "José Benito Vives de Andreis" -INVEMAR-, y del Posgrado de Biología, Línea de Biología Marina de la Universidad Nacional de Colombia.

#### Bibliografía

- Arenas V. y G. De la Lanza. 1990. El metabolismo como determinante de intercambio de nutrientes en sedimentos ricos en materia orgánica en una laguna costera. *Ciencias Marinas*, **16**(3): 45-62.
- Botero L. 1988. Caracterización ecológica de la Ciénaga Grande de Santa Marta, una laguna costera tropical en la Costa Caribe de Colombia, 1-47. En: Botero, L. (E.) Estudio ecológico de la Ciénaga Grande de Santa Marta, informe primera etapa. Proyecto Colciencias - Invemar, Santa Marta, 200p.
- Boucher G. J., Clavier y C. Garrigue. 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **107**: 185-193.
- Boynton W.R., W.M. Kemp y C.G. Osborne. 1980. Nutrient fluxes across the sediment-water interface in the turbid zone of a coastal plain estuary. En: V.S. Kennedy (E.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press Inc., New York, 93-109.
- CETIH. 1978. Diagnóstico sobre el comportamiento hídrico de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Inderena - Universidad de los Andes, Bogotá, 54 p.
- Corredor J.E. y J.M. Morell. 1989. Assessment of inorganic-nitrogen fluxes across the sediment-water interface in a tropical lagoon. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **28**: 339-345.
- DeAngelis D.L., Mulholland P.J., Palumbo A.V., Steinman A.D., Huston M.A. y J.W. Elwood. 1989. Nutrient dynamics and food-web stability. *Ann Rev Ecol Syst.*, **20**: 71-95.
- Dollar S.J., S.V. Smith, S.M. Vink, S. Obrebsky y J.T. Hollibaugh. 1991. Annual cycle of benthic nutrient fluxes in Tomales Bay, California, and contribution of the benthos to total ecosystem metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **79**: 115-125.
- Erfra A.F. von, 1973. Sedimentation, Transport und Erosion an der Nordküste Kolumbiens zwischen Barranquilla und der Sierra Nevada de Santa Marta. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **7**: 155-209.
- Fariás L., L. Chuecas y M. Salamanca. 1995. Flujos de amonio a través de la interfase agua-sedimento de Bahía Concepción



- (Chile centro-sur): Mecanismos de intercambio químico. *Gayana Oceanol.*, **39**(2): 99-118.
- . 1996. Effect of coastal upwelling on nitrogen regeneration from sediments and ammonium supply to the water column in Concepcion Bay, Chile. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **43**: 137-155.
- Giraldo R.H., J. Martínez, L.H. Hurtado, S. Zea y E.R. Madera.** 1995. Análisis de clasificación de series temporales: el caso de la salinidad en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betón*, **24**: 123-134.
- Gocke K.** 1984. Manual para la determinación de procesos de producción y degradación en biotopos marinos, especialmente en lagunas costeras y manglares, sl. sa, 38p.
- Greenberg, A.E., L.S. Clesceri y A.D. Eaton (Eds.).** 1992. Standard methods for examination of water and wastewater. 18 ed, American Public Health Association, Washington D.C., 981 p.
- Hernández, C. y K. Gocke.** 1989-1990. Productividad primaria en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Invest. Mar. Punta de Betón*, **19-20**: 101-119.
- HIMAT.** 1992. Calendario meteorológico 1992. Instituto Colombiano de Meteorología y Adecuación de Tierras. Ministerio de Agricultura, Bogotá, 169 p.
- Hopkinson, C.S.** 1987. Nutrient regeneration in shallow-water sediments of the estuarine plume region of the nearshore Georgia Bight, USA. *Mar. Biol.*, **94**: 127-142.
- Hoppe H.G., K. Gocke, D. Zamorano y R. Zimmermann.** 1983. Degradation of macromolecular organic compounds in a tropical lagoon (Ciénaga Grande, Colombia) and its ecological significance. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **68**(6): 811-824.
- IGAC.** 1973. Monografía del departamento del Magdalena. Inst. Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá. 162 p.
- Jensen H.S., P.B. Mortensen E.O. Andersen E. Rasmussen y A. Jensen.** 1995. Phosphorus cycling in a coastal marine sediment, Aarhus Bay, Denmark. *Limnol. Oceanogr.*, **40**(5): 908-917.
- Kaufmann R. y F. Hevert.** 1973. El régimen fluviométrico del río Magdalena y su importancia para la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., Santa Marta*, **7**: 121-137.
- Krom M.D. y R.A. Berner.** 1980. The diffusion coefficients of sulfate, ammonium, and phosphate ions in anoxic marine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **25**(2): 327-337.
- Mancera J.E. y L.A. Vidal.** 1994. Florecimiento de microalgas relacionado con mortandad masiva de peces en el complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betón*, **23**: 103-117.
- Morell J.M. y J.E. Corredor.** 1993. Sediment nitrogen trapping in a mangrove lagoon. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **37**: 203-212.
- Moreno, R.** 1990. Caracterización ecológica: estructura y función de fondos blandos en el complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 98 p.
- Navas, G.R.** 1998. Flujos de nitrógeno y fósforo en la interfase agua-sedimento en una laguna costera tropical (Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. Tesis M.Sc., Universidad Nacional de Colombia, Bogotá., 90 p.
- Raaphorst W. Van y A.G. Brinkman.** 1984. The calculation of transport coefficients of phosphate and calcium fluxes across the sediment-water interface, from experiments with undisturbed sediment cores. *Wat. Sci. Tech.*, **17**: 941-951.
- Raaphorst W. Van y H. Kloosterhuis.** 1993. Phosphorus dynamics in intertidal sediments of the Western Dutch Wadden Sea. *Neth. Inst. Sea Res.*, **50**: 49 p.
- Raaphorst W. Van, H.T. Kloosterhuis, A. Cramer y K.J.M. Bakker.** 1990. Nutrient early diagenesis in the sandy sediments of the Dogger Bank area, North Sea: Pore water results. *Neth. Jour. Of Sea Res.*, **26**(1): 25-52.
- Raaphorst W. Van, H.T. Kloosterhuis, E.M. Berghuis, A.J.M. Gieles, J.E.P. Malschaert y G.J. van Noort.** 1992. Nitrogen cycling in two types of sediments of the Southern North Sea (Prisian Front, Broad Fourteens): field data and mesocosms results. *Neth. Jour. of Sea Res.*, **28**(4): 293-316.
- Reeburgh W.S.** 1967. An improved interstitial water sampler. *Limnol. Oceanogr.*, **12**: 163-165.
- Rueda M.E. y J.E. Mancera.** 1995. Alteraciones fisico-químicas de la columna de agua, generadas por el uso del boliche (método de pesca artesanal) en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betón*, **24**: 23-37.
- Sánchez, R.M. y S. Zea.** En prensa. Metabolismo de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos en el pelagial en una laguna costera tropical. *Carib. J. Sci.*
- Santschi P., P. Hübener, G. Benoit y M.B. Brink.** 1990. Chemical processes at the sediment-water interface. *Mar. Chem.*, **30**: 269-315.
- Simon A.** 1981. Bases para el plan regional de ecodesarrollo del complejo estuárico de la Ciénaga Grande de Santa Marta. *INDERENA-PNUMA-UNEP*, 282 p.
- Simon N.S.** 1988. Nitrogen cycling between sediment and the shallow-water column in the transition zone of the Potomac River and estuary. I. Nitrate and ammonium fluxes. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **26**: 483-497.
- Slomp C.P., W. van Raaphorst, J.E.P. Malschaert, A. Kok y A.J.J. Sandee.** 1992. The effect of deposition of organic matter on phosphorus dynamics in experimental marine sediment systems. En: Benthic response to eutrophication in manipulated marine sandy sediments, *NIOZ-RAPPORT*, **4**: 1-19.
- Sloth N.P., H. Blackburn, L.S. Hansen, N. Risgaard-Petersen y B. A. Lomstein.** 1995. Nitrogen cycling in sediments with different organic loading. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **116**: 163-170.
- Teague K.G., C.J. Madden y J.W. Day.** 1988. Sediment-water oxygen and nutrient fluxes in a river-dominated estuary. *Estuaries*, **11**(1): 1-9.
- Wiedemann, H.U.** 1973. Reconnaissance of the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia: Physical parameters and geological history. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán, Invest. Cient.*, **7**: 85-119.

# LOS TRATADOS FRANCESES EN LA ENSEÑANZA DEL ANÁLISIS EN COLOMBIA (1851-1951): STURM, HUMBERT Y LOS OTROS

por

Luis Carlos Arboleda<sup>1</sup>

## Resumen

**Arboleda, L. C.:** Los tratados franceses en la enseñanza del análisis en Colombia (1851-1951): Sturm, Humbert y los otros. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(101): 533-543. ISSN 0370-3908.

En este trabajo se estudian algunas tendencias del pensamiento matemático en las universidades colombianas durante los siglos XIX y XX. Se analizan cuatro momentos determinantes en la recepción, difusión y apropiación de los fundamentos del cálculo infinitesimal. La investigación se basa en documentos históricos y en obras pedagógicas elaboradas o publicadas en Colombia en el contexto de las actividades de enseñanza generalmente inspiradas en los nuevos tratados y planes de estudio franceses.

**Palabras clave:** Historia de la matemática, Colombia.

## Abstract

The aim of this paper is to study some trends of the development of mathematical thought in Colombian universities during the 19th and 20th century. Four outstanding moments in the reception, diffusion and adoption of the foundations of the infinitesimal calculus, are analyzed. The investigation is based on historical documents and educational works produced and published in Colombia within the context of teaching activities generally influenced by the new French treatises and curricula.

**Key words:** History of Mathematics, Colombia.

<sup>1</sup> Grupo de Historia y Educación Matemática, Instituto de Educación y Pedagogía, Universidad del Valle, Ciudad Universitaria Meléndez, Cali. e-mail: lca@norma.net. Esta publicación hace parte del informe ECOS-Nord/Colciencias. L. C. Arboleda (8).

## Introducción

En este trabajo se exponen algunos de los resultados de la investigación que hemos venido adelantando sobre la formación de pensamiento matemático en Colombia en los siglos XIX y XX. Se analizan comparativamente cuatro momentos clave en la recepción, difusión y apropiación de los fundamentos del cálculo infinitesimal. Cada uno de estos casos particulares se estudia con base en fuentes documentales primarias y publicaciones originales poco conocidas, con lo cual este trabajo pretende contribuir a valorar nuestro patrimonio histórico en matemáticas.

Hemos procurado situar cada momento en su respectivo contexto institucional y en su correspondiente fase de profesionalización de las matemáticas. Se ha tratado así mismo de caracterizar las prácticas pedagógicas asociadas con los distintos tipos de enseñanza del cálculo en los establecimientos de educación superior.

La investigación se adelantó sobre materiales educativos producidos en Colombia dentro de procesos de enseñanza inspirados en tratados y planes de estudio franceses. Nos hemos apoyado para ello en la tipología elaborada por uno de los miembros de este equipo de investigación, el matemático e historiador francés MARTÍN ZERNER.<sup>2</sup> De esta tipología hemos retenido la periodización y la caracterización de las tres generaciones de los tratados franceses que de una u otra manera representaron la influencia francesa en la enseñanza del cálculo dentro en las instituciones seleccionadas en nuestro estudio.

Estos son tales tratados junto con los intervalos en donde se sitúan sus correspondientes ediciones: (I) LACROIX (1802-1881) y BOUCHARLAT (1813-1891), (II) DUHAMEL (1856-1886), STURM (1857-1929), (III) BERTRAND (1864), SERRET (1868-1911), JORDAN (1ª ed.) (1882) y (III) TANNERY (1886-1904), JORDAN (2ª ed.), GOURSAT (1902-1942), HUMBERT (1903). Entre todos ellos los más significativos en este trabajo sobre la transformación de la cultura de los fundamentos del análisis en Colombia, son BOUCHARLAT, STURM y HUMBERT.

<sup>2</sup>ZERNER [23] y ZERNER [24]. También nos hemos beneficiado de los seminarios de investigación y cursos doctorales realizados por ZERNER en Cali y en París en el marco del programa ECOS, en los cuales se actualizaron las informaciones publicadas en los mencionados trabajos.

<sup>3</sup>Por comodidad de citación hemos colocado estas conferencias en la bibliografía como GARAVITO [14], aunque ellas hayan sido redactadas por sus alumnos.

<sup>4</sup>VILLEGAS [22]. Tesis de Maestría en Matemáticas dirigida por LUIS CARLOS ARBOLEDA, Universidad del Valle, Departamento de Matemáticas, Cali.

## Los pioneros de la enseñanza del cálculo infinitesimal: Mutis, Bergeron y Garavito

El primer intento sistemático para introducir en Colombia una cultura moderna sobre el cálculo diferencial e integral, fue hecho por el ingeniero JULIO GARAVITO ARMERO. Desde 1898 GARAVITO aseguró la enseñanza del cálculo infinitesimal, la mecánica racional y otras asignaturas en la cátedra de matemáticas superiores de la Facultad de Matemática e Ingeniería de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá. En el *Fondo Lleras* de la Biblioteca del Departamento de Matemáticas de esta Universidad, existe una copia manuscrita del curso de cálculo que GARAVITO dictó en 1912, hecha por sus discípulos JOSÉ A. MUÑOZ T. y EDMUNDO MERCHÁN C.<sup>3</sup> Este manuscrito fue analizado por GRACIELA VILLEGAS en su trabajo (inérito) "Sobre el curso de Cálculo diferencial e integral à la Cauchy de Julio Garavito, 1912".<sup>4</sup> VILLEGAS escoge este caso de estudio para mostrar las vicisitudes de acclimatar una teoría paradigmática en el contexto local, en aquellos períodos en los cuales todavía estaban en ciernes los procesos de institucionalización y de profesionalización de las matemáticas.

VILLEGAS se interesa igualmente por caracterizar a grandes rasgos el papel que pudo haber ejercido esta enseñanza en la recepción del proceso europeo de fundamentación y aritmetización del análisis en Colombia. En el este estudio exponemos algunos de los resultados a los cuales hemos llegado en el desarrollo de la investigación sobre este mismo curso, sometiendo las conclusiones de VILLEGAS a la revisión de una documentación más amplia y a elementos de análisis que no estaban disponibles en nuestro grupo de investigación cuando se adelantó este trabajo hace diez años. En lo que sigue vamos a encuadrar el curso de GARAVITO en un periodo histórico más amplio, comparándolo con tres momentos estelares en la enseñanza del cálculo: MUTIS a finales del siglo XVIII, BERGERON alrededor de los años 1850 y ACOSTA en el periodo que va de los años 1920 a 1951, fecha en que publica su libro de "Análisis matemático".

El manuscrito del curso de GARAVITO empieza por la sección "Límites e infinitesimales". El tratamiento de los fundamentos del cálculo es similar al empleado

en el curso de STURM. Recordemos que textos como el STURM<sup>5</sup> en los cuales todavía no era posible disponer de una construcción de los irracionales, y por ende de los reales, para sustentar el cálculo, empiezan haciendo una presentación completa de las propiedades de los infinitesimales de diferentes órdenes que serán empleados en la demostración de teoremas posteriores sobre continuidad, derivadas y diferenciales. En la fecha del curso de GARAVITO este patrón ha empezado a cambiar en las escuelas y facultades francesas.<sup>6</sup> Pero en el curso de cálculo diferencial e integral de Bogotá no se muestra ningún interés por adoptar el nuevo criterio de rigor consistente en fundamentar el cálculo sobre la estructura del continuo real. Aún existiendo entre nosotros desde los años 1850 una cierta tradición moderna de estudio de los números inconmensurables en los cursos de aritmética y álgebra, a comienzos del siglo XX GARAVITO mantenía el enfoque anterior de enseñar los fundamentos a la manera de CAUCHY con las variaciones didácticas del curso de STURM.<sup>7</sup> Como veremos más adelante, este enfoque empezó a introducirse en el país, en una variante débil, en la enseñanza del cálculo diferencial de BERGERON en los años 1850. Cincuenta años después GARAVITO hará una apropiación más sistemática del curso de STURM. En el sentido que va a exponer en todo detalle las nociones preliminares del cálculo y los teoremas del método de los infinitesimales, haciendo uso de ellos en otros desarrollos temáticos. Este programa de enseñanza del cálculo se mantendrá más o menos inmodificado hasta que se implantan en los años 1950 un conjunto de reformas curriculares e institucionales en las facultades y departamentos de matemáticas.

Recordemos que CAUCHY se propuso "reconciliar el rigor que caracteriza mi *Curso de análisis*, con la simplicidad que resulta de la consideración directa de las cantidades infinitamente pequeñas".<sup>8</sup> En efecto, el capítulo II del *Curso* sobre las funciones continuas empieza con

un pequeño tratado sobre las cantidades infinitamente pequeñas e infinitamente grandes. Tanto en la definición de cantidad infinitesimal como en los teoremas del cálculo de infinitesimales CAUCHY rompe con la tradición de considerar los infinitesimales con valor fijo, no nulo e indeterminado. Sus infinitamente pequeños son cantidades variables que tienen a cero como límite. GARAVITO traduce casi literalmente la siguiente definición de STURM: "Una cantidad infinitamente pequeña o un infinitamente pequeño no es entonces una cantidad determinada, con un valor fijo asignable: es, al contrario, una cantidad esencialmente variable que tiene límite cero".<sup>9</sup>

Esta concepción dinámica aparece expuesta en el manuscrito de 1912 en cuatro teoremas o principios fundamentales del cálculo de infinitesimales. Incluso la noción de infinitesimal de orden superior refuerza esta concepción dinámica, pues permite comparar dos cantidades variables que convergen a cero, cuando una de ellas tiende más rápidamente a cero que la otra. Más adelante volveremos sobre este punto. Comentemos por ahora que al adoptar la exposición de los infinitesimales de CAUCHY y de STURM como base suficientemente sólida para fundamentar el cálculo, GARAVITO no fue consciente o no supo cómo hacer para incorporar en su enseñanza la construcción de los números inconmensurables que le enseñó su maestro LIÉVANO.<sup>10</sup> Esta teoría hacía parte de hecho (aunque nunca obtuvo ese reconocimiento internacional) de los esfuerzos de construcción de los números reales que se adelantaron en Europa en la segunda parte del siglo XIX. Como tal, podría haber favorecido la recepción en el país por aquella época del movimiento de adopción de la aritmetización del análisis en las universidades.

Se podría especular si por aferrarse al enfoque de "enseñanza acabada" del libro clásico de STURM, GARAVITO no supo aprovechar la preciosa oportunidad que se le ofrecía, de incorporar a la enseñanza del cálculo

<sup>5</sup>La primera edición del curso de Sturm en dos volúmenes es respectivamente de 1857-1859. Nosotros hemos consultado un ejemplar de la 14ª edición de 1909, perteneciente a LUIS IGNACIO SORIANO, fechado en enero de 1924 y que se encuentra en la Biblioteca de Matemáticas de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

<sup>6</sup>Ver DUGAC [12] y GISPERT [15].

<sup>7</sup>A partir de información inédita sobre los planes de estudios y las tesis sustentadas en la Facultad de matemática e ingeniería en esta época, CLARA ELENA SÁNCHEZ ha constatado, primero, la influencia de libros como el cálculo de STURM en la formación teórica y práctica de los alumnos; segundo, el poco o nulo compromiso de GARAVITO en enseñar la teoría de los inconmensurables de Liévano. Nos hemos beneficiado de estos y otros datos que nos comunicó en un seminario que la profesora SÁNCHEZ hizo en el grupo de historia y educación matemática de la Universidad del Valle. Esta idea se encuentra en el artículo de SÁNCHEZ [20].

<sup>8</sup>CAUCHY [10, pág. 5](1821). Ver al respecto DUGAC [12, págs. 13 y sigs.]. Hemos utilizado la traducción al castellano que contiene la introducción de JEAN D'HOMBRES sobre "El rigor o cómo se construye una idealidad", y valiosas notas históricas y epistemológicas de CARLOS ÁLVAREZ.

<sup>9</sup>STURM [21, 1909, pág. 6].

<sup>10</sup>El primer estudio sobre el tratado de LIÉVANO (1856) fue realizado por ALBIS y SORIANO-LLERAS [4]. Un trabajo más reciente y completo es ARBELÁEZ [6].

infinitesimal el enfoque de LIÉVANO. Su trabajo divulgativo de 1887 sobre "Los números incommensurables de Liévano"<sup>11</sup> es, en cierta medida, un tratamiento del continuo real desde el análisis; en efecto, GARAVITO intenta reconstruir los incommensurables desde la teoría de series absolutamente convergentes. Por otra parte, en los párrafos 85 al 125 del curso de 1912 consagrados a la teoría de series, se observa que GARAVITO no pudo formular ni demostrar proposiciones sobre las condiciones suficientes de la convergencia de una serie. Obviamente la mayor dificultad para enfrentar ese problema era no disponer de un conocimiento preciso de la estructura de los reales. Es posible que habiendo estudiado la construcción de los irracionales de MÉRAY, le hubiera llamado la atención su crítica al uso, como axioma evidente, de la proposición sobre la convergencia de toda sucesión de Cauchy, sin previamente haber exhibido tal construcción.

Como quiera que sea, el asunto era suficientemente delicado (y la poca claridad de su artículo sobre LIÉVANO parece confirmarlo), como para que GARAVITO prefiriera, a la manera de la mayoría de los tratados de finales del siglo XIX, no plantear en la enseñanza la cuestión de las condiciones suficientes de la convergencia de series, sustituyéndola por la evidencia geométrica... aún yendo en contravía del rigor de los fundamentos. Habrá que examinar este asunto con mayor detenimiento en otra oportunidad. Como quiera que sea, el curso de GARAVITO representa un avance frente a lo que hasta entonces se había enseñado en el país en materia de fundamentos del cálculo. Para comprobarlo, vamos a considerar dos momentos que hasta donde los registros documentales existentes nos lo permiten afirmar, fueron los más significativos a este respecto en nuestras instituciones educativas de los siglos XVIII y XIX.

El primero tiene que ver con la enseñanza de los infinitésimos en la cátedra de matemáticas del Colegio del Rosario de Santafé. Esta cátedra fue regentada por JOSÉ CELESTINO MUTIS a lo largo de veinte años a partir de su creación en 1762. Luego, como catedrático perpetuo, influyó hasta más allá de su muerte sobre lo que en ella se enseñaba, a través de su alumno FERNANDO VERGARA, y los subsiguientes directores: JORGE TADEO LOZANO y FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS. Alrededor de los años 1770 MUTIS orientó el trabajo de la cátedra a estudiar y traducir al castellano

con sus alumnos más destacados, la edición latina de los *Principia* de NEWTON que contiene los muy célebres y eruditos comentarios de LESEUR y JACQUIER.<sup>12</sup> Estos comentarios introducen informaciones sobre nociones y técnicas matemáticas anteriores a los años 1740, relacionadas con diferentes cuestiones de los *Principia*. Uno de sus propósitos era hacerle evidente al lector el entramado matemático de la mecánica newtoniana, como también hacer precisiones sobre las elaboraciones matemáticas que Newton deja de lado o que menciona de manera circunstancial en su obra.

Así por ejemplo, en los comentarios 49 a 80 del Libro 1, LESEUR y JACQUIER exponen las concepciones matemáticas y metafísicas de la época sobre las nociones de infinito y cantidad infinitamente pequeña, los distintos órdenes de infinitésimos y las relaciones aritméticas, geométricas y algebraicas que se establecen entre ellos. Estas explicaciones son subsidiarias del discurso físico expuesto en el capítulo 4 sobre la divisibilidad del cuerpo al infinito y la pequeñez de las partes resultantes. El lector-traductor novo granadino de esta edición, tuvo la fortuna de familiarizarse con los elementos del cálculo de fluxiones de NEWTON. Después del bloque de comentarios 49-80 sobre los infinitésimos siguen los comentarios 136-170 en donde se exponen los conceptos y técnicas básicas de las fluxiones y, luego, en los comentarios 136 y 141 se ilustran las ventajas de este método comparado con los procedimientos infinitesimales de los antiguos y con el método de CAVALIERI.

Finalmente se presentan de manera general los algoritmos para calcular fluentes a partir de fluxiones conocidas, incluida su interpretación como la medida del área debajo de la curva. A pesar de la importancia de este manuscrito en la cátedra de matemáticas de Santafé a finales del siglo XVIII, no puede decirse que él haya fomentado una cultura sobre los fundamentos del cálculo. No solo no hay un tratamiento sistemático de los temas del cálculo, sino que tampoco se trata de desarrollar de manera explícita los conceptos principales (variable, función, función continua, derivada, ...) en la perspectiva epistémica de los infinitésimos como cantidades de valor fijo y determinado.

El otro momento significativo en la introducción de los fundamentos del cálculo tuvo lugar en el curso que

<sup>11</sup> GARAVITO [13]. La conexión que establece con la construcción de MÉRAY muestra que GARAVITO comprendía la importancia de dotar al continuo real de una estructura matemática, para asegurar las bases del análisis.

<sup>12</sup> Con respecto a la enseñanza de las matemáticas de MUTIS y su traducción de los *Principia*, ver los ensayos recogidos en mi monografía ARIOLEDA [7] sobre "Matemáticas, cultura y sociedad en Colombia".

enseñó AIMÉ BERGERON en el Colegio Militar de Bogotá en 1851.<sup>13</sup>

Todavía hoy no existe claridad sobre la enseñanza matemática impartida en la red de colegios republicanos que fueron creados en las provincias del país en el marco de la reforma de la educación pública del general SANTANDER en 1826. Lo que sí sabemos es que a partir de esta fecha se adopta de manera formal el patrón francés de enseñanza que perdurará a lo largo de más de siglo y medio.

Esta influencia francesa será decisiva en los inicios de los procesos de institucionalización y profesionalización de las matemáticas. Los establecimientos, con el apoyo de los gobiernos territoriales, contrataron profesores en Francia e importaron con ellos lineamientos curriculares, las metodologías pedagógicas y los textos y manuales franceses (particularmente los textos representativos de distintas cohortes de enseñanza del cálculo: LACROIX, BOUCHERLAT, SONNET, STURM, BERTRAND, JORDAN, APPELL, LAURENT y HUMBERT). La formación de los profesores e ingenieros matemáticos que lideraron este proceso durante cuatro o cinco generaciones (LINO DE POMBO, INDALECIO LIÉVANO, JULIO GARAVITO, JORGE ACOSTA), fue básicamente francesa. Los planes de estudio y la enseñanza de la ingeniería y de las matemáticas (al menos en su modelo inicial, aunque probablemente no siempre en su aplicación a la realidad), fueron todos de inspiración francesa.<sup>14</sup>

Es en este contexto que se contrata a BERGERON en Francia. Desde 1848 hasta 1852, BERGERON y LINO DE POMBO (probablemente con ANTONIO R. DE NARVÁEZ y JOAQUÍN ACOSTA) aseguraron la enseñanza de los cursos que se impartían en el Colegio Militar a lo largo de tres años. El más avanzado de estos cursos era el de cálculo diferencial e integral. La parte de cálculo diferencial, según el manuscrito de BERGERON que han

localizado ALBIS y SÁNCHEZ, se compone de cuatro lecciones. Por su contenido, secuencia y concepción, el curso de BERGERON tiene una filiación estrecha con las cinco primeras lecciones del volumen I del curso de STURM, cuyos títulos son los siguientes: nociones preliminares, teoremas sobre las derivadas y las diferenciales, reglas de diferenciación, nociones sobre series y diferenciación de funciones trascendentes.<sup>15</sup> Las nociones de variable, infinitésimo, función, función continua, límite, derivada y diferencial, fueron explicadas por BERGERON *grosso modo* en la manera como las enseñaba STURM en la Escuela Politécnica, cuando fue nombrado profesor de esa institución en 1840. Esto marca una diferencia sustancial con textos anticuados como los de BOUCHARLAT y LACROIX que, en todo caso, circulaban ampliamente en las instituciones europeas y que en particular estaban ya a disposición de los estudiantes del Colegio Militar<sup>16</sup>. Como BOUCHARLAT y LACROIX no hablan de funciones continuas, y en lugar de derivadas y diferenciales siguen utilizando los anacronismos de coeficientes diferenciales, se podría pensar que la modalidad del cálculo enseñado por BERGERON en Bogotá se encontraba dentro de las corrientes más adelantadas de Europa. Pero esta apreciación hay que matizarla si tenemos en cuenta que el criterio central del tratamiento sobre los fundamentos que caracteriza al curso de STURM<sup>17</sup>, es el principio de sustitución de las cantidades infinitamente pequeñas, y que según las evidencias disponibles, este criterio no fue enseñando por BERGERON sino por GARAVITO medio siglo más tarde. Examinemos este asunto con más detenimiento.

### El principio de sustitución de infinitesimales en el curso de Garavito de 1912

Recordemos que BERGERON define una cantidad infinitamente pequeña como "una cantidad esencialmente variable que se acerca a cero". Mencionemos de paso que

<sup>13</sup>Las características del manuscrito y su localización se presentan en ALBIS y SÁNCHEZ [5]. Una transcripción provisional se encuentra en la página web del programa de investigaciones que ellos dirigen sobre *Patrimonio Matemático Colombiano*: <http://www.accefyn.org.co>. Designaremos este manuscrito como Bergeron [9].

<sup>14</sup>Ver VILLEGAS [22, pág. 52 y sigs.] sobre la influencia francesa en matemáticas; igualmente m) artículo "Dificultades estructurales de la profesionalización de las matemáticas en Colombia" en ARBOLEDA [7].

<sup>15</sup>ALBIS y SÁNCHEZ [5] hacen un paralelo conceptual entre las nociones fundamentales que aparecen en el manuscrito de BERGERON y las definiciones de CAUCHY. Pero, en nuestra opinión, hay una relación más directa del manuscrito con el curso de STURM, que sin embargo fue publicado con posterioridad al curso de BERGERON de 1951 en Bogotá. Ello significaría que BERGERON pudo consultar alguna versión de las distintas copias manuscritas de las lecciones de STURM que todavía existen en colecciones particulares o fondos documentales en París según nos lo ha informado MARTÍN ZERNER. Por otra parte, no se han encontrado evidencias de que BERGERON hubiese sido alumno de STURM. El origen y filiaciones del manuscrito del curso de BERGERON es pues una cuestión abierta.

<sup>16</sup>Según ALBIS y SÁNCHEZ [5], estos textos aparecen en el listado de 64 obras que llegaron en 1849 en varios ejemplares, los cuales conformaban la dotación de libros que recibían los alumnos de las autoridades del Colegio Militar.

<sup>17</sup>Naturalmente este criterio importante para la segunda generación de textos de cálculo a la que pertenece STURM, no lo será para la tercera (TANNERV, JORDAN, GOURSAT, HUMBERT,...), en la cual, o bien las cantidades infinitesimales son sustituidas por una presentación de la estructura de los reales, o bien son utilizadas en las partes geométricas del cálculo; ver ZERNER [24, págs. 14-15].

el término "esencialmente" aparece en la definición de STURM, transcrita antes, más no en la definición del curso de CAUCHY. Hemos dicho que esta nueva noción marca una línea de demarcación epistemológica con la noción de infinitesimal con valor determinado utilizada con anterioridad a CAUCHY. Esta concepción dinámica de los infinitesimales como sucesiones nulas, le permitió a CAUCHY y a sus sucesores manipular entes matemáticos sin los prejuicios metafísicos de antes. En Colombia, esta noción es un signo para distinguir el tipo de enseñanza de los fundamentos del cálculo que empezó a impartirse en el Colegio Militar con el curso de BERGERON, de aquella que incidentalmente profesaron MUTIS y sus alumnos en la cátedra del Colegio del Rosario. Pero en el manuscrito nada permite afirmar que BERGERON presentó los teoremas del "método de los infinitesimales" ni los "diferentes órdenes de los infinitesimales" que aparecen en la primera lección de STURM<sup>18</sup>. Desde este punto de vista, el cálculo que enseñó BERGERON es un cálculo operatorio, con una visión formalista de los fundamentos, pues no utiliza las propiedades de las cantidades infinitamente pequeñas en las demostraciones de importantes teoremas del cálculo en que son indispensables. Esta situación cambia sustancialmente en el curso de GARAVITO. Retornemos pues a la sección de "Límites e infinitesimales" del manuscrito.

Esta sección contiene un largo aparte en donde se explica el método infinitesimal y se pasa luego a demostrar cuatro teoremas sobre el álgebra de infinitesimos. La exposición se inspira fundamentalmente en los dos teoremas de la lección 1<sup>a</sup> de STURM, cuya idea original se encuentra ya en el *Curso* de CAUCHY. GARAVITO hace una presentación en la cual resalta el manejo operativo de las relaciones entre infinitesimales. En última instancia su propósito es justificar lógicamente el criterio que utilizará luego al presentar otras nociones y demostrar sus propiedades, en virtud del cual en las relaciones entre cantidades infinitesimales, se anula en el límite la parte que "hace la comparación y los cálculos más difíciles".<sup>19</sup> Este criterio se puede enunciar en el lenguaje actual de la siguiente manera:

Sean  $\alpha_i$  y  $\beta_i$  cantidades infinitesimales. Se puede sustituir una por otra y despreocuparse de su diferencia, sea cuando se calcula el límite de la relación entre ellas o

en el límite de una suma, a condición que la relación  $\frac{\alpha_i - \beta_i}{\alpha_i}$  sea un infinitamente pequeño.

El problema de fondo se presenta aquí con respecto al límite de la suma. Sean las dos sumas  $\sum_1^n \alpha_i$  y  $\sum_1^n \beta_i$  y supongamos que la primera tiene un límite cuando  $n$  tiende a infinito. Como  $\beta_i = \alpha_i + \varepsilon_i$  y  $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\varepsilon_i}{\alpha_i} = 0$ , entonces la segunda suma tiende al mismo límite que la primera. Nosotros sabemos que el asunto delicado que aquí se presenta, es cómo varía el índice  $i$  con el índice  $n$ . Esta doble indexación involucra el concepto de convergencia uniforme. Es decir, que para trabajar con el límite de expresiones infinitesimales de la forma  $\alpha_{i,n} = \sum_1^n \alpha'_{i,k}$  y  $\beta_{i,n} = \sum_1^n \beta'_{i,k}$ , en las que  $\beta_{i,n} = \alpha_{i,n} + \varepsilon_{i,n}$ , se debe comenzar por fijar  $i$  de tal manera que  $\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\varepsilon_{i,n}}{\alpha_{i,n}} = 0$ .

Recordemos que el curso de DINI fue primer tratado escrito con el propósito explícito de darle a los principios fundamentales del análisis, en sus enunciados y en sus demostraciones, todo el rigor requerido en matemáticas. En él se incluyen evidentemente el concepto y las propiedades de la convergencia uniforme, y se sanciona la polémica que enfrentó a la comunidad matemática durante varios decenios.<sup>20</sup> En ninguna de las ocho o nueve ediciones de Sturm posteriores a esta fecha se habla del asunto. (De hecho, ocurre lo mismo en casi todos los textos franceses a fines del siglo XIX). Si STURM trabaja con series de funciones continuas, no establece ninguna conexión con el teorema falso de CAUCHY ni formula teoremas sobre la diferenciabilidad o integrabilidad término a término, limitándose a encontrar el dominio de convergencia de algunas series de funciones.

Hacia los años 1910 GARAVITO ya está informado del concepto de convergencia uniforme. En el párrafo 95 del manuscrito de 1912, titulado "Series cuyos términos son funciones de una variable", GARAVITO define la convergencia en un punto y la convergencia uniforme de una serie infinita de funciones continuas. Lo hace más desde un punto de vista operativo y local, que para explotar las propiedades de la nueva convergencia en el análisis. No se propone, por ejemplo, comprobar la convergencia

<sup>18</sup> Hay que aclarar que en la primera edición (1857) del curso de STURM, el método infinitesimal aparecía al comienzo de la lección 15. De la segunda edición (1863) en adelante se incluirá definitivamente en la lección primera.

<sup>19</sup> *Criterio de Duhamel* citado en STURM [21, 1909, pág. 11].

<sup>20</sup> DINI [11]. Véase una descripción del curso en DUGAC [12, págs. 106-109]. Este es uno de los primeros tratados que comienza con una exposición de los números irracionales, con el criterio expreso de que "antes de emprender el estudio de las funciones de variables reales, es útil exponer de manera precisa el concepto de números irracionales o incommensurables y el de límite". Esta obra es clave para el estudio de los orígenes de la moderna teoría de funciones, uno de los problemas de investigación de nuestro grupo de historia de las matemáticas.

uniforme de algunas series; simplemente se reduce a establecer un criterio que consiste en comparar la serie de funciones término a término en valor absoluto, con una serie de términos positivos, convergente y numérica.<sup>21</sup> Una vez formulada la definición de convergencia uniforme, GARAVITO no la emplea en ninguna otra parte. Por supuesto, tampoco la provecha en conexión con el método de los infinitesimales. Nada que extrañar: en el *Curso de análisis* de JORDAN están muy bien presentes y diferenciadas ambas convergencias, pero el tratamiento del principio de sustitución sigue haciéndose con base en el límite simple.

### Las ambigüedades sobre los fundamentos en el curso de Acosta Villaveces de 1951

JORGE ACOSTA VILLAVECES se graduó en la Facultad de Matemáticas e Ingeniería de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, en 1912, el mismo año en que dos estudiantes de la misma facultad, MUÑOZ y MERCHÁN, escribieran las notas del curso de GARAVITO. Fue el primer alumno de su promoción, el más destacado discípulo de GARAVITO y, por ello mismo, su sucesor en la cátedra de matemáticas superiores de la misma facultad.<sup>22</sup> Uno de sus alumnos, el ingeniero FERNANDO MARTÍNEZ, nos ha dado preciosas informaciones que hemos incorporado en este trabajo, principalmente sobre las características de la enseñanza que recibió de ACOSTA en los cursos de tercer año (1948) sobre cálculo integral y ecuaciones diferenciales. Los estudiantes que tomaban este curso habían cursado la aritmética analítica<sup>23</sup> en el primer año, y el álgebra superior y el cálculo diferencial en el segundo año. Los cursos de cálculo se impartían de acuerdo al STURM, pero los estudiantes más aventajados tenían el Humbert como libro de consulta. Esta parece haber sido una costumbre que se practicaba de mucho tiempo atrás en la facultad, ya que entre la lista de libros del ingeniero civil RITO ANTONIO MARTÍNEZ, padre de Fernando, se encontraban desde 1916 los dos volúmenes del curso de HUMBERT.<sup>24</sup>

ACOSTA fue uno de los primeros matemáticos colombianos en asumir la tarea de publicar sus lecciones de cálculo en las revistas de mayor circulación entre ingenieros y profesores de matemáticas. En 1932 publicó en los "Anales de Ingeniería" un artículo sobre el cálculo del valor aproximado de una serie por medio de integrales, en donde expresa la concepción geométrica de integral definida como área bajo la curva de la función que analizaremos más adelante. Una vez creada la *Revista de la Universidad Nacional de Colombia*, ACOSTA publicará por entregas entre 1945 y 1948 varias lecciones de su curso de cálculo integral.<sup>25</sup> Luego, en 1951, apareció su libro "Análisis matemático" que incorpora la totalidad de las lecciones que durante más de veinte años impartió en la facultad en los cursos de cálculo integral y de ecuaciones diferenciales.<sup>26</sup> Este es el primer texto matemático de su clase que se publicó en el país, quince años antes de que los matemáticos y docentes universitarios colombianos asumieran la costumbre profesional de escribir y publicar libros para la enseñanza universitaria de las matemáticas. La publicación del "Análisis matemático" le mereció a ACOSTA los mayores reconocimientos de la comunidad académica de la época; en 1952 recibió el *Premio Diodoro Sánchez* de la Sociedad Colombiana de Ingenieros, y en 1954 la *Medalla Francisco José de Caldas*. En lo que sigue presentamos algunos de los resultados a los que hemos llegado en el estudio de esta obra, particularmente en conexión con el tratamiento de las cuestiones de los fundamentos del cálculo y los nuevos cánones del rigor del análisis.

