

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

LA ACADEMIA ES ÓRGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL.

VOLUMEN XXVI

MARZO DE 2002

NÚMERO 98

DIRECTOR DE LA REVISTA: SANTIAGO DÍAZ-PIEDRAHITA



CONTENIDO - CONTENTS

	Pág.		Pág.
Botánica (Botany)		Ecología (Ecology)	
- Una especie nueva de <i>Diplostegium</i> (Asteraceae, Astereae) de los Andes de Boyacá, Colombia. (A new species of <i>Diplostegium</i> (Asteraceae, Astereae) from Andean Boyacá, Colombia). <i>Santiago Díaz-Piedrahita & María Eugenia Morales-Puentes</i>	5	- Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. (Biological extreme disturbance in the Caribbean coralline systems). <i>Germán Bala-Meyer</i>	105
- Una especie particular de <i>Pentacalia</i> (Senecioneae, Asteraceae) de Colombia. (A particular species of <i>Pentacalia</i> (Senecioneae, Asteraceae) from Colombia). <i>Santiago Díaz-Piedrahita & Paola Pedraza</i>	9	- El sistema radical del mangle blanco (<i>Avicennia germinans</i>), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. (The root system of the white mangrove (<i>Avicennia germinans</i>), an example of morphological and anatomical adaptations of spermatophytes to unfavorable ecological conditions). <i>Marie-Luise Schnetter</i>	111
- Las especies de la sect. <i>Lappagopsis</i> del género neotropical <i>Axonopus</i> (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) (The species of the sect <i>Lappagopsis</i> of the genus neotropical <i>Axonopus</i> (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) <i>Diego Giraldo-Cañas</i>	13	Química (Chemistry)	
- A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). (Análisis filogenético de la subfamilia Aristolochioideae (Aristolochiaceae). <i>Favio A. González & Dennis W. Stevenson</i>	25	- Propiedades físicas y químicas de asfaltos colombianos tipo Barrancabermeja y de sus respectivas fracciones de asfaltenos. (Physical and chemical properties of Colombian Barrancabermeja asphalts and their corresponding asphaltene fractions). <i>Carmen María Romero & Alberto Gómez</i>	127
- Las gramíneas en Colombia. (The family gramineae in Colombia). <i>Polidoro Pluto Escobar</i>	54	Zoología (Zoology)	
Ciencias de la Tierra (Earth Sciences)		Una nueva especie del género <i>Ateolopus</i> A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental colombiana. (A new species of the genus <i>Ateolopus</i> A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) of the Colombian Cordillera Oriental). <i>María Cristina Ardila-Robayo, Mariela Osorno-Muñoz & Pedro M. Ruiz-Carranza</i>	133
- Cambios de fase en la atmósfera ¿procesos irreversibles? (Phase changes of the atmosphere irreversible processes?) <i>Joaquín Przkowski</i>	69	In memoriam	
Física (Physics)		Guillermo Castillo Torres, pionero de la física en Colombia <i>Diógenes Campos-Romero</i>	141
- Determinismo, caos e impredecibilidad. (Determinism, chaos and unpredictability). <i>Diógenes Campos</i>	85	Constitución de la Academia (Members of the Academy)	145

UNA ESPECIE NUEVA DE *DIPLOSTEPHIUM* (ASTERACEAE, ASTEREAEE) DE LOS ANDES DE BOYACA, COLOMBIA

por

Santiago Díaz-Piedrahita¹ & María Eugenia Morales-Puentes²

Resumen

Díaz-Piedrahita, S. & M.E. Morales-Puentes: Una especie nueva de *Diplostephium* (Asteraceae, Astereae) de los Andes de Boyacá, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cieac.* **26**(98): 5-7, 2002, ISSN 0370-3908.

Se describe e ilustra una especie nueva de *Diplostephium* (*D. jenesanum* S. Díaz & M.E. Morales) perteneciente a la Serie *Denticulata* y cuya mayor afinidad se da con *D. dentatum* Cuatrec., taxón del que se separa fácilmente, entre otros caracteres, por presentar hojas bulladas en la haz y capítulos con menor número de flores.

Palabras clave: Asteraceae, Astereae, *Diplostephium*, Colombia, Taxonomía.

Abstract

A new species of *Diplostephium* series *Denticulata* (*D. jenesanum* S. Díaz & M.E. Morales) is described and illustrated. The new taxon shows affinity to *D. dentatum* Cuatrec. and is characterized by its bullate leaves and its heads with few flowers.

Key words: Asteraceae, Astereae, *Diplostephium*, Colombia, Taxonomy.

El estudio de los ejemplares de Asteráceas depositados en el herbario de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) puso de manifiesto la existencia de una especie indescrita, que por la suma de

sus características, y siguiendo los criterios expuestos por Cuatrecasas (1969) se debe incluir en la Sección *Denticulata*. El nuevo taxón muestra su mayor afinidad con *Diplostephium dentatum* Cuatrec., especie de la cual

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Apartado 44763, Bogotá D. C. Colombia. Correo electrónico: acadhist@coll.telecom.com.co

2 Herbario UPTC, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia. Correo electrónico: mmoralespuentes@yahoo.es

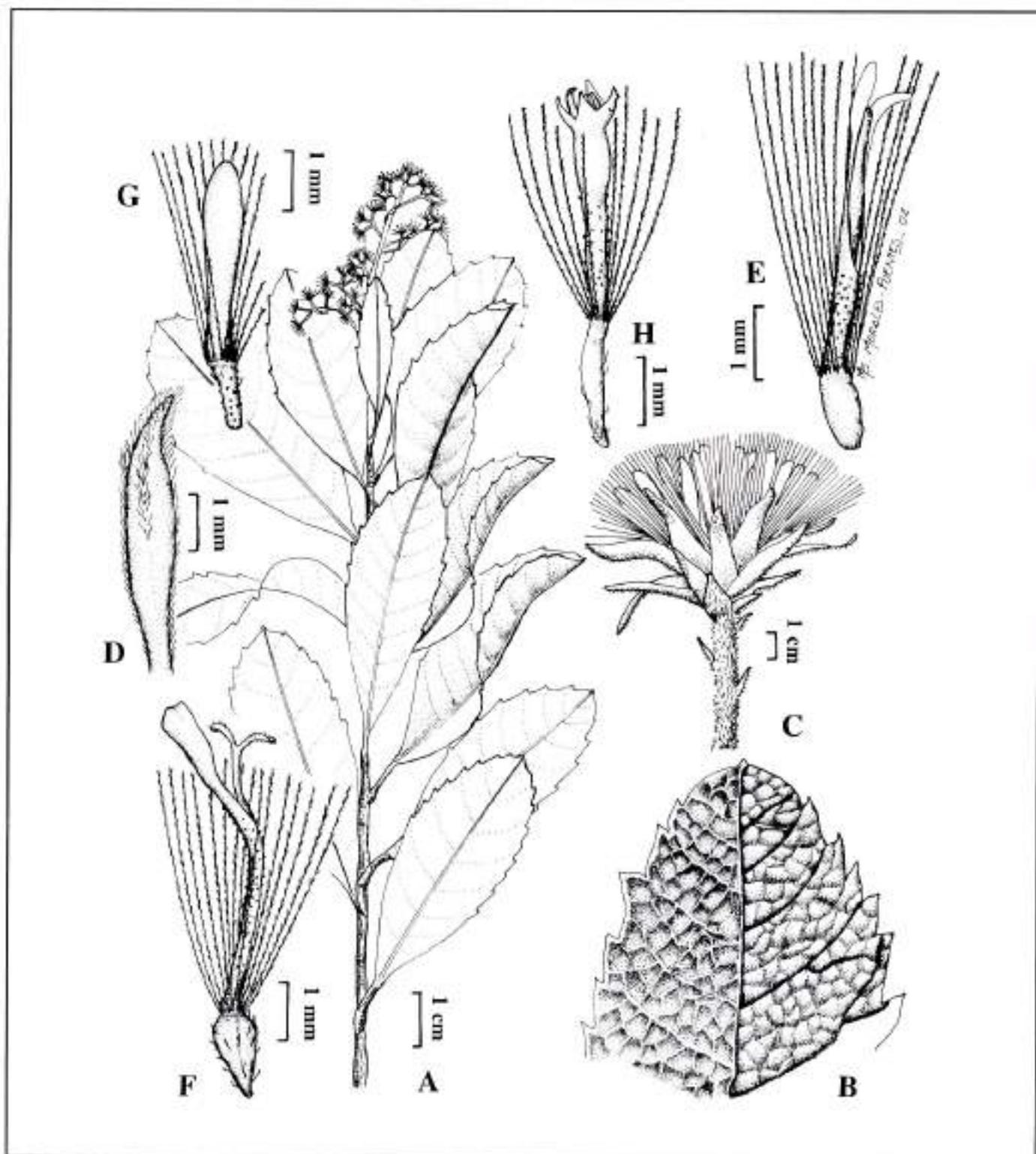


Figura 1. A.- Hábito; B.- Detalle del ápice foliar; a la izquierda muestra la superficie del envés con su indumento característico, a la derecha la haz claramente bullada; C.- Capitulo; D.- Filaria; E.- Flor radial femenina inmadura; F.- Flor ligulada madura; G.- Capullo de una flor hermafrodita del disco; H.- Flor del disco. Tomado del ejemplar típico, *H. Molano 14*. Dibujo de María Eugenia Morales.

se separa, principalmente por presentar hojas claramente bulladas, con nervios profundamente canaliculados por la haz, dientes regularmente ascendentes y margen más revoluta, características que contrastan con la lámina lisa, con nervios apenas impresos, dientes pátulos y margen ligeramente revoluta; de otra parte, los capítulos son más pequeños y presentan un número de flores considerablemente menor (18-20 vs. 32-41 [las liguladas 10 vs. 20-22, las hermafroditas 8-10 vs. 12-21]). El nuevo taxón se describe a continuación.

Diplostephium jenesanum S. Díaz & M.E. Morales
sp. nov. Fig 1.

Diplostephium dentato Cuatrec. affinis a qua imprimis differt paucioribus floribus in capitulo (18-20 versus 32-41 [flores feminei ligulati 10 versus 20-22, flosculi hermaphroditi 8-10 versus 12-21]) et praesertim foliis bullatis.

TYPUS: COLOMBIA, BOYACÁ, Municipio de Jenesano, 2,500 m. Sine data, *Helena Molano Rojas 14* (Holotypus UPTC [6800], Isotypus COL [473.149]). "Arbusto, hojas verde intenso, flores blancas".

Arbustos hasta de 2 m. alt. Tallos cilíndricos, estriados, cubiertos por indumento escabroso poco denso; ramas juveniles con indumento velutino blanquecino, cicatrices de las hojas desprendidas cubiertas de indumento lanoso ocreoleuco. Hojas alternas, pecioladas (peciolos de 7-9 mm long., algo ensanchados en la base), láminas discoloras, obovadas, cartáceas, de 4.6-8.0 cm. long. x 1.8-3.0 cm. lat.; superficie adaxial verde intenso en vivo, en seco brúnea, bullada y con escaso indumento piloso que aumenta en densidad en las hojas juveniles; base atenuada, ápice obtuso a veces tenuemente mucronado, margen revoluta y dentada en la mitad superior, dientes de 2-4 mm, nervio medio impreso y canaliculado, nervios secundarios impresos, ascendentes y que divergen en ángulos de 30-40; superficie abaxial cubierta de denso indumento viloso; nervio medio y nervios secundarios prominentes, retículo prominulo.

Inflorescencias terminales, paniculadas, de 6-8 cm alt., constituidas por 35-40 capítulos; pedúnculos hasta de 2 cm. long., decrecientes hacia el ápice y densamente cubiertos de indumento viloso; pedicelos de 2-5 mm

long., cilíndricos y villosos; brácteas subtendentes, angosto triangulares y villosas en el envés. Capítulos heterógamos, de 6-8 mm alt., 6-7 mm diám., involucro acampanado de 5-6 mm alt.; filarias dispuestas en 3 series, membranáceas, en el dorso con escaso indumento piloso concentrado en la porción central y hacia el ápice; las exteriores ovadas, de 3 mm long. x 1 mm lat., redondeadas en la base y agudas en el ápice, ciliadas, en el vientre glabras; las intermedias angosto-ovadas, de 4-5 mm long. x 1 mm lat., agudas y con la margen membranosa y ciliada, dorsalmente con menos indumento que las precedentes; las interiores angosto-ovadas, de 4 mm long. x 1 mm lat. con escaso indumento en el ápice, margen membranosa, traslúcida y ciliada en la mitad superior. Flores femeninas radiales, 10 por capítulo, liguladas, blancas; corola de 5 mm long., porción tubular de 3 mm long., tubo ensanchado en la base y cubierto de pelos que se hacen más densos cerca de la lígula; lámina de 3.0-3.2 mm long. x 0.6-0.7 mm lat., lisa, tridentada; dientes desiguales de ca. 0.1 mm long., ovario de 1-1.5 mm long. x 0.7 mm lat., obovoideo, aplanado y vestido con pelos villosos más densos hacia la base; ramas estigmáticas aplanadas, de 0.6-0.8 mm long.; pappus ocráceo con tinte rojizo, setas de 4.5-4.6 mm long., escábridas; flores del disco hermafroditas, 8-10 por capítulo, corola ligeramente acampanada de 4-5 mm long., papiloso-pilosa en toda su extensión, porción tubular de 1.9 mm long., ensanchada en la base; lóbulos 5, alargados y triangulares, tenuemente papilosos, de 0.8 mm long. x 0.3 mm lat.; filamentos aplanados, soldados en la mitad de la porción tubular, porción libre de los mismos de 0.3 mm long.; anteras amarillas de 1.6 mm long., singenésicas, apéndices apicales triangulares, de 0.4-0.5 mm long., planos y puntiagudos, bases sagitadas; conectivos de 0.3 mm long.; pistilo de 3 mm long., porción terminal papilosa; ramas estigmáticas 0.3 mm long., densamente papilosas. Aquenios, más o menos cilíndricos, delgados, de 1.2-1.8 mm long. x 0.4-0.5 mm lat., pilosos y papilosos en toda su extensión, pappus pajizo, cerdas cortas de 1-1.3 mm long., cerdas largas de 3-3.5 mm long., estrigosas.

Bibliografía citada

- Cuatrecasas, J. 1969. Compositae, Astereae en Prima Flora Colombiana 3. *Webbia* 24(1): 168-173.

UNA ESPECIE PARTICULAR DE *PENTACALIA* (SENECIONEAE, ASTERACEAE) DE COLOMBIA

por

Santiago Díaz-Piedrahita¹ & Paola Pedraza²

Resumen

Díaz-Piedrahita, S. & P. Pedraza: Una especie particular de *Pentacalia* (Senecioneae, Asteraceae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(98): 9-11, 2002. ISSN 0360-3908.

Se describe e ilustra *Pentacalia axillariflora* una interesante especie que exhibe inflorescencias axilares y capítulos radiados, características compartidas, entre las abundantes especies colombianas, únicamente con *P. scortifolia*, entidad de la que se separa, entre otras cualidades, por presentar ramas floríferas erectas y hojas con la margen dentada.

Palabras clave: *Pentacalia*, Senecioneae, Compositae, Colombia, Taxonomía.

Abstract

Pentacalia axillariflora is described and illustrated. The new species shows affinity with *P. scortifolia* but differs from it by erect inflorescences and serrate leaves.

Key words: *Pentacalia*, Senecioneae, Compositae, Colombia, Taxonomy.

De acuerdo con los criterios expuestos en la revisión de las especies colombianas de *Pentacalia* Cass. (Díaz & Cuatrecasas 1999), dicho taxón está representado en la flora de Colombia por noventa y cuatro especies y unas cuantas subespecies y variedades organizadas en dos subgéneros, uno de los cuales, el subgénero *Pentacalia*, contaba entonces con cincuenta especies. Con posterioridad a la aparición de la citada monografía, han ingresado al

Herbario Nacional Colombiano (COL), abundantes pliegos. Entre los mismos se destacan los correspondientes a una nueva especie, que se caracteriza entre otras particularidades por presentar inflorescencias axilares y capítulos radiados, características que, en forma combinada y para este género, sólo aparecían en la flora colombiana, en *Pentacalia scortifolia* (Greenm.) Cuatrec., una entidad propia del norte de Colombia (departamentos de

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Apartado No. 44763 Bogotá, D.C. Colombia. Correo electrónico: acadhist@coll.telecom.com.co

² Estudiante de doctorado. The New York Botanical Garden, Bronx, N.Y. 10458, U.S.A. e-mail Ppedraza@nybg.org

Magdalena y Norte de Santander) y del occidente de Venezuela (Andes de Trujillo y Mérida).

En las especies colombianas, las inflorescencias exclusivamente axilares, aparecen en tan sólo cuatro especies (*P. retroflexa*, *P. scortifolia*, *P. uribei* y *P. axillariflora*); en ellas el punto vegetativo del eje principal se conserva activo y da lugar a un crecimiento indefinido. En otras especies (*P. vallecaucana* y *P. guambiana*), también se presentan inflorescencias axilares bien desarrolladas, pero que, a diferencia de las anteriores, hacen parte, en su conjunto, de una gran inflorescencia de tipo terminal, en la cual el punto vegetativo ha muerto o se ha ramificado.

En la clave publicada por Díaz & Cuatrecasas (1999) página 40, la especie acá propuesta puede ser incluida en la siguiente forma:

1a-Inflorescencias exclusivamente axilares, generalmente numerosas, que igualan o superan en longitud a las hojas.

2a-Capítulos discoideos.

3a-Inflorescencias erectas, ramas floríferas lanuginosas, generalmente equilongas con las hojas *P. uribei*.

3b- Inflorescencias reflejas, ramas floríferas ligeramente pubérgulas, que superan ampliamente en longitud a las hojas..... *P. retroflexa*

2b-Capítulos radiados.

4a-Ramas floríferas reflejas. Margen foliar entera *P. scortifolia*

4b-Ramas floríferas patentes y rectas. Margen foliar dentada *P. axillariflora*

1b. A partir de este numeral la clave continúa, tal como aparece en la publicación atrás citada.

Pentacalia axillariflora S. Díaz & P. Pedraza sp. nov.
Figs. 1-2

Pentacaliae scortifoliae Cuatrec. affinis a qua imprimis differt foliis maioribus (11.5 – 13.4 cm versus 3-11 cm longis), laminis angosto-ovatis, dentatis in basibus inaequaliter rotundatis, ramis floriferis patentibus erectis.

TYPUS. COLOMBIA, CUNDINAMARCA: Municipio de Fómeque, Parque Nacional Natural Chingaza, Los Encenillos. 3.000 m alt. 2-Marzo-2001, Paola Pedraza & Néstor García 917. Holotypus COL, Isotipi COL y por repartir. "Bejuco en borde de camino. Involucro verde; flósculos amarillos".

Plantas perennes. Tallos escandentes, leñosos, angulosos y canaliculados, glabros y brillantes en seco, glabrescentes

en las porciones juveniles por la presencia de indumento viloso, adpreso y caduco. Hojas alternas y pecioladas; pecíolos de aproximadamente 2 cm de largo, acanalados, ensanchados en la base, ligeramente abrazadores y cubiertos de indumento viloso, adpreso y caduco; lámina foliar de 11.5-13.5 cm long. x 4.8-5.5 cm lat, coriácea, angosto-ovada y ligeramente discolora; haz glabra y nítida, envés aparentemente glabro, pero con restos de indumento aracnoideo, especialmente sobre los nervios; ápice largamente acuminado, base redondeada y desigual, margen ligeramente revoluta, dentada al menos en los dos tercios superiores; nervio medio hendido por la haz, prominente por el envés, nervios secundarios casi siempre 12 por lado, más o menos patentes, luego incurvados en ángulo de ca. 40° - 50°, ascendentes y anastomosados cerca de la margen, impresos en la haz, prominentes por el envés; retículo prominulo.

Inflorescencias axilares, tirsoideo-paniculadas, patentes y numerosas en las ramas maduras, subtendidas por hojas más o menos equilongas; ejes de las ramas floríferas multifloros, canaliculados, con escaso indumento aracnoideo caduco y rematados por un capítulo terminal (ca. 40 capítulos por rama); pedicelos pilósulos, (indumento aracnoideo); bractéolas hasta de 14 mm de largo, distalmente decrecientes en tamaño, lineares y parcialmente amplexantes; brácteas subtendentes, similares a las bractéolas. Capítulos radiados de 9-10 mm alt; cálculo reducido a 3-4 bractéolas de 1.6 - 2.4 mm long x 0.4 mm lat, lanceoladas y con el ápice agudo, receptáculo de 2.5 mm diam, plano y ligeramente alveolado; involucro de 5-6 mm alt, acampanado; filarias 8, libres, dorsalmente granuloso y con vestigios de pelos aracnoideos, especialmente concentrados hacia la base, las tres exteriores de 3.9-5.6 mm long x 0.8-1.0 mm lat, oblanceoladas a lineares, con margen ligeramente membranacea y ápice acuminado, las cinco interiores de 3.9 - 6.0 mm long x 1.2 - 2.0 mm lat, elípticas a ligeramente oblanceoladas, con margen escariosa y distalmente ciliadas, agudas en el ápice. Flores del radio 4-5 liguladas, femeninas, amarillas y glabras; corola de 4.7 - 5.6 mm long, porción tubular de 1.6 - 2.0 mm long, lígula elíptica de ca. 3.5 mm long x 0.8 mm lat, apicalmente tridentada. Ramas estigmáticas de ca. 2 mm long, delgadas, papilosas en las márgenes y con un mechón apical de pelos penicilados. Aquenios de 1.1 - 1.6 mm long, elípticos, glabros y con 8 costillas. Pappus blanco, setas escabrosas y de 4.7 - 5.6 mm long, unidas en la base. Flores del disco infundibuliformes, hermafroditas, amarillas y glabras; corola de 5.1 - 5.9 mm long, porción tubular de 1.6 - 2.4 mm long, 5-lobulada, lóbulos triangulares de 1.6 - 1.8 mm long x 0.7 mm lat., incurvados, externamente papilosos, engrosados en las márgenes y con el ápice agudo. Anteras singenésicas



Figura 1. *Pentacalia axillariflora* S. Díaz & P. Pedraza. Pliego del ejemplar típico.

de 2.7 mm long. apéndice apical de 0.4 mm, base caudada, conectivo de 0.2 mm, porción libre de los filamentos de 4.4 mm long. Ramas estigmáticas delgadas, papilosas en los márgenes y con un mechón apical de pelos. Aquenio elíptico de 1.2 – 1.6 mm long, glabro y con ocho costillas, pappus de 4.3 – 5.5 mm long, setas blancas, escábridas, unidas en la base.

Por compartir las inflorescencias axilares y los capítulos con flores periféricas liguladas, *Pentacalia axillariflora* S. Díaz & P. Pedraza muestra su mayor afinidad con *P. scortifolia* (Greenm.) Cuatrec., especie de la que se diferencia entre otros caracteres, por presentar hojas con

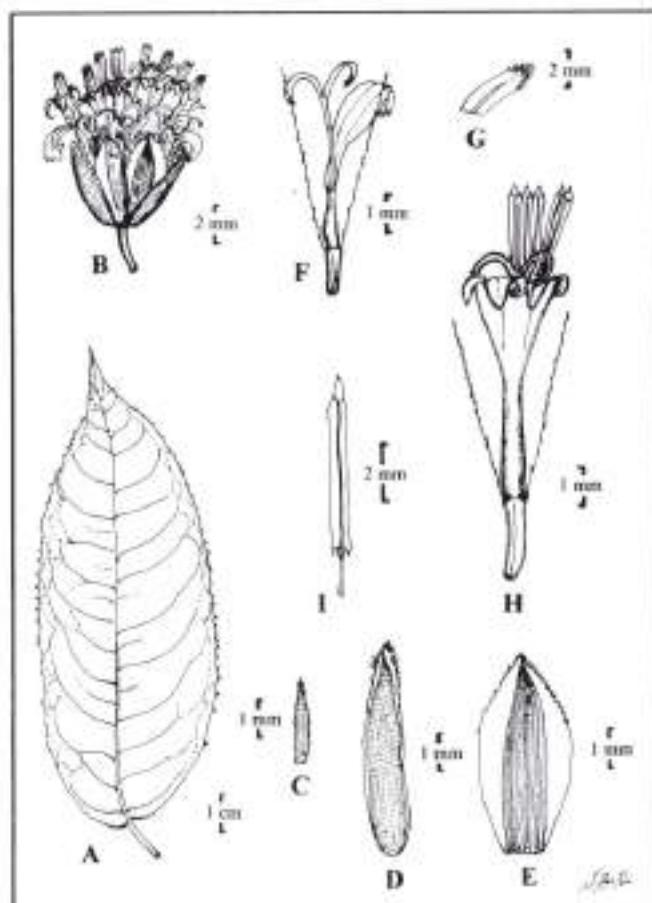


Figura 2. *Pentacalia axillariflora* S. Díaz & P. Pedraza. A.- Hoja; B.- Capitulo; C.- Bractéola; D.- Filaria exterior; E.- Filaria interior; F.- Flor femenina ligulada; G.- Detalle del extremo de la rama estigmática; H.- Flósculo hermafrodita; I.- Antera. Tomado del ejemplar tipo: P. Pedraza & N. García 917 (COL).

lámina angosto-ovada, muy brillantes por la haz, con márgenes dentada y base redondeada y desigual; además posee abundantes ramas multifloras, que se desprenden del eje en forma perpendicular.

Bibliografía citada

- Díaz, S. & J. Cuatrecasas 1999. Asteráceas de la Flora de Colombia. Senecioneae I. Géneros *Dendrophorbium* y *Pentacalia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras 12. Pp. VIII + 389, 24 mapas, 111 figuras. Bogotá, D.C.

LAS ESPECIES DE LA SECT. *LAPPAGOPSIS* DEL GÉNERO NEOTROPICAL *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE)¹

por

Diego Giraldo-Cañas²

Resumen

Giraldo-Cañas, D.: Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(98): 13-23, 2002. ISSN 0370-3908.

Se presenta un estudio exomorfológico y taxonómico de las especies de la Sect. *Lappagopsis* del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Se presentan las claves para reconocer las 4 secciones del género y las especies de la Sect. *Lappagopsis*, así como también las descripciones de las especies, su sinonimia, su distribución geográfica y se comentan algunas observaciones morfológicas y ecológicas. Así mismo, se presentan microfotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) del antecio superior de cada especie. La Sect. *Lappagopsis* se caracteriza por presentar el raquis y/o las espículas densamente pilosos, siendo los pelos tiesos, de base tuberculada (papilosos), blancos y por su antecio superior piloso y castaño oscuro. Sus especies se distribuyen en Sudamérica (Bolivia, Brasil y Paraguay).

Palabras clave: Poaceae, Paniceae, *Axonopus*, gramíneas tropicales, flora de Sudamérica.

Abstract

A taxonomic and exomorphological study of the species of the sect. *Lappagopsis* of the genus *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) is presented. Keys to recognize the 4 sections of the genus *Axonopus*, and the species of the sect. *Lappagopsis* are given, as well as description of the species, synonymy, geographical distribution, and morphological and ecological observations, additionally, scanning electron microscope microphotographs (SEM) of the upper anthoecia are presented. The sect. *Lappagopsis* is characterized by its rachis and/or spikelets densely hairy, the hairs stiff, papillose, white, and its upper anthecium is hairy and dark brown. The species of the sect. *Lappagopsis* are distributed in South America (Bolivia, Brasil, and Paraguay).

Key words: Poaceae, Paniceae, *Axonopus*, Tropical grasses, Flora of South America.

¹ Este trabajo hace parte de la revisión del género *Axonopus*, investigación adelantada como tesis doctoral en la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina).

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

Introducción

Axonopus P. Beauv. pertenece, dentro de la familia Poaceae, a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae. *Axonopus* reúne cerca de 65 especies, distribuidas principalmente en el norte de Sudamérica (Giraldo-Cañas, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b). El género *Axonopus* incluye hierbas perennes o raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espículas solitarias en posición inversa, es decir, con el lema fértil en posición abaxial respecto al raquis y por carecer de gluma inferior (Giraldo-Cañas, 1999b). La posición invertida de la espícula es una de las diferencias fundamentales entre *Paspalum* y *Axonopus*. Esta diferencia, en términos ontogenéticos, involucraría una rotación del pedicelo de 180° (Nozeran, 1955 citado por Clifford, 1987; Crins, 1991) y según Crins (1991), la base genética de esta característica es crucial para la interpretación de los límites genéricos y las relaciones en la tribu Paniceae. Sin embargo, esta rotación del pedicelo es cuestionada por Clifford (1987) sobre la base de la ausencia de estudios que avalen dicha hipótesis.

Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunirlos en grupos bien definidos. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas, 2000a): *Axonopus*, *Cabrera* (Lag.) Chase, *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Senescentia* Giraldo-Cañas. La Sect. *Axonopus*, la cual es la más homogénea y compleja, reúne alrededor de 55-60 especies, mientras que *Cabrera*, *Lappagopsis* y *Senescentia* abarcan dos, tres y una especie, respectivamente. Los caracteres que delimitan a las secciones son:

Sect. *Axonopus*: raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los pelos nunca de base tuberculada; espículas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con pelos de base tuberculada; antecio superior glabro o piloso sólo en su porción distal, pajizo a castaño oscuro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas desde el sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y la isla de Pascua (Chile), con algunas especies introducidas en África, Australia, Hawai e Indonesia.

Sect. *Cabrera*: raquis densamente piloso, con pelos tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espículas y ocultándolas; espículas glabras o con pelos simples esparcidos; antecio superior glabro, castaño, lustroso. Las dos especies de esta sección están ampliamente distribuidas en el neotrópico [*A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase].

Sect. *Lappagopsis*: raquis y espículas cubiertas (o sólo espículas) con pelos tiesos de base tuberculada, blanquecinos; antecio superior piloso en su porción distal, castaño oscuro. Esta sección es endémica de Bolivia, Brasil y Paraguay, y está conformada por sólo tres especies: *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.

Sect. *Senescentia*: raquis piloso, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos; espículas con pilosidad estriado-hirtela a hispida longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior piloso en su porción distal, pajizo. Esta sección monotípica [*A. senescens* (Döll) Henrard] está distribuida en el norte de Sudamérica: Orinoquia colombiana, territorio de Amapá (Pará, Brasil) y en la Guayana Francesa. Posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

El presente aporte pretende contribuir al conocimiento de la rica flora agrostológica neotropical y en especial, al esclarecimiento de las especies dudosas o críticas del género *Axonopus*. Además, el género *Axonopus* presenta una delimitación específica pobre, el cual requiere ser estudiado a una escala continental más que regional (Judziewicz, 1991). Esta contribución es la tercera de las revisiones taxonómicas por secciones del género *Axonopus* (véanse Giraldo-Cañas, 2000a, 2001a).

Materiales y métodos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía vegetal. Se consultaron las colecciones de los herbarios COL, IBGE, INPA, MEXU, MO, NY, R, SI, US y VEN, abreviados de acuerdo con Holmgren et al. (1990). La definición de antecio superior está basada en McClure & Soderstrom (1972) y Zuloaga & Soderstrom (1985). Por su parte, la terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en Font Quer (1993) y la terminología sexológica de las plantas está basada en Cocucci (1980). Se sigue a Ellis (1979) para la terminología de las estructuras anatómicas, excepto en lo que tiene que ver con los microfotolitos (cuerpos de sílice), siguiéndose en este caso a Zucol (1996, 1998). Las observaciones al microscopio electrónico de barrido (MEB), se hicieron siguiendo la metodología expuesta por Giraldo-Cañas (1998, 1999a, 2000a). Véase Giraldo-Cañas (1999a, 2000b) para las características tipológicas y evolutivas de la inflorescencia, Giraldo-Cañas (2000a) para la iconografía de los caracteres que delimitan las secciones del género, Giraldo-Cañas (2001a) para la historia, las afinidades

genéricas y la distribución geográfica y ecológica de *Axonopus*, y Giraldo-Cañas (2001b) para los caracteres epidérmicos de la lámina foliar de las especies aquí tratadas. Por otra parte, se consultó material de algunas especies de los géneros *Panicum*, *Paspalum* y de otras especies de *Axonopus*, las cuales podrían ser confundidas con los miembros de la Sect. *Lappagopsis* del género *Axonopus* (véase el anexo 1 para la relación de material examinado).

Resultados y Discusión

Antecio superior de las especies de la sect. *Lappagopsis*

Forma, color y textura. El antecio superior varía de elipsoide a ovoide, de ápice obtuso (*A. chaseae*) a agudo o acuminado (*A. brasiliensis*, *A. herzogii*) (Figs. 1-2), y es tan largo como la espícula o levemente más corto que ésta. El color del antecio superior es castaño oscuro y su textura es cartilaginosa. La superficie abaxial va de ligera a fuertemente papilosa (Figs. 1-2), mientras que la adaxial es lisa, compuesta de células largas rectangulares, dispuestas en hileras longitudinales, más de 3 a 6 veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas. El lema posee los márgenes enrollados sobre la pálea, cubriendo ca. 1/3 parte de ésta en todas las especies, excepto en *A. herzogii*, en la cual cubre ca. 3/5 partes (Fig. 2F). El lema encierra ligeramente el ápice de la pálea, excepto en *A. herzogii*, en la cual la porción distal está completamente cubierta por el lema (Fig. 2F).

Ornamentación. La epidermis abaxial del lema y de la pálea superiores posee papilas, cuerpos de sílice y presenta micropelos y macropelos en la porción distal. Las células largas, tanto del lema como de la pálea, son rectangulares, más de 3 a 6 veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas a marcadamente sinuosas, con 1-4 papilas por célula (Fig. 1). Las papilas son simples, de tamaño variable, numerosas a muy numerosas y están dispuestas regularmente en hileras longitudinales sobre toda la superficie del lema y de la pálea (Figs. 1-2). En todas las especies las papilas presentan su porción distal redondeada.

Los cuerpos de sílice son de dos tipos: 1. -Halteriformes de centro corto y final convexo (presentes en las tres especies) y 2. - En cruz delgada (sólo observados en *A. herzogii*). Éstos son escasos a muy escasos, exfoliados y se localizan en la porción distal del lema y pálea superiores. Estos tipos de cuerpos de sílice corresponden a la clase Panicoide (Zucol, 1996).

Los micropelos son bicelulares, fusiformes, escasos a muy escasos y se localizan principalmente hacia la

porción apical del lema y pálea en dirección distal, distribuidos irregularmente. Sus células distal y basal son colapsadas, de paredes delgadas; la célula distal es de ápice redondeado. Estos micropelos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis, 1979; Snow, 1996).

Los macropelos son unicelulares, simples (no glandulares, no de base tuberculada) (Figs. 1-2), de paredes engrosadas, retorcidos o rectos, de diferente longitud, numerosos a muy numerosos y constituyen un corto penacho distal. Los macropelos pueden encontrarse en lema y pálea, como en *A. brasiliensis* y en *A. chaseae* o sólo en el lema como en *A. herzogii* (Figs. 1-2). En ninguna de las especies de la Sect. *Lappagopsis* se observaron aparatos estomáticos en los antecios superiores, característica hallada con cierta frecuencia en otros representantes de la tribu Paniceae (e.g. algunas especies de los géneros *Panicum*, *Eriochloa*, *Ichnanthus*, *Digitaria*, *Tatianyx*, *Acroceras*, *Brachiaria* y *Urochloa*).

Las características de la forma y ornamentación son muy valiosas a nivel específico, pues permiten una delimitación de las especies, dada la variación y combinación de caracteres. De acuerdo con las características epidérmicas, tanto del lema como de la pálea superiores, las especies de la Sect. *Lappagopsis* presentan un "dermotipo panicoide" (véase Metcalfe, 1960), el que se caracteriza por presentar cuerpos de sílice halteriformes, células largas rectangulares de paredes onduladas y por la presencia de micropelos bicelulares del tipo panicoide.

Tratamiento taxonómico

Axonopus P. Beauv., Ess. Agrost.: 12. 1812.

Cabrera Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816.

Anastrophus Schlecht., Bot. Zeitschr. 8: 681. 1850.

Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Glum. 1: 112. 1854.

Hierbas gráciles a más comúnmente robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. Culmos erectos o geniculados a decumbentes, simples o ramificados. Hojas basales, caulinares a equitantes. Vainas comprimidas o no, redondas o aquilladas, glabras, hispidas o vilosas. Lígulas cortamente membranáceas, ciliadas. Láminas lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas o ensiformes, aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas, entonces los pelos con base tuberculada. Inflorescencias 1-2 (-4), terminales, ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje [*A. triglochoides* (Mez) Dedecca] o en las vainas [en algunos ejemplares de *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc.];

panículas simples a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal, de varios a numerosos racimos delgados [muy raramente uno en algunos ejemplares de *A. fastigiatus* (Nees) Kuhlman], digitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; raquis de 0.3-0.7 (-1.5) mm de lat., triquetro, liso a más comúnmente escabridísimo, glabro o piloso, entonces los pelos simples o de base tuberculada, el raquis fértil en toda su extensión (salvo en *A. chrysoblepharis*), éste con una espícula fértil en su ápice (excepto en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*). Espículas bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, quedando el antecio inferior representado por el lema estéril), solitarias, muy raramente geminadas (en este caso, sólo se presentan espículas geminadas en una mínima cantidad en algunos racimos de unas pocas especies de la serie *Barbigeri* G. A. Black de la Sect. *Axonopus*), bi-convexas, alternas, sobre 2 caras del raquis, traslapadas secuencialmente, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides, lanceoladas a raramente fusiformes o cuneado-obovadas, dorsiventralmente comprimidas, desarticulando por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los pelos simples a raramente con base tuberculada, con el dorso de la gluma y del lema superiores opuesto al raquis (posición abaxial). Gluma inferior ausente. Gluma superior y lema inferior tan largos como la espícula, subiguales, escariosos a membranáceos, similares, con 0-9 nervios. Antecio superior elipsoide, ovoide a oblongo, crustáceo, cartilaginoso a coriáceo, raramente blando [*A. caulescens* (Mez) Henard], ligera a fuertemente papiloso, glabro o con un mechón de pelos hacia el ápice, pajizo a castaño o negruzco; flor superior perfecta; lodículas 2, de 0.2-0.5 mm de long., ovadas a oblongas, enteras a sublobadas o erosas, glabras; estambres 3 (uno en posición media, entre las lodículas, y 2 laterales), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas; megasporofiloide tricarpelar; estilos 2, estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente blancos. Cariopsis elipsoide a ovoide, dorsiventralmente comprimida; embrión 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; hilo punctiforme a oblongo, sub-basal.

Especie tipo: *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. (= *Milium compressum* Sw., Prod. Veg. Ind. Occ.: 24, 1788). TIPO: Jamaica, *Shakespear s. n.* (holotipo S, n. v.; isotipo BM, n. v.).

Etimología: del griego *axon* = eje y *pous* = pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones (Dedecca, 1956; Crins, 1991).

Clave para separar las secciones del género *Axonopus*

1. Raquis piloso, entonces los pelos con base tuberculada.

2. Antecio superior castaño a negruzco.

3. Pelos del raquis dorados; espículas glabras o pilosas, entonces los pelos simples; antecio superior glabro **Sect. *Cabrera***

3'. Pelos del raquis blanquecinos; espículas pilosas, entonces los pelos de base tuberculada; antecio superior piloso en la porción distal **Sect. *Lappagopsis***

2'. Antecio superior pajizo; pelos del raquis blanquecinos a hialinos **Sect. *Senescentia***

1'. Raquis glabro, raramente piloso, entonces los pelos simples **Sect. *Axonopus***

Axonopus sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase, Proc. Biol. Soc. Washington 24: 132, 1911.

Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Gram. 1: 112, 1854.

Lappagrostis Hack. in Engl. & Prantl, Pflanzenfam. 2, Abt. 2: 35, 1887 (error por *Lappagopsis*, sensu Black, 1963: 156).

Hierbas perennes; culmos simples, paucinodos; raquis y espículas densamente pilosos (o sólo espículas), con pelos blanquecinos y tiesos de base tuberculada; antecio superior elipsoide a ovoide, castaño oscuro, cartilaginoso, finamente papiloso, piloso hacia su porción distal, los pelos simples unicelulares.

Especie tipo: *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlman. (= *Eriochloa brasiliensis* Spreng.).

Las especies de la Sect. *Lappagopsis* son las únicas dentro del género *Axonopus* que presentan espículas con pelos asociados en su base con células epidérmicas sobrelevadas con respecto al resto de la epidermis (= pelos con base tuberculada o papilosa, sensu Rúgolo de Agrasar, 1974; Snow, 1996) (Fig. 1D), los que posiblemente, juegan un destacado papel en la adhesión de la espícula a algunos animales y facilitan su dispersión por el viento, tal como ocurre con otros géneros de las Paniceae (*Alloteropsis*, *Anthanania*, *Anthanantiopsis*, *Gerritea*, *Leptocoryphium*, *Leucophrys*, *Melinis*, *Mesosetum*, *Mildbraedochloa*, *Neurachne*, *Paraneurachne*, algunas especies de *Paspalum*, *Reimarochloa*, *Rhynchelytrum*, *Tatianyx*, *Thyridolepis* y *Tricholaena*) (Davidse, 1987). Según Davidse (1987), el desarrollo de algún tipo de pubescencia en la inflorescencia y en la espícula es un carácter más avanzado que la ausencia o el moderado desarrollo de ésta.

Clave para separar las especies de la Sect. *Lappagopsis* del género *Axonopus*

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

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

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

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

Descripción de las especies

1. *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *Com. Linh. Telegr., Bot.* 11: 47. 1922. *Eriochloa brasiliensis* Spreng., *Syst. Veg.* 1: 249. 1825. TIPO: Brasil. *Otto s.n.* (holotipo ?, isotipo US!).

Paspalum dissitiflorum Trin., *Gram. Pan.* 92. 1826.

Lappagopsis bijuga Steud., *Syn. Pl. Glum.* 1: 112. 1854.

Axonopus dissitiflorus (Trin.) Chase, *Proc. Biol. Soc. Washington* 24: 135. 1911.

Paspalum brasiliense (Spreng.) Hack., *Ergeb. Bot. Exped. Akad. Wiss. Südbrasil.* 7. 1906.

Axonopus bijugus (Steud.) Chase, *Proc. Biol. Soc. Washington* 24: 136. 1911.