El capítulo I empieza precisando el objeto del cálculo integral: "En el cálculo diferencial se estudian los procedimientos para obtener las derivadas de las funciones; el problema inverso, o sea la investigación de las funciones cuyas derivadas se conocen, es el objeto del cálculo integral". ACOSTA traduce enseguida el primer párrafo de la lección 27 del curso de STURM, en el que se explica en qué consiste en términos matemáticos "la

<sup>21</sup> Ver la tesis de VILLEGAS [22, pág. 183].

<sup>22</sup> Ver la noticia biográfica de ACOSTA en el diccionario de MEDINA [18, págs. 84-85].

<sup>23</sup> Ver ACOSTA [1, págs. 578-587]. Una vez establecida una fórmula entre una suma de Cauchy y la integral definida de una función cualquiera, ACOSTA presenta varios métodos para apreciar el grado de aproximación de esta suma. El razonamiento es puramente operatorio e instrumental, sin que se manifieste ninguna preocupación por las condiciones de existencia de la integral definida.

<sup>24</sup> Ver HUMBERT [16]. El ejemplar que hemos consultado en la Biblioteca de la Academia Colombiana de Ciencias perteneció a SANTIAGO GARAVITO y contiene anotaciones al margen.

<sup>25</sup> ACOSTA [2] y ACOSTA [3]. Por "Análisis matemático" se entiende solamente aquí el cálculo integral y las ecuaciones diferenciales; los cursos más avanzados de la formación en la Facultad de Matemáticas e Ingeniería. La formación en cálculo diferencial es considerada tan básica como la de los cursos de aritmética, álgebra y geometría analítica. Probablemente por ello y porque desde GARAVITO (si no antes, desde BERGERON) se había impuesto un patrón de enseñanza del cálculo diferencial de acuerdo al Sturm, no se hizo necesaria entre nosotros la publicación de un libro en esta área.

<sup>26</sup> ACOSTA [3].



investigación de las funciones cuyas derivadas se conocen". La idea se formaliza en la siguiente proposición matemática que hoy conocemos como el primer teorema fundamental del cálculo (TFC1): "Sea  $f(x)$  una función continua de la variable  $x$ ; vamos a demostrar que siempre existe otra función  $\varphi(x)$  que tiene por diferencial a  $f(x)dx$ ".

Aquí encontramos una diferencia notable con STURM: ACOSTA agrega la condición de *continuidad*. En ello se distingue de la tradición de los textos de cálculo del siglo XIX que representa STURM (los cuales no hacen explícita esta condición en éste y otros teoremas, aunque la asumen de hecho), y se aproxima a los cursos de TANNER, JORDAN, GOURSAT y HUMBERT, entre otros. Anotemos tres consideraciones con respecto al el curso de GARAVITO de 1912: allí también se agrega la condición de continuidad a la propiedad antes mencionada, se designa tal propiedad como "principio fundamental" y se enuncia en términos de derivadas y no de diferenciales. Sin embargo, agregar o no al enunciado la continuidad de  $f$  es solo una diferencia nominal, ya que GARAVITO y ACOSTA tanto como STURM entienden esta condición en el sentido de que la representación geométrica de  $f$  es una curva continua. Luego volveremos sobre este asunto.

Antes hay que señalar que la determinación de GARAVITO y ACOSTA de formular y "demostrar" de entrada el TFC1, plantea una distinción muy importante con el estilo de CAUCHY. Mientras que para los primeros el TFC1 es el punto de partida o el "objeto de estudio" del cálculo integral, para Cauchy la integral no comienza siendo antiderivada, sino un objeto matemático cuya propiedad característica es preciso definir de manera analítica. En el capítulo 21 del *Cours d'Analyse* CAUCHY define la integral y establece su existencia. Sólo después está en capacidad de formular y demostrar proposiciones sobre este objeto matemático nuevo. El TFC1 aparece en el capítulo 26 y su demostración involucra al menos dos de tales proposiciones: el *Teorema del Valor Medio* para integrales y la aditividad de la integral definida sobre intervalos. De esta manera, CAUCHY inaugura una tradición que hace parte de la cultura matemática actual.

La adopción de este punto de vista se justificó históricamente al menos por tres consideraciones<sup>27</sup>: Uno, se sabía que existen casos en los que es posible definir la integral en el sentido del área bajo la curva, sin

que el valor del área coincida con el valor de la derivada en los extremos del intervalo. Dos, FOURIER había trabajado con áreas de funciones continuas que sin embargo son discontinuas en el sentido de EULER. Tres, era conocido que se puede determinar la integral definida de una función representable por series trigonométricas aunque la función que representa la integral no sea diferenciable. GARAVITO y ACOSTA o no eran suficientemente conscientes de estas razones, o consideraron que no eran pertinentes para introducir el rigor de CAUCHY en la enseñanza en Colombia. El hecho es que a lo largo de medio siglo se reprodujo en nuestra más importante universidad el anacronismo consistente en pensar la integración como la inversa de la diferenciación, de la forma como lo hacían EULER, BERNOULLI, LAGRANGE y LAPLACE en el siglo XVIII. Esta decisión parece corresponder a un interés pedagógico deliberado de aprovechar representaciones mentales de la relación inversa entre ambas operaciones, mediante el modelo geométrico de la integral como área.

Una vez formulado el TFC1, ACOSTA pasa a establecer la existencia de la integral por medio del área determinada por el grafo de  $f$  y los ejes cartesianos. El procedimiento es similar al empleado por GARAVITO. Ambos se inspiran en STURM, aunque éste no habla explícitamente de demostrar. GARAVITO y ACOSTA pretenden demostrar que la diferencial  $\Delta u$  del área  $u$  es la función. (Primera dificultad: ninguno de los dos demuestra la existencia del área; seguramente porque suponen como STURM que ésta es una noción común, y por tanto aceptable *a priori*. Más adelante volveremos sobre esta dificultad). El procedimiento de ACOSTA es sensiblemente diferente en este punto al de STURM. STURM no utiliza el principio de sustitución, sino que supone implícitamente que la función es monótona para preservar en el límite las relaciones geométricas entre los rectángulos y el elemento de área; es decir, para que sean posibles las siguientes desigualdades cuando  $x \rightarrow x'$ :

$$f(x) \leq \frac{\Delta u}{\Delta x} \leq f(x')$$

$$\lim_{f(x') \rightarrow f(x)} \frac{\Delta u}{\Delta x} = f(x)$$

$$du = f(x)dx$$

ACOSTA elude la comparación del área  $\Delta u$  con los rectángulos  $f(x)\Delta x$  y  $f(x')\Delta x$  y la anterior consideración de desigualdades. Supone que  $\Delta u$  y  $\Delta x$  son infini-

<sup>27</sup>Estas consideraciones y algunas de las que siguen son planteadas para el caso del curso de GARAVITO en la tesis de VILLEGAS [22]; ellas son igualmente aplicables al curso de ACOSTA.

tesimales asociados y que  $\Delta u$  se descompone en un rectángulo y un triángulo. El rectángulo  $f(x)\Delta x$  es del mismo orden infinitesimal de  $\Delta x$  y corresponde a la parte principal del incremento  $\Delta u$ ; es decir, la diferencial  $du$ . Entonces,  $du = f(x)dx$ .

En resumen, ACOSTA asume la monotonía de la función (continua) en los intervalos  $(x, x')$ ; también utiliza (implícitamente) el principio de sustitución cuando elimina una cantidad infinitesimal para quedarse con la parte principal del incremento. Adicionalmente su demostración reposa sobre la aceptación de que el área es una noción *a priori*. Estas son las tres características que, desde el punto de vista de los fundamentos, distinguen a un texto de análisis como de la segunda generación.

Demostrada la existencia de  $\varphi(x)$  cuya diferencial es  $f(x)dx$  siendo  $f$  continua, a continuación se introducirá la integral indefinida utilizando esta propiedad fundamental.<sup>28</sup> ACOSTA y GARAVITO siguen las ideas de la exposición de STURM en los párrafos 321 y 322 de la lección veintisiete. En lo único en que difieren sus presentaciones es que antes de continuar transcribiendo (con ligeras modificaciones) los apartes de la lección de STURM sobre las reglas de integración,<sup>29</sup> ACOSTA incluye casi textualmente en su libro la siguiente advertencia tomada del curso de HUMBERT: "Debe advertirse que no hay ningún método general para encontrar las integrales de las funciones: es más, si la función  $f(x)$  es una combinación de funciones elementales (algebraicas, exponenciales, circulares directas o inversas, logarítmicas, etc.), sólo en casos muy particulares su integral será una combinación semejante, de suerte que el cálculo integral conduce desde el principio al estudio de funciones nuevas".<sup>30</sup>

Antes hemos dicho que parece haber obrado un criterio pedagógico cuando ACOSTA escoge el enfoque de STURM como lineamiento general para presentar su cálculo integral. Este interés debe haberse originado en la formación impartida por GARAVITO de acuerdo con este enfoque, y en su larga apropiación dentro de la cátedra de matemáticas superiores que ACOSTA regentó por más de veinticinco años como sucesor de su maestro. Esta formación y esta práctica pedagógica estructuraron

las concepciones sobre la enseñanza del cálculo que se expresan en su libro. Sus lecturas personales de libros más avanzados con respecto al STURM, como el curso de HUMBERT parece que no alcanzaron a afectar sustancialmente tales concepciones. Pero no deja de ser interesante desde el punto de vista histórico, tener evidencias de que Acosta sí estaba enterado de cuestiones decisivas del programa de rigor del análisis, como las que plantea HUMBERT en conexión con la cita anterior sobre la integración.

En la continuación de su argumentación, HUMBERT aboga por un tratamiento "puramente algebraico" de la demostración de TFC1, y critica la demostración geométrica por cuanto reposa sobre la noción primitiva de área:<sup>31</sup> "... cuando se utiliza una representación (tracé) geométrica, ésta supone que la curva  $y = f(x)$  satisface ciertas condiciones (entre otras la continuidad) que no son definidas de manera precisa y que no desempeñan un papel explícito en el razonamiento". En pie de página observa al respecto que hablando geométricamente, toda función continua debería tener derivada, puesto que su curva continua tendría una tangente en cada punto. Pero, "se sabe que esto no es así, y este ejemplo comprueba el peligro de los razonamientos geométricos en las cuestiones de puro rigor". Recordemos que cuando HUMBERT publica el segundo volumen del cálculo integral, en 1904, ya se conocen dos resultados de 1875 en conexión con este asunto: la *función de Weierstrass* que no es derivable y tampoco monótona en ningún intervalo, y la *función de Darboux* que no es monótona en ningún intervalo.

En cuanto a la caracterización puramente algebraica de la integral definida como el límite de las sumas de Cauchy cuando se divide el intervalo en una partición, ACOSTA seguramente sabía (por su lectura de HUMBERT u otros) que aquí subyace la propiedad del *teorema de Heine* de 1872 de que toda función continua es continuamente uniforme en un intervalo cerrado. Es por esta razón que HUMBERT comienza por introducir los teoremas sobre los distintos tipos de continuidad en su presentación de la integral definida, y con base en este presupuesto define el concepto y establece sus propiedades. Se plantea entonces una delimitación clara y precisa que

<sup>28</sup> ACOSTA [3, pág. 9] retoma la imagen utilizada por GARAVITO [14, pág. 341] de que siendo la integración y la diferenciación dos operaciones inversas, los signos que las representaban, aplicados a la misma función, se destruyen mutuamente.

<sup>29</sup> Pequeños detalles convencionales que podrían sugerir filiaciones: ACOSTA introduce aquí el subtítulo de *Reglas y procedimientos usuales de integración*; GARAVITO había hecho lo propio pero con un título ligeramente diferente: *Reglas para la integración de funciones*. Este es el título de STURM. HUMBERT titula el párrafo correspondiente: *Procedimientos de integración*.

<sup>30</sup> HUMBERT [16, pág. 57]; ACOSTA [3, pág. 9]. Esta advertencia por supuesto no aparece ni en STURM ni en GARAVITO.

<sup>31</sup> HUMBERT [16, págs. 84-85].

separa conceptualmente los textos de cálculo de la segunda generación (STURM) de los textos de la tercera generación (HUBBERT). Pero, nuevamente, ACOSTA pasa de largo en su enseñanza sobre un punto tan fundamental. La exposición del capítulo 2 de su libro sobre la integral definida como área es *grasso modo* la de STURM. Sin embargo, se aparta de STURM cuando da una "demostración puramente analítica" de la integral definida como límite de las sumas de Cauchy; en esta prueba implícitamente pretende subsanar la ausencia del concepto de continuidad uniforme, utilizando una de las versiones del principio de sustitución.<sup>32</sup>

### Conclusión sobre la cultura de los fundamentos en Colombia hasta los años 1950

Durante los cien años que van desde que BERGERON enseñó su curso de cálculo diferencial en el Colegio Militar, hasta la publicación del libro de ACOSTA en la Universidad Nacional, se aclimató en el país una cultura sobre los fundamentos del análisis de corte esencialmente francesa. Los planes de estudio de los colegios e instituciones universitarias legitimaron esta influencia, por lo menos en lo que se refiere al último año de la formación en cálculo diferencial, integral, ecuaciones diferenciales (en épocas más recientes) y mecánica racional. En nuestras instituciones circularon textos de análisis de primera, segunda y tercera generación que venían precedidos del prestigio de haber sido empleados para la enseñanza en escuelas y facultades francesas. Sin embargo, las concepciones de los pioneros de esta enseñanza, las prácticas pedagógicas de naturaleza operatoria e instrumental, los débiles intercambios con los medios matemáticos internacionales, la precariedad de monografías y memorias originales en nuestras bibliotecas y la casi inexistente demanda interna de conocimientos avanzados en matemáticas puras y aplicadas, favorecieron que esta cultura llevara la impronta del libro más influyente del período estudiado por nosotros: el curso de STURM, una obra de segunda generación. Esta situación es la misma aún en la etapa de los años 1940 cuando en el marco de esta cultura operatoria, se expresaron tímidamente corrientes del rigor del análisis pertenecientes a textos de la tercera generación como el HUBBERT. Estos libros se encontraban de tiempo atrás en las bibliotecas públicas y privadas en donde nuestros profesores y estudiantes

más aventajados los consultaron para su formación personal,<sup>33</sup> pero no se generó ningún interés de apropiarse de tales obras para transformar cualitativamente las muy conservadoras prácticas pedagógicas públicas.

Una situación distinta se presentaba por la misma época en otros países latinoamericanos. En Perú, por ejemplo, en donde el estudio de las matemáticas en la Universidad Católica de Lima por aquella época era reconocido por su alto nivel, se publicó en 1945 un completo curso en dos volúmenes de análisis matemático.<sup>34</sup> La factura de esta obra es claramente de tercera generación. Su autor, CRISTÓBAL LOSADA Y PUGA, catedrático de esa universidad y célebre hombre público, explica en el prólogo que ella se originó en la necesidad de "poner al alcance de mis alumnos aquellos puntos teóricos que no suelen encontrarse tratados en los textos corrientes de cálculo"; se refiere a los fundamentos de la teoría de conjuntos, la teoría de los números reales y la teoría de funciones continuas. En particular reconoce las filiaciones de los capítulos de su tratado sobre las funciones continuas, con el "gran Cours d'Analyse Mathématique del maestro francés Édouard Goursat". También dice haber consultado en la elaboración de su libro todos los tratados clásicos de análisis franceses que "como todos lo saben y reconocen, (es en esto) la maestra del mundo". En fin, dice que su libro responde al *desideratum* de presentar a sus alumnos en español "una exposición amplia y rigurosa del Análisis, que permita abordar primero el estudio de las obras monográficas y luego el de las memorias originales de los investigadores, así como por otra parte resolver las cuestiones a menudo arduas que plantean las ciencias aplicadas". En otro trabajo nos proponemos estudiar el curso de LOSADA y analizar su enseñanza en Lima de manera comparativa con la de ACOSTA en Bogotá.

### Bibliografía

- [1] Acosta, J. (1932) Cálculo aproximado de la suma de un número finito de términos de una serie por medio de las integrales definidas. *Anales de Ingeniería*, 40 (no. 471)(1984), 578-587.
- [2] Acosta, J. (1945-1948), *Curso de análisis matemático dictado en la Facultad de Matemáticas e Ingeniería*. *Revista de la Universidad Nacional de Colombia*, no. 3(1945), 335-346; no. 4(1945), 309-331; no. 12(1948), 261-274. (1951):
- [3] Acosta, J. (1951), *Análisis Matemático. Curso dictado en la Facultad de Matemáticas e Ingeniería de la Universidad Nacional*. Editorial Mirerva, Bogotá.

<sup>32</sup>El "teorema conocido" de que si  $\lim \sum \Delta x = b - a$ , entonces  $\lim \sum x \Delta x = 0$ , ACOSTA [3, pág. 86].

<sup>33</sup>Para el caso de HUBBERT [16, ver la nota 23].

<sup>34</sup>LOSADA [17]. En la biblioteca de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Colombia se encuentra el ejemplar de esta obra que fue enviada personalmente por LOSADA al mismo tiempo de su publicación en 1945.

- [4] **Albis, V. & L. I. Soriano-Lleras** (1976), *The work of Ludewig Liévaro on the foundations of real numbers*, *Historia Mathematica*, **3**, 161-166.
- [5] **Albis, V. S. & C. H. Sánchez** (1998), *Descripción del curso de cálculo diferencial de Aimé Bergeron en el Colegio Militar*, *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **xx**.
- [6] **Arbeláez, G. I.** (2002), *Las nociones de infinito y continuo en la obra del matemático ludoleto Leónidas Reyes (1834-1919)*, En ARBOLEDA, L. C. & M. PATY (2002), *Formación y desarrollo de la cultura científica en Colombia. Las matemáticas y la física en los siglos XIX y XX* Informe final del proyecto ECOS/Nord, No. 97PCF08.Coleciencias.
- [7] **Arboleda, Luis Carlos** (1993), *Matemáticas, cultura y sociedad en Colombia*. En Quevedo et al. (1993), 15-172.
- [8] **Arboleda, Luis Carlos & Michel Paty** (2002), *Formación y desarrollo de la cultura científica en Colombia. Las matemáticas y la física en los siglos XIX y XX* Informe final del proyecto ECOS/Nord, No. 97PCF08.Coleciencias.
- [9] **Bergeron, Aimé** (1851), *Cuaderno de cálculo diferencial. Lecciones dictadas por Aimé Bergeron. Año de 1851*, Bogotá, de Sixto I. Barriga. Manuscrito en el Fondo Pineda de la Biblioteca Nacional de Colombia, No. de índice 2310.
- [10] **Cauchy, A.-L.** (1821), *Cours d'Analyse. (Algèbre)*. Paris. Traducción al español: *Curso de Análisis*. Colección Mathema, UNAM, 1994, México.
- [11] **Dini, U.** (1878), *Fondamenti per la teoria delle funzioni di variabili reali*. Nistri. Pisa.
- [12] **Dugac, P.** (1978), *Sur les fondements de l'analyse de Cauchy à Baire*. Tesis de Doctorado de Estado en Matemáticas. Universidad Pierre et Marie Curie, París.
- [13] **Garavito, J.** (1897), *Los números incommensurables*. *Anales de Ingeniería*, **9**, 338-346.
- [14] **Garavito, J.** (1912), *Conferencias de cálculo diferencial e integral. Profesadas por Julio Garavito Armero en 1912 en la Facultad de Matemáticas e Ingeniería de la Universidad Nacional de Bogotá*. Redactadas por los alumnos José A. Muñoz T. & E. Merchán C. Manuscrito inédito conservado en el Fondo Lleras de la Biblioteca del Departamento de Matemáticas y Estadística de la Universidad Nacional de Bogotá.
- [15] **Gispert, H.** (1983), *Sur les fondements de l'analyse en France (à partir de lettres inédites de G. Darboux et de l'étude des différentes éditions du "Cours d'analyse" de C. Jordan)*. *Archive for History of Exact Sciences*, **28**, 37-108.
- [16] **Humbert, G.** (1903-1904), *Cours d'Analyse professé à l'École Polytechnique*. 2 vols. Gauthier-Villars, Paris.
- [17] **Losada y Puga** (1945), *Curso de Análisis Matemático*. 2 vol. Editorial Lumen, Lima.
- [18] **Medina Muñoz, L. R.** (2000), *Tradición académica. Diccionario biográfico y bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá.
- [19] **Quevedo, E. et al.** (1993), *Historia social de la ciencia en Colombia*. 11 volúmenes. Coleciencias-Tercer Mundo editores. Bogotá.
- [20] **Sánchez Botero, C. H.** (2002), *Cien años de historia de la matemática en Colombia*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**, 239-260.
- [21] **Sturm, Ch.** (1857-1859), *Cours d'Analyse de l'École Polytechnique*. 1ª edición. (1908) 14ª edición. Dos volúmenes. Gauthier-Villars, París.
- [22] **Villegas, G.** (1992), *Sobre el curso de cálculo diferencial e integral "à la Cauchy" de Julio Garavito. 1912*. Tesis de Magister en Matemáticas. Universidad del Valle, Cali. Colombia.
- [23] **Zerner, M.** (1986), *Sur l'analyse des traités d'analyse: les fondements du calcul différentiel dans les traités français, 1870-1914*. *Cahiers de didactique des mathématiques*; no. 30, 1-30. IREM, Université Paris 7.
- [24] **Zerner, M.** (1994), *La transformation des traités français d'analyse (1870-1914)*. Laboratoire Jean-Alexandre Dieudonné, Université de Nice, Prepublication n° 389, págs. 1-89.

# A PROPÓSITO DE UN TEXTO PARA LA ENSEÑANZA DE LA QUÍMICA EDITADO A PRINCIPIOS DEL SIGLO XX EN COLOMBIA

por

Inés Bernal de Ramírez\*

## Resumen

**Bernal de Ramírez, I.:** A propósito de un texto para la enseñanza de la química editado a principios del siglo XX en Colombia. . Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(101): 545-553. ISSN 0370-3908.

Se presenta una reseña del texto y se examinan las diversas circunstancias que afrontaba la enseñanza de la química a principios del siglo XX y las que se viven hoy en Colombia. Se hacen algunas consideraciones y sugerencias sobre la metodología de la enseñanza de esta ciencia a nivel básico para el ciudadano común.

**Palabras clave:** Química, Enseñanza, Historia, R. Zerda Bayón.

## Abstract

A review of the text is given and the diverse circumstances which confronted teaching of chemistry at the beginning of the 20<sup>th</sup> century is examined. Some suggestions are offered concerning the teaching of this science for ordinary people.

**Key words:** Chemistry, teaching, History, R. Zerda Bayon.

## Introducción

La enseñanza de las ciencias en la escuela primaria es un medio para desarrollar en los niños el sentido de observación del mundo que los rodea y las habilidades de relacionar dichas observaciones para comprender problemas más complejos. Parece que esta preocupación de la

formación e instrucción en el área de química del ciudadano común ya se manifestó como una prioridad en nuestro país a comienzos del siglo XX cuando el Ministerio de Instrucción Pública escogió a don Rafael Zerda Bayón como maestro de maestros en las Escuelas Normales de la época.

Don Rafael Zerda Bayón utilizó su gran erudición en el tema, adquirida por la práctica directa, para condensar lo que seguramente se encontraba diseminado en los tex-

\* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

tos de química, de higiene, de fisiología, de tecnología y de agricultura, y crear un texto que según sus palabras "obedece a un plan general de instrucción en este ramo de las ciencias, instruir a los habitantes de cada localidad de la República en el conocimiento de las materias primas de que disponen para el trabajo.

El mismo autor nos describe la intencionalidad de su obra así: "El presente libro está escrito para los principiantes que no tienen noción ni idea alguna de la Química. No está preparado para los sabios y eruditos sino para los alumnos de las escuelas. Solamente me ocupé de esta primera parte de la obra en el estudio de los elementos químicos que entran en la formación de los alimentos, y en la segunda parte de la química en relación con los alimentos y las bebidas, suprimiendo fórmulas, términos técnicos, y lo más posible, asimilándolo a nuestras costumbres y modo de ser ampliamente nacional, para no ser repulsivo a los estudiantes".

Más adelante, en el prólogo, el autor manifiesta: "El indeclinable orden que me he propuesto seguir en la descripción de cada uno de los cuerpos de que me ocupé, obedece a un plan general de instrucción en este ramo de las ciencias: instruir a los habitantes de cada localidad de la República en el conocimiento de las propiedades de las materias primas de que se dispongan para el trabajo, en la firme convicción de que el progreso hecho en las artes y en la industria, lo mismo en la paz que en la guerra, es dependientemente proporcional al mayor cúmulo de conocimientos experimentales adquiridos por los hijos de una nación, de las propiedades de la materia que dispone".

Me pareció importante recoger el espíritu con que se concibió esta obra en los principios del siglo XX, en un país eminentemente rural que trataba de salir de un conflicto político interno que lo había dejado desangrado y empobrecido. Las pocas personas pudientes y cultas ansiaban que sus hijos se prepararan en el extranjero para que a su regreso colaboraran para sacar al país del atraso. Podemos deducir que uno de los jóvenes afortunados fue don Rafael Zerda, quien en su obra manifiesta haber sido alumno de don Ezequiel Uricoechea, y que por sus apellidos se sabe que pertenecía a esa elite culta de la Bogotá de entonces.

En la misma obra recoge una síntesis biográfica del autor así: fue el doctor Rafael Zerda Bayón, "químico naturalista de la República de Colombia explorador científico de la región amazónica, colaborador del "Times" de Londres, inventor potentado de instrumentos, aparatos y procedimientos técnicos y científicos por los gobiernos colombiano, británico, alemán, francés, belga, austriaco,

italiano, ruso sueco, noruego y otras naciones europeas; ex catedrático de Ciencias Físicas y Naturales de la Universidad del Cauca, de Química en el Colegio de Nuestra Señora del Rosario, de Física y Química médica en la Facultad de Medicina, actual catedrático de Física y Química en la Universidad Republicana y miembro activo de la Sociedad de Naturalistas Colombianos; ex profesor de la Escuela Nacional de Telegrafía, etc.", es decir, según esta presentación, uno de los más importantes químicos de su época en la Bogotá de principios del siglo XX.

El libro fue encomendado por el Ministerio de Instrucción Pública para suplir la necesidad de un texto de enseñanza de la Química que brindara la posibilidad de su estudio a las alumnas de las Escuelas Normales de la Nación para prepararlas como maestras en esta asignatura que fue oficialmente incluida en el plan de estudios de las escuelas en el año de 1920.

### Estructura de la obra

La obra se divide en dos partes: En la primera el autor presenta una idea general de la química mostrando con fenómenos cotidianos cuál es su contexto e importancia definiéndolos así: "La Química trata de todas las transformaciones o cambios de carácter permanente que experimentan los cuerpos puestos en contacto; de la naturaleza de los cuerpos nuevos que se forman; de sus propiedades y de las aplicaciones que se dan en las artes, en la industria, en la economía doméstica, en la agricultura, en la medicina etc., dependiendo siempre sus aplicaciones de sus propiedades". Los dos primeros capítulos los dedica a introducir al estudiante en la estructura de la materia y de sus estados, y en el tercero dirige su atención a los elementos que entran en la composición de las materias alimenticias. Aprovecha este capítulo para introducir los conceptos de **análisis** y **síntesis** y presentar el fenómeno de la **combustión** dando indicaciones precisas sobre el comportamiento de la llama y su uso en las lámparas de los mineros.

El IV capítulo, titulado "Combinaciones del oxígeno y el hidrógeno", introduce el concepto de combinación química y fuerza de afinidad relacionándola con la energía en sus diferentes manifestaciones: calórica, lumínica y eléctrica. El objetivo principal de estudio es el agua y principalmente el agua potable y su uso en la producción de alimentos y bebidas como la cerveza y la chicha. El capítulo V incluye una guía práctica para el análisis del agua indicando la forma de preparación de los reactivos, entre ellos la solución de jabón utilizada para determinar la dureza del agua, la tintura de "campeche" para indicar la presencia de bicarbonatos, la solución de "añil" como

indicador de la presencia de nitratos y la solución de "curtidera o coriaria de Fucha" como indicador ácido base. Por considerar de gran importancia para la salud pública el uso del agua, da indicaciones muy precisas para su depuración con filtros de carbón y alerta sobre el uso de la loza común barnizada con compuestos plomíferos; para reemplazar estos barnices propone otro con base en cal y bórax que da terminado blanco a la loza y también da indicaciones para colorear este esmalte con compuestos que no son tóxicos.

Aconseja el uso de carbón de hueso muy calcinado para prevenir e impedir la corrupción de las aguas recogidas y apagar brasas bien encendidas en el agua que se toma en los viajes para poder beberla sin peligro.

El capítulo V continúa con una descripción cualitativa del azoe o nitrógeno y el ácido nítrico, el azufre y los ácidos sulfúrico, sulfuroso e hidrógeno sulfurado, el cloro, ácido clorhídrico y el cloruro de sodio, el fósforo, el carbono y sus compuestos como la hulla, la «plombagina», y otras manifestaciones como el carbón de leña, el coque y el negro de humo y combinaciones con oxígeno como el ácido carbónico y el óxido de carbón aprovechando para introducir los conceptos de "poder calorífico" y de "combustión". En seguida entra a describir los principales elementos importantes para la agricultura como son el potasio, el sodio, el calcio, el magnesio, y finalmente dedica atención al hierro. A través de este capítulo introduce al estudio de la química inorgánica organizando el conocimiento en la forma tradicional cualitativa que comprende:

a) **Estado natural:** Haciendo énfasis en sus manifestaciones en el territorio colombiano, merecen destacarse los comentarios de la presencia del azufre en el volcán del Puracé, en Buenavista en la vía del Quindío, como sulfuro de plomo en Ubalá, como sulfato de soda en Paipa y sulfato de magnesio en Ubaté. Atribuye la no existencia de peces en el río Cauca, desde la desembocadura del río Vinagre, a la presencia de ácido sulfúrico y anota la presencia de hidrógeno sulfurado en las aguas de Choachí.

b) **Propiedades físicas:** Su descripción nos permite en muchos casos deducir cuál es el nombre actual de la sustancia, como por ejemplo el de la "plombagina", "carbón de característica resbalosa y untuosa que sirve para fabricar lápices, como lubricante de partes metálicas y compactada sirve para conducir electricidad y calor", identificando de esta manera al grafito.

c) **Propiedades químicas:** Con ejemplos introduce los conceptos de oxidación, acidez y alcalinidad y describe

la obtención de algunos elementos a partir de compuestos naturales por reacciones simples.

d) **Propiedades fisiológicas:** Los apartes correspondientes contienen interesantes observaciones de los peligros del mal uso de diferentes sustancias, así como acertados consejos prácticos para contrarrestar efectos desastrosos.

Continúa cada aparte de este capítulo enriquecido con las propiedades organolépticas, la preparación y los usos naturales y artificiales de cada sustancia, permitiendo conocer el estado del conocimiento a principios del siglo XX y relacionándolo con la Colombia de esa época.

Desde el punto de vista didáctico en esta primera parte, al organizar el conocimiento en forma secuencial y enriqueciendo las descripciones con observaciones del medio natural, el profesor brindó la oportunidad de aprender los principios mínimos de la química inorgánica de entonces.

En la segunda parte muestra su gran capacidad pedagógica, pues selecciona, organiza y presenta toda la información fundamental de los alimentos y bebidas corrientes en el país, presentándola en forma amena y salpicada con comentarios de su propia experiencia, en tal forma que sin duda sus alumnos lograron asimilar este conocimiento y proyectarlo en su propio contexto.

Inicia la exposición definiendo los objetivos del análisis cualitativo y del análisis cuantitativo y de los que llama "principios inmediatos de los vegetales" que clasifica como azoados y no azoados, es decir, los que contienen nitrógeno y los que no lo contienen; reuniendo en el primer grupo los carbohidratos y las grasas, en el segundo las sustancias proteínicas y dejando en capítulo aparte las materias minerales, acercándose a la tradicional clasificación de los nutrientes que aceptamos hoy como "análisis próximo", ignorando solamente lo que conocemos como fibra bruta.

En la introducción ilustra también sobre la acción del calor, la luz, la electricidad y el aire y de algunos reactivos químicos sobre las materias alimenticias orientando la atención sobre los fenómenos de fermentación y putrefacción y dando consejos prácticos para evitar dichos fenómenos en diversos alimentos.

A los alimentos de origen animal les dedica ocho capítulos que inician con la apreciación de las transformaciones que sufren en las operaciones culinarias de pelado y cocción; en seguida hace unas breves consideraciones sobre la digestión en el hombre y la influencia que tienen

RAFAEL ZERDA BAYÓN

## QUÍMICA DE LOS ALIMENTOS

ADAPTADA A LAS NECESIDADES  
ECONÓMICAS E HIGIENICAS DE COLOMBIA

Bogotá—Imprenta del Comercio—1917

Figura 1. Portadilla del Libro "Química de los Alimentos" de Rafael Zerda Bayón

las preparaciones culinarias y las «causas físicas y morales» sobre dicha función natural.

Sigue una descripción de las necesidades alimenticias del hombre según su edad, el papel que desempeñan los alimentos y bebidas en la vida del hombre y los animales, y desemboca en la clasificación de los alimentos en plásticos (o azoados), respiratorios (o hidrocarbonados) y los mixtos como la leche; introduce el concepto de caloría y en unos párrafos muy simpáticos da muy buenos consejos para una alimentación racional.

A continuación dedica su atención a la carne, la sangre, la gelatina, la cola, los huevos, la leche y el queso, estudiando sus propiedades físicas, químicas y organolépticas, en ocasiones las fisiológicas y los usos y da conse-

jos para su conservación en aquella época en la cual no se contaba con los sistemas de refrigeración. Los capítulos más extensos son los relativos a la carne y a la leche, y en este último merece destacarse el pesa leches o lactodensímetro que en las propias palabras del autor, quien lo bautizó como "aerómetro de corcho", es un "instrumento inventado para satisfacer la imperiosa necesidad económica e higiénica (de la determinación) de la densidad de la leche".

En los usos de la gelatina sorprende la idea que se tenía entonces para obtener papel gelatina para usos tipográficos y de la mención del aparato *polígrafo*, *hectógrafo* o *quirógrafo* como precursor de las fotocopiadoras actuales.

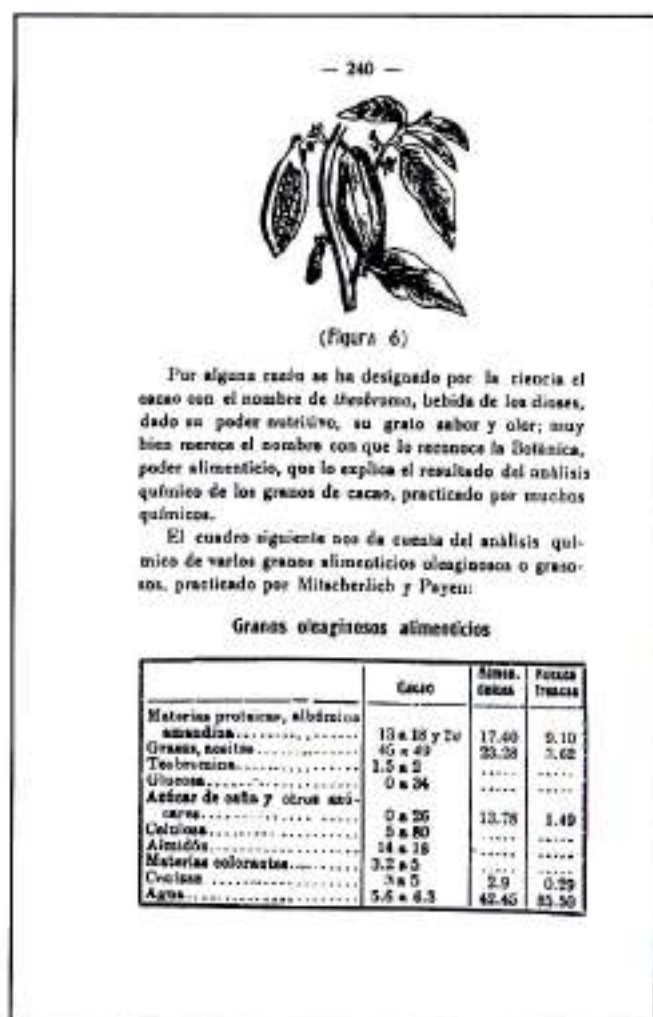
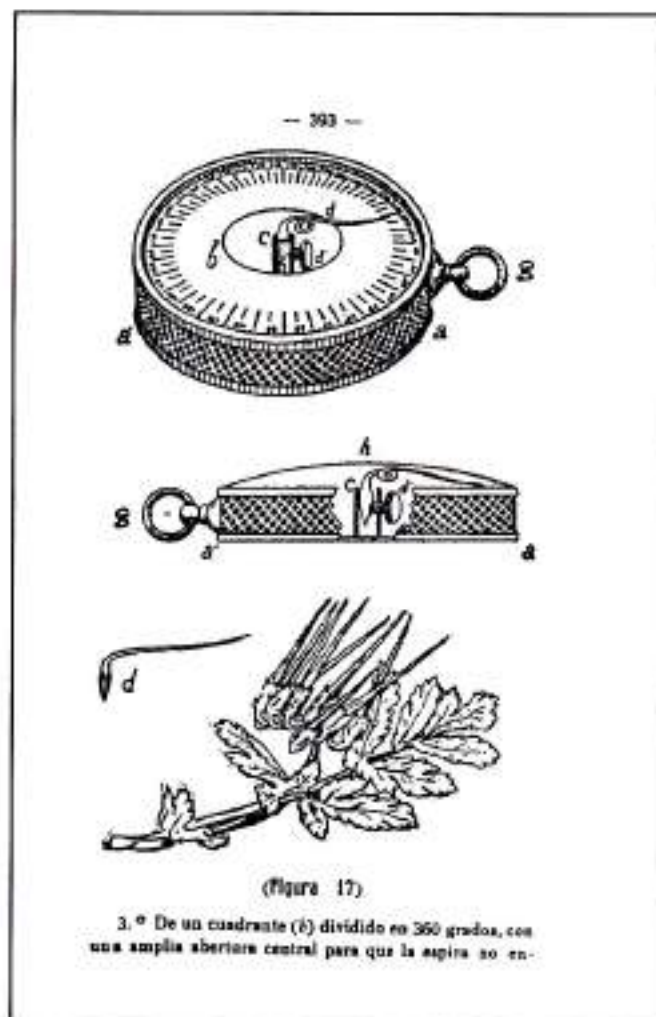
En el aparte titulado: "La medicación del niño y del hombre por medio de la leche" expone una serie de consejos que designa él mismo como "Lactoterapia", basados en observaciones directas del autor.

Entre los alimentos plásticos de origen vegetal estudia el gluten, la harina de trigo, el salvado, las pastas alimenticias y el pan exponiendo algunas consideraciones prácticas sobre el mejoramiento de la harina de trigo por medio de la agricultura y por medios químicos. Su lectura da idea de la riqueza agrícola existente entonces en la región del Tequendama que en la actualidad alberga una de las zonas industriales de Bogotá.

En los siguientes capítulos dirige su estudio al café, té, cacao y coca y a las raíces o bulbos alimenticios los cuales divide en: 1. Los que vuelven mucilaginoso el agua como la zanahoria, remolacha, salsifis, chuguas y nabos. 2. Los que son particularmente acres o tienen olor penetrante como los ajos y las cebollas. 3. Las raíces alimenticias ricas en fécula como la papa, la yuca, la arracacha, el malangay y las ibias, y 4. Plantas herbáceas como acelgas, cardos, coles, alcachofas.

En este capítulo hace la siguiente observación que me pareció importante: "Sabido es que los terrenos de Chocontá son una especialidad para el cultivo de los ajos, pudiendo ser una de las fuentes de riqueza y de prosperidad de esa región. ¿Cuál es la causa de esa especialidad? ¿Cuáles son las condiciones físicas de esa producción, la naturaleza de esos terrenos, su constitución química, condiciones climáticas del lugar, etc., para poder buscar otro lugar igual o semejante para el cultivo de esos bulbos y aun en esa misma localidad, para mejorar esos productos? La contestación a estas preguntas es de competencia del Ministerio de Agricultura, debiendo preocuparnos más el estudio y mejora de nuestros productos naturales que el cultivo y aclimatación de vegetación





Figuras 2-3. Dos páginas ilustradas del texto comentado en este artículo

extraña y aun completamente opuesta a la naturaleza física de nuestro medio. No tenemos conocimiento alguno en relación con nuestras producciones agrícolas, y sí pretendemos cultivar las ajenas”.

El capítulo XVIII lo dedica al estudio de los alimentos grasos de origen animal y vegetal: inicia con una exposición general sobre las propiedades organolépticas, físicas, fisiológicas y químicas de las grasas aprovechando para hablar del proceso de saponificación y la industria del jabón. Como alimentos usados estudia la manteca, la mantequilla y el aceite de olivas. En relación con el almacenamiento advierte de los peligros de las vasijas metálicas que contienen plomo, así como de las de cerámica con vidriados verdes o amarillos por contener este elemento y que puede llegar a contaminar los alimentos. En los cuatro ca-

pítulos siguientes presenta los alimentos respiratorios que ahora llamaríamos ricos en carbohidratos iniciando con el estudio de los almidones, la dextrina, el azúcar, el jarabe de azúcar y las mieles de caña y de abejas organizando la información en la forma que ha mantenido en toda la obra: estado natural, propiedades, obtención y usos.

Como continuación, en el capítulo XXIII, introduce el proceso de sacarificación para preparar las bebidas fermentadas como la cerveza, la chicha, el masato de maíz, de arroz y de ibias y el guarrus.

En el capítulo XXIV, al hablar de las frutas comunes en ese tiempo, presenta un trabajo realizado por él para obtener vino y brandy a partir de las “uvas de anís”. Habla de esa planta y llama la atención a los químicos del Ministe-

rio de Agricultura, quienes en su opinión "tienen la obligación de aplicar la ciencia al cultivo y desarrollo del trabajo, con los alimentos naturales del país y que disponen de las comodidades oficiales para hacer estudios completos con facilidad y provecho para el fomento de la agricultura, de la industria nacional y en beneficio del desarrollo de la riqueza pública" llamado hoy tan vigente como hace cien años. Además, con relación al estudio de las plantas nativas, sugiere que los "frutos y plantas que, sometidos a esmerados estudios de laboratorio, hoy que se destruyen como estorbo y dificultad para los trabajos agrícolas, mañana habrá que cultivarlos con esmero entre las desamparadas breñas, por haber sido convertidos por la ciencia en fuentes inagotables de trabajo y bienestar".

En relación con las frutas describe su composición química general y su transformación en espejuelos, jaleas y dulces, así como la obtención de esencias por destilación. Advierte también sobre el uso de colores de anilina y dice enfáticamente que deben prohibirlos, pues en su composición entran materias venenosas y recomienda colorear con plantas como la cúrcuma y el carmín de índigo para el verde o con la batatilla, la cochinilla, el carmín o el achiote para los amarillos.

Según los principios constitutivos divide los frutos en ocho categorías las cuales por parecer curiosas me permito resumir así:

1. Carnosos y pulposos que contienen azúcar, ácidos como cítrico, málico y tartárico y que se comen crudos sin previa preparación, ejemplos: anones, nísperos, chirimoyas, mangos, guayabas, etc., y otras que se comen cocidas o en confite o ensaladas como los tomates, calabaza, pepino, papaya, etc., con poco valor nutritivo.
2. Azucarados poco ácidos, contienen menos agua y son más nutritivos que los anteriores, ejemplo: brevas maduras, dátiles, cocos, maracayá, etc., se conservan mejor y se pueden convertir en "pasos".
3. Azucarados amiláceos, en los cuales la fécula y el azúcar se encuentran unidos, tienen menos agua y son más nutritivos que los anteriores como los cachipayes, los frutos del árbol del pan y los plátanos, de los cuales dice que su harina podría ser una industria nacional.
4. Los frutos oleaginosos o aceitosos, como el cacao, la nuez, el maní, el ajonjolí y las aceitunas.
5. Los frutos astringentes ricos en tanino como el membrillo, los madroños, los mortiño y el café.
6. Los aromáticos, que contienen aceites volátiles, más o menos acres y picantes que se usan como condimentos: el anís, el cilantro, los cominos, el cardamomo, el ají, la pimienta.
7. Frutos y granos de las leguminosas que son las más nutritivas por contener "una sustancia semejante por sus propiedades a la albúmina o a la caseína de la leche" y "además contienen materia grasa, fosfato y otras sales minerales que pueden por esto suplir la falta de carne, ejemplo: los chachapurritos o balayes, los frijoles, arvejas, habas peladas verdes, garbanzos y lentejas". Además observa que tienen nudillos en las raíces que "fabrican nitrógeno" combinando el "azoe" (nitrógeno) del aire con el oxígeno y así explica la fertilidad que el cultivo de estas plantas transmite al terreno en que se siembra.

Los capítulos XXV y XXVI los dirige al estudio de los condimentos. En el primero presenta un estudio muy completo sobre el vinagre: estado natural, propiedades físicas, organolépticas, químicas, y fisiológicas e introduce los procedimientos más usuales para obtenerlo, las condiciones del proceso de fermentación y sus caracteres distintivos. Presenta también al ácido piroleñoso o vinagre obtenido por la acción del fuego sobre la leña matizando con observaciones prácticas para su purificación y posterior utilización en la industria, la medicina y en tintorería.

Habla también de otros condimentos clasificándolos en frutas ácidas (piñuelas, piña, moras), condimentos aromáticos (clavo, laurel, canela, perejil, hinojo, salvia, azafrán, etc.), condimentos aromáticos acres (pimienta blanca y negra), acres sulfurados (ajos, cebollas, cebollita, alcaparras, mostaza, rábanos, capuchine y asafétida).

En el capítulo XXVII da una descripción de alimentos concentrados fabricados "con el objeto de introducir en el organismo en el menor volumen y peso posible, la mayor cantidad, actualmente admisible, de materias alimenticias azoadas de fácil digestión" a las que se les atribuyen propiedades vigorizantes y curativas. Entre ellas merece destacarse la harina lacteada, la albumosa y el sosón, concentrados de proteínas de carne y sangre, la somatosa o polvo de pescado y otras por el estilo.

Como cosa curiosa incluye el maíz entre los alimentos concentrados, pues según su opinión llena satisfactoriamente las condiciones higiénicas, su potencia alimenticia es superior a las preparaciones usadas, es de ilimitada y fácil adquisición y manifiesta que "su producción sea definitivamente organizada por ley, fuera del impío alcance de la usura, para que pueda servir de alimento a la

clase proletaria". Describe prolijamente la manufactura de la harina de maíz germinado que sirve como alimento sola o en preparaciones para los enfermos, convalecientes, niños y ancianos.

La tercera y última parte del libro contiene todo lo relativo a las bebidas alcohólicas, iniciando con la teoría y práctica de la fermentación y de la destilación. Aquí se encuentra una observación muy importante que creo resume la intencionalidad de la obra. Dice el autor: "Todo buen éxito de cualquier trabajo o industria depende de saber entender, interpretar y aplicar las leyes de la naturaleza en que se fundan, y son estas leyes bien interpretadas las que deben enseñarse en todos los establecimientos de instrucción pública elemental y secundaria".

En este capítulo describe con lujo de detalles la preparación de la chicha a partir del maíz y de la sidra a partir de las manzanas de Duitama, de la cerveza, el vino y de algunas bebidas fermentadas y destiladas. Concluye el capítulo con la descripción de los efectos fisiológicos del alcohol y unas reflexiones muy sabias sobre el alcoholismo y sobre el tratamiento y curación de la infección social del alcohol.

Finalmente, describe la fabricación de un higrómetro ideado por él y hace énfasis en la importancia del uso de este instrumento para conocer las condiciones atmosféricas para el almacenamiento de algunas sustancias alimenticias.

Consagra la propuesta de este instrumento al doctor Ezequiel Uricoechea, su maestro, de quien dice fue "un ilustre y abnegado sabio colombiano, que me enseñó a investigar y a saborear las delicias de la ciencia".

La construcción del instrumento aprovecha la gran sensibilidad a la humedad que presentan "los pistilos filiformes de los frutos del género *Erodium*, de la familia botánica de las geraniáceas y conocido vulgarmente con el nombre de alfilercito". Admira la inventiva del autor quien describe en detalle la construcción del instrumento, su calibración y la forma de uso, en forma tan clara que quienes quisieran reproducirlo seguramente lo podrían hacer dotando sus laboratorios con el aparato necesario para su docencia y aun dando ideas a los jóvenes para que al construirlo por sí mismos desarrollaran el gusto por la ciencia y obtuviesen la satisfacción de la propia realización.

### Consideraciones finales

Seguramente este texto fue un soporte extraordinario para las primeras maestras quienes proyectaban su labor según el método de la enseñanza tradicional que ahora llamamos de "exposición verbal", de innegable eficien-

cia, aun ahora que están en boga métodos de enseñanza; al contextualizar sus enseñanzas en el diario vivir mostraba a las maestras cómo la química las rodeaba y no era necesario contar con sofisticados aparatos y laboratorios para mostrar su esencia a los educandos y abocándola como la ciencia que estudia los cambios o transformaciones de la materia.

Los ciudadanos comunes que recibieron las enseñanzas entonces, seguramente modificaron su percepción del mundo natural sin temores por lo que la química representa, y por el contrario llenos de expectativas por lo que sus conocimientos podían contribuir a favor del progreso individual y colectivo.

El texto es de un gran valor para hacernos comprender muchos aspectos de lo que era Colombia hace un siglo, sus costumbres, creencias culinarias e higiénicas, y también pone de presente el esfuerzo que animaba la preparación de los maestros de primaria y secundaria, como personas que tendrían la oportunidad de forjar las mentes juveniles e influir en el futuro de la Nación.

¿Qué impacto pudo tener este texto en la enseñanza de la Química en el país? Seguramente algunos de los alumnos de los maestros que lo estudiaron en la Normal y se prepararon para mostrar estos conocimientos dentro del contexto social del país, fueron los primeros estudiantes de las carreras de Farmacia y Química creadas en las décadas de los 30 y a principio de los 40. La marcada orientación hacia la industria de la carrera de química en la Universidad Nacional en sus inicios, muy posiblemente pudo ser consecuencia de la formación de quienes gestaron su creación.

Al terminar de leer esta obra le queda a uno la sensación de que algo sucedió que hizo virar los estudios químicos dejando de lado nuestro contexto nacional y restando importancia a sus aplicaciones, como si después del primer esfuerzo creativo de donde surgieron la industria petroquímica, las varias cementeras, las siderúrgicas, la planta de soda, etc., se hubiera sentido que todo estaba hecho y que ya la química y su investigación no eran necesarias. Además que con la florescencia del cultivo y procesamiento de los alucinógenos se ha satanizado todo lo relativo a la química, con las consecuencias mentales y materiales que conocemos.

La obra de Rafael Zerda Bayón, además, enfoca el estudio de los fenómenos diarios de la Química, como dice su autor: "Suprimiendo fórmulas, términos técnicos y, lo más posible, asimilándolo a nuestras costumbres y modo de ser ampliamente nacional, para no ser repulsivo a los estu-

diantes". Yo me pregunto cómo hacer para que el estudio de la química, actualmente fincado en la teoría atómica y en la estructura interna de la materia tan difíciles de imaginar o de relacionar con los fenómenos cotidianos, pueda volverse agradable por parte de nuestros maestros de educación básica y deje de ser el terror de nuestros estudiantes; valdría la pena examinar las diversas metodologías de enseñanza retomando lo bueno que ofrece el sistema expositivo verbal y combinándolo con consideraciones y prácticas que de alguna manera ayuden a los alumnos a reflexionar sobre el fenómeno y a cambiar sus esquemas.

La Química un siglo después se ha enriquecido con numerosas teorías cuyo conocimiento permite explicar las propiedades de la materia y sus campos, sin embargo es innegable que su estudio es complicado para los alumnos, con un lenguaje completamente diferente que pretende explicar hechos y fenómenos que van más allá de la percepción submicroscópica y que requiere una buena dosis de imaginación para aceptarlos. Por eso es tan necesario que el profesor domine los conceptos que va a enseñar, sea capaz de ir despacio en su proceso para que logre afianzar en sus alumnos el conocimiento, repitiendo los conceptos, haciendo problemas numéricos o ejercicios diversos, matizando con relatos de experiencia propia, en fin, esforzándose para que los educandos encuentren en el aula lo que no pueden encontrar en un libro por bueno que sea y optimizando el tiempo de que dispone para lograr que nuestros jóvenes la acepten y la apropien. Tal vez sea el momento de hacer de nuevo un viraje para que el estudio de las ciencias se enmarque dentro de nuestro contexto nacional y permita preparar las mentes jóvenes para resolver nuestros propios problemas y para que se inicie nuevamente una aceleración en el progreso colombiano con el despertar de las mentes juveniles.

Determinación botánica de algunas plantas mencionadas en el libro según: Enrique Pérez Arbeláez "Plantas Útiles de Colombia". Edición de Centenario, Quinta Edición Fondo FEN. Colombia, Bogotá, 1996.

Dátiles	<i>Phoenix dactylifera</i> L. (PA 760)
Coco	<i>Cocos nucifera</i> L. (PA 547)
Árbol del pan	<i>Artocarpus communis</i> Fasst. (PA 642)
Plátanos	<i>Musa sapientum</i> (L.) O. Kunze. (PA 662)
Cacao	<i>Theobroma cacao</i> L. (PA 1008)
Nuez	<i>Juglans colombiensis</i> Dode (PA 1060)

Maní	<i>Arachis hypogea</i> L. (PA 777)
Ajonjolí	<i>Sesamum orientale</i> (PA 826)
Aceituna	<i>Olea europaea</i> L. (PA 676)
Clavo	<i>Eugenia</i>
Laurel	<i>Laurus nobilis</i>
Canela	<i>Cinnamomum</i>
Perejil	<i>Petroselinum vulgare</i>
Salvia	<i>Salvia</i>
Ajos	<i>Allium cepa</i>
Cebolla	<i>Allium sativum</i>
Alcaparras	<i>Capparis sculenta</i>
Rábanos	<i>Raphanus vulgaris</i>
Capuchine	<i>Trapaecolum majus</i>
Maíz	<i>Zea mays</i>
Zanahoria	<i>Daucus carota</i> Linne (PA 1030)
Cominos	<i>Cominum cyminum</i> L. (PA 1029)
Remolacha	<i>Beta vulgaris</i> L. (PA 858)
Café	<i>Coffea arabica</i> L. (PA 906)
Chuguas	<i>Oxalis tuberosus</i> Caldas
Cardamomo	<i>Cardamomum</i>
Acelgas	<i>Beta vulgaris</i> var. cicla (PA 858)
Ají	<i>Capsicum baccatum</i> L.; <i>C. frutescens</i> Willd.; <i>C. annuum</i> (PA 982)
Coles	Tallos o berzas <i>Brassica oleraceae</i> L. var <i>acephola</i> (PA 308)
Fríjoles	<i>Phaseolus vulgaris</i> (PA 807)

Campeche: *Hematoxylon campechianum* L. Es del sur de México de la América Central, Colombia, Venezuela, Guyanas y algunas Antillas. Se exploró mucho para extraer colorantes que fueron abandonados al inventarse las anilinas. (PA 216).

Uvas de anís: *Macleania ruplestris*, *Cavendishia cordiflora* (H.B.K) Hook. Especie cuyos frutos maduran en verde de sabor dulce áspero. (PA 353).

Cúrcuma: *Curcuma longa* L. Llamada también azafrán de la India (PA 1067).

**Carmín:** *Rivina laevis* L.: Se halla espontánea en muchos bosques y cafelados y cultivada en los jardines europeos (PA 397).

**Achiote:** *Bixa orellana* L. Sinónimo onatto: De origen americano. De él se obtiene el colorante natural usado en alimentos llamado avalo. Es también árbol ornamental. Como industria en grande ofrece perspectivas (PA 141).

**Anones:** *Anona squamata* Dunal (PA 67).

**Níspero:** *Achras zapota* L.

**Chirimoya:** *Anona cherimolia* Mill. Árbol originario de América. (PA 66).

**Mararay:** *Aiphanes caryotifolia* (H.B.K.) wende. Sin *Martinezia Caryotaefolia* H.B.K. (PA 734).

**Cachipay:** *Guilielma gasipaes* (H.B.K.) Bailey. Sin: *Guilielma chontaduro* Triana (PA 752).

**Membrillo:** *Cydonia vulgaris* Pesson (PA 882).

**Madroño:** *Rheedia madrunno* (H.B.K.) Planch et Triana (PA 496).

**Mortiño:** *Hesperomeles goudotiana* (Ducq) Killejs (PA 885).

**Anís:** *Pimpinella anisum* L. Sin: *Anisum officinarum* Moendi, *Carum anisum* Bail; *Sison anisum* Sping (PA 1935).

**Cilantro o culantro:** *Coriandrum sativum*, *Eryngium foetidum* L. (PA 1031).

**Añil:** *Indigofera anil* L. Fue antes de la fabricación de las anilinas base de una industria colombiana. Es uno de los colorantes vegetales más profusamente estudiados (Pérez Arbeláez 796).

**Curtidera o Coraria de Fucha:** *Coriaria thimifolia* H.B.K. Arbusto de los Andes, de hermoso aspecto que se

usa como ornamental. De sus frutos se obtiene una tinta negra muy firme. Las hojas son tónicas y sirven para curtir cueros (PA 302).

**Yagé:** *Baristeriopsis caapi* (Ndz) Morton - *B. rusbyana* (Ndz) Morton.

**Bejuco interesante de las selvas desde el Caquetá hasta el Amazonas, los indios preparan una bebida. Se le atribuyen efectos telepáticos adivinatorios y embriaguez deleitosa (Pérez Arbeláez 581).**

**Salsifis:** *Tragopogon parrifolium* Linne. Raíz comestible Pérez Arbeláez 291 (¿De origen europeo?)

**Nabos:** *Brassica napus* L. - De origen europeo. Fue el principal alimento de los pueblos antes de la difusión de la patata. Se aprovechan la raíz y las hojas... (Pérez Arbeláez 307).

**Malangay:** *Colocasia antiquorum* (Hort) Schott sinon. *C. esculenta* (L) Schott; *Arum colocasia* L; *Caladium esculentum* Ventenat. Taro cultivado en Filipinas y que ha pasado a muchas regiones intertropicales (Pérez Arbeláez 100).

**Ibias:** *Oxalis tuberosus*: Planta indígena de cuyos tubérculos se alimentaron las razas de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. C.... mucilago y algo de fécula. Se cultiva en tierras frías. Sin tubérculos con lóbulos de yemas rosadas semejantes a los cubios (PA 731)

**Cardos:** *Cynara cardunculus* Spr: Sus hojas verdes constituyen alimento beneficiando jóvenes (De origen europeo como las alcachofas que son del mismo género (PA 264).

**Berros:** *Nasturium officinale* (L.) R. Britton. Son usados en la alimentación de todos los pueblos. Se encuentran en quebradas y zanjas. Se consumen dos partes áreas como ensalada o se toman en infusión.

# APROXIMACIÓN DE LA POTENCIA ASINTÓTICA DE LA PRUEBA DEL RANGO SIGNADO DE WILCOXON

por

Moisés Aranda S.<sup>1</sup> & Jimmy Corzo S.<sup>2</sup>

## Resumen

**Aranda S., M. & J. Corzo S.:** Aproximación de la potencia asintótica de la prueba de rango signado de Wilcoxon. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 26(101): 555-563. ISSN 0370-3908.

Se estudia la potencia de la prueba del rango signado de Wilcoxon para muestras de una subfamilia simétrica de la distribución lambda generalizada. Se muestra que para un rango de valores del parámetro  $\lambda_2$  de la subfamilia tanto la potencia como la consistencia de la prueba de RSW son funciones monótonas no decrecientes dentro del rango especificado de valores  $\lambda_2$ .

**Palabras clave:** Pruebas de rango signado, pruebas de rango, función de potencia de una prueba, consistencia de una prueba, distribución lambda generalizada.

## Abstract

The power of the Wilcoxon signed range test for samples of a symmetrical subfamily of the generalized lambda distribution is studied. It is shown that the power as well as the consistency of the test are non increasing monotonous functions depending on the symmetry and kurtosis of the generalized lambda distribution.

**Key words:** Signed rank tests, rank tests, power function of a test, consistency of a test, lambda distribution.

<sup>1</sup> Universidades Sergio Arboleda y Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

<sup>2</sup> Profesor Asociado Departamento de Estadística, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. AMS Subject Classification: 62G10.

### 1. La prueba del rango signado de Wilcoxon

Sea  $X_1, \dots, X_N$ , una muestra aleatoria de una distribución  $F(x - \theta)$  donde  $F$  tiene mediana única igual a 0 y función de densidad de probabilidad (f.d.p.)  $f = F'$ . El problema de inferencia consiste en probar la hipótesis

$$H_0: \theta = 0 \text{ versus} \quad (1)$$

$$H_A: \theta > 0 \text{ (equivalentemente } H_A: \theta = \theta' > 0).$$

La estadística utilizada para la prueba del **rango signado de Wilcoxon (RSW)** se define como la suma de los rangos de las observaciones positivas de la muestra entre los valores absolutos  $|X_1|, |X_2|, \dots, |X_N|$ . Se rechaza  $H_0$  para un  $\alpha \in (0, 1)$  fijo, cuando  $T \geq k$ , donde  $k$  se puede determinar por construcción de la distribución exacta de  $T$  de manera que  $P(T \geq k) \leq \alpha$ . Formalmente la estadística de prueba se puede expresar como sigue: Sean  $|X|X_{(1)} \leq |X_{(2)}| \leq \dots \leq |X_{(N)}|$  los valores absolutos ordenados en forma ascendente y sea

$$W_i = \begin{cases} 1, & \text{si } |X_{(i)}| \text{ proviene de una observación} \\ & \text{positiva} \\ 0, & \text{en otro caso,} \end{cases} \quad (2)$$

Entonces la estadística para la prueba del RSW se puede escribir como:

$$T = \sum_{i=1}^N i W_i \quad (3)$$

Dado que  $W_1, \dots, W_N$  son variables aleatorias independientes bajo  $H_0$ , con

$$P(W_i = 0) = P(W_i = 1) = \frac{1}{2},$$

entonces

$$E(W_i) = \frac{1}{2} \quad \text{Var}(W_i) = \frac{1}{4}, \quad (4)$$

y, por lo tanto, bajo  $H_0$ ,

$$\begin{cases} E(T) = \frac{N(N+1)}{4} & \text{y} \\ \text{Var}(T) = \frac{N(N+1)(2N+1)}{24}. \end{cases} \quad (5)$$

Bajo  $H_0$ ,  $T$  satisface la condición de Noether y usando una versión del teorema del límite central para funciones lineales de variables aleatorias independientes, converge a la distribución normal  $N(0, 1)$ .<sup>3</sup>

La función de potencia exacta de la prueba del RSW no se puede obtener dado que la distribución exacta de  $T$  no se puede escribir explícitamente bajo la hipótesis

alternativa. Tampoco se puede aproximar por el teorema del límite central porque bajo  $H_A$ ,  $T$  no puede ser representada como suma de variables aleatorias independientes. Una manera de atacar este problema es proyectando  $T$  vía esperanza condicional sobre una clase de sumas de variables aleatorias independientes, y demostrando que como la diferencia entre  $T$  y su proyección converge a cero en media cuadrática entonces  $T$  tiene la misma distribución límite que su proyección.<sup>4</sup> Con el método descrito la potencia asintótica de la prueba del rango signado de Wilcoxon se puede aproximar para valores de  $\theta$  cercanos a cero por

$$P(T \geq k) \quad (6)$$

$$\approx 1 - \Phi \left( Z_\alpha - \frac{N(N-1)\theta f^*(0) + N\theta f(0)}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right)$$

donde  $Z_\alpha$  es el  $\alpha$ -percentil superior de la distribución normal estándar, y  $f^*$  denota la convolución de  $f$ .

En la tabla anexa se presenta la función potencia aproximada para la prueba del RSW cuando la muestra proviene de distribuciones especiales.

### 2. Estimación de la potencia asintótica del RSW para una subfamilia de la distribución lambda generalizada

Se considera ahora la familia de distribuciones lambda generalizada  $DLG(\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$ , introducida por Ramberg et al. (1979). La inversa de la función de distribución o función percentil está dada por

$$F^{-1}(y) = F^{-1}(y; \lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4) = \lambda_1 + \frac{y^{\lambda_3} - (1-y)^{\lambda_4}}{\lambda_2}, \quad (7)$$

donde  $0 \leq y \leq 1$ ,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2 \neq 0$  son los parámetros de localización y escala, respectivamente, mientras que  $\lambda_3$  y  $\lambda_4$  determinan el sesgo y la curtosis. En general, la función de distribución  $F$  no se puede obtener explícitamente.

Puede verse que la  $DLG(\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$  define una función de densidad de probabilidad si y sólo si  $\lambda_2, \lambda_3, \lambda_4$  tienen el mismo signo. Lo anterior junto con  $\lambda_2 \neq 0$  implica  $\lambda_3 \neq 0$  y  $\lambda_4 \neq 0$ . Bajo estas condiciones se puede obtener la función de densidad de probabilidad aplicando la derivada de la función inversa:

<sup>3</sup>Hettmansperger (1984), pág 301.

<sup>4</sup>La demostración completa se puede encontrar en Hettmansperger (1984), págs 47 a 56 o en el Capítulo I de la tesis de maestría de Aranda (2001).

TABLE 1  
Potencia aproximada para la prueba del RSW  
para muestras de ciertas distribuciones especiales

Distribución	$f(0)$	$f^*(0)$	$P(T \geq k)$	Caracter
Normal	$\frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}}$	$\frac{1}{2\sqrt{\pi\sigma}}$	$1 - \Phi \left( z_{\alpha} - \frac{N(N-1) \frac{1}{2\sqrt{\pi}\sigma} + N \frac{1}{\sqrt{3}\pi\sigma}}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right)$	3
Laplace	$\frac{\sqrt{2}}{2\sigma}$	$\frac{\sqrt{2}}{4\sigma}$	$1 - \Phi \left( z_{\alpha} - \frac{N(N-1) \frac{\sqrt{2}}{4\sigma} + N \frac{\sqrt{2}}{2\sigma}}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right)$	6
Logística	$\frac{\pi}{4\sqrt{3}\sigma}$	$\frac{\pi}{6\sqrt{3}\sigma}$	$1 - \Phi \left( z_{\alpha} - \frac{N(N-1) \frac{\pi}{6\sqrt{3}\sigma} + N \frac{\pi}{4\sqrt{3}\sigma}}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right)$	4.2
Uniforme	$\frac{1}{2\sqrt{3}\sigma}$	$\frac{1}{2\sqrt{3}\sigma}$	$1 - \Phi \left( z_{\alpha} - \frac{N(N-1) \frac{1}{2\sqrt{3}\sigma} + N \frac{1}{2\sqrt{3}\sigma}}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right)$	1.8

$$f(x) = \frac{\lambda_2}{\lambda_3 y^{\lambda_3-1} + \lambda_4 (1-y)^{\lambda_4-1}}, \text{ en } x = F^{-1}(y). \quad (8)$$

Para  $\lambda_1 = 0$  el  $k$ -ésimo momento de la  $DLG(0, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$  es:

$$E(X^k) = \lambda_2^{-k} \sum_{i=0}^k \binom{k}{i} (-1)^i \text{Beta}(\lambda_3(k-i) + 1, \lambda_4 i + 1), \quad (9)$$

donde  $\text{Beta}$  es la función  $\text{Beta}$  y  $E(X^k)$  existe si y sólo si  $-\frac{1}{k} < \min(\lambda_3, \lambda_4)$ .

Por lo tanto, si  $X$  tiene  $DLG(\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$  para  $k=1$ ,  $E(X + \lambda_1) = E(X) + \lambda_1$  y, la media y la varianza están dadas, respectivamente, por

$$\mu_X = \lambda_1 + \frac{A}{\lambda_2} \quad \text{y} \quad \sigma^2 = \frac{B - A^2}{\lambda_2^2}. \quad (10)$$

donde

$$A = \frac{1}{1 + \lambda_3} - \frac{1}{1 + \lambda_4}$$

y

$$B = \frac{1}{1 + 2\lambda_3} + \frac{1}{1 + 2\lambda_4} - 2\text{Beta}(1 + \lambda_3, 1 + \lambda_4).$$

Para obtener distribuciones simétricas alrededor de cero a partir de la función percentil de la distribución lambda generalizada se toman:  $\lambda_1 = 0$ , y,  $\lambda_3 = \lambda_4$  y se obtiene:

$$F^{-1}(y) = \frac{y^{\lambda_2} - (1-y)^{\lambda_2}}{\lambda_2}. \quad (11)$$

Para ver que  $F$  es simétrica al rededor de cero, obsérvese que en general si  $F$  es una distribución biyectiva y  $F^{-1}(y) = -F^{-1}(1-y)$  para todo  $0 < y < 1$ ; entonces  $x = F^{-1}(y) = -F^{-1}(1-y)$  implica que  $F(x) = y$  y  $F(-x) = 1-y = 1-F(x)$ , de lo cual se sigue que  $F$  es simétrica en el sentido descrito arriba. Y, en particular, para una  $DLG(0, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$

$$F^{-1}(y) = \frac{y^{\lambda_2} - (1-y)^{\lambda_2}}{\lambda_2} = \frac{(1-(1-y))^{\lambda_2} - (1-y)^{\lambda_2}}{\lambda_2} = -F^{-1}(1-y), \quad (12)$$

en consecuencia  $F$  es simétrica alrededor de cero.



Para el caso simétrico de la distribución lambda generalizada de (3.1) con  $\lambda_3 = \lambda_4$  se obtiene que

$$F^{-1}(y) = \frac{y^{\lambda_4} - (1-y)^{\lambda_4}}{\lambda_2},$$

$$f(x) = \frac{\lambda_2}{\lambda_4 y^{\lambda_4-1} + \lambda_4 (1-y)^{\lambda_4-1}}, \text{ en } x = F^{-1}(y) \quad (13)$$

y de (10)  $A = 0$  y

$$\mu_X = 0 \quad (14)$$

$$\sigma^2 = \frac{2}{1+2\lambda_4} - \frac{2\text{Beta}(1+\lambda_4, 1+\lambda_4)}{\lambda_2^2}$$

$\sigma^2$  está definida siempre que  $\lambda_4 > -\frac{1}{2}$ . De la última ecuación, despejando  $\lambda_2$ , se tiene que  $\lambda_2 = \frac{1}{\sigma} g(\lambda_4)$ , donde

$$g(\lambda_4) = \text{signo}(\lambda_4) \sqrt{\frac{2}{1+2\lambda_4} - 2\text{Beta}(1+\lambda_4, 1+\lambda_4)}. \quad (15)$$

Con lo cual

$$F^{-1}(y) = \frac{y^{\lambda_4} - (1-y)^{\lambda_4}}{\frac{1}{\sigma} g(\lambda_4)}. \quad (16)$$

$f(0)$  se obtiene cuando  $y = \frac{1}{2}$ , así

$$f(0) = \frac{\lambda_2}{\lambda_4 \left(\frac{1}{2}\right)^{\lambda_4-1} + \lambda_4 \left(\frac{1}{2}\right)^{\lambda_4-1}} = \frac{\lambda_2}{2\lambda_4 \left(\frac{1}{2}\right)^{\lambda_4-1}} \quad (17)$$

$$= \frac{1}{2} \frac{1}{\sigma} \frac{g(\lambda_4)}{\lambda_4 \left(\frac{1}{2}\right)^{\lambda_4-1}} > 0;$$

Una expresión para la convolución es:

$$f^*(0) = \int_{-\infty}^{\infty} f(x) \underbrace{f(x)}_{dy} dx = \int_0^1 f(F^{-1}(y)) dy \quad (18)$$

$$= \frac{\lambda_2}{\lambda_4} \int_0^1 \frac{dy}{y^{\lambda_4-1} + (1-y)^{\lambda_4-1}} = \frac{g(\lambda_4)}{\sigma \lambda_4} \int_0^1 \frac{dy}{y^{\lambda_4-1} + (1-y)^{\lambda_4-1}} > 0.$$

En general el cálculo de esta última integral es dispendioso por ser la integral de un cociente de funciones exponenciales. Por esta razón para los cálculos posteriores se utilizaron las aproximaciones numéricas basadas en una variante del método de Simpson obtenidas del paquete Derive 5.

De manera que la potencia de la prueba del rango signado de Wilcoxon para la distribución lambda generalizada está dada por

$$P(T \geq k) \doteq$$

$$1 - \Phi \left( Z_{\alpha} - \frac{N(N-1) \frac{g(\lambda_4)}{\lambda_4} \left( \int_0^1 \frac{dy}{y^{\lambda_4-1} + (1-y)^{\lambda_4-1}} \right) \frac{\theta}{\sigma} + N \frac{g(\lambda_4)}{2\lambda_4 \left(\frac{1}{2}\right)^{\lambda_4-1}} \frac{\theta}{\sigma}}{\sqrt{\frac{N(N+1)(2N+1)}{24}}} \right) \quad (19)$$

esta potencia depende de  $\lambda_4 (> -0.5)$ , que es el parámetro que determina la curtosis.

### 3. Resultados numéricos

La potencia de la prueba de Wilcoxon para alternativas normales de una cola con respecto a localización y su eficiencia relativa en comparación con la prueba  $t$ , fue calculada por Klotz (1963) para diferentes valores de

$\alpha \leq 0.1$  y para  $5 \leq N \leq 10$ . La eficiencia de la prueba oscila entre 0.96 y 0.99 y decrece cuando aumenta  $N$  y cuando el parámetro de localización se encuentra más

lejos de la hipótesis nula. Arnold (1965) tabuló la potencia de la prueba para alternativas no normales (distribución  $t$  con diferentes grados de libertad y distribución de Cauchy) para algunos  $\alpha$  y para  $5 \leq N \leq 10$ . En una comparación entre la prueba de Wilcoxon, la prueba  $t$  y la prueba del signo, bajo el supuesto de una distribución de Cauchy, se distingue la prueba del signo como la mejor y la prueba  $t$  como la peor; un hecho que causa sorpresa es el papel que juega el supuesto muestrear de una distribución de colas pesadas. El comportamiento de la prueba de Wilcoxon respecto a la prueba  $t$  con datos no normales fue estudiado por medio de simulación en la tesis doctoral de Vleugels (1984) para datos de distribuciones normales contaminadas, exponencial doble y distribución de cauchy, para  $N = 10, 15$  y  $20$ . El estudio reporta valores de la potencia y de la eficiencia relativa de la prueba.<sup>5</sup>

Uno de los resultados obtenidos es que la potencia de la prueba del RSW tiende a aumentar con el nivel de curtosis de la distribución muestreada. Para dar una idea de la curtosis de las distribuciones consideradas, se muestran en los gráficos 1, 2 y 3 las distribuciones especiales y varios casos de la distribución Lambda generalizada con sus parámetros de curtosis entre paréntesis rectangular. Por ejemplo DLG( $\lambda_4$ ) [6] significa distribución Lambda generalizada con parámetros  $\lambda_1 = 0$  y  $\lambda_2 = \frac{1}{\sigma}g(\lambda_4)$  y curtosis igual a 6.

Para las distribuciones ilustradas en el gráfico 1, se observa que el máximo de las cuatro distribuciones especiales es menor que el máximo de la DLG(5.4):

En el gráfico 2 se muestran las gráficas de la distribución lambda generalizada para algunos de los valores de  $\lambda_4$  menores que cero (en este caso solo se escribe el valor de la curtosis en el caso  $\lambda_4 = -0.22$  dado que este parámetro solo existe cuando  $\lambda_4 > -0.25$ ). Se nota que para tales valores de  $\lambda_4$  con excepción de la DLG(-0.22) las demás DLG son más apuntadas que la distribución de Laplace.

En el gráfico 3 se muestran las gráficas de la distribución lambda generalizada para algunos de los valores de  $\lambda_4$  mayores que cinco. En este caso se nota que todas las DLG son más apuntadas que la distribución de Laplace. Para comparar los grados de concentración de las distribuciones consideradas, en la siguiente tabla 2 se muestran las probabilidades acumuladas de las ocho distribuciones Lambda generalizadas representadas en los gráficos 2 y 3.

Se observa que las DLG para los cuatro valores negativos de  $\lambda_4$  son más concentradas que las DLG para los cuatro valores positivos y que éstas últimas son un poco menos concentradas que la distribución de Laplace, cuya probabilidad acumulada entre  $-1$  y  $1$  es de 0.757.

A continuación se muestran los principales resultados obtenidos en los estudios de potencia llevados a cabo para las distribuciones mencionadas. Los gráficos se muestran la función de potencia de la prueba del RSW en muestras de la DLG, para varios valores de  $\theta/\sigma$  y un nivel de significancia  $\alpha = 0.05$ . En el lado izquierdo se encuentra dicha potencia como función de  $\lambda_4$  y  $N$  simultáneamente y en el lado derecho están las curvas de nivel sobre el plano  $(\lambda_4, P(T \geq k))$  para varios valores de  $N$ .

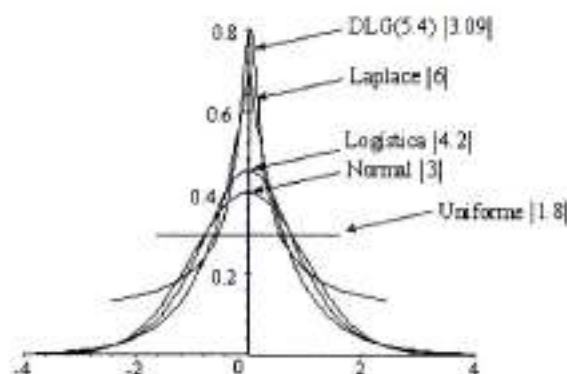


GRÁFICO 1

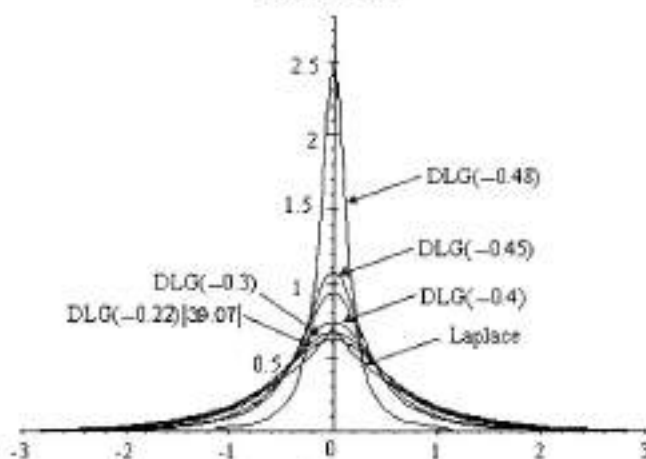


GRÁFICO 2

<sup>5</sup>Tomado de Boening and Trenkler (1994).