Hierbas perennes, fuertemente cespitosas, cortamente rizomatosas. *Culmos* erectos hasta de 90 (-120) cm de alto, simples, paucinodos. *Hojas* predominantemente basales, fasciculadas. *Vainas* de 2.5-15 cm de longitud, ciliadas, los cilios con base tuberculada. *Lígula* ca. 0.3 mm de longitud, membranáceas, diminutamente ciliadas. *Láminas* filiformes a angostamente lineares, hasta de 23 cm de longitud x 0.1-0.3 cm de ancho, ciliadas, los cilios de base tuberculada. *Inflorescencia* terminal, largamente exerta; pedúnculo canaliculado, piloso en la porción distal, hasta de 35 (-50) cm de longitud; panículas hasta de 12 (-15) cm de longitud; racimos 2-6 (-9), dispuestos

en un corto eje piloso hasta de 2 cm de longitud, ascendentes, divergentes, alternos o conjugados, de (2-) 4-11 (-13) cm de longitud, rematando en una espícula fértil; raquis 0.2-0.4 mm de ancho, escabriúsculo, hirsuto, con pelos blanquecinos tuberculados; pedicelos hasta de 0.5 mm de longitud, escabriúsculos, pilosos, los pelos con base tuberculada. *Espículas* ovoide-lanceoladas a linear-lanceoladas, regularmente pajizas, de 2.2-4 mm de longitud x ca. 0.7-1 mm de ancho. *Gluma superior* y *lema inferior* de igual longitud que la espícula, 3-5-nervias, el nervio medio más fuerte que los laterales, hirsutas, los pelos blanquecinos con base tuberculada, flexuosos, dispuestos en los espacios internervales y hacia el ápice, hasta de 4 mm de longitud. *Antecio superior* elipsoide, de ápice agudo a acuminado, tan largo o levemente más corto que la espícula, castaño oscuro, cortamente piloso en el extremo distal (tanto en el lema como en la pálea), el lema superior cubriendo ca. 1/3 parte de la pálea superior y el ápice de esta última ligeramente libre. *Cariopsis* no vista.

Iconografía. Dedecca (1956), Black (1963), Renvoize (1984, 1998), Zuloaga et al. (1994), Giulietti et al. (1996), Giraldo-Cañas (2000a). Además, véase la Fig. 1 para las características de su antecio superior.

Distribución y hábitat. *A. brasiliensis* es la especie de la Sect. *Lappagopsis* que presenta la distribución más amplia, la cual se extiende desde los estados de Amazonas y Bahía hasta Paraná (Brasil), Paraguay y oriente de Bolivia. Esta especie crece en áreas abiertas de serranías y cerros, en sabanas de arenas blancas, en campinas y en afloramientos rocosos del Escudo Brasileño. *A. brasiliensis* crece entre los 100 y 1300 m.

Nombres vulgares. Siemprevivas (Brasil).

Nombres indígenas. Kapi'i cerro ari (Paraguay).

Usos. Según Filgueiras (1995), *A. brasiliensis* presenta un valor medio como forrajera. En Brasil se emplea como especie ornamental y se le denomina "siempreviva" (Giulietti et al., 1996).

Observaciones. Bajo un examen ligero, *A. brasiliensis* podría ser confundida con una especie del género *Panicum* [*P. brachystachyum* Trin., una especie endémica de la sierra de Cipó en el estado de Minas Gerais (Brasil) (Zuloaga & Sendulsky, 1988)], pues presentan un hábito y una inflorescencia muy similares y además, ambas especies poseen espículas y pedicelos con pelos de base tuberculada. Sin embargo, pueden diferenciarse fácilmente por la presencia de gluma inferior en *P. brachystachyum*, estructura ausente en todas las especies del género *Axonopus*.

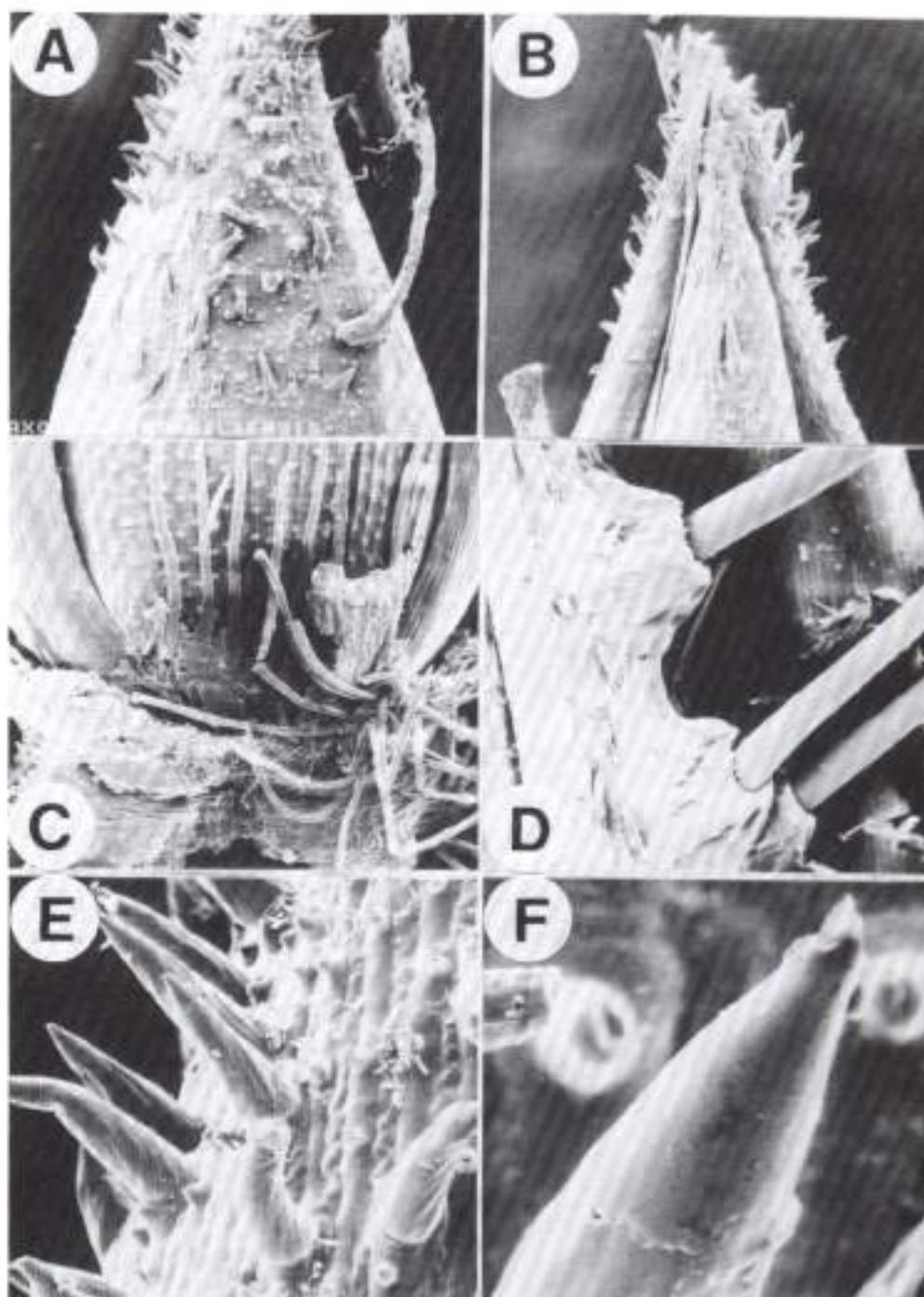


Fig. 1. Microfotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) de *Axonopus brasiliensis*. A. Vista de la porción distal del antecio superior, del lado del lema superior (x 200). B. Vista de la porción distal del antecio superior, del lado de la pálea superior (x 200). C. Porción proximal del antecio superior, del lado de la pálea superior (x 200). D. Detalle de los pelos de base tuberculada del raquis (x 200). E. Detalle de los macropelos unicelulares del lema superior (antecio superior), nótese además las papilas simples (x 1000). F. Detalle de la porción distal de un macropelo unicelular del lema superior, nótese además dos papilas simples (x 5000). A y B de C. Calderón *et al.* 2575 (MO). C, D, E y F de T. Killeen 2788 (SI).

Por otra parte, *A. brasiliensis* podría ser confundida con *Paspalum verrucosum* Hack., ya que presentan una morfología y un hábito semejantes. Ambas especies presentan pocos racimos (1-2 en *P. verrucosum*, 2-9 en *A. brasiliensis*) y poseen espículas con pelos de base tuberculada. No obstante, éstas se distinguen por la ausencia de pelos con base tuberculada en los pedicelos y en el raquis de *P. verrucosum*, por la presencia de espículas geminadas en *P. verrucosum*, siendo solitarias en *A. brasiliensis*, por la posición de las espículas (espículas con el dorso del lema superior hacia fuera del raquis en *A. brasiliensis*, mientras que en *P. verrucosum* las espículas están dispuestas con el dorso del lema superior hacia adentro del raquis). Por último, en *P. verrucosum* el antecio superior es pajizo, mientras que en *A. brasiliensis* es castaño oscuro. *P. verrucosum* está distribuida en el sur de Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina (Rúgolo & Agrasar & Nicora, 1993).

Material examinado:

BOLIVIA. SANTA CRUZ: Chiquitos, serranía de Santiago, 3 km N of Santiago de Chiquitos, 900 m, 15 oct 1987, T. Killeen 2788 (SI). Velasco, Parque Nacional Noel Kempff, Las Gamas, 300 m, 26 oct 1995, T. Killeen & T. Greenwood 7725 (MEXU). **VACA DÍEZ:** departamento de Beni, 37 km E of Riberalta on road to Guayamarín, 230 m, 21 may 1982, J. Solomon 7729 (MO). **BRASIL. AMAZONAS:** Estrada Transamazônica, Capoeira de terra firme, 2 jun 1976, T. Bahia 64 (MO). Transamazon highway, 9 km W of Rio dos Pombos, ca. 1.5 km E of Igarapé dos Pombos, and ca. 64 km E of the Aripuana, in open areas of white sand soil campina with large superficial rocks, 18 jun 1979, C. Calderón, O. Monteiro & J. Guedes 2575 (MO, US). Transamazon Highway, 53 km W of Aripuana river, campina region, 29 jun 1979, C. Calderón & O. Monteiro 2716 (SI, US). Estrada do Estanho, road to Igarapé Preto, ca. 60-62 km SE of Transamazon Highway, in campos or open areas of savanna, 3 jul 1970, C. Calderón, O. Monteiro & J. Guedes 2761 (INPA, MO, US). **BAHIA:** Mun. Lencois, Arredores de Lencois, caminho para Barro Branco, en solo arenoso, ca. 400 m, 1 nov 1979, S. Mori 12937 (MO). Mun. Rio de Contas, de Rio de Contas a Pico das Almas, 5 km de Rio de Contas, 1050 m, 14 feb 1994, F. Zuloaga, O. Morrone & J. Pensiero 4831 (IBGE, MO, SI). **DISTRITO FEDERAL:** Fazenda Agua Limpa, ca. 9 km do canto sul da cerca da Reserva Ecológica do IBGE, 14 dic 1989, M. Aparecida da Silva & M. Pereira Neto 857, 861 (IBGE, SI). Ca. 20 km S of Brasília on road to Goiânia, near rio Melchior, 1125 m, 25 sep 1965, H. Irwin, R. Souza & R. Reis dos Santos 8656 (COL, NY). **GOIÁS:** Serra do Caiapó, ca. 30 km S of Caiapônia, 950-1200 m, 29 abr 1973, W.

Anderson 9412 (MO, NY). Serra dos Cristais, 6 km S of Cristalina, 1125 m, 2 nov 1965, H. Irwin, R. Souza & R. Reis dos Santos 9812 (NY, VEN). **MATO GROSSO:** sin localidad, marzo 1909, F. Hoehne 1472 (R). **MINAS GERAIS:** Entre Pirapora e Montes Claros, várzea das Palmas, 18 sep 1963, A. Castellanos 24229 (COL). Faria, serra da Bocaina, 1000-1200 m, 6 ene 1930, A. Chase 10518 (MO). Rodovia de Sabará a Caeté, 8 km W de Caeté, en cerrado, 21 feb 1993, F. Zuloaga & O. Morrone 4664 (SI). **PARANÁ:** sin localidad, 24 oct 1908, P. Duxén 6962 (MO). Vila Velha, 17 nov 1964, E. Santos 2125 (R).

PARAGUAY. AMAMBAY: Parque nacional Cerro Corá, Remonta Cué, 2 may 1992, O. Morrone & J. Pensiero 548 (SI).

2. *Axonopus chaseae* G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 157. 1963. TIPO: Brasil, Minas Gerais: Uberlandia, 850-870 m, marzo 1930, A. Chase 11232 (holótipo US!).

Paspalum marginatum Trin. forma *glabrescens* Döll, Fl. Bras. 2, pt. 2: 110. 1877.

Hierbas perennes, cortamente rizomatosas. Culmos erectos hasta de 55 cm de alto, simples, paucinodos. Hojas predominantemente basales. Vainas de 3-15 cm de longitud, ciliadas en la porción distal, los cilios con base tuberculada. Ligula ca. 0.3 mm de longitud, membranácea, diminutamente ciliada. Láminas lineares, de 3-28 cm de longitud x 0.1-0.25 cm de ancho, ciliadas en su porción proximal, los cilios con base tuberculada. Inflorescencia terminal, solitaria; pedúnculo hasta de 8 cm de longitud; panículas 5-10 cm de longitud; racimos 3-5, dispuestos en un corto eje hasta de 2.4 cm de longitud, ascendentes, divergentes, alternos, de 3-9 cm de longitud, rematando en una espícula fértil; raquis ca. 0.4 mm de ancho, glabro, escabruísculo. Espículas subsésiles, ovoide-lanceoladas, pajizas, de 2.2-2.5 mm de longitud x ca. 0.7 mm de ancho. Gluma superior y lema inferior de igual longitud que la espícula, 3-5-nervias, el nervio medio más fuerte que los laterales, pilosas en los espacios internervales, los pelos blanquecinos con base tuberculada. Antecio superior ovoide, de ápice obtuso, de igual longitud que la espícula, castaño oscuro, cortamente piloso en el extremo distal (tanto en el lema como en la pálea), el lema superior cubriendo ca. 1/3 parte de la pálea superior y encerrando ligeramente el ápice de la misma. Cariopsis no vista.

Iconografía. Black (1963). Además, véase la Fig. 2 A-D para las características de su antecio superior.

Distribución y hábitat. *A. chaseae* se distribuye en el cerrado de los estados de Bahia y Minas Gerais (Brasil),

entre los 700 y 900 m. Esta especie es poco frecuente dada la escasez de sus colecciones.

Observaciones. Por su hábito, su inflorescencia, su raquis glabro y sus espículas pilosas con pelos blanquecinos y con base tuberculada, *A. chaseae* podría confundirse con *Paspalum ammodes* Trin., una especie de Brasil (Goiás, Minas Gerais), este de Bolivia y Paraguay. No obstante, ambas especies pueden diferenciarse fácilmente por la posición de las espículas (espículas con el dorso del lema superior hacia fuera del raquis en *A. chaseae* vs. espículas con el dorso del lema superior hacia adentro del raquis en *P. ammodes*), por el tamaño de las espículas (2.2-2.5 mm en *A. chaseae* vs. 2.7-3.8 mm en *P. ammodes*) y por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. chaseae* vs. pajizo en *P. ammodes*).

Material examinado:

BRASIL. BAHIA: 22 km S of the Rio Galheirao along Highway BR-020, treeless cerrado grassland, 860 m, 8 abr 1976, G. Davidse, T. Ramamoorthy & D. Vital 12220-A (MO). **MINAS GERAIS:** Mun. Patrocínio, in cerrado, 14 nov 1988, J. Felfili, P. Nogueira & D. Alvarenga 8 (IBGE, SI). Uberlandia, sandy clay campo, erect small tufts, 850-870 m, marzo 1930, A. Chase 11232 (MO, fragmento del holótipo de US).

3. *Axonopus herzogii* (Hack.) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 431. 1927.

Paspalum herzogii Hack., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 7: 50. 1909. TIPO: Bolivia. Santa Cruz: cerro San Miserate, Santiago de Chiquitos, mayo de 1905, *Herzog s.n.* (holótipo W, n.v., isótipo US, n.v.).

Hierbas perennes, cespitosas. Culmos erectos hasta 90 cm de alto, simples, paucínodos. Vainas flabeladas y agregadas en la base de los culmos, de 7-26 cm de longitud. Lígula ca. 0.3 mm de longitud, membranácea, cortamente ciliada. Láminas lineares, de 8-15 cm con longitud x ca. 0.3 cm de ancho, ciliadas, los cilios de base tuberculada. Inflorescencia terminal, solitaria; pedúnculo hasta de 28 cm de longitud, levemente canaliculado, glabro; panículas de 7-12 cm de longitud; racimos (2-) 4-6 (-8), ascendentes, divergentes, alternos, de 5-9 cm de longitud, dispuestos en un corto eje de 1-1.8 cm de longitud (subdigitados), rematando en una espícula fértil; raquis ca. 0.4 mm de ancho, hirsuto, los pelos blanquecinos con base tuberculada, de 1-3 mm de longitud. Espículas subsésiles, ovoide-lanceoladas, pajizas, verde claro a purpúreas, de 2.1-2.5 mm de longitud x ca. 0.7 mm de ancho. Gluma superior y lema inferior de igual longitud que la espícula, 5-nervias, pilosas en los espacios internervales, los pelos blanquecinos con

base tuberculada, hasta de 3 mm de longitud. Antecio superior elipsoide, de ápice agudo a acuminado, de igual longitud que la espícula, castaño oscuro, cortamente piloso en el extremo distal (sólo en el lema), el lema superior cubriendo ca. 3/5 partes de la pálea superior y encerrando completamente el ápice de la misma. Cariopsis no vista.

Iconografía. Renvoize (1998). Además, véase la Fig. 2 E-F para las características de su antecio superior.

Distribución y hábitat. *A. herzogii* se distribuye en Rondonia, Guaporé, Mato Grosso (Brasil) y en Santa Cruz (Bolivia) y crece en sabanas y afloramientos rocosos, entre los 700 y 1000 m.

Observaciones. *A. herzogii* es fácilmente reconocible por sus hojas flabeladas y por la morfología y la ornamentación de su antecio superior. No obstante, podría confundirse con algunos ejemplares de *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase de Brasil, Bolivia y Paraguay (sect. *Axonopus*), puesto que esta especie presenta espículas densamente pilosas, aunque pueden separarse fácil y principalmente por la naturaleza de los pelos, tuberculados en *A. herzogii*, simples en *A. marginatus* y por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. herzogii* vs. pajizo en *A. marginatus*). *A. herzogii* también podría ser confundida con algunos ejemplares de *Axonopus fastigiatus* (Nees) Kuhl., una especie brasileña de la sect. *Axonopus*, pero se diferencian básicamente por el color del antecio superior (castaño oscuro en *A. herzogii* vs. pajizo en *A. fastigiatus*) y por la naturaleza y la distribución de los pelos en las espículas (tuberculados y en los espacios internervales en *A. herzogii* vs. simples y marginales en la gluma superior en *A. fastigiatus*). Por otra parte, tanto *A. marginatus* como *A. fastigiatus* poseen raquis glabro, mientras que *A. herzogii* lo presenta hirsuto con pelos de base tuberculada, característica que ayuda eficazmente a separar estas especies. Dado que se conocen muy pocas colecciones, se infiere que la especie puede estar en riesgo de extinción, por vivir en áreas alteradas drásticamente por el hombre.

Material examinado:

BOLIVIA. SANTA CRUZ: Chiquitos, S slope of the Serranía de Santiago, 5-10 km E of town of Santiago de Chiquitos, in open rocky savanna-like areas with fire-resistant vegetation, 800-950 m, 20 jul 1983, D. Daly, M. Hopkins, E. Foreiro, S. Beck, N. Hernández, H. Phipps & H. Wolf 2177 (MO, NY).

BRASIL. TERRITORIO DE RONDONIA: Guajará-Mirim-Subbase Proj. RADAM, estrada do Palheta frontera

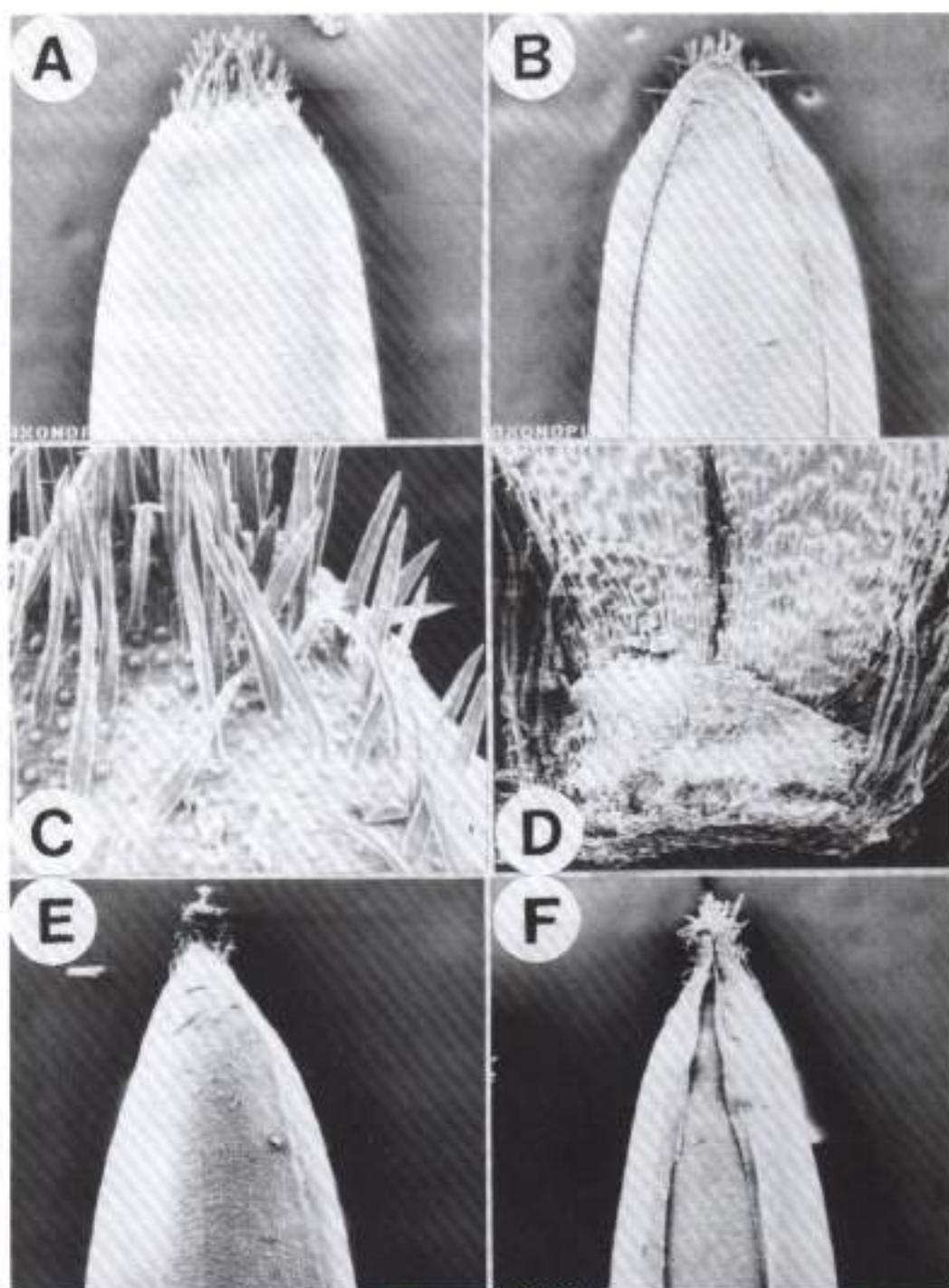


Fig. 2. Microfotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) de *Axonopus chuseae* y *Axonopus herzogii*. A. Vista general del antecio superior de *Axonopus chuseae*, del lado del lema superior (x 100). B. Vista general del antecio superior de *Axonopus chuseae*, del lado de la pálea superior (x 100). C. Detalle de los macropelos unicelulares y de las papilas de la porción distal del antecio superior de *Axonopus chuseae*, del lado del lema superior (x 500). D. Detalle de la porción proximal del antecio superior de *Axonopus chuseae*, del lado del lema superior (x 200). E. Vista general del antecio superior de *Axonopus herzogii*, del lado del lema superior (x100). F. Vista general del antecio superior de *Axonopus herzogii*, del lado de la pálea superior (x 100). A, B, C y D de J. Felliti et al. 8 (SI). E y F de D. Daly et al. 2177 (MO).

Brasil-Bolivia, terreno argiloso, 28 abr 1976, *M. Cordeiro* 905 (MO).

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades brindadas. A la Red Latinoamericana de Botánica (Chile) por la financiación inicial de los estudios del género *Axonopus* (Beca de Perfeccionamiento 96-P4). Al Instituto de Botánica Darwinion (Argentina) por brindarme todas las facilidades para llevar a cabo la revisión del género *Axonopus* y a todo su personal científico, técnico y administrativo por su valiosa colaboración. Al Ing. D. Rodríguez por su valiosa y grata colaboración con el microscopio electrónico de barrido. A las autoridades del Departamento de Posgrado de la Universidad Nacional de La Plata por toda la colaboración brindada. Al Jardín Botánico de Missouri (MO) y al Jardín Botánico de Nueva York (NY) por las becas otorgadas para visitar sus herbarios. A la Universidad Autónoma Metropolitana de México y a la Red Latinoamericana de Botánica por financiar el viaje y la estadía en el Herbario Nacional de México (MEXU). A todo el personal científico y técnico de los herbarios visitados por su amable colaboración (COL, MEXU, MO, NY, SI y VEN). A los curadores de los demás herbarios por el envío de colecciones. También, quiero expresar mi eterno sentimiento de gratitud a los doctores F. Zuloaga, O. Morrone, L. Giussani, E. Linares, C. Parra Osorio, A. Vega, M. Múlgura, O. Rivera, A. Magallanes-Nessi, R. Guaglianone, A. Cialdella, R. López, S. Díaz Piedrahita, P. Pinto y J. Hunziker, por sus valiosos y permanentes aportes, enseñanzas, críticas, estímulos y enorme capacidad de entrega. Por último, a mi familia por su apoyo y estímulo constantes.

Literatura citada

- Black, G. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 1-186.
- Clifford, H. 1987. Spikelet and floral morphology, págs. 21-30, en T. Soderstrom, K. Hillu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Cocucci, A. 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19(1-2): 75-81.
- Crins, W. 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arboret.* 1 (suppl. ser. 1): 171-312.
- Davidse, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae, págs. 143-155, en T. Soderstrom, K. Hillu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass Systematics and Evolution*, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Dedecca, D. 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Brugantia* 15(19): 251-296.
- Ellis, R. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12(4): 641-671.
- Filgueiras, T. 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. 17 Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiânia.
- Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Giraldo-Cañas, D. 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. *Caldasia* 20(2): 87-92.
- . 1999a. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. *Caldasia* 21(2): 132-140.
- . 1999b. Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. *Hickenia* 3(14): 47-50.
- . 2000a. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 183-191.
- . 2000b. Estudios sobre la variación estructural de la sinfloriscencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38(3-4): 209-218.
- . 2001a. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 25(95): 207-223.
- . 2001b. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). I. Epidermis foliar. *Caldasia* 23(1): 119-133.
- Giulietti, A., M. Wanderley, H. Longhi-Wagner, J. Pirani & L. Parra. 1996. Estudos em "sempre-vivas": taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasileira* 10(2): 329-377.
- Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Judziwicz, E. 1991. Poaceae, fasc. 8, family 187. A. Goris-van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, Alemania.
- McClure, F. & T. Soderstrom. 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* 21(1): 153-154.
- Metcalfe, C. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- Renvoize, S. 1984. *The grasses of Bahia*. Royal Bot. Gard., Kew.
- . 1998. *Gramineae de Bolivia*. Royal Bot. Gard., Kew.
- Rúgolo de Agrasar, Z. 1974. Las especies del género *Digitaria* (Gramineae) de la Argentina. *Darwiniana* 19(1): 65-166.
- & E. Nicora. 1993. *Paspalum verrucosum* y *Eriochloa grandiflora* (Gramineae, Paniceae), nuevas citas para la Argentina. *Hickenia* 2(22): 99-103.
- Snow, N. 1996. The phylogenetic utility of femoral micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae

(Poaceae, Chloridoideae, Eragrostidae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83(4): 504-529.

Zucol, A. 1996. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: I. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Stipa* (Stipeae: Arundinoideae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 34(1-4): 151-172.

———. 1998. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: II. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 36(1-4): 29-50.

Zuloaga, F. & T. Sendulsky. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75(2): 420-455.

——— & T. Soderstrom. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 1-63.

———, O. Morrone, Z. Rúgolo de Agrasar, A. Anton, M. Arriaga & A. Cialdella. 1994. Gramineae V. Pp. 1-327. En: R. Spichiger & L. Ramella (eds.), *Flora del Paraguay*. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève - Missouri Bot. Gard.

Anexo 1.

Lista del material estudiado de algunos representantes de los géneros *Axonopus*, *Panicum* y *Paspalum* mencionados en el texto.

Axonopus fastigiatus (Nees) Kuhl.: BRASIL. BAHIA: Mun. Correntina-Ba, fazenda Jatobá, vereda do Rio Veredao, 8 ago 1992, M. Aparecida da Silva et al. 1586 (SI). DISTRITO FEDERAL: Parque municipal do Gama, ca. 20 km S of Brasília, 700-1000 m, 31 ago 1964, H. Irwin & T. Soderstrom 5792 (NY, SI). MINAS GERAIS: Cruzamento das estradas Morro do Pilar e Conceição, km 137, 5 abril 1951, G. Black & M. Magalhães 51-11805 (COL). Rodovia de Cardeal Mota a Conceição do Mato Dentro, BR-010, serra do Cipó, km 120, 1300 m, 23 de feb 1993, F. Zuloaga & O. Morrone 4693, 4699, 4702 (SI).

Axonopus marginatus (Trin.) Chase: BRASIL. GOIÁS: Serra do Caiapó, 800-1000 m, 18 oct 1964, H. Irwin & T. Soderstrom 6989 (NY, SI); 31 oct 1964, H. Irwin & T. Soderstrom 7600, 7618 (NY, SI). MINAS GERAIS: Anyonio Justiniano, 17 km S of Oliveira, 875 m, 16 mar

1925, A. Chase 8905 (MO). Rod. Fernão Dias (mun. Bromadinho), 16 ene 1972, G. Hatschbach 28654 (COL). PARANÁ: Jaguariaíva, parque Estadual do Cerrado, 13 dic 1992, Z. Rúgolo, H. Longhi-Wagner, S. Boechat & A. Molina 1735 (SI). Vila Vehl, 17 nov 1964, E. Santos 2157 (R); 17 nov 1964, J. Sacco 2363 (COL, R).

Panicum brachystachyum Trin.: Los datos de esta especie fueron tomados de Zuloaga & Sendulsky (1988).

Paspalum ammodes Trin.: BRASIL. GOIÁS: serra dos Cristais, campo 3 km W of Cristalina, 1175 m, 3 nov 1965, H. Irwin, R. Souza & R. dos Santos 9860 (COL). MINAS GERAIS: Diamantina, serra de San Antonio, 1400 m, 27/30 dic 1929, A. Chase 10347 (COL).

Paspalum verrucosum Hack.: BOLIVIA. TARIJA: Pinos 2300 m, mar 1904, K. Fiebrig 2819 (SI).

A PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE SUBFAMILY ARISTOLOCHIOIDEAE (ARISTOLOCHIACEAE)

by

Favio A. González¹ and Dennis W. Stevenson²

Abstract

González, F. & D.W. Stevenson: A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). *Rev Acad. Colomb. Cienc.* 26(98): 25-60, 2002. ISSN 0370-3908.

A cladistic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae) based on morphological characters is presented. The analysis includes 65 taxa within the ingroup, which represent all the tribes, subtribes, genera, and infrageneric taxa formally described within the subfamily Aristolochioideae *sensu* Schmidt. The analysis shows that *Aristolochia* s. l. is paraphyletic and that *Euglypha* and *Holostylis* are not different lineages from *Aristolochia*. Two of the three subgenera recognized within *Aristolochia* (*Siphisia* and *Pararistolochia*) are shown to be monophyletic. The third subgenus (*Aristolochia*) is paraphyletic. Most taxa at lower rank levels (sections, subsections, series, and subseries) are shown to be either polyphyletic or paraphyletic. The characters traditionally used for the recognition of these taxa are evaluated and new characters are introduced. Finally, a revised system of classification of the Aristolochioideae based on monophyletic groupings and consisting of two tribes, two subtribes, and five genera is proposed here.

Key words: *Aristolochia*; Aristolochiaceae; *Euglypha*; *Holostylis*; *Pararistolochia*; *Siphisia*.

Resumen

Se presenta un análisis cladístico de la subfamilia Aristolochiaceae (Aristolochiaceae), basado en caracteres morfológicos. El grupo de estudio (grupo propio) incluye 65 taxones, los cuales representan todas las tribus, subtribus, géneros y taxones infragenéricos descritos formalmente dentro de la subfamilia Aristolochioideae *sensu* Schmidt. El análisis muestra que *Aristolochia* s.l. es parafilético y que *Euglypha* y *Holostylis* no son linajes diferentes de *Aristolochia*. Dos de los tres subgéneros reconocidos dentro de *Aristolochia* (*Siphisia* y *Pararistolochia*) son monofiléticos. El tercer subgénero (*Aristolochia*) es parafilético. Muchos taxones a nivel de sección, subsección, serie y subserie son poli- o parafiléticos. Los caracteres tradicionalmente usados en la circunscripción de estos taxones son evaluados y nuevos caracteres son empleados. Finalmente y con base en este análisis, se presenta la clasificación revisada de la subfamilia, la cual consta de dos tribus, dos subtribus y cinco géneros.

Palabras clave: *Aristolochia*; Aristolochiaceae; *Euglypha*; *Holostylis*; *Pararistolochia*; *Siphisia*.

1 Profesor Asociado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Ap. Ae. 7495, Bogotá; fgonzg@ciencias.unal.edu.co.

2 Director Institute of Systematic Botany and Senior Curator, The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458; dws@nybg.org.

Introduction

The Aristolochiaceae consist of ca. 500 species, most of which inhabit the tropics and subtropics of both hemispheres. The sparse fossil records of the family date back to the early Tertiary and perhaps the late Cretaceous of India (Kulkarni & Patil, 1977), Europe (Kolakovski, 1957, 1964), and North America (MacGinitie, 1953, 1969, 1974). Although generic circumscription within the family is currently in dispute, most authors recognize six genera in two subfamilies. Asaroideae, with an actinomorphic perianth, consists of three genera and about 130 herbaceous species: *Asarum*, with ca. 100 species, distributed in temperate areas of North America, Europe, and Asia; the monotypic *Saruma*, endemic from central China; and *Thottea* with ca. 30 species restricted to tropical Asia. Aristolochioideae, with a monosymmetric perianth, consists of three genera: *Aristolochia*, with ca. 400 species, principally tropical, but with some species found in subtropical and temperate areas of both hemispheres; and the monotypic *Euglypha* and *Holostylis*, both endemic to South America.

The most consistent synapomorphies of the Aristolochiaceae are in the seed coat. The cells of the inner layer of the outer integument have crystals, and the outer and inner layers of the inner integument are parallel to the seed axis whereas the middle layer is transversely oriented, thus forming cross fibers (Kratzer, 1918; Periasamy, 1966; Corner, 1976; Huber, 1985, 1993; Mohana Rao, 1989). In addition, the following assemblage of uniquely combined morphological characters suggests that *Aristolochia*, *Asarum*, *Euglypha*, *Holostylis*, *Saruma*, and *Thottea* form a monophyletic group: alternate, distichous leaves with reticulate, palmate venation; adaxial prophylls; oil cells; perianth essentially trimerous; androecium and gynoecium essentially hexamerous; and pollen in monosulcate or inaperturate monads.

The taxonomic position of the Aristolochiaceae is controversial. There are three competing hypotheses about their closest relatives: (1) Members of the order Magnoliales (Cronquist, 1981; Dahlgren, 1983; Leins & Erbar, 1995; Takhtajan, 1996), based mainly on the presence of P-type sieve-element plastids (Behnke, 1988, 1991), ethereal oil cells, aporphine alkaloids, and several carpels that are apocarpous and pluriovulate. Additional embryological (see Cocucci, 1983), karyological (Morawetz, 1985), and ultrastructural (Hennig *et al.*, 1994) evidence has been presented in support of this concept. (2) The Rafflesiales (Brown, 1821; Bartling, 1830; Solereder, 1889b; Delpino, 1893; Baldacci, 1894; Hutchinson, 1969; Endress, 1990,

1994; Kubitzki, 1993), based on the similarities in floral structure, particularly the presence of a simple, fleshy, sapromyophilous perianth, with connate portions and a ring-like structure at the entrance, the extrorse anthers, the fusion of stamens and styles into a gynostemium, the ring-like, uninterrupted stigmas, and the inferior, pluriovulate ovary. (3) The so-called paleoherbs (Donoghue & Doyle, 1989; Loconte & Stevenson, 1991; Tucker & Douglas, 1996; Nandi *et al.*, 1998) from which two sister groups have been proposed for the Aristolochiaceae, the piperalean Lactoridaceae and the monocots. The relationship between Aristolochiaceae and Lactoridaceae, anticipated by Dahlgren & Bremer (1985), is supported by wood anatomy (Carlquist, 1993), and molecular data (Qiu *et al.*, 1999; Soltis *et al.*, 1997), although these families strongly differ in morphological, embryological, karyological, and palynological characters (Lammers *et al.*, 1986; Loconte & Stevenson, 1991; Tobe *et al.*, 1993; Tucker & Douglas, 1996). On the other hand, the sister-group relationship between Aristolochiaceae and monocots, proposed by Stevenson & Loconte (1995), among others, is supported by the presence of adaxial prophylls, trimerous flowers, monosulcate or inaperturate pollen, and sieve-element plastids of the specific type PIIc. The latter relationship is supported by 18S ribosomal DNA sequences (Bharathan & Zimmer, 1995). Since Jussieu's (1789) placement of the Aristolochiaceae as the closest member to the monocots, this relationship has been repeatedly emphasized over time (Blume, 1827; Bartling, 1830; Lindley, 1853; Sussenguth, 1921; Huber, 1977, 1985; Dahlgren & Clifford, 1982; Leins & Erbar, 1985; Behnke, 1988, 1991; Erbar & Leins, 1994).

Systematics of the Aristolochiaceae. Adanson (1763) proposed the placement of *Aristolochia* close to *Asarum*, for the first time. Jussieu (1789) established the Aristolochiaceae with the genera *Aristolochia*, *Asarum* and *Cytinus*. Brown (1821) added the genus *Thottea* and questioned the inclusion of *Cytinus* in the family. The latter genus was transferred to the Rafflesiaceae by Lindley (1831), who at the same time, assigned *Trichopus* to the Aristolochiaceae, a genus that was later placed into the Dioscoreaceae by Klotzsch (1859). By the middle of the 19th century, the core of the family (i. e. *Aristolochia*, *Asarum*, *Thottea*, and some of their segregates) was established. Since then, three more monotypic genera, *Holostylis*, *Saruma*, and *Euglypha* have been added to the family.

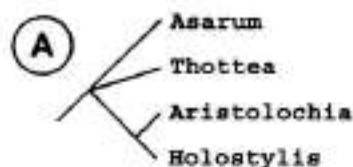
Eight systems of classification, based primarily on floral and fruit morphology, have been proposed at the infrafamilial level: (1) Klotzsch (1859) divided the fam-

ily into two groups (Table 1): the Cleistostigmata (*Asarum*, *Thottea* and some of their segregates), with free anthers, a solid style, and discoid or radiate stigmas which are closed at the middle; and the Aristolochiaceae (*Aristolochia* and

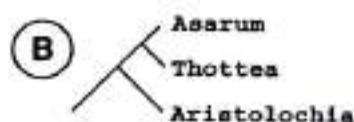
some of its segregates), with anthers fused to the hollow styles and stigmas. (2) **Duchartre** (1864) divided the family into three groups (Fig. 1A; Table 1), the Asareae (*Asarum*), the Bragantiaceae (*Thottea*), and the Aristo-

Table 1. Comparison of five different classification systems of the Aristolochiaceae

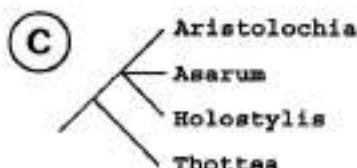
Authority	Subfamily (or equivalent)	Tribe (or equivalent)	Subtribe	Genus
Klotzsch (1859)	Cleistostigmata	Asarineae		<i>Asarum</i> <i>Heterotropia</i>
		Bragantiaceae		<i>Bragantia</i> <i>Thottea</i>
		Cyclodiscineae		<i>Cyclodiscus</i>
	Aristolochiaceae			<i>Aristolochia</i> <i>Endodeca</i> <i>Einomeia</i> <i>Howardia</i> <i>Siphisia</i>
Duchartre (1864)	Asareae			<i>Asarum</i> <i>Saruma</i>
	Bragantiaceae			<i>Bragantia</i> <i>Thottea</i>
	Aristolochiaceae			<i>Aristolochia</i> <i>Holostylis</i>
Baldacci (1894)	unnamed			<i>Aristolochia</i> <i>Asarum</i> <i>Holostylis</i>
	unnamed			<i>Bragantia</i> <i>Lobbia</i> <i>Thottea</i>
Schmidt (1935)	Asaroideae	Sarumaeae		<i>Saruma</i>
		Asareae		<i>Asarum</i>
		Bragantiaceae		<i>Apama</i> <i>Thottea</i>
	Aristolochioideneae	Aristolochiaceae		<i>Aristolochia</i> <i>Holostylis</i>
		Euglypheae		<i>Euglypha</i>
Nakai (1936)				<i>Apama</i> <i>Aristolochia</i> <i>Bragantia</i> <i>Cyclodiscus</i> <i>Euglypha</i> <i>Hocquartia</i> <i>Holostylis</i> <i>Pararistolochia</i> <i>Thottea</i>
Huber (1993)	Asaroideae			<i>Asarum</i> <i>Saruma</i>
	Aristolochioideae	Bragantiaceae		<i>Asiphonia</i> <i>Thottea</i>
		Aristolochiaceae	Isotremantinae	
Aristolochiinae			<i>Aristolochia</i> <i>Einomeia</i> <i>Euglypha</i> <i>Holostylis</i> "Howardia" <i>Pararistolochia</i>	



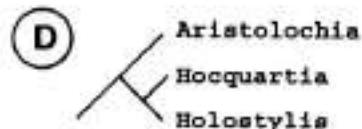
DUCHARTRE (1864)



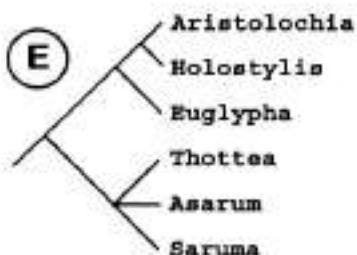
KLOTZSCH (1859)



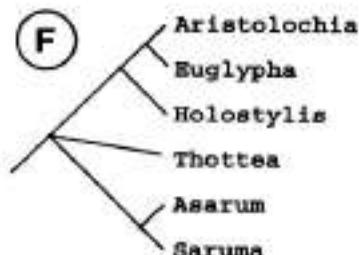
BALDACCI (1894)



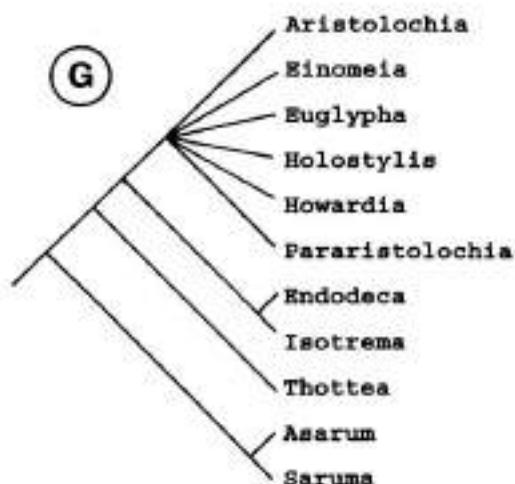
VAN TIEGHEM (1900)



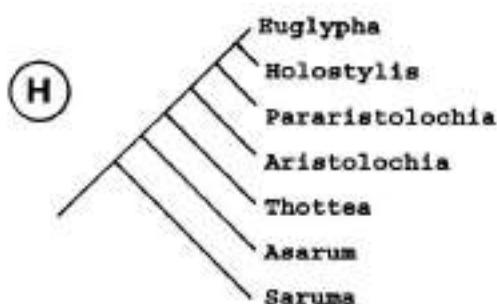
SCHMIDT (1935)



GREGORY (1956)



HUBER (1985, 1993)



WEINTRAUB (1995)

1.