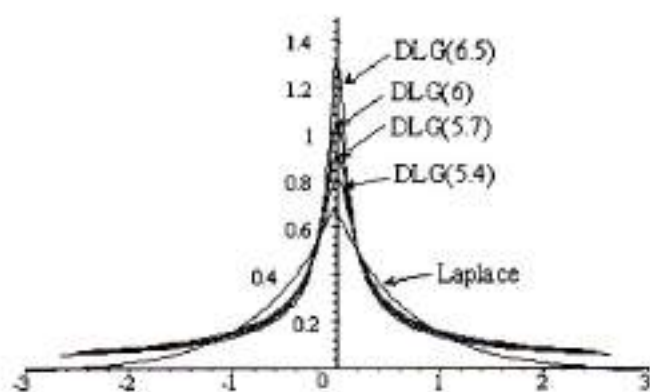


GRÁFICO 3

TABLA 2

$-0.5 < \lambda_4 < 0$	$P(-1 < X < 1)$	$5 < \lambda_4 < 6.6$	$P(-1 < X < 1)$
-0.48	0.97	5.4	0.7
-0.45	0.93	5.7	0.71
-0.32	0.847	6	0.711
-0.22	0.8	6.5	0.713

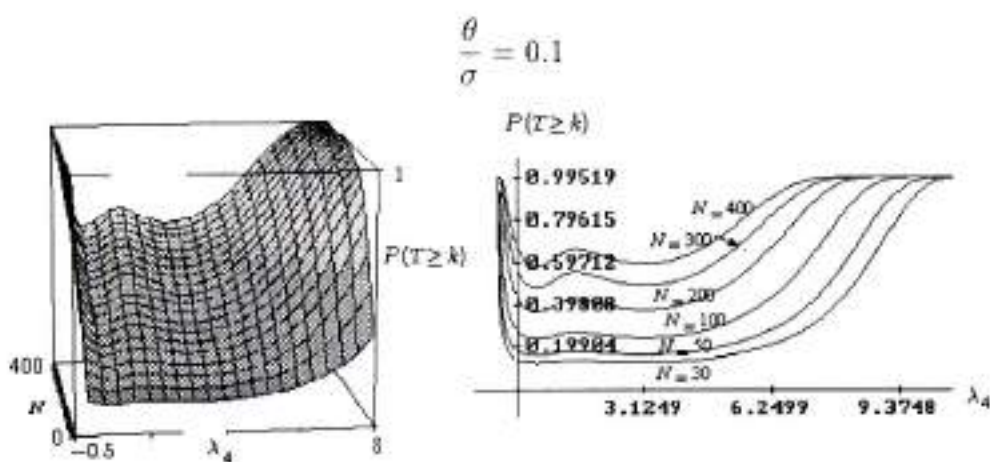
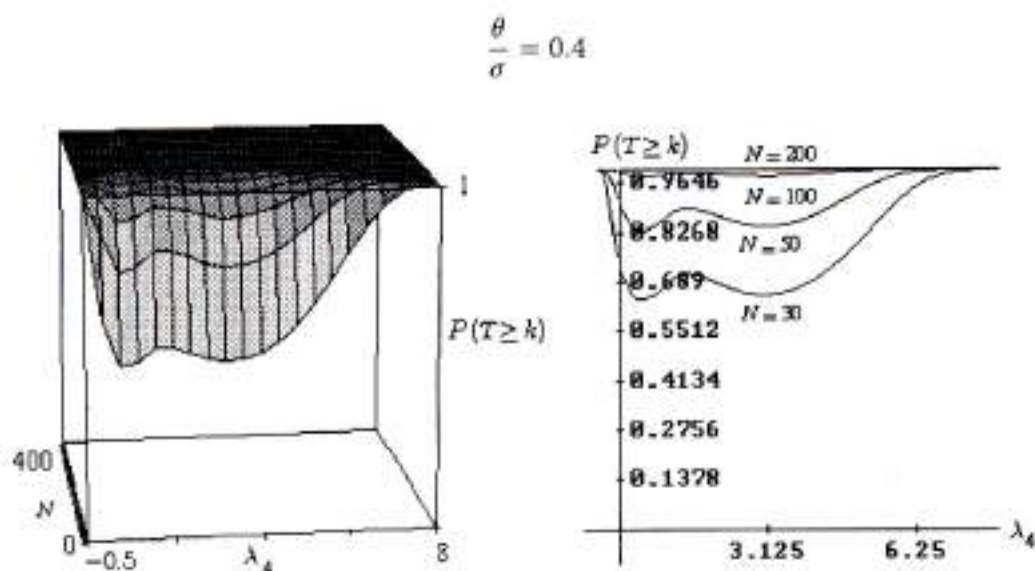
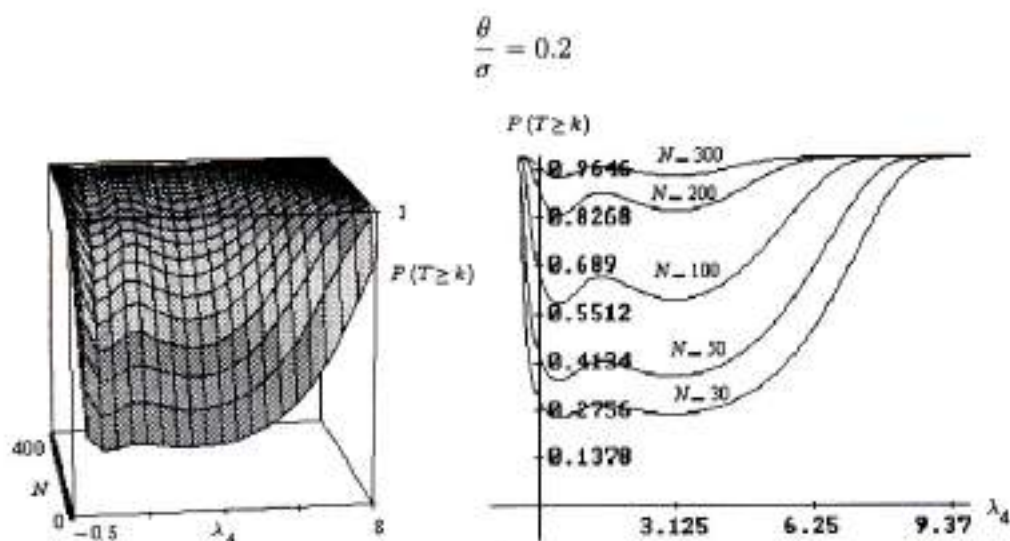


GRÁFICO 4



Para  $\lambda_4$  en el intervalo  $(-0.5, 0)$  donde las distribuciones son más concentradas, la prueba de RSW tiende a ser más potente en la medida que aumenta  $N$ . La potencia aumenta rápidamente cuando  $\lambda_4$  se acerca a  $-0.5$  (monotonía).

Las potencias mínimas se encuentran entre para valores de  $\lambda_4$  entre 0 y 5 y también aumentan con el valor

de  $N$  en los tres casos, siendo estos mínimos mayores en la medida en que aumenta el valor de  $\theta/\sigma$ .

Para  $\lambda_4 \geq 5$ , la potencia de la prueba de RSW aumenta mucho más lentamente cuando  $\lambda_4$  aumenta. Pero de todos modos las potencias mínimas aumentan con los valores de  $N$ . Es decir, para  $\lambda_4 \geq 5$  la potencia de la prueba del RSW como función de  $\lambda_4$  (parámetro que

determina la curtosis) tiende a ser monótona no decreciente.

El comportamiento de la potencia de la prueba del RSW en muestras de distribuciones conocidas se muestra en los siguientes gráficos las distribuciones Laplace, logística y normal.

*Potencia estimada de la prueba del RSW para muestras de la distribución de Laplace*

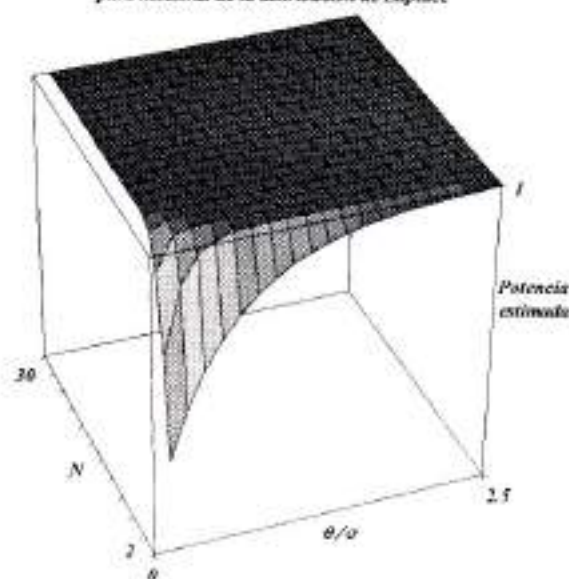


GRÁFICO 7

*Potencia estimada de la prueba del RSW para muestras de la distribución Logística*

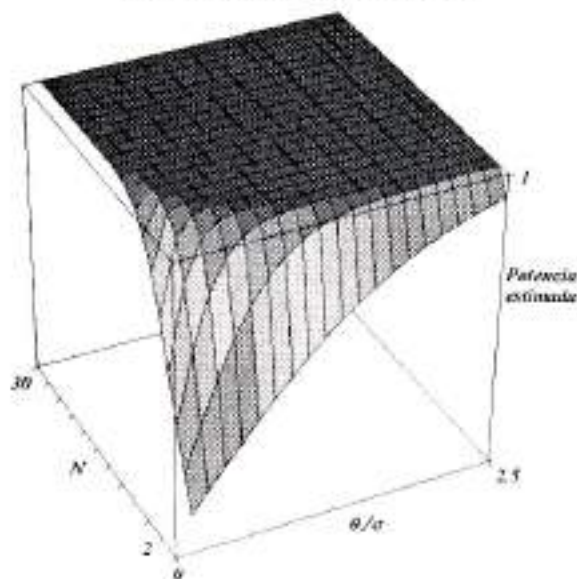


GRÁFICO 8

*Potencia estimada de la prueba del RSW para muestras de la distribución normal*

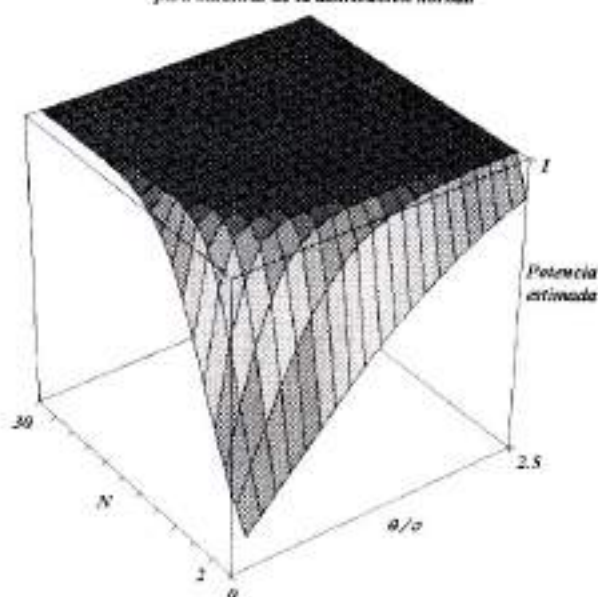


GRÁFICO 9

En los tres casos se nota la monotonía de la potencia estimada con respecto a los dos parámetros considerados:  $N$  y  $\theta/\sigma$ .

La potencia aumenta más rápidamente para muestras de la distribución de Laplace, y más lentamente para muestras de la distribución normal. La potencia para la distribución logística es un caso intermedio entre las dos anteriores.

#### 4. Conclusiones y preguntas abiertas

- Para muestras de distribuciones simétricas de la distribución Lambda generalizada la prueba del RSW tiende a ser más potente cuanto más leptocúrtica resulte la distribución muestreada. Lo anterior se verifica como se observó en los gráficos 4, 5 y 6, para valores de  $\lambda_4$  entre 0 y 5 en los cuales la potencia de la prueba es baja.
- También se observó que la potencia de la prueba del RSW aumenta más rápidamente cuanto mayor sea el valor de  $\lambda_4$ , lo cual es un indicador de que la consistencia de la prueba también mejora en la medida en que la distribución muestreada es más leptocúrtica.
- En general la prueba del RSW es muy potente. Potencias bajas solo se obtienen cuando  $\theta/\sigma$  está muy cerca de cero.

## REFERENCIAS

- [1] Aranda M.(2001) *Potencia de las pruebas del signo y el rango signado de Wilcoxon para distribuciones simétricas obtenidas de la distribución Lambda generalizada*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- [2] Büning H., Trenkler G. (1994) *Nichtparametrische statistische Methoden*. Walter Gruyter & Co. Berlin.
- [3] Corzo J. (2000) *Notas de Clase*. Universidad Nacional de Colombia.
- [4] Hettmanaperger T. P.(1984) *Statistical Inference Based on Ranks*. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- [5] Manoukian E. B. (1986) *Mathematical Nonparametric Statistics*. Gordon and Breach Science Publishers. London.
- [6] Ramberg J. S., Dudewicz E. J., Tadikamalla P. R. and Mykytka E. F. (1979) *A Probability Distribution and its Uses in Fitting Data*. *Technometrics*, Vol. 21, N° 2, pág 201-214.
- [7] Randles, R. H., Wolfe D. (1979) *Introduction to the Theory of Nonparametrics Statistics*. John Wiley & Sons Inc. New York.
- [8] Texas Instruments, Derive 5 (2000).

# ALGUNOS ASPECTOS DE ECOLOGÍA QUÍMICA DE LAS ESPONJAS DEL CARIBE *AXINYSSA AMBROSIA* Y *APLYSINA INSULARIS*

por

Mónica Puyana<sup>1</sup>, Natalia Victorovna Petrichcheva<sup>1</sup>, Alicia Lucía Morales<sup>1</sup>, Carmenza Duque<sup>1</sup> y Sven Zea<sup>2</sup>

## Resumen

**Puyana, M., N. Victorovna Petrichcheva, A.L. Morales, C. Duque & S. Zea:** Algunos aspectos de ecología química de las esponjas del Caribe *Axinyssa Ambrosia* y *Aplysina Insularis*. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(101): 565-574. ISSN 0370-3908.

El compuesto clorhidrato de axinyssamina (compuesto 1) se encuentra en la esponja *Axinyssa ambrosia* en concentraciones del orden de 10 mg/mL. Mediante ensayos con el coral *Madracis mirabilis* se encontró que este compuesto es letal para los pólipos del coral a la concentración natural que se encuentra en la esponja. Adicionalmente, se hicieron ensayos de exudación en acuario logrando determinar por CGAR-EM (modo scan y sim) que los compuestos 11-formamida-7 $\beta$ -H-eudesm-5-eno (2) y 4 $\alpha$ -formamidogorgon-11-eno (3) que se encuentran en el cuerpo de esta esponja, se exudan continuamente formando una barrera química protectora. La tasa de exudación de estos compuestos aumenta 3,80 y 2,47 veces respectivamente bajo condiciones de estrés o agresión. Estos resultados permiten suponer que *Axinyssa ambrosia* puede usar estos tres metabolitos como defensa química. De otra parte se realizaron experimentos con *Aplysina insularis*, *in situ*, con el fin de detectar cambios en su composición química (metabolitos bromados) mediante análisis por CL-EM, durante intervalos de tiempo variables después de causar heridas en su superficie. No se obtuvo evidencia de transformaciones químicas como consecuencia de daños en el tejido de las esponjas. Tanto en experimentos a corto (2,5 minutos) como a largo plazo (120 minutos), bajo condiciones ecológicamente relevantes, la conversión de los compuestos mayoritarios de alto peso molecular en los compuestos de bajo peso molecular aeroplisinina-1 (4) y/o la dibromociclohexadienona (5) no fue aparente. Estos resultados sugieren que la transformación de metabolitos bromados de alto peso molecular en otros con mayor capacidad defensiva que sus precursores, no ocurre en *Aplysina insularis* como mecanismo de defensa.

**Palabras clave:** Ecología química, Exudación, Activación de defensas, *Axinyssa*, *Aplysina*, Esponjas marinas.

<sup>1</sup> Departamento de Química.

<sup>2</sup> Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. A.A. 14490, Bogotá, Colombia. cduqueh@ciencias.unal.edu.co

### Abstract

*Axinyssamine hydrochloride* (compound **1**) was recently found in the marine sponge *Axinyssa ambrosia* at concentrations in the order of 10 mg/ml. Lethality assays using compound **1** against the coral *Madracis mirabilis* allowed determining that the mentioned compound is lethal to coral polyps at the natural concentration present in the sponge. Additionally, by performing exudation experiments in aquaria and chemical detection by HRGC-MS (scan and sim modes) it was found that the compounds 11-formamide-7 $\beta$ -H-eudesm-5-ene (**2**) and 4 $\alpha$ -formamidogorgon-11-ene (**3**) are continually exuded by *Axinyssa ambrosia* creating a protective chemical barrier around the sponge. Exudation rates increase 3.80 and 2.47 fold respectively for each compound, under stress conditions or aggression. These results suggest that the sponge *Axinyssa ambrosia* may use the above mentioned three metabolites as chemical defenses. Other experiments were carried out with the sponge *Aplysina insularis in situ*, under ecologically relevant conditions, with the purpose of determining if the chemical composition (brominated metabolites) changes over variable time periods after inflicting wounds on the sponge surface. Metabolites were detected and identified by LC-MS. No evidence of chemical transformation of high molecular weight compounds into the compounds aeropylsinin-1 (**4**) and/or the dibromocyclohexadienone (**5**) was obtained as a consequence of tissue damage, both in short (2,5 minutes) and long duration experiments (120 minutes). These results suggest that the conversion of high molecular weight compounds into small, active forms does not take place in *Aplysina insularis* as a chemical defense mechanism.

**Key words:** Chemical ecology, Exudation, Activation of defenses, *Axinyssa*, *Aplysina*, Marine sponges.

### 1. Introducción

En un gran número de invertebrados marinos sésiles existe marcada correlación entre la carencia de defensas estructurales y la posesión de metabolitos secundarios inusuales, frecuentemente en altas concentraciones (Pawlik, 1993). De igual forma, muchos de estos organismos parecen tener muy pocos depredadores generalistas (Paul, 1992). Con base en estas observaciones, el éxito evolutivo de un elevado número de organismos marinos ha sido atribuido, en gran parte, al uso de metabolitos secundarios como defensas químicas. Estas defensas químicas pueden actuar como disuasoras de depredación (Pawlik, 1993; Pawlik *et al.*, 1995; Pawlik, 1997); como agentes que permiten la consecución y mantenimiento de espacio sobre el sustrato (Sullivan *et al.*, 1983; Porter y Targett, 1988; Becerro *et al.*, 1995; Thacker *et al.*, 1998; Engel & Pawlik, 2000); como agentes que brindan protección a los gametos y larvas (Sammarco y Coll, 1988; Lindquist & Hay, 1996; McClintock & Baker, 1997) y para prevenir la fijación de microorganismos y larvas de invertebrados sobre la superficie del organismo (Thompson *et al.*, 1985; Becerro *et al.*, 1994; Davis *et al.*, 1994; Fusetani, 1997).

Como parte del panorama anterior se encuentran las esponjas marinas, organismos sorprendentes ya que a pesar de carecer de defensas estructurales, son muy exitosas en ambientes arrecifales donde este tipo de adaptaciones son

necesarias para la supervivencia (Targett & Schmahl, 1984). Este éxito se ha atribuido la mayoría de las veces en forma empírica a la gran cantidad de metabolitos secundarios biológicamente activos y con marcada complejidad y diversidad estructural que ellas poseen (Faulkner 2001 y referencias allí citadas). Sin embargo, vale la pena aclarar que la actividad *in vitro* no necesariamente representa un papel equivalente en el medio natural. Los metabolitos secundarios pueden tener consecuencias ecológicas de gran significancia, pero éstos no actúan por sí solos sino que dependen del ambiente físico y biológico del medio circundante. Por esta razón, antes de asignar funciones ecológicas específicas a los metabolitos secundarios es necesario llevar a cabo experimentos en condiciones que simulen y/o representen de la mejor manera posible el medio natural (Hay, 1996). En la actualidad las técnicas experimentales en campo y laboratorio han sido refinadas permitiendo llevar a cabo experimentos ecológicamente relevantes utilizando compuestos puros en concentraciones naturales para lograr un mayor entendimiento del papel que juegan estos metabolitos en el medio.

Recientemente, nuestros estudios en ecología química de esponjas marinas del Caribe colombiano han demostrado que los ácidos furanosesterterpénicos actúan como antibióticos o supresores internos y podrían estar controlando el crecimiento de endosimbiontes fotosintéticos en la esponja *Ircinia felix* (Zea *et al.*, 1999) y que los volátiles tiobismetano, isocianato de metilo y tioisocianato de



metilo son exudados continuamente por la misma esponja actuando posiblemente como una barrera química protectora, o como una señal, por el olor característico de estas toxinas internas (Duque *et al.*, 2001). Como una continuación de los estudios mencionados se presentan en este trabajo los primeros estudios de ecología química efectuados en las esponjas caribeñas *Axinyssa ambrosia* y *Aplysina insularis*.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1 Estudios en *Axinyssa ambrosia*

**Material animal.** El material biológico (esponja *Axinyssa ambrosia*) fue recolectado en la bahía de Santa Marta a una profundidad de 20 a 26 m. Ejemplares de dicho material fueron identificados por el Prof. Dr. S. Zea del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, depositados en las colecciones de INVEMAR, en Santa Marta y codificados como INV.POR 0522.

**Estudios de composición química.** En el laboratorio las muestras congeladas (1 kg de la esponja *Axinyssa ambrosia*) se cortaron en trozos pequeños, se midieron sus volúmenes por el método del desplazamiento (Parra, 1997) y se sumergieron en una mezcla de solventes metanol/acetona en relación 1:1 dentro de un recipiente de vidrio de color ámbar provisto de agitación mecánica dejando en extracción durante 24 horas a temperatura ambiente. Después de filtrar, el extracto se evaporó al vacío (37°C) hasta obtener una suspensión acuosa que luego fue liofilizada obteniendo un polvo de color amarillo claro, al cual se le llamó extracto metanol/acetónico. Este extracto se sometió a fraccionamiento por cromatografía instantánea en Silica gel con gradiente discontinuo de solvente con 250 ml de hexano, hexano/AcOEt (11:1), hexano/AcOEt (5:3) y metanol. Las cuatro fracciones así obtenidas fueron sometidas cada una a extensos procedimientos de purificación por cromatografía en columna de baja y alta eficiencia hasta lograr aislar 43 compuestos, los cuales fueron identificados principalmente por métodos espectroscópicos (el procedimiento detallado puede consultarse en Petrichicheva, 2002a).

**Ensayos de toxicidad contra el coral *Madracis mirabilis*.** Las colonias de este coral se recolectaron en el bajo arrecifal de la Playa de Pescadores en la Bahía de Nenguange, ubicada en el Parque Nacional Tayrona. Como primera medida se aclimataron las colonias de coral (extremos distales de las ramificaciones de una colonia mayor) en un acuario entre 2-3 días y se alimentaron con nauplios de *Artemia salina* en su primer estado larval. Luego se hizo un conteo preliminar del número de pólipos

sanos por cm<sup>2</sup>. Las muestras a analizar (compuesto 1 y su amina libre) se disolvieron en dimetilsulfóxido. A continuación las soluciones se añadieron a 300 ml de agua marina en un vaso de precipitados de 600 ml, el cual contenía la colonia de coral. Posteriormente se observó el comportamiento de los pólipos de coral por cm<sup>2</sup> cada 10 minutos durante 2 horas (particularmente la presencia o ausencia de contracciones o la muerte). Después de este intervalo de tiempo en que la colonia fue expuesta a los compuestos analizados, ésta se trasladó a un recipiente con agua de mar pura y se observó de nuevo su comportamiento durante 24 horas más. En caso de no sobrevivir el coral, la sustancia fue clasificada como tóxica. Se utilizaron dos tipos de controles: un recipiente con el coral en 300 ml de agua marina pura y otro recipiente con el coral en 300 ml de agua de mar pura más 100 ml de etanol al 96%. Para cada experimento se realizaron tres réplicas. Los datos se analizaron por medio de gráficas de tiempo vs. porcentaje de pólipos contraídos por cm<sup>2</sup>. El montaje para la prueba de toxicidad está presentado en detalle por Dueñas (2000).

Para determinar la concentración letal CL<sub>50</sub> del clorhidrato de axinyssamina (compuesto 1) y de su amina libre contra el coral *Madracis mirabilis* se realizó otro experimento de la manera descrita anteriormente pero colocando 5 ramas de coral en un recipiente de 200 ml y observando el comportamiento de los pólipos durante 48 horas. En el caso del compuesto 1 se usaron diferentes concentraciones: 0.1 µg/ml, 1 µg/ml, 3.25 µg/ml, 5.5 µg/ml, 7.75 µg/ml, 8.31 µg/ml, 8.88 µg/ml, 9.43 µg/ml y 10 µg/ml, y para la amina libre solo se usó una concentración de 10 µg/ml.

**Experimentos de exudación de la esponja *Axinyssa ambrosia*.** Para determinar si la esponja *Axinyssa ambrosia* exuda algún tipo de compuesto orgánico, se realizó un ensayo en acuario con dos ejemplares (peso húmedo promedio de cada ejemplar 40 g). Cada ejemplar fue colocado individualmente en un acuario de 1.5 L con agua de mar filtrada y aireada. Se usó un tercer acuario como blanco. Al cabo de dos horas una alcuota de agua proveniente de cada acuario (500 ml) fue sometida a extracción directa con diclorometano (30 ml x 4). Los extractos así obtenidos, fueron secados con sulfato de sodio anhidro y analizados por CGAR-EM, modo scan. El análisis por CGAR-EM (comparación de los espectros de masas y tiempos de retención) permitió establecer que los extractos obtenidos a partir de los dos acuarios con esponjas contienen dos sesquiterpenos derivados de formamida.

Con el propósito de establecer si hay aumento de los compuestos exudados cuando la esponja es sometida a

condiciones de estrés o agresión se realizó un experimento que se describe a continuación.

**Ensayo en acuario.** Siete ejemplares (peso húmedo promedio de cada ejemplar 40 g) de *Axinyssa ambrosia* fueron recolectados cuidadosamente, con cincel y martillo para levantar las esponjas con el sustrato y evitar así herir los individuos. Éstos fueron luego transportados (en baldes con agua de mar) al laboratorio donde se mantuvieron convenientemente aireados. Tres de los ejemplares se mantuvieron intactos (testigos) cada uno en un frasco de vidrio de 1,5 L con agua de mar filtrada. Los tres ejemplares restantes fueron heridos varias veces con una cuchilla y luego colocados individualmente en frascos de vidrio de 1,5 L con agua de mar filtrada. El último ejemplar sirvió como blanco del experimento. Después de dos horas, a temperatura del laboratorio de 27°C, las esponjas fueron retiradas de los acuarios y almacenadas en bolsas plásticas a 4°C. Porciones de 300 ml de agua de cada acuario fueron congeladas y transportadas por vía aérea a Bogotá para su análisis.

**Extracción y análisis de los compuestos exudados.** Cada una de las 7 muestras de agua fue descongelada y sometida a extracción con diclorometano (30 ml x 4). Los extractos orgánicos fueron secados con sulfato de sodio anhidro y concentrados por destilación a presión reducida. Estos extractos fueron analizados por CCD y CGAR-EM.

Los compuestos exudados fueron identificados y posteriormente cuantificados, mediante análisis por CGAR-EM en modo sim (seguimiento de iones específicos) usando el método del estándar interno (20 µg del compuesto 11-isotiocianato-7β-H-eudesm-5-eno).

**Análisis por CGAR-EM (modos scan y sim).** Los estudios por cromatografía de gases de alta resolución acoplada a espectrometría de masas (CGAR-EM), modo scan, se efectuaron en un cromatógrafo de gases Shimadzu 17A con detector selectivo de masas Shimadzu QP5050A. La muestra se introdujo en el modo *split* con una relación (1:10) a 290°C. Se utilizó una columna en sílica fundida OV-1 (25 m x 0.25 mm d.i.,  $df = 0.25 \mu\text{m}$ ) y programa de temperatura de 100 a 200°C a una velocidad de calentamiento de 4°C  $\text{min}^{-1}$ . La ionización se realizó en el modo impacto electrónico (IE) a un potencial de 70 eV, la temperatura de la fuente de iones y de las conexiones se mantuvo a 200°C. El intervalo de masas para la adquisición fue 40-300 *uma*.

Para el análisis por CGAR-EM, modo sim, se utilizaron las mismas condiciones que para el modo scan. Tanto para los dos compuestos exudados como para el estándar interno se siguió el ión *m/z* 189, correspondiente a  $[\text{M} - (\text{NH}_2\text{COH} + \text{CH}_3)]^+$

en los compuestos exudados y a  $[\text{M} - (\text{HNCS} + \text{CH}_3)]^+$  en el estándar interno.

## 2.2 Estudios en *Aplysina insularis*

**Material animal.** Se usaron ejemplares de esponjas recolectadas en la llanura arrecifal de Sweetings Cay, Bahamas, a 9 m de profundidad y del arrecife de North Key Largo Dry Rocks, Cayos de la Florida, a 9 m de profundidad. Las esponjas fueron identificadas como *Aplysina insularis* por M. Puyana. Ejemplares de ellas reposan en la colección del Instituto de Oceanografía Scripps. Las esponjas fueron desprendidas del sustrato e introducidas en bolsas plásticas bajo el agua. Una vez en la superficie las esponjas fueron inmersas en un baño de hielo seco y acetona (-78°C) con el fin de congelarlas muy rápidamente y prevenir procesos de degradación biológica y/o enzimática. Las esponjas se mantuvieron congeladas a -20°C hasta el momento del análisis. El volumen de todas las muestras de esponjas a analizar se determinó mediante desplazamiento en agua o solventes. Los experimentos aparecen descritos en detalle en Puyana (2001) y Puyana *et al.* (2002).

**Experimentos con esponjas vivas *in situ*.** Se ubicaron cuatro ejemplares de *Aplysina insularis* en el arrecife de North Key Largo Dry Rocks, Cayos de la Florida, a 9 m de profundidad. Cada esponja consistió de dos tubos, uno de los cuales fue cortado cuidadosamente al comienzo del experimento, enviado a la superficie y congelado como se describió con anterioridad. El tubo restante fue perforado repetidas veces con una cuchilla replicando heridas. Se cortaron porciones longitudinales del tubo -a manera de tajadas- a los 5, 15, 30, 60 y 120 minutos, se enviaron inmediatamente a la superficie y luego se congelaron. Este proceso se repitió en tres ejemplares más para un total de cuatro réplicas. Las muestras de tejido fueron extraídas con una mezcla de diclorometano y acetonitrilo 1:1. Los extractos crudos fueron pasados por una pequeña columna de C-18 para remover lípidos, esteroides y pigmentos. El eluido fue sometido a CL-EM para determinar la composición de los metabolitos secundarios presentes en el extracto. Los compuestos fueron detectados a 254 nm e identificados con base en sus tiempos de retención, espectro ultravioleta y espectro de masas. La cuantificación de los compuestos se realizó por el método del estándar externo.

**Experimentos con esponjas vivas en el laboratorio.** Los experimentos a corto plazo se realizaron con un ejemplar de *Aplysina insularis* recolectado en Sweetings Cay, Bahamas, a los 9 metros de profundidad. Al igual que en los experimentos anteriores, se recolectó una esponja consistente de dos tubos. Ésta se trajo al laboratorio donde se mantuvo en un acuario hasta que se realizaron los análisis.

sis (<30min). Se recolectaron porciones de tejido a los 30, 60, 90, 120 y 150 segundos después de herir la esponja. El protocolo de preservación, procesamiento y análisis fue el mismo que para el experimento anterior. En este experimento no se usaron réplicas.

**Análisis por CL-EM.** Para los análisis por CL-EM se utilizó un cromatógrafo de líquidos con detector de diodos acoplado a un espectrómetro de masas con ionización por electrospray (Hewlett-Packard 1090 y HP1100). La separación de metabolitos se realizó usando una columna analítica Dynamax C-18 (60 Å, 4.6 mm di x 250 mm), como fase móvil se usó agua (ácido acético 0.1%) solvente A, acetonitrilo solvente B, con un gradiente 10% hasta 100% B, en 28 minutos, a un flujo de 0,7 ml min<sup>-1</sup>.

### 3. Resultados y análisis de resultados

#### 3.1 Estudios en *Axinyssa ambrosia*

**3.1.1 Composición química.** El extenso fraccionamiento del extracto metanol-acetónico de la esponja marina *Axinyssa ambrosia* condujo al aislamiento de 43 compuestos químicos (cinco sesquiterpenos con función isotiocianato, cuatro sesquiterpenos con función isociano, cuatro sesquiterpenos derivados de formamida, un sesquiterpeno con función clorhidrato de amina, veintidós esteroides libres y siete epidioxisteroides, los cuales fueron identificados por IR, EM (impacto electrónico, FAB) y RMN (mono y bidimensional). Algunos de ellos mostraron estructura novedosa nunca antes reportada en la naturaleza. El proceso de aislamiento e identificación se encuentra descrito en detalle por Petrichicheva *et al.* (2002a) y Petrichicheva *et al.* (2002b). La figura 1 muestra sólo los metabolitos que de acuerdo con los resultados que mostraremos a continuación son importantes para la esponja como defensa química (compuestos 1-3).

#### 3.1.2 Ensayos de ecología química

Considerando la compleja composición química de *Axinyssa ambrosia* y el hecho de que muchos de los compuestos presentes en ésta mostraron actividad citotóxica contra células cancerosas y letalidad contra *Artemia salina* (Petrichicheva, 2002), se planteó que esta esponja podría estar usando estos compuestos o algunos de ellos como defensa química. Por esta razón se iniciaron los estudios de ecología química, cuyos resultados se mostrarán a continuación.

**Letalidad contra el coral *Madracis mirabilis*.** Teniendo en cuenta la alta citotoxicidad presentada *in vitro* por el clorhidrato de axinyssamina (compuesto 1) se propuso que éste podría estar jugando algún papel ecológico para

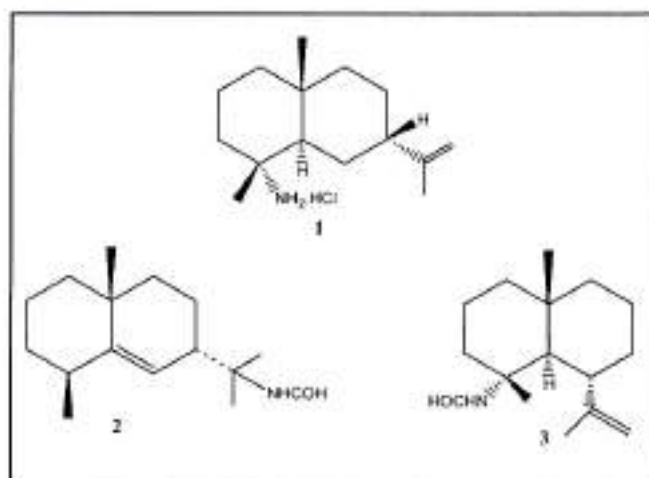


Figura 1. Metabolitos de significancia ecológica en la esponja *Axinyssa ambrosia*.

la esponja *Axinyssa ambrosia*. Por esta razón se diseñó y efectuó el experimento de letalidad sobre el coral *Madracis mirabilis* usando el compuesto 1. Para este experimento se utilizó una concentración de clorhidrato de axinyssamina similar a la encontrada en el tejido de la esponja (10 µg/ml). A esta concentración, el compuesto afectó drásticamente los pólipos del coral (contracción 100%), durante las dos primeras horas que estuvieron en contacto con el compuesto. Veinticuatro horas más tarde y después de colocar las ramas de coral en agua de mar fresca, los pólipos aparecieron despigmentados, con apariencia necrótica, indicando su muerte. Para hallar el valor de CL<sub>50</sub> para este compuesto se realizó una serie de experimentos con diferentes diluciones de 1: 0.1 µg/ml, 1 µg/ml, 3.25 µg/ml, 5.5 µg/ml, 7.75 µg/ml, 8.31 µg/ml, 8.88 µg/ml, 9.43 µg/ml y 10 µg/ml observando el comportamiento de los pólipos durante las primeras 48 horas de contacto. Este experimento mostró que en el intervalo de concentraciones 8.31-8.88 µg/ml los pólipos se contrajeron en un 40% y que por debajo de este intervalo no se observó ningún efecto sobre ellos. Según los experimentos realizados la CL<sub>50</sub> del compuesto 1 contra los pólipos del coral *Madracis mirabilis* estuvo entre los 9 y 10 µg/ml. El mismo tipo de experimento realizado con axinyssamina a una concentración igual a la natural del compuesto 1 demostró que todos los pólipos después de 24 horas de contacto con la amina libre se contrajeron, pero a diferencia del clorhidrato, después de 48 horas de suspender el contacto con este compuesto químico, el 40 al 70% de los pólipos se recuperaron. Estos resultados parecen indicar la importancia para esta esponja de la presencia de una sal halogenada en su organismo con el posible propósito

de aumentar su habilidad de defensa química contra otros organismos que posiblemente representan competencia por recursos o espacio.

#### Experimentos de exudación en *Axinyssa ambrosia*.

La exudación natural de aleloquímicos ha sido propuesta como un posible mecanismo defensivo en interacciones ecológicas que involucran esponjas marinas (Thompson, 1985; Walker *et al.*, 1985). Por esta razón en el presente trabajo se diseñaron y realizaron experimentos de exudación que puedan ayudar a responder preguntas tales como si *Axinyssa ambrosia* exuda metabolitos secundarios, si la exudación ocurre bajo condiciones normales o solamente bajo condiciones de peligro y cómo afecta la situación de peligro la producción de los compuestos exudados. En los ensayos realizados (ver Materiales y Métodos) para establecer la exudación de compuestos, se evaluó por CGAR-EM la composición de los extractos orgánicos del agua de mar que rodea la esponja en condiciones normales y se encontró que efectivamente la esponja exuda continuamente pequeñas cantidades de dos metabolitos: 11-formamida-7 $\beta$ -H-eudes-, -5-eno y 4 $\alpha$ -formamidogorgon-11-eno, compuestos 2 y 3, respectivamente (Figura 2). La identidad de los compuestos fue establecida mediante análisis de los espectros de masas y comparando los tiempos de retención con aquellos de metabolitos secundarios previamente aislados e identificados por IR, EM y RMN (ver Materiales y métodos). Se pudo establecer con claridad que el blanco del experi-

mento i.e. agua marina sin esponja, no contenía esta clase de compuestos.

Posteriormente se procedió a causar heridas en la superficie de la esponja (simulando en el acuario lo que sería la mordedura de un pez depredador) y a valorar seguidamente si la cantidad exudada de estos dos sesquiterpenos derivados de formamida aumentaba. Así, mediante análisis por CGAR-EM de la composición química de los exudados de esponjas heridas y de esponjas intactas, se encontró que efectivamente, en los exudados de la esponja herida, la concentración de los compuestos 2 y 3 aumentó.

Para realizar la cuantificación de estos dos metabolitos se procedió al uso del método del estándar interno usando como estándar el 11-isotiocianato de b-H-eudesman-5-enilo previamente aislado por nosotros de esta misma esponja (compuesto con  $t_r=20.63$  min en las condiciones de este experimento). Para aumentar la sensibilidad de detección, el análisis de las muestras se realizó por CGAR-EM en el modo sim (seguimiento de iones específicos) monitoreando el ión con  $m/z$  189, correspondiente a  $[M-(NH_2COH + CH_3)]^+$  en los compuestos exudados y a  $[M-(HNCS + CH_3)]^+$  en el estándar interno. Los resultados de la cuantificación se presentan en la Tabla 1.

Los resultados obtenidos muestran que el compuesto 3 se exuda en mayor proporción que el compuesto 2 tanto en las esponjas heridas como en las esponjas intactas. Al

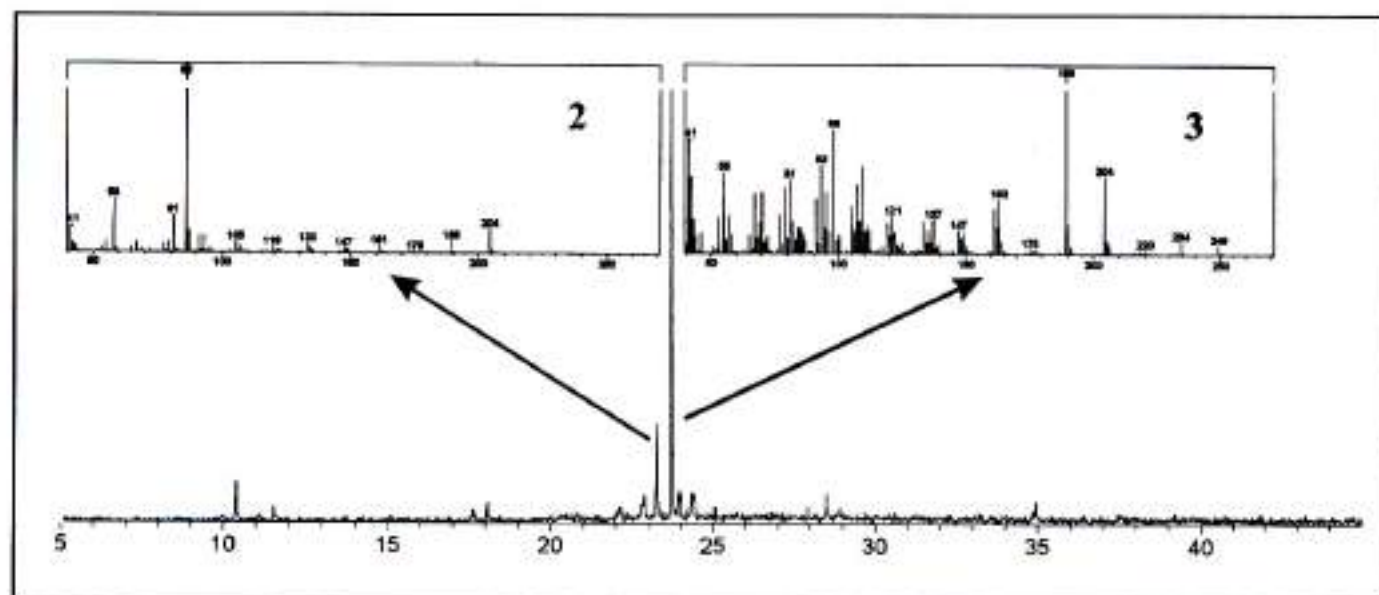


Figura 2. Análisis por CGAR-EM (modo scan) del extracto orgánico de un exudado de la esponja *Axinyssa ambrosia*.

**Tabla 1.** Exudación de los sesquiterpenos derivados de formamida (compuestos 2 y 3) por la esponja marina *Axinyssa ambrosia*, cuantificados por CGAR-EM (modo sim)

Ensayo	Cantidad exudada µg/100 g esponja/L agua		Aumento	
	Compuesto 2	Compuesto 3	Compuesto 2	Compuesto 3
Blanco	No detectado	No detectado	—	—
Esponja sin herir	22,16	94,63	—	—
Esponja herida	84,27	233,90	3,80	2,47

evaluar la variación de la exudación por efecto del estrés se encontró que ésta aumenta 3,80 veces para el compuesto 2 y 2,47 veces para el compuesto 3. El análisis por CGAR-EM en modo sim del blanco no reveló la presencia de estos compuestos.

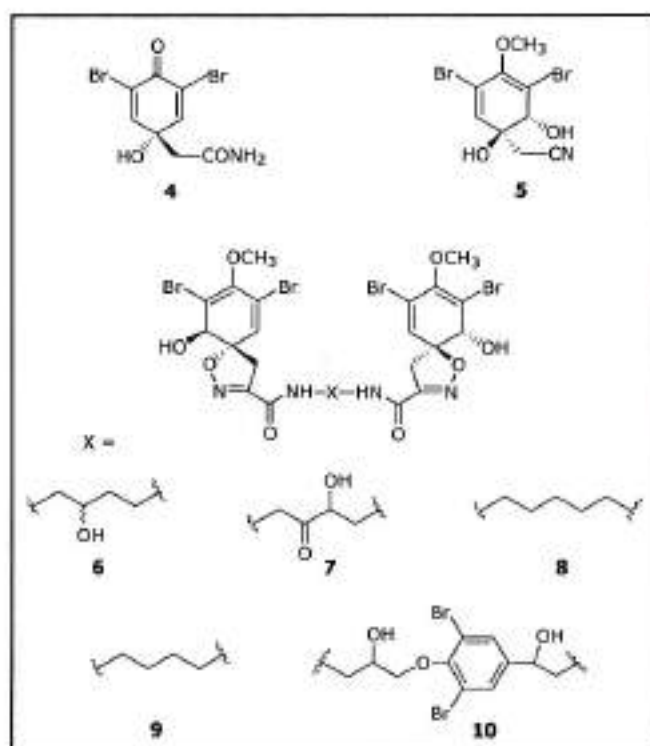
Los resultados obtenidos en este experimento permiten sugerir que *Axinyssa ambrosia* puede exudar los compuestos 11-formamida-7β-H-cudesm-5-eno y 4α-formamido-gorgon-11-eno como mecanismo de defensa. La exudación de estos dos compuestos aumenta bajo condiciones de peligro para la esponja. La evidencia obtenida mediante estos experimentos se correlaciona bien con el bajo grado de colonización sobre la superficie de esta esponja (< 20%) (Dueñas, 2000). Igualmente, Dueñas (2000) reportó que la fracción bioactiva II que contiene estos compuestos, presentó actividad biológica (citotóxica, retardante de la mitosis) y ecológica (toxicidad contra pólipos de coral, y posiblemente ictiotoxicidad). Es muy probable que estos compuestos al ser liberados al medio formen una barrera protectora contra posibles factores agresivos del hábitat de la esponja, tales como depredadores u organismos epibiontes y que en el caso de heridas, la esponja los pueda usar para prevenir posibles infecciones o la entrada de parásitos hacia el interior de sus tejidos.

Los resultados encontrados en este trabajo son similares a los obtenidos en experimentos realizados con la esponja caribeña *Ircinia felix* (Duque et al., 2001). En ese caso, se demostró que hay exudación continua de compuestos nitrogenados bioactivos, como tiobismetano, isociano de metilo e isotiocianato de metilo y que la concentración de estos metabolitos volátiles aumenta de 5 a 10 veces durante 2 horas luego de herir la esponja.

La discusión anterior demuestra que el proceso de exudación de metabolitos secundarios activos al medio es un proceso que parece común para esta clase de organismos marinos y que los compuestos nitrogenados juegan un papel importante, posiblemente de defensa, en este proceso.

### 3.2 Estudios en *Aplysina insularis*

**3.2.1 Composición química.** Los extractos crudos de las diferentes muestras de tejido de esta esponja fueron absorbidos sobre una columna C-18 para remover lípidos, esteroides y pigmentos. Los eluidos resultantes fueron sometidos a CL-EM (ionización en modo electrospray) logrando separar e identificar los siguientes siete metabolitos secundarios: dibromociclohexadienona 4, aeroplisinina-1 5, hidroxiaerotionina 6, hidroxioxo-aerotionina 7, homoerotionina 8, aerotionina 9 y fistularina-3 10 (Figura 3).



**Figura 3.** Metabolitos secundarios en extractos crudos de *Aplysina insularis*: dibromociclohexadienona 4, aeroplisinina-1 5, hidroxiaerotionina 6, hidroxioxo-aerotionina 7, homoerotionina 8, aerotionina 9 y fistularina-3 10.

### 3.2.2 Ensayos de ecología química

Para esponjas del género *Aplysina* se ha planteado como defensa química la hipótesis de activación de defensas, mecanismo por el cual compuestos poco tóxicos son transformados mediante acción enzimática en compuestos activos cuando hay situaciones de peligro tales como depredación y acción de patógenos oportunistas y la colonización por parte de microorganismos y larvas de invertebrados (Ebel *et al.*, 1997). Así, los experimentos realizados en el presente estudio pretenden determinar si este mecanismo de defensa realmente ocurre bajo condiciones ecológicamente relevantes *in situ*, ya que la hipótesis anteriormente expuesta ha sido planteada sólo a partir de experimentos *in vitro* bajo condiciones extremas. Por esta razón se diseñaron dos experimentos cuyos resultados se describen a continuación.

En el primer experimento ejemplares de *Aplysina insularis* de la Florida fueron sometidos a repetidos cortes de cuchillo (simulación de una depredación por peces) durante un lapso de 120 minutos, y luego su composición química fue examinada en cuanto a los siete metabolitos mencionados anteriormente. Los resultados obtenidos pueden observarse en las figuras 4 y 5. En la figura 4 se ve claramente cómo la concentración de los compuestos tóxicos de bajo peso molecular dibromohexadienona (DIE, compuesto 4) y aeroplisinina-1 (API, compuesto 5) perma-

nece más o menos constante durante los 120 minutos del experimento, así como también la de los compuestos de alto peso molecular (APM, compuestos 6-10). Es decir, no hubo incremento en la concentración de los compuestos 4

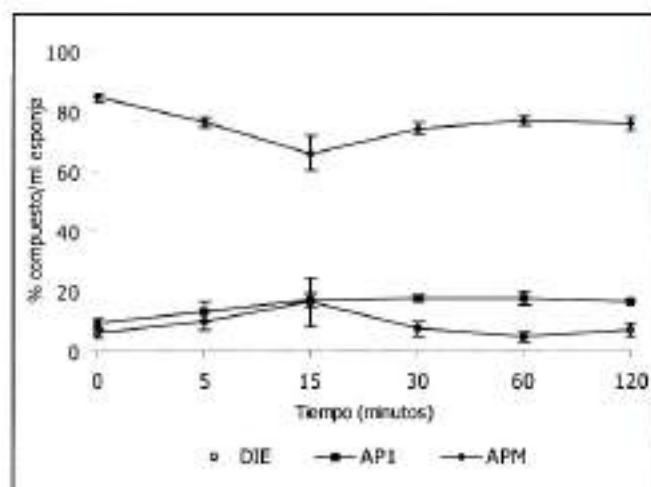


Figura 4. Experimento *in situ* con *Aplysina insularis* en la Florida. Variación en la composición de compuestos bromados en tejidos de la esponja después de infligir heridas (número de réplicas 4). Porcentaje total de compuestos bromados de alto peso molecular (APM) vs. compuestos bromados de bajo peso molecular: dibromociclohexadienona (DIE) y aeroplisinina-1 (API).

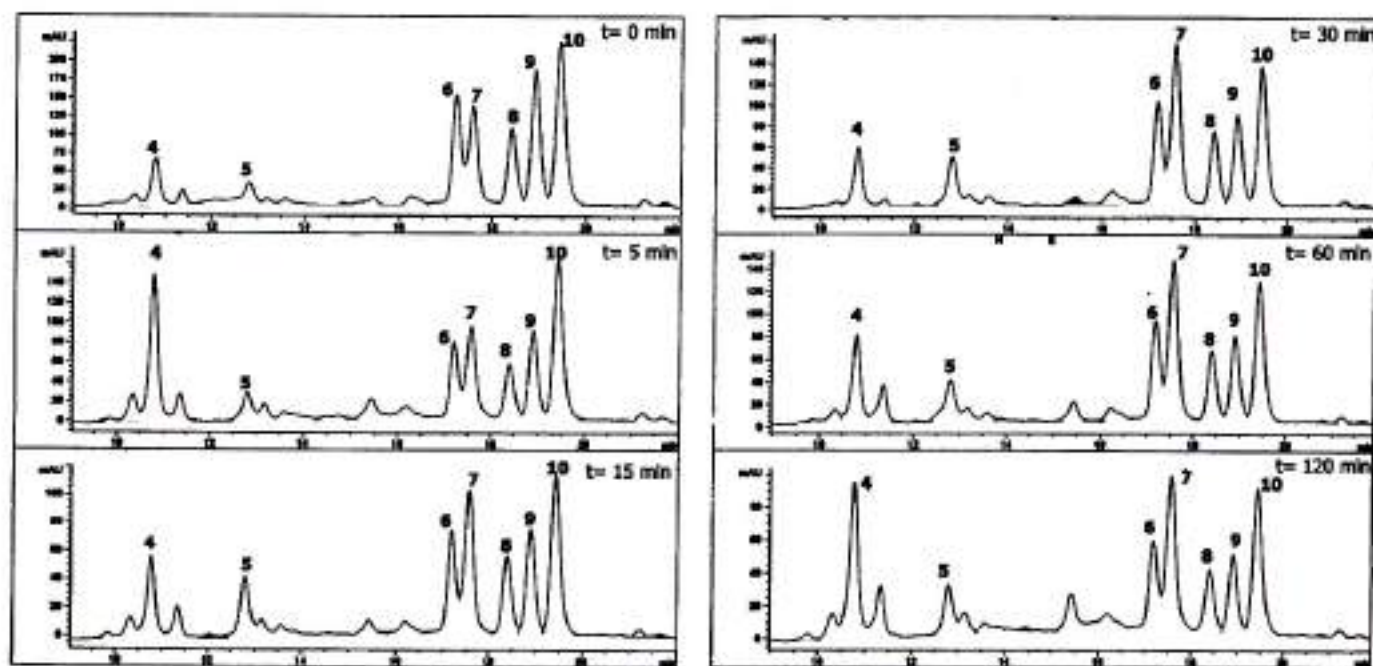


Figura 5. Perfil por CL-EM de la variación de los compuestos bromados en los tejidos de *Aplysina insularis* después de infligir heridas (número de réplicas 4).

y 5 a expensas de una reducción de la concentración de los otros compuestos bromados presentes en esta esponja. En el perfil cromatográfico de las muestras examinadas (Figura 5) es evidente cómo el porcentaje relativo de los 7 compuestos examinados permanece constante en los 120 minutos de duración del ensayo.

En el segundo experimento se examinó si ocurrieron cambios en las concentraciones de los compuestos después de ocasionar heridas. En consecuencia, se realizó el mismo tipo de experimento antes descrito, pero evaluando esta vez las concentraciones de los compuestos durante los primeros 150 segundos del ensayo. En concordancia con el primer experimento, tampoco se detectó diferencia en la concentración de los metabolitos bromados (resultados no mostrados).

Los resultados anteriores obtenidos bajo condiciones ecológicamente relevantes, indican que no se encuentran evidencias que permitan señalar que el proceso de activación de defensas como respuesta a daños en los tejidos se presenta en la esponja *Aplysina insularis*, es decir que la transformación de metabolitos bromados de alto peso molecular en metabolitos bromados de bajo peso molecular no ocurre *in vivo*. Por otro lado, como existe evidencia sólida de que los compuestos bromados 8 y 9 son exudados continuamente por la esponja especialmente en condiciones de peligro o estrés (Thompson *et al.*, 1983, Thompson, 1985; Walker *et al.*, 1985) podría concluirse que la defensa química en esta esponja parece radicar en la posesión de un gran número de metabolitos bromados, algunos de los cuales son exudados al medio para crear una barrera protectora para este animal y en la disponibilidad en otros tipos celulares de otros compuestos bromados muy tóxicos, particularmente los compuestos 4 y 5, los cuales estarían actuando como defensas bajo otros mecanismos diferentes a la exudación o la biotransformación.

### Agradecimientos

Los autores agradecen la financiación de Colciencias, la cual hizo posible la realización de gran parte de este trabajo. M.P. agradece a Colciencias y Fulbright las becas que hicieron posible la realización de sus estudios doctorales, a los profesores William Fenical (UCSD-SIO) y Joseph R. Pawlik (UNCW) por su dirección, apoyo logístico y financiero en la realización de sus estudios.

### Bibliografía

Becerro M.; López N. I.; Turon X. y Uriz M. 1994. Antimicrobial activity and surface bacterial film in marine sponges. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **179**: 195-205.

Becerro M.; Turon X. & Uriz M. 1995. Natural variation of toxicity in encrusting sponge *Crambe crambe* (Schmidt) in relation to size and environment. *J. Chem. Ecol.*, **21**: 1931-1946.

Bergquist P.R. & Bedford J. 1978. The incidence of antibacterial activity in marine Demospongiae: systematic and geographic considerations. *Mar. Biol.*, **46**: 215-221.

Braekman J. C. & Daloz D. 1986. Chemical defense in sponges. *Pure and Appl. Chem.*, **58**: 357-364.

Chanas B.; Pawlik J. R.; Lindel T. & W. Fenical. 1996. Chemical defense of the Caribbean sponge *Agelas clathrodes* (Schmidt). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **208**: 185-196.

Davis, A.R.; Targett N.M.; McConnell O.J. & C.M. Young. 1989. Epibiosis of marine algae and benthic invertebrates: Natural products chemistry and other mechanisms inhibiting settlement and overgrowth. En: Scheuer, P. (Ed.) *Biorganic Marine Chemistry*. Vol. 3. pp. 85-114 Springer-Verlag, Berlin.

Dueñas, A. 2000. Ensayos sobre actividad y ecología química de extractos crudos de la esponja marina *Aplysina ambrosia* (Clase Demospongiae, Familia Halichondriidae). Trabajo de Grado, Biología, Universidad Nacional de Colombia.

Duque, C.; Bonilla A.; Bautista E. & Zea S. 2001. Exudation of low molecular weight compounds (thiobismethane, methyl isocyanide and methyl isothiocyanate) as a possible chemical defense mechanism in the marine sponge *Ircinia felix*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **29**: 17-25.

Ebel, R.; Brenzinger M.; Kunze A.; Gross H. & Proksch P. 1997. Wound activation of protoxins in the marine sponge *Aplysina aerophoba*. *J. Chem. Ecol.*, **23**: 1451-1462.

Engel, S. & Pawlik J.R. 2000. Allelopathic activities of sponge extracts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **207**: 273-281.

Faulkner, D.J. 2001. Marine Natural Products. *Nat. Prod. Rep.*, **18**: 1-49.

Fusetani, N. 1997. Marine natural products influencing larval settlement and metamorphosis of benthic invertebrates. *Curr. Org. Chem.*, **1**: 127-152.

Hay, M.E. 1996. Marine chemical ecology: what's known and what's next? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **200**: 103-134.

Lindquist, N. & Hay M.E. 1996. Palatability and chemical defense of marine invertebrate larvae. *Ecol. Monogr.*, **66**: 431-450.

McClintock, J. B. & Baker B.J. 1997. Palatability and chemical defense of eggs, embryos and larvae of shallow-water antarctic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **154**: 121-131.

Parra, E. 1997. Aproximación al posible papel ecológico de la producción de metabolitos secundarios en la esponja marina *Ircinia felix* (Porifera: Demospongiae). Trabajo de Grado, Biología, Universidad Nacional de Colombia.

Paul, V. J. 1992. Chemical defenses of benthic marine invertebrates. En: Paul, V.J. (ed.) *Ecological Roles of Marine Natural Products*. P. 164-188. Cornell University Press, Nueva York.

Pawlik, J. R. 1993. Marine invertebrate chemical defenses. *Chem. Rev.*, **93**: 1911-1922.

\_\_\_\_\_ 1997. Fish predation on Caribbean reef sponges: An emerging perspective of chemical defenses. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, **2**: 1255-1258.

- . 1998. Coral reef sponges: Do predatory fishes affect their distribution? *Limnol. and Oceanogr.*, **43**: 1396-1399.
- Pawlik, J. R.; Chanas B.; R. Toonen J. & Fenical W.** 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical Deterrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **127**: 183-194.
- Petríchtcheva, N. V.** 2002a. Estudio químico y de actividad biológica de las esponjas marinas del género *Axyssa*. Tesis doctoral. Química, Universidad Nacional de Colombia.
- Petríchtcheva, N. V.; Duque C.; Dueñas A.; Zea S.; Hara N. & Fujimoto Y.** 2002b. Nitrogenous eudesmane type compounds isolated from the Caribbean sponge *Axyssa ambrosia*. *J. Nat. Prod.* (en prensa).
- Petríchtcheva, N. V.; Duque C.; Dueñas A.; Zea S. & Fujimoto Y.** 2001. Ambrosinosterol: un nuevo 5a,8a-epidioxisterol citotóxico aislado de la esponja marina *Axyssa ambrosia*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **25**: 569-577.
- Porter, J.W. & Targett N. M.** 1988. Allelochemical interactions between sponges and corals. *Biol. Bull.*, **175**: 230-239.
- Puyana, M.** 2001. Chemical Ecology of Caribbean sponges of the genus *Aplysina*. Disertación doctoral, Universidad de California, San Diego. Scripps Institution of Oceanography. 214 p.
- Puyana M.; Fenical W. & Pawlik J. R.** 2002. Are there activated chemical defenses in sponges of the genus *Aplysina* from the Caribbean? Sometido a publicación en *Marine Ecology Progress Series*.
- Sammarco, P. W. & Coll J.C.** 1988. The Chemical Ecology of Alcyonarian Corals, Coelenterata: Octocorallia. En: Scheuer, P. (Ed.) *Bioorganic Marine Chemistry*. Vol. 2, pp. 89-115. Springer-Verlag, Berlin.
- Sullivan, B.; Faulkner D. J. & Webb L.** 1983. Siphonodictine, a metabolite of the burrowing sponge *Siphonodictyon* sp. that inhibits coral growth. *Science*, **221**: 1175-1176.
- Targett, N. M. & Schmahl G. P.** 1984. Chemical ecology and distribution of sponges in the Salt River canyon, St. Croix, U.S.V.I. National Oceanic and Atmospheric Administration, Tech. Mem. OAR-NURP 1. Rockville. 29 p.
- Thacker, R.W.; Becerro M.A.; Lumbung W.A. & Paul V. J.** 1998. Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology*, **79**: 1740-1750.
- Thompson, J. E.** 1985. Exudation of biologically-active metabolites in the sponge *Aplysina fistularis*. I. Biological evidence. *Mar. Biol.*, **88**: 23-26.
- Thompson, J. E.; Barrow K.D. & Faulkner D.J.** 1983. Localization of two brominated metabolites, aerotionin and homoaerotionin, in spherulous cells of the marine sponge *Aplysina fistularis* (= *Verongia thiona*). *Acta Zool.*, **64**: 199-210.
- Thompson, J. E.; R. P. Walker & Faulkner D. J.** 1985. Screening and bioassays for biologically active substances from forty marine sponge species from San Diego, California, USA. *Mar. Biol.*, **88**: 11-21.
- Walker, R. P.; Thompson J. E. & Faulkner D. J.** 1985. Exudation of biologically-active metabolites in the sponge *Aplysina fistularis*. II. Chemical evidence. *Mar. Biol.*, **88**: 27-32.
- Zea, S.; Parra F.; Martínez A. & Duque C.** 1999. Production of bioactive furanosesterterpene tetrone acids as possible internal chemical defense mechanism in the sponge *Ircinia felix* (Porifera: Demospongiae). *Mem. Ql. Mus.*, **44**: 687-697.



# GENETIC DIFFERENTIATION IN POPULATIONS OF THE RIVER DOLPHINS GENUS *Inia* (Blainville, 1817) AND APPORTS TO THE TAXONOMIC STATUS WITH MOLECULAR ANALYSIS

por

E. Banguera-Hinestroza<sup>1,3\*</sup>, H. Cárdenas<sup>2</sup>, M. Ruiz-García<sup>3</sup>, M. Marmontel<sup>4</sup>,  
E. Gaitán<sup>5</sup>, R. Vázquez<sup>6</sup> & F. García-Vallejo<sup>1</sup>

## Resumen

**Banguera-Hinestroza E., H. Cárdenas, M. Ruiz-García, M. Marmontel, E. Gaitán, R. Vázquez and F. García-Vallejo:** Genetic differentiation in populations of the river dolphins genus *Inia* (Blainville, 1817) and apports to the taxonomic status with molecular analysis. *Rev. Acad. Colom. Cienc.* 26(101): 575-588, ISSN 0370-3908.

El delfín rosado del género *Inia* es endémico de las mayores cuencas hidrográficas del norte de Sudamérica. Este trabajo constituye el primero a nivel mundial que pretende dar aproximaciones acerca de la estructura genética de este género. Se colectaron 96 muestras de especímenes en las cuencas de los ríos Orinoco, Putumayo (400 km. de recorrido) y en los ríos Mamoré, Ipurupuru y Tijamuchi en la Amazonia boliviana y se incluyeron 5 muestras de la Amazonia brasileña. Se estudiaron 570pb de la región d-loop del ADN mitocondrial y 600pb del gen citocromo b. Los análisis filogenéticos y de subdivisión poblacional soportan la propuesta de dividir el género en dos especies filogenéticas, y revelan aspectos importantes acerca de la estructura genética de los grupos de *Inia* en estas regiones geográficamente separadas.

**Palabras clave:** *Inia*, mtDNA, D-loop region, Cyt-b gene, nucleotide diversity, Colombia y Bolivia, speciation, Iniidae.

- 1 Laboratorio de Biología Molecular y Patogénesis, Departamento de Ciencias Fisiológicas, Facultad de Salud, Universidad del Valle, A.A 25360, Cali, Colombia.
- 2 Laboratorio de Biología Molecular, Departamento de Biología, Sección de Genética, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle, A.A 25360, Cali, Colombia.
- 3 Laboratorio de Inmanobiología, Biología Molecular y Genética de Poblaciones, Unidad de Genética, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Cra. 7ª No. 43-82, Bogotá, Colombia.
- 4 Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Caixa Postal 0001 Tefe/AM, Brasil.
- 5 Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), A.A. 6713, Cali, Colombia, A.A. 6713, Cali, Colombia.
- 6 Universidad Técnica del Beni, Casilla 251, Trinidad, Bolivia.

**Dirección actual:** Universidad Javeriana, Cra 7 No. 43-82, Dpto. de Biología, Lab. de Genética de Poblaciones y Ecología Evolutiva.

**Institución donde se realizó la investigación:** Laboratorio de Biología Molecular y Patogénesis de la Universidad del Valle (Cali), Laboratorio de Biología Molecular Instituto von Humboldt - Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira (Valle).

### Abstract

The pink dolphin genus *Inia* is endemic to the major river basins from northern South America. This work is the first one at worldwide level focused on the genetic structure of this genus. In this work, 96 DNA samples from skin of specimens of this genus were collected in the Orinoquian basin, the Putumayo River (in 400 km); and the Mamore, Tijamuchi and Ipurupuru rivers in the Bolivian Amazon and including five samples of the Brazilian Amazon. These samples were used to sequence 570bp of the d-loop region and 600 bp of the mitochondrial Cyt-b gene. The phylogenetic analysis and the population subdivision, supporting the proposal to subdivide the *Inia* genus into two different allopatric species, and revealed important aspects about the genetic structure of *Inia* groups from these three geographically separated regions.

**Key words:** *Inia*, mtDNA, D-loop region, Cyt-b gene, nucleotide diversity, Colombia and Bolivia, speciation, Iniidae.

### Introduction

The river dolphin of the genus *Inia* (Blainville, 1817), usually known as tonina, bufeo, boto or pink dolphin is classified within the Order Cetacea, Suborder Odontoceti, Superfamily Iniioidea and Family Iniidae (Heyning, 1990; Muizon, 1988; Fordyce & Barnes, 1994; Fordyce et al., 1994; Messenger & McGuire, 1998). Populations of the river dolphin are distributed widely in many rivers from the Amazon and Orinoco basins. The range of distribution in South America includes many rivers from Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Peru, Venezuela and French Guyana, which cover an area equivalent to 7 million square kilometers (Best and da Silva, 1989a,b).

Distribution of *Inia* is constrained by a series of geographical barriers. Populations of Amazonas and Beni-Mamore (Bolivia and Brazil) are separated by rapids in the upper Madeira between Porto Velho and Guajara-Mirim (da Silva, 1994). The unique connection between populations of Amazonas and Orinoco is throughout the Casiquiare Channel, which reaches the Negro River, an affluent of the Amazonas. The Casiquiare waterway is considered as a barrier for *I. geoffrensis* because the water's pH is rather low, and there is low biomass productivity. Other potential barriers are the faults of the Negro River and the rapids of the Orinoco between Samariapo and Puerto Ayacucho. (da Silva, 1989a,b).

The first morphometric study of the genus *Inia* at a specific level was carried out by Pilleri and Gühr (1977). They considered this genus divided into two different species: *I. boliviensis* (D'Orbigny, 1834), which is distributed in the Beni-Mamore rivers, and *I. Geoffrensis*, which was subdivided into two subspecies *I. g. geoffrensis* (Van Bree and Robineau, 1973) in the Amazon basin, and *I. g. humboldtiana* (Pilleri and Gühr, 1977) in the

Orinoquian basin. Despite this, Casinos and Ocaña (1979) claimed that the clinal variation in the populations of *Inia geoffrensis*, based on craniometrical studies were not in agreement with the existence of two species and in fact supported the hypothesis of the existence of only one species with three different subspecies. However, more recently, da Silva (1994) again proposed the subdivision of the genus into the two aforementioned species, based on morphometric and meristic analyses.

Nevertheless, the most used and recognized taxonomical status of this genus still includes three subspecies: *I. geoffrensis boliviensis* for the system of Bolivian rivers, *I. geoffrensis geoffrensis* for the Amazonian basin rivers and *I. geoffrensis humboldtiana* for the Orinoco basin (Van Bree and Robineau, 1973; Trebbau and Van Bree, 1974; Best and da Silva, 1989a,b; Rice 1998)

In order to analyze the genetic variation of these three supposed subspecies of *I. geoffrensis*, a fragment of 570 bp of the mitochondrial D-loop DNA (96 individuals) and 600 bp of the Cyt-b mitochondrial gene from *Inia* specimens (38 individuals) were sequenced. In addition, the most underlying analyses carried out were the determination of the different haplotypes found; the nucleotide diversity within and between the different populations was analyzed; and the phylogenetic relationships among these three feasible taxa was recovered by using genetic distance matrices and maximum parsimony procedures. A striking and noteworthy differentiation (for both genes) was clearly revealed among the *Inia* sp. populations from the Orinoco and Amazonas rivers, with the dolphins from the Ipurupuru and Mamore rivers in the Bolivian Amazon. Therefore, this result agrees quite well with the existence of two genetically different clades, corresponding to the presence of two different allopatric species within the genus *Inia*.

## Materials and methods

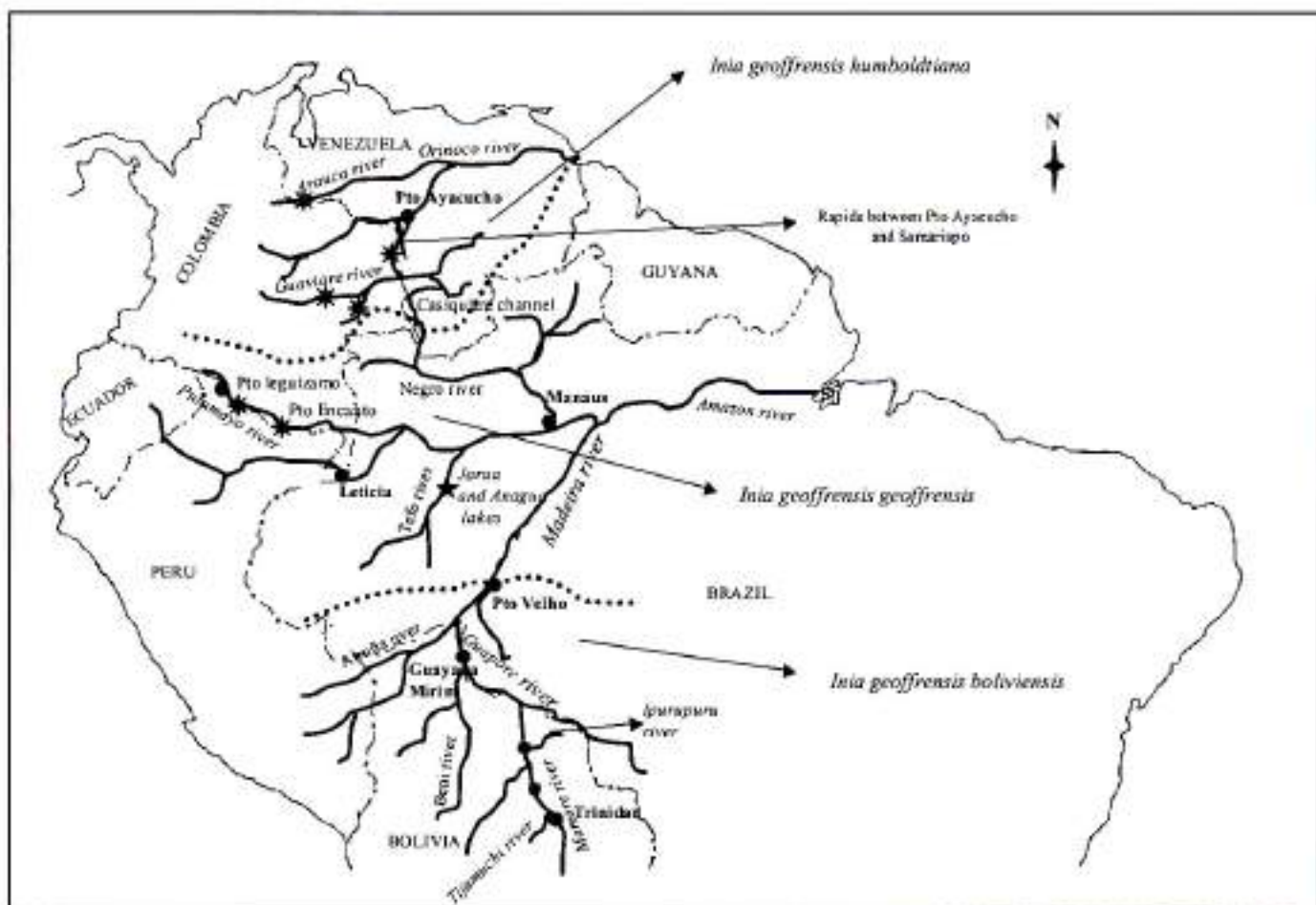
### Collection of Samples

Skin samples were taken by making a biopsy of 1 cm<sup>2</sup> of caudal fin. All specimens were captured in fishing nests, taking special care to ensure the physical integrity of each dolphin. After the biopsy, the wound was covered with antibiotic cream, and the specimen was released under safe conditions. The geographical points sampled were as follows. Several lagoons were explored in a transect of 443 km from Puerto Leguizamo to Puerto Encanto in the Colombian Amazonia, and a total of 38 specimens were collected. In the Orinoco basins, a total of 11 stations along of Orinoco, Guaviare and Inirida rivers were covered. Only 17 specimens were captured, including two specimens from the Arauca River, which is an affluent to the Orinoco River.

In the Bolivian Amazonas, several lagoons were explored in the Mamore River, as well as two locations along the Ipurupuru (affluent of the Guapore /Itenez River) and Tijamuchi rivers. A total of 41 specimens were surveyed.

In total, 96 river dolphins were sampled for the mitochondrial D-loop region; and a subarray of these samples, together with other samples from Brazil (Jarua Grande and Anagua lagoons near to the Tefe River), were also analyzed for the mitochondrial cytochrome-b gene.

The sample sites and their respective coordinates are shown in Table 1 and Figure 1. All skin samples were stored in a solution of 20% DMSO (dimethyl sulfoxide), hypersaturated with NaCl, according to Hoelzel (1991) for periods of 4-8 weeks at room temperature until their processing in the laboratory.



**Figure 1.** Map representing the geographical areas surveyed in the Orinoco Basin, in the Colombian, in the Brazilian, and in the Bolivian Amazon studied. Stars point out the places which were sampled and dolphins were captured. Dotted lines indicate the rapids and other obstacles for the migration of *Inia* from one basin to other.

**Table 1.** Sample localities of the *Inia* individuals presented in this study, geographical coordinates and sample sizes.

Locality	Number of sites sampled	Coordinates	Number of individuals
<i>Orinoco</i>			
Inirida River	3	68° 11' 8.28" W - 3° 57' 26.32" N	4
		68° 1' 4.69" W - 4° 1' 54.46" N	2
		68° 1' 43.51" W - 3° 19' 47.70" N	5
Orinoco River	1	67° 53' 14.99" W - 4° 5' 45.92" N	2
Guaviare River	1	67° 58' 1.46" W - 3° 56' 28.65" N	2
Arauca River	1	71° 13' W - 6° 50' N	2
<i>Amazon</i>			
Putamayo River	3	74° 25' W - 0° 32' S	15
		73° 51' W - 1° 8' S	13
		73° 39' W - 1° 15' S	10
Jarua Grande Lake	1	-----	4
Anagua Lake	1	-----	1
<i>Bolivian Amazon</i>			
Ipurupuru River	2	65° 3' W - 14° 18' S	12
Tijamuchi River	1	-----	1
Mamoré River	5	65° 3' W - 14° 33' S 65° 00' W - 14° 46' S	28
<b>Total</b>	<b>19</b>		<b>101</b>

#### *DNA amplification and sequencing*

Extraction of DNA from skin samples was performed by using the QIAamp tissue kit (Qiagen Inc.) following the manufacturer's instructions. DNA quality was monitored by electrophoresis in 0.8% agarose gels.

The D-loop region was amplified by PCR, using specific combinations of light-strand TRO (5' CCTCCCT

AAGACTCAAGGAAG-3') and heavy-strand DH6 (5' AAATACAYACAGGYCCAGCTA-3') oligonucleotide primers, donated by the Southwest Fisheries Science Center (La Jolla, CA). From 20 to 100 ng of DNA were employed in a reaction buffer 1X (1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.8 mM of dNTP mix), 1 mM of a pair of oligonucleotide primers and 2 units of Taq DNA polymerase in a total volume of 50 µl, which were submitted to PCR reaction

by using a thermal cycler (MJ Research PT-100). Cycling conditions were performed as follows: 2 min. at 95°C, 30 sec. at 94°C, 1 min. at 50°C and 1.5 min. at 72°C. Then 35 cycles were done with a final extension step of 3 min. at 72°C. Amplified mtDNA was cleaned throughout sephadex columns, and in several cases was also used polyethylene glycol/NaCl, both with good results. Cleaned amplicons were resolved by electrophoresis in 1% agarose gels. The cytochrome b gene was amplified by using the primers Tglu (5' TGACTTGAARAACCAYCGTTG-3') and MHB2 (5' CTGGTTTGTATGTGTGYTGGAGT-3'). A similar cycling profile for this gene was used, the only difference being the 52°C annealing temperature.

The fragments of 570 bp from the mitochondrial D-loop and 600 bp from the Cyt-b gene of 96 *Inia* sp. specimens were sequenced using an ABI PRISM™ 377 DNA Sequencer (Perkin Elmer). However, not all 96 samples were employed to sequence the cyt-b gene ( $n = 38$ ). In addition, 5 Brazilian Amazon samples were sequenced, as well as 2 additional genebank accession sequences for one *Inia* individual (Accession no. AF304068) and the outgroup (Accession no. AF229170). Sequencing reaction was performed in a final volume of 10  $\mu$ l, which contained 20 to 100 ng of mitochondrial D-loop DNA; 1  $\mu$ l of oligonucleotide primers (3.2 mM), which corresponded to TRO for the heavy chain and DH6 for the light chain; and 4  $\mu$ l of Dye dideoxy terminator premix. The reaction was carried out by means of a thermal cycler (MJ Research PT-100) at 80°C, followed by 25 denaturation cycles at 95°C for 10 sec., at 52°C for 10 sec. and a final extension step at 60°C for 4 min. All DNA fragments were sequenced twice and in those cases of mismatching a new PCR reaction was done and sequenced again. The sequences were run in a 4.5% polyacrylamide denaturant gel for 7 hours.

### Sequence Analysis

Sequence alignments and editing were performed by using the sequencer 3.0 and the Clustal X (1.62 b) programs.

Mitochondrial genetic structure within and between populations, and several population genetic parameters such as nucleotide diversity ( $\pi$ ), average number of nucleotide differences ( $k$ ), average number of nucleotide substitutions per site between populations ( $D_{xy}$ ), and the number of net nucleotide substitutions per site between populations were calculated by means of the DNAsp (Rozas and Rozas, 1995) and Arlequin (Schneider et al., 2000) programs. Haplotypic diversity was calculated according to Nei's (1978) and Tajima and Nei's (1984) equations.

Concordance between geographical variation and genetic heterogeneity was analyzed by using a molecular variance analysis (AMOVA), assuming an overall *Inia* population subdivided into three geographical subpopulations. The AMOVA procedure is included within the Arlequin program (Schneider et al., 2000).

The haplotype relationships, obtained from the D-loop and cyt-b mitochondrial genes among all populations analyzed, were determined by applying the MEGA program (version 1.2) (Kumar et al., 1993) with Tajima's and Kimura's two parameters (Kimura, 1980) and Jukes-Cantor's (1969) genetic distances. Several transitions to transversion ratios were used. All yielded identical results. Trees were constructed using the Neighbor-Joining (Saitou and Nei, 1987) and the UPGMA algorithm procedures. Maximum parsimony trees were searched by using the PAUP program (4.0b) (Swofford, 1998), with the heuristic and the branch and bound procedures, with unordered character-state data. The consensus tree was obtained with the 50% rule. All phylogenetic trees obtained were statistically tested by using a bootstrap with 1000 repetitions. The control-region sequence and the cyt-b gene sequence of *Pontoporia blainvillei* were employed as outgroup elements to root the trees obtained given that the Pontoporiidae, today represented by only this species, have been considered sister taxa of the Iniidae (Fordyce & Barnes, 1994; Fordyce et al., 1994; Messenger & McGuire, 1998).

For estimating divergence times, the percent divergence estimates proposed by Wilson et al., (1985) for the D-loop region and by Irwin et al., (1991) for the Cyt-b gene were used and calibrated by using different geomorphological accounts and several fossil records of Pontoporiidae.