Figure 1. A-G. Implicit generic relationships in seven different systems of classification of the Aristolochiaceae.
H. Published cladogram of the Aristolochiaceae by Weintraub (1995), redrawn.

lochieae (*Aristolochia* and *Holostylis*). This system was followed by **Solereider** (1889b), and **Gregory** (1956; Fig. 1F). (3) **Baldaeci** (1894) proposed two groups, one consisting of *Thottea* and the other consisting of *Aristolochia*, *Asarum* and *Holostylis* (Fig. 1C; Table 1). The latter group was proposed because the shape of the perianth of *Holostylis* seems to be intermediate between that of *Asarum* and *Aristolochia*. (4) **Van Tieghem** (1900) proposed a close relationship between *Hocquartia* (an *Aristolochia* segregate) and *Holostylis* (Fig. 1D), implicitly placing into question the monophyly of *Aristolochia*. (5) **Schmidt** (1935) formally proposed the subfamilies Asaroideae for the members with actinomorphic flowers (*Asarum*, *Saruma*, and *Thottea*), and Aristolochioideae for the members with a monosymmetric perianth (*Aristolochia*, *Euglypha*, and *Holostylis*). This system (Fig. 1E; Table 1) has been adopted by many authors (e.g., **Hoehne**, 1942; **Cheng & Yang**, 1988; **Hwang**, 1988; **Ma**, 1990). (6) **Nakai** (1936) placed *Aristolochia*, *Thottea*, and their segregates along with *Euglypha* and *Holostylis* in the Aristolochiaceae (Table 1), and raised *Asarum* and *Saruma* to the family level, the Asaraceae and the Sarumataceae. (7) **Huber** (1985, 1993) recognized the two subfamilies proposed by **Schmidt** (1935) but transferred *Thottea* to the Aristolochioideae (Fig. 1G; Table 1), because it shares with *Aristolochia*, *Euglypha*, and *Holostylis* the presence of hooked hairs, epigynous flowers, a constriction between the perianth and the ovary, a perianth shedding after anthesis, stamens frequently 6, and fruits usually dehiscent. (8) **Weintraub** (1995) implicitly called into question the monophyly of *Aristolochia* in proposing

Euglypha and *Holostylis* as sister groups, forming a crown clade that is merged within *Aristolochia* plus *Pararistolochia* (Fig. 1H).

Subfamily Aristolochioideae. This subfamily (equivalent to the tribe Aristolochiineae sensu **Huber**, 1985, 1993), as proposed by **Schmidt** (1935), is supported by the following synapomorphies: monosymmetric, tubular perianth differentiated into utricle, tube and limb; and six uniseriate stamens, which are fused with the styles/stigmas forming a gynostemium (**González**, 1997). Within Aristolochioideae, the large and complex genus *Aristolochia* stands in contrast with the monotypic *Euglypha* and *Holostylis*. The latter two genera have been recognized by many authors (**Masters**, 1875; **Solereider**, 1889b; **Schmidt**, 1935; **Hoehne**, 1942; **Wyatt**, 1955; **Ahumada**, 1967; **Huber**, 1993), but its taxonomic placement is controversial (Fig. 1; Table 1).

The genus *Aristolochia*. Despite the fact that many authors treat *Aristolochia* in its broad sense (**Duchartre**, 1854a, 1864; **Hoehne**, 1942; **Davis & Khan**, 1961; **Pfeifer**, 1966, 1970; **Hou**, 1984; **Nardi**, 1984, 1991; **Phuphathanaphong**, 1987; **Ma**, 1989), several generic segregates have been proposed (Tables 1-3; see also Figs. 1, 11), on the basis of differences in the morphology of the perianth and the gynostemium. Most of the segregate genera correspond to infrageneric taxa proposed by authors such as **Duchartre** (1854a, 1864), and **Schmidt** (1935) (Table 3). Recently, **Huber** (1985, 1993) reestablished some of the segregates made by **Rafinesque** (1836), **Klotzsch** (1859), and **Hutchinson & Dalziel** (1927) by

Table 2. Segregate genera from *Aristolochia* sensu lato

Dumortier (1822)	Rafinesque (1828, 1836)	Klotzsch (1859)	Hutchinson & Dalziel (1927); Poncy (1978); Parsons, (1996)	Huber (1985, 1993)
<i>Aristolochia</i> <i>Hocquartia</i>	<i>Ambrya</i> <i>Aristolochia</i> <i>Dasyphorion</i> <i>Dictyanthes</i> <i>Diglosselis</i> <i>Einomeia</i> <i>Endodeca</i> <i>Hexaplectrix</i> <i>Isiphia</i> <i>Isotrema</i> <i>Pistolochia</i> <i>Plagistra</i> <i>Psophiza</i> <i>Pteriphis</i> <i>Siphisia</i> <i>Tropexa</i>	<i>Aristolochia</i> <i>Einomeia</i> <i>Endodeca</i> <i>Howardia</i> <i>Siphisia</i>	<i>Aristolochia</i> <i>Pararistolochia</i>	<i>Aristolochia</i> <i>Einomeia</i> <i>Endodeca</i> <i>Howardia</i> <i>Isotrema</i> <i>Pararistolochia</i>

Table 3. Systems of classification of *Aristolochia* by *Duchartre* (1854a, 1864), *Bentham & Hooker* (1880), and *Schmidt* (1935), and the corresponding segregates (bold capital letters) by *Klotzsch* (1859)

Duchartre (1854a, 1864)	Klotzsch (1859)	Bentham & Hooker (1880)	Schmidt (1935)
Aristolochia Group I Sect. <i>Asterolytes</i> Sect. <i>Siphisia</i> Sect. <i>Hexodon</i>	ENDODECA SIPHISIA	Aristolochia Sect. <i>Siphisia</i>	Aristolochia Subgen. <i>Siphisia</i> Sect. <i>Asterolytes</i> Sect. <i>Siphisia</i> Sect. <i>Hexodon</i>
Group II Sect. <i>Gymnolobus</i> Subsect. <i>Pentandrae</i> Subsect. <i>Hexandrae</i> Ser. <i>Unilabiatae</i> Ser. <i>Bilabiatae</i> Ser. <i>Peltiflorae</i>	EINOMEIA HOWARDIA	Sect. <i>Gymnolobus</i>	Subgen. <i>Orthoaristolochia</i> Sect. <i>Gymnolobus</i> Subsect. <i>Pentandrae</i> Subsect. <i>Hexandrae</i> Ser. <i>Unilabiatae</i> Ser. <i>Ecaudata</i> Ser. <i>Alatae</i> Ser. <i>Bilabiatae</i> Ser. <i>Peltiflorae</i>
Sect. <i>Diplolobus</i> Subsect. "Calyx sessile" Subsect. "Calyx stipitate"	ARISTOLOCHIA <i>Euaristolochia</i> <i>Podanthemum</i>	Sect. <i>Diplolobus</i>	Sect. <i>Diplolobus</i> Subsect. <i>Euaristolochia</i> Subsect. <i>Podanthemum</i>
Sect. <i>Acerostylis</i>		Sect. <i>Polyanthera</i>	Subgen. <i>Pararistolochia</i>

splitting *Aristolochia* into six genera (Tables 1, 2) based on characters related to the leaf anatomy, gynostemium morphology, inner surface of the flower, fruit and seed morphology, and to some extent, karyology. Huber's scheme recognizes two subtribes (Table 1): the *Isotremantinae*, with the genera *Endodeca* and *Isotrema* and the *Aristolochiinae*, with the genera *Aristolochia* s. str., *Einomeia*, *Euglypha*, *Holostylis*, "Howardia", and *Pararistolochia*. However, the detailed observations on seed anatomy presented by **Huber** (1985) neither provides clear evidence for the recognition of relationships within the segregates nor unique features for them. This is obvious in his recent treatment of the *Aristolochiaceae* (**Huber**, 1993), in which the segregates are retained but are defined mostly on the basis on floral morphology. Moreover, no further hypothesis on the relationships between the six members of the *Aristolochiinae* is presented there (Fig. 1G).

Schmidt (1935) proposed three subgenera of *Aristolochia* s. l., based on the perianth morphology and the number of gynostemium lobes: Subgenus *Siphisia*, with a 3-lobed perianth and 3-lobed gynostemium, which is essentially **Duchartre's** (1854a, 1864) Group I; subgenus *Pararistolochia*, with a 3-lobed perianth, and 6-12-lobed gynostemium, which is based on the genus *Pararistolochia* proposed by **Hutchinson & Dalziel** (1927); and subgenus *Orthoaristolochia*, with a 1-2-lobed

perianth and 5-6-lobed gynostemium, which equals Group II of **Duchartre** (1854a, 1864).

Most of the infrageneric taxa were first described by **Duchartre** (1854a; Tables 3, 4). **Klotzsch** (1859) independently proposed a classification, which is essentially the same as that proposed by **Duchartre** (1854a), but raised several groups as distinct genera (Table 3). **Duchartre** (1864), rather than use **Klotzsch's** segregates, kept his previous system intact. **Duchartre's** system has been the most widely used system since then, having undergone no substantial changes (e.g. in **Masters**, 1875; **Bentham & Hooker**, 1880; **Schmidt**, 1935; **Hoehne**, 1942; **Wyatt**, 1955; **Ahumada**, 1967; **Ma**, 1989). The characters that define sections, subsections, series and subseries are based on the morphology of the perianth and the gynostemium.

Hoehne (1942) used the presence or absence of the so-called pseudostipules (Fig. 2A, E; see also **Duchartre**, 1854b; **González**, 1990) as the primary criterion of classification (Table 4), and recommended abandoning **Duchartre's** scheme because it "não representa um sistema de afinidades baseado nos órgãos em geral". However, **Hoehne's** secondary set of characters is also strongly based on the shape and the size of the perianth. **González** (1990, 1991) suggested that the perianth has been over-emphasized in the recognition of infrageneric taxa, resulting in

Table 4. Summary of the infrageneric systems of classification of *Aristolochia* sensu lato.
Taxonomic levels were not specified by **Hoehne** (1942)

Authority	Subgenus	Section	Subsection	Series	Subseries
Duchartre, (1854a, 1864); Schmidt (1935); Ma (1989, 1992)	Siphisia	Asterolytes Siphisia Hexodon Pentodon Odontosiphisia Leptosiphisia Nepenthesia Obliquosiphisia			
	Orthoaristolochia	Gymnolobus	Hexandrae	Unilabiatae	Adenoracis Ancyclanthemum Stenanthemum Schismotus Macrotelus Cyphomanthemum Pedinochilus Cercanthemum Brachyichilus
Masters (1875)	Pararistolochia	Diplolobus	Pentandrae	Alatae Bilabiatae Peltiflorae unnamed group	
		Pararistolochioides Pararistolochia Aristolochioides			
		Peltiflorae	'Flores racemose' 'Flores solitarii vel gemini'		
Hoehne (1942)		Unilabiatae	Caudatae Ecaudatae		
		Bilabiatae	'Perianthii labia subaequilonga' 'Perianthii labium superior longissimum'		
		Pseudostipulosae		Peltiflorae	Macranthae Mediocriflorae Parviflorae
				Bilabiatae	Parviflorae Macranthae Caudatae Alatae
				Caudatae	Trilobatae Integrifolia
			Exstipulosae	Volubilis	Subpeltiflorae Euunilabiatae Hiatiflorae Alarilobae Ciliarilobae
				Fruticulosae	

Table 5. Formal classification of the Aristolochiaceae followed here, based on Duchartre (1854a), Schmidt (1935), Ma (1989) and González (1990, 1991). Species sampled in the cladistic analysis are listed. Numbers in parenthesis indicate number of species sampled/approximate number of species.

Subfamily Asaroideae Schmidt
Tribe Sarumeae Schmidt (1/1)
<i>Saruma henryi</i> Oliv.
Tribe Asareae Duchartre (2/100)
<i>Asarum caudatum</i> Lindl.; <i>A. virginicum</i> L.
Tribe Bragantieae Schmidt (3/30)
<i>Thottea corymbosa</i> (Griff.) Ding Hou; <i>T. grandiflora</i> Rothb.; <i>T. siliquosa</i> (Lamk.) [*] Ding Hou
Subfamily Aristolochioideae Schmidt
Tribe Aristolochieae Schmidt
<i>Holostylis reniformis</i> Duchartre (1/1)
<i>Aristolochia</i> L.
Subgenus Siphisia Schmidt
Section Asterolytes Duchartre (2/2)
<i>A. reticulata</i> Nutt.; <i>A. serpentaria</i> L.
Section Siphisia (Raf.) Duchartre (13/40)
<i>A. californica</i> Torr.; <i>A. cucurbitifolia</i> Hayata; <i>A. fulvicoma</i> Merr. & Chun; <i>A. impudica</i> Ortega; <i>A. macrophylla</i> Lamk.; <i>A. malacophylla</i> Standl.; <i>A. manshuriensis</i> Komarov; <i>A. panamensis</i> Standl.; <i>A. paraclata</i> Pfeifer; <i>A. punjabensis</i> Craib; <i>A. stevensii</i> K. Barringer; <i>A. tomentosa</i> Sims; <i>A. tricaudata</i> Lem.
Section Hexodon Duchartre (1/2)
<i>A. kaempferi</i> Willd.
Section Nepenthesia Klotzsch (1/3)
<i>A. hainanensis</i> Merr.
Subgenus Orthoaristolochia Schmidt
Section Gymnolobus
Subsection Pentandrae Duchartre (33/37)
<i>A. bracteosa</i> Duchartre; <i>A. brevipes</i> Benth; <i>A. bantingii</i> Pfeifer; <i>A. cardiantha</i> Pfeifer; <i>A. conversiae</i> Pfeifer; <i>A. cordata</i> Eastwood; <i>A. coryi</i> Johnston; <i>A. daranguensis</i> Pfeifer; <i>A. erecta</i> L.; <i>A. flexuosa</i> Duchartre; <i>A. foetida</i> H.B.K.; <i>A. islandica</i> Pfeifer; <i>A. karvinskii</i> Duchartre; <i>A. micrantha</i> Duchartre; <i>A. monticola</i> Brandg.; <i>A. mutabilis</i> Pfeifer; <i>A. nana</i> Watson; <i>A. nelsonii</i> Eastwood; <i>A. oaxacana</i> Eastwood; <i>A. palmeri</i> Watson; <i>A. pentandra</i> Jacq.; <i>A. porphyrophylla</i> Pfeifer; <i>A. pringlei</i> Rose; <i>A. secunda</i> Pfeifer; <i>A. sinaloae</i> Brandg.; <i>A. socorroensis</i> Pfeifer; <i>A. tequilana</i> Watson; <i>A. teretiflora</i> Pfeifer; <i>A. tresmariae</i> Ferris; <i>A. varifolia</i> Duchartre; <i>A. versabilifolia</i> Pfeifer; <i>A. watsonii</i> Wooton & Standl.; <i>A. wrightii</i> Seem.
Subsection Hexandrae
Series Thysicae F. González (4/16)
<i>A. acutifolia</i> Duchartre; <i>A. maxima</i> Jacq.; <i>A. melastoma</i> Manso; <i>A. trianae</i> Duchartre
Series Hexandrae
Subseries Anthocaulicae F. González (3/14)
<i>A. cordiflora</i> Mutis ex H.B.K.; <i>A. iquitensis</i> Schmidt; <i>A. leuconera</i> Linden
Subseries Hexandrae (28/ca. 100)
<i>A. arborea</i> Lindl.; <i>A. burelae</i> Herz.; <i>A. cymbifera</i> Mart. & Zucc.; <i>A. deltoidea</i> H.B.K.; <i>A. didyma</i> S. Moore; <i>A. esperanzae</i> O. Kuntze; <i>A. galeata</i> Mart. & Zucc.; <i>A. gehrtii</i> Hochne; <i>A. gibertii</i> J.D. Hook.; <i>A. grandiflora</i> Sw.; <i>A. hians</i> Willd.; <i>A. inflata</i> H.B.K.; <i>A. labiata</i> Willd.; <i>A. lindneri</i> Berg.; <i>A. lingulata</i> Ule; <i>A. loefgrenii</i> Hochne; <i>A. mishuayacensis</i> Schmidt; <i>A. nummularifolia</i> H.B.K.; <i>A. odoratissima</i> L.; <i>A. passifloraeifolia</i> A. Rich.; <i>A. pilosa</i> H.B.K.; <i>A. pohlana</i> Duchartre; <i>A. ridicula</i> Brown; <i>A. ringens</i> Vahl; <i>A. tigrina</i> A. Rich.; <i>A. trilobata</i> L.; <i>A. warmingii</i> Mast.; <i>A. xerophytica</i> Schultes
Section Diplolobus Duchartre (13/115)
Subsection Euaristolochia (Klotzsch) Schmidt
<i>A. clematidis</i> L.; <i>A. contorta</i> Bunge; <i>A. pistolochia</i> L.; <i>A. rotunda</i> L.; <i>A. tubiflora</i> Dunn.
Subsection Podanthemum (Klotzsch) Duchartre
<i>A. acuminata</i> Lamk.; <i>A. bracteolata</i> Lamk.; <i>A. debilis</i> Sieb. et Zucc.; <i>A. foveolata</i> Merrill; <i>A. indica</i> L.; <i>A. petersiana</i> Kl.; <i>A. philippinensis</i> Warb.; <i>A. shogzeii</i> F. Muller.
Subgenus Pararistolochia (Hutch. & Dalz.) Schmidt
Section Pararistolochioides Ma (1/1)
<i>A. goldteana</i> Hook. f.
Section Pararistolochia (4/6)
<i>A. decandra</i> Hou; <i>A. macrocarpa</i> Duchartre; <i>A. promissa</i> Mast.; <i>A. triactina</i> Hook. f.
Section Aristolochioides Ma (1/2)
<i>A. leonensis</i> Mast.
Unplaced Australasian taxa (2/9-22)
<i>A. deltantha</i> F. Muell.; <i>A. momandul</i> K. Sch.
Tribe Euglypheae Schmidt (1/1)
<i>Euglypha rojasiana</i> Chod. & Hassl.

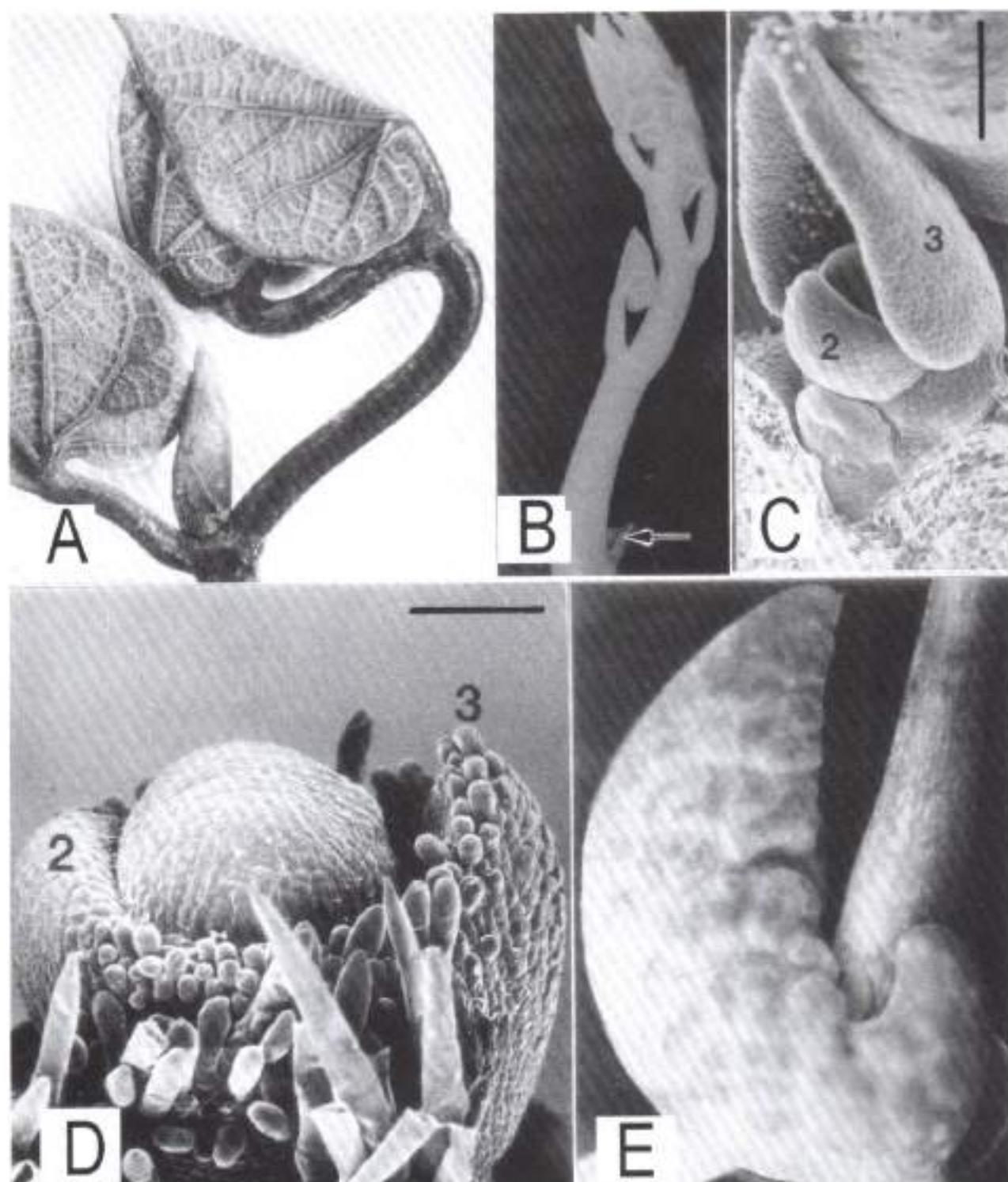


Figure 2. Some vegetative characters used in the cladistic analysis. **A.** *Aristolochia ringens* (González 3584), strongly sinuous elongating shoot (character state 2-1). **B.** *A. leuconeuca* (González 3290), straight elongating shoot (2-0) showing also a non-pseudostipular prophyll (arrowed; 8-0). **C.** *A. ringens* (González 3584), apical meristem showing plastochrones 2 and 3 (normal leaf expansion; 7-0; bar = 50 mm). **D.** *A. maxima*, apical meristem showing plastochrones 2 and 3 (delayed leaf expansion; 7-1; bar = 50 mm). **E.** *A. ringens* (González 3584), pseudostipule (8-1).

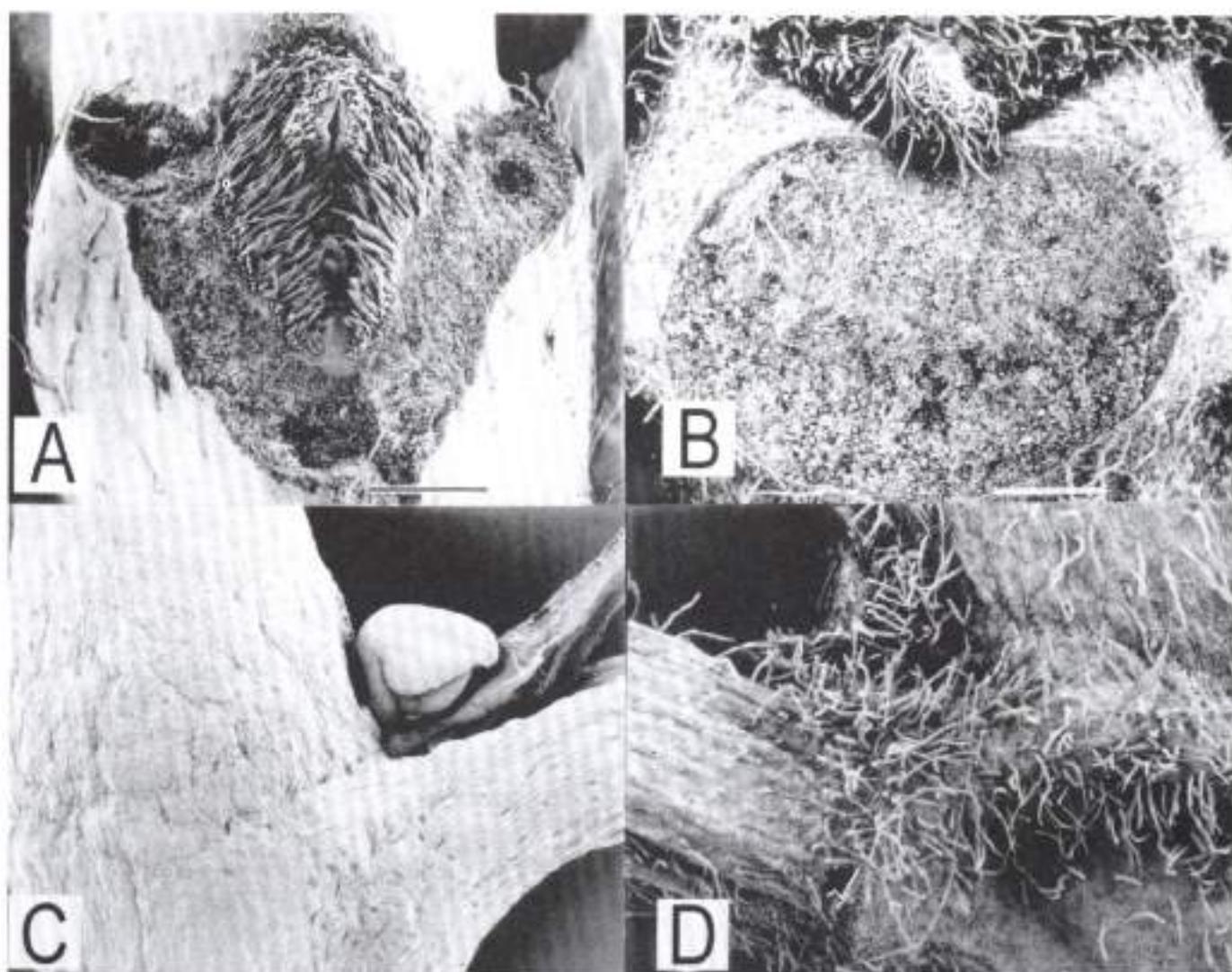


Figure 3. A, B. Petiole base, frontal view. **A.** *Aristolochia macrophylla* (González 3578), U-shaped base (character state 10-0; bar = 0.5 mm). **B.** *A. maxima* (González 3248), semicircular base (10-1; bar = 0.5 mm). C, D. Stem-petiole junction, lateral view. **C.** *A. nummularifolia* (González 3258), petiole without basal abscission zone (9-0; bar = 0.1 mm). **D.** *A. maxima* (González 3248), petiole with basal abscission zone (arrowed; 9-1; bar = 0.5 mm).

a single character taxonomy. Instead, he has found characters such as the presence of an abscission zone on the petiole (Fig. 3B, D) and the peduncle, the architecture of inflorescences, and the morphology of fruits and seeds (Fig. 4), which have been useful to reevaluate the systematics and to propose an alternative classification for the Neotropical species of *Aristolochia*.

Unfortunately, recent authors have focused on the rank at which these taxa should be recognized (see e.g. Huber, 1985, 1993; Parsons, 1996), rather than on the

relationships and/or the monophyly of the groups. This paper presents a cladistic analysis of the Aristolochioideae, based on morphological characters. The analysis was conducted to evaluate the relationships between *Aristolochia*, *Euglypha*, and *Holostylis*; to test the monophyly of the infrageneric taxa of *Aristolochia*, including the segregate genera of the latter (Tables 1-3); and to evaluate the congruence of floral characters that are traditionally used in the classification of the Aristolochioideae with other characters that appear not to have been exploited.

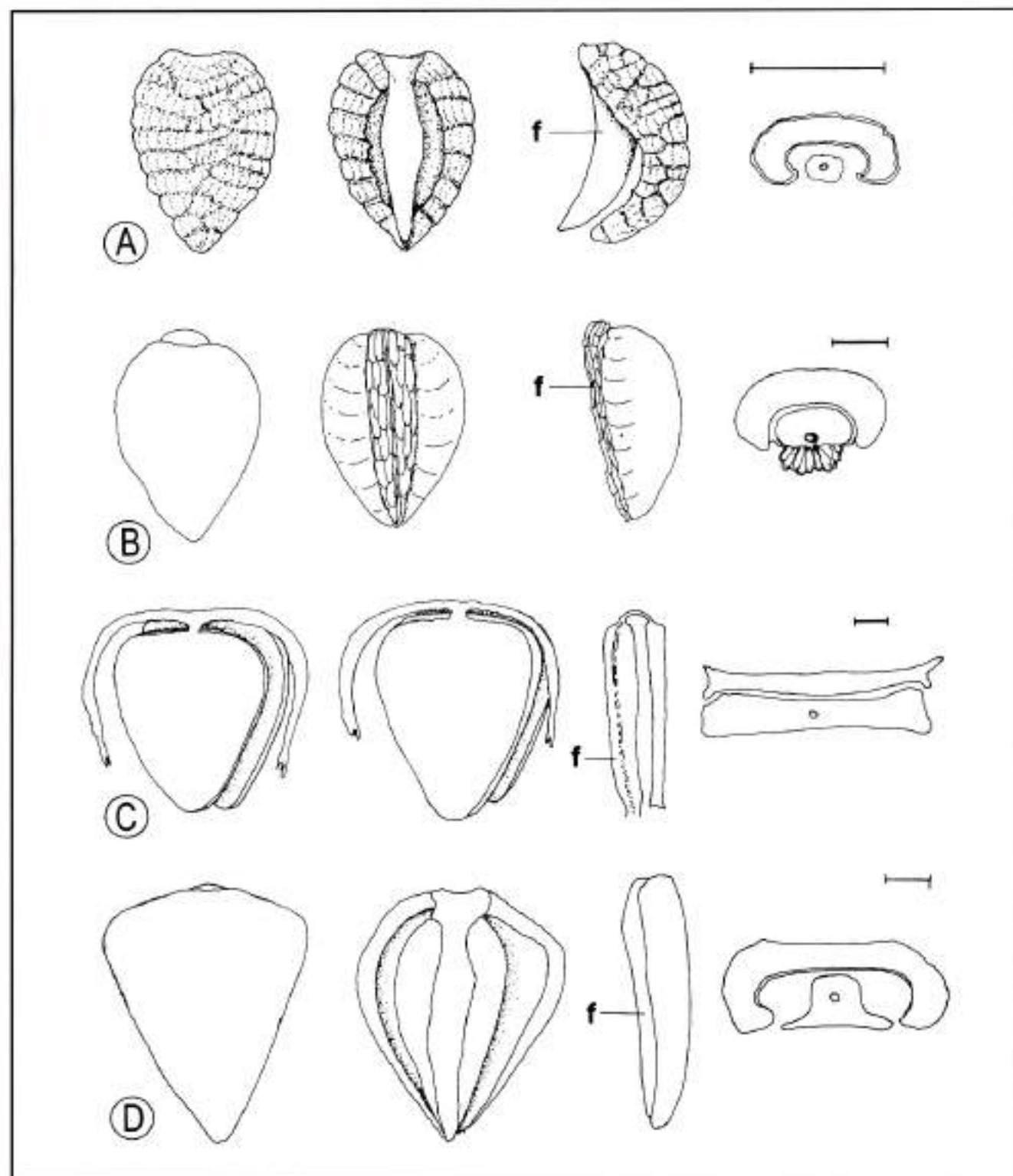


Figure 4a. Seeds in Aristolochiaceae (from left to right: abaxial side, adaxial side, lateral view, and transverse section through the middle level). **A.** *Saruma henryi* (Pruski 3748). **B.** *Asarum virginicum*. **C.** *Aristolochia macrophylla* (González 3578). **D.** *A. paracleta* (González 3417).

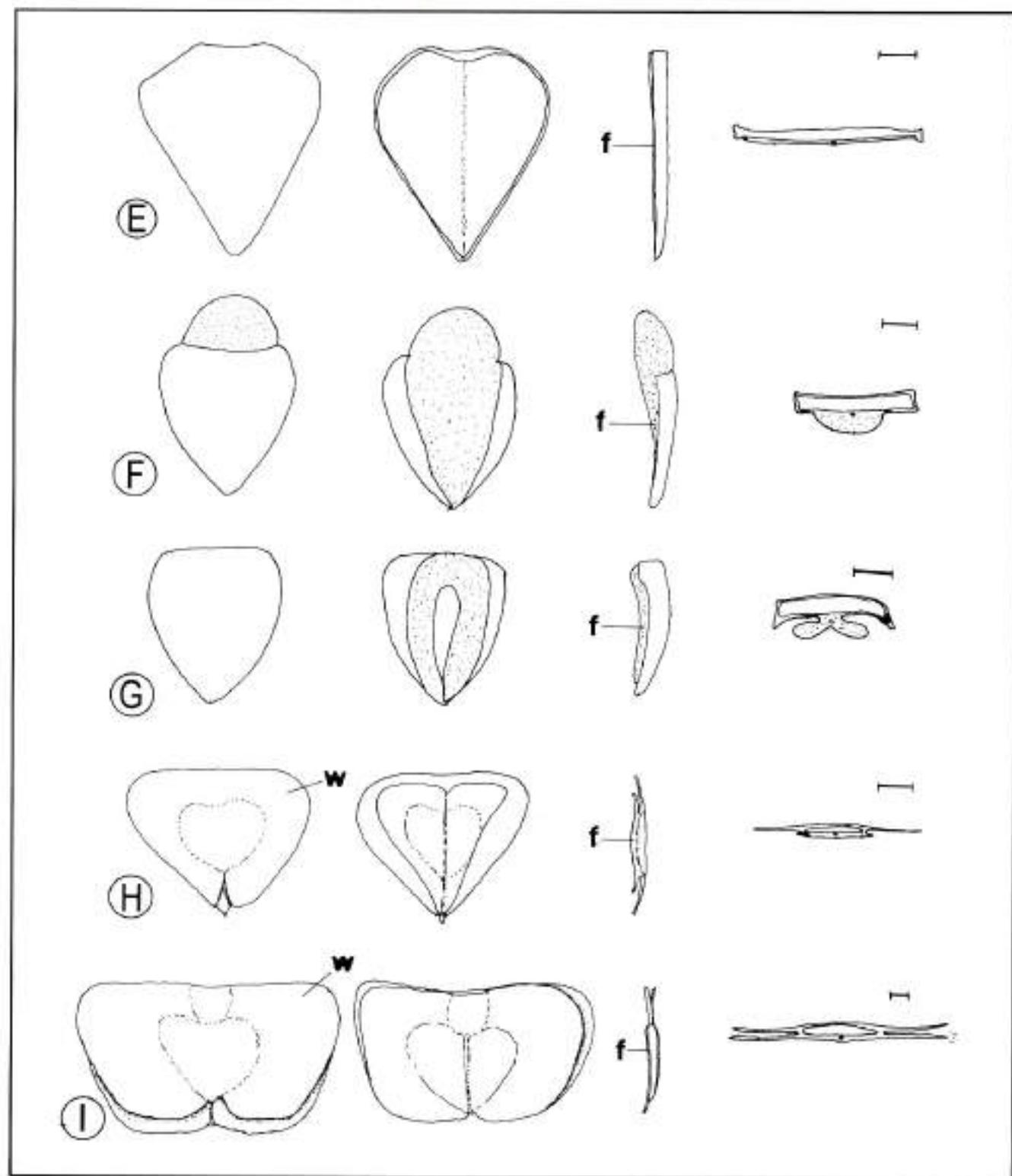


Figura 4b. E. *A. burelae* (Maruňák et al. 486). F. *A. leuconeura* (González 3290); the sticky aril is shown by the dotted area. G. *A. odoratissima* (González 3399); the sticky aril is shown by the dotted area. H. *A. contorta* (Li 10853). I. *A. maxima* (González 3568). In all, bar = 1 mm; f, funicle; w, wing.

Materials and Methods

The classification followed here for sampling essentially corresponds to that of **Schmidt** (1935), at both subfamilial (Table 1) and subgeneric (Table 3) ranks, although additional species from Australia and New Guinea have been included in subgenus *Pararistolochia*, following **Parsons** (1996, who treated the group as a distinct genus). The ingroup taxa include *Euglypha*, *Holostylis*, and a large sampling within *Aristolochia* (Table 5), the latter treated in its broad sense. Sampling within *Aristolochia* includes 61 species representing all subgenera, sections and subsections, and most of the series and subseries (Table 5). Most of the segregates (Table 2) described by **Dumortier** (1822), **Rafinesque** (1828, 1836), **Klotzsch** (1859), **Hutchinson & Dalziel** (1927), and **Huber** (1985, 1993) were sampled, thus including a broad range of morphological diversity and geographical distribution within *Aristolochia*. Taxa below subgeneric level essentially follow **Duchartre** (1854a, 1864; Tables 3, 4), **Hoehne** (1942; Table 4), **Ma** (1989), and **González** (1990, 1991). However, some lower rank taxa described by **Duchartre** (1854a, 1864), **Hoehne** (1942), and **Ma** (1989) were not considered because they were delimited primarily by minor differences in floral shape, size or indument which are not discrete and, therefore, are not realistically codable. In addition, the analysis includes two supraspecific taxa, subsection *Pentandrae* (**Duchartre**, 1854a, 1864) with 33 of the 37 species examined and section *Dipharus* (**Klotzsch**, 1859) with 12 of the 18 species examined (Table 5). Subsection *Pentandrae* and section *Dipharus* are justifiable as single terminals because the species of each group are very homogeneous. This is reflected in the low number of polymorphic characters scored for each (three and one, respectively). The monophyly of each of these two taxa is very likely because each has characters that are unique within *Aristolochia*, as for example, five anthers and five carpels in all species of subsection *Pentandrae* (**Pfeifer**, 1970), and flowers with an adaxial and an abaxial lip in all the species of section *Dipharus* (**Duchartre**, 1854a, 1864; **Hoehne**, 1942).

The outgroups for the present analysis are the other three genera of the family Aristolochiaceae, *Asarum*, *Saruma* and *Thottea*. They were chosen on the basis of the cladistic analyses presented by **Loconte & Stevenson** (1991) and **Kelly** (1997, 1998). Two species of *Asarum* and three of *Thottea* were included in order to cover floral morphological variation within these genera.

The majority of the morphological characters included in this analysis were taken from our own collections, herbarium and fixed specimens, and field observations. Lit-

erature has been employed only when material was unavailable for study. The matrix contained 72 characters with a total of 100 apomorphic states. A complete list of characters, character states, and source of data from the literature are given in Appendix 1. The data matrix (Appendix 2) was compiled using Winclada (**Nixon**, 2001). All multistate characters were treated as nonadditive (un-ordered). A parsimony analysis was run using NONA (**Goloboff**, 1993), with the *hold 1000*, *h/10*, *mult*1000*, *max** options. The consensus tree was obtained using the *inters* command. The resulting trees and the character distribution were examined in CLADOS (**Nixon**, 2001). Bremer support values (**Bremer**, 1988) were calculated on the consensus tree using the *bs* command in NONA.

Results

The analysis produced five equally parsimonious trees of 196 steps, CI = 0.49, and RI = 0.85. The results support a sister group relationship between *Thottea* and the subfamily Aristolochioideae *sensu* Schmidt (= tribe Aristolochieae *sensu* Huber; compare Table 1 and Fig. 1E with Fig. 5). The analysis also supports the monophyly of the Aristolochioideae and of two major lineages within this subfamily (Fig. 5). Synapomorphies of the Aristolochioideae include: perianth differentiated into utricle, tube, and limb (character 25), adaxially curved (26), stamens sessile (45) and fused to the stigmas into a gynostemium (43). Other characters that support the subfamily are the flowers having a tubular perianth (22), and long anthers (46).

The First Major Clade: *Aristolochia* subgen. *Siphisia* (Figs. 5, 6): The first major clade within the Aristolochioideae conforms to the previously proposed subgenus *Siphisia*. This clade is defined by the fusion of the carpellary apices into three gynostemium lobes (character 56). Other characters that support this clade are the presence of an annulus (34) and grouped stamens (42) with the latter known outside of the subfamily only in some species of *Thottea*.