## Results

### Nucleotide Variation

Of the 52 nucleotide substitutions found, 40 were informative from a phylogenetic standpoint for the 570 bp D-loop mitochondrial region from the 96 sequences obtained (Fig. 2a). When the outgroup was included, 142 polymorphic sites were determined, 42 of them phylogenetically informative. For the different Cyt-b haplotypes found (600 bp), 35 sites were polymorphic; but only 27 sites (2 variants) were informative from a phylogenetic standpoint, and one site was informative (3 variants). Including the outgroup, 119 sites were polymorphic although only 30 informative sites (2 variants), and 4 sites (3 variant) were recorded (Fig. 2b).

Haplotypes	N	Nucleotide positions																									
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25						
Colombian Orinoquía 1	2	C	A	A	G	G	T	C	C	C	A	G	A	C	T	A	A	T	G	T	C	C	A	T	T	A	T
Colombian Orinoquía 2	1	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	C	C	.	C	.
Colombian Orinoquía 3	2	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	C	.	.	C	.
Colombian Orinoquía 4	10	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	T	.	C	C	.	C	.
Colombian Orinoquía 5	2	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	G	.	.	.	.	.	.	A	.	.	G	C	.	G	.	
Bolivian Amazon 1	14	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 2	1	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 3	3	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 4	1	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 5	12	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 6	9	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Bolivian Amazon 7	1	T	G	G	A	A	C	T	T	A	.	A	.	.	C	G	G	C	.	C	T	T	T	.	C	.	.
Colombian Amazon 1	35	.	A	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Colombian Amazon 2	3	.	G	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Haplotypes	N	Nucleotide positions																												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
Colombian Orinoquía 1	2	C	A	C	T	G	T	G	T	G	C	A	A	A	A	C	C	G	T	C	T	C	C	C	A	T	.	.	.	
Colombian Orinoquía 2	1	.	.	.	.	A	C	.	.	A	T	.	.	.	G	T	.	C	.	T	.	.	T	.	.	C	.	.	.	
Colombian Orinoquía 3	2	.	.	.	.	A	C	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	C	.	T	.	.	T	.	.	C	.	.	.	
Colombian Orinoquía 4	10	.	.	.	.	A	C	.	.	A	T	.	.	.	G	.	.	C	.	T	.	.	T	.	.	C	.	.	.	
Colombian Orinoquía 5	2	T	C	T	C	.	.	A	.	.	T	G	.	G	.	.	C	.	T	.	.	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 1	14	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 2	1	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 3	3	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 4	1	T	.	T	.	.	.	A	.	A	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	T	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 5	12	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	T	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 6	9	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 7	1	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	G	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	T	G	.	.	.	.	.	
Colombian Amazon 1	35	T	.	T	C	.	.	A	.	A	T	.	.	.	.	.	C	C	T	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Colombian Amazon 2	3	C	.	T	.	.	.	.	.	A	T	.	.	.	.	.	T	C	T	T	C	.	.	.	.	.	.	.	G	.

Figure 2. A/ Variable sites in the mitochondrial control region for the genus *Inia*, which defined 14 different haplotypes for the three populations of *Inia* sp. analyzed. The points reveal those sequences which are identical to the Colombian Orinoquía 1 haplotype (line 1). The haplotypes are named in agreement of the geographical region which they belong. The nucleotide positions are pointed out in the first file in a vertical mode. B/ Variable sites for the Cytochrome b gene for the genus *Inia*, which defined 9 different haplotypes for the three *Inia* sp. Populations analyzed. The points reveal those sequences identical to the Brazilian Amazon 1 haplotype (line 2, Accession No X922534, GENE BANK). The nucleotide positions are pointed out in the first file in a vertical mode. N = number of individuals.

Colombian Orinoquía 1	2	C	A	C	T	G	T	G	T	G	C	A	A	A	A	C	C	G	T	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.
Colombian Orinoquía 2	1	.	.	.	.	A	C	.	.	A	T	.	.	.	G	T	.	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Colombian Orinoquía 3	2	.	.	.	.	A	C	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Colombian Orinoquía 4	10	.	.	.	.	A	C	.	.	A	T	.	.	.	G	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Colombian Orinoquía 5	2	T	C	T	C	.	.	A	.	.	T	G	.	G	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 1	14	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 2	1	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 3	3	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 4	1	T	.	T	.	.	.	A	.	A	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	T	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 5	12	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	T	T	.	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 6	9	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	.	G	.	.	.	.	
Bolivian Amazon 7	1	T	.	T	.	.	.	A	.	.	T	G	G	.	.	.	C	C	G	C	.	T	T	G	.	.	.	.	
Colombian Amazon 1	35	T	.	T	C	.	.	A	.	A	T	.	.	.	.	.	C	C	T	C	.	.	.	.	.	.	.	.	
Colombian Amazon 2	3	C	.	T	.	.	.	.	.	A	T	.	.	.	.	.	T	C	T	T	C	.	.	.	.	.	.	.	G

Figure 2A

Haplotypes	N	8	4	5	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	4	4	4	5	5	5	5	5
			5	1	6	0	2	2	2	3	4	6	7	9	9	0	4	4	4	5	8	9	9	0	0	2	6	6	7	4	7	6	7	7	8	8		
				2	0	8	9	8	4	9	7	5	8	1	0	3	4	8	8	1	4	1	6	3	1	5	5	1	1	9	4	6	5	9				
Brazilian Amazon 1	1	A	T	A	C	T	C	T	T	G	T	C	T	T	T	T	G	T	T	A	T	C	C	G	G	C	C	T	T	C	T	C	C	A	A	C		
Colombian Amazonian 1	3	.	.	.	T	C	.	.	C	A	C	.	.	C	.	A	C	.	.	C	.	T	.	.	T	.	C	T	C	.	T	.	G	.				
Colombian Amazonian 2	12	.	.	.	T	C	T	.	C	A	C	.	.	.	.	A	C	.	.	C	.	T	.	.	T	.	C	.	C	.	T	.	G	.				
Colombian Orinoquia 1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Colombian Orinoquia 2	1	.	.	.	T	C	T	C	C	A	C	.	.	.	.	C	A	.	.	.	.	.	.	T	.	T	.	C	.	C	.	T	.	G	.			
Colombian Orinoquia 3	8	G	.	.	T	C	.	.	C	C	T	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	T	.	T	.	C	.	C	.	T	.	G	.				
Colombian Orinoquia 4	1	.	.	.	T	C	T	C	C	A	C	.	.	.	.	C	A	.	.	.	.	.	T	A	.	T	.	C	.	C	.	T	.	G	.			
Bolivian Amazon 1	1	.	.	.	C	T	T	C	.	T	C	.	.	.	.	C	C	A	.	C	G	.	T	T	.	A	T	T	C	.	C	T	.	G	C	T		
Bolivian Amazon 2	9	.	.	.	C	T	T	C	.	T	C	.	.	.	.	C	C	A	.	C	G	.	T	T	.	A	.	T	C	.	C	T	.	G	C	T		

Figure 2B

### Characterization and Geographical Distribution of the D-loop and Cyt-b Haplotypes Found in the Amazon and Orinoquia Basin *Inia* sp. Populations

A total of 14 different haplotypes, having one or more noticeable nucleotide substitutions, were found among the *Inia* mitochondrial D-loop DNA region analyzed. Figure 2a,b shows all haplotypes characterized and includes the different nucleotide substitutions, which defined them. Five haplotypes were exclusively distributed in specimens surveyed from the Orinoco region rivers (N=17) (Colombian Orinoquia 1, 2, 3, 4, 5) with 30 variable nucleotide positions. Only two haplotypes were recorded in specimens from the Putumayo River (N=38) (Colombian Amazon 1, 2), with only 7 polymorphic nucleotide positions. In the Bolivian rivers it was possible to discriminate an overall number of 7 haplotypes (N=41) (Bolivian Amazon, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), which were differentiated by one or two nucleotide substitutions.

For the Cyt-b mitochondrial gene, 9 different haplotypes were determined. In the Bolivian Amazon 2 different haplotypes (Bolivian Amazon 1, 2) in the 10 Bolivian individuals sequenced were recorded, with only one transition polymorphic site present. On the other hand, the 12 Orinoquian specimens surveyed showed 4 different haplotypes (Colombian Orinoquia 1, 2, 3, 4), which differentiated among them by 19 transition polymorphic sites. Finally, the 10 individuals analyzed from the Colombian Amazon showed two different haplotypes, which presented 13 transition polymorphic sites (Colombian Amazon 1, 2). In addition, several Brazilian specimens were studied (N=6), five showed the most frequent haplotype discovered in the Colombian Amazon and one (obtained in the GENE-BANK) presented a different haplotype.

An analysis of geographical distribution of the D-loop and Cyt-b haplotypes clearly revealed that each of the three geographical regions under study had its own haplotypes. Nevertheless, in the case of the Cyt-b gene there is a haplotype in the Brazilian Amazon (Brazilian-Amazon 1, Accession no. AF304068), which was differentiated from only one Colombian Orinoquia haplotype in one bp. In addition of this study, a minutely spatial autocorrelation analysis, together with a variogram and an isolation-by-distance analyses in each geographical region, showed clear spatial structure, but the results will be presented elsewhere.

### Geographical Subdivision

The AMOVA analysis for the D-loop mitochondrial region showed that, by means of 1000 random permutations and by using the Kimura two-parameters distance, the major fraction of the overall molecular variance was due to the heterogeneity among the three population areas studied ( $F_{st} = 0.90$ ,  $P < 0.0001$ ). Several comparisons carried out using population pairs revealed that the three populations were highly differentiated among them from a statistical standpoint. The pairwise difference of the genetic population between the Bolivian Amazon and the Colombian Orinoquia was  $F_{ST} = 0.89$  ( $P < 0.00001$ ) and between Bolivia and the Colombian Amazon,  $F_{ST} = 0.95$  ( $P < 0.00001$ ). The genetic differentiation between both Colombian areas was  $F_{ST} = 0.76$  ( $P < 0.00001$ ). The AMOVA result for the Cyt-b gene agrees quite well with that found with the D-loop region ( $F_{ST} = 0.78$  ( $P < 0.0001$ )). The genetic heterogeneity between Bolivia and the Colombian Orinoquia ( $F_{ST} = 0.81$ ;  $P < 0.00001$ ) and between Bolivia and Amazonian Colombia ( $F_{ST} = 0.91$ ;  $P < 0.00001$ ) was substantially higher than the genetic differentiation between both Colombian areas ( $F_{ST} = 0.47$ ;  $P < 0.0001$ ).

### Haplotype Phylogenetic Relationships

#### Mitochondrial D-loop region

Table 2 shows the estimates for the nucleotide ( $\pi$ ) and haplotypic ( $h$ ) diversities found within and among the three geographical areas studied in the Colombian Orinoco, the Colombian Amazon and the Bolivian Amazon for the D-loop region. The nucleotide diversity for all 96 sequences analyzed was 2.8%. Obviously, this estimate was higher than those found for each individual geographical region (1.48% for the Orinoquian area, 0.18% for the Colombian Amazon and 0.20% for the Bolivian Amazon). This in turn will allow us to put forward the straightforward differences among the *Inia sp.* populations studied. Although the nucleotide diversity was higher in the Orinoco population, the haplotypic diversity was higher in the Bolivian population. Table 3 presents the number of net nucleotide substitutions per site between pairs of these three populations ( $D_n$ ). As can be seen, the molecular divergence between the Orinoquian and the Bolivian populations was 6.53% as compared to 5.32% between the Colombian Amazon and the Bolivian population (for the hypervariable region of 400 bp), which suggests a noticeable genetic differentiation between the Colombian and the Bolivian populations.

Phylogenetic relationships among the *Inia sp.* populations by using the 570 bp D-loop haplotypes studied, recovered by two different procedures, offered simi-

lar results. The genetic distance tree showed here was based on the Jukes-Cantor genetic distance and the neighbor-joining algorithm. The use of the Tamura-Nei, and the Kimura two-parameter genetic distances offered the same results. Clearly, the topology of all trees obtained differentiated two clades with high bootstrap levels. One of them included all the haplotypes belonging to the Bolivian populations. The other clade included the populations of the Colombian Amazon and the Orinoco basin. (Fig. 3). In the same sense, the maximum parsimony trees with the branch and bound procedure and with a transitions-transversions ratio equals 1 gave the same results as the tree shown here. The consistency index was 0.71; whereas the retention index was 0.86, with a minimal length tree of 78 steps.

#### Cyt-b gene

Table 2 shows the nucleotide ( $\pi$ ) and the haplotypic ( $h$ ) diversity obtained with the Cyt-b gene. The overall nucleotide diversity was 1.78%. In the case of the Bolivian sample the nucleotide diversity was only 0.0003%; whereas the nucleotide diversity in the Colombian Orinoquia reached 0.99%, clearly showing that this area has the higher levels of nucleotide diversity for the Cyt-b as well as for the D-loop region. The Colombian-Brazilian Amazon showed a nucleotide diversity of 0.47%. The haplotype diversity was also higher in the Colombian Orinoquia ( $h = 0.56$ ) than in the Colombian-Brazilian Amazon ( $h = 0.42$ ) and Bolivia ( $h = 0.20$ ). Table 3 shows

**Table 2.** Estimations of the Haplotypic diversity and percentage of nucleotide diversity ( $\pi$ ) for both the mitochondrial control region (570pb) and the Cytochrome b gene (600pb) for the three *Inia* populations studied

POPULATIONS	Haplotypic diversity in the control region	Haplotypic diversity in the cytochrome b gene	Nucleotide diversity ( $\pi$ ) in the control region	Nucleotide diversity ( $\pi$ ) in the cytochrome b gene
Colombian Orinoquia	0.647 $\pm$ 0.118	0.561 $\pm$ 0.154	1.48%	1.16%
Amazon	0.149 $\pm$ 0.074	0.425 $\pm$ 0.138	0.20%	0.47%
Bolivian Amazon	0.761 $\pm$ 0.038	0.200 $\pm$ 0.154	0.18%	0.03%

**Table 3.** Net genetic divergence ( $D_n$ ) among the populations of *Inia* studied. In the upper main diagonal the genetic divergence for the Cyt-b gene (600 bp). Whereas in the lower main diagonal the genetic divergence for the mitochondrial control region (only hypervariable region, 400 bp).

	Colombian Orinoco	Amazon	Bolivian Amazon
Colombian Orinoco		0.59%	2.49%
Amazon	2.50%		2.98%
Bolivian Amazon	6.53%	5.32%	



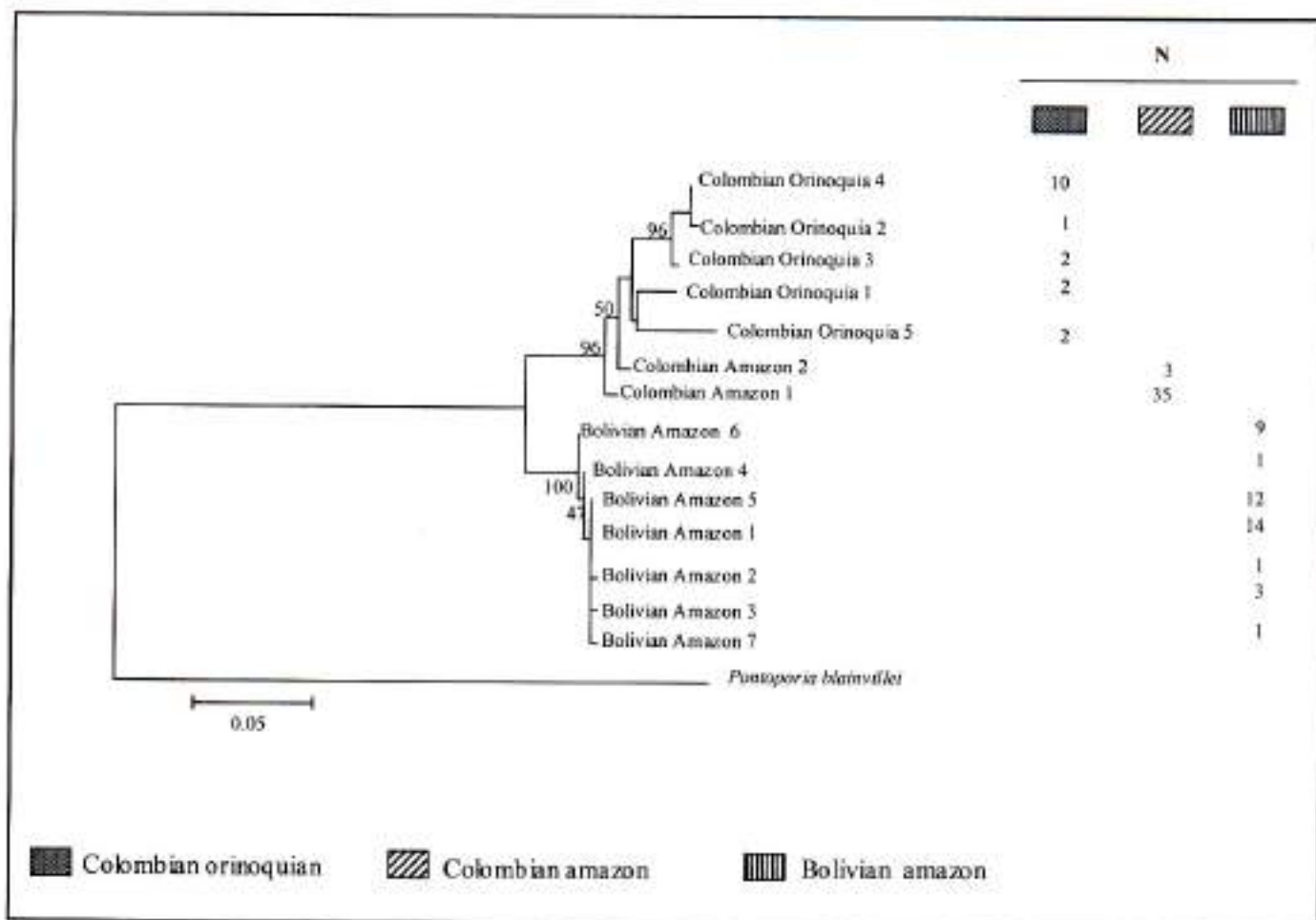


Figure 3. Dendrogram with the neighbor-joining algorithm and the Tamura-Nei genetic distance (1993) with  $\alpha = 0.5$  among the different *Inia* haplotypes found for the mitochondrial control region. The number on the tree nodes are the bootstrap percentages.

the  $D_a$  statistic among the three areas studied for the Cyt-b gene. The highest value was discovered between the Colombian-Brazilian Amazon and the Bolivian Amazon (2.98%), while the value between the Colombian Orinoquia and the Bolivian Amazon was 2.49%. On the other hand, the genetic differentiation between the Colombian Orinoquia and the Colombian-Brazilian Amazon was very small (0.59%).

The phylogenetic relationships recovered among the cyt-b haplotypes using the different distances and the neighbor-joining algorithm, were substantially similar to those obtained throughout the D-loop mitochondrial analysis (Fig. 4). The Bolivian haplotypes conformed a clade with high bootstrap values, separate from that array established by the Orinoquian and the Colombian-Brazilian Amazon haplotypes (Fig. 4). The striking relation-

ship between the Orinoquian and the Colombian-Brazilian Amazon haplotypes for the Cyt-b gene is remarkable, which is not in agreement with the possibility of two different subspecies of *Inia* in these two different basins, *I. geoffrensis geoffrensis* and *I. geoffrensis humboldtiana*.

## Discussion

For the first time, data were obtained about the molecular intra- and interpopulational variation for the mitochondrial D-loop region and for the Cyt-b gene of the river dolphin *Inia sp.* from different populations throughout its geographical range. As there were no previous data for individuals of the same species among other South American rivers, our data should be compared with those recorded from other species of marine cetaceans and a few other terrestrial mammal species.

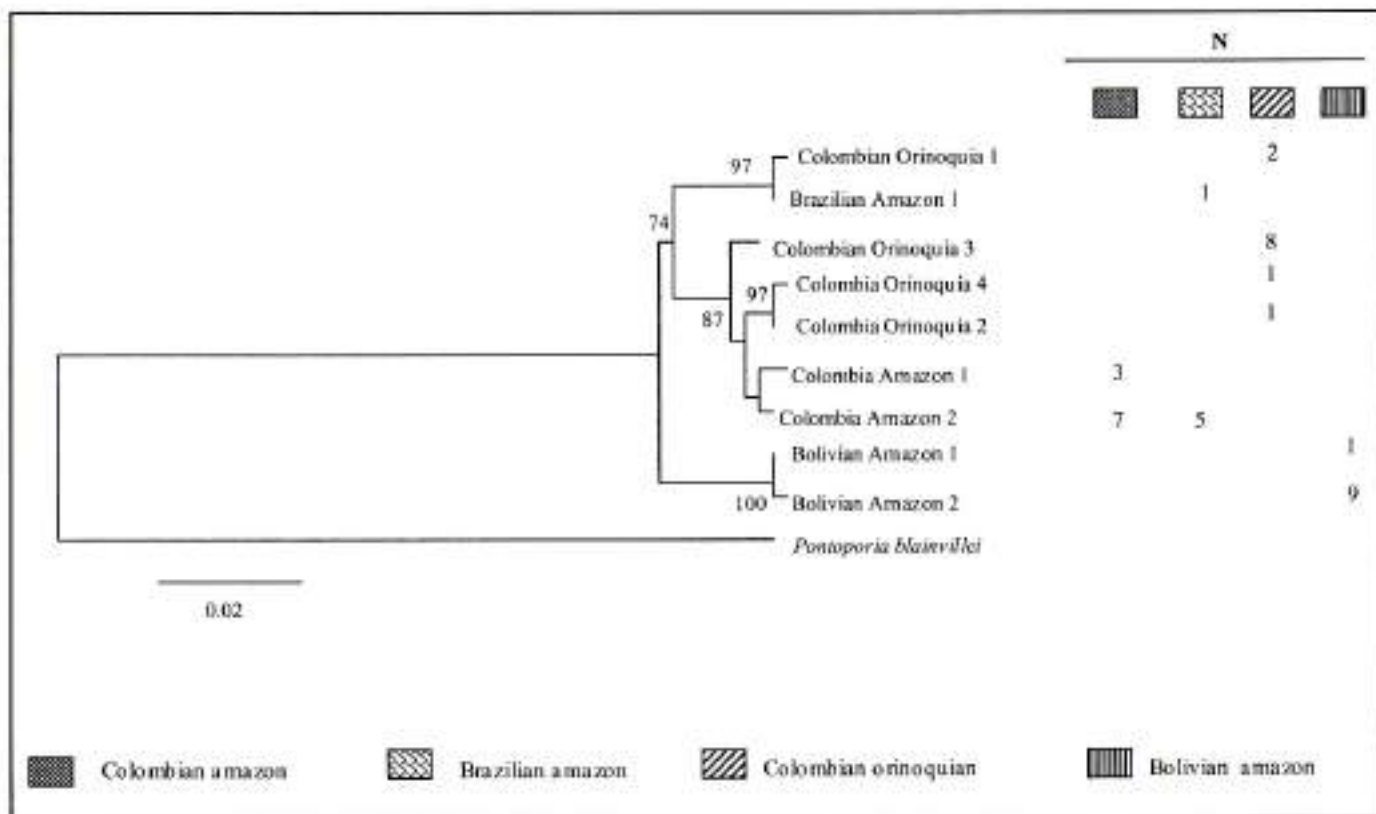


Figure 4. Dendrogram with the neighbor-joining algorithm and the Tamura-Nei genetic distance (1993) with  $\alpha = 0.5$  among the different *Inia* haplotypes found for the mitochondrial Cytochrome b gene. The number on the tree nodes are the bootstrap percentages.

#### Variation of the Mitochondrial D-loop and Cyt-b Sequences in *Inia*

The estimated nucleotide diversity for the D-loop region (1.48%) and for the Cyt-b (1.16%) for the Orinoquian population puts forward a considerable level of genetic diversity in this population. These values were fourfold for the D-loop region and from 2 to 390-fold for the Cyt-b gene of those found in the Bolivian and the Colombian-Brazilian Amazon rivers. The nucleotide diversity for the D-loop reported for the Bolivian and Colombian Amazon (0.2% and 0.18%, respectively) and for the Cyt-b (0.003% and 0.68%) proved to be similar to those values found in other regional Cetacean populations (Hoelzel, 1991; Baker et al., 1993; Rosel et al., 1994; Pastene et al., 1996; Sechi et al., 1998). Therefore, the most baseline result found in the Orinoquia, under the neutrality model of Tajima (1989), is the elevated nucleotide diversity found in their *Inia* sp. populations. This fact could be interpreted in several ways: (a) Several authors claimed that the geographical areas with the highest genetic diversity are the

central range in the distribution of a given species (e.g., Dobzhansky, 1971). If this were the case, then the Orinoquia could be the original area of distribution of *Inia*, which means and adds credence to the argument that the introduction of its ancestry inside South-America could have been via the Atlantic Ocean. (b) Another interpretation is that in the last 1.5-2 million years, different maternal lineages from different geographical origins could have been migrated inside the Orinoquian river systems. (c) This difference could also be due to the higher population size in the Orinoquian rivers than in the Colombian or Bolivian Amazon. Differential mutation rates among these areas could be a less parsimonious explanation. In whatever event, this geographical area has considerable genetic diversity, which has important biological conservation implications.

On the other hand, the overall nucleotide diversity found in *Inia* (2.8% D-loop) proved to be similar to humpbacks worldwide, but generally superior to other nucleotide diversity values found in other Cetacean species,

such as the case reported by Rosel et al., (1994) for several *Delphinus* spp. (2.1%), for *Delphinapterus leucas* (0.51%; O'Corry-crowe et al., 1997), for the Chinese *Tursiops truncatus* (1.9%; Wang et al., 1999), for certain local *Megaptera novaeangliae* populations (0.89% for the Mexican population and 0.63% for the Hawaii population; Medrano-González et al., 1995) and considerably higher than three species of *Phocoena* (0.39%) (Rosel et al., 1995).

The absence of common haplotypes among the *Inia* sp. populations suggests the occurrence of multiple events of genetic isolation as a mechanism for generating the haplotype diversity observed. According to Avise et al., (1989), when a population has been recently divided into two new ones, some haplotypes could be more closely related between them than with other haplotypes within its own population. A compelling addition to this inference is the case of the haplotype Colombian Orinoquia 1 for the D-loop region, which was genetically closer to the two Colombian Amazonian haplotypes than to the Colombian Orinoquia haplotypes. With the Cyt-b gene, the haplotype Colombian Orinoquia 1 is also genetically more related to the Colombian-Brazilian Amazon haplotypes than the remaining Colombian Orinoquia haplotypes. This result could be evidence that a relatively recent gene flow between Amazon and Orinoquian populations could have occurred in Colombia. Therefore the claims of Van Bree and Robineau (1973), Pilleri and Gühr (1977), and Casinos and Ocaña (1979) that there are different subspecies of *I. geoffrensis* in the Orinoco Basin (*I. g. humboldtiana*) and in the Amazon (*I. g. geoffrensis*), which is based on morphological variables, is not supported by the molecular data. Moreover, several authors (Best and Da Silva, 1984, 1989; Meade and Koehnken, 1991) have registered individuals of this species in the Negro River and in the Casiquiare Channel, which have been considered by other authors to be a potential isolation factor between the Amazon and the Orinoco basins. As commented earlier, our molecular data agree quite well with the fact that an important gene flow is connecting the Amazon and the Orinoco *I. geoffrensis* populations.

It should be noted that, on the contrary, only two haplotypes for the D-loop region and three for the Cyt-b gene were detected in the Colombian Amazon (and for the Colombian-Brazilian Amazon in the case of the last gene). For the D-loop region, one of them, the Colombian Amazon 2 haplotype, had a frequency of 92%. Clearly, the most prominent genetic mechanisms invoked to generate the high prevalence of this haplotype is the gene drift and/or the founder effect. Perhaps, this geographical area

was recently colonized by *Inia*. Therefore, this haplotype would be considered as a founder introduced within this Western Amazonian area by female colonizers.

#### Genetic Divergence among *Inia* Populations

The values of genetic divergence ( $D_a$ ) calculated among the different *Inia* sp. populations were compared with other species of Cetaceans by using both mitochondrial control region and Cyt-b sequences. The *Inia* values ranged from 6.53% (Bolivian Amazon vs Colombian Orinoquia) to 2.50% (Colombian Amazon vs Colombian Orinoquia) for the D-loop region. In the case of the Cyt-b gene, these values ranged from 2.98% (Bolivian Amazon vs. Colombian-Brazilian Amazon) to 0.59% (Colombian-Brazilian Amazon vs. Colombian Orinoquia). Needless to say, these *Inia* values were very high for the existence of a unique *Inia* species. They are even higher than those previously calculated between *Eubalena glacialis* and *E. australis* (1.8%) (Schaeff et al., 1991), between *Stenella attenuata* and *S. longirostris* (4%) (Dizon et al., 1991), between *Mesoplodon*, *Berardius* and *Hyperoodon* (4.7%) (Dalebout et al., 1998), between *Tursiops truncatus* and *T. aduncus* (4.4%) (Wang et al., 1999), between several *Delphinus* spp. (1.11%) (Rosel et al., 1994), between *Balaenoptera musculus* and *B. physalus* (3.4%) and between *B. borealis* and *B. acutorostrata* (Arnason et al., 1993) for the D-loop region. They were also much higher than those calculated in populations of a same species. In the case of the minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*), divergence values between two northern Pacific populations ranged from 0.22 to 3.99%, between Antarctic and northern Pacific populations (Baker et al., 1993). For instance, we have data for terrestrial mammals that agree quite well in the sense of the high levels of genetic heterogeneity discovered between the Bolivian and the Colombian *Inia* sp. populations. This is the case between two Cervidae species of the genus *Mazama* for this same mitochondrial region (*M. americana* and *M. gouzaoubira*, divergence of 2.1%; Ruiz-García et al., 2001).

Another valuable insight into understanding the high degree of genetic heterogeneity between the Colombian and Bolivian *Inia* sp. population relays on the average  $F_{ST}$  ( $=0.90$ ) value for the D-loop region and on the average  $F_{ST}$  ( $=0.86$ ) value for the Cyt-b gene, which indicated that the genus *Inia* is really divided into two different species, the Colombian and the Bolivian ones.

Given the foregoing, our results agree quite well with those obtained at a morphometric level, reported by Pilleri and Gühr (1977) and da Silva (1994). Together, all these data have led us to support the hypothesis of the exist-

ence of one species in Bolivia, *I. boliviensis* and only one species in Colombia and Brazil, *I. geoffrensis*.

The existence of 400 km of rapids in the upper Madeira-Mamoré River suggest that a process of allopatric separation of this genus could be a reasonable explanation that supports the results obtained in this study. In agreement with Pilleri and Pilleri (1982), the formation of these two species could be at the final Pliocene and in the beginning of the Pleistocene as it is known that the Beni lands in Bolivia were once a lake completely isolated from other water sources during the Neogene. In the Holocene-Pleistocene, this lake was tapped and the 400 km of the Madeira-Mamoré rapids were conformed. It is possible that *Inia* reached this area via the Abuña pass, which is present today, previous to the formation of the rapids between Guayara-Mirim and Porto Velho (Grabert 1967; Pilleri et al. 1984). Therefore the isolation of *I. boliviensis* could have occurred during the Pleistocene, approximately 5 million years ago, when the Andes mountains were formed (Grabert, 1984), which is sustained by the fact that in this period the current geomorphologic aspect of the Andes was reached (Lundberg et al. 1998). This moment could be decisive for the allopatric isolation of the Bolivian *Inia* population with regard to the Amazon and the Orinoquia populations.

The current controversy with respect to the divergence times within the genus *Inia*, and of this genus with other related taxa could be resolved partially with the results presented here. Whether we accept a ratio of 1-2% divergence per one million years for the D-loop region (Wilson et al., 1985), the evolutionary time of separation between populations can be calculated. The first estimate has been tested in marine mammals, whereas the second is typically of terrestrial mammals. We obtained an estimate of 4.7-4.1 million years of divergence between both taxa for all the 570 bp studied, assuming a 1% divergence ratio. If the 2% divergence ratio is employed, the upper estimate is 3.3-2.7 million years and the lower estimate is 2.4-2.1 million years. For the Cyt-b gene, Irwin et al. (1991) showed that the divergence per million of years is about 0.5%. Taking this value, the evolutionary divergence between *I. boliviensis* and *I. geoffrensis* could be about 5.96-4.98 million years. The average value for both mitochondrial regions (taking 1 and 0.5% of divergence, respectively) is about 5.33-4.54 million years, which is quite similar to the 5 million years of separation between *I. geoffrensis* and *I. Boliviensis*, claimed by Grabert (1984) and Da Silva (1994).

The most ancient fossil, which was recovered from the Iniidae family and dated at 7-8 million years ago, was

proposed to belong, however, to a subfamily different from the Iniinae (Cozzuol, 1996). In addition, the most ancient fossil of Pontoporidae came from the late Miocene (*Brachydelphis mazaesi*, from Peru, with an antiquity of 11-13 million years ago, (Muizon, 1988; Cozzuol, 1996). This family is proposed to be the sister taxa of the Iniidae. Assuming this fact, and taking into account that the nucleotide divergence between *Inia* and *Pontoporia* was 17.8% for the D-loop region, it is possible to obtain several other time-divergence estimates. If a ratio ranging from 1 to 2% per million years is assumed, then the separation time between *Inia* and *Pontoporia* could range from 17.8-8.9 million years, respectively, which agrees quite well with the 11-13 million years established for *Brachydelphis*. Nevertheless, the rates of mitochondrial evolution could be different among different taxa. Although, the molecular clock could be accelerated by gene drift in small and isolated populations, we believe that these estimates could be highly realistic. Based on the foregoing considerations, we propose to review the taxonomy of *Inia* in order to modify its taxonomic species status with two allopatric species: *I. boliviensis* in Bolivia and one unique *I. geoffrensis* species in the Orinoco and Amazon rivers.

#### Aknowledgments

The economic resources to carry out this study were obtained through the Fondo FEN Colombia and the Molecular Biology and Pathogenesis lab (Universidad del Valle). Partial support was also provided by the Laboratory of Molecular Biology (Instituto Alexander von Humboldt), the Guainia Health Secretariat, the Northeastern Amazonian Conservation Corporation (C.D.A.), the Pto. Leguízamo (Putumayo Province) and Pto. Inirida (Guainia Province) majors. I'am also grateful to Dr. Cristian Samper (Director Instituto Alexander von Humboldt), Dr. Joe Tohme (Biotechnology Unit at CIAT Cali, Colombia) and to Drs. Bernardo Ortiz von Halle (Traffic office for South America) Mario Cozzuol (Universidad Federal de Rondônia, Porto Velho, Brasil) and Luis Pastene (Cetacean Research Institute, Japan) for their respective collaborations. To Doctor Rene Vazques and the Universidad Técnica del Beni (Bolivia) for providing support. We also appreciate the help offered by Angela Garcia (Department of fisheries and aquatic sciences at the University of Florida) and Miriam Marmontel (Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Tefe/AM, Brasil), for donation of the amplified samples of the *Inia* the Brazilian Amazon. Thanks to Marila Lazaro (Laboratorio de Evolución, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay) for providing the control region consen-

sequence of *Pontoporia*. In addition, many thanks go to the Bolivian Ministry of the Environment for having facilitated the obtainment of the CITES permissions, to the Colombian Ministry of the Environment and to the regional development corporation (Corpoamazonia, CDA) and the Colombian national parks.

## References

1. Arnason, U., Gretarsdottir, Gullberg, A. 1993. Comparison between the 12s rRNA, 16s rRNA, NADH1 and COI genes of sperm and fin whale mitochondrial DNA. *Biochem. Syst. Ecol.* 21, 115-122.
2. Avise, J.C. 1989. A role for molecular genetics in the recognition and conservation of endangered species. *Trends in Ecology and Evolution*, 4, 279-281
3. Baker, C.S., Perry, A., Bannister, J.L., Weinrich, M.T., Abernethy, R.B., Calambokidis, J., Lien, J., Lambertsen, R.H., Urbán Ramírez, J., Vasquez, O., Clapham, P.J., Alling A., O'Brien, S.J., & Palumbi, S.R. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 90, 8239 - 8243.
4. Best, R.C. & Da Silva V. 1984. Preliminary analysis of reproductive parameters of the boto, *Inia geoffrensis* and the tucuxi, *Sotalia fluviatilis*, in the Amazon River system. Report International Whaling Commission, Special Issue 6, pp 361-369. Cambridge, England
5. Best, R.C. & Da Silva, V.M.F. 1989. Biology, status and conservation of *Inia geoffrensis* in the Amazon and Orinoco river basins. Occasional paper of the IUCN Species Survival Commission SSC 3, 23-33.
6. Best, R.C. & Da Silva V.M.F. 1989b. Amazon river dolphin, Boto, *Inia geoffrensis* de Blainville, 1817. *Handbook of Marine Mammals*, Pp 1-23, Academic Press, London.
7. Casinos, A., Ocaña, J. 1979. A craniometrical study of the genus *Inia* D'Orbigny, 1834 Cetacea, Platanistoidea. *Saugot. Mitt.*, 27, 194-206.
8. Cozzuol, M.A. 1996. Contributions of Southern South America to vertebrate Paleontology. *Munchber Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30, 321-342
9. Da Silva, V. 1994. Aspects of the biology of the Amazonian dolphin genus *Inia* and *Sotalia fluviatilis*. PhD. Dissertation, University of Cambridge.
10. Dalebout M.L., Van Helden A., Van waerebeck K. & Baker, C.S. 1998. Molecular genetic identification of southern hemisphere beaked whales, Cetacea:Ziphiidae. *Molecular Ecology* 7: 687-694.
11. Dizon A.E., Southern S.O. & Perrin W.F. 1991. Molecular analysis of mtDNA types in exploited populations of spinner dolphins *Stenella longirostris*. Final Report to the International Whaling Commission, 13, 183-202.
12. Dobzhansky, Th. 1971. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*. In *Ecological Genetics and Evolution*, pp 109-133. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, Great Britain.
13. Fordyce, R.E. & Barnes, L.G. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 22:419-455.
14. Fordyce R.E., Barnes L.G. & Miyazaki, N. 1994. General aspects of the evolutionary history of whales and dolphins. *The island Arc* 3:373-391
15. Fordyce, R.E. & L.G. Barnes. 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22:419-455.
16. Grabert, H. 1967. Sobre o desaguamento natural do sistema fluvial do Rio Madeira desde a construção dos Andes. *Biota Amazon* 1: 209 - 214
17. Grabert, H. 1984. Migration and speciation of the South American Iniidae, Cetacea-mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 49: 334-341.
18. Heyning, J. 1990. Comparative facial anatomy of beaked whales Ziphiidae and systematic revision among the family of extant Odontoceti. Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 405:1-64.
19. Hoelzel, A.R. 1991. Analysis of regional mitochondrial DNA variation in the Killer Whale; implications for cetacean conservation. Report. International Whaling commission. Special issue, 13, 81-120
20. Irwin, D.M., Kocher, T.D. & Wilson, A.C. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution* 32:128-144
21. Jukes, T.H. & Cantor, C.R. 1969. Evolution of protein molecules. Pp. 21-123. In Munro, H. N., ed. *Mammalian Protein Metabolism*. Academic Press, New York
22. Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:11-120.
23. Kimura, M., Crow, J.F. 1964. The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* 49: 725-738
24. Kumar S, Tamura, K. & Nei, M. 1993. MEGA: Molecular evolutionary genetics Analysis, Version 1.01. The Pennsylvania State University.
25. Lande. 1991. Applications of genetics to management and conservation of cetaceans. Report International Whaling commission, 13, 301-311.
26. Leatherwood, S. 1996. Distributional ecology and conservation status of river dolphins *Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis* in portions of the peruvian amazon. PhD. Dissertation, University of Texas.
27. Lewontin, R.C. & J. Krakauer. 1973. Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms. *Genetics* 74: 175-195.
28. Li, W.H. 1997. *Molecular evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp487
29. Luikart, G. & J.M. Cornuet. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked population from allele frequency data. *Conservation Biology*, 12: 228-237.
30. Luikart, G., F.W. Allendorf, B. Sherwin & J.M. Cornuet. 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity*, 89:238-247.
31. Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, C. & Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical Fish Diversification: A history of tropical South American River. In: *Phylogeny and Classification of Neotropical fishes*, eds Malabarba L.R., Reis R. Vari R. Lucena Z,

- Lucena CA), pp 13-48. Pontificia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.
32. Mantel, N.A. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research* 27: 209-220.
  33. McGuirre, T., Winemiller L. & Kirk, O. 1988 Occurrence patterns, habitat associations, and potential prey of the river dolphin, *Inia geoffrensis*, in the Cinaruco River, Venezuela. *Biotropica*, 4, 625-638.
  34. Meade, R.H. & Koehnken. 1991. Distribution of the river dolphins, tonina *Inia geoffrensis*, in the Orinoco river basin of Venezuela and Colombia. *Interciencia*. Vol 16, No. 6: 300-312.
  35. Medrano-Gonzalez L., Aguayo-Lobo A., Urban Ramirez J. & Baker, CS. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1735-1743.
  36. Messenger, S.L. & McGuire, J.A. 1998. Morphology, molecules and the phylogeny of cetaceans. *Systematic Biology* 47: 90-124.
  37. Messenger, S. L. & McGuire, J.A. 1998. Morphology, molecules and the phylogeny of cetaceans. *Systematic Biology*, 47: 90-124.
  38. Mohan, R. S. L. 1989. Conservation and management of the Ganges River dolphin, *Platanista gangetica*, in India. Occasional paper of the IUCN Species Survival Commission SSC 3: 64-69.
  39. Moritz, C. 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review. *Molecular Ecology* 3: 401-411.
  40. Muizon, C. H. 1988. Les Vertébrés fossiles de la Formation Pisco Pérou. Troisième partie: les Odontocètes Cétacés, Mammalia du Miocène. Travaux Institut Français D'Etudes Andines, Paris, Éditions Recherche sur les Civilisations, Memoire 78:1-244.
  41. O'Curry-Crowe GM., Sudam, RS., Rosenberg, A., Frost KJ & Dizon, A.E. 1997. Phylogeography, population structure & dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Nearctic revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 6: 955-970.
  42. Pastene, L.A., Hiroshi, H., Kazuo, W., Yoshitaka, B. & Mutsuo, G. 1996. Phylogenetic relationship in the minke whale world-wide as revealed by two independent analyses of mitochondrial DNA. Resúmenes 7ma Reunión de Especialistas en Mamíferos Marinos Acuáticos de América del Sur y primer congreso de la sociedad latinoamericana de especialistas en mamíferos acuáticos, Viña del mar, Chile. Pp.53.
  43. Pilleri, G. & Pilleri, O. 1982. Zoologische Expedition zum Orinoco und Brazo Casiquiare 1981. Univ. Bern Hirnanatomisch Inst., 154 p.
  44. Pilleri, G. & Gibr, M. 1977. Observations on the Bolivian *Inia boliviensis*, D'Orbigny, 1834 and the Amazonian bufeo *Inia geoffrensis* Blainville 1817, with a description of a new sub species *Inia geoffrensis humboldtiana*. *Investigation on cetacea*, 8, 11-76.
  45. Rice, DW. 1998. Marine mammals of the world. Systematics and distribution. Special publication No 4, The Society for Marine Mammalogy, Lawrence, Kansas 231 pp.
  46. Rosel, P. E., Dizon, A. E. & Heyning, J. E. 1994. Genetic analysis of sympatric morphotypes of common dolphins genus *Delphinus*. *Mol. Biol. Evol.* 11: 163-171.
  47. Rosel, PE., Dizon, AE. & Haygood. 1995. Variability of the mitochondrial control region in population of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, on interoceanic and regional scales. *Canadian Journal Fish Aquatic Sciences*, 52, 1210-1219.
  48. Rozas, J. & Rozas, R. 1995. DnaSP: DNA sequence polymorphism an interactive program for estimating population genetics parameters from DNA sequence data. *Comput. Applic. Biosci* 11: 621-625.
  49. Saitou, N. & M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4: 406-425.
  50. Schneider, S., Roessli, D. & Excoffier, L. 2000. ARLEQUIN version 2000: A software for population genetic data analysis. Genetic and Biometry laboratory. University of Geneva Switzerland.
  51. Sechi E., Wang, J., Murray, B., Rocha-Campos, C. & White B. 1998. Population differentiation in the franciscana, (*Pontoporia blainvilliei*), from two geographic locations in Brazil as determined from mitochondrial DNA control region sequences. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1622-1627.
  52. Swofford, D.L. 1998. PAUP Version 4b. Phylogenetic analysis using parsimony computer program. Distributed by Illinois Natural Survey, Champaign, Illinois.
  53. Tajima, F. & Nei, M. 1984. Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences. *Molecular Biology and Evolution* 1: 269-285.
  54. Tajima, F. 1989. Statistical methods for testing the neutral mutation hypothesis by DNA poly morphism. *Genetics* 123: 585-595.
  55. Tamura, K. & Nei, M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10: 512-526.
  56. Van Bree, PJ & Robineau, D. 1973. Notes sur les holotypes de *Inia geoffrensis geoffrensis* (Blainville, 1817) et *Inia geoffrensis boliviensis*, (Dorbigny 1834), Cetacea, Platanistidae. *Mammalia* 37: 659-663.
  57. Wang, JY, Chou LS & White, BN. 1999. Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins, genus: *Tursiops* in Chinese waters. *Molecular Ecology* 8: 1593-1602.
  58. Wang JY, Chou LS & White BN. 1999. Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins genus: *Tursiops* in Chinese waters. *Molecular ecology*, 8, 1593-1602.
  59. Wilson AC, Cann RE, Carr SM, George N, Gyllensten UB, Helm-Bychowski KM, Higuchi RG, Palumbi SR, Prager EM, Sage RD & Stoneking M. 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society* 26: 375-400.
  60. Wilson, A.C., R.L. Cann, S.M. Carr et al. 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26: 375-400.

# MORPHOLOGICAL VARIATION IN THE ENDEMIC COLOMBIAN WATER SNAKE, *Helicops danieli* AMARAL, 1937 (SERPENTES: XENODONTIDAE)

por

Douglas A. Rossman<sup>1</sup>

## Resumen

**Rossman, D. A.:** Morphological variation in the endemic Colombian water snake, *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Serpentes: Xenodontidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26** (100): 589-594. ISSN 0370-3908.

Variación en el patrón de coloración, así mismo de caracteres merísticos y mensurales, se basa en el estudio de 45 ejemplares de esta culebra acuática endémica en Colombia y previamente poco conocida.

**Palabras clave:** Colombia, *Helicops danieli*, Variación, Xenodontidae.

## Abstract

Variation in color pattern, as well as meristic and mensural characters, is based on 45 specimens of this previously little-known endemic Colombian watersnake.

**Key words:** Colombia, *Helicops danieli*, Variation, Xenodontidae.

## Introduction

*Helicops danieli* was described (Amaral, 1937) on the basis of a single specimen from Carare, Santander, Colombia; a second specimen from Quibdó, Chocó—previously identified as *H. leopardinus* (Amaral, 1932)—was also assigned to the new species. Most subsequent papers have

added relatively little to our understanding of this northwesternmost species of the widespread aquatic snake genus *Helicops* beyond adding a few locality records. The most recent distributional summaries are those of Pérez-Santos & Moreno (1988) and Yuki & Castaño (1998). Significant morphological data have been provided only by Yuki (1996), who, in discussing two specimens of *H. danieli*

<sup>1</sup> Curator Emeritus, Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana 70803, USA; Research Associate, Department of Biology, Luther College, Decorah, Iowa 52101, USA (mailing address); and Research Associate, Milwaukee Public Museum, Milwaukee, Wisconsin 53233, USA.

that had been misidentified as *H. carinicaudus*, described them in considerable detail and figured an inverted hemipenis. Nevertheless, a comprehensive summary of variation in meristic and mensural characters, as well as color pattern, has yet to appear in print. The purpose of my paper is to do exactly that, within the larger context of an ongoing taxonomic review of the entire genus.

### Materials and methods

In the course of this study, I personally examined 42 preserved specimens of *H. danieli*; in addition, John Lynch provided data on a few selected characters for two recently collected specimens, as did Rubens Yuki for the holotype (Instituto Butantan 9872). Meristic data were recorded for all undamaged specimens, but cephalic measurements were omitted for specimens having a snout-vent length less than 230 mm to avoid possible effects of allometry. Meristic counts included—ventrals (V); subcaudals (SC); supralabials (SL); infralabials (IL); anterior temporals (AT); dorsal scale rows (DSR) at the level of V10, at midbody, and two V anterior to the anal plate; maxillary teeth (Mx). Mensural characters included—tail length/total length (T/TL); head length/snout-vent length (HL/SVL); eye diameter/frontal length (ED/FL); frontal length/parietal length (FL/PL); muzzle length/frontal length (ML/FL); muzzle width/frontal length (MW/FL); anterior frontal width/frontal length (FW/FL); posterior frontal width/ anterior frontal width (FWP/A); prefrontal length/internasal length (Prf/In); anterior/posterior chinshield length (ACS/PCS); dorsal loreal length/ventral loreal length (LD/LV); loreal height/ventral loreal length (LH/LV); ventral loreal length/muzzle length (LV/ML); total nasal length/muzzle length (TN/ML). All of the preceding ratios are expressed as percentages. I also recorded height of the outermost dorsal scale row/width of the vertebral row (DSR 1/VR), but expressed it as an absolute value rather than as a percentage. All counts and measurements were made by the methods described in Rossman *et al.* (1996).

#### *Helicops danieli* Amaral

**Holotype:** Instituto Butantan, IB 9872, a juvenile female, donated by Hermano Daniel.

**Type-locality:** Colombia, Santander, Carare.

**Etymology:** Named in honor of the holotype's donor, Hermano Daniel, a pioneer in Colombian herpetological research.

**Definition:** A very large (maximum recorded SVL 800 mm) species of *Helicops* characterized by having: a maxi-

imum of 19 DSR at midbody; the single internasal usually (ca 75%) in contact with the rostral; a large number of V (males 130-141, females 125-135); a moderately large number of SC (males 61-70, females 76-86); the dorsum with four or five rows of alternating dark spots; the light ventral color extending onto dorsum as high as DSR 2; the venter light with two rows of broad black semilunar markings, the same pattern extending onto the SC.

The combination of a spotted dorsum with a linear pattern of dark spots on a light venter readily distinguishes *H. danieli* from all other species in the genus.

**Variation:** Meristic and mensural variation are summarized in Tables 1 and 2. Many characters exhibit sexual dimorphism—some slight (e. g., relative headlength, number of maxillary teeth), some pronounced (e. g., relative tail length, number of subcaudals). Males tend to have fewer DSR, SL, IL, and V, but more SC and MX teeth. Females tend to have a proportionately shorter tail, shorter head (or longer body), smaller eye, shorter PCS, and a higher DSR 1.

Reduction in the number of DSR from 19 to 17 results either from the fusion of rows 3 and 4 or the loss of row 4. The point of reduction lies 82% of the body length posteriorly (as determined by V location) in the eleven specimens examined for this feature. The internasal is clearly in contact with the rostral in 25 specimens, they are separated by contact between the opposing nasals in seven, and the four scales meet in a single point in three. The ten largest females average 673 mm (500-800) in SVL and the nine largest males average 413 mm (355-457). Mature males (>350 mm SVL) have tubercles on the chinshields and anterior infralabials.

The scales of DSR 1 and 2 are white, or cream, like the adjacent venter. The dorsum is some shade of olive brown with four or five rows of alternating dark spots, those of the ventral row (when present) often less distinct than those in the dorsolateral and lateral rows. Spots in the latter two rows are 1-2 scales long; those in the lateral row extend from DSR 3-5 (or 6), in the dorsolateral row from DSR 7-9. The dark spots are much more distinct in smaller individuals (Figs. 1-2), often becoming obscured by the brown pigment in larger individuals (Fig. 3). Ontogenetic variation in dorsal pattern also is apparent in the nuchal region, where, in juveniles, a prominent yellowish collar is interrupted middorsally by the anterior extension of the dark nuchal band (Fig. 1). The light collar soon disappears as an individual increases in size (Fig. 2), but the dark nuchal band and its anterior extension remain visible even in large adults (Fig. 3). The top of the head is





Figure 1. Dorsal view of juvenile (148 mm SVL) female *Helicops danieli* (ANSP 22996) from "New Grenada."



Figure 2. Dorsal view of subadult (316 mm SVL) female *Helicops danieli* (ANSP 25668) from Barranquilla, Atlántico, Colombia.

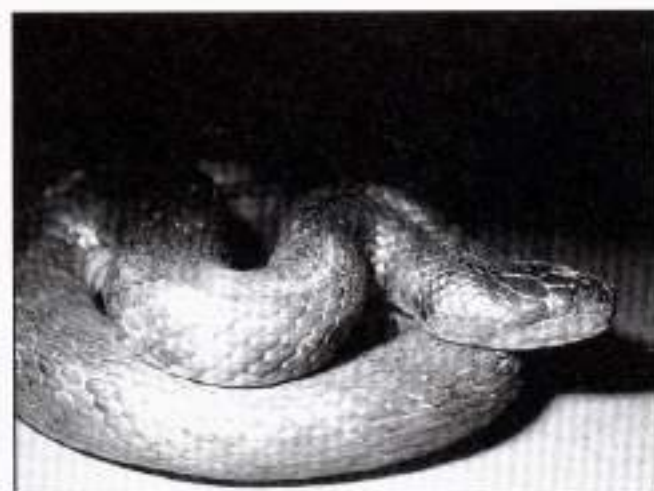


Figure 3. Dorsolateral view of living adult (800 mm SVL) female *Helicops danieli* (ICN 9972) from Hda. El Ceibal, Santa Catalina, Bolívar, Colombia.

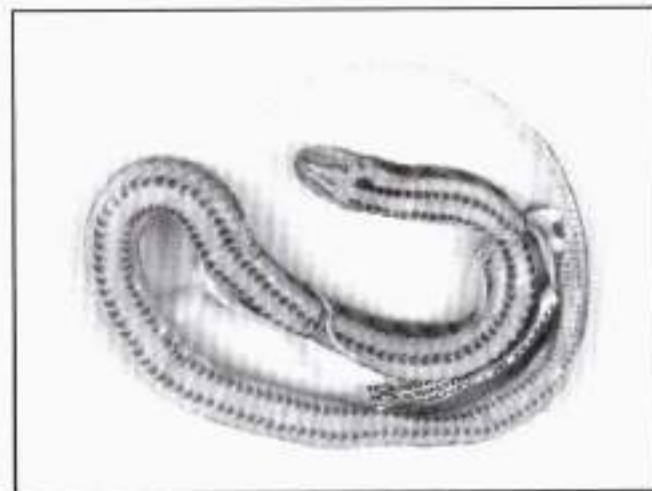


Figure 4. Ventral view of subadult (316 mm SVL) female *Helicops danieli* (ANSP 25668) from Barranquilla, Atlántico, Colombia.

olive brown, and this color extends ventrally across SL 1-3 to the lip and across the dorsal portions of DSR 4-8 to a varying extent.

The venter is cream in life with two rows of black semi-lunar marks. These black marks range in size from being fairly small (Fig. 4) to so expanded that they fuse midventrally (Fig. 5). Paired black spots also appear on the SC, being confined to the anterior scales in some individuals (Fig. 4) and extending nearly the entire length of the tail in others (Fig. 5). The chin and throat areas also

are marked by varying amounts of black pigment. There invariably is at least some pigment along the lower margin of the IL, but the extent—or even presence—of pigment on the chinshields may differ dramatically (Figs. 4-5). This statement also applies to whether or not there is a black bar connecting the spots on the gular scales to an area of dark pigment on the posterior SL (Figs. 4-5).

Renjifo & Lundberg (1999) included two color photographs of living *H. danieli* in their book (the head and a section of body of an adult appears on page 86, and a

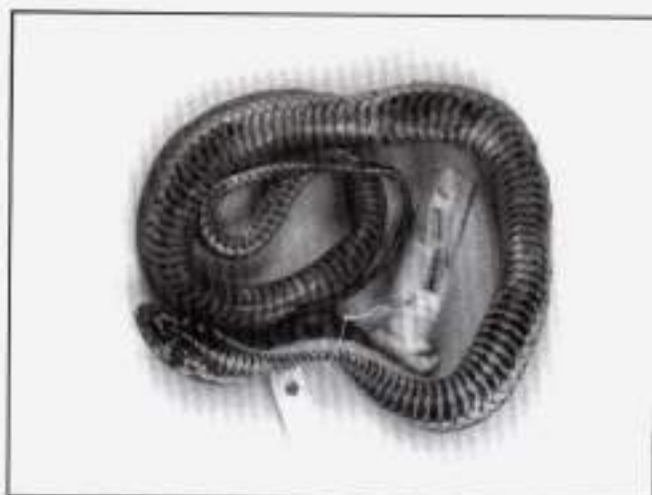


Figure 5. Ventral view of adult (442 mm SVL) male *Helicops danieli* (ANSP 25668) from Turbo, Antioquia, Colombia.

Table 1. Individual and sexual variation of selected meristic characters in *Helicops danieli*. Values represent number of scales (number of specimens-percentage of sample). M = males, F = females.

Character	Sex	Values
Anterior DSR	M	19(13-81.3), 20(1-6.3), 21(2-12.5)
	F	19(21-77.8), 20(5-18.5), 21(1-3.7)
Midbody DSR	M	19(16-100.0)
	F	19(26-96.3), 20(1-3.7)
Posterior DSR	M	16(2-12.5), 17(12-75.0), 18(1-6.3), 19(1-6.3)
	F	16(2-7.4), 17(19-70.4), 18(6-22.2)
Total SL	M	16(16-100.0)
	F	16(24-85.7), 17(3-10.7), 18(1-3.6)
Total IL	M	20(12-80.0), 21(3-20.0)
	F	20(15-57.7), 21(6-23.1), 22(5-19.2)
Total AT	M	2(15-93.8), 4(1-6.3)
	F	2(26-100.0)

smaller individual in the process of being ingested by an immature *Clelia clelia* appears on the front cover).

**Distribution:** With two exceptions (discussed below), *Helicops danieli* appears to be confined to northwestern Colombia (Fig. 6) in drainages that empty into the Caribbean, directly or indirectly (the Atrato, Sinú, Cauca, and Magdalena rivers). Most records are from low elevations

Table 2. Individual and sexual variation of selected meristic and mensural characters in *Helicops danieli*. Values represent mean  $\pm$  one S. D. (range of variation) number of specimens

Character	Sex	Values
No. of V	M	129.4 $\pm$ 2.66(125-135)16
	F	135.4 $\pm$ 2.97(130-141)29
No. of SC	M	79.8 $\pm$ 2.70(76-86)15
	F	65.3 $\pm$ 2.75(61-70)20
No. of Mx teeth	M	17.8 $\pm$ 0.71(17-19)8
	F	17.1 $\pm$ 1.04(16-20)13
T/TL (%)	M	30.3 $\pm$ 2.10(26.4-33.4)15
	F	23.5 $\pm$ 0.95(20.7-25.2)20
HL/SVL (%)	M	5.5 $\pm$ 0.36(4.7-6.0)9
	F	5.2 $\pm$ 0.19(4.9-5.5)8
ED/FL (%)	M	50.7 $\pm$ 2.76(47.2-56.1)11
	F	48.0 $\pm$ 4.96(41.9-56.9)14
FL/PL (%)		83.6 $\pm$ 6.03(68.2-91.6)25
ML/FL (%)		64.9 $\pm$ 6.01(55.5-82.4)25
MW/FL (%)		51.3 $\pm$ 5.36(43.0-62.5)19
FW/FL (%)		41.6 $\pm$ 5.01(34.4-55.6)26
FWP/A (%)		126.7 $\pm$ 9.70(100.0-151.5)26
Prf/In (%)		73.6 $\pm$ 9.35(54.2-89.7)25
ACS/PCS (%)	M	88.8 $\pm$ 7.19(78.9-101.1)10
	F	100.8 $\pm$ 8.39(89.4-119.6)15
LD/LV (%)		53.2 $\pm$ 6.30(41.0-63.2)19
LH/LV (%)		94.6 $\pm$ 10.27(69.0-113.2)19
LV/ML (%)		43.8 $\pm$ 4.37(36.0-52.4)16
TN/ML (%)		58.5 $\pm$ 5.27(50.3-71.4)16
DSR 1/VR	M	1.74 $\pm$ 0.12(1.58-1.94)9
	F	1.82 $\pm$ 0.09(1.67-1.92)8

(below 500 m) and the record for Medellín should be verified. Pérez-Santos & Moreno (1988) plotted a *H. danieli* record from the general vicinity of Cúcuta, Norte de Santander, in the Maracaibo drainage, but they did not include that region in their text where they characterized the distribution of the species. No museum specimen was cited, so it isn't possible to determine if the record is valid or in error.

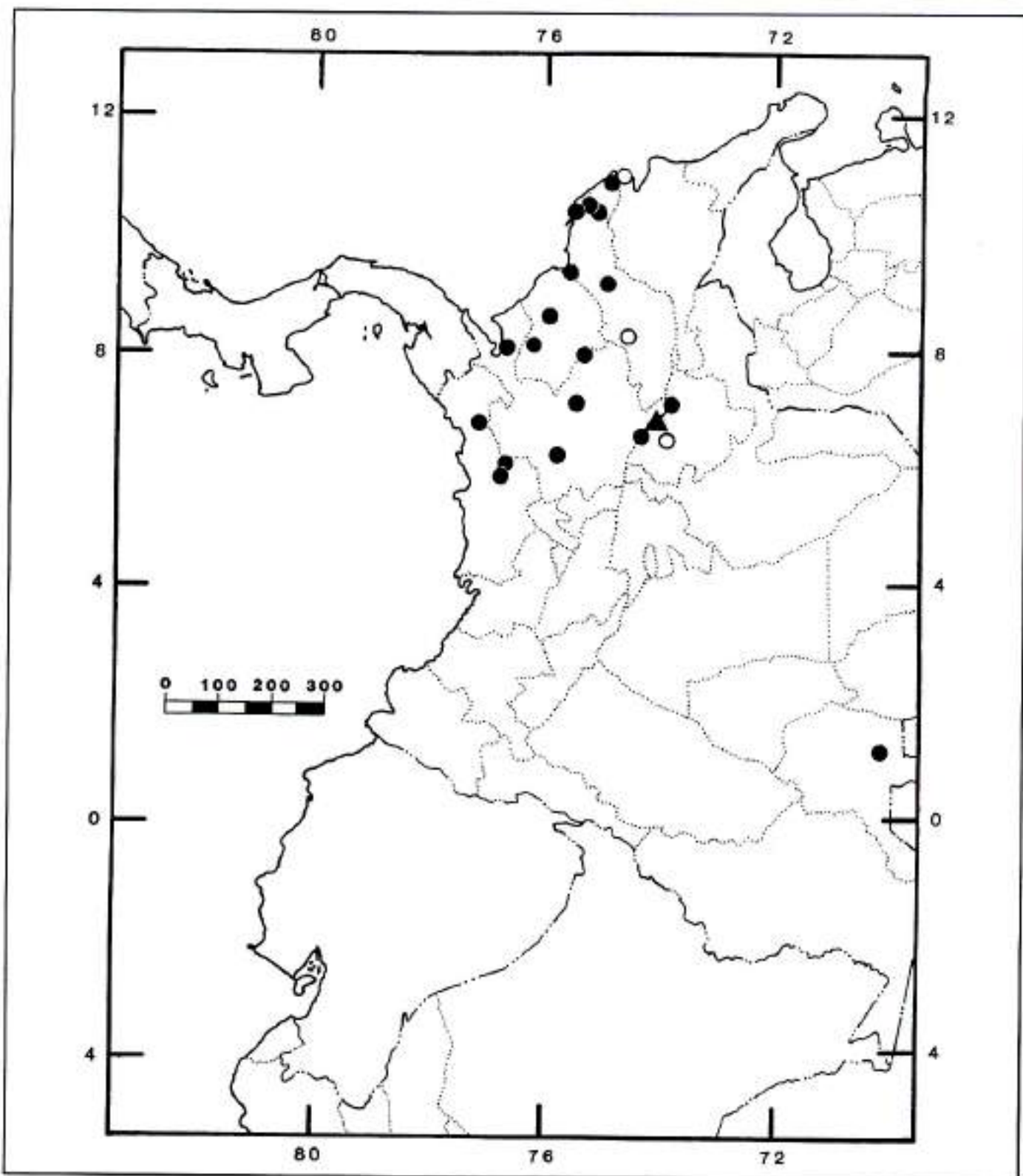


Figure 6. Map of northwestern South America showing the known distribution of *Helicops danieli*. Solid circles represent specimens personally examined or verified, hollow circles unverified but probably valid records, and the solid triangle the type-locality.

On the other hand, the range extension reported by Yuki & Castaño (1998) is based on ICN 242, an adult male purportedly from Mitú, Vaupés, in the Amazonian drainage. Rubens Yuki kindly provided me with a photograph of this specimen, and there is no doubt that it was correctly identified by them. However, the fact that this locality lies east of the Andes, more than 700 km removed from the main range of the species, raises some question as to whether or not the specimen might have been inadvertently mislabeled. Acquisition of additional material from Mitú—or other localities in the Amazon drainage—would remove any certainty surrounding this specimen.

On their map, Yuki & Castaño (1998) mistakenly plotted the type-locality of *H. danieli* (Carare, Santander—middle Magdalena drainage) in the general vicinity of Popayán, Cauca (upper Cauca drainage). The type-locality is correctly placed in my map (Fig. 6).

**Specimens examined (or verified):** ANTIOQUIA: Río Porce, near estación Botero (ILS 2085); Turbo (ANSP 25072, ILS 737); Puerto Berrio (AMNH 20397); Río Cauca, Caucasia (ILS 2132); Río Cauca, Yarumal (ILS 1811); Medellín (AMNH 35608, 35718). ATLÁNTICO: Barranquilla (ANSP 25668, ILS 736, MZUSP 2144-45, ZMH R04338-39); Ciénega de Amajuevo, CVM fishery station (FMNH 165216-19, 165524). BOLÍVAR: vicinity of Cartagena (FMNH 165276); Canal de Duque, San Cristóbal (AMNH 97459-62); Río Cauca, Magangué (ILS 734); Santa Catalina, Hacienda El Ceibal (ICN 9971-72). CHOCÓ: "Isthmus of Panama, Atrato River" (ANSP 11659); Ciénega[,] Agua Clara River (AMNH 18239); Quibdó (ICN 1391, ILS 735); vicinity of Opagadó (LACM 7275). CORDOBA: Río Sinú, Montería (ILS 2139, 2234-35); upper Río Uré, close to CVM camp (FMNH 165298); Río Sinú, Urrá (Renjifo & Lundberg, 1999, cover, p. 86). SANTANDER: Barrancabermeja (ICN 11548); Carare (IB 9872, holotype). SUCRE: Caño Francés, E of Tolú (FMNH 165625); between Tolú and Sincelajo (FMNH 165895). NO SPECIFIC LOCALITY: "Magdalena Valley (BM[NH]) 1905.5.15.3-4"; "New Grenada" (ANSP 22994-99); "Central America" (LSUMZ 83319); no data (USNM 12475).

#### Acknowledgments

For the loan of specimens or information, I am indebted to the curators and collection managers of the following institutions (with acronyms): American Museum of Natural History, New York (AMNH); Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP); British Museum (Natural

History), London (BM[NH]); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN); Instituto de La Salle, Bogotá (ILS); Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge (LSUMZ); Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZUSP); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington (USNM); and Zoologisches Museum Hamburg (ZMH).

I also wish to thank Rubens Nobuo Yuki (Facultades Integradas do Tapajós, Santarem, Brasil) for providing data and/or photographs of specimens that he had examined—but which were not available to me directly—so I could verify the identifications; John D. Lynch (Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá) for providing data on two ICN specimens that he had collected, for providing the photograph of one of them that appears in this paper, for translating my abstract into Spanish, and for numerous other courtesies; Linda Ford and Tom Trombone (American Museum of Natural History) and Alan Resetar (Field Museum of Natural History) for helping me track down obscure localities; and Mark Kleiner (Louisiana State University) for taking the black-and-white photographs.

#### Literature Cited

- Amaral, A. do. 1932. Estudos sobre ophidios neotropicos. 29. Novas notas sobre especies da Colombia. *Memorias do Instituto Botantan (São Paulo)* 7: 105-123.
- . 1937. Estudos sobre ophidios neotropicos. 34. Novas notas sobre a fauna da Colombia e descripção de uma especie nova de Colubridae aglypho. *Memorias do Instituto Botantan (São Paulo)* 11: 231-240.
- Pérez-Santos, C. & A. G. Moreno. 1988. Ophidios de Colombia. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, Monogr.* 6: 1-517.
- Renjifo, J. M. & M. Lundberg. 1999. *Gua de campo/ Anfibios y reptiles de Urrá*. Editorial Colima, Medellín.
- Rossman, D. A., N. B. Ford & R. A. Seigel. 1996. *The Garter Snakes: Evolution and Ecology*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Yuki, R. N. 1996 ["1994"]. Sobre *Helicops danieli* Amaral, 1937, com a descripção do hemipênis (Serpentes, Colubridae, Xenodontinae). *Bol. Museu Paraense Emilio Goeldi, sér. Zool.* 10 (2): 203-209.
- & O. V. Castaño. 1998. Geographic distribution note of water-snake *Helicops danieli* Amaral, 1937 (Colubridae: Xenodontinae). *The Snake* 28: 90-91.

# CLASIFICACIÓN ECOLÓGICA PURA DE LOS ECOSISTEMAS Y DE LA VEGETACIÓN DEL PLANETA TIERRA

por

Manuel del Llano\*

## Resumen

**Del Llano, M.:** Clasificación ecológica pura de los ecosistemas y de la vegetación del planeta Tierra. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 26(101): 595-598. ISSN 0370-3908.

Se presenta una nueva aproximación para una clasificación puramente ecológica de la vegetación y de los ecosistemas del mundo.

**Palabras clave:** Hydrophytia, Pezophytia y otras que se pueden nombrar corrientemente así: Hidrofítia, Pezofítia, etc.

El cuadro sinóptico elemental que se presenta al final de este escrito permite esbozar a primera vista el conjunto de elementos expresados en el título.

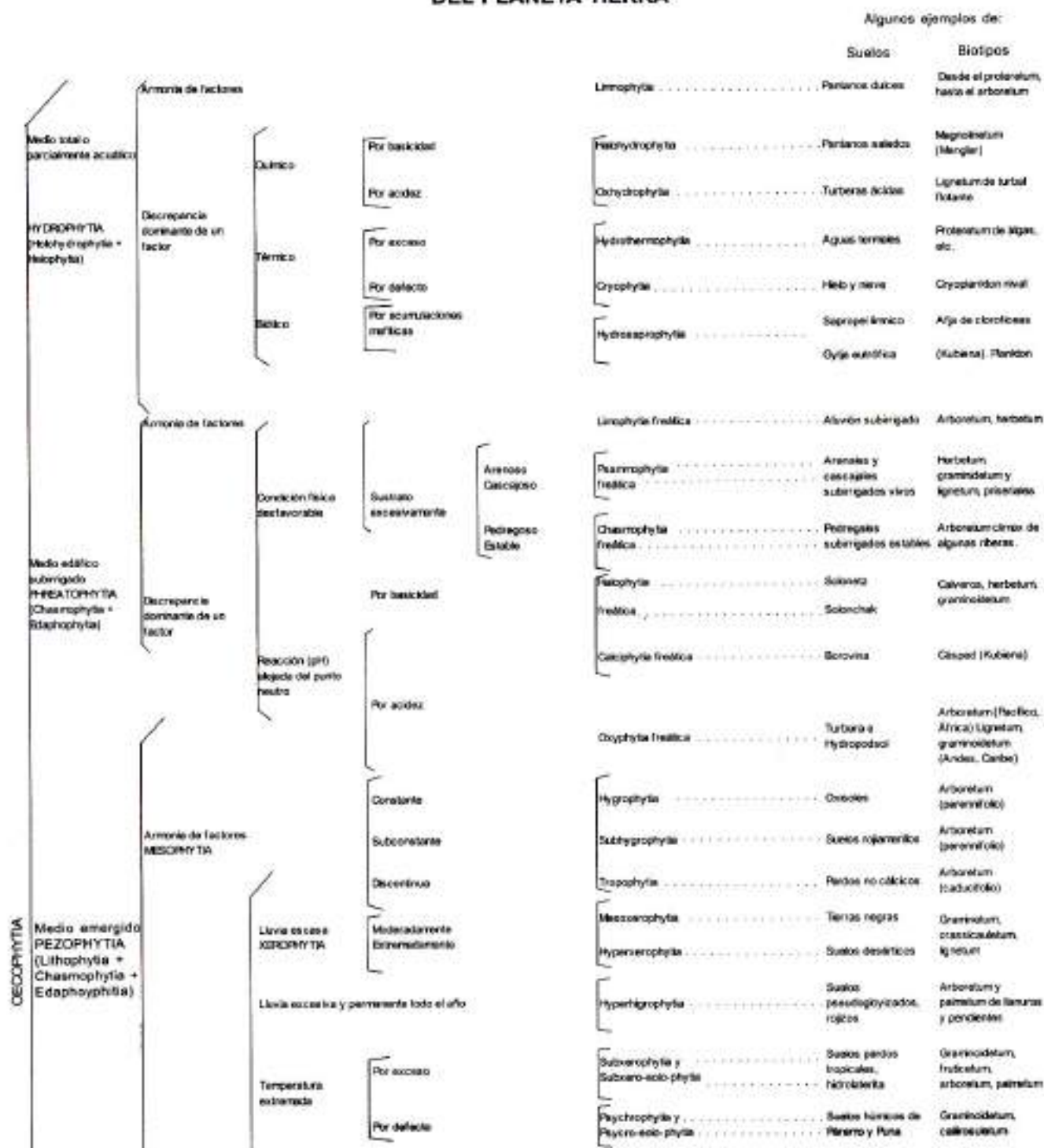
Cuando definimos el medio estacional para distinguirlo del medio geográfico, queremos insistir en que éstos son dos conceptos diferentes, porque el primero expresa relación con los factores puramente ecológicos, valga decir, los físicos y físico-químicos del agua, del aire y del suelo, así como los factores bióticos que en ellos intervienen. En cambio, el medio geográfico expresa la relación estrecha con la ubicación sobre la Tierra.

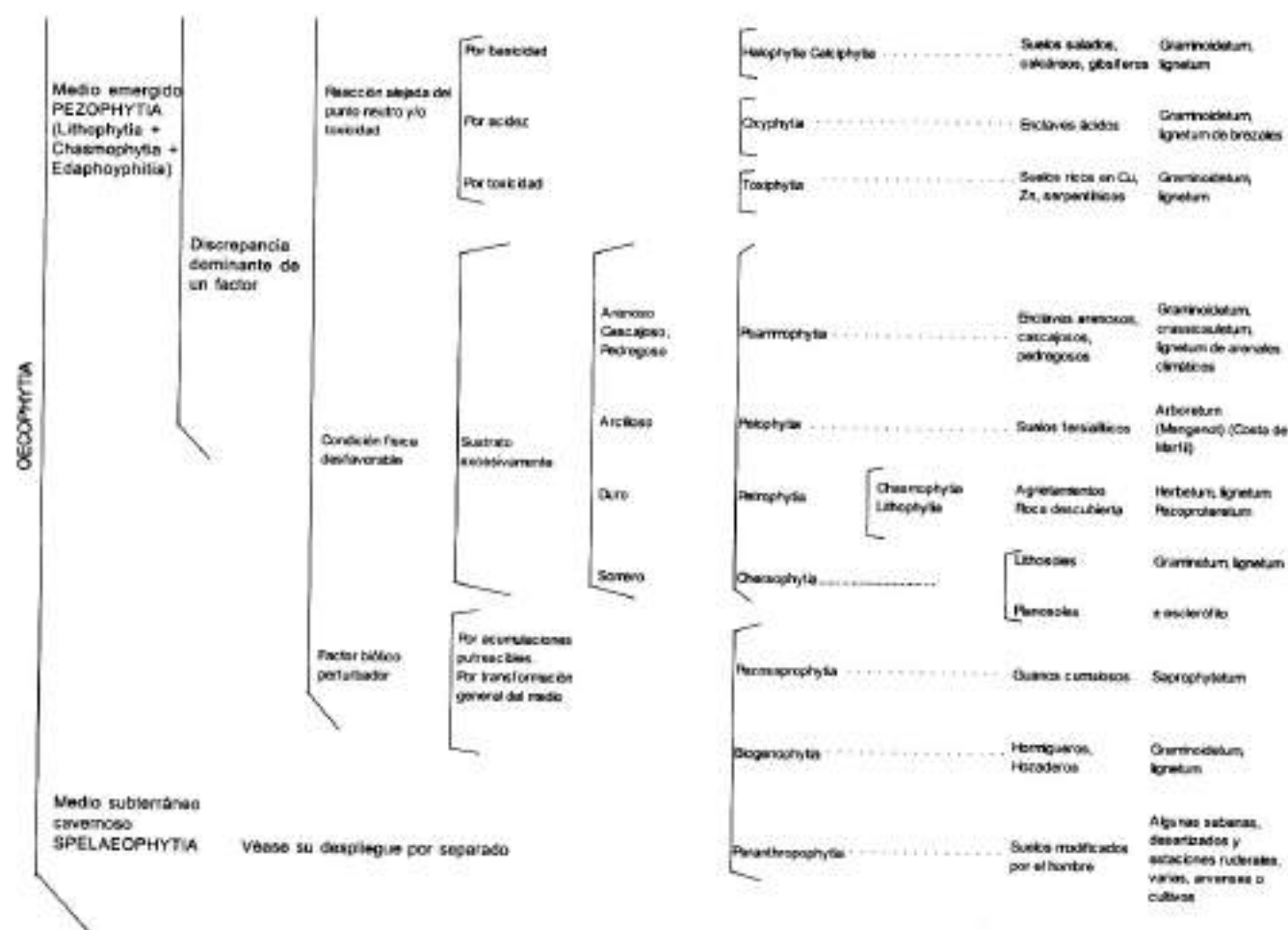
Nuestro medio estacional o residencial viene a constituir el conjunto de factores naturales como son los acuáticos, los aéreos y los edáficos, que obran como elementos integrantes de un sitio o unidad de lugar en la superficie terrestre,

prescindiendo, eso sí, de su relación con el resto del planeta, en ese sentido particular para abstraerlo del medio geográfico. A este "sitio" o medio estacional no debemos confundirlo con el concepto geobotánico de hábitat, porque éste significa el hecho de habitar con sentido de la habitación y no el lugar habitado en sí; también porque el medio estacional es uno de los caracteres cualitativos o relativos a la sinecia (entendida como una cohabitación botánica individualizada); y así como podemos individualizar a ésta por su morfología o por su composición florística, igualmente es posible caracterizarla por su medio ecológico. Por esta razón, cuando hablamos de vegetación acuática o terrestre, estamos caracterizando simplemente una agrupación vegetal por su relación con el medio estacional o residencial. Prescindiendo pues del aire como base de ordenación ecológica con lo vegetal, esta clasificación queda reducida a dos medios

\* Miembro de Número Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Calle 7ª No. 39-43, Medellín, Colombia.