Resolution within subgenus *Siphisia* further supports two clades. The first, containing the sister species *Aristolochia reticulata* and *A. serpentaria* is defined by being herbaceous plants (character 0) with reduced subtending leaves (13), clasping bracts (15), and short inflorescence internodes (18). The second clade within *Siphisia* (Fig. 5) contains two subclades. The first subclade, with *A. tomentosa* at the base and consisting primarily of temperate species, has U-shaped petiole base (character 10; Fig. 3A). This first subclade, partially resolved, also includes *A. cucurbitifolia*, *A. kaempferi* plus

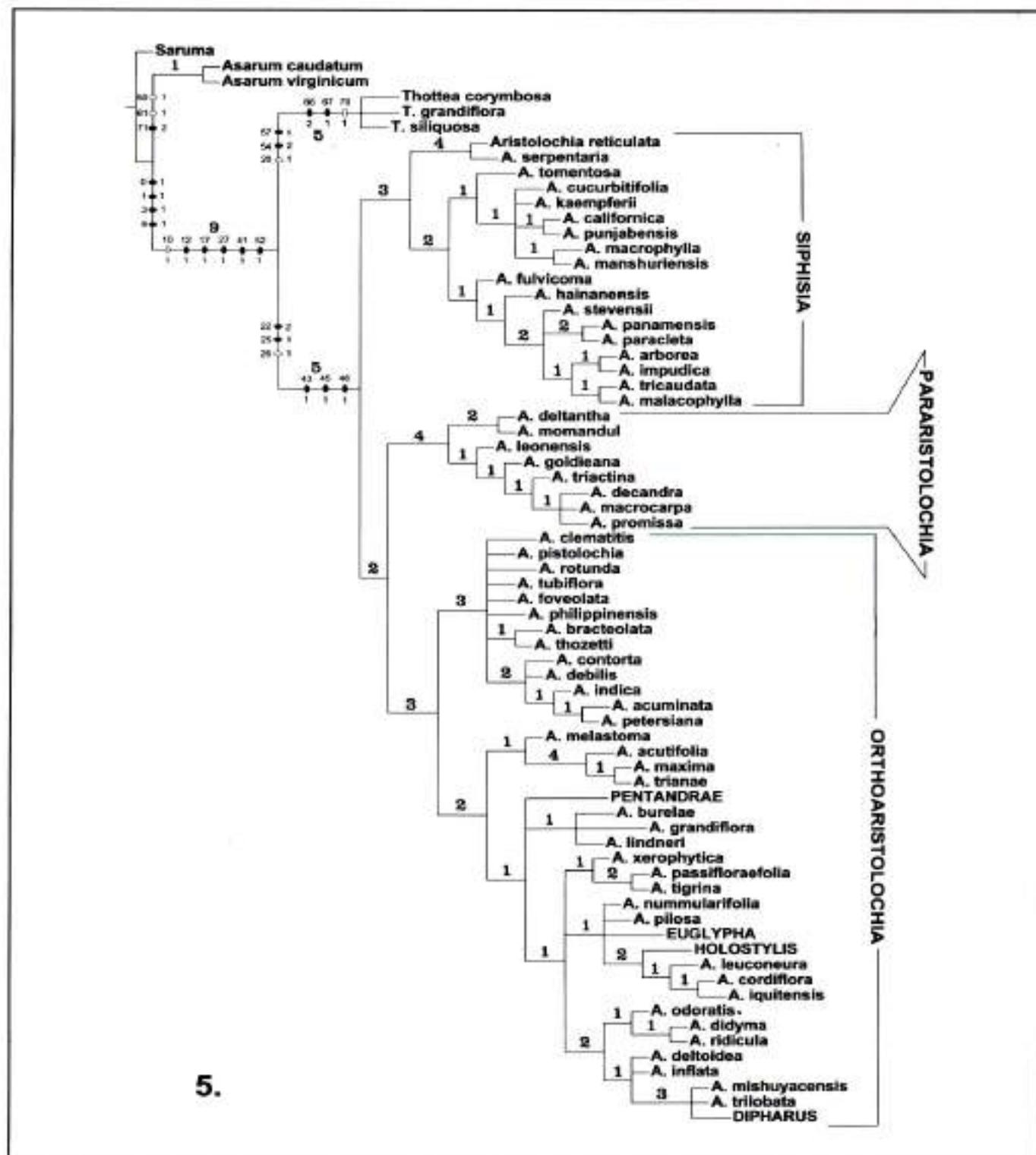


Figure 5. Consensus tree of the five most parsimonious trees obtained in the present analysis (length = 196, CI = 0.49, RI = 0.85). Character and state numbers for the ingroup are mapped on Figs. 6, 8-10, on which numbers above and below the marks indicate character number and state number, respectively. Larger numbers on the nodes correspond to the Bremer support values. For Figs. 5-10 solid black marks represent apomorphies, and white or grey marks represent homoplasies.

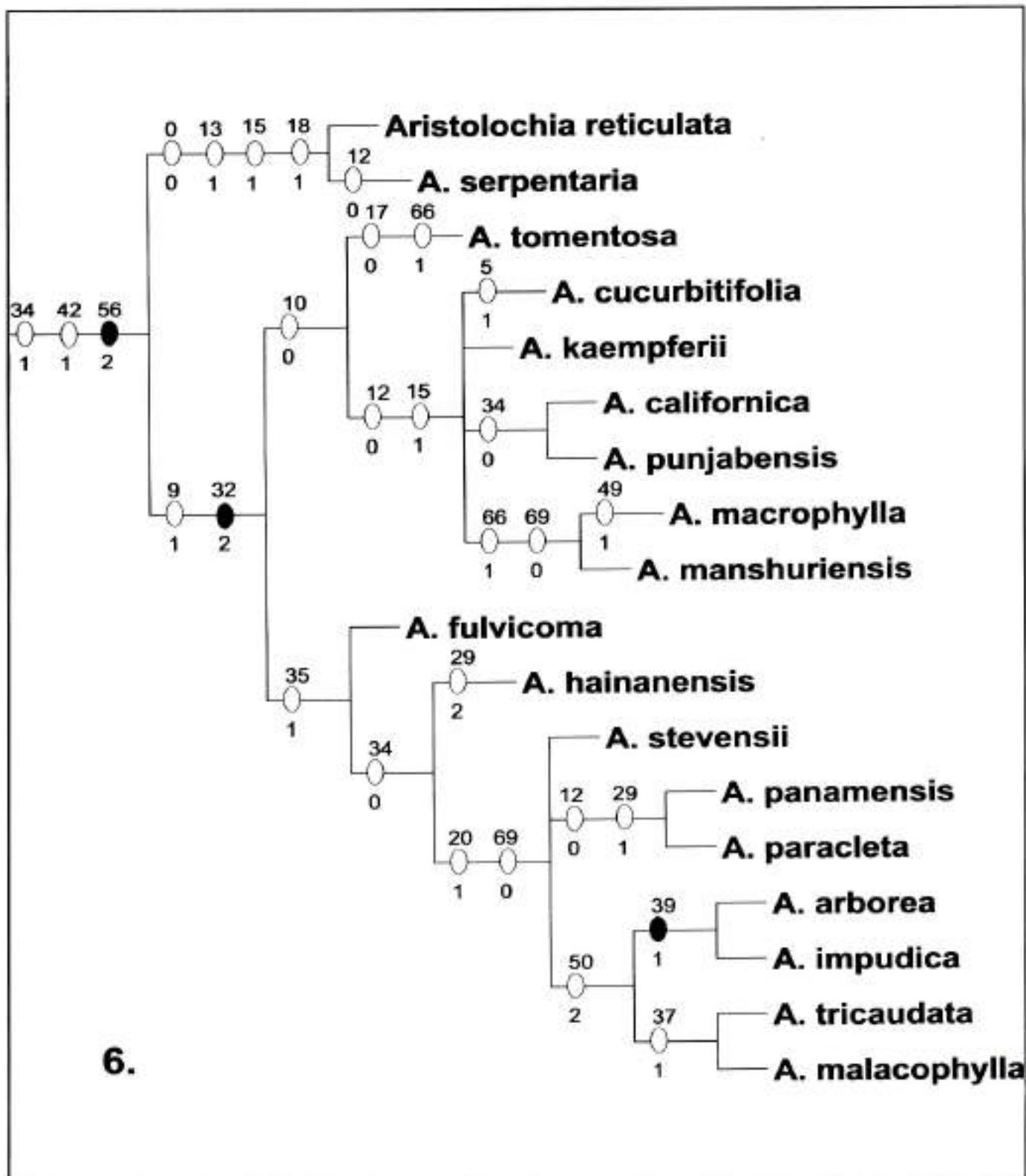


Figure 6. Clade corresponding to *Aristolochia* subgen. *Siphisia* (= *Isotrema*).

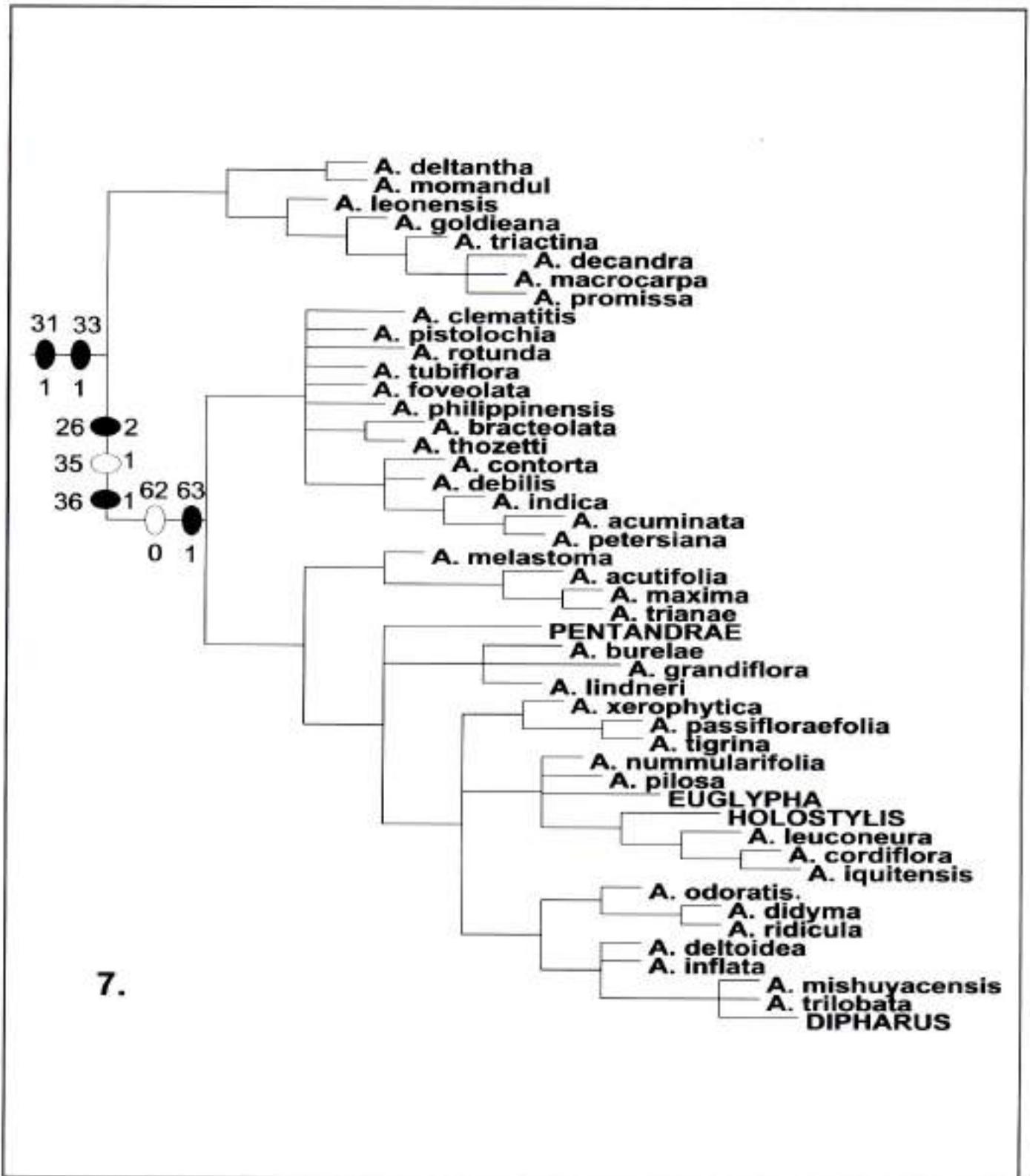


Figure 7. Clade corresponding to *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia* + *A.* subgen. *Orthoaristolochia* + *Euglypha* + *Holostylis*.

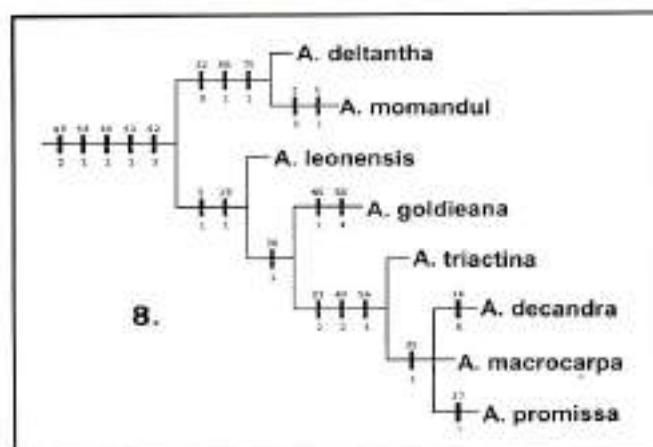


Figure 8. Clade corresponding to *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia*.

two pairs of sister species, *A. californica* and *A. punjabensis* which lack an annulus (34) and *A. macrophylla* and *A. manshuriensis* which have flattened seeds (66) that are not attached to the funicle (character 69; Fig. 4C). The second subclade, with primarily subtropical and tropical species, is defined by the possession of a monosymmetric perianth limb (35). Within this second subclade, the first two branches are Asian species followed by a crown group of Central American species. The Central American clade is defined by the presence of an abscission zone in the base of the peduncle (character 20), and the seed being free from the funicle (69). Three groups are found here, *Aristolochia panamensis* plus *A. paraclata* both with an incomplete syrxix (29) and unflowered inflorescences (12), *A. arborea* and *A. impudica* whose flowers have a lower protrusion at the flower entrance (39), and *A. malacophylla* and *A. tricaudata* with tail-like appendages on the flowers (37). The latter four species form a crown clade defined by the possession of large supracteal warts on the pollen wall (50).

The Second Major Clade: *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia* + *A.* subgen. *Orthoaristolochia* + *Euglypha* + *Holostylis* (Figs. 5, 7): The second major clade consists of two subclades, one corresponding to subgenus *Pararistolochia* and the other equivalent to subgenus *Orthoaristolochia* plus the genera *Euglypha* and *Holostylis*. The synapomorphies that link these taxa are the slightly curved tube (character 31) and the conical trichomes inside the flower (33). The only member of the clade in which these trichomes are missing is *Holostylis*. *Aristolochia lindneri*, previously reported as lacking trichomes on the inner surface of the flower

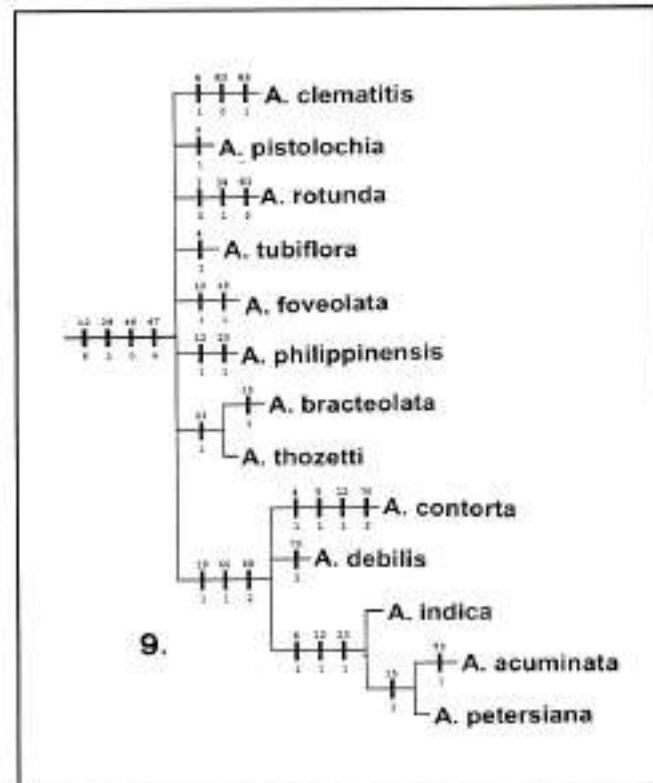


Figure 9. Clade corresponding to *Aristolochia* sect. *Diplobolus*.

(Hoehne, 1942), have conical trichomes that are extremely short.

The analysis supports the monophyly of *Pararistolochia* (Figs. 5, 7, 8). Characters that define this group include a markedly differentiated ridge on the pollen wall (character 49) and indehiscent fruits (62) with a warty surface (59), a strongly lignified pericarp (60), and a fleshy mesocarp (61). Two subclades are found within subgenus *Pararistolochia*. The first consists of *A. deltantha* and *A. momandul* and is defined by the distally inflated perianth tube (character 32, otherwise present only in the Neotropical *A. grandiflora*) and flattened seeds (66) with a fili-form funicle (70). The second subclade includes six species (*A. leonensis*, *A. goldieana*, *A. triactina*, *A. decandra*, *A. macrocarpa*, and *A. promissa*) that share the stem being constricted and becoming 'figure 8'-shaped in transverse section (5) and flowers in partial florescences arranged spirally (19). The first branch within the latter subclade consists of *A. leonensis* which is the sister group of the crown clade of five species (*A. goldieana*, *A. triactina*, *A. decandra*, *A. macrocarpa*, and *A. promissa*) whose flowers have an annulus (34). The latter four spe-

cies share the possession of 8-10 stamens (40), 8-10 gynostemium lobes (56) and a complete syrinx (29). Three of these (*A. decandra*, *A. macrocarpa*, and *A. promissa*) have a monosymmetric perianth limb (35) and form an unresolved crownclade.

Subgenus *Orthoaristolochia* is paraphyletic because *Euglypha* and *Holostylis* are nested within it (Figs. 5, 7, 10). Characters that define this third and most complex clade are the abaxially concave perianth (character 26), the monosymmetric limb (35), the fusion of the three perianth parts into one lobe (36), and the ventricidal (62), acropetal (63) capsule. The data support two subclades within this major clade. The first corresponds to the section *Diplobotrys* as described by Duchartre (1854a, 1864; Fig. 9). This clade, poorly resolved, contains *A. clematitis* and other European species plus a number of tropical Asian and Australasian species such as *A. acuminata*, *A. indica*, *A. philippinensis*, and *A. thozetti*. The second subclade, exclusively Neotropical, includes the bulk of the species of *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* (= *Howardia*) + *Euglypha* + *Holostylis* (Figs. 5, 10).

Within the Neotropical clade mentioned above (Fig. 10), the first crown clade is formed by *Aristolochia melastoma* at the base, followed by *A. acutifolia* and the sister species *A. maxima* and *A. trianae*. All these species correspond to series *Thyrsicae* as described by González (1990, 1991). The second crown clade is unresolved at its base, with a trichotomy formed by: section *Pentandreae*; the unresolved *A. burellae* + *A. grandiflora* + *A. lindneri* supported by the presence of peltate bracts (character 16), an abscission zone in the base of the peduncle (20), and psilate pollen (47); and the remaining crown clade defined by non-bracteate flowers (14) which have an incomplete syrinx (29) and containing *Euglypha*, *Holostylis* and all the Neotropical species of *Aristolochia*. The latter crown clade is also unresolved with a trichotomy formed as follows: a clade with *A. xerophytica* plus the sister species *A. passifloraeifolia* and *A. tigrina*, all with fimbriate flowers (38); a clade with species having 'pseudostipules' (8) and the tube oblique with respect to the utricle (30; Fig. 10); and a clade containing several species of *Aristolochia* plus *Euglypha* plus *Holostylis* and defined by concave-convex seeds (66) with a massive funicle (70). Whereas the position of *Euglypha* is not precisely defined, *Holostylis* emerges as the sister taxon of *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* as described by González (1990, 1991). This sister group relationship is based on the presence of flowers in lateral racemes (11) and reduced subtending leaves (13).

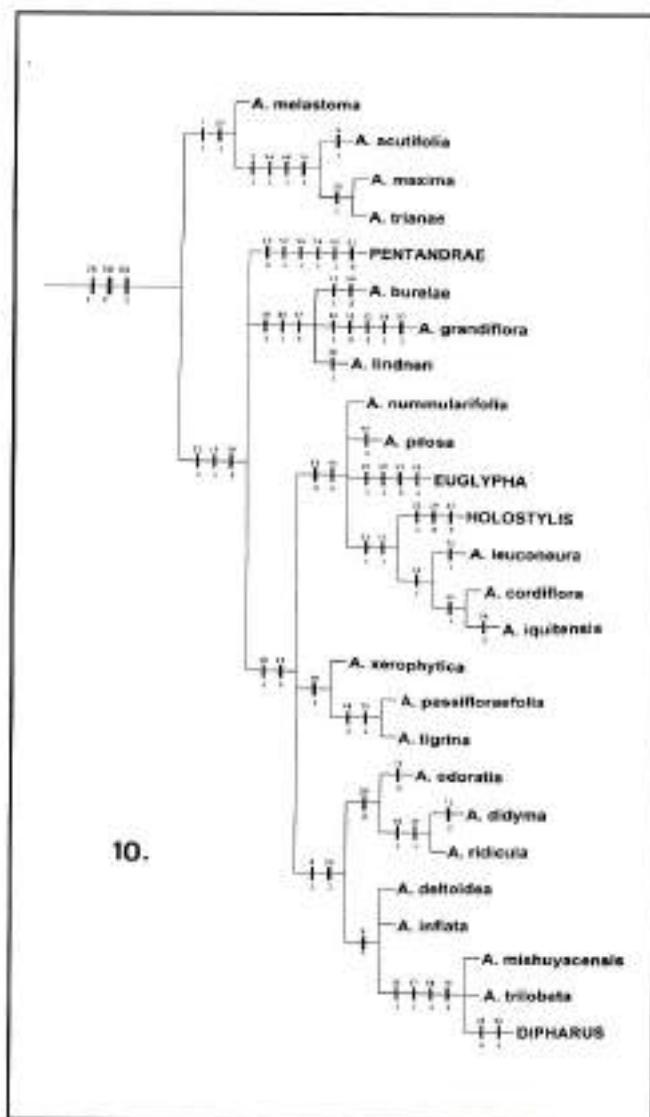


Figure 10. Clade corresponding to *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* + *Euglypha* + *Holostylis*.

Discussion

The analysis shows that *Aristolochia* s. l. is paraphyletic because the two other genera, *Euglypha* and *Holostylis*, are nested inside one of the crown clades of *Aristolochia* (Figs. 5, 7, 10). Therefore, the recognition of the tribes Aristolochieae and Euglypheae (*sensu* Schmidt, 1935), and the genera *Euglypha* and *Holostylis* is no longer tenable. Consequently merging of these two genera within *Aristolochia* has recently been proposed (González, 1997, 1999c). Molecular data from trIT-trnF sequences have also shown that *Holostylis* is nested within *Aristolochia* (Nein-

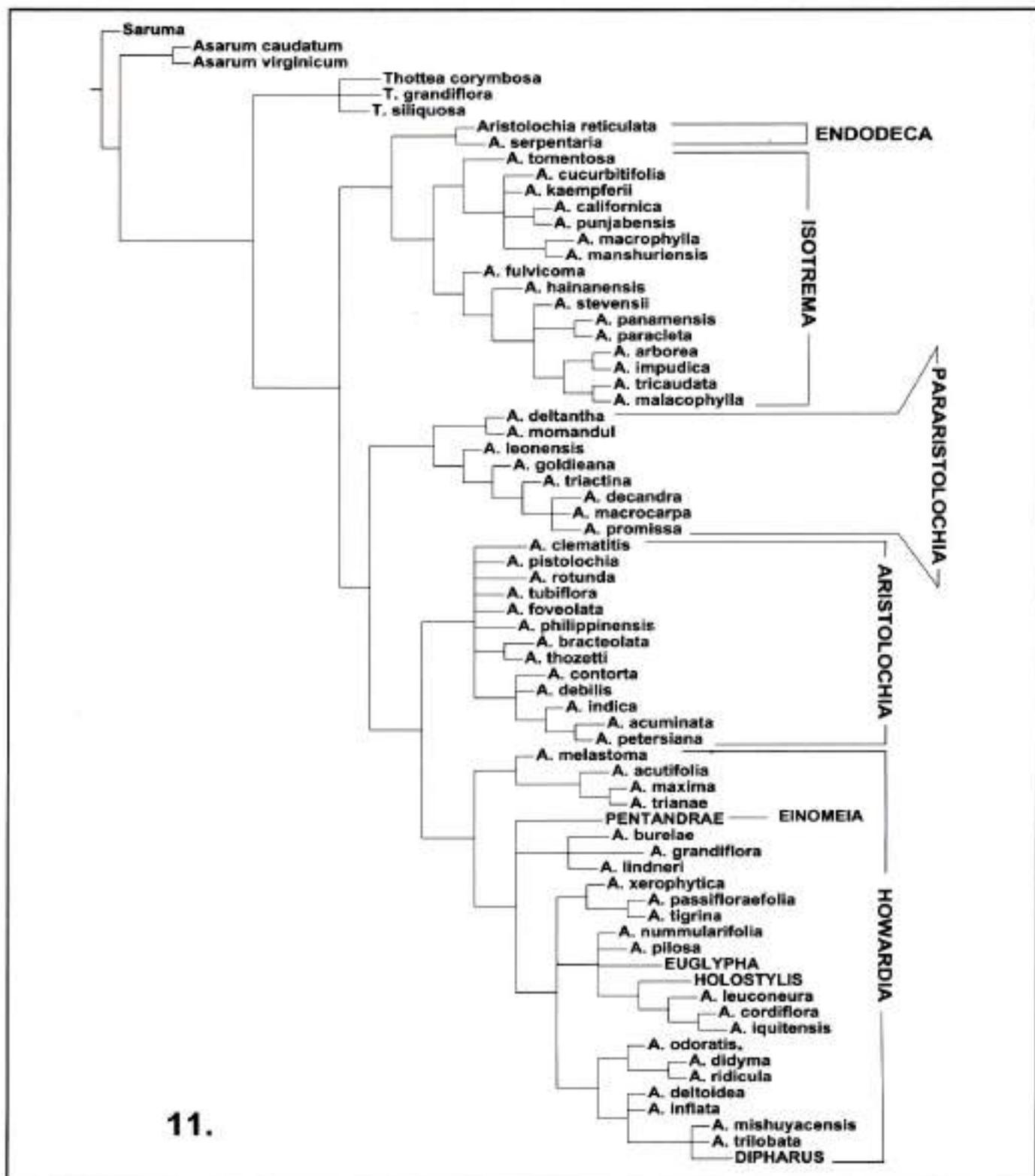


Figure 11. Clades corresponding to the *Aristolochia* segregates. Segregate *Howardia* is not monophyletic as *Einomeia*, *Euglypha* and *Holostylis* are nested within it.

huis *et al.*, 1999). The two major clades generated in the present analysis are congruent with the two subtribes described by Huber (1985, 1993; Table 1). On the basis of their monophyly these groups merit taxonomic status regardless of the rank at which they are recognized (see below).

According to this analysis, *Aristolochia* s. str. and the segregate genera *Endodeca*, *Siphisia* (= *Isotrema*), and *Pararistolochia* are each supported as monophyletic units (Fig. 11). The monophyly of each of the other minor Rafinesque's segregates (*Ambuya*, *Diglosselis*, *Hexaplectris*, *Pistolochia*, *Plagistra*, *Psophiza*, *Pteriphis*, and *Tropexa*; Table 2) is not subject to evaluation because their specific composition was not fully described by Rafinesque (1828, 1836). *Howardia* (= Sect. *Gymnolobus* Duchartre, 1854a, 1864), the largest segregate genus which was originally proposed by Klotzsch (1859; Tables 2, 3) and maintained by Huber (1984, 1993), is paraphyletic and thus does not merit recognition as a taxon (Fig. 11).

The analysis supports the monophyly of subgenus *Siphisia* (= *Isotrema*) but also requires the inclusion of *Aristolochia arborea* as a member of that subgenus (Figs. 5, 6, 11). *A. arborea* was misplaced as a member of subgenus *Orthoaristolochia* by Duchartre (1864) and Schmidt (1935). The present analysis shows that this species is a member of subgenus *Siphisia* and confirms the observations by Wyatt (1955) and Pfeifer (1966) that the gynostemium of *A. arborea* has three lobes as do all the other members of this subgenus. Molecular evidence also supports the monophyly of subgenus *Siphisia* (Murata *et al.*, 1999; Neinhuis *et al.*, 1999).

Duchartre (1854a, 1864) divided his subgenus *Siphisia* into three different sections, *Asterolytes*, *Siphisia*, and *Hexodon*, that were subsequently maintained by Wyatt (1955). The first section consisting of *Aristolochia reticulata* and *A. serpentaria* (Figs. 5, 6), equivalent to the Rafinesque's (1828) segregate *Endodeca* (Table 3), is shown to be monophyletic. Klotzsch (1859) described *Endodeca* as having a six-lobed gynostemium. Our observations indicate, however, that the gynostemium in both species is primarily trilobed (González & Stevenson, 2000b). With respect to the remaining two sections, two species of section *Siphisia* (*A. macrophylla* and *A. tomentosa*) and one of section *Hexodon* (*A. kaempferi*) were included in the present analysis. *A. kaempferi* is nested inside the clade that contains the other two suggesting that section *Siphisia* is not monophyletic unless section *Hexodon* is included. A phylogenetic analysis based on sequences of the *matK* gene show similar results

(Murata *et al.*, 1999). These sections were described by Duchartre (1854a, 1864) and based primarily on minor differences in the shape of the gynostemium at maturity as detected on herbarium specimens. However, the gynostemium in *Aristolochia* undergoes significant changes during its development (González & Stevenson, 2000b) and its reconstruction from herbarium specimens is not accurate.

A phylogenetic analysis based on *trnT-trnF* sequences is congruent with our results in that it supports a sister group relationship between *Aristolochia reticulata* and *A. serpentaria* on the one hand and the remaining species of subgenus *Siphisia* on the other (Neinhuis *et al.*, 1999). In addition, karyological evidence supports the hypothesis that subgenus *Siphisia* forms a lineage distinct from at least subgenus *Orthoaristolochia* (Gregory, 1956; Sharma & Varma, 1959; Nardi, 1984; Morawetz, 1985; Fiorini, 1987; Sugawara & Murata, 1992). Unfortunately, karyotype information is not known for species of subgenus *Pararistolochia*. All chromosome counts are $2n=28$ or 32 in species of subgenus *Siphisia* and $2n=8$, 12 , or 14 in species of subgenus *Orthoaristolochia* (one count of *A. longa*, however, has been reported as $2n=28$ by Gregory, 1956).

The second large clade contains two major lineages *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia* and its sister group a complex of *Aristolochia* subgen. *Orthoaristolochia* plus *Euglypha* plus *Holostylis* (Figs. 5, 7). This relationship is in agreement with the recognition of subtribe Aristolochiinae (Huber, 1985, 1993; Table 1) regardless of the rank at which the former clades are recognized. However, molecular evidence based on *trnT-trnF* sequences suggests that subgenus *Pararistolochia* is the sister-group to subgenus *Siphisia* (Neinhuis *et al.*, 1999). Based on the regular floral limb and the high number of stamens, Wyatt (1955) and Ma (1989) proposed that subgenus *Pararistolochia* is the most primitive subgenus of *Aristolochia*. This assumption is not confirmed here because subgenus *Pararistolochia* is not basal within the Aristolochioideae (Fig. 5) based upon the morphological analysis presented here as well as on molecular evidence (Neinhuis *et al.*, 1999). The position of subgenus *Pararistolochia* is still equivocal given the disparity between the results of morphological and molecular analyses.

Pararistolochia, described as a genus by Hutchinson & Dalziel (1927) and subsequently maintained by Ponce (1978), was delimited by Parsons (1996) as consisting of the 8-10 West and Central African species traditionally recognized (Ponce, 1978; Ma, 1992) plus 24 other species from Malesia, New Guinea, and Australia. This close

relationship was anticipated by **Duchartre** (1864) who joined the African *Aristolochia macrocarpa* and the Australian *A. praeviosa* while at the same time recognizing that these two species did not belong to any of the other groups that he had established. **Hou** (1984), **Huber** (1985, 1993), and **Ma** (1992) also pointed out the similarity of some species from Malasia, Australia, and New Guinea to the African members of this taxon. The present analysis, as well as others based on molecular evidence (**Murata et al.**, 1999; **Neinhuis et al.**, 1999), indicate that *Pararistolochia* is a monophyletic lineage regardless of the rank at which it is recognized and that there is a sister group relationship between Australasian and African taxa. However, the available data do not precisely indicate the position of the Malesian *A. decandra* which forms an unresolved clade with the African *A. macrocarpa* and *A. promissa*. Perhaps, this trichotomy could be resolved when fruits and seeds of *A. decandra* become available for study.

The clade *Aristolochia* subgen. *Orthoaristolochia* + *Euglypha* + *Holostylis* (Figs. 5, 7) has, in turn, two clades. The first clade corresponds to the monophyletic *Aristolochia* sect. *Diplolobus* (Fig. 9) described by **Duchartre** (1854a, 1864) and is equivalent to *Aristolochia* s. str. (**Klotzsch**, 1859; **Huber**, 1985, 1993; Table 3). The lack of resolution within the clade prevents an evaluation of the monophyly of the two subsections traditionally recognized, *Euaristolochia* and *Podanthemum* (Table 3). Within section *Diplolobus*, **Duchartre** (1864) described a third subsection, *Acerostylis*, composed only of the East African *Aristolochia rigida*. This species was not included in the analysis because it has coding identical to other species of subsection *Euaristolochia*. **Duchartre** (1864) described subsection *Acerostylis* as having a truncate gynostemium which is a misinterpretation as observations of **Franchet** (1882) as well as our own (based on the specimen *Thesiger s.n.*, BM) have shown. The gynostemium of this species has essentially the same morphology as the other members of subsection *Euaristolochia*.

The second clade includes *Aristolochia* sect. *Gymnolobus* (= *Howardia*) plus *Euglypha* plus *Holostylis* (Figs. 5, 10, 11). The recognition of these latter two genera (see below), as well as the segregate *Einomeia* (= *A.* subser. *Pentandrae*) would make Sect. *Gymnolobus* paraphyletic (Fig. 11). The first subclade within this complex corresponds to *Aristolochia* ser. *Thyrsicae* as proposed by **González** (1990, 1991) and this series is monophyletic (Fig. 10). The placement of *A.* subser. *Pentandrae* is unclear (Figs. 5, 10, 11). The limited resolution within the clade that contains subseries *Pentandrae* is due to conflicting characters

which militates against resolution of a sister group relationship between this subseries and either *A. grandiflora* plus *A. burelae* plus *A. lindnerii* or the clade that contains *Euglypha*, *Holostylis*, and the remaining *Aristolochia* spp. The pentandrous species have in common with the first potential sister group the presence of a single, bracteate flower per node (character 14) and the complete syrix (29). They have in common with the second potential sister group, the absence of an abscission zone at the base of the peduncle (20) and fossulate pollen (47).

Euglypha is part of an unresolved clade formed by a group of species with concave-convex seeds (character 66) and a massive funicle (70). *Euglypha* has been maintained as a distinct genus (**Schmidt**, 1935; **Hoehne**, 1942; **Ahumada**, 1967; **Huber**, 1993) because of the presence of a stipe at the base of the perianth (23), extremely shortened capsules that fail to dehisce (62), and usually only one seed per carpel (65). The latter three characters are autapomorphies of *Euglypha*. The stipe (23) is also present in a number of species of section *Diplolobus* (Fig. 9) but their vasculature is different suggesting an independent origin. In *Euglypha*, the vascular plexus of the base of the perianth is complete (**González & Stevenson**, 2000a) and there are additional second order veins along the stipe (28), whereas in the species of section *Diplolobus*, the plexus is incomplete and the second order veins are lacking (**González & Stevenson**, 2000a).

The genus *Holostylis* is the sister group of *Aristolochia* subser. *Anthocaulicae* (**González**, 1990, 1991; Fig. 10). The synapomorphies are the presence of lateral racemes (character 11) and dramatically reduced leaves subtending the individual flowers (13). This is consistent with additional anatomical characters that support a close relationship between *Aristolochia* and *Holostylis* (**Solereder**, 1889a; **Carlquist**, 1993) especially the presence of idoblasts filled with brown, tanniferous material in *Holostylis* (**Solereder**, 1889a) and at least in one species of its sister group such as *A. leuconera* (**González**, 1990). The subseries *Anthocaulicae* is a monophyletic group defined by cauliflorous inflorescences with extremely shortened internodes (18; Fig. 10).

The infrageneric taxa proposed within *Aristolochia* subser. *Hexandrae* (**Duchartre**, 1854a, 1864; **Hoehne**, 1942; **Schmidt**, 1935) which are based primarily on habit and shape and size of the flowers are not monophyletic. For example, the group *Bilabiatae* which contains all the species with a 2-lobed perianth is polyphyletic (Figs. 12, 13). This is consistent with the fact that the 2-lobed perianth in p. ej. *A. ringens* and *A. ridicula* develop differ-

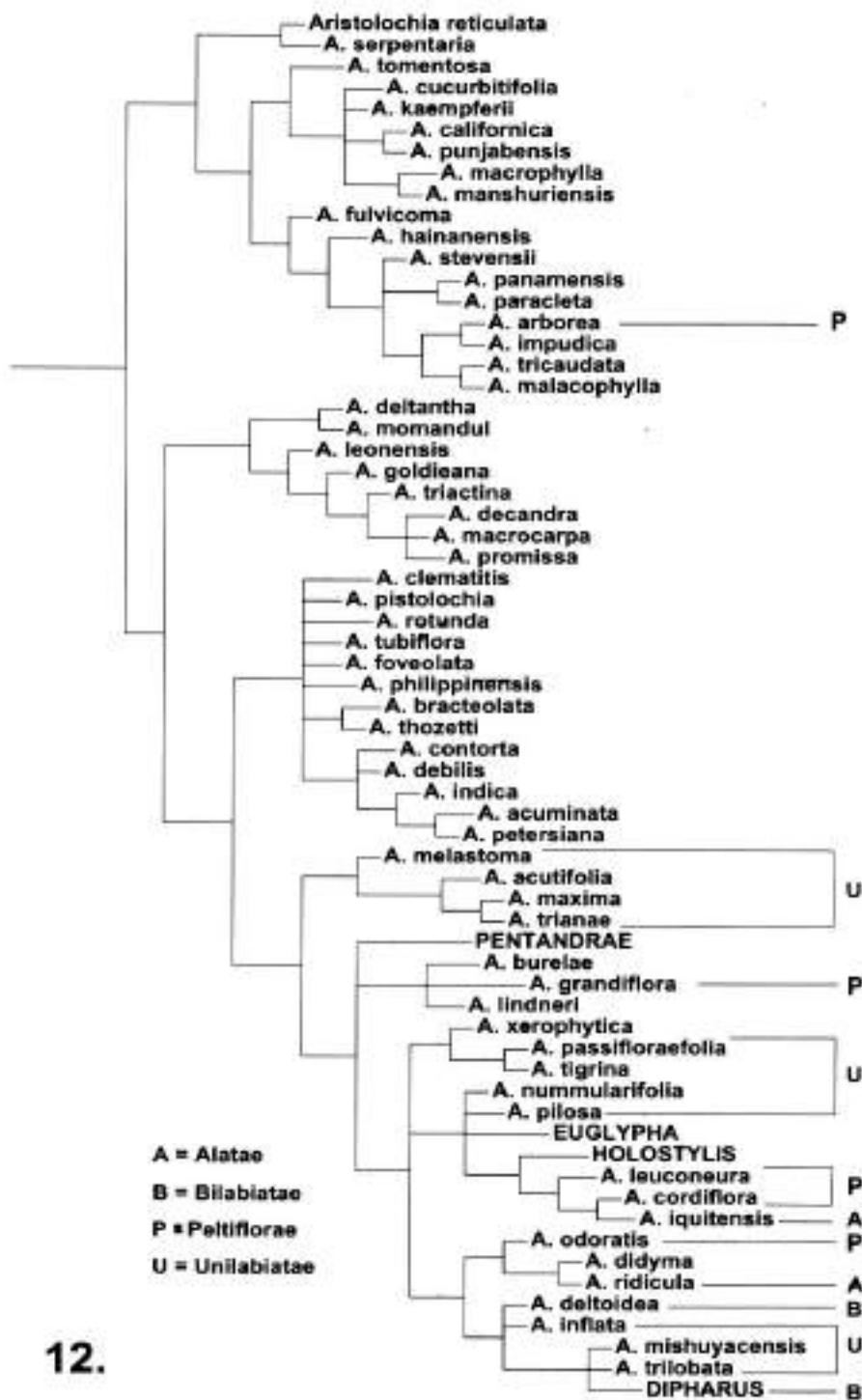


Figure 12. Infrageneric taxa as defined by Duchartre (1854a, 1864) and Schmidt (1935) mapped on the cladogram.

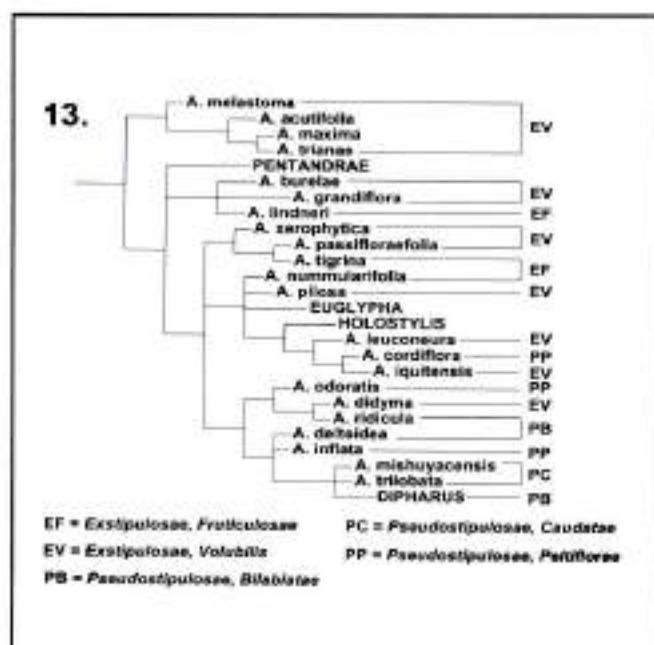


Figure 13. Infrageneric taxa as defined by Hoehne (1942) mapped on the cladogram.

ently (González & Stevenson, 2000a). The analysis also shows that *Aristolochia* ser. *Hexandrae* as described by González (1990, 1991; Table 5) is paraphyletic. This series was originally characterized by the absence of an abscission zone at the base of the petiole (character 9) and the floral peduncle (20), the absence of bracts (14), the flowers in racemes (11), the fruits with entire septae (64), and the seeds lacking wings or having one wing (68). All these traits are now shown to be symplesiomorphies of series *Hexandrae*.

Character Evolution - Inflorescence Morphology:

The cladistic analysis indicates that monopodial growth (character 1) is a synapomorphy of *Thottea* and the Aristolochioideae (Fig. 5) although some exceptions may occur in some species of subgenus *Pararistolochia* from Australia and New Guinea which may have sympodial growth (González, 1999b). Within the Aristolochioideae, a transformation from thyrse to racemose inflorescences has occurred *via* a reduction in the number of flowers to one per node and the loss of the bract (12 and 14, respectively). Whereas partial florescences with one flower have arisen several times in the Aristolochioideae (at least twice within subgenus *Siphisia* and twice within subgenus *Orthoaristolochia*), the loss of the bract (i.e. non-bracteate flowers) has evolved independently only two times, once in the majority of the Neotropical species of

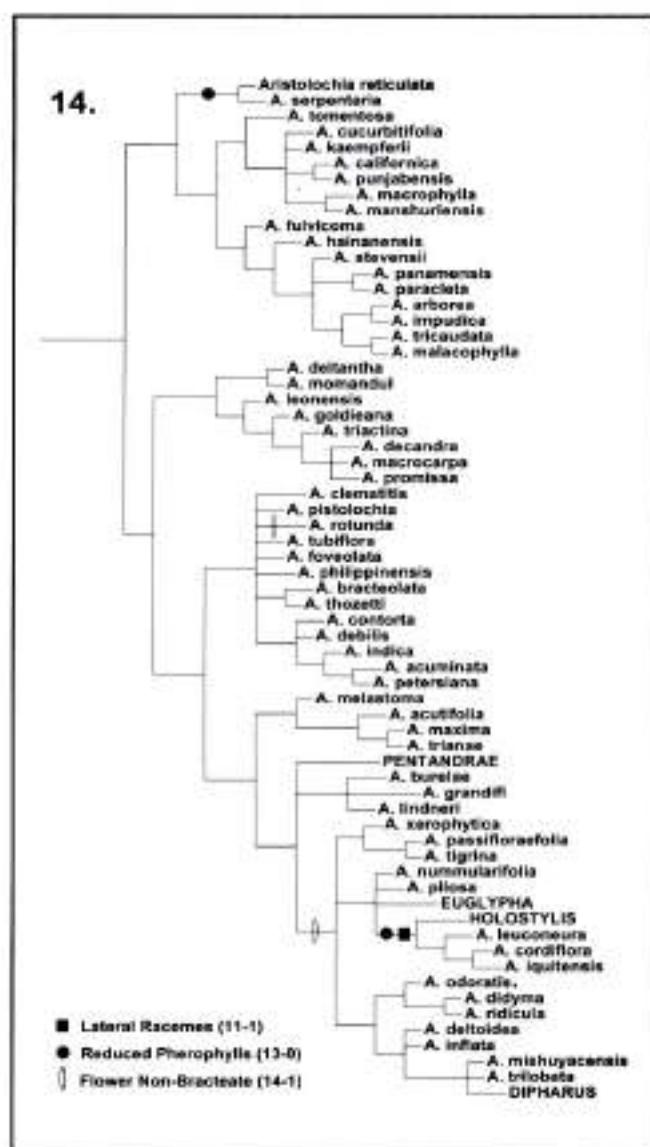


Figure 14. Distribution of character states: lateral racemes, reduced perophylls, and non-bracteate flowers.

Aristolochia plus *Euglypha* and *Holostylis* and once in a few species of *Aristolochia* sect. *Diplolobus* (14; Fig. 14).

In addition, the analysis shows that helicoid cymes (character 19) are a derived feature and flowers arranged in a spiral in partial florescences occur at least in two different clades, once in the African species of *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia* and twice within section *Diplolobus*. The analysis also indicates that buds arranged in two rows occur as a derived character, which is present only in some species of section *Diplolobus*, c. g. *A.*

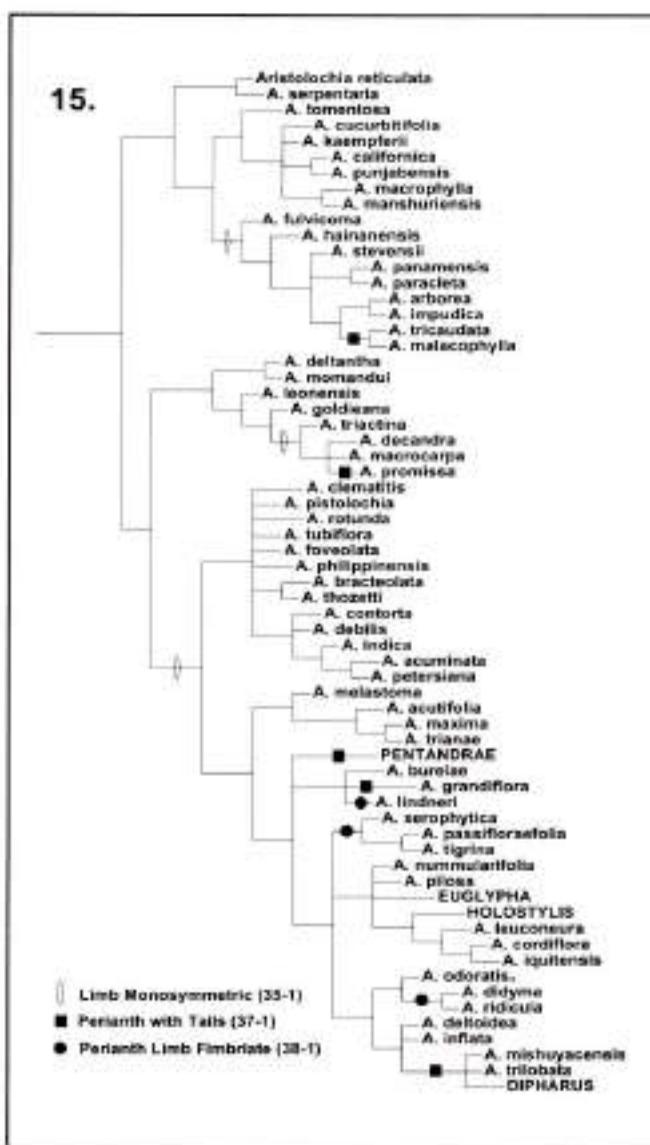


Figure 15. Distribution of character states: monosymmetric, tailed or fimbriate perianth limb.

acuminata, *A. clematilis*, *A. contorta*, *A. indica*, *A. petersiana*, *A. pistolochia*, and *A. tubiflora*. The low resolution within this clade, however, prevents further interpretation of this character as uniquely derived in these species.

Lateral racemes with shortened internodes (character 11) and reduced subtending leaves (13) are both derived (Fig. 14). Whereas the first supports a sister group relationship between *Holostylis* and *A.* subser. *Anthocaulicae*, the second appears independently in two clades, once within subgenus *Siphisia* (in the sister species *A. reticulata* and

A. serpentaria) and once as a synapomorphy for *A.* subser. *Anthocaulicae* plus *Holostylis*.

Character Evolution - Floral Morphology: Monosymmetry in flowers of *Aristolochia*, *Euglypha* and *Holostylis* is due to two independent structural transformations, one causing the curvature of the perianth and the other affecting the symmetry of the limb. Thus, flowers of some species of subgenera *Siphisia* and *Pararistolochia* maintain the plesiomorphic condition, i.e. a regular perianth limb even though they have a curved perianth (Gonzalez & Stevenson, 2000a). According to the present analysis, the curvature (character 26) evolves prior to the monosymmetric limb (35; Fig. 15). The latter has evolved three times, once in a clade within *Aristolochia* subgen. *Siphisia*, once in a clade within subgenus *Pararistolochia*, and once as a synapomorphy for the subgenus *Orthoaristolochia* + *Euglypha* + *Holostylis* (Fig. 15).

The present analysis suggests that a monosymmetric floral limb and/or early fusion of the perianth primordia might play an important role in the morphological diversification of the flowers of the Aristolochiaceae. The actinomorphic limb might limit further elongation and expansion of the apex where the three meristematic areas are located and from where most of the morphological variation is derived ("tails," "wings," "antennae," etc.). For example, within *Aristolochia* subgen. *Siphisia* floral shape in the clade composed of species with an actinomorphic limb is not as morphologically diverse as in its sister clade that includes species with flowers having tails (e.g. *A. tricaudata*; Fig. 15) or protrusions of the limb (e.g. *A. arborea*). Similarly, the most remarkable variation in perianth shape and size occurs in *Aristolochia* subser. *Hexandrae* where an early fusion of the perianth primordia occurs resulting in the perianth tip growing as a single unit (González & Stevenson, 2000a). This is not the case in the species of *Aristolochia* sect. *Diplobolus* particularly those of subsection *Podanthemum* where the tips of the perianth parts remain distinct until maturity. In the latter, limb shape is uniform. This is consistent with the low diversification of the shape of actinomorphic flowers of *Asarum* (Cheng & Yang, 1983; Kelly, 1997, 1998) and *Thottea* (Hou, 1984).

A perianth limb with two lobes, although restricted to some members of *Aristolochia* sect. *Hexandrae* (Group *Bilabiatae* in Figs. 12, 13) is not homologous in all cases because there are at least two different developmental processes. The first of these occurs in the species *A. labiata* and *A. ringens* in which one lobe (corresponding to the median perianth lobe) is adaxial and the other lobe (formed

by the fusion of the two lateral perianth lobes) is abaxial. In contrast, in *A. ridicula* the two lateral lobes develop as distinct lateral extensions that are much larger than the median perianth lobe at maturity (González & Stevenson, 2000a).

The stipe in the perianth, traditionally used as a diagnostic trait to define the subsection *Podanthemum* within *Aristolochia* section *Diplolobus* (Table 3) and the genus *Euglypha*, has evolved independently in these two taxa (character 23 in Figs. 9, 10). However, it is not clear if it evolved in parallel several times within section *Diplolobus* (Fig. 9). Another derived character related to the base of the perianth in *Aristolochia* is the strongly asymmetrical perianth base (24) which plays a role in positioning the flower during anthesis. This emerges as a synapomorphy of the Neotropical crown clade formed by *A. mishuyacensis*, *A. trilobata* and the species of section *Dipharus*.

The syrinx (character 29) and the annulus (34) seem to have been acquired independently several times. A complete syrinx appears twice, once within subgenus *Pararistolochia* in the clade composed of *A. triactina*, *A. decandra* and *A. macrocarpa* and once in subgenus *Orthoaristolochia* subsect. *Gymnolobus*. Within the latter, an incomplete syrinx is a synapomorphy of a clade composed of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae* plus *Euglypha* plus *Holostylis*. Three reversals (lack of syrinx) occur, once in section *Dipharus*, once in the clade *A. odoratissima*, *A. didyma* and *A. ridicula*, and once in *Holostylis*. The annulus appears independently four times, once in subgenus *Siphisia* (with two losses inside), once in some species of subgenus *Pararistolochia* (i.e. the clade composed of *A. goldieana* plus *A. triactina* plus *A. macrocarpa*), once in the pentandrous species *A. secunda*, and once in *A. grandiflora*. The conical trichomes on the inside of the tube evolved, however, as a unique event in the lineage composed of subgenus *Pararistolochia* and subgenus *Orthoaristolochia*.

In the present analysis, traits such as tail-shaped appendages (character 37) or fimbriae (38) on the limb arise independently in different species (Fig. 15). For example, tail-like appendages develop in one species of subgenus *Siphisia* (*A. tricaudata*), one of subgenus *Pararistolochia* (*A. promissa*), one of subsection *Pentandrae* (*A. nelsonii*), two of subsection *Hexandrae* (*A. mishuyacensis* and *A. trilobata*), once in group *Dipharus* (*A. pohliana*), and once in *A. grandiflora*. Fimbriae are restricted only to some species of subsection *Gymnolobus*; however, they have evolved independently at least three times, one in *A. lindnerii*, one in *A. didyma* plus *A. ridicula*, and one in the *A. passifloraeifolia* + *A. tigrina* + *A. xerophytica* clade.

Changes in stamen and carpel merosity within *Aristolochia* are all derived traits, with respect to the plesiomorphic hexamerous condition. The presence of more than six stamens in some members of subgenus *Pararistolochia* is a derived trait. The presence of five stamens, five stigmatic lobes, and five carpels are also derived traits that appear as unique events in the lineage *Aristolochia* subsect. *Pentandrae*. These characters are not simply correlated with each other, because the number of carpels in other members of the family does not always correspond to the number of stamens; for example, there are twelve stamens and six carpels in *Asarum* and *Saruma*, four carpels and 6-36 stamens in *Thottea*, or six stamens and three gynostemium lobes in *Aristolochia* subgen. *Siphisia*. The correspondence in number between the stamens and the carpels in most species of *Aristolochia*, including *Euglypha* and *Holostylis*, might be related to the fact that both stamen and carpel primordia develop in close contact with each other (González & Stevenson, 2000b).

Character Evolution - Seed dispersal: Seeds of many species of *Aristolochia* are adapted to at least two different dispersal mechanisms, anemochory and zoochory (Fig. 4). Winged, flattened seeds are found in a number of species. Whereas rectangular seeds with two wings (Fig. 4I) are a synapomorphy for the clade *A. acutifolia*, *A. maxima* and *A. trianae*, 1-winged, triangular or rhomboidal (Fig. 4H) seeds have evolved three different times, once in a clade within subsection *Diplolobus*, and two times within subsection *Gymnolobus* (Fig. 16).

On the other hand, sticky funicular outgrowths (arils) that play a role in zoochory (including myrmecochory) evolved four different times in the Aristolochiaceae, once in *Asarum*, once in *Aristolochia odoratissima*, once in *A. leuconeura*, and once in *A. didyma* (Fig. 16). This is reflected in at least three distinct structural differences of these arils. In *Asarum*, sticky arils are formed by 2-4 layers of large, translucent cells formed from the funicle (Fig. 4B). In *Aristolochia*, it consists of a massive secretion from the funicle plus the chalaza (in *A. leuconeura*, Fig. 4F), or from epidermal and subepidermal cells of the funicle (in *A. didyma* and *A. odoratissima*; Fig. 4G).

A Brief Comment on Biogeography. The analysis suggests that the two major clades (subgenus *Siphisia* vs. the remaining Aristolochioideae; Fig. 5) more or less coincide with the Laurasian-Gondwanic vicariant event. Subgenus *Siphisia* is found primarily in North America and W temperate Asia. In addition, late cladogenesis events for the Central American species (i.e. *Aristolochia arborea*, *A.*

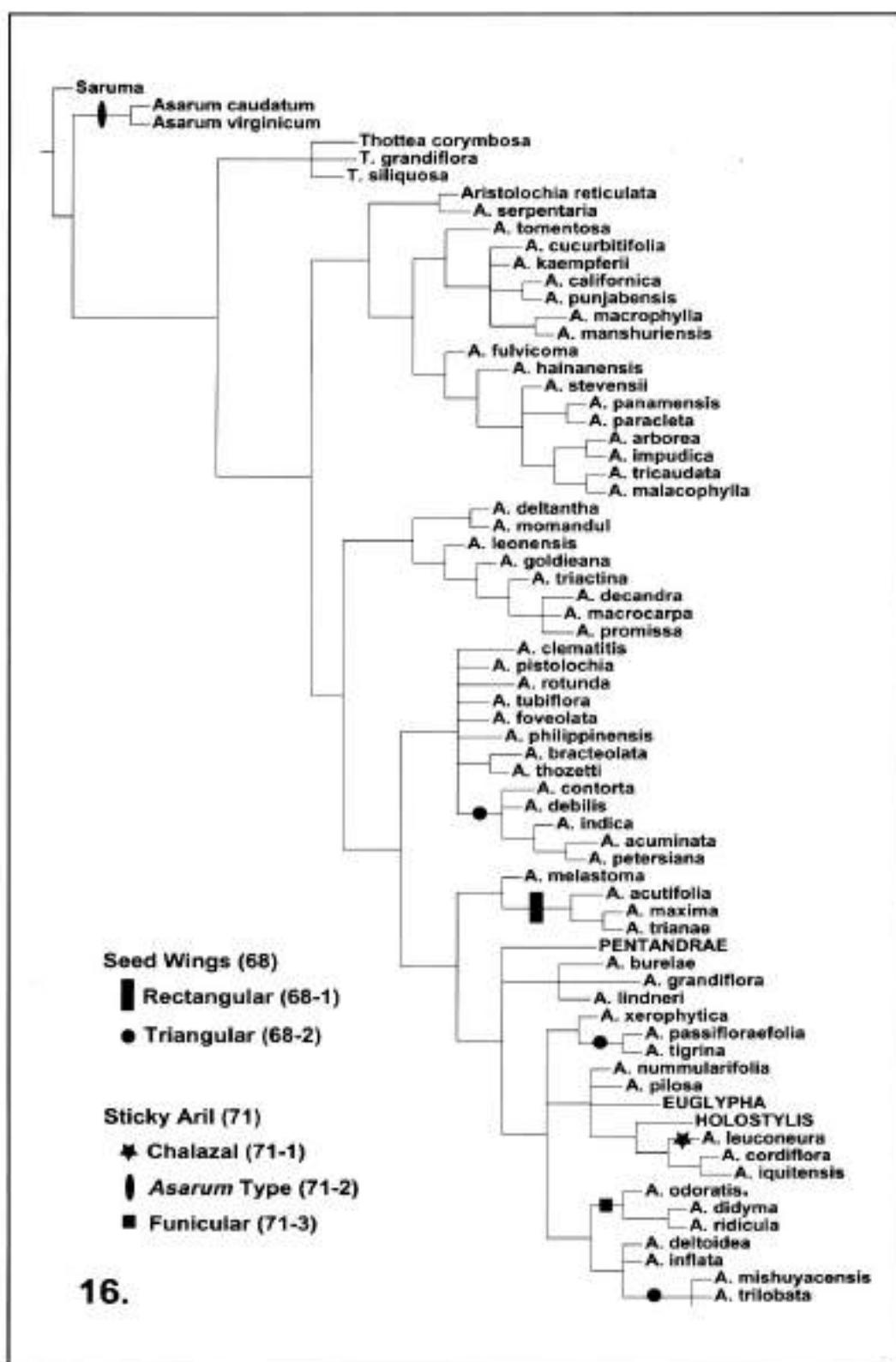


Figure 16. Distribution of characters related to seed appendages.

impudica, *A. malacophylla*, *A. panamensis*, *A. paracleta*, and *A. tricaudata*; Fig. 6) coincide with a later formation of most of Central America with respect to North America (see e.g., Briggs, 1987). Within the temperate species, two pairs of sister species are disjunct between temperate Asia and North America, *A. californica* + *A. punjabensis*; and *A. macrophylla* + *A. manshuriensis* (Fig. 6). The latter are an Eastern North American-Eastern Asian disjunct pair that are remarkably similar in terms of morphological characters. The current analysis, as well as molecular data (Murata *et al.*, 1999), shows them as sister species which argues against the viewpoint of Wen (1999) that such disjuncts may not be sister species. The remaining species of subgenus *Siphisia* in Asia are mainly temperate and subtropical. The tropical species are fewer and do not extend beyond India to the west or the Wallace line to the east.

The two major clades of subgenus *Pararistolochia* are also disjunct, one formed by the Australian and the New Guinean species and its sister group formed primarily by West African species (Fig. 8).

The third subgenus, *Orthoaristolochia*, has a much wider geographical distribution but the two major lineages within the subgenus are primarily Paleotropical (section *Diplolobus*)-Neotropical (section *Gymnolobus* + *Euglypha* + *Holostylis*) vicariants (Fig. 7).

Two major geographic regions are important in terms of sympatric distribution of major clades: Southeast Asia and Central America. Members of all the three subgenera occur together only in Malesia where several species of subgenus *Orthoaristolochia*, a few species of subgenus *Siphisia*, and one species of subgenus *Pararistolochia* (*A. decandra*) are found sympatrically (Hou, 1984). On the other hand, in Mexico and Central America, several species of the subgenus *Siphisia* are sympatric with several species of subgenus *Orthoaristolochia*. It is also in this area where the approximately 35 pentandrous species of *Aristolochia* have evolved, an important fact in terms of diversity within subgenus *Orthoaristolochia*.

Several authors (e.g. Raven & Axelrod, 1974; Simpson & Neff, 1985) have assumed a North-South dispersal route of *Aristolochia* in America. The present analysis argues against that point of view because the Laurasian elements have not been found south of Panama. In addition, *Aristolochia* in America is not a monophyletic group, indicating that sympatry of different clades in Central America is secondary in terms of the presence of the predominantly Laurasian subgenus *Siphisia* and the predominantly Gondwanian sect. *Gymnolobus*.

Conclusions

The present analysis supports the concept of the monophyly of *Thottea* + *Aristolochia* (Fig. 5) and this warrants to the conclusion that these two genera form a single lineage within the Aristolochiaceae as was implicit in Huber's (1985, 1993) system of classification (Fig. 1G). The analysis also shows that *Aristolochia s.l.* is paraphyletic and that most of the infrageneric taxa within *Aristolochia* are either para- or polyphyletic. Most of the traits related to the floral shape of the perianth, upon which these groups have been recognized, are shown to be independently acquired. Based on the resulting monophyletic groups, a revised classification of the subfamily Aristolochioideae consisting of two tribes, two subtribes, and five genera is proposed here. The new combinations and nomenclatural aspects of infrageneric taxa will be published elsewhere. For practical reasons, we are in favor of recognizing *Aristolochia* in a broader sense than that given by Huber (1985, 1993), because the generic recognition of *Euglypha*, *Holostylis* and *Einomeia* (i.e. the pentandrous species; Fig. 11) would require the establishment of as many as 12 distinct genera, and would collapse the nomenclature of the largest groups of species of *Aristolochia*. Thus, the formal classification proposed here is:

Aristolochioideae

Tribe Bragantieae Klotzsch

Thottea Rottböll

Tribe Aristolochieae

Subtribe Isotrematinae H. Huber

Endodeca Rafinesque

Isotrema Rafinesque

Subtribe Aristolochiinae

Pararistolochia Hutchinson & Dalziel

Aristolochia L. (including *Euglypha* Chodat & Hassler and *Holostylis* Duchartre)

Acknowledgments

The first author is deeply indebted to the Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas", COLCIENCIAS, for all the academic and financial support received during his Ph. D. studies in the City University of New York (CUNY), as part of the "Programa de Capacitación de

Recursos Humanos para la Ciencia y la Tecnología" (contract 32-1995). He also thanks the **Universidad Nacional de Colombia**, for continuously supporting his research on the systematics and morphology of Aristolochiaceae. The present paper is part of his Ph. D. dissertation at CUNY, for which he is indebted to members of its **Graduate School and University Center**. Finally, the first author is deeply grateful to Dr. *Jim Grimes*, at the Royal Botanic Gardens, Melbourne, Australia, for his important comments on this research, and especially for all the training on cladistic and laboratory (LM and SEM) techniques received from him.

Literature Cited

- Adanson, M. 1763. Familles des plantes. Paris.
- Ahumada, L.Z. 1967. Revision de las Aristolochiaceae argentinas. *Opera Lilloana* 16: 1-148.
- Baldacci, A. 1894. Affinita delle Aristolochiacee e dei generi Aristolochiacei. *Boll. Soc. Bot. Ital.* 1894: 49-54.
- Bartling, F. T. 1830. Ordines Naturales Plantarum, eorumque characteres et affinitates adjecta generum enumeratione. Göttingae.
- Behnke, H. D. 1988. Sieve-element plastids, phloem protein, and evolution of flowering plants: III. Magnoliidae. *Taxon* 37: 699-732.
- . 1991. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons. *Aliso* 13: 167-182.
- Bentham, G. & J. D. Hooker. 1880. Aristolochiaceae. *Genera Plantarum* 3: 121-125.
- Bharathan, G. & E. Zimmer. 1995. Early branching events in monocotyledons partial 18s ribosomal DNA sequence analysis. In P.J. Rudall et al. (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*, 1: 81-107. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Blume, C. L. 1827. *Enumeratio Plantarum Javae*.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino-acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Briggs, J. C. 1987. *Biogeography and Plate Tectonics*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Brown, R. 1821. An account of a new genus of plants named *Rafflesia*. *Trans. Linn. Soc. London* 13: 1-34, t. 15-22.
- Carlquist, S. 1993. Wood and bark anatomy of Aristolochiaceae: systematic and habitat correlations. *IAWA Bull.* 14: 341-357.
- Cheng, C. Y. & C. S. Yang. 1983. A synopsis of the chinese species of *Azaran* (Aristolochiaceae). *J. Arnold Arb.* 64: 565-597.
- & ———. 1988. *Saruma* & *Azaran*. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* 24: 160-196.
- Cocucci, A. E. 1983. New evidence from embryology in Angiosperm Classification. *Nordic J. Bot.* 3: 67-73.
- Corner, E. J. H. 1976. *The Seeds of Dicotyledons*. Vols. 1-2. Cambridge Univ. Press.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Dahlgren, R. T. M. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* 3: 119-149.
- & K. Bremer. 1985. Major clades of the angiosperms. *Cladistics* 1: 349-368.
- & H. T. Clifford. 1982. *The Monocotyledons: a comparative study*. Academic Press.
- Davis, P. H. & M. S. Khan. 1961. *Aristolochia* in the Near East. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 23: 545-546.
- Delpino, F. 1893. Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle piante. Quinta memoria. *Mem. Reale Accad. Sci. Ist. Bologna, Ser. V*, 240-244.
- Dickison, W. C. 1992. Morphology and anatomy of the flower and pollen of *Saruma henryi* Oliv., a phylogenetic relict of the Aristolochiaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 119: 392-400.
- Donoghue, M. J. & J. A. Doyle. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In P. R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae*, 1: 17-45. Clarendon Press, Oxford.
- Duchartre, P. 1854a. Tentamen methodicae divisionis generis *Aristolochia*. *Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 4*, 2: 29-76.
- . 1854b. Sur les prétendues stipules des *Aristoloches*. *Bull. Soc. Bot. France* 1: 56-60.
- . 1864. Aristolochiaceae. In A. DC. *Prodromus* 15(1): 421-498.
- Dumortier, B. C. 1822. *Commentationes Botanicae. Observations botaniques*. Tournay.
- Endress, P. K. 1990. Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms (Magnoliidae). *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 5-34.
- . 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Erbar, C. & P. Leins. 1994. Flowers in Magnoliidae and the origin of flowers in other subclasses of the Angiosperms. I. The relationships between flowers of Magnoliidae and Alismatidae. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 8: 193-208.
- Fiorini, G. 1987. Numero cromosomico di una *Aristolochia* raccolta in territorio jugoslavo. *Inform. Bot. Ital.* 19: 265-266.
- Franchet, M. A. 1882. *Aristolochiaceae, Sertalum Somalense*. Paris.
- Goloboff, P. 1993. *Nona, version 1.6*. Program and documentation. Distributed by the author, Buenos Aires.
- González, F. 1990. Aristolochiaceae. Flora de Colombia. Monografía No. 12. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- . 1991. Notes on the Systematics of *Aristolochia* subsect. *Hexandrae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 497-503.
- . 1997. Hacia una filogenia de *Aristolochia* y sus congéneres neotropicales. *Caldasia* 19: 93-108.

- . 1999a: A phylogenetic analysis of the Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Ph. D. Dissertation, The City University of New York.
- . 1999b: Inflorescence morphology and the systematics of Aristolochiaceae. *Syst. Geogr. Pl.* 68: 159-172.
- . 1999c: Un nuevo nombre para *Holastylis reniformis* (Aristolochiaceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 23 (88): 337-339.
- & D.W. Stevenson. 2000a: Perianth development and systematics of *Aristolochia*. *Flora* 195: 370-391.
- & ———. 2000b: Gynostemium development in *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 122: 249-291.
- Gregory, M. P. 1956. A phyletic rearrangement in the Aristolochiaceae. *Amer. J. Bot.* 43: 110-122.
- Hennig, S., W. Barthlott, I. Meusel & I. Theisen. 1994. Mikromorphologie der Epicuticularwachse und die Systematik der Magnoliidae, Ranunculidae und Hamamelididae. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* 90: 1-60.
- Hoehne, E. C. 1942. Aristolochiaceae. *Flora Brasílica* 15(2): 3-141, 1-123.
- Hou, D. 1981. Florae Malesiana Praecursores LXII. On the genus *Thottea* (Aristolochiaceae). *Blumea* 27: 301-332.
- . 1984. Aristolochiaceae. *Flora Malesiana Series* 10, 1: 53-108.
- Huber, H. 1977. The treatment of the monocotyledons in an evolutionary system of classification. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 1: 285-298.
- . 1985. Samenmerkmale und Gliederung der Aristolochiaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 277-320.
- . 1993. Aristolochiaceae. In: K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2: 129-137.
- Hutchinson, J. 1969. *Evolution and phylogeny of flowering plants*. London, Academic Press.
- & J. M. Dalziel. 1927. Aristolochiaceae. *Fl. West Tropical Africa*, 1st edition, pp. 75-78.
- Hwang, S.-M. 1988. *Thottea* and *Aristolochia*. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* 24: 196-245.
- Jussieu, A. L. de. 1789. Aristolochiae. *Gen. Pl.* 74-75. Paris.
- Kelly, L. 1997. A cladistic analysis of *Asarum* (Aristolochiaceae) and implications for the evolution of herkogamy. *Amer. J. Bot.* 84: 1752-1765.
- . 1998. Phylogenetic relationships in *Asarum* (Aristolochiaceae) based on morphology and ITS sequences. *Amer. J. Bot.* 85: 1454-1467.
- Klotzsch, F. 1859. Die Aristolochiaceae des Berliner Herbariums. *Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss., Berlin* 1859: 571-625.
- Kolakovskiy, A. A. 1957. Pervoe dopolnenie k kodorskoj flore (Mezotatars) (in Russian). *Trudy Suhumsk. Bot. Sada*. 10.
- . 1964. Plotsoenovaja flora Pitsundi. *Trudy Suhumsk. Bot. Sada*. 14. (in Russian).
- Kratzer, J. 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. *Flora* 110: 275-343.
- Kubitzki, K. 1993. (ed.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. 2. Springer Verlag.
- Kulkarni, A. R. & K. S. Patil. 1977. *Aristolochioxylon prakashi* from the Deccan Intertrappean Beds of Warda District, Maharashtra. *Geophytol.* 7: 44-49.
- Lammers, T. G., T. E. Stuessy & M. O. Silva. 1986. Systematic relationships of the Lactoridaceae: An endemic family of the Juan Fernandez Islands, Chile. *Pl. Syst. Evol.* 152: 3-4.
- Leins, P. & C. Erbar. 1985. Ein Beitrag zur Blütenentwicklung der Aristolochiaceen, einer Vermittlergruppe zu den Monokotylen. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 343-368.
- & ———. 1995. Das frühe Differenzierungsmuster in den Blüten von *Saruma henryi* Oliv. (Aristolochiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 365-376.
- & W. A. van Heel. 1988. Note on the floral development of *Thottea* (Aristolochiaceae). *Blumea* 33: 357-370.
- Lindley, J. 1831. *Introd. Nat. Syst. Bot.* New York, G. C. & H. Carville.
- . 1853. *The Vegetable Kingdom*. Third edition. London, Bradbury & Evans.
- Loconte, H. & D. W. Stevenson. 1991. Cladistics of the Magnoliidae. *Cladistics* 7: 267-296.
- Ma, J.S. 1989. A revision of *Aristolochia* Linn. from E. & S. Asia. *Acta Phytotax. Sin.* 27: 321-364.
- . 1990. The geographical distribution and the system of Aristolochiaceae. *Acta Phytotax. Sin.* 28: 345-355.
- . 1992. A taxonomic revision on genus *Aristolochia* subgenus *Pararistolochia*. *Acta Phytotax. Sin.* 30: 508-514.
- MacGinitie, H. D. 1953. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado. *Publ. Carnegie Inst. Wash.* 599: 1-197.
- . 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 83: 1-140.
- . 1974. An early middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka Volcanic province, northwestern Wind River Basin, Wyoming. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 108: 1-103.
- Masters, M. T. 1875. Aristolochiaceae. In: C.F.P. von Martius (ed.), *Fl. Brasiliensis* 4(2): 77-114, 1. 17-26.
- Mohana Rao, P. R. 1989. Seed and fruit anatomy in *Aristolochia* and *Asarum* with a discussion on the affinities of Aristolochiaceae. *J. Swamy Bot. Cl.* 6: 105-119.
- Morawetz, W. 1985. Beiträge zur Karyologie und Systematik der Gattung *Thottea* (Aristolochiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 329-342.
- Murata, J., H. Murata & T. Sugawara. 1999. Molecular phylogeny of *Aristolochia*. Abstracts XVI Intl. Botanical Congress, St. Louis, Missouri, p. 707.
- Nakai, T. 1936. Aristolochiaceae. *Flora Sylvatica Koreana* 21: 1-28, 1. 1.

- Nardi, O. I., M. W. Chase & P. K. Endress.** 1998. A combined cladistic analysis of the angiosperms using rbcL and non-molecular data sets. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 137-212.
- Nardi, E.** 1984. The genus *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) in Italy. *Webbia* 38: 221-300.
- . 1991. The genus *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) in Greece. *Webbia* 45: 31-69.
- Neinhuis, C., T. Borsch & K. W. Hill.** 1999. Phylogenetic relationships within Aristolochiaceae based on trnT-trnF sequences. Abstracts XVI International Botanical Congress, St. Louis, Missouri, p. 351.
- Nixon, K.** 2001. Winclada version 0.9.99.m24, Program and documentation. Published by the author. Ithaca, New York.
- Parsons, M. J.** 1996. New species of *Aristolochia* and *Parastolochia* (Aristolochiaceae) from Australia and New Guinea. *Bot. J. Linn. Soc.* 120: 199-238.
- Periasamy, K.** 1966. Studies on seeds with rinate endosperm. VI. Ruminant in the Araliaceae, Aristolochiaceae, Caprifoliaceae and Ebenaceae. *Proc. Indian Acad. Sci.* 64, sect. B. 1966.
- Pfeifer, H. W.** 1966. Revision of the North and Central American hexandrous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 53: 115-196.
- . 1970. A taxonomic revision of the pentandrous species of *Aristolochia*. *Univ. Connecticut Publ. Series*, 134 pp.
- Phuphathanapong, L.** 1987. Aristolochiaceae. In: T. Smitinand & K. Larsen (eds.), *Flora of Thailand* 5(1):1-31.
- Ponce, O.** 1978. Le genre *Parastolochia*, Aristolochiaceae d'Afrique tropicale. *Adansonia*, ser. 2, 17: 465-494.
- Qiu, Y. L., J. Lee, F. Bernasconi-Quadroni, D. E. Soltis, P. S. Soltis, M. Zanis, E. A. Zimmer, Z. Chen, V. Savolainen & M. W. Chase.** 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402: 404-407.
- Rafinesque, C.S.** 1828. *Medicinal Flora* 1: 61-65.
- . 1836. *Flora Telluriana*, Centur. I-XII, pp. 97-99.
- Raven, P. H. & D. I. Axelrod.** 1974. Angiosperm biogeography and past continental movement. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- Schmidt, O. C.** 1935. Aristolochiaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2, 16b: 204-242.
- Sharma, A. K. & B. Varma.** 1959. The somatic chromosomes of five species of *Aristolochia*. *Phyton (Argentina)* 12: 101-108.
- Simpson, B. B. & J. L. Neff.** 1985. Plants, their pollinating bees, and the great American interchange. Pp. 427-452 In: F.G. Stehlé & S.D. Webb (eds.), *The Great American Interchange*, Plenum Press, New York.
- Solereder, H.** 1889a. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 10: 410-524.
- . 1889b. Aristolochiaceae. Die natürlichen Pflanzenfamilien, pp. 264-273.
- Soltis, D., P. S. Soltis, D. L. Nickrent, L. A. Johnson, W. H. Hahn, S. B. Hoot, J. A. Sweere, R. K. Kuzoff, K. A. Kron, M. W. Chase, S. M. Swensen, E. A. Zimmer, S-M. Chaw, L. J. Gillespie, W. J. Kress & K. J. Sytsma.** 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 1-49. 1997.
- Stevenson, D. W. & H. Loconte.** 1995. Cladistic analysis of monocot families. In P. J. Rudall et al. (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*, 2: 543-578. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Sugawara, T. & J. Murata.** 1992. Chromosome numbers of eight species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) from East Asia. *Acta Phytotax. Geobot.* 43: 27-30.
- Suessenguth, K.** 1921. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. *Beih. Bot. Centralbl.* 38: 1-79.
- Takhtajan, A. L.** 1996. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, 643 pp.
- Tobe, H., T. F. Stuessy, P. H. Raven & K. Oginuma.** 1993. Embryology and karyomorphology of Lactoridaceae. *Amer. J. Bot.* 80: 933-946.
- Tucker, S. & A. W. Douglas.** 1996. Floral structure, development, and relationships of paleoherbs: *Saruma*, *Cabomba*, *Lactoris*, and selected Piperales. Pp. 141-175 In: D.W. Taylor & L. J. Hickey (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*. New York, Chapman & Hall.
- Van Tieghem, P.** 1900. Sur le genre *Hocquartia*. *J. Bot. (Moroc)* 14: 65-68. 1900.
- Weintraub, J. D.** 1995. Host plant association patterns and phylogeny in the tribe Troidini (Lepidoptera: Papilionidae). Pp. 307-316 In: J. M. Scriber, V. Tsubaki & R. C. Lederhouse (eds.) *Swallowtail butterflies: their ecology and evolutionary biology*. Scientific Publishers, Inc.
- Wen, J.** 1999. Evolution of Eastern Asian and Eastern North American disjunct distributions in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 421-455.
- Wyatt, R.** 1955. Floral morphology and phylogeny of the Aristolochiaceae. Ph.D. thesis, University of North Carolina.

Appendix 1. Characters and character states used in the cladistic analysis

0. Habit. (0) herbaceous, (1) woody at least in the roots and/or rhizomes. 2 steps. CI = .50 RI = .75
1. Growth units. (0) sympodial, (1) monopodial. 2 steps. CI = .50 RI = .66. Whereas growth units of *Saruma* and *Asarum* are sympodial, those of *Aristolochia*, *Euglypha*, *Holostylis*, and *Thottea* are monopodial; some Australian and New Guinean species of subgenus *Pararistolochia* (e.g. *A. deltantha*) might have sympodial growth units (González, 1999a, b).
2. Elongating shoots. (0) nearly straight (Fig. 2B), (1) strongly sinuous (Fig. 2A). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
3. Number of axillary buds. (0) one, (1) two or more (see González, 1999a, b). 2 steps. CI = .50 RI = .66
4. Arrangement of axillary buds. (0) uniseriate, (1) biseriata. 5 steps. CI = .20 RI = .33. When two or more buds occur in the same leaf axil, they are arranged either in one or in two rows (González, 1999a, b).
5. Mature stems. (0) circular, (1) medially constricted. 5 steps. CI = .20 RI = .55. Stems in some species of *Aristolochia* become medially constricted thus producing a "figure 8" form in transverse section.
6. Hooked trichomes. (0) absent, (1) present. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
7. Leaf expansion. (0) normal, (1) delayed. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00. In most of the Aristolochiaceae, the leaf primordium begins differentiation into petiole and blade in plastochrone 3-4 and the blade expands relatively rapidly (Fig. 2C); in other species the differentiation occurs at a late stage, and blade expansion is delayed (Fig. 2D).
8. Vegetative prophyll. (0) non-pseudostipular (Fig. 2B), (1) pseudostipular (Fig. 2E). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00. In a group of Neotropical species, the prophyll of each renewal shoot develops into a sessile, round, clasping leaf called a pseudostipule (Duchartre, 1854b; González, 1990).
9. Petiole abscission zone. (0) absent (Fig. 3C), (1) present (Fig. 3D). 2 steps. CI = .50 RI = .94
10. Petiole base. (0) U-shaped (Fig. 3A), (1) semicircular (Fig. 3B). 2 steps. CI = .50 RI = .88
11. Position of the partial florescence. (0) along leafy, elongated, main branches, (1) in lateral racemes, (2) along bracteate, terminal portions of the main axis, which usually have shortened internodes (see González, 1999b). 2 steps. CI = 1.00 RI = 1.00. It is unclear if partial florescences in *Thottea grandiflora* are cymose. Thus, we have coded this character as unknown in this species.
12. Partial florescence. (0) uniflowered, (1) bi/multiflowered (see González 1999 b). 11 steps. CI = .09 RI = .64. Inflorescence development of *Thottea corymbosa* and *T. grandiflora* is unknown, preventing the coding of this and characters 13-19 in these species.
13. Subtending leaves (0) expanded, (1) reduced (González, 1999b). 3 steps. CI = .33 RI = .66
14. Flower. (0) bracteate, (1) non-bracteate (see González, 1999b). 2 steps. CI = .50 RI = .94
15. Bract expansion. (0) non-clasping, (1) clasping. 5 steps. CI = .20 RI = .71
16. Bract base. (0) non-peltate, (1) peltate. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
17. Bract shape. (0) similar in shape and size to leaves, (1) reduced. 2 step. CI = .50 RI = .66
18. Inflorescence internodes. (0) elongated, (1) shortened (see González, 1999b). 2 steps. CI = .50 RI = .75. Internodes along the main axis of the inflorescences are elongated (> 2 cm); in some species of *Aristolochia*, the internodes are extremely shortened (< 1 cm).
19. Inflorescence phyllotaxis. (0) distichous, (1) spiral (helicoid; see González, 1999b). 3 steps. CI = .33 RI = .80
20. Peduncle abscission zone. (0) absent, (1) present (see González, 1999b). 4 steps. CI = .25 RI = .81
21. Perianth series. (0) two, (1) one. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
22. Perianth shape. (0) rotate, (1) campanulate, (2) tubular. 3 steps. CI = .66 RI = .80
23. Perianth. (0) non-stipitate, (1) stipitate. 4 steps. CI = .25 RI = .50. This character is not applicable to *Asarum* and *Saruma*, because the perianth in these genera is continuous with the peduncle. In the other genera, the perianth may have a basal stipe or not (see González & Stevenson, 2000a).
24. Perianth base. (0) symmetrical, (1) strongly asymmetrical (see González & Stevenson, 2000a). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
25. Perianth. (0) not differentiated, (1) differentiated into utricle, tube and limb. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
26. Perianth concavity. (0) absent, (1) adaxial, (2) abaxial. 3 steps. CI = .66 RI = .96. In *Aristolochia* subgen. *Siphisia* and subgen. *Pararistolochia*, and in *A. grandiflora* the concave side of the flower is formed on the adaxial side of the flower, i.e. away from the median perianth lobe. In the remaining species, the concavity is formed on the abaxial side of the flower (see González & Stevenson, 2000a).
27. Perianth abscission zone. (0) absent, (1) present. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00. In all species of *Aristolochia* and *Thottea*, a constriction is formed above the ovary that functions as an abscission zone by means of which the perianth and the gynostemium fall off (see González & Stevenson, 2000a).

28. Second order perianth veins. (0) present, (1) absent (see **González & Stevenson**, 2000a). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
29. Syrix. (0) absent, (1) incomplete, (2) complete. 8 steps. CI = .25 RI = .76. The syrix is an inner flange formed between the utricle and the tube. This and the characters 30-32 are not applicable to *Asarum*, *Saruma* and *Thottea*, because the flowers in these genera are not differentiated into utricle and tube.
30. Tube position. (0) longitudinal, (1) oblique. 3 steps. CI = .33 RI = .81. At anthesis, the tube extends straight out from the utricle or is oblique to it, thus forming a sharp angle.
31. Tube curvature. (0) strong (U-shaped), (1) slight (see **González & Stevenson**, 2000a). 2 steps. CI = .50 RI = .94. Within *Aristolochia* subsect. *Pentandrae*, most of the species have a slightly curved tube; however, *A. acontophylla*, *A. cardiantha*, *A. foetida*, *A. micrantha*, *A. monticola*, and *A. tresmariae* have a U-shaped tube. Therefore this character was coded as polymorphic for this subsection.
32. Tube. (0) distally inflated, (1) not inflated, (2) evenly inflated and almost as wide as the utricle. 3 steps. CI = .66 RI = .94
33. Conical perianth trichomes. (0) absent, (1) present (see **González & Stevenson**, 2000a). 2 steps. CI = .50 RI = .95
34. Annulus. (0) absent, (1) present. 6 steps. CI = .16 RI = .58. The annulus is a circular flange at the flower entrance. One species of subsection *Pentandrae* (*A. secunda*) has an annulus, thus we coded this character as polymorphic for this subsection.
35. Limb symmetry. (0) regular, (1) monosymmetric. 3 steps. CI = .33 RI = .89
36. Limb lobes at anthesis. (0) three, (1) one, (2) two, one upper and one lower, (3) two, lateral (see **González & Stevenson**, 2000a). 4 steps. CI = .75 RI = .96
37. Tail-like appendage(s) on perianth. (0) absent, (1) present. 4 steps. CI = .25 RI = .40. In some species of *Aristolochia*, the perianth ends in a tail(s). One species of subsection *Pentandrae* (*A. nelsonii*) and one of section *Dipharus* (*A. pohliana*) have a tail-like appendage, thus, we have coded this character as polymorphic in both taxa.
38. Perianth limb. (0) non fimbriate, (1) fimbriate. 3 steps. CI = .33 RI = .60. Some species of *Aristolochia* have fimbriae on the limb.
39. Limb protrusion. (0) absent, (1) present (see **González & Stevenson**, 2000a). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00. In a few species of *Aristolochia* subgen. *Siphisia*, the limb base has a massive process that projects in front of the flower entrance.
40. Stamen number. (0) 12, (1) 24, (2) 8-10, (3) 6, (4) 5, (5) >25. 6 steps. CI = .83 RI = .85. We have coded 8-10 stamens (and 8-10 gynostemium lobes in character 56) because this range corresponds to the infraspecific variation in most of the species of *Aristolochia* subgen. *Pararistolochia* where it occurs (**Poncey**, 1978).
41. Stamen series. (0) two, (1) one. 2 steps. CI = .50 RI = .66
42. Stamens. (0) equidistant, (1) grouped. 2 steps. CI = .50 RI = .94. In some species of *Thottea* and in *Aristolochia* subgen. *Siphisia*, the stamens are grouped. This character is not simply related to the presence of three gynostemium lobes in subgenus *Siphisia* because in *Thottea* stamens are grouped even though there is no gynostemium (see **González & Stevenson**, 2000b).
43. Stamens. (0) free, (1) fused forming a gynostemium (see **González & Stevenson**, 2000b). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
44. Stamen dehiscence. (0) functionally introrse (see **Dickison**, 1992), (1) extrorse. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
45. Anthers. (0) with filament, (1) sessile. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
46. Anther length. (0) less than half the length of the gynostemium, (1) > half the length of the gynostemium. 2 steps. CI = .50 RI = .94
47. Pollen sculpturing. (0) reticulate, (1) microreticulate, (2) fossulate, (3) areolate, (4) psilate (see **González** 1999a). 6 steps. CI = .66 RI = .88
48. Pollen aperture. (0) sulcate, (1) porate, (2) inaperturate. 2 steps. CI = 1.00 RI = 1.00
49. Pollen ridge. (0) absent, (1) poorly differentiated, (2) markedly differentiated (see **González**, 1999a). 3 steps. CI = .66 RI = .87. A long, broad ridge of exine is formed in pollen of all members examined of subgenus *Pararistolochia*.
50. Supratectal warts. (0) none, (1) small, (2) large (see **González**, 1999a). 4 steps. CI = .50 RI = .66
51. Ovary position. (0) semiinferior, (1) inferior (see **González & Stevenson**, 2000b). 2 steps. CI = .50 RI = 0
52. Ovary shape. (0) globose, (1) elongated and narrow. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
53. Carpels. (0) partially apocarpous, (1) syncarpous (see **González & Stevenson**, 2000b). 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
54. Mature carpels. (0) 6, (1) 5, (2) 4. 2 steps. CI = 1.00 RI = 1.00. In *Thottea* only four of the six carpels develop (**González & Stevenson**, 2000b).
55. Stigmas. (0) free, (1) connate (see **González & Stevenson** 2000b). 2 steps. CI = .50 RI = 0. Presence of true stigmas in *Thottea* is controversial (**Leins et al.**, 1988), so we have coded this and the next character as unknown in this genus.

56. Gynostemium lobes. (0) 6, (1) 5, (2) 3, (3) 8-10, (4) 12. 4 steps. CI = 1.00 RI = 1.00. We have coded this character as partially polymorphic in *Aristolochia reticulata* and *A. serpentaria*, based on the number of lobes in mature flowers; however, in both species, only three lobes initiate, and additional lobes in these species occur by secondary division of the three lobes. *Holostylis*, usually described as having an entire gynostemium, has 6 vestigial lobes (González & Stevenson, 2000b) and is here coded as state (0). The number of gynostemium lobes is not simply correlated to the number of stamens; for example, all species of *Aristolochia* subgen. *Siphisia* have 6 stamens but only 3 gynostemium lobes; numbers are also different in some species of subgen. *Pararistolochia* (Poncey, 1978), especially in *A. goldieana*, where there are 12 gynostemium lobes and 24 stamens.
57. Stigmatic papillae. (0) present, (1) absent. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
58. Position of the stigmatic papillae. (0) terminal, (1) lateral/basal. 3 steps. CI = .33 RI = .92. By the time of anthesis these papillae are either terminal and marginal or lateral/basal with respect to the gynostemium lobes. In *Aristolochia*, the latter occurs because of a strong outgrowth of the papillate zone, which remains at the base of the gynostemium lobes, giving the impression of a roof-like evagination above the anthers. *Aristolochia* subsection *Diplolobus* has traditionally been described as having the latter condition, but this is also present in the species of subgenera *Siphisia* and *Pararistolochia* (González & Stevenson, 2000b).
59. Fruit surface. (0) smooth, (1) warty. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
60. Pericarp. (0) membranous to chartaceous, (1) strongly lignified. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
61. Mesocarp. (0) dry, (1) fleshy. 2 steps. CI = .50 RI = .87
62. Fruit. (0) ventricidal, (1) septifragal, (2) irregularly dehiscent, (3) indehiscent. 5 steps. CI = .40 RI = .89
63. Fruit dehiscence. (0) basipetal, (1) acropetal. 4 steps. CI = .25 RI = .86
64. Fruit septae. (0) entire, (1) lattice-like. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
65. Seeds per carpel. (0) >5, (1) 1-2. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
66. Seed contour. (0) concave-convex, (1) flattened, (2) trigonous. 8 steps. CI = .25 RI = .80. In transverse section, the contour of the seed proper appears concave-convex (Fig. 4A, B, D), flattened (Fig. 4C, E-I), or extremely curved and with the margins touching each other (González, 1999a; Hou, 1981; Huber, 1985).
67. Shape of the seed proper. (0) ovoid (Fig. 4), (1) ellipsoid. 1 step. CI = 1.00 RI = 1.00
68. Seed wings. (0) absent or vestigial (Figs. 4A-G), (1) two, rectangular (Fig. 4I), (2) one, triangular-rhomboidal (Fig. 4H). 4 steps. CI = .50 RI = .81. Vestigial wings sometimes exist, as very short, incomplete, spongy projections peripheral to the seed proper; they do not surround the seed margin completely.
69. Funicle. (0) free from the seed (Fig. 4C, D), (1) fused to the seed (Fig. 4A, B, E-I). 3 steps. CI = .33 RI = .77
70. Funicle. (0) massive (Fig. 4A-D, F), (1) filiform (Fig. 4I), (2) papery, incomplete (Fig. 4H), (3) papery, complete (Fig. 4E, G). 10 steps. CI = .30 RI = .69. When the funicle is papery, it can completely cover the adaxial side of the seed (i.e. complete; Fig. 4E) or not (i.e. incomplete; Fig. 4H).
71. Sticky aril. (0) absent, (1) chalazal-funicular, (2) *Asarum* type, (3) funicular. 4 steps. CI = .75 RI = .50. Whereas in *Asarum* the aril is formed by 2-4 layers of large cells originating from the funicle (Fig. 4B), in *Aristolochia leuconera* and *A. odoratissima*, the aril consists of excretions from the funicle and the chalaza in the former (Fig. 4F) or from epidermal and subepidermal cells of the whole funicle in the latter (Fig. 4G).

LAS GRAMÍNEAS EN COLOMBIA

por

Polidoro Pinto-Escobar¹

Resumen

Pinto-Escobar, P.: Las gramíneas en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **26**(98): 59-68, 2002. ISSN 0370-3908.

Se presenta una síntesis histórica de la familia Gramineae en el territorio de Colombia, acompañada de una reseña sobre morfología y fitogeografía de la misma.

Palabras clave: agrostología, Colombia, Gramineae, historia de la ciencia, fitogeografía, morfología.

Abstract

A historical account on the study of the family Gramineae in Colombia is here presented, along with a review on its morphology and phytogeography.

Key words: Colombia, Agrostology, Gramineae, History of science, phytogeography, morphology.

Es curioso anotar que una familia tan importante para la vida del hombre como la de las Gramíneas, ha pasado casi desapercibida desde los albores del conocimiento botánico en nuestro país.

En los diarios de la Expedición Botánica sólo hay tres referencias y las tres evidentemente sin mayor importancia: el 20 de mayo de 1783, habla Mutis de un pasto, el que posiblemente se trata de *Tripsacum australe*; el 1° de junio del mismo año Mutis se refiere al *Coix lacina jobi* y el 10 de agosto hace referencia a la *Guadua angustifolia* y eso es todo.

El primero en tratar con cierta extensión de algunas gramíneas fue don Eloy Valenzuela y Mantilla, agregado Botá-

nico de la Expedición en dos artículos publicados en el Semanario de la Nueva Granada en 1809. El primero sobre una especie de *Paspalum* y el segundo sobre una variedad de *Sacharum officinalis*, junto con un pequeño herbario agrostológico, hoy depositado en el "Museo Francisco José de Caldas" de Bogotá con las notas inéditas que sobre él dejó. Esta pequeña joya fue cedida a dicho Museo por el Padre Jaime Hincapié, quien fuera director del Museo de Pasca.

Sobre las gramíneas no existieron estudios de conjunto en el siglo XIX y en la mayor parte del siglo XX.

Algunos autores se han limitado a describir especies nuevas, entre otros los alemanes Johann Flügge (1810) y

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Apartado 44763. Bogotá D. C. Colombia.

Karl Segismund Kunth (1812, 1822); **Alexander von Humboldt** y **Aimée Bonpland** (1816); el suizo y el austriaco **Johan Jakob Roemer** y **Joseph August Schultes** (1812); el alemán **Ernst Gottlieb Steudel** (1840); los ingleses **Munro** (1868) y **George Bentham** (1881); el bohemio, hoy diríamos checo, **Eduard Hackel** (1889, 1910); el alemán **Robert Knuds Friederich Pilger** (1898, 1899, 1908); el estadounidense **Albert Spear Hitchcock** (1925); el holandés **Jan Theodor Henrard** (1926); el norteamericano **Jason R. Swallen** (1931, 1943, 1948); el francés **Tutin** (1936), el sueco **Erik Asplund** (1939) y la americana **Lynn G. Clark** (1985).

Entre los granadinos y colombianos, Francisco José de Caldas dejó un cuadro sobre la nivelación de las plantas cultivadas entre La Plata y Santa Fé en el que zonifica el cultivo del maíz, la caña de azúcar, la cebada y el trigo.

Otro descriptor de algunas especies de gramíneas ha sido el Profesor **Hernando García Barriga** (1943, 1960).

En las últimas décadas **Pinto-Escobar** (1963, 66, 68, 76, 81, 85, 86) ha hecho algunos aportes al estudio de esta familia, entre los cuales se cuentan la revisión del género *Bromus*, el Catálogo de las Gramíneas de Cundinamarca y las Gramíneas de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada. Últimamente han aparecido varias revisiones genéricas de **Ximena Londoño** (1986, 1990) sobre las Bambuseas, de **J. Pinto-Nolla** sobre el género *Thrasya*, **Diego Giraldo** (2000-2001) ha tratado los *Axonopus* y se sabe de otros géneros que están por publicarse. Esto permite ser optimistas sobre el futuro de los estudios de la familia que nos ocupa, pues ya existe un grupo de jóvenes agrostólogos con formación académica sólida y entusiastas del tema.

La familia de las Gramineae (Poaceae) es sin duda una de las de más amplia distribución que existe. Se le atribuyen seiscientos géneros y cerca de diez mil especies. Para Colombia se han registrado ciento treinta géneros y unas ochocientas especies.

Tal profusión está ligada, entre otros factores, a su gran dispersión geográfica. Se la encuentra en todos los continentes y sobre la mayor parte de los islotes oceánicos. Está representada en todas las latitudes cuyos climas permiten el crecimiento de vegetales superiores desde el ecuador hasta la proximidad de los círculos polares donde sólo los líquenes la suceden.

Ciertas grandes familias muy evolucionadas se caracterizan por un aparato floral altamente diferenciado, construido siguiendo un tema fundamental común, con variaciones al infinito de sus elementos constitutivos. Es el caso de las Gramineae. Ellas son extremadamente di-

versas; su organización floral fundamental y su inflorescencia expresada por la espícula, se prestan sin perder sus caracteres esenciales a los arreglos más caprichosos. Pero esta variedad disimulada bajo apariencias austeras y monótonas, depende de menudos caracteres que un estudio minucioso permite revelar y comprender.

Conocidas desde el Cretáceo Superior, las Gramineae forman una familia muy evolucionada, su origen es desconocido y probablemente incognoscible (**Mangenot**, 1962).

Por su antigüedad histórica su área cubría ya continentes que el devenir geológico separó posteriormente.

Ecología de las gramíneas

Su rapidez y su potencia generativa le han permitido seguir paso a paso las fluctuaciones climáticas del pasado y el mismo género como por ejemplo *Festuca*, *Poa*, *Agrostis*, etc. pueblan las regiones árticas, antárticas y las altas montañas intermedias.

Sus semillas frecuentemente ligeras y adherentes, son llevadas por el viento, transportadas por los animales y prácticamente no conocen obstáculos para su extensión.

Bajo cada uno de los grandes climas terrestres la adaptación a los diferentes hábitats no es menor. Las Gramineae figuran en la mayor parte de las agrupaciones climáticas y edáficas, y conservan siempre su aspecto propio que podemos calificar de "graminoide". Se las encuentra, tanto en la penumbra del sotobosque como en las faldas de las montañas quemadas por el sol, en las zonas salitrosas de los estuarios como en los prados de las alturas, en los pantanos como en las arenas de los desiertos, en las aguas vivas o estancadas y sobre las rocas.

Allí donde el árbol no puede establecerse o donde éste retrocede; sobre las crestas de las alturas arrasadas por los vientos, sobre las vastas sabanas periódicamente devoradas por el fuego, al pie de las dunas movedizas o en el lugar de las selvas destruidas por el hombre, las Gramineae se instalan.

Es sobre todo por sus propias agrupaciones que las Gramineae toman toda su importancia. Así bien, en las praderas de suelos húmedos como en las vastas estepas de los climas continentales del hemisferio norte y en las sabanas de los países tropicales o en los páramos del neotrópico las Gramineae se imponen en el paisaje vegetal y retienen la atención del geógrafo. En Colombia, las sabanas se extienden sobre las regiones de la Orinoquia en los Llanos Orientales y ganan espacio sobre la selva a favor de la deforestación y de los incendios. Así mismo, en

los páramos se extienden a todo lo largo de las cordilleras y en los prados han ido ocupando todos los valles interiores de las cordilleras a favor de la tala continuada.

La facultad de la hierba de reconstruir indefinidamente el tapiz de la pradera bajo el diente del rumiante y su facultad de elaborar un alumen farinoso en su grano, hicieron de esta familia vegetal la mejor aliada del hombre.

El hombre y las gramíneas

Desde la "caña" que los primeros pastores utilizaron para distraerse produciendo música hasta los "océanos" de "trigo", "cebada", "arroz", "maíz" y "caña de azúcar" trabajados por potentes combinadas mecánicas, explotadas en sus formas silvestres y después de transformar y mejorar algunas especies cuidadosamente escogidas y perfeccionadas sin cesar para mantenerlas al nivel de sus exigencias cada día crecientes. El hombre ha estado ligado a las gramíneas. La importancia de las gramíneas es efectivamente fundamental en el desarrollo de la humanidad.

No existen culturas primitivas ni actuales que no estén basadas en su cultivo o explotación. La caza que fue el primer medio de alimentación de los clanes cazadores, después los rebaños cuya leche, carne y lana nutrieron y vistieron a los primeros pastores, dependían de la calidad y de la abundancia de los pastos.

Las civilizaciones más avanzadas que supusieron el replazo del pastor nómada por el cultivador sedentario, no pudieron desarrollarse sino por la domesticación y selección de las Gramineae promovidas al rango de cereales. El "arroz" en Asia, el "trigo" en Europa, el "sorgo" en África y el "maíz" en América fueron la base de las grandes civilizaciones agrícolas mundiales. A estas especies fundamentales se agregan otras de un interés menor o más localizado.

Pese a que hoy la ganadería trashumante se repliega cada día más, las Gramineae forrajeras, retoman sus derechos en cultivos intensivos donde ocupan un lugar en la rotación de cultivos para la alimentación del ganado y la conservación del suelo.

En los Llanos Orientales de Colombia, por ejemplo, las vastas extensiones herbáceas de la sabana están aún insuficientemente explotadas. Una actividad ganadera creciente y racionalizada debería sacar mejor partido de esas masas herbáceas y convertirlas, gracias al ganado, en una preciosa fuente de proteínas antes que entregarlas cada año a devastadores incendios.

Además, de sus propiedades forrajeras y cerealeras las Gramineae ofrecen otros recursos que el hombre ha sabido

explotar y desarrollar. Mencionemos la "caña de azúcar" que es la mayor fuente mundial de producción de azúcar.

La fabricación industrial y familiar de bebidas alcohólicas y de alcohol a partir de los azúcares o por sacarificación o maltaje de almidones de diversas gramíneas son igualmente importantes; whisky, vodka, cerveza, guarapo, chicha, etc.

El papel, cuyo uso es inseparable de la civilización, fue inicialmente fabricado en Asia a partir de fibras de "bambú" y de la paja de "arroz".

Hay géneros como *Vetiveria* y *Cymbopogon* productores de aceites esenciales útiles en perfumería.

Existen algunas especies de utilidad medicamentosa tales como *Cynodon dactylon* y *Paspalum conjugatum*.

Las Gramineae son vastamente utilizadas en artesanías y en industrias de escobas, cepillos, cestería, etc.

Bambuseas tales como el "chusque" y la "guadua", son ampliamente utilizadas en construcción. Es apasionante ver sus posibilidades, sobre todo al emplear la "guadua". El arquitecto **Dicken Castro** (1985) profesor de la escuela de Arquitectura de la Universidad Nacional, escribió una obra profusamente ilustrada en la que se ven construcciones hasta de cuatro pisos con base exclusivamente en "guadua", también se pueden observar iglesias del mismo material.

Y no olvidemos los prados de jardines, parques, campos deportivos, etc. siempre arreglados con gramíneas.

El conocimiento cada día más profundo de las Gramineae es necesario para prolongar y diversificar los resultados adquiridos en las aplicaciones económicas de las Gramineae por una práctica milenaria. A este interés se agregan las especulaciones más estrictamente científicas: biología, fisiología, evolución, etc., a las que el estudio particular de las gramíneas contribuye en gran parte.

Morfología de las gramíneas

Las Gramineae son plantas herbáceas o leñosas que se distinguen por sus tallos (*culmos*) articulados, redondeados o aplanados, nunca triangulares, usualmente huecos, con *nudos* sólidos; las hojas aparecen en dos hileras, alternas de venas paralelas y se componen de *vaina* de forma tubular que nace en los nudos y está abierta por un lado y abraza al culmo y la *lámmina* generalmente en forma de cinta plana, doblada o con las márgenes a veces enrolladas. En la unión de la lámina y la vaina en su parte interna hay un pequeño apéndice, la *lígula*, que es co-

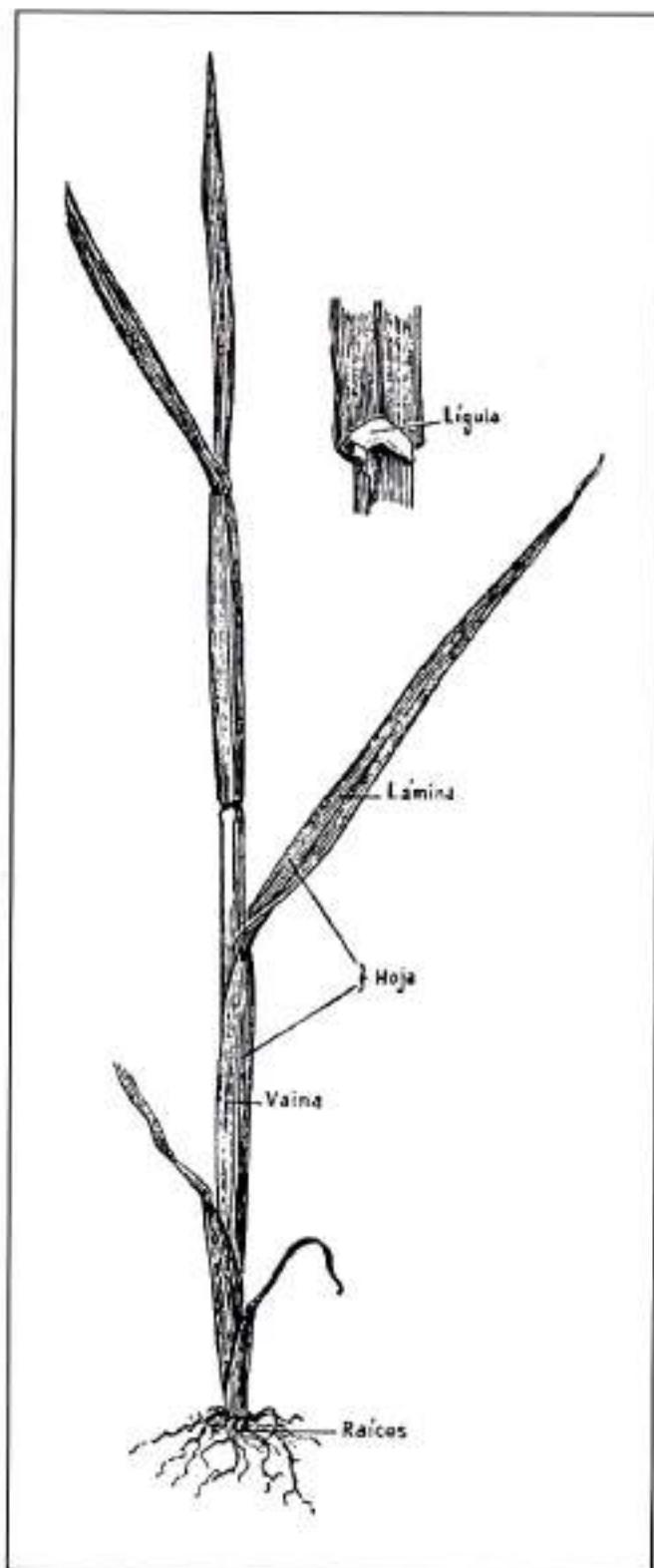


Figura 1. Parte vegetativa de una gramínea: raíces, hoja: vaina, ligula

múnmente de textura muy delgada a veces reducida a un anillo de pelos y raramente ausente.

La raíz, el culmo (la *caña*) y las hojas constituyen los órganos vegetativos de la planta. (Fig. 1)

Las flores en cambio, se encargan no de la planta como individuo sino de la perpetuación de la especie.

En las Gramineae las partes vegetativas son más uniformes y características que en la mayoría de las otras familias. Dan siempre un aspecto propio que podemos calificar de *graminoide*, observando el tallo (culmo o caña) de cualquier planta se puede decidir con seguridad si es una gramínea o no. Las únicas plantas que se pueden confundir con las gramíneas son las Ciperáceas. En estas últimas, los tallos son sólidos o medulosos, sin nudos y por lo general triangulares, las hojas están en tres hileras y las vainas son siempre cerradas.

Parte Vegetativa de las gramíneas:

Raíz

La raíz de las gramíneas es fibrosa con pequeñas modificaciones.

Las primarias, embrionales o seminales viven corto tiempo después de la germinación; tienen su origen en las iniciales del embrión, que están cubiertas por la *coleorriza*; y se componen de una raíz principal, extrema y generalmente de dos a cuatro laterales.

La *coleorriza* funciona como órgano de protección y de absorción de agua y sales nutritivas; en ella se han observado pelos absorbentes en muchas especies.

Las raíces secundarias o adventicias nacen en el *pericambium* de los nudos basales del *culmo* joven y reemplazan a las raíces seminales, alcanzan gran longitud y generalmente producen muchas ramificaciones.

Su duración es variable: en las especies anuales mueren con la planta y en las perennes se distinguen, las anuales que se regeneran totalmente cada año (*Agrostis alba*) y las perennes (*Dactylis glomerata*).

Culmo

El tallo aéreo de las Gramineae se llama *culmo*, está formado por los nudos y los entrenudos o entrenudos.

Los *internodios* son cilíndricos o comprimidos, pueden ser herbáceos (*Calamagrostis*), subleñosos (*Arundo donax*) o leñosos (*Guadua* spp.). Generalmente son huecos pero en algunos casos pueden ser macizos ("maíz", "caña de azúcar").

El *nudo* consiste en un tabique que interrumpe la cavidad y se manifiesta exteriormente por una zona más abultada o algo contraída; es el punto donde nace la hoja y la yema. Debe distinguirse el *nudo caulinar* o verdadero nudo y el engrosamiento de la base de la vaina o *nudo vaginal*.

En el nudo de la vaina funciona la hormona que determina la erección del culmo cuando se lo pone en posición horizontal, que provoca una dilatación en el costado del nudo de abajo y una contracción en el lado opuesto produciendo el levantamiento del culmo.

El nudo con su internodio forma el fitómero.

Los culmos pueden ser *decumbentes* cuando crecen recostados sobre el suelo sin arraigar en los nudos o *rastreros*, cuando crecen horizontalmente y se arraigan en los nudos. Se llaman *estolones*, los culmos rastreros que originan nuevas plantas en cada nudo (Fig. 2).

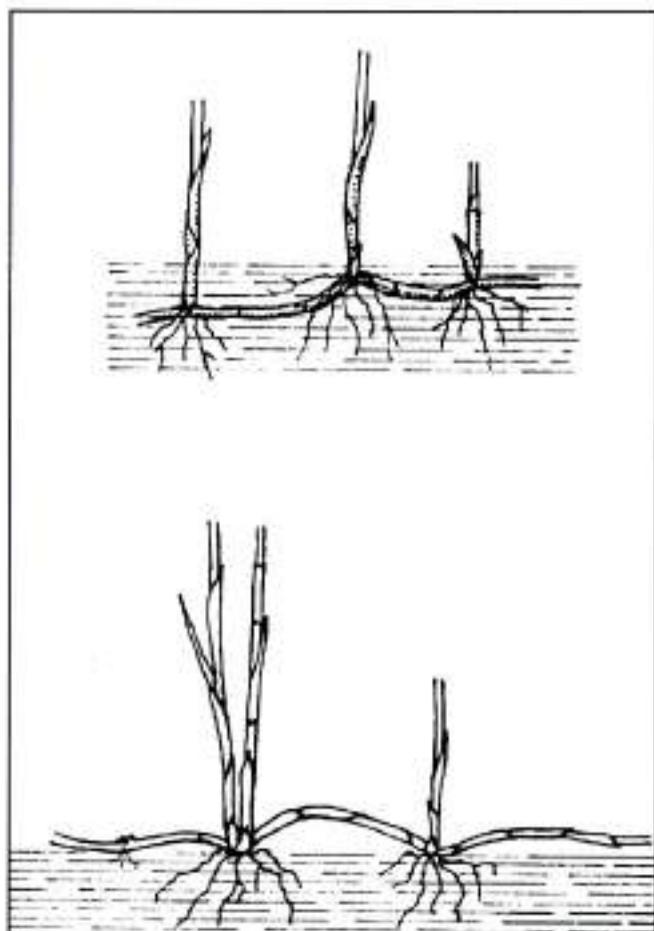


Figura 2. Culmo de las gramíneas: rizoma (subterráneo), estolón (rastrero).

Como en otras plantas los tallos (culmos) o parte de ellos pueden ser subterráneos. Estos tallos subterráneos (rizomas), nacen bajo tierra en la base del culmo principal, se desarrollan horizontalmente y en algunos casos dan origen a brotes que forman plantas nuevas a alguna distancia de la planta madre. Las especies que forman césped, llevan por lo general esta clase de tallos subterráneos. El "kikyuyo" *Pennisetum clandestinum*, es un excelente ejemplo. Algunas veces los rizomas son gruesos y leñosos, originan plantas nuevas en sus nudos y forman una masa densa, como en el caso de la "caña brava" *Gynerium sagittatum*.

El rizoma que no es sino un culmo, tiene nudos y escamas, que son las hojas reducidas. Por estos caracteres es fácil distinguirlos de las raíces verdaderas, que no tienen nudos ni escamas.

En algunas Gramineae los brotes que nacen en la base del culmo, crecen sobre la superficie de la tierra y no debajo de ella, estos son los llamados *estolones*. Los estolones tienen nudos y escamas, en algunos casos llevan hojas bien desarrolladas. Tanto los rizomas como los estolones, poseen raíces en la parte inferior de sus nudos (Fig. 2).

Los culmos son huecos en la mayoría de las gramíneas, pero en el "maíz", la "caña de azúcar" y el "sorgo" son medulosos. Pueden ser erectos, extendidos o rastreros, simples o ampliamente ramificados. Las ramas nacen solamente en los nudos, en la axila de la vaina; es decir, entre la vaina y el culmo.

En las bambuseas los culmos son leñosos, llegan a un tamaño hasta de quince y más metros de altura, en otras especies, por ejemplo algunas de *Arthrostyidium*, son fuertes pero delgados, trepadoras y muy ramificadas, forman una especie de cortina, que cuelga de los grandes árboles en el bosque.

Hoja

Generalmente consta de la *vaina*, de la *ligula* y la *lámmina*.

Vaina es el órgano alargado, navicular que nace en el nudo y cubre el entrenudo pudiendo ser mayor o menor que éste; generalmente es hendida y en algunos casos cerrada (*Bromus* spp.); la parte superior suele dilatarse a veces y formar dos *lóbulos* en los costados de la ligula.

Ligula es la lámina blanca y membranacea que se halla en la parte superior interna en el límite con la lámina. Puede estar ausente o ser remplazada por una faja ciliada.

La *lámina* representa un pecíolo dilatado que desempeña las funciones de lámina foliar. En general es acintada, pero puede ser lanceolada, ovada o elíptica y unida a la vaina por un breve pecíolo (géneros *Olyra*, *Pharus*, *Chusquea*). En general es paralelinervia y su superficie puede ser plana, enrollada o plegada.

En ciertos géneros en la base de la lámina existen dos apéndices, las *aurículas*, que abrazan al tallo.

Profilo, lámina angosta y linear, generalmente biquillada, dispuesta en la base de la *macolla* contra el culmo y opuesta a la vaina; es la primera hojuela que posee el brote, puesto que la vaina, dentro de la cual se forma, pertenece al culmo que lo origina.

Las hojas también se originan en los nudos y están dispuestas en hileras. En el "maíz" y en otras Gramineae a veces parecen estar en un solo lado, esto se debe a que el culmo se ha torcido dentro de la vaina. En algunas Gramineae de gran tamaño las hojas se caen dejando el tallo desnudo ("guadua", "caña de azúcar"). Otras veces la lámina de la hoja no se desarrolla, por ejemplo en el "bambú".

Las láminas pueden ser planas o dobladas o involutas es decir con las márgenes enrolladas hacia adentro. En algunos casos las márgenes enrolladas que las láminas no tienen realmente cara superior, se denominan cilíndricas. En ciertas especies se enrolla una de las márgenes hacia el interior y la otra margen hacia afuera, llamándose en este caso convolutas (Fig. 3). Las láminas varían mucho en tamaño, forma, textura y tersura. En las hojas anchas, generalmente hay un cuello angosto o pecíolo entre la vaina y la lámina.

Órganos Reproductores de las gramíneas:

Inflorescencia

La unidad de la inflorescencia de las Gramineae es la espícula la cual es una pequeña espiga dística, a menudo reducida a una sola flor y protegida por dos brácteas denominadas *glumas*.

El eje sobre el cual están dispuestas las espículas se llama *raquis*. Este puede ser *continuo* o *articulado*, en cuyo caso está formada por *artículos* unidos entre sí.

El raquis articulado puede ser *tenaz* si permanece intacto después de caídas las espículas o los frutos, o *deciduo*, si sus artículos se separan junto con las espículas.

Las *inflorescencias* se pueden dividir en: 1) espiga; 2) racimo; 3) racimo de espigas y 4) panícula.

Espícula

Consiste esencialmente de un par de brácteas alternas y dísticas en la base llamadas *glumas*, seguidas de uno o varios *antecios* arreglados, en forma alterna y dística sobre un eje articulado o continuo llamado *raquila*.

Cada *antecio* consiste de dos brácteas que encierran la flor. La bráctea exterior se llama el *lema* y la interior la *pálea*. El número de flores de cada espícula es variable desde una a muchas. (Fig. 4).

Raquila

La raquila es el eje sobre el cual se disponen los antecios por encima de las glumas. La raquila está unida

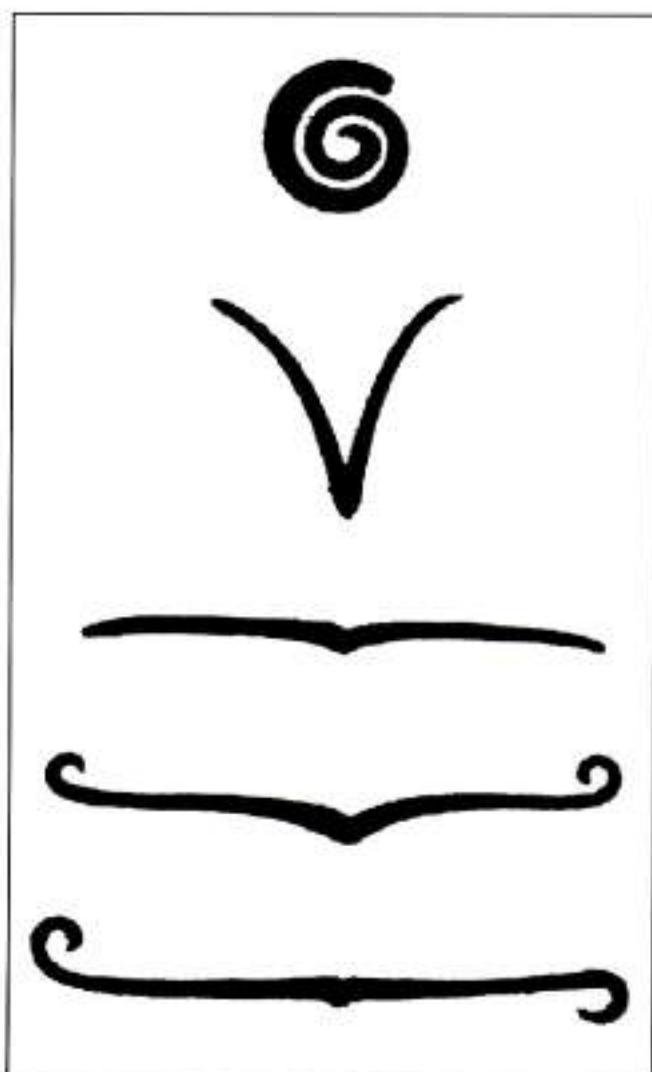


Figura 3. Láminas de las hojas: cilíndrica, plegada, plana, involuta, convoluta.

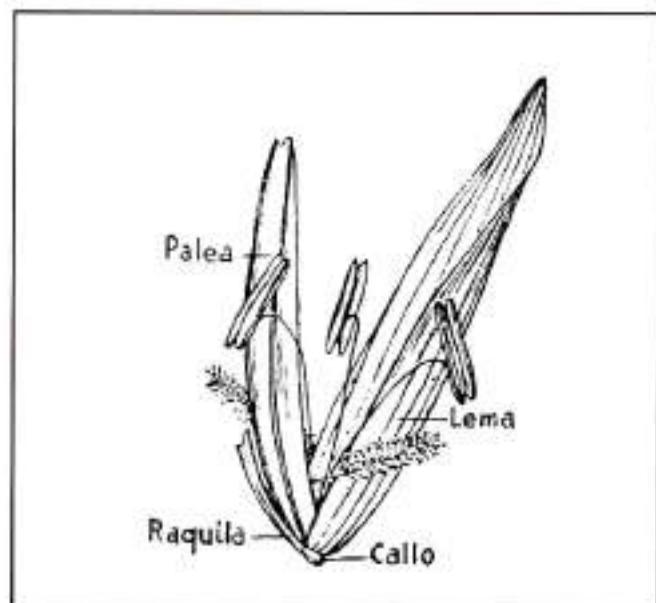


Figura 4. Antecio; callo, raquilla, lema, pálea y flor.

al pedicelo floral, por una articulación que puede estar arriba o debajo de la inserción de las glumas. En el primer caso éstas quedan sobre la planta en la madurez del fruto el cual cae con el lema y la pálea; en el segundo son caducos con el lema y la pálea.

Flores

Las flores de las Gramineae son pequeñas e inconspicuas. Constan de un pistilo único, con un ovario de una sola celda y un solo óvulo, dos estilos (a veces uno o tres), cada uno con un estigma plumoso; estambres usualmente tres (a veces uno, dos o más), con los filamentos delgados y las anteras con dos celdas. Detrás del pistilo se encuentran dos órganos diminutos llamados lodículas, los cuales durante la antesis (el momento de abrirse el capullo floral) se vuelven turgentes al llenarse de savia, determinando la apertura de las brácteas y con ello la salida de los estambres y pistilos. (Fig. 5).

La flor de las Gramineae se reduce a los órganos esenciales, las envolturas florales: cáliz, corola, sépalos, pétalos están representados únicamente por las diminutas lodículas.

Cada flor se origina en la axila de una pequeña bráctea (el lema) y está subtendida y envuelta en una segunda bráctea (la pálea). La flor con su lema y pálea se denomina el antecio.

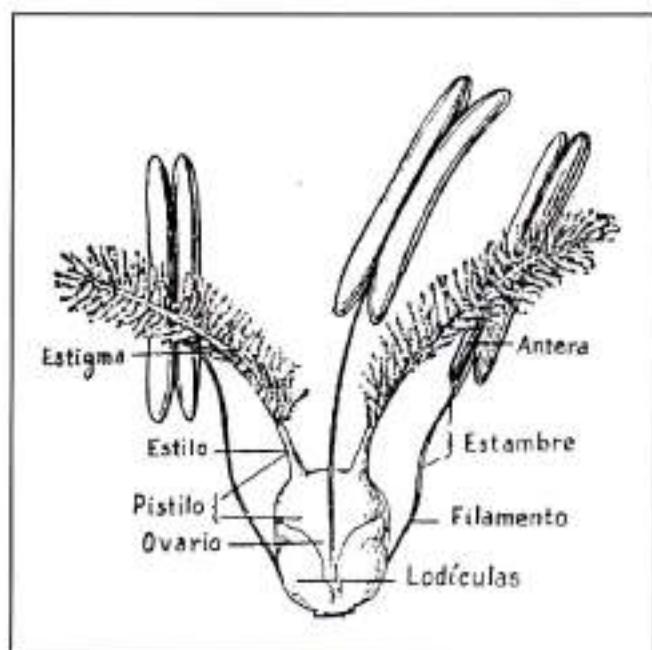


Figura 5. Flor: Lodículas, pistilo: ovario, dos estilos con estigma plumoso; estambres 3. Las envolturas florales: cáliz, corola, sépalos, los pétalos se reducen a las diminutas lodículas.

El ovario maduro (grano o *cariópside*) consiste en un pequeño embrión que se encuentra en la base de un tejido rico en almidón, que es el *endospermo* (este alimento almacenado será usado por el embrión cuando empiece a crecer). El germen de un grano de "maíz" es el embrión, mientras que el resto del grano es el endospermo almidonoso. El grano está colocado con el hilo (la cicatriz del punto de unión) hacia la pálea y el embrión hacia el lema.

El grano, salvo raras excepciones, está permanentemente encerrado en el lema y la pálea, siendo el fruto el antecio maduro, es decir la semilla con sus envolturas permanentes. Los antecios nacen en dos hileras y son alternos sobre un eje (la raquilla). Debajo de los antecios hay dos brácteas sin flores, las *glumas*.

Las glumas, la raquilla y los antecios forman la espícula (Fig. 6).

La espícula es teóricamente una rama floral constituida por un eje principal articulado y por las flores, las cuales, excepto por las lodículas, están reducidas a los órganos esenciales.

La espícula es característica fundamental de las Gramineae y exceptuando a las Ciperaceae, no se halla presente en ninguna otra familia botánica.

Pero en las Ciperaceae, las flores comúnmente están arregladas en espiral, la pálea no existe y el fruto es un aquenio o una núcula.

En las Gramineae la especialización ocurre primordialmente en la espícula. Por sus caracteres vegetativos, podemos establecer si una planta es Gramineae o no, pero sólo por la disposición de sus espículas podemos conocer a que grupo de Gramineae pertenece. Los géneros de Gramineae y sus tribus (o series) se basan en la estructura de las espículas y en su distribución y arreglo en la inflorescencia.

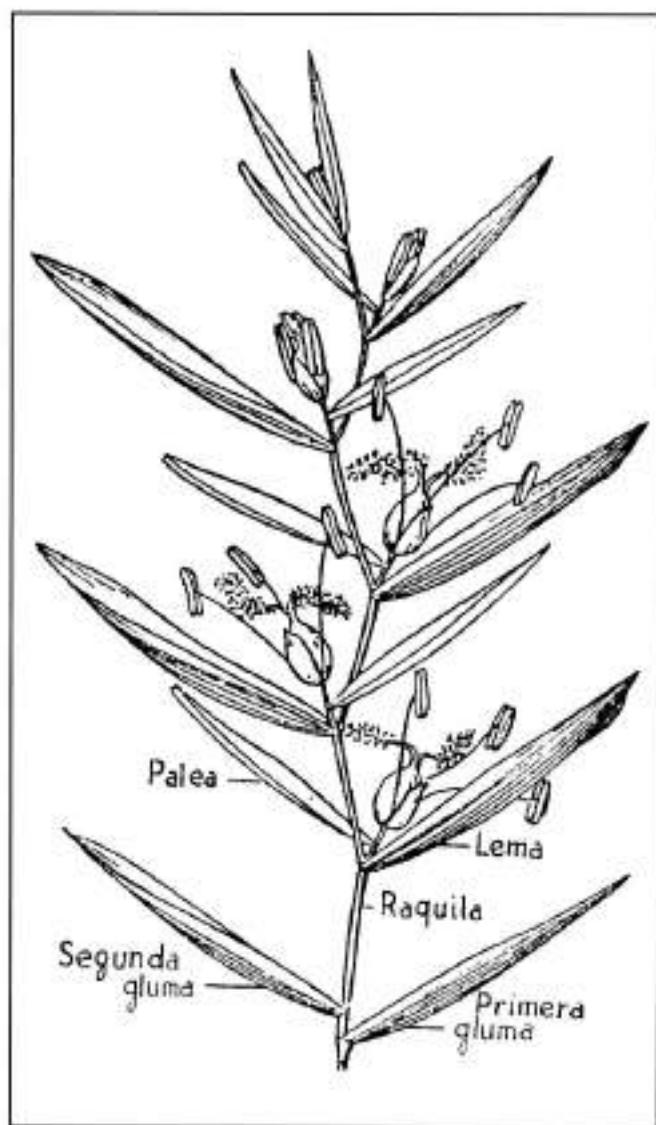


Figura 6. Diagrama de una espícula que es el equivalente de una rama floral; glumas, raquilla, lema, flor, pálea.

La gramineae en la fitogeografía colombiana

Siguiendo a Cuatrecasas (1958) en sus "Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia, estudio ecológico y fitogeográfico del territorio colombiano" se observa que lo que caracteriza al territorio colombiano es la extraordinaria riqueza de su flora.

Su situación en la zona tropical, cruzando el ecuador, caracterizado por fuertes lluvias y elevadas temperaturas en las tierras bajas, el territorio corrugado y montañoso con una gran diversidad de medios ecológicos y las barreras naturales son condiciones para la gran diversificación y evolución de las estirpes.

El clima de Colombia es en primer término y sobre todo debido a su situación geográfica, básicamente tropical; se caracteriza por la relativa uniformidad de temperaturas en cada sitio durante el año. Las principales diferencias en la temperatura atmosférica son originadas por la altitud y esto ocasiona una diferencia de zonas de vegetación según pisos o niveles altitudinales. Variaciones que van desde un promedio de 30° al nivel del mar hasta 0° y menos a 4.000 m y más de altura.

Teniendo en cuenta estos factores entre otros, Cuatrecasas (1951) clasificó las Formaciones Vegetales de Colombia, clasificación que se siguió en este trabajo para obtener un panorama general de las Gramineae de Colombia.

Selva neotropical: siendo la formación vegetal más importante de Colombia, tanto por la extensión que ocupa, 2/3 del territorio, como por constituir el clímax geográfico, (es decir, por haber alcanzado el máximo biológico que la masa de vegetación es capaz de adquirir), es donde la familia de las Gramineae es menos rica.

Esta formación se subdivide en:

Selva neotropical inferior: que se extiende desde el nivel del mar hasta 1.000 m.s.n.m. y está constituida por las llanuras aluviales y por las bases de la cordillera Occidental en la costa del Pacífico que cubre el Chocó; las llanuras del sudeste desde el río Amazonas hasta el Guaviare y domina extensas partes del interior en los valles del Cauca, del Magdalena y de varios de sus afluentes. Aquí se encuentran las *Olyra* tales como la *cordifolia*, la *eucaudata*, la *lateralis*, la *latifolia*, la *micrantha*. Los *Pharus* entre ellos el *latifolium* y el *virescens*, algunos *Pennisetum* o "rabos de zorro", que junto con la *Ortochlada laxa* y algunos *Panicum*, *Acroceras* y *Aegopogon* hacen parte del sotobosque en estas selvas. También está la

"Guadua", sobre todo en colonias homogéneas a orillas de los ríos y caños de esta zona.

La selva subandina: que se extiende desde los 1.000 m.s.n.m. hasta los 2.400 m.s.n.m. por las faldas de las cordilleras. Allí se repiten algunos de los géneros enunciados en la anterior y aparecen en las zonas deforestadas *Aegopogon* spp., *Agrostis subrepens*, varios *Andropogon*, algunas *Arundinella*, los *Chloris*, la *Hackelochloa granularis*, la *Hyparrhenia*, los *Ischnanthus*, *Lasiacis*, varios *Panicum* y *Paspalum*.

La selva andina: que va desde los 2.400 m.s.n.m. llegan hasta los 3.800 m.s.n.m. con sus extensas colonias de *Chusquea* y *Neurolepis*.

El Páramo: extensa región desarrollada por encima del bosque andino y caracterizado por Gramineae que forman densos haces de *Calamagrostis*, *Festuca* y *Agrostis*, donde el más frecuente es el *Calamagrostis effusa*, encontrándose también *Arundinaria*, *Aciachne*, *Lorenzochloa*, *Bromus*, *Cortaderia* y colonias de "chusque".

La sabana: llanuras cubiertas de una vegetación baja de gramíneas. En Colombia cubre gran extensión al norte del río Guaviare y desde el pie de la cordillera Oriental se extiende hasta Venezuela.

En ellas, las Gramineae más frecuentes y que aparecen como dominantes son el *Andropogon bicornis*, *leucostachyus*, *cirrathus*, *brevifolius*, *selloanus*, *semiberbis* y *virgatus*. Se encuentran así mismo, en gran abundancia el *Eragrostis maypurensis*, el *Axonopus crisoblepharis*, los *Paspalum pectinatum* y *conjugatum*, las *Aristida capillacea* y *tincta* y el *Panicum rudgei* entre otros, pero sin duda el más abundante y frecuente es el *Andropogon bicornis*.

En las selvas de galería o matas de monte de esta zona se encuentran las especies típicas de la selva ya tratada.

En las *sabanas casmófitas* que se hallan en lo alto de cerros y mesetas aisladas en la selva, tales como la Macarena y Chiribiquete, formadas por rocas de arenisca, encontramos *Eragrostis* sp., *Panicum rudgei*, *versicolor* y *cyanescens*, *Echinolaena inflexa*, varios *Andropogon*, entre ellos, el *selloanus* el *Leptocarpium lanatum*, el *Panicum versicolor*, *Sacciolepis myurus*, *Paspalum contractum* y *Elymus adustus*.

Formaciones de playas y manglares: Las cuales representan las primeras fases de la vegetación sobre un suelo primario nuevo formado por recientes depósitos aluviales, donde siempre dominan las Gramineae. Por ejemplo, en

la región de los llanos en las márgenes de los ríos, hay *Hymenachne amplexicaulis* y *Paspalum millegrana* como predominantes y otros con *Eriochloa*, *Leptochloa*, *Panicum*, *Eragrostis* y *Echinochloa*.

En las playas marítimas están *Cenchrus* y *Homolepis*. Importante el *Distichlis spicata*, característico de terrenos salitrosos que se hallan en las costas y cosa curiosa se vuelve a encontrar en la salitrera de Paipa (Boyacá) a 2.600 m.s.n.m.

Los prados formados en las zonas deforestadas,

Cuando la humedad es bastante sostenida en clima cálido, se suelen desarrollar prados o praderas de gramíneas introducidas como el "yaragüa" o "gordura": *Melinis minutiflora* o el "micay": *Axonopus compressus*, *scoparius* o *micay*, el "para": *Panicum purpurascens* y el "guinea" *Panicum maximum*.

En los prados de bosques subandinos deforestados se encuentran especies de *Paspalum*, *Axonopus*, *Panicum*, *Dactylis*, *Digitaria*, *Polypogon*, *Trisetum*, *Oplismenus*, *Setaria* y *Zeugites*.

En los prados de piso andino tales como la sabana de Bogotá y los valles de Ubaté, Chiquinquirá, Duitama y Sogamoso predomina el africano "Kikuyo": *Pennisetum clandestinum*, asociado con *Bromus catharticus*, *Poa annua*, *Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum* y *Dactylis glomerata*, algunos de ellos introducidos.

Agradezco a Silvio Fernández la elaboración de las figuras, adaptadas de A. Chase, Primer libro de Gramineae (1956).

Bibliografía

- Asplund, E. 1939. New spp. From Colombia. Bot. Notiser. 1939: 797-799.
- Bentham, G. In Hooker L. W.J. 1881. Icones Plantarum 14: 44, pl. 1362.- London.
- Castro, D. 1985. La Guadua.- Bogotá: FES.
- Clark, L.G. 1885. Three new spp. of Chusquea. Ann.Mo.Bot.Gard. 72: 868-870.
- Contreras, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. Trabajos del Museo Nal. de Cienc. Nat. Ser.Bot. 27: 1-144.
- . 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev.Acad.Col.Cienc. 14(34): 81-84.
- Flügge, J. 1810. Gram.Mon. 65. - Hamburg.
- Font-Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. 8a. ed. - Barcelona: ed.Labor.
- García-Barriga, H. 1960. Una nueva gram. colombiana. Caldasia 8(39): 431-434.

- Giraldo-Cañas, D.** 2000. Est. sobre la variación estruc. de la sinflorescencia en el gén. *Axonopus*. *Darwiniana* **38** (3-4): 209-218.
- _____. 2001. Sinopsis de la sec. *Cabrera* del gén. neotrop. *Axonopus*. *Rev. Acad. Col. Cienc.* **25**(95): 207-223.
- Hackel, E.** 1901. Neue Gräser. *Oesterr. Bot. Zeit.* **51**(1).
- _____. 1910. Gramineae novae. VII. *Fede. Rep. Sp. nov.* **8**: 518.
- Henrard, J.T.** 1926. *Mededeel. Rijks. Herb.* **54**: 133.
- Hitchcock, A.S.** 1925. Synopsis of the south american sp. of *Stipa*. *Contr. U.S. Nat. Herb.* **24**(7): 263-289.
- Humboldt, A. von, A. Bonpland & K.S. Kunth**, 1816. Nova genera et species plantarum..... (Voyage de Humboldt & Bonpland. Sixieme partie Botanique) **6**. -Paris: Libreria Graecolatina-Germánica.
- Kunth, K. S.** 1822. *Synopsis Plantarum*, **1**: 191-92.
- Londoño, X.** 1986. Bambusoideae de Col. En el Herb. Nat. de E.U. en Washington, *Caldasia* **14** (68-70): 415-442.
- _____. 1990. Three new andean spp. of *Aulonemia*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **77**: 353-358.
- Mangenot, G.** 1962. Preface in Jacques-Felix, H. Les graminées d'Afrique Tropical. - Paris: Impr. Jouvot.
- Munro, A.** 1868. Monograph of the Bambuseae: *Trans. Linn. Soc.* **26**: 1-157.
- Mutis, J.C.** 1958. Diario de observaciones de J. C. Mutis (1760-1790). Transcripción y notas de G. Hernández de Alba **2**. Bogotá: Ed. Minerva.
- Pilger, R.** 1898. *Plante Stübelianae novae*. *Bot. Jahrb. Syst.* **21**: 306-378.
- _____. 1899. Gramineae Lehmannianae et Stübelianae austro-americanae additis quibusdam ab aliis collectoribus ibi collectis determinatae et descriptae. *Ibid.* **27**: 18,23,24.
- Pinto-Nolla, J.** 1997. Notas sobre la tribu Paniceae R.Br. (Gram.) y clave para sus géneros en Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc.* **21** (80): 217-223.
- _____. 1999. El gén. *Thrasya* Kunth (Paniceae, Panicoideae, Gramineae) para Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc.* **23**(Supl.): 107-117.
- Pinto-Escobar, P.** 1963. Catálogo de los géneros de las Gramíneas de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc.* **12** (45): 93-117.
- _____. 1966. Gramineae in *Cat. Illustr. Plis. Cund.* **1**: 11-78. - Bogotá: Imp. Nat.
- _____. 1968. Lista de nombres vernáculos de las gramíneas colombianas. *Bol. De la Soc. Arg. De Bot.* **12**: 253-267.
- _____. 1976. Notas sobre el ejemplar tipo de *Bromus catharticus* Vahl. *Caldasia* **11** (54): 9-16.
- _____. 1981. The genus *Bromus* in northern South America. *Bot. Jahrb. st.* **102**(1-4): 445-457.
- _____. 1985. Gramíneas in *Fl. De la Real Exp. Bot. del Nvo. Reyno de Granada* **4** (1-2). - Madrid: Eds. Cultura Hispánica.
- _____. 1986 a. La Sábana. *Esp. Comon. Rev. Parques Nales.* **1** (10): 14-17.
- _____. 1986 b. El género *Bromus* en los Andes centrales de Sudamérica. *Caldasia* **15**(71-75).
- Roemer, J. J. & J. A. Schultes**, 1817. *Syst. Veg.* **2**: 818. -Stuttgartiae.
- Stuedel, E.G.** 1840. *Nom. Bot.* **1**: 250. - Stuttgart.
- Swallen, J.R.** 1931. *Journ. Wash. Acad. Sc.* **21**: 15.
- _____. 1948. New grasses from Honduras, Colombia, Venezuela, Ecuador, Bolivia ad Brazil. *Contr. U.S. Nat. Herb.* **29** (6): 251-275.
- _____. & H. García-Barriga, 1943. Five new grasses from Colombia. *Caldasia* **2**(8): 301-306.
- Tutin, T.G.** 1936. *Journ. Linn. Soc.* **50**: 356,357.
- Valenzuela, E.** 1849 a. Noticia sobre una grama útil para potreros y prados artificiales in *Caldas, F.J. Semanario de la Nva. Granada*. Nva. ed. 169-176. - Paris.
- _____. 1849 b. Noticia de la caña solera. *Ibid.* 176-183. - Paris.
- _____. 1952. Primer diario de la Expedición Botánica del Nvo. Reyno de Granada. Publicado y prolongado por Pérez-Arbeláez, E. y M. Acevedo-Díaz, Bucaramanga.

CAMBIOS DE FASE EN LA ATMÓSFERA: ¿PROCESOS IRREVERSIBLES?

por

Joaquín Pelkowski*

Resumen

Pelkowski, J.: Cambios de fase en la atmósfera: ¿procesos irreversibles? Rev. Acad. Colomb. Cienc., 26(98): 69-84, 2002. ISSN 0370-3908.

Se tienen en cuenta dos fases del agua en la atmósfera, para examinar la cuestión de si los cambios de fase son procesos irreversibles. Se señalan algunas dificultades en decidir si tales cambios son, en ciertos procesos atmosféricos, reversibles o no. Se procura justificar la conclusión de que los ciclos adiabáticos, y aún las transformaciones adiabáticas, no pueden ser irreversibles, si el espacio de estados se define como lo hacen tradicionalmente los meteorólogos. No obstante, generalizando la noción clásica de estado, los ciclos adiabáticos pueden no ser necesariamente reversibles. Tal como está, el problema *teórico* de la irreversibilidad de los cambios de fase es tributario de la definición de estado. Carecemos de evidencia empírica (y bibliográfica) acerca de si los cambios de fase en la atmósfera son irreversibles o no.

Palabras clave: Cambios de fase, transformación adiabática, atmósfera, irreversibilidad.

Abstract

We take into account two phases of atmospheric water in order to canvass the issue of whether phase changes are irreversible. I point to some of the difficulties that one might experience while trying to ascertain whether phase changes during some of the typical atmospheric processes are reversible or not. An attempt is made to justify the contention that cyclic and even open adiabatic processes are reversible, if indeed the state space is the one generally taken for granted by meteorologists. However, by expanding the definition of state, an adiabatic cycle need no longer be reversible. As it stands, the *theoretical* question of irreversibility is a constitutive matter. Any empirical basis or even bibliographic evidence as to whether or not phase changes under natural conditions are irreversible, is wanting.

Key words: Phase changes, adiabatic atmospheric processes, irreversibility.

* Institut für Meteorologie und Geophysik der J. W. Goethe-Universität, Frankfurt a.M. Jo-ellen.pelkowski@t-online.de

Introducción

Por cambios de fase en la atmósfera se entiende la transformación del agua contenida en ella de una fase a otra. Son tres las fases consideradas normalmente: gaseosa, líquida y sólida. El vapor de agua, suministrado a la atmósfera por evaporación en la superficie de la Tierra, suele transformarse en agua líquida o sólida, formando nubes calientes (que constan de agua líquida), mixtas (que constan de agua líquida y hielo), o cirrus (que constan de partículas de hielo). La transformación ocurre cuando el vapor de agua excede el estado de saturación.

Para lo que me he propuesto demostrar en esta exposición, no es necesario incluir los efectos que tienen que ver con la curvatura de las gotas, las fronteras de los cristales de hielo, los solutos disueltos en el agua, o las burbujas de aire atrapadas en el hielo, o reacciones químicas que tienen lugar en los electrolitos que constituyen las gotitas nebulosas (de la nube). Todo lo que nos interesa es responder a la pregunta titular.

El problema que vamos a abordar aquí tiene su origen en una obra de dos meteorólogos belgas, Louis **Dufour** y Jacques **van Mieghem**, publicada en 1975, síntesis racional de todos los resultados obtenidos en el marco de la termodinámica atmosférica clásica, que arranca con un resumen sucinto de las, a la sazón, más recientes aplicaciones a la meteorología, de lo que se conocía como mecánica del calor, publicado en 1874 por el máximo representante de la meteorología mundial en ese entonces, el austriaco Julius von Hann. La obra de los belgas, aunque se limita solamente a los cambios de fase del agua en la atmósfera, es quizá el primer intento de presentar en forma didáctica y coherente, las consecuencias que se desprenden de la irreversibilidad, o más formalmente, del segundo principio de la termodinámica. En una obra anterior, **Dufour & Defay** (1963), en la que se tienen en cuenta los efectos de curvatura, disolución y adsorción, ya se habían enfocado los cambios de fase desde el punto de vista de la termodinámica de los fenómenos irreversibles, pero en forma monográfica, de difícil acceso para el estudiante. También cabe mencionar la novedosa exposición, a nivel introductorio, del argentino Julio Víctor **Iribarne** (1962), en la que se intenta dar cuenta del carácter irreversible de los cambios de fase, aspecto interesante de la obra que el autor, al publicar conjuntamente con Godson en 1973 (segunda edición 1981, traducción al español en 1994), el tratado quizá más difundido de la termodinámica atmosférica, omitió tácitamente. De las otras pocas obras dedicadas exclusivamente a la termodinámica atmosférica, no hay una que intente abordar la irreversibilidad de los procesos atmosféricos, salvo una

brillante pero inoperante sección breve en el primer tomo (1959) del tratado de meteorología teórica, del meteorólogo español José María **Jansá Guardiola**. El lector puede convencerse de este hecho consultando, en orden cronológico, los tratados consagrados a la termodinámica atmosférica: A. **Wegener** (1911), F. **Morán Samaniego** (1944, reimposición 1984, traducción al español en 1996), J.M. **Jansá Guardiola** (1959), **Iribarne** (1964), **Iribarne & Godson** (1973, segunda edición 1981), **Bohren & Albrecht** (1998), **Curry & Webster** (1999). (Ignoro si haya obras afines en otros idiomas como el ruso y el chino; de trascendencia internacional dudo que las haya). De las obras que contienen capítulos sobre termodinámica, sólo menciono a la de **Dutton** (1976), en la que se intenta tener en cuenta el carácter irreversible de los cambios de fase, sobre la base de la termodinámica de lo que se ha dado en llamar la "escuela belga", fundada por de Donder en la década de los años veinte del siglo pasado, y el libro de **Salby** (1996), cuya exposición de la termodinámica no es irreprochable. Ya en 1948 se había publicado una termodinámica atmosférica por van Mieghem & Dufour, precursora de la elegante síntesis de 1975.

De los autores mencionados, los pocos que aluden al carácter irreversible de los cambios de fase, ninguno procura sacarle partido a la formalización matemática de tal observación, con la obvia excepción de los autores belgas, quienes se basan en el nuevo fundamento de la termodinámica de los procesos irreversibles para erigir sobre él la termodinámica atmosférica clásica.

Antes de pasar a considerar la (posible) irreversibilidad de los cambios de fase atmosféricos, no holgará recordar la abstracta noción de "irreversibilidad", tal como la busca cuantificar la termodinámica de los procesos irreversibles, que a su vez se considera ya como clásica.

En 1922, el físico y químico Théophile de Donder (ver **Kondepudi & Prigogine**, 1998) había introducido la noción de "afinidad", para tener en cuenta la irreversibilidad de las reacciones químicas. El químico y premio Nobel Ilya Prigogine, discípulo de aquél, publica su famosa tesis de doctorado en 1947, en la que desarrolla las consecuencias termodinámicas del segundo principio de la termodinámica, que él expresa así:

$$dS = \frac{dQ}{T} + \frac{dQ'}{T'}$$

donde T representa la temperatura absoluta del sistema al cual se desea aplicar este principio, S su entropía, y dQ' el calor intercambiado entre el sistema y su entorno, mientras que dQ , simboliza lo que Clausius dio en llamar

el "calor no compensado", término misterioso que según Prigogine podemos identificar con todos los procesos que producen efectivamente entropía, puesto que el segundo principio, en su forma general, implica:

$$\frac{dQ'}{T} \geq 0.$$

La termodinámica clásica, tanto en física y química como en meteorología, se limita a los procesos que no producen entropía, es decir, para los cuales, $dQ' = 0$.

Para demostrar que en los procesos espontáneos (naturales) hay producción de entropía, veamos el ejemplo sencillo de la transferencia de energía por conducción térmica de calor. Sean dos cuerpos (compartimentos) homogéneos, en contacto a lo largo de una pared mutua, pero por lo demás aislados completamente del medio exterior. Idealizamos el fenómeno de conducción térmica suponiendo que uno de los compartimentos esté a la temperatura T^+ , mientras que el otro tenga la temperatura T^- , sin que durante el proceso de intercambio de calor se produzcan gradientes de temperatura dentro de los compartimentos. Es esta una idealización tanto más realista, cuanto más pequeños sean los compartimentos y más rápidos los fenómenos de relajación en el interior (con producción de entropía despreciable). Para el argumento que vamos a ofrecer, la idealización es completamente aceptable.

Apliquemos el segundo principio a cada compartimento por separado (que distinguiremos mediante los signos correspondientes, + o -). Tenemos que, como cada compartimento es homogéneo y por lo tanto no se produce entropía en él, el intercambio de entropía es debido al intercambio de calor:

$$dS^+ = \frac{dQ}{T^+} \text{ y } dS^- = -\frac{dQ}{T^-}.$$

En este proceso se conserva el "calor" (sustancia desprestigiada, que reinó en el siglo XVIII y principios del XIX), y por ello hemos usado el mismo símbolo, pero con signo contrario, para el calor intercambiado. La entropía del sistema completo, compuesto por los dos compartimentos aislados en el universo, se calcula de inmediato:

$$dS = d(S^+ + S^-) = dQ \left(\frac{1}{T^+} - \frac{1}{T^-} \right)$$

Si consideramos el decremento dQ como negativo (la cantidad infinitesimal de calor que abandonó el compartimento izquierdo), y estando el sistema aislado, el se-

gundo principio exige que el miembro derecho sea positivo mientras no se establezca el equilibrio, lo cual implica que $T^+ > T^-$, es decir, el calor fluye del compartimento a mayor temperatura hacia el compartimento menos caliente. Una vez igualadas las temperaturas, se anula el intercambio (neto) de calor, y la entropía deja de aumentar, manteniéndose en su máximo valor posible. En esta situación dejaron de existir diferencias y el sistema es térmicamente uniforme, situación conocida como de equilibrio termodinámico. Si algún "diablillo maxwelliano" lograra calentar un poco un compartimento, se repite el proceso hasta que vuelva a reinar el equilibrio termodinámico. El ejemplo demuestra que mientras exista un desequilibrio, hay producción de entropía. Y como no podemos restablecer el estado inicial de forma espontánea, aquel proceso se dice ser irreversible (lo cual concuerda con nuestra intuición). Vemos entonces que la producción de entropía está correlacionada con la irreversibilidad del proceso, y por ello sirve de indicador de los fenómenos irreversibles.

Una tarea tan importante como difícil de la termodinámica de los procesos irreversibles es la representación y evaluación *cuantitativa* de la entropía producida por los distintos procesos irreversibles de importancia en la evolución de un sistema termodinámico. Por ejemplo, la generalización del ejemplo anterior al caso continuo, en el que el calor se propaga por conducción en una dirección, dentro de una sustancia conductora, puede representarse de la siguiente forma (Kondepudi & Prigogine, 1998):

$$\sigma_w = J_v \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{1}{T} \right)$$

El miembro izquierdo representa la tasa de producción de entropía, por unidad de volumen; el miembro derecho, nunca negativo, es un producto (bilineal) de un flujo de calor J_v por el gradiente de la recíproca de la temperatura absoluta. Mas generalmente, en la termodinámica de los procesos irreversibles, como se plantea sobre la base de la tesis de Prigogine, la contribución a la producción (nunca negativa) de dichos procesos, puede escribirse como

$$\sigma_w = \sum_{i=1}^n J_i X_i$$

(Kondepudi & Prigogine, 1998; de Groot, 1968), en donde el subíndice m recuerda que se trata de procesos irreversibles en el seno de la materia. Si deseamos incluir los efectos de absorción y emisión de radiación electro-

magnética, la densidad de producción mantiene su forma bilineal, pero contiene un número infinito de contribuciones, debidas a las ondas electromagnéticas de colores y direcciones distintas (ver, por ejemplo, **Callies & Herbert**, 1988; **Pelkowski**, 1997). Se denominan flujos los procesos representados por J_i y "fuerzas termodinámicas" (o generalizadas o "afinidades") los designados por X_i (gradientes de temperatura, presión, etc.). Vemos que $X_1 = \partial/\partial x (1/T)$ en el caso de la conducción de calor unidireccional, es decir, es la "fuerza" que "causa" el flujo de calor. Para cada proceso irreversible existe una causa y un efecto correspondiente, siendo este último el flujo de alguna propiedad (de calor, materia, volumen, etc.).

En la termodinámica de los procesos irreversibles de un medio continuo en reposo, el balance local de la entropía se expresa simplemente así (**Kondepudi & Prigogine**, 1998):

$$\frac{\partial s_m}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J}_s = \sigma_m.$$

La entropía puede variar en un punto del espacio a raíz de la divergencia de un flujo de entropía, que representa el intercambio de entropía con otras partes del continuo, así como en virtud de una producción, nunca negativa, de entropía, debida a todos los procesos irreversibles que tienen lugar en el punto dado (reacciones químicas, difusión de contaminantes, flujo de calor, flujo de corriente eléctrica, etc.). Si el continuo es uniforme en todo sentido, la producción σ_m se anula, y los posibles intercambios de entropía con el entorno del continuo sólo pueden tener lugar si no perturban dicha uniformidad. El sistema se dice estar en equilibrio termodinámico en cada instante. Si además se anulan esos flujos a través de la frontera del sistema continuo, la entropía del mismo se conserva en el tiempo. El sistema se encuentra en equilibrio termodinámico absoluto. De lo contrario, si σ_m no se anula, el sistema no puede estar en equilibrio termodinámico.

Para decidir si un proceso es irreversible o no, es preciso incluir explícitamente la producción de entropía correspondiente. Hay procesos ideales que no producen entropía, como la dilatación del aire atmosférico, considerado como gas ideal localmente homogéneo, y por ello no contribuyen a σ_m . Si, entre otros procesos, los cambios de fase del agua en la at-

mósfera son irreversibles, han de producir entropía. Esta cuestión nos ocupará en esta exposición, para cuya resolución nos apoyaremos en el esquema esbozado.

Cabe preguntarnos ahora si esa pregunta no ha sido contestada ya. Efectivamente, la obra de **Dufour & van Mieghem** (1975) puede considerarse como la respuesta más cabal y sistemática, a una pregunta que la mayoría de los meteorólogos (e incluso, diría yo, los físicos y químicos) contestarían negativamente, pero quizá ante todo porque no se la plantean expresamente. Desde que empecé a estudiar la obra mencionada, "un modelo de elegancia y precisión", según palabras de **Iribarne & Godson** (1981), no he dejado de preguntarme por qué los especialistas no se toman el trabajo de examinarla¹. La teoría de los procesos irreversibles luce por su ausencia en obras recientes como las de **Salby** (1996), **Bohren & Albrecht** (1998) y **Andrews** (2000). Hay una excepción valiosa: la obra de **Dutton** (1976), dedicada a la dinámica atmosférica, contiene algunas secciones sobre modernas teorías termodinámicas, y una sobre lo que nos interesa aquí. Esa sección está basada en un artículo de **van Mieghem** (1951), en el que se dice claramente, y con énfasis del autor citado, que "la producción de entropía dQ'/T debida a la transformación interna de masa es real". Pero **Dutton** (1976) presenta las nuevas ideas para no hacer uso de ellas en su excelente tratado. Y en la obra sobre termodinámica atmosférica más reciente, escrita por **Curry & Webster** (1999), se alude a que los cambios de fase contribuyen en cierto porcentaje a la producción de entropía, y se remite al lector a la obra de **Dutton** que acabamos de citar, que a su vez está basada en las ideas de los dos belgas. Sin embargo, no veo la razón de incluir un aspecto que los autores no vuelven a tocar en ninguna parte de sus obras, que en la mayoría de los casos podría deberse a que no se han explorado las aplicaciones, o a la difícil interpretación de las fórmulas relacionadas con el nuevo elemento de irreversibilidad.

Me propongo en este artículo examinar críticamente el planteamiento ofrecido por **Dufour & van Mieghem** (1975). Para ello seguiré de cerca el procedimiento de estos autores, pero simplificando la notación al máximo, para evitar que el formalismo general oscurezca lo esencial del argumento. Esa meta se puede lograr considerando solamente el cambio de fase entre el vapor de agua y agua líquida (o acaso sólida).

¹ No incluyo en la enumeración de obras las que se han publicado como tesis o informes de difícil acceso. El profesor F. Herbert, de la Universidad J.W. Goethe de Frankfurt, ha dedicado muchos estudios a los procesos irreversibles, incluyendo cambios de fase.

Definición del sistema termodinámico a considerar

El sistema que deseamos considerar es típico de la termodinámica atmosférica clásica: una parcela cerrada de aire húmedo, en la cual el vapor de agua puede convertirse, según las condiciones, parcialmente en agua líquida (o hielo). Que sea cerrada significa que la parcela no puede intercambiar masa con su medio exterior, que el componente "agua" (en sus dos fases admitidas) no se pueda evacuar por precipitación, por ejemplo. Al aire húmedo se lo define como una mezcla de dos gases que en la atmósfera se pueden tener por ideales: vapor de agua y aire seco, el cual es a su vez una mezcla de gases ideales (nitrógeno, oxígeno, argón etc.). Al ser un componente inerte, la masa del aire seco es una constante en cualquier proceso que experimente la parcela de aire húmedo. En cambio, la masa de vapor acuoso, o del agua líquida, variará a raíz de los cambios de fase posibles bajo las condiciones atmosféricas. Pero lo que pierde una fase reaparece en la otra, de modo que sólo es necesario considerar como variable a la masa de una de ambas fases. Sin embargo, es más conveniente introducir como variable la siguiente diferencia m :

$$\begin{aligned} m_v - m_v^0 &= -m \\ m_w - m_w^0 &= m \end{aligned} \quad (1)$$

en donde los subíndices v y w se refieren al vapor de agua y al agua líquida, respectivamente. El superíndice denota el valor al comienzo de un proceso. La masa del sistema cerrado se conserva, de modo que

$$\begin{aligned} d(m_v + m_w + m_a) &= 0 \\ m_v + m_w &= m_v^0 + m_w^0 = m_{H_2O} \end{aligned}$$

En química se emplea el grado de avance (o progresión) de una reacción, y por su semejanza con los cambios de fase **Dufour & van Mieghem** también llaman grado de avance a la variable m . Si se conoce la masa inicial del vapor y del agua líquida, el grado de avance m nos permite determinar los valores de la masa del vapor, m_v , y del agua, m_w , en cualquier instante posterior del proceso. Diremos que la variable m caracteriza el estado químico del sistema.

El estado físico se puede caracterizar por las dos variables: temperatura T y volumen V . Pero también se utilizan como variables definitorias del estado las funciones de estado entropía, energía interna, entalpía, etc. En meteorología se miden rutinariamente temperaturas y presiones, luego es lógico considerar la temperatura T y la presión p como variables independientes que definen el estado físico de la parcela. Por lo tanto, podemos representar un estado físico-químico de la parcela mediante un punto en un espacio tridimensional:

$$(T, p, m).$$

El dominio constitutivo del sistema excluye valores negativos de las variables físicas independientes. Un proceso, o transformación, es una función (continua excepto en ciertos puntos aislados) que asigna al parámetro t (tiempo) el estado (T, p, m) . Su imagen es una curva espacial, continua a trozos. Si ésta es cerrada, el proceso que representa es cíclico. Una transformación que recorra todos los puntos de una curva en una dirección, se detenga, y vuelva sobre sus pasos hasta el punto de salida, también representa un ciclo, que calificaremos de *trivial*. Todas estas definiciones son intuitivas y no pretenden ser rigurosas en un sentido matemático. Si un proceso corresponde a cierta orientación de una curva, la integral a lo largo de ésta (integral curvilínea) tiene un valor definido, el cual cambia de signo cuando se invierte el proceso y se integra a lo largo de los mismos estados, pero en el orden invertido. Este y otros teoremas matemáticos relacionados con formas diferenciales unidimensionales se darán por sentados, amén del siguiente. Recordemos que una forma diferencial es un ente lineal en las diferenciales de las variables independientes:

$$\omega = \omega_1(T, p, m) dT + \omega_2(T, p, m) dp + \omega_3(T, p, m) dm.$$

Cada función coeficiente es función del estado termodinámico. Esta forma diferencial se llama *exacta*, si es la diferencial de alguna función X de (T, p, m) (función de estado en termodinámica), o sea, si sus derivadas parciales con respecto a T, p y m son $w_1(T, p, m)$, $w_2(T, p, m)$ y $w_3(T, p, m)$, respectivamente. En este caso, tenemos el siguiente teorema (**Fleming, 1977**):

Teorema: Sea $D \subset E^n$ un subconjunto abierto de un espacio de n dimensiones, y sea w una forma diferencial continua con su dominio igual a D . Las tres siguientes proposiciones son equivalentes:

- (1) w es exacta.
- (2) Para cualquier curva cerrada γ en D , $\int_{\gamma} w = 0$.
- (3) Si γ_1 y γ_2 son dos curvas cualesquiera en D con puntos iniciales y finales coincidentes, entonces $\int_{\gamma_1} w = \int_{\gamma_2} w$.

Para la demostración remito al libro de Fleming. En el caso presente, $n = 3$ (ó 4, en las variables originales). Especialmente se tiene para un ciclo, que podemos simbolizar mediante una integral con un círculo en el centro, que la diferencial de la función $X(T, p, m)$ se anula:

$$\oint dX = 0.$$

La importancia de este teorema para la termodinámica clásica no puede exagerarse. El primer principio de la termodinámica

mica nos asegura que existe una función de estado, llamada *energía interna* E , tal que los incrementos infinitesimales de calor intercambiado (dQ) en una transformación, y el trabajo realizado por el sistema (dW), sea su diferencial:

$$dE = dQ - dW \quad (2)$$

Nos limitaremos de ahora en adelante, a la expresión clásica del trabajo realizado por un sistema fácilmente dilatable, a saber: $dW = pdV$. En la expresión (2), sólo la diferencial de la energía interna es una diferencial exacta, y por ello hay quienes tachan, tuercen u omiten (como en el teorema anterior) las d 's en el miembro derecho. Esa precaución es conceptualmente importante, pero tiene la desventaja de que no podemos considerar tácitamente a E, Q y W como meras funciones del tiempo t , en cuyo caso los tres términos son diferenciales de funciones temporales, por ejemplo:

$$dQ = \frac{dQ}{dt} dt,$$

lo cual nos permite hablar de *tasas de cambio*. Por eso, so pena de confundir al lector no enterado, mantendremos la notación elegida.

El segundo principio de la termodinámica define una función S , llamada la *entropía* del sistema, tal que la temperatura absoluta resulta ser un factor integrante para la forma diferencial representada por el símbolo dQ , es decir

$$dS = \frac{dQ}{T}.$$

Esta relación es demostrable para sistemas que experimentan transformaciones reversibles. En el caso general, cuando los procesos a los que sometemos el sistema no son reversibles, el segundo principio postula:

$$dS > \frac{dQ}{T}.$$

Ambos casos pueden incluirse en la siguiente expresión del segundo principio (debida a Prigogine, 1947):

$$dS = \frac{dQ}{T} + \frac{dQ'}{T},$$

siendo dQ' lo que Clausius llamó el calor no compensado, el cual es estrictamente positivo si los procesos son irreversibles, anulándose en el caso límite de transformaciones reversibles. El segundo término del miembro derecho se conoce como *producción de entropía* en el interior

del sistema, tratándose en este caso literalmente de una producción, que nunca puede convertirse en destrucción mediante un cambio de signo, como en el caso de otras definiciones que emplean la misma palabra de producción, para designar una fuente o un sumidero, según el signo.

Nuestra tarea se define, entonces, de la siguiente manera. Para decidir si el sistema termodinámico, como lo hemos definido anteriormente, puede sufrir cambios de fase irreversibles, se busca determinar el calor no compensado de Clausius: si no es nulo, los cambios de fase son irreversibles. En otras palabras, si la producción de entropía debida a los cambios de fase es estrictamente positiva, la respuesta a la pregunta que encarna el título del ensayo es afirmativa.

Termodinámica de los cambios de fase

Los procesos atmosféricos incluyen el caso particular de una transformación isobárica (por ejemplo cuando se forma rocío), de modo que es más conveniente utilizar la función de estado que se conoce como la *entalpía* del sistema. Se define a partir de la energía interna:

$$H = E + pV.$$

La diferencial de esta expresión es $dH = dE + pdV + Vdp$, y sustituyendo $dE + pdV$ por el incremento de calor dQ de la expresión (1), obtenemos:

$$dQ = dH - Vdp. \quad (3)$$

Esta es la expresión más conveniente del primer principio en termodinámica de la atmósfera.

Si ahora reemplazamos la diferencial de $H(T, p, m)$ en la relación (3), resulta:

$$dQ = \frac{\partial H}{\partial T} dT + \left(\frac{\partial H}{\partial p} - V \right) dp + \frac{\partial H}{\partial m} dm.$$

Es patente que el incremento del calor es numéricamente igual al valor de una forma diferencial en las variables de estado (T, p, m) . Los coeficientes de esta forma diferencial se conocen como coeficientes térmicos en las variables físicas T y p . Empecemos definiendo el último, y para ello consideremos la función original y equivalente $X(T, p, m_v, m_w)$, donde las masas del vapor y del agua líquida están relacionadas con el grado de avance m según la ecuación (1). Así se establece que

$$\frac{\partial X}{\partial m} = \frac{\partial X}{\partial m_v} \frac{dm_v}{dm} + \frac{\partial X}{\partial m_w} \frac{dm_w}{dm} = x_v - x_l,$$

donde hemos definido las x_i como las derivadas parciales de la función de estado X , respecto de las masas m_i , siendo i el índice correspondiente. Son valores específicos (en el sentido meteorológico de: por unidad de masa) y se califican a veces de "parciales", para recordar que provienen de derivadas parciales, y que no son meros cocientes X/m_i , salvo cuando no interviene sino una sola masa. Con esta notación, tenemos para el caso de la entalpía:

$$\frac{\partial H}{\partial m} = h_v - h_l = -L_v$$

y una vez más, aparece un nuevo símbolo, L_v , que representa el *calor latente de vaporización* como la diferencia entre las entalpías específicas del vapor y el agua líquida.

Fuera del calor de vaporización tenemos los siguientes coeficientes térmicos:

$$\frac{\partial H}{\partial T} = C_p$$

que representa la *capacidad térmica* del sistema a presión constante. Y

$$\frac{\partial H}{\partial p} - V = h_l$$

que llamaremos el *calor de compresión* del sistema, a temperatura constante. En los albores de la termodinámica, se conocía también como calor latente, y la Termodinámica Racional creada por Clifford Truesdell y colaboradores a principios de la década de los sesenta del siglo pasado, y quien ha tendido a resucitar algunos de los viejos términos, la denomina *calor latente con respecto a la presión* (ver, por ejemplo, Truesdell, 1980).

Con estas definiciones, podemos reescribir la forma diferencial del incremento de calor como:

$$dQ = C_p dT + h_l dp - L_v dm$$

Considérese como ejemplo una olla con agua en ebullición, bajo una presión atmosférica constante (olla en reposo). Al vaporizarse el agua, no varía su temperatura, como lo demuestran los famosos experimentos de Joseph Black en el siglo XVIII. Por lo tanto,

$$dQ = -L_v dm = L_v dm_v$$

en donde hemos expresado el cambio de masa en función de la masa de vapor de agua. Es decir, si ésta se incrementa en un dm_v , al mismo tiempo que se está suministrando calor al agua en la olla ($dQ > 0$), podemos concluir que el calor de vaporización L_v ha de ser positivo, lo cual equivale a decir que la entalpía específica del vapor es mayor que la del agua (el vapor conserva el calor de vaporización en su entalpía, en estado "latente", ya que no afecta un termómetro). Y viceversa: una vez sabido que los calores de cambios de fase son positivos, es preciso agregar o sustraer calor a un sistema que está experimentando un cambio isotérmico e isobárico de fase: si $dm_v < 0$, para mantener las condiciones mencionadas es preciso extraer calor del sistema compuesto de agua y vapor, es decir, $dQ < 0$. La experiencia y el experimento en estas circunstancias parecen indicar que para una misma masa de vapor transformada, el calor absorbido en un proceso y el calor cedido en el proceso inverso, son iguales. Esto caracteriza un proceso reversible. ¿Cómo podemos definir un proceso reversible con las herramientas introducidas? Me parece adecuada la definición formal que dan Dufour & van Mieghem, que se reproduce a continuación, ligeramente modificada:

Definición. Una transformación es reversible cuando cumple las dos condiciones siguientes: 1) Es posible realizar la transformación en *sentido inverso*, es decir, hacer que todas las variables que definen el estado del sistema retomen los mismos valores, pero en orden inverso. 2) Si dQ representa la cantidad de calor recibida por el sistema en una transformación infinitesimal, al invertir el sentido de la transformación, la cantidad cedida por el sistema al medio exterior, $-dQ$, habrá de ser la misma.

Según esta definición, los cambios de fase que mencionábamos serían procesos reversibles, puesto que el calor de fusión del hielo es igual al calor cedido en la congelación (Fuchs, 1996). Y de hecho, los químicos y físicos tienden normalmente a considerar los cambios de fase como reversibles. Sin embargo, cabe preguntarse si los cambios de fase en la atmósfera, que no tienen lugar bajo condiciones de equilibrio, y en los que se crea o se disipa una nube, son efectivamente reversibles. Nuevamente, para decidir esta cuestión, tendremos que comprobar si se crea un calor no compensado de Clausius, el cual ha de ser positivo, *en principio*, en el transcurso de los procesos naturales, irreversibles. ¿Cómo calcular ese calor? Pasemos a examinar este aspecto de la teoría.

Afinidad de un cambio de fase

Para poder incorporar las consecuencias del segundo principio de la termodinámica en las relaciones constitu-

tivas del sistema bajo indagación, se parte de una función de estado que no hemos definido aún: la *entalpía libre*, definida como $G=H - TS$. Esta función, introducida por J.W. Gibbs en el último cuarto del siglo XIX, es lo que se conoce como potencial termodinámico, el cual goza de ciertas propiedades importantes (véase la muy citada termodinámica de Callen (1985), por ejemplo). El lector que consulte el texto de Callen encontrará que entre otros potenciales termodinámicos está también la energía libre y la entalpía. Pero estas dos funciones de estado no son potenciales termodinámicos sino cuando dependen de variables determinadas (dejamos de lado la masa): entropía y volumen, en lugar de temperatura y volumen, en el caso de la energía libre, mientras que la entalpía es un potencial cuando depende de las variables canónicas entropía y presión, en lugar de temperatura y presión, que son las empleadas en meteorología. En cambio, el potencial que depende de la temperatura y la presión es precisamente la entalpía libre, potencial que en los procesos isotérmicos e isobáricos refleja directamente el contenido general del segundo principio de la termodinámica. Detallemos.

Formemos la diferencial de la entalpía libre:

$$dG = \frac{\partial G}{\partial T} dT + \frac{\partial G}{\partial p} dp + \frac{\partial G}{\partial m} dm,$$

Según la definición de entalpía libre, podemos escribir:

$$dG = dH - TdS - SdT = dQ + V dp - dQ - dQ' - SdT$$

y despejando el incremento del calor no compensado:

$$dQ' = -dG - SdT + Vdp, \quad (4)$$

Este calor no puede ser nunca negativo, según el segundo principio, de modo que en un proceso isotérmico ($dT = 0$) e isobárico ($dp = 0$), la entalpía libre no puede aumentar:

$$dQ' = -dG \geq 0.$$

La igualdad sólo se cumple si el proceso es reversible. Se puede considerar la entalpía libre como indicador de los fenómenos irreversibles en los procesos isotérmicos e isobáricos. Cuando bajo estas condiciones no varía la entalpía libre, el sistema no puede ser la sede de procesos irreversibles.

Volviendo al caso en que las variables independientes pueden variar libremente, si reemplazamos la diferencial de G en la expresión (4), obtenemos

$$dQ' = -\left(\frac{\partial G}{\partial T} + S\right)dT - \left(\frac{\partial G}{\partial p} - V\right)dp - \frac{\partial G}{\partial m} dm \geq 0, \quad (5)$$

La derivada de G con respecto a m puede escribirse como una diferencia de entalpías parciales específicas, análogo a lo que hicimos al derivar la entalpía, pero en este caso es tradicional utilizar otros símbolos, en lugar de las minúsculas correspondientes:

$$\frac{\partial G}{\partial m} = \mu_v - \mu_l = A_v,$$

Los μ , son los *potenciales químicos*, introducidos imperecederamente por el inmortal norteamericano Gibbs, y que aquí se refieren a la unidad de masa, no al mol, como es habitual en química. A_v es la *afinidad de vaporización* del agua, noción introducida por de Donder en 1922 (véase Kondepudi & Prigogine, 1998), en el contexto de reacciones químicas. Ya veremos el sentido de esta definición.

En lo que sigue, me aparto del procedimiento de Dufour & van Mieghem (1975), para aplicar un razonamiento inaugurado por los paladines de la Termodinámica Racional, ateniéndome especialmente a la elegancia italiana de Astarita (1989).

Para entender el razonamiento un tanto sutil, es importante tener claro cuáles son las variables independientes, y cuáles son las tasas de éstas que podemos controlar en un dado instante cualquiera. Si procedemos de la forma más natural, considerando las tres variables que definen nuestro estado termodinámico como equitativas en todo sentido, y reescribimos la desigualdad (5) en función de tasas de cambio (el punto indica una derivada temporal: por ejemplo: $\dot{T} = dT/dt$), es decir,

$$\left(\frac{\partial G}{\partial T} + S\right)\dot{T} + \left(\frac{\partial G}{\partial p} - V\right)\dot{p} + A_v \dot{m} \leq 0, \quad (6)$$

podremos deducir las siguientes consecuencias. Fijemos el estado (es decir, las variables T, p, m), al mismo tiempo que las tasas de cambio de la presión y el grado de avance en un instante dado. Así quedan fijos los coeficientes de esta expresión y los dos últimos términos del miembro izquierdo. Como queda variable la tasa de cambio de la temperatura, que puede ser positiva o negativa y asumir cualquier valor (en teoría), la desigualdad no se puede respetar a menos que el coeficiente de \dot{T} se anule:

$$\frac{\partial G}{\partial T} = -S, \quad (7)$$

Esto significa que la entalpía libre es un potencial para la entropía, ya que su derivada con respecto a la temperatura nos proporciona la entropía del sistema. Una vez establecida esta identidad, el segundo principio se reduce a la expresión

$$\left(\frac{\partial G}{\partial p} - V\right)\dot{p} + A_v \dot{m} \leq 0,$$

Volvemos a fijar el estado y la tasa a la que se está transformando el agua en un momento dado. Sólo evitamos una contradicción si suponemos que

$$\frac{\partial G}{\partial p} = V, \quad (8)$$

y la entalpía libre también nos proporciona el volumen del sistema, si se la deriva con respecto a la presión. El segundo principio se contrae a la expresión

$$A_v \dot{m} \leq 0 \quad (9)$$

Ahora, al fijar el estado y permitir que la transformación del agua ocurra a cualquier velocidad, puede llevarnos a violar el segundo principio, a menos que

$$A_v = 0 \Rightarrow \mu_v = \mu_w$$

Este resultado corresponde plenamente a lo que implícitamente se asume en las obras meteorológicas (y químicas), a saber, que en los cambios de fase los potenciales químicos han de ser iguales. Es cierto que ello se demuestra bajo la condición adicional del equilibrio termodinámico (o químico, en este caso concreto), y aquí vemos que la desigualdad original se esfumó, quedando $0 = 0$, es decir, los procesos no pueden ser reversibles. Así vemos que la reversibilidad y el equilibrio termodinámico son equivalentes.

Bohren & Albrecht (1998), quienes no parecen muy entusiasmados de la existencia de los procesos irreversibles, establecen este mismo resultado bajo el supuesto de que en una transición de fase la "energía libre de Gibbs" (nuestra entalpía libre) se mantiene constante (condición de reversibilidad), mientras que la tasa de cambio del vapor es tenida por arbitraria, como supusimos nosotros también. Pero la diferencia de lógica es importante, ya que ellos concluyen de la siguiente relación (adaptada a nuestra notación)

$$(\mu_v - \mu_w) \frac{dm_v}{dt} = 0$$

que los potenciales químicos son iguales, siendo la tasa arbitraria. Yo no veo con qué derecho, puesto que en equilibrio también tiene que desaparecer la tasa. Incluso se suele tener el caso contrario, en equilibrios metaestables (o falsos), en donde la diferencia de potenciales no es nula al mismo tiempo que la tasa de cambio lo es. Por eso, el enfoque más general de Dufour & van Mieghem, que permite trascender el marco de la termostática, es digno de ponderación.

No obstante, Dufour & van Mieghem, mediante un argumento distinto al que presenté, infieren las ecuaciones (7) y (8), pero se detienen en la desigualdad (9). Según vimos, si la masa del agua puede variar arbitrariamente en el tiempo, podría incurrirse en una contradicción con el segundo principio, si no se exige generalmente que la afinidad de vaporización sea nula. Esta cuestión es de una importancia trascendental, ya que la obra de los belgas, en todo lo que se refiere a la termodinámica de los procesos irreversibles, está netamente basada en la validez general de (9). Por otro lado, una afinidad nula implicaría -pido al lector aceptar la afirmación, para la cual puedo remitirlo a la obra de los belgas o a la de **Curry & Webster** (1999)- que el estado de sobresaturación no fuera posible en un volumen de aire húmedo, lo cual es falso, como fue demostrado, entre otros, por **Aitken** hacia 1880 (ver sus obras escogidas, 1923). No podemos, entonces, aceptar que la afinidad tenga que ser nula por necesidad universal. Así que me apresuro a ofrecer un rescate, basándome en las consideraciones de Astarita sobre variables que él define como internas (por ejemplo: la velocidad de una reacción química, que obedece a su propia cinética), y en lo que Dufour & van Mieghem efectivamente suponen en otro capítulo, al tratar de la relación entre la afinidad y los flujos de masa en los cambios de fase ("en régimen lineal"). El rescate es muy sencillo: negarle el rango de variable libre a la tasa de cambio temporal del grado de avance, es decir, considerarla como función de las variables independientes:

$$\dot{m} = f(T, p, m)$$

Si ahora repetimos el mismo razonamiento de antes, llegamos hasta la ecuación (9) y la instrucción siguiente, la de fijar el estado para fijar el valor de la afinidad, nos desbarata la inferencia anterior, puesto que al fijar T, p, m también fijamos la tasa de cambio de la masa acuosa, y no hay libertad para violar el segundo principio, que efectivamente se mantiene como desigualdad no trivial, y que escribo a continuación en la forma que utilizan **Dufour & van Mieghem** (1975):

$$A_v \dot{m} \leq 0$$

Esta desigualdad tiene la virtud de indicar la *evolución* de un proceso, reflejando así el contenido especial del segundo principio. Me explico. Si el potencial químico del agua es mayor que el de su vapor, $A_v > 0$; luego $dm < 0$; como $dm = -dm_v$, $dm_v > 0$, es decir, la masa de vapor de agua es acrecentada, y hay conversión de agua líquida en vapor, o evaporación efectiva. Y viceversa. Esta conclusión, tan límpida como reveladora, nos lleva más allá de lo que la termodinámica de equilibrio nos puede ofrecer. Como en el caso de la transferencia de calor, en el que el segundo principio nos permitió inferir que el flujo de calor es del cuerpo más cálido al más frío, hemos probado que el flujo de masa tiene lugar del potencial químico mayor al menor, conclusión que ha de considerarse como un logro de la termodinámica de los procesos irreversibles, que nos permite pronunciarnos sobre la *dirección de evolución* de los procesos naturales. Prescindir de esta información es limitarse a un aspecto demasiado estático de la naturaleza. La termodinámica de la atmósfera, creada en la década de 1860-1870, se ha limitado a los procesos reversibles, con muy pocas salvedades. De los meteorólogos empeñados en superar esta limitación, los únicos que lo hacen de forma sistemática y bibliográficamente accesible, son **Dufour & van Mieghem** (1975). Y en su vertiente moderna, está basada, como ya señalé anteriormente, en la desigualdad que acabamos de justificar. Los cambios de fase, si se me permite insistir, son procesos irreversibles siempre y cuando se cumpla $A_v dm < 0$, y son reversibles, si $A_v dm = 0$, siendo ésta la condición de equilibrio químico, en la que tanto la afinidad como los flujos de masa se anulan.

Intentemos desarrollar algunas consecuencias adicionales, partiendo del resultado generalizado de que la afinidad de vaporización no sea nula. Como en este caso el calor de Clausius, dQ' , tampoco se anula, según nuestras definiciones anteriores, *la evaporación y condensación del agua en la atmósfera son procesos irreversibles*. Podríamos terminar nuestra exposición y dar por contestada la pregunta del título. No obstante, hay procesos atmosféricos de una importancia inestimable en teoría que plantean problemas insospechados. A ellos dirigimos nuestra atención en lo que sigue.

Ciclos y transformaciones adiabáticas

Recordemos por qué razón puede variar la entropía de un sistema. Dos son las posibilidades: por un lado, gracias a un intercambio de entropía con el medio circundante, que para un sistema cerrado es igual a dQ/T , y que puede ser positivo o negativo; y por otro lado, aumenta debido a una producción de entropía en su interior, que

hemos expresado aquí como dQ'/T , y que nunca puede ser negativa. La "irreversibilidad" no acarrea nunca la destrucción de entropía (**Prigogine**, 1947). dQ' es el calor no compensado. Para justificar esta denominación, seguiremos a **Dufour & van Mieghem** (1975).

Para todo ciclo, como ya se ha recordado, la integral cerrada de una función de estado se anula:

$$\oint dS = 0.$$

Un ciclo está representado por una curva cerrada en el espacio de los estados termodinámicos, y el punto inicial de una transformación coincide con el punto final. Por lo tanto, para un ciclo, el segundo principio se presenta bajo la forma:

$$-\int \frac{dQ}{T} = \int \frac{dQ'}{T} \geq 0, \quad (10)$$

Una parcela de aire que absorbe calor ($dQ > 0$) en la zona tórrida (a la temperatura T') suele transportar energía a latitudes polares, donde cede calor ($dQ < 0$), a una temperatura menor T . La parcela regresará tarde o temprano a los trópicos, donde originó su ciclo. En su seno ocurren procesos irreversibles (por ejemplo, la absorción y emisión de energía radiante, que son fenómenos netamente irreversibles, como lo demostró **Planck** (1906), en su célebre obra sobre la radiación térmica), y por lo tanto se tiene que

$$\int \frac{dQ}{T} < 0.$$

Los calores intercambiados son en promedio climatológico iguales, de modo que podemos concluir que las temperaturas tropicales han de ser mayores que las polares. O viceversa: sabiéndose que la zona tórrida es más caliente que las latitudes polares, una absorción neta tiene que tener lugar en aquélla, y un enfriamiento neto en éstas. Este hecho de la circulación atmosférica nos permite equiparar la atmósfera a una máquina de Carnot, y sobre la base de esta analogía se ha intentado calcular el rendimiento de la circulación atmosférica, el cual es unas diez veces mayor que el que resulta de múltiples mediciones y observaciones empíricas. Esto se debe a los procesos irreversibles en su interior, y al hecho de que hay más de una temperatura atribuible a los focos caliente y frío. En todo caso, hay producción de entropía en los ciclos atmosféricos.

Volviendo a la justificación de la denominación de calor no compensado, quizá la manera más inmediata de

hacerlo es contemplando un ciclo isotérmico. En tal caso, podemos extraer, en la fórmula (9), la temperatura de las integrales, y cancelando queda:

$$-\int dQ = \int dQ' > 0.$$

Es decir, el calor absorbido es menor, en valor absoluto, que el calor cedido por el sistema. La diferencia es lo que se llama calor no compensado, ya que al cerrar el ciclo no se compensó la inversión de calor (de hecho, se sobrecompensó). Este argumento plausible parece probar que en un ciclo isotérmico podemos tener producción de entropía a raíz de cambios de fase. Sin embargo, si consideramos un ciclo isotérmico *trivial* (esto es, una curva que no encierra ningún área), el teorema referente a la inversión de la integración de una forma diferencial, como la que hemos desarrollado para el calor, afirma que el calor cedido y el calor absorbido tienen que ser iguales en magnitud. Por lo tanto, tiene lugar la compensación, y el ciclo isotérmico trivial no puede ser irreversible. Luego cualquier cambio de fase en estas circunstancias especiales, es reversible.

Pasemos ahora a examinar lo que puede colegirse para una clase de procesos que figuran en el primer plano de la termodinámica clásica de los procesos atmosféricos, a saber, las transformaciones adiabáticas. Se caracterizan como adiabáticos aquellos procesos en los que en ningún momento tiene lugar ningún intercambio de calor con el medio ambiente: $dQ=0$. Estos procesos constituyen la esencia de la termodinámica meteorológica *clásica*. Dufour & van Mieghem (1975) se abstuvieron de considerar las consecuencias deducidas del segundo principio para un ciclo adiabático. Vemos que en este caso, los cambios de fase del agua en la atmósfera sufren una restricción acaso insospechada por los autores de aquella exposición magistral, aunque esa limitación no le resta ningún mérito al esfuerzo y esmero admirables con que lograron organizar tantos cabos sueltos en el ámbito de las investigaciones sobre el comportamiento termodinámico de una parcela de aire húmedo o nuboso. El resto de este artículo está encaminado a fundamentar mi sospecha de que Dufour & van Mieghem, al intentar incorporar la irreversibilidad de los cambios de fase, consiguieron una generalidad en parte especiosa. No afirmo que no se pueda lograr el objetivo de trascender las fronteras de las exposiciones tradicionales. Al final me aventuro a esbozar un posible programa de cómo se podría lograr lo que a mí se me antoja haber quedado incompleto en la exposición de los dos belgas.

Consideremos primero un ciclo adiabático (no necesariamente trivial). Como $dQ=0$, del segundo principio deducimos que

$$0 = \int \frac{dQ'}{T} \geq 0,$$

relación que implica $dQ'=0$. Concluimos que *en un ciclo adiabático no puede producirse entropía*. En términos de la afinidad, $A_\gamma = 0$, o sea, los cambios de fase a lo largo de un ciclo de un sistema que no intercambia calor con su entorno, tienen lugar en equilibrio químico; no hay flujos de masa, y la evaporación o condensación neta de agua o vapor tiene lugar de una manera "discreta", o, en expresión típica de la termodinámica de equilibrio, cuasi-estáticamente, de manera "infinitamente lenta". Esto es lo que siempre se ha supuesto en meteorología, por más que el ascenso de una parcela de aire nuboso dentro de una nube tormentosa, considerado como adiabático, sea impetuoso, algo que va en contra de una sana intuición de los fenómenos atmosféricos. Pero nuestra conclusión les da razón, sin que la hubieran pedido, a los meteorólogos, cuando éstos suponen el aire nuboso como exactamente saturado (en presencia de una superficie plana de agua pura), y emplean la ecuación de Clausius-Clapeyron, que para una presión atmosférica dada representa la presión del vapor de agua saturante en función de la temperatura, curva casi exponencial a lo largo de la cual se anula la afinidad.

Lo que acabamos de establecer se hizo para ciclos adiabáticos. ¿Qué podemos decir de los procesos adiabáticos? Para un proceso (no cerrado), no se cumple que la integral de la diferencial de la entropía se anule. En tal caso, el segundo principio toma la forma analítica:

$$\int_{\gamma} dS = \int_{\gamma} \frac{dQ}{T} \geq 0,$$

en donde γ simboliza una curva de estados. De aquí no podemos concluir directamente que el calor no compensado sea nulo, y es concebible que al final del proceso la entropía sea mayor que al principio. Analíticamente,

$$\int_{\gamma} dS = S_{final} - S_{inicial} \geq 0.$$

Si invertimos el orden del proceso, que se simboliza como $-\gamma$, tendríamos:

$$\int_{-\gamma} dS = S_{inicial} - S_{final} \geq 0,$$

donde hemos asignado la misma entropía a los mismos puntos, puesto que la entropía es una función de estado. De las dos expresiones anteriores se sigue que $S_{inicial} = S_{final}$ es

decir, que el proceso en cada dirección es isoentrópico: al conservarse la entropía no puede haber producción de la misma, y nuevamente concluimos que *los cambios de fase en una transformación adiabática son reversibles*.

A esta conclusión sólo podemos escapar negando la posibilidad de que se pueda invertir el orden de transformación a la cual deseamos someter una parcela atmosférica, es decir, que la parcela no podría retomar los valores de temperatura, presión y masas de vapor y agua, en sentido inverso. Esta posibilidad, aunque concebible en los procesos naturales, sería un gran obstáculo para la descripción teórica. También dificultaría mucho el empleo de diagramas aerológicos en meteorología. Pero no se puede descartar. Sería consecuencia real del segundo principio, si pudiéramos estar seguros de que la afinidad no se anula en los cambios de fase, y entonces "desandar un camino" en el espacio de fases sería efectivamente posible sólo con una parcela en equilibrio termodinámico.

Hemos demostrado que en los procesos adiabáticos que tienen lugar en la atmósfera —y quien conoce la literatura meteorológica sabe que son los más estudiados—, los cambios de fase adiabáticos son procesos *reversibles* que ocurren en equilibrio químico, sin producción de entropía. Ahora bien, podemos pensar que el tratamiento de **Dufour & van Mieghem** busca el punto de vista más general posible, con el fin de no excluir *ab initio* la posibilidad de que los cambios de fase en la atmósfera, incluyendo las transformaciones adiabáticas, sean realmente irreversibles. En este sentido, las exposiciones tradicionales no ofrecen ninguna posibilidad de generalización. Es claro que si se demuestra empíricamente que los cambios de fase ocurren reversiblemente, la tentativa de **Dufour & van Mieghem** es superflua. El problema es que no se dispone de tal evidencia, y entonces la única teoría que nos permite dar un paso más allá de las existentes, es la que se basa en la termodinámica de los fenómenos irreversibles. El conato de generalización por parte de **Dufour & van Mieghem** se basa en la termodinámica de los procesos irreversibles de **Prigogine**, termodinámica que a su vez ya empieza a considerarse como clásica, puesto que en las últimas décadas han surgido nuevas tentativas de generalización, dando lugar a una "termodinámica extendida" (en la que se están luciendo escuelas mejicanas y catalanas). Pero en meteorología no tiene sentido dar el brinco desde una termodinámica efectivamente decimonónica a una de las más recientes extensiones, si no se han explorado previamente las consecuencias que resultan de incluir sencillamente los fenómenos irreversibles, donde antes no se consideraban sino transformaciones reversibles. Por eso es menester tomar en serio la tentativa

de **Dufour & van Mieghem** (1975). Volvamos pues al caso general que ellos contemplan.

Generalización del estado termodinámico

Vimos que según el segundo principio de la termodinámica, la afinidad no se anula *generalmente* si suponemos que en los cambios de fase los flujos de masa por unidad de tiempo, son expresables en función de las variables de estado. Vimos también que se anulan en los ciclos isotérmicos triviales y en los procesos adiabáticos. En circunstancias más generales, a temperatura y presión constantes, sigue en pie la desigualdad

$$A_c dm \leq 0$$

Aunque la observación empírica indica que en la fusión del hielo y la ebullición, los calores entregados isobárica e isotérmicamente al sistema, reaparecen en las transformaciones inversas, teóricamente no podemos excluir la posibilidad de una producción de entropía, cuando tales transformaciones ocurren en condiciones naturales. En meteorología son pocos los procesos a un tiempo isobáricos e isotérmicos, en los que pudieran darse cambios de fase (acaso el único sea el derretimiento, o formación, del hielo). Por ejemplo, la formación de rocío o escarcha va acompañada de cambios de temperatura, es isobárica pero no isotérmica. Para estos procesos nuestros razonamientos anteriores no permiten concluir que sean reversibles. Bien pueden ser irreversibles en el sentido de que la afinidad no desaparece.

Pero más que contentarse con la comprobación de que el esquema de **Dufour & van Mieghem** permite encontrar procesos en los que no se anula la afinidad, deberíamos preguntarnos si no es posible considerar los cambios de fase como procesos intrínsecamente irreversibles en circunstancias naturales, independientemente de condiciones adicionales. Vimos al principio del artículo que un sistema adiabático, compuesto por dos compartimentos a temperaturas diferentes, produce entropía hasta que se igualan las temperaturas. En el enfoque de **Dufour & van Mieghem**, se debería producir entropía mientras no se igualen los potenciales químicos. Decir que se igualan (en un proceso adiabático, para el cual nos hemos visto obligados a anular las diferencias de potenciales químicos) instantáneamente, es como decir que las temperaturas en el ejemplo aducido hacen un tanto. Puede ocurrir, pero al final siempre hay aumento de entropía. Imaginemos el caso análogo a este. Una parcela de aire húmedo con vapor puro, sin ninguna clase de impurezas (ni siquiera iones), tiene una humedad relativa del 110%. Se sabe por

los experimentos de **Aitken** (1923), con aire húmedo puro, que no tiene lugar la condensación a la saturación del vapor de agua en presencia de agua pura y superficie plana (para obviar los efectos de curvatura), que corresponde a una humedad relativa del 100%. Si introducimos una pequeña cantidad de agua líquida en un platillo, podemos considerar el sistema como adiabático (de hecho estamos operando con un sistema abierto, capaz de intercambiar masa, con la cual también entra una despreciable cantidad de entalpía). ¿Qué ocurrirá? Esperamos que el vapor excedente se condense, y que la humedad relativa disminuya hasta el 100%. Pero al principio de ese proceso de condensación, se tenía una afinidad negativa (potencial químico del vapor mayor que el del agua líquida), y un flujo de masa $dm/dt > 0$, con una producción de entropía según

$$A_v \frac{dm}{dt} \leq 0,$$

lo cual refleja un proceso irreversible.

Sin entrar a investigar posibles casos adicionales, en donde la afinidad no se anule y se pueda dar un cambio de fase irreversible tal que la última desigualdad se cumpla, vamos a investigar la posibilidad teórica de ensanchar formalmente el marco anterior.

Con el fin de incorporar un elemento que refleje la irreversibilidad posible de los cambios de fase atmosféricos, nos preguntamos si no es posible hacer depender la entropía de un indicador de la "irreversibilidad", como la afinidad, cuya anulación corresponde al equilibrio (condición de "reversibilidad"). Si designamos por S_{ne} a la entropía de no equilibrio, podemos, en primera aproximación, suponer la siguiente relación lineal respecto de la afinidad:

$$S_{ne}(T, p, m, A_v) = S(T, p, m) + \Sigma(T, p, m) A_v(T, p, m)$$

En la tercera sección vimos que para que A_v no se anule teóricamente, ha de ser función del estado. En este sentido la entropía de no equilibrio también es función de estado, siéndolo también la producción de entropía. Entonces podemos repetir el argumento esgrimido anteriormente en el contexto de una transformación adiabática, a saber: si es cierto que en una transformación adiabática una parcela que pasa del estado $P = (T, p, m, A_v)$ al estado $P' = (T', p', m', A_v')$ lo hace bajo producción de entropía, entonces $S_{ne}(P') > S_{ne}(P)$. Pero si otra parcela está experimentando el proceso inverso (imposible excluir este caso

en la atmósfera), al final de la transformación también debería tener una entropía mayor: $S_{ne}(P) > S_{ne}(P')$. Las entropías de los puntos P y P' tienen valores independientes del tiempo, son siempre iguales, ya que la entropía es una función de estado. La entropía en un estado dado es la misma, sea punto terminal o inicial de un proceso. Luego no puede haber producción.

La única forma de escapar al círculo vicioso que me parece ser el problema conceptual en la exposición de **Dufour & van Mieghem**, es introducir un elemento verdaderamente dinámico, dependiente del tiempo. La opción más inmediata, es incluir, en la lista de variables que definen el estado (prescindiendo de consideraciones sutiles sobre una distinción entre estado y "sitio", como lo hace **Astarita** (1989) en un intento por aclarar la diferencia entre una termostática y una verdadera termodinámica) a la tasa de cambio del grado de avance, dm/dt . El estado quedaría definido por las variables $(T, p, m, dm/dt)$. Las funciones de estado, en particular la entropía, el volumen y la entalpía libre serían funciones de esas cuatro variables. Procediendo entonces como antes, se puede demostrar que la entalpía libre no puede depender de la nueva variable, y que, fuera de las relaciones que ya se obtuvieron entre las derivadas parciales de G y la entropía y el volumen, la afinidad se anula idénticamente, lo que no representa ningún progreso.

Otra posibilidad es indagar si la velocidad de ascenso de una parcela no podría influir en la irreversibilidad, algo que tenderíamos a sospechar intuitivamente. Cambios rápidos de la presión, debidos a velocidades verticales más o menos grandes, acarrearán cambios bruscos del volumen y la temperatura, y éstos podrían reflejarse en la intensidad con que tienen lugar los cambios de fase. En tal caso buscaríamos expresar la tasa de cambio dm/dt como una función del estado, definido ahora por las cuatro variables $(T, p, m, dp/dt)$. Tratemos, pues, de examinar este caso más detenidamente.

La desigualdad (6) toma ahora la forma:

$$\left(\frac{\partial G}{\partial T} + S \right) T' + \left(\frac{\partial G}{\partial p} - V \right) p' + \frac{\partial G}{\partial m} m' + \frac{\partial G}{\partial p} p' \leq 0.$$

Fijando el estado y la tasa de calentamiento dT/dt en un momento dado, fijamos el valor de todos los términos excepto el último. Para evitar una infracción del segundo principio, la libertad que la nueva variable parece permitir, no puede extenderse a la entalpía libre, que no puede depender de dp/dt . Por consiguiente, el último término en la desigualdad anterior no subsiste. Fijando nueva-

mente el estado, en la desigualdad restante ningún término puede variar, salvo el primero. Repitiendo el argumento anterior, inferimos que

$$\frac{\partial G}{\partial T} = -S.$$

Como G no depende de dp/dt , la entropía tampoco puede ser función de esa tasa. La desigualdad anterior se reduce a

$$\left(\frac{\partial G}{\partial p} - V\right)p + \frac{\partial G}{\partial m} m \leq 0. \quad (12)$$

Si repetimos una vez más el argumento anterior, fijando el estado en un momento dado, no podemos deducir de aquí una restricción adicional de nuestras funciones de estado, puesto que con el estado fijaríamos ambos términos (en el instante dado). Veamos a título de ejemplo, qué se puede concluir, al restringirnos a ciertas formas particulares de la tasa de cambio de la masa; una posibilidad sería suponer, en primera aproximación, una dependencia lineal de la nueva variable de estado, dp/dt , a saber:

$$m = f(T, p, m) + \varphi(T, p, m)p.$$

La desigualdad (12) toma entonces la forma:

$$\left(\frac{\partial G}{\partial p} - V - A_v \varphi\right)p - A_v f \leq 0,$$

en donde hemos aprovechado la definición de la afinidad. Fijando el estado original (T, p, m) , fijamos el valor del último término, y con respecto al primero podemos concluir:

$$p > 0 \Rightarrow \frac{\partial G}{\partial p} - V - \varphi A_v < 0$$

$$p < 0 \Rightarrow \frac{\partial G}{\partial p} - V - \varphi A_v > 0.$$

Si admitimos que las funciones son continuas, de estas desigualdades se obtiene también la derivada de la entalpía libre en el caso particular en que la presión sea constante:

$$p = 0 \Rightarrow \frac{\partial G}{\partial p} = V + \varphi A_v.$$

En esta situación más general, la entalpía libre deja de ser un potencial para el volumen, incluso en el caso "estático", cuando $dp/dt = 0$. Quizá sea este un precio demasiado alto en aras de una generalización, por lo que vale la

pena examinar un caso aún más especial: $\varphi = 0$. Veamos si este caso, quizá la generalización más sencilla en el presente contexto, permite procesos adiabáticos con producción real de entropía.

Las últimas relaciones, aplicadas al caso particular en que dm/dt no depende de la tasa de cambio de la presión, pueden representarse cualitativamente, como lo muestra la gráfica adjunta. Al no ser la entalpía libre función del cambio de presión en el tiempo, es el volumen el que depende de p . Sólo cuando sea cero esta tasa, puede representarse el volumen por una relación como la ley de Boyle-Marotte. Simplificaremos una vez más, suponiendo que la dependencia del volumen de la variable adicional sea lineal:

$$V(T, p, m, \dot{p}) = V_{eq}(T, p, m) + \pi_p(T, p, m)p.$$

La desigualdad derivada del segundo principio se reduce finalmente a la desigualdad que ya habíamos obtenido en el marco clásico, es decir, a $A_v dm \geq 0$.

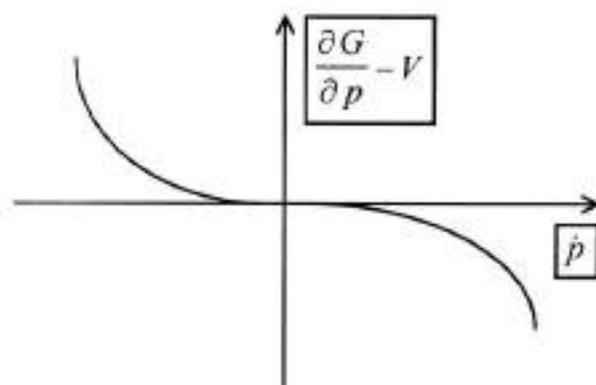


Figura. $[\partial G/\partial p - V]$ en función de \dot{p}

La posibilidad de incluir un elemento dinámico en la teoría termodinámica clásica, tiene implicaciones interesantes. Primero, la forma del incremento de calor cambia:

$$dQ = dH - Vdp = dH - V_{eq}dp - \pi_p p dp$$

Esta forma deja de ser una forma diferencial en el espacio original, definido por las variables (T, p, m) . (En el espacio extendido, que incluye a \dot{p} , vuelve a ser una forma diferencial). Este hecho significa que desde la óptica del espacio tradicional,

$$\int dQ \neq - \int dQ.$$

Esto se debe a que para una representación paramétrica determinada de la curva γ , la contribución de la integral

$$\int_{t_1}^{t_2} \pi_p \dot{p}^2 dt \text{ es siempre positiva, independientemente de si}$$

la transformación es directa (a lo largo de γ) o inversa (a lo largo de $-\gamma$). Para justificar esta afirmación basta repetir el razonamiento basado en la desigualdad (12), en la que se reemplaza la forma aproximada del volumen, para inferir

que $\pi_p > 0$. Para $\dot{p} = 0$ (proceso isobárico), obtenemos la forma original del incremento de calor dQ . El término corresponde a una *producción de calor*, que correspondería al calor no compensado de Clausius, tanto mayor cuanto mayor sea la tasa de cambio de la presión. Desde esta perspectiva más general, podemos entender el sentido de las palabras que aparecen en un sinnúmero de textos sobre termodinámica clásica, en las que se habla liberalmente de "procesos infinitamente lentos", sentido que siempre he tenido por imposible de entender, si no es desde este punto de vista, más elevado, y el cual ofrece la siguiente interpretación de dichos procesos: "infinitamente lento" puede tomarse aquí como equivalente a $\dot{p} = 0$, en la práctica, a tasas tan pequeñas que la producción de calor resulta despreciable, puesto que la integral cuadrática, mientras que la duración del proceso es linealmente proporcional al tiempo.

¿Qué implicaciones tiene esto para la entropía y su variación? Ya se dedujo que la entropía no puede depender directamente de \dot{p} . Su diferencial es entonces la misma que en la situación original:

$$dS = \frac{\partial S}{\partial T} dT + \frac{\partial S}{\partial p} dp + \frac{\partial S}{\partial m} dm.$$

Al mismo tiempo, del segundo principio en su forma general, se obtiene

$$dS = \frac{dQ}{T} + \frac{dQ'}{T} = \frac{C_p}{T} dT + \frac{\partial H / \partial p - V_\alpha - \pi_p p}{T} dp - \frac{L_v + A_v}{T} dm.$$

Comparando coeficientes, inferimos:

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial T} &= \frac{C_p}{T} \\ \frac{\partial S}{\partial p} &= \frac{1}{T} \left(\frac{\partial H}{\partial p} - V_\alpha - \pi_p p \right) \\ \frac{\partial S}{\partial m} &= -\frac{L_v + A_v}{T} = s_v - s_s \end{aligned}$$

Me permito llamar la atención sobre el elemento nuevo que nos brinda la posibilidad de romper las cadenas de la termodinámica tradicional: la derivada de la entropía con respecto a la presión depende ahora de una tasa, de la *velocidad de un proceso*. Para ilustrar este aspecto, supongamos un proceso isotérmico ($dT=0$), y consideremos una transformación en el espacio generado por (p, m, S) . En ese espacio la pendiente de la superficie $S(p, m)$ en dirección p (sin cambios de fase), es variable según el valor de \dot{p} . Luego la superficie fluctúa, y en lugar de lo que nos garantizan los teoremas del análisis de las formas diferenciales lineales, tenemos

$$\int dS \neq 0.$$

Obviamente esta conclusión se extiende al caso no isotérmico. Por lo tanto, para un ciclo adiabático, el segundo principio se escribe como

$$\int dS = \int \frac{dQ'}{T} \geq 0,$$

y de aquí ya no podemos concluir, como antes, que la afinidad ha de ser nula en tales ciclos. De esta manera obtenemos una extensión de la teoría, en la que se pueden considerar todos los cambios de fase, incluso los adiabáticos, como procesos irreversibles.

No perseguiremos el programa de extraer todas las implicaciones posibles de una teoría constitutiva en la que se añade una tasa de cambio temporal al conjunto de variables independientes del sistema. Tampoco examinaremos si es factible esa forma de proceder, ni la evidencia empírica en pro o en contra, puesto que la intención es sólo comprobar si los cambios de fase son procesos irreversibles, en términos generales, como lo postula la escuela belga de termodinámica. Lo interesante de este enfoque es que la respuesta *teórica* depende del conjunto de supuestos constitutivos, los cuales son válidos para una clase de sustancias, mas no para todas las materias posibles en el universo.

En particular, podemos concluir que el tratado de Dufour & van Mieghem ofrece en su parte fundamental una generalidad especiosa, puesto que las relaciones constitutivas que de hecho se utilizan en las partes restantes, son demasiado especiales para poder incorporar el comportamiento posiblemente irreversible de los cambios de fase. Por otro lado, también podemos concluir que la teoría de Dufour & van Mieghem (1975) contiene un poten-

cial de una fertilidad insospechada hasta ahora, y que valdría la pena explorar.

Reconocimientos

Trabajo realizado dentro del marco del Grupo de Investigaciones en Meteorología-U.N., que cuenta con el apoyo financiero de COLCIENCIAS y el BID, contratos COLCIENCIAS-U.N. No. 391/1999 y 364/2000. Forma parte de los resultados del Proyecto de Investigación apoyado por COLCIENCIAS y el BID "Proyecciones climáticas e impactos socioeconómicos del cambio climático en Colombia", contrato COLCIENCIAS-U.N. No. 321-98.

Referencias bibliográficas

- Aitken, J. 1923. *Collected Scientific Papers. (On Dust, Fogs, and Clouds.)* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 34-74.
- Andrews, D.G. 2000. *An Introduction to Atmospheric Physics.* Cambridge University Press, Cambridge, 229 pp.
- Astarita, G. 1989. *Thermodynamics. An Advanced Textbook for Chemical Engineers.* Plenum, Nueva York, 444 pp.
- Bohren, C.F. & B.A. Albrecht, 1998. *Atmospheric Thermodynamics.* Oxford University Press, New York, 402 pp.
- Callen, H. 1985. *Thermodynamics and an Introduction to Thermostatistics. (2.ª edición.)* Wiley, Nueva York, 493 pp.
- Callies, U. & F. Herbert, 1988. Radiative processes and nonequilibrium thermodynamics. *J. Appl. Math. Phys.*, **39**: 242-266.
- Curry, J.A. & P. Webster, 1999. *Thermodynamics of Atmospheres and Oceans.* Academic Press, San Diego, 467 pp.
- De Groot, S.R., 1968. *Termodinámica de los procesos irreversibles.* Editorial Alhambra, S.A., Madrid, 268 pp.
- Dufour, L. & R. Defay, 1963. *Thermodynamics of Clouds.* Academic Press, New York, 255 pp.
- Dufour, L. & J. van Mieghem, 1975. *Thermodynamique de l'atmosphère.* Institut Royal Météorologique de Belgique, J. Duculot, Gembloux, Bélgica, 278 pp.
- . 1976. *The Ceaseless Wind. An Introduction to the Theory of Atmospheric Motion.* McGraw-Hill, Nueva York, 579 pp.
- Fleming, W. 1977. *Functions of Several Variables.* Springer-Verlag, Nueva York, 411 pp.
- Fuchs, H.U. 1996. *The Dynamics of Heat.* Springer-Verlag, Nueva York, 713 pp.
- Iribarne, J.V. 1964. *Termodinámica de la atmósfera.* Editorial Universitaria de Buenos Aires, Argentina, 231 pp.
- & W.L. Godson, 1981. *Atmospheric Thermodynamics. (2a ed.)* D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 259 pp.
- Iribarne, J.V. & W.L. Godson, 1994. *Termodinámica de la atmósfera. (Traducción de la segunda edición en inglés.)* Ministerio del Medio Ambiente, Dirección General del Instituto de Meteorología, Madrid, 1996.
- Jansá Guardiola, J.M. 1959. *Termodinámica de la atmósfera. Tratado de meteorología teórica, tomo I. Servicio Meteorológico Nacional, Madrid, 271 pp.*
- Kondepudi, D. & I. Prigogine, 1998. *Modern Thermodynamics.* Wiley & Sons, Chichester, 486 pp.
- Morán Samaniego, E.M. 1944 (edición facsímil, 1984). *Apuntes de termodinámica de la atmósfera.* Instituto Nacional de Meteorología, G. Jomagar, Móstoles, Madrid, 344 pp.
- Planck, M. 1906. *Vorlesungen über die Theorie der Wärmestrahlung.* J.A. Barth, Leipzig, 222 pp. (Facsímil incluido en *The Theory of Heat Radiation*, junto con una introducción de A.A. Needell, y la traducción al inglés de la 2ª edición, de 1913, por M. Masius, 1916, American Institute of Physics, 1989, Thomas Publishers, 470 pp.)
- Pelkowski, J. 1997. Entropy Production in a Radiating Layer Near Equilibrium: Assaying its Variational Properties. *J. Non-Equilib. Thermodyn.*, **22**, 48-74.
- Prigogine, I. 1947. *Étude thermodynamique des phénomènes irréversibles.* Dunod, París, Desoer, Liège, 143 pp.
- Salby, M.L. 1996. *Fundamentals of Atmospheric Physics.* Academic Press, San Diego, 627 pp.
- Truesdell, C., 1980. *The Tragicomical History of Thermodynamics.* Springer-Verlag, Nueva York, 372 pp.
- Van Mieghem, J. 1951. Application of the Thermodynamics of Open Systems to Meteorology. En: *Compendium of Meteorology*, T. F. Malone, editor, American Meteorological Society, Boston, Massachusetts, pp 531-538.
- Wegener, A. 1911. *Thermodynamik der Atmosphäre.* J.A. Barth, Leipzig, 331 pp.

DETERMINISMO, CAOS E IMPREDICTIBILIDAD

por

Diógenes Campos*

Resumen

Diógenes Campos: Determinismo, caos e impredictibilidad. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(98) 85-103, 2002. ISSN 0370-3908.

Los modelos deterministas se usan en diferentes disciplinas. Estos modelos, en tiempo continuo o discreto, pueden exhibir comportamiento regular o caótico. Un sistema caótico tiene sensibilidad a las condiciones iniciales y por lo tanto su estado es impredecible en el futuro distante. Ilustro la impredictibilidad con el modelo de Lorenz y con el circuito de Chua. Uso la ionización de un átomo alcalino unidimensional, en presencia de un campo electromagnético, como un ejemplo de un sistema que presenta cierta clase de predictibilidad, no obstante que su comportamiento es caótico.

Palabras clave: Modelos en las ciencias, sistemas caóticos