### CLASIFICACIÓN ECOLÓGICA PURA DE LOS ECOSISTEMAS Y DE LA VEGETACIÓN DEL PLANETA TIERRA





Del griego hydor = agua; en composición, el Gr. hydor aparece como el prefijo hydro; anthros = hombre; bios = vida; chasis = abertura, grieta; cheros = tierra seca; endon = dentro; exo = fuera; hélos = pantano; holós = entero por completo; hydrós = mojado, húmedo; kryos = hielo; lithos = roca, piedra; mesos = mediano; intermedio; nomé = distribución; oxys = ácido; para = cerca, al lado; pétros = piedra; pezos = terrestre, es decir no sumergido; phytón = planta; psammos = arena; psychros = frío; rheo = entero, por completo; sapros = podrido, pútrido; stenós = estrecho; tachys = veloz; thermos = cálido; lópos = lugar; trópos = cambio vicisitud; xeros = seco, aridez; zoon = animal.

ambientales generales: el acuático y el terrestre, en donde el último tiene un estricto sentido de tierra emergida. En el medio terrestre, los factores del ambiente edáfico son: la profundidad del suelo, su permeabilidad, su composición mineralógica y química, la altura del nivel freático, su textura y estructura, etc. Y a propósito de las sinecias consideradas como asociación o formación, para denominarlas según uno u otro concepto, se ha venido añadiendo la desinencia latina de colectividad en "etum" respectivamente al radical del biotipo. Del Villar (1929) adoptó un procedimiento análogo para denominar las colectividades vegetales en relación con el medio estacional, pero en este caso añade la terminación *phytia* (del griego "phyton": planta) a la radical griega expresiva del concepto estacional residencial. Nosotros hemos preferido darle a la terminación *phytia* una significación diferente, cual es la de un sufijo que indica una adaptación puramente fisiológica predominante como lo es por ejemplo la *Psammophytia* que connota una respuesta a un sustrato suelto que es el del arenal. Por lo dicho, a la vegetación del medio acuático se le podrá llamar *Hydrophytia*, y a la del medio terrestre *Pezophytia*, procediendo el último término del griego "pezo", que significa terrestre, precisamente por no estar sumergido. Entre las dos denominaciones anteriores encontramos la *Phreatophytia*, que es el medio intermedio ya emergido que recibe la influencia de las aguas freáticas, tan importante y vistosa en las regiones secas. En cuanto a la adaptación al medio, se puede decir que en ciertos casos algunos caracteres morfológicos corresponden positivamente al ambiente en que vive la planta, adquiriendo así un valor ecológico, pero en otros, vemos plantas que viven en medios diferentes y muestran caracteres análogos. Al respecto, se puede decir que el estudio de la ecología de unidades sistemáticas superiores ofrece un interés distinto, porque existen familias eminentemente polioicas, es decir, aquellas que habitan en medios diferentes numerosos como las Gencianáceas, que cuentan con especies adaptadas a las más diversas estaciones, recorriendo un espectro de medios desde la *hydrophytia* hasta la *chersophytia*, pasando por la *xerophytia* y la *psychophytia*, en donde encontramos *Gentiana nivalis*.

Como ideas directrices y a condición de comprobar debidamente los hechos en cada caso, Huguet, en Del Llano (1990) aconseja aceptar las síntesis generales sobre

formas de adaptación como las que tentativamente se dan a continuación para ilustrar algunos reflejos en varios medios xeroideos.

Por ejemplo, en la *Psychrophytia*, aunque en conjunto es xeroide, el resultado sólo en parte coincide con la de la *Xerophytia* y en algo es opuesta. Como rasgos salientes en este ecosistema, tenemos la ausencia de árboles y arbustos altos, porque la atmósfera ofrece solamente un medio hostil. El nanismo en el organismo vegetativo se explica por las mismas causas y también por la nutrición deficiente en la mayoría de los casos; igualmente se ve con frecuencia el porte rastrero y aplicado, del almohadillado y el arrosado con escasez de formas espinosas y agujones. En la *xerophytia*, el desarrollo es rápido para las plantas anuales en las que la estación favorable es muy corta, siendo al contrario muy lenta para las leñosas que vegetan el año entero. En la *psychrophytia* de veranos cortos, las condiciones son para todas las especies comparables con las de las anuales en la *xerophytia*. La propagación vegetativa es abundante y las especies que pueden reproducirse sin necesidad de semillas se encuentran por razones lógicas, en condiciones ventajosas de lucha. Por lo demás, estructura xerofítica y pequeñez en las hojas, pero con colores vivos en las flores por la abundancia de iluminación intensa en las alturas y su duración en las altas latitudes.

En la *oxyphytia* puede observarse un pequeño tamaño en las hojas con protección de la superficie transpiratoria por fuerte cutinización por indumento céreo y pelos, encontrándose abundancia de musgos en el entorno y en el elemento esencial de la alta turbera de *Sphagnum*; gran desarrollo del tejido acífero que le imparte una histología particular y le permite almacenar ingentes cantidades de agua para ir formando por acumulación el esfagnal y la turbera. En algunas plantas leñosas del pantano ácido pueden aparecer pneumatóforos como en la formación análoga de la *halophytia* precursora de los manglares del trópico.

## Bibliografía

- Del Llano, M. 1990. Los páramos de los Andes. Exploración Ecológica Integrada en la Alta Montaña Ecuatorial. Montoya y Araújo Ltda. Bogotá, Colombia.
- Villar, H. 1929. *Geobotánica*. Editorial Labor S.A. Barcelona, España, Buenos Aires.



# REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

## ÍNDICE GENERAL DEL VOLUMEN XXVI, AÑO 2002

- Número 98, páginas 1 - 150 (Marzo)  
Número 99, páginas 151 - 314 (Junio)  
Número 100, páginas 315 - 464 (Septiembre)  
Número 101, páginas 465 - 608 (Diciembre)

### Nota Editorial

- Cien entregas de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 317

### Vida Académica

- In memoriam. Guillermo Castillo Torres, pionero de la física en Colombia. 141  
- Informe de actividades presentado por el secretario, período 2001-2002. 450  
- La necesidad urgente de mantener el equilibrio dinámico del ciclo hídrico. 303  
- Los ocultos vasos comunicantes entre el conocimiento científico y la ética. 443  
- Palabras pronunciadas por el presidente de la Academia durante la instalación de la reunión de la Junta Directiva de la Comunidad Científica del Caribe. 293  
- Pensar la vida. 296

### Biogeografía

- La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. 321

### Botánica

- A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). 25  
- *Chlorarachnion reptans*: primer registro para la Costa Atlántica colombiana. 477  
- Las especies de la Sección *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Paniceae). 13  
- Las gramíneas de Colombia. 59  
- Los géneros *Marcgraviastrum* y *Norantea* (Marcgraviaceae) en Brasil. 469  
- Morfología del androceo, tapete y estructura del polen de *Siparuna aspera* (Ruiz & Pavón) A. DC. (Siparunaceae) 155  
- Novedades en Senecioneae de Colombia. Nuevas especies de *Scrobicaria*, *Gynoxys* y *Aequatorium*. 341  
- Novedades en Vernoniaeae (Asteraceae) de Colombia. 347  
- Novedades taxonómicas y sinopsis del género *Melocactus* Link & Otto (Cactaceae). 353  
- Una especie nueva de *Diplostephium* (Asteraceae, Astereae) de los Andes de Boyacá. 5  
- Una nueva especie de *Marcgravia*, Grupo Galeatae (Marcgraviaceae) de la Cordillera Oriental y catálogo del género para Colombia. 367  
- Una especie particular de *Pentacalia* (Senecioneae, Asteraceae) de Colombia. 9

### Ciencias de la Tierra

- Cambios de fase en la atmósfera ¿procesos irreversibles? 69  
- Determinación del sustrato rocoso en glaciares tropicales mediante el empleo del radar. 393  
- Estado de deformación y esfuerzos en el territorio colombiano. 373  
- Las Calizas de Tetuán: una nueva unidad litoestratigráfica para la subcuenca de Neiva, valle superior del río Magdalena. Estratigrafía, petrografía y ambiente sedimentario. 481

### Ecología

- Aspectos morfométricos y teóricos de un embalse tropical de alta montaña: Represa La Fe, El Retiro, Antioquia. 511
- Comparación de flujos de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano, obtenidos a partir de cámaras de incubación *in situ* e incubación de núcleos de sedimento en laboratorio. 519
- El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. 111
- Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla de Barú (Mar Caribe, Colombia). 497
- Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. 105

### Epidemiología

- Polimorfismo genético del MHC y su asociación con la infección HTLV-II. 181

### Física

- Determinismo, caos e impredecibilidad 85
- Luz, materia y el nanomundo 197
- Magnetorresistencia colosal en magnetitas del tipo La 1-x, DxMnO3 con D=Ba, Ca. 207

### Historia de la Ciencia

- A propósito de un texto para la enseñanza de la química editado en Colombia a principios del siglo XX. 545
- Los tratados franceses en la enseñanza del análisis en Colombia (1851-1951). Sturm, Humbert y los otros. 533
- Semblanza biográfica de Federico Carlos Lehmann Valencia 213
- El naturalista Antoine Roubaire (Hermano Nicéforo María) y el desarrollo de la zoología sistemática en Colombia. 229
- Cien años de historia de la matemática en Colombia. 239

### Matemáticas

- Algunos problemas de preservación lineal sobre los espacios de matrices simétricas, asimétricas, antisimétricas y hermitianas. 261
- Aproximación a la potencia asintótica de la prueba del rango signado de Wilcoxon. 555
- Sobre los polinomios ortogonales, las fracciones continuas y las medidas espectrales 403
- Acerca de una estrategia rápida para estimar datos faltantes en series temporales 411

### Química

- Algunos aspectos de ecología química de las esponjas del Caribe *Axinyssa ambrosia* y *Aplysina insularis*. 565
- Determinación del peso molecular de asfaltenos. 279
- El carbón y su problemática ambiental. 271
- Propiedades físicas y químicas de asfaltos colombianos tipo Barrancabermeja y de sus respectivas fracciones de asfaltenos. 127

## Zoología

- A new species of the genus <i>Osteocephalus</i> (Hylidae: Anura) from the western Amazon	289
- Diferenciación genética en poblaciones de delfines de río del género <i>Inia</i> (Brainvillei, 1817) y aportes a su taxonomía por medio de análisis moleculares.	575
- <i>Dilocarcinus laevifrons</i> Moreira, 1901: a complete description.	285
- La avifauna de la vertiente oriental de los Andes de Colombia. Tres evaluaciones en elevación subtropical.	419
- Morphological variation in the endemic colombian water snake <i>Helicops danieli</i> Amaral, 1937. (Serpentes, Xenodontidae).	589
- Una nueva especie del género <i>Atelopus</i> A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental colombiana.	133

## Notas

- Clasificación ecológica pura de los ecosistemas y de la vegetación del planeta Tierra.	595
------------------------------------------------------------------------------------------	-----

**Constitución de la Academia** 145, 307, 457, 603.

**Publicaciones de la Academia** 147, 309, 459, 605.

## ÍNDICE DE AUTORES

Annichiarico, Giovanni	481	Gómez, Alberto	127, 279
Aranda, Moisés	555	González, Favio A.	25, 155
Arboleda, Luis Carlos	533	Jaramillo, José	481
Ardila-Robayo, María Cristina	133	Jiménez, R.	207
Banguera-Hinestroza, Eulalia	575	Llorente-Bousquets	321
Bello, María Angélica	155	Londoño Díaz, Lelvinova	213
Bernal de Ramírez, Inés	545	Lozano Iriarte, José A.	450
Bohórquez, Clara Isabel	419	Lynch, John D.	289
Bula-Meyer, Germán	105	Mariño, Álvaro	207
Camacho, Ángela S.	197	Marmontel, M	575
Campos, Diógenes	85, 141	Mora-Osejo, Luis Eduardo	296, 303
Campos, Néstor Hernando	519	Morales, Alicia L.	565
Canas, José A.	373	Morales-Puentes, María Eugenia	5
Cárdenas, H.	575	Naranjo, José L.	393
Cendales, María Helena	497	Nieto, Jairo H.	411
Charris, Jairo	403	Obando, Sandra	347
Coral-Ruiz, Amparo	393	Ordóñez, Oswaldo	169
Correa, Alejandra	341	Osorno-Muñoz, Mariela	133
Corzo, Jimmy	555	Pedraza, Paola	9
De Moraes, Renato	169	Pelkowski, Joaquín	69
Del Llano, Manuel	595	Peña, John J.	481
Díaz-Piedrahita, Santiago	5, 9, 317, 341, 347	Pimentel, Mauricio	169
Duque, Carmenza	565	Pinto-Escobar, Polidoro	59
Egea, Eduardo	181	Pozo, Carmen	321
Fernández-Alonso, José Luis	353	Preciado-López, Germán	403
Gaitán, E.	575	Pujades, Luis G.	373
García Vallejo, F.	575	Puyana, Mónica	565
Giraldo-Cañas, Diego	13, 367, 469	Ramírez-Cadena, Jair	393

Rincón, José M.	271	Schnetter, Marie Luise	111
Rocha de Campos, Martha	285	Schnetter, Reinhard	477
Rodríguez, Gilberto	229	Stevenson, Denis W.	25
Romero, Carmen María	127, 279	Ugalde, Arantza	373
Romero de Pérez, Gloria	155	Vargas-Jiménez, Carlos A.	373, 393
Rossmann, Douglas A.	589	Vásquez, S.	575
Ruiz, Fernando	411	Velásquez, Enrique	481
Ruiz-Carranza, Pedro M.	133	Victorovna Petrichtcheva, Natalia	565
Ruiz-García, M.	575	Wasserman Lerner, Moisés	443
Sánchez Botero, Clara Helena	239	Xhonneux, Guy	353
Sánchez, H.	207	Zamora, Ana Sofía	477
Sarria Zapata, Humberto	261	Zea, Sven	497, 519

# CONSTITUCIÓN DE LA ACADEMIA

## JUNTA DIRECTIVA

Período 2002 - 2004

Presidente	:	Moisés Wasserman Lerner
Vicepresidente	:	Hernando Dueñas Jiménez
Secretario	:	José A. Lozano-Iriarte
Tesorero	:	Inés Bernal de Ramírez
Bibliotecario	:	Diógenes Campos Romero
Director de la Revista	:	Santiago Díaz-Piedrahita
Vocal	:	Luis Eduardo Mora-Osejo

## MIEMBROS HONORARIOS

Carlo Federici Casa	Mohamed H. Hassan	Rodolfo R. Llinás
Hernando Groot Liévano	Thomas van der Hammen	

## MIEMBROS DE NÚMERO

Sucesión de las sillas. Se distingue con asteriscos (\*) a los miembros fundadores y con un punto (O) a los académicos que han pasado a la situación de extranumerarios (Art. 15 de los Estatutos)

1. † Jorge Acosta Villaveces - 1936\*.  
† Leopoldo Guerra Portocarrero - 1954.  
† Eduardo Acevedo Latorre - 1970.  
*Eduardo Calderón Gómez* - 1984.
2. † Jorge Álvarez Lleras - 1936\*.  
O Alfonso Tribín Piedrahita - 1967.  
*Xavier Caicedo Ferrer* (e).
3. † Antonio María Barriga Villalba - 1936\*.  
† Kalman C. Mezzy - 1957.  
*Lorenzo Panizzo Durán* - 1984.
4. † Alberto Borda Tanco - 1936\*.  
† Hernando Franco Sánchez - 1960.  
*Manuel del Llano Buenaventura* - 1986.
5. † Julio Carrizosa Valenzuela - 1936\*.  
† Eduardo Caro Caycedo - 1976.  
*Jairo Mojica Corzo* - 1997.
6. † Víctor E. Caro - 1936\*.  
*Jorge Arias de Greiff* - 1966.
7. † Luis Cuervo Márquez - 1936\*.  
† Daniel Mesa Bernal - 1960.  
*Jesús A. Eslava Ramírez* - 1995.
8. † Federico Lleras Acosta - 1936\*.  
† Andrés Soriano Lleras - 1957.  
*Gabriel Toro González* - 1976.
9. † Ricardo Lleras Codazzi - 1936\*.  
† Luis Duque Gómez - 1960.  
*Guillermo Páramo Rocha* - 2001
10. † Rafael Torres Mariño - 1936\*.  
Hernando Groot Liévano - 1966 (H).  
*José María Rincón* - 2001
11. † César Uribe Piedrahita - 1936\*.  
† Clemente Garavito Baraya - 1970.  
*Jaime Lesmes Camacho* - 2002
12. † Darío Roza Martínez - 1936\*.  
† Luis Guillermo Durán Solano - 1970.  
*Jairo Charris Castañeda* - 2002
13. † Calixto Torres Umaña - 1936\*.  
† José María Garavito Baraya - 1970.  
*Humberto Rodríguez Murcia* - 1993.
14. † Luis María Murillo Quinche - 1936\*.  
† Hno. Daniel González Patiño - 1976.  
*Víctor Samuel Albis González* - 1992.
15. † Enrique Pérez Arbeláez - 1936\*.  
† Gerardo Reichel Dolmatoff - 1973.  
*Alicia Dussan de Reichel* - 1994.
16. † Luis López de Mesa - 1937.  
*Luis Eduardo Mora Osejo* - 1970.
17. † Luis Patiño Camargo - 1937.  
† Guillermo Castillo Torres - 1983.  
*Diógenes Campos Romero* - 2001.
18. † Daniel Ortega Ricaurte - 1938.  
O Alberto Morales Alarcón - 1970.  
*Vacante*
19. † Julio Garzón Nieto - 1939.  
† Gustavo Perry Zubieta - 1970.  
*Hernando Dueñas Jiménez* - 1989.
20. † Ernesto Osorno Mesa - 1939.  
*Luis E. Gaviria Salazar* - 1981.
21. † Armando Dugand Gneco - 1941.  
† Álvaro Fernández Pérez - 1973.  
*Enrique Forero González* - 1997
22. † Alfonso Esguerra Gómez - 1944.  
† Carlos Páez Pérez - 1970.  
*Santiago Díaz-Piedrahita* - 1988.
23. † Jesús Emilio Ramírez - 1944.  
*Julio Carrizosa Umaña* - 1983.
24. † Luis H. Osorio - 1944.  
† Antonio Olivares - 1966.  
† José Rafael Arboleda C. - 1982.  
*Carlos Corredor Pereira* - 1996.
25. † Fabio González Tavera - 1945.  
† Eduardo Rico Pulido - 1970.  
† Carlos E. Acosta Arteaga - 1973.  
*Dimas Malagón Castro* - 2002.
26. † Eduardo Lleras Codazzi - 1945.  
† Sven Zethelius Peñalosa - 1966.  
*Augusto Rivera Umaña* - 1996.
27. † Marcelino de Castellví - 1945.  
† Francisco Lleras Lleras - 1970.  
† Álvaro Torres Barreto - 1990.  
*Margarita Perea Dallos* - 1996.
28. † Manuel José Casas Manrique - 1945.  
*María Teresa Murillo Pulido* - 1975.
29. † Belisario Ruiz Wilches - 1946.  
*Moisés Wasserman Lerner* - 1992.
30. † Guillermo Muñoz Rivas - 1950.  
*Paulina Muñoz Vila* - 1994.
31. † Jorge Ancizar Sordo 1951.  
*Eduardo Posada* - 1993.
32. † Alfredo Bateman 1951  
*Carlos E. Vasco Uribe* - 1992.
33. † Jorge Bejarano - 1951.  
† Gabriel Sanín Villa - 1970.  
O Jaime Ayala Ramírez - 1973.  
*Polidoro Pinto Escobar* - 2001.
34. † Vicente Pizano Restrepo - 1952.  
*José A. Lozano Iriarte* - 1992.
35. † Luis Augusto Cuervo - 1952.  
† Santiago Triana C. - 1970.  
*Gonzalo Correal Urrego* - 1984.
36. † José Ignacio Ruiz - 1952.  
*Gerardo Pérez Gómez* - 1995.
37. † Lorenzo Uribe Uribe - 1952.  
*Inés Bernal de Ramírez* - 1986.
38. † Carlos Ortiz Restrepo - 1956.  
*Eduardo Brieva Bustillo* - 1980.
39. † Augusto Gast Galvis - 1957.  
*José Luis Villaveces Cardoso* - 1988.
40. O Hernando J. Ordóñez - 1957.  
*Jaime Rodríguez Lara* (e).

## MIEMBROS CORRESPONDIENTES ACTIVOS

*Andrade Amaya, Carlos Alberto* - Cartagena  
*Andrade, M. Gonzalo* - Bogotá  
*Arboleda, Luis Carlos* - Cali  
*Ardila Robayo, María Cristina (e)* - Bogotá  
*Barrera, Luis Alejandro* - Bogotá  
*Buruticá Céspedes, Pablo* - Medellín  
*Bustillo Pardey, Alex Enrique (e)* - Manizales  
*Cadena García Alberto* - Bogotá  
*Cadena Gómez, Gabriel (e)* - Chinchiná  
*Cala Cala, Plutarco* - Bogotá  
*Camacho Bernal, Angela* - Bogotá  
*Cantera Kintz, Jaime R. (e)* - Cali  
*Caraballo, Luis* - Cartagena  
*Castañeda del Gordo, Elizabeth* - Bogotá  
*Castaño Zapata, Jairo (e)* - Manizales  
*Castillo Córdoba, Rodolfo* - Barranquilla  
*Castro, Alfonso* - Texas, USA.  
*Cediel, Fabio* - Bogotá  
*Chacón de Ulloa, Patricia (e)* - Cali  
*Chamorro Bello, Clara* - Bogotá  
*Cossio Betancur, Jorge Iván (e)* - Medellín  
*Díaz Merlano, Juan Manuel (e)* - Santa Marta  
*Duque Beltrán, Carmenza* - Bogotá  
*Echeverri López, Luis Fernando (e)* - Medellín  
*Egea Bermejo, Eduardo* - Barranquilla  
*Escobar José Fernando* - Ithaca, USA

*Espinosa, Armando* - Armenia  
*Fernández-Alonso, José Luis* - Bogotá  
*Gaviria, Santiago* - Viena, Austria  
*George Jaime* - Bogotá  
*Gómez Moreno, Bernardo* - Bogotá  
*Gordillo, Gerardo* - Bogotá  
*Guzmán Ángela María* - Bogotá  
*Hermelin, Michel* - Medellín  
*Herrera Valencia, Sócrates (e)* - Cali  
*Jaramillo Robledo, Álvaro* - Manizales  
*Jaramillo Gómez, Luz Marina (e)* - Cali  
*Lleras Pérez, Eduardo* - Brasilia  
*Lynch, John D.* - Bogotá  
*Martínez Collantes, Jorge* - Bogotá  
*Martínez Valderrama, Juan* - Bogotá  
*Mojica, Tobias* - Bogotá  
*Moreno, Carlos Julio* - New York  
*Moreno, Luis Enrique* - México  
*Nieto, José Ignacio* - Montreal  
*Olivero Verbel, Jesús* - Cartagena  
*Ospina Hernández, Mariano* - Boston  
*Pérez Alcázar, Germán Antonio* - Cali  
*Poveda Ramos, Gabriel* - Medellín  
*Prieto, Pedro Antonio* - Cali  
*Puerta Llerena, Leonardo* - Cartagena  
*Vargas Zapata, Rubén Antonio (e)* - Cali

## MIEMBROS CORRESPONDIENTES EXTRANJEROS

### ARGENTINA

*Sahade, Jorge* - Buenos Aires

### ALEMANIA

*Schnetter, Marie-Luise* - Giessen  
*Schnetter, Reinhard* - Giessen  
*Weber, Hans* - Mainz  
*Sturm, Helmut* - Hildesheim

### AUSTRIA

*Flamm, Dieter* - Institut für Theoretische Physik, Viena.  
*Sheidegger Adrian* - Institut für Theoretische Geodäsie und Geophysik - Viena

### ESPAÑA

*Bermejo Barrera, Jaime* - Tenerife  
*De Porta Vernet, Jaime (E)* - Barcelona  
*Fernández de Soto Morales, Fernando* - Madrid  
*Lora Tamayo, Manuel* - Madrid  
*Torroja Menéndez, José María* - Madrid

### ESTADOS UNIDOS

*Horvath, John (e)* 1301 Mathematics Building  
Collage Park, Maryland 20742-4015.  
*Pipoly, John James* - Fairchild Tropical Garden  
Coral Gables, Florida

### FRANCIA

*Lourteig, Alicia* - Muséum National d'Histoire Naturelle Laboratoire de Phanerogamie, Paris.  
*Tricart, Jean* - Centre de Geographic Appliquée  
Estrasburgo

### HOLANDA

*Cleef, Antoine M.* - Amsterdam

### MÉXICO

*Guzmán Huerta, Gastón* - Instituto de Ecología, Depto. de Hongos, Xalapa, Veracruz.  
*Joseph-Nathan, Pedro* - Centro de Estudios Avanzados, Depto. de Química, Instituto Politécnico - México

### PERÚ

*Pulgar Vidal, Javier* - Lima

### SUECIA

*Wassén, Henry S.* - Gotemburgo

**PUBLICACIONES DE LA  
ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**COLECCIÓN JORGE ÁLVAREZ LLERAS**

- Volumen 1 - **Mora-Osejo, L.E.** 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.
- Volumen 2 - **Murillo, M.T. & M.A. Harker.** 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.
- Volumen 3 - **Lozano-Contreras, G.** 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16, 148 pp, 46 figs.
- Volumen 4 - **Eslava Ramírez, J.A.** 1994. Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16, 174 pp, 46 figs.
- Volumen 5 - **Rocha de Campos, M.** 1994. Diversidad en Colombia de los cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 iv + 144 pp, 47 figs.
- Volumen 6 - **Mora-Osejo, L. E. & H. Sturm.** 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomos 1 y 2, 1/16, 716 pp, 190 figs.
- Volumen 7 - **Díaz, J.M., J. Garzón-Ferreira & S. Zea.** 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia, estado actual y perspectivas para su conservación. 1/16, 152 pp, 15 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 8 - **Eslava Ramírez, J.A.** 1995. Régimen de la presión atmosférica en Colombia. 1/16, 152 pp, 94 figs, 59 tablas.
- Volumen 9 - **Donato, J.Ch., L. E. González & C. L. Rodríguez.** 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. 1/16, 168 pp, 53 figs, 14 tablas, 9 fotografías.
- Volumen 10 - **Andrade-C. M., G. Amat & F. Fernández.** (eds.) 1996. Insectos de Colombia - Estudios escogidos. 1/16, 544 pp, 145 figs, tablas y mapas.
- Volumen 11 - **González, F.** 1998. Inventario preliminar de gases de efecto invernadero en Colombia, 1990, Fuentes y sumideros. 1/16, xiv + 174 pp, 108 figs, tablas y gráficas.
- Volumen 12 - **Díaz-Piedrahíta, S. & J. Cuatrecasas.** 1999. Asteráceas de la flora de Colombia, Senecioneae I, géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. 1/16, 392 pp, 110 figs, 24 mapas.
- Volumen 13 - **Amat, G., M. C. Andrade, M. G. & F. Fernández** (eds.) 1999. Insectos de Colombia. 1/16, 438 pp. + tablas, figuras y mapas.
- Volumen 14 - **Rodríguez, H. & F. González.** Opciones para la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) en Colombia. 1/16 (262 pp.)
- Volumen 15 - **Rodríguez, H. & González, F.** 2000. Portafolio colombiano de proyectos para el MDL -sector en energía-. 1/16 (164 pp.)
- Volumen 16 - **Espinosa, Baquero A.** 2000. Erupciones históricas de los volcanes colombianos. 1/16. (292 pp.)
- Volumen 17 - **Mora Osejo, L. E.** 2001. Contribuciones al estudio comparativo de la conductancia y de la transpiración foliar de especies de plantas del páramo. 1/16. xii + 282.
- Volumen 18 - **Roldán, G., J. A. Posada & J. C. Gutiérrez.** 2001. Estudio Limnológico de los Recursos Hídricos del Parque de Piedras Blancas. 1/16. x + 146.
- Volumen 19 - **Donato-Rondón, J. Ch.,** 2001. Fitoplancton de los Lagos Andinos del Norte de Sudamérica (Colombia). 1/16, xii+222.
- Volumen 20 - **Aristizábal García, H.** 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. 1/16. xv+242, 331 figs.
- Volumen 21 - **Pinto, M.** 2002. Estudio sistémico del género *Cavia*. 1/16. 216 pp. 38 figs. 31 láminas, 59 tablas.

**COLECCIÓN ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ**

- Volumen 1 - **Memorias del seminario en conmemoración del centenario de Erwin Schrödinger.** 1987, 1/16, 221 pp.
- Volumen 2 - **Díaz-Piedrahíta, S. & A. Lourteig.** 1989. Génesis de una flora. 1/16, vii. + 362 pp, 35 figs.
- Volumen 3 - **Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces.** 1989. Historia epistemológica de la Química. 1/16, 128 pp.
- Volumen 4 - **Hernández de Alba, G. & A. Espinosa.** 1991. Tratados de minería y estudios geológicos de la época colonial, 1616-1803, 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.
- Volumen 5 - **Díaz-Piedrahíta, S.** (ed.) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16, viii + 188 pp, 73 figs.
- Volumen 6 - **Díaz-Piedrahíta, S.** 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16, x + 126 pp. 30 figs. (reimpreso 1997).
- Volumen 7 - **Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahíta.** 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16, xv + 284, 14 figs. (reimpreso 1995).
- Volumen 8 - **Arias de Greiff, J.** 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16, 200 pp, 32 figs.
- Volumen 9 - **Lértora Mendoza, C.** 1995. Puentes para el estudio de las ciencias exactas en Colombia. 1/16, 316 pp.
- Volumen 10 - **Gauss, C. F.** 1995. Disquisitiones Arithmeticae. Traductores: H. Barrantes, M. Josephy & A. Ruiz Zúñiga. 1/16, 540 pp.
- Volumen 11 - **Murillo Quinche, L.M.** 1997. Obra selecta. 1/16, x + 188 pp, 29 figs, 4 mapas.
- Volumen 12 - **Romero Beltrán, A.** 1997. La investigación de las dolencias infecciosas en la historia. 1/16, xiv + 540 pp.

Volumen 13 - **Barrantes, H. & A. Ruiz.** 1998. La historia del Comité Interamericano de Educación Matemática. 1/16, x + 198 pp. (español e inglés). Edición electrónica paralela.

Volumen 14 - **Díaz-Piedrahita, S.** 2000. Matís y los dos Mutis. 1/16, x 346 pp., 41 figs.

#### **COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA**

Volumen 1 - **Castillo, G.** 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo I. 1/16, xxxii + 410, 77 figs.

Volumen 2 - **Bernal de Ramírez, I.** 1993. Análisis de alimentos. 1/16, xviii + 314 pp., 28 figs. (reimpreso 1998).

Volumen 3 - **Castillo, G.** 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo II. 1/16, xx + 406 pp., 49 figs.

Volumen 4 - **Cáceres, D. (ed.)** 1995. Creando ciencia crean docencia. 1/16, 140 pp., 38 figs.

Volumen 5 - **Romero, C.M. & L.H. Blanco.** 1996. Tópicos de Química Básica. 1/16, 240 pp., 56 figs.

Volumen 6 - **Peña, G. & M. Pinto.** 1996. Mamíferos más comunes en sitios precerámicos de la sabana de Bogotá. 1/16, 98 pp., 1 mapa, 6 dibujos a color, 18 láminas y 48 gráficos.

Volumen 7 - **López, C.** 1998. Mecánica Newtoniana. 1/16, 280 pp., 69 figs.

Volumen 8 - **Charris, C. J., De Castro K. & J. Varela B.** 2000. Fundamentos del análisis complejo de una variable. 1/16, 384 pp.

Volumen 9 - **Varela, J. de D.** 2000. Principios de Cristalografía. 1/16, xx + 250 pp., 141 figs.

Volumen 10 - **Kairuz de Civetta, A.** 2002. Introducción al estudio de la composición de los alimentos. 1/16, xx + 166 pp., 16 figs., 30 tablas.

#### **COLECCIÓN MEMORIAS**

Volumen 1 - (1994) Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista. 1/16, viii + 184 pp.

Volumen 2 - (1994) Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16, iv + 38 pp.

Volumen 3 - (1995) Memorias del Seminario-taller sobre Alta Montaña Colombiana. 1/16, 116 pp.

Volumen 4 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de Neurocomputación. 1/16, xiv + 184 pp.

Volumen 5 - (1996) Memorias del Primer Congreso Nacional de sobre Cambio Climático. 1/16, 138 pp., 9 figs.

Volumen 6 - (1996) Memorias del Coloquio "Ciencia, tecnología y cultura". 1/16, xii + 198 pp.

Volumen 7 - (1996) Memorias de la III Escuela de verano en Geometría Diferencial, ecuaciones diferenciales parciales y análisis numérico. 1/16, xiv + 174 pp.

Volumen 8 - (1996) Memorias del Seminario de Ciencia Teórica. 1/16, xv + 170 pp.

Volumen 9 - (1997) Memorias del Seminario en conmemoración de los 440 años del nacimiento de René Descartes. 1/16, xii + 174 pp.

Volumen 10 - (2001) Memorias del Simposio Pueblos y Ambientes del pasado precolombino. 1/16, viii + 312 pp.

Volumen 11 - (2001) Reflexiones sobre la ciencia y la tecnología: Colombia al iniciarse el siglo XXI. 1/16, x+166 pp.

#### **EDICIONES ESPECIALES**

- Francisco José de Caldas, su vida, su personalidad, su obra y el descubrimiento de la hipsometría. 1958. 1/16 refilado. 94 pp.

- Alexander von Humboldt en Colombia. Extractos de sus diarios. 1982. Arias de Greiff, J. (ed.). 1/8 refilado. 286 pp., 20 figs.

- Status and problems of Science in Latin America and the Caribbean. 1990. Guardiola, M.L., J.L. Villaveces & G. Violini (eds.). 1/16, 542 pp.

- Science in Latin America and the Caribbean and its role in regional development. 1992. Hamende, A., M.H. Hassan, J.L. Villaveces & G. Violini (eds.) 1/16, 2 vols. 824 pp.

- El cambio global, ciencia para entender el mañana. 1998. Lozano, J. (ed.). carta, 322 pp. Figs., mapas y gráficos.

- Tradición Académica. Diccionario Biográfico y Bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 1/16, x + 434 pp.

- Díaz Piedrahita, S. & L.C. Mantilla R. 2001. La terapéutica en el Nuevo Reino de Granada. Un recetario franciscano del siglo XVIII. Publicación especial No. 7 208 pp. 502 figs.

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia,

Apartado 44763, Bogotá, D.C., Fax (571) 2443186 Tel. (571) 3414805

Trans. 27 No. 39A - 63/67 - E.Mail: [accefyn@org.co](mailto:accefyn@org.co)

Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares.

Mayor información a través de Internet: URL: <http://www.accefyn.org.co>



**NORMAS QUE DEBEN CUMPLIR LOS MANUSCRITOS  
PARA SU PUBLICACIÓN EN LA REVISTA DE LA  
ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS,  
FÍSICAS Y NATURALES**

**ACLARACIONES**

- a- La responsabilidad de las ideas emitidas en la Revista corresponde a sus autores.
- b- Sólo se someterán a consideración del Comité editorial trabajos inéditos.
- c- No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella.

1. Los manuscritos deben entregarse en original y copia, acompañados del texto grabado en disco o disquete, señalando el lenguaje o el programa empleado en la elaboración del texto. Las páginas deben llevar numeración consecutiva, incluyendo las tablas de datos.
2. La página inicial debe incluir:
  - a. Título del artículo en español e inglés.
  - b. Nombre y apellido del autor (es);
  - c. Resumen en castellano del contenido sin exceder de 8 renglones y con palabras clave.
  - d. Traducción al inglés del resumen con Key words.
  - e. Dirección postal del autor (es), indicando la Institución donde se realizaron las investigaciones.
3. El texto debe ser inobjetable en cuanto a presentación y contenido. Los nombres de los autores citados deben imprimirse en **negrita** (bold), los nombres científicos de animales o plantas (género y especie) deben imprimirse en *itálica*.
4. Las referencias bibliográficas dentro del texto, deben contener los nombres de los autores y el año de la publicación. Las referencias bibliográficas al final del artículo deben constar de:
  - a. Apellidos e iniciales de los nombres de todos los autores.
  - b. Año de publicación.
  - c. Título completo del artículo.
  - d. El nombre de la revista, que puede abreviarse de acuerdo con las respectivas reglas internacionales.
  - e. El número de volumen subrayado con línea ondulada, o escrito en **negrita** (bold).
  - f. Número de entrega entre paréntesis seguido de dos puntos ( );
  - g. Número de la primera y última páginas.Las referencias bibliográficas relativas a libros deben contener:
  - a. Nombres de los autores.
  - b. Año de publicación.
  - c. Título completo.
  - d. Edición.
  - e. Editor o editorial.
  - f. Lugar de publicación.La bibliografía debe ordenarse alfabéticamente de acuerdo con el apellido del autor principal. Deben incluirse sólo los artículos citados en el texto.
5. Las gráficas y figuras deben ser originales y estar dibujadas o impresas en forma nítida. Los signos o convenciones deben estar listos para su reproducción.
6. Las fotografías deben ser nítidas, en papel brillante de alta calidad y de tamaño igual al de su reproducción.
7. Todas las ilustraciones deben numerarse consecutivamente utilizando caracteres arábigos. Cada ilustración debe traer una leyenda explicativa y sucinta. Las leyendas de todas las ilustraciones deben adicionarse al manuscrito en página (s) separada (s) en su respectivo orden.
8. Cada autor recibirá gratuitamente 50 separatas del artículo; en el caso de autor y co-autor cada uno recibirá 25 separatas.

## REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

Precios de suscripción

Subscription rates

Cuatro entregas por año  
En Colombia

Four issues per year  
Other Countries

Un año	\$100.000.00	One year	US \$100.00
Dos años	\$150.000.00	Two years	US \$180.00
Tres años	\$200.000.00	Three years	US \$200.00

El valor de la suscripción incluye el envío por correo ordinario o de superficie.

Payment in U.S. dollars includes shipment by surface mail.

Checks in U.S. dollars only, made out to "Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales".

Apartado Aéreo 44763 Bogotá, 1 D.C. COLOMBIA

<http://www.accefyn.org.co>

*Correos  
de Colombia*



**ADPOSTAL**  
*(llegamos a todo el mundo)*



Llame gratis a nuestras nuevas  
líneas de atención al cliente

018000-915525  
018000-915503

Visite nuestra página web  
[www.adpostal.gov.co](http://www.adpostal.gov.co)

## ÍNDICE DE AUTORES

Annichiarico, Giovanni	481	Gómez, Alberto	127, 279
Aranda, Moisés	555	González, Fabio A.	25, 155
Arboleda, Luis Carlos	533	Jaramillo, José	481
Ardila-Robayo, María Cristina	133	Jiménez, R.	207
Banguera-Hinestroza, Eulalia	575	Llorente-Bousquets	321
Bello, María Angélica	155	Londoño Díaz, Lelviaova	213
Bernal de Ramírez, Inés	545	Lozano Iriarte, José A.	450
Bohórquez, Clara Isabel	419	Lynch, John D.	289
Bola-Meyer, Germán	105	Maríñel, Álvaro	207
Camacho, Ángela S.	197	Marmontel, M.	575
Campos, Diógenes	83, 141	Mora-Oscjo, Luis Eduardo	296, 303
Campos, Néstor Hernando	519	Morales, Alicia L.	565
Canas, José A.	373	Morales-Puentes, María Eugenia	5
Cárdenas, H.	575	Naranjo, José L.	393
Cendales, María Helena	497	Nieto, Jairo H.	411
Charris, Jairo	403	Obando, Sandra	347
Coral-Ruiz, Amparo	393	Ordoñez, Oswaldo	169
Coorea, Alejandra	341	Osorno-Muñoz, Mariela	133
Corzo, Jimmy	555	Pedraza, Paola	9
De Moraes, Renato	169	Pelkowski, Joaquín	69
Del Llano, Manuel	595	Peña, John J.	481
Díaz-Piedrahita, Santiago	5, 9, 317, 341, 347	Pimentel, Mauricio	169
Duque, Carmenza	565	Pinto-Escobar, Polidoro	59
Egza, Eduardo	181	Pozo, Carmen	321
Fernández-Alonso, José Luis	353	Preciado-López, Germán	403
Gaitán, E.	575	Pejades, Luis G.	373
García Vallejo, F.	575	Peyana, Mónica	565
Giraldo-Cañas, Diego	13, 367, 469	Ramírez-Cadena, Jair	393
Rincón, José M.	271	Schmetter, Marie Luise	111
Rocha de Campos, Martha	285	Schmetter, Reinhard	477
Rodríguez, Gilberto	229	Stevenson, Denis W.	25
Romero, Carmen María	127, 279	Ugalde, Arantza	373
Romero de Pérez, Gloria	155	Vargas-Jiménez, Carlos A.	373, 393
Rossmán, Douglas A.	589	Vásquez, S.	575
Ruiz, Fernando	411	Velásquez, Enrique	481
Ruiz-Carranza, Pedro M.	133	Victorovna Petrichcheva, Natalia	565
Ruiz-García, M.	575	Wasserman Lerner, Moisés	443
Sánchez Botero, Clara Helena	239	Xhonneux, Guy	353
Sánchez, H.	207	Zamora, Ana Sofía	477
Sarría Zapata, Humberto	261	Zea, Sven	497, 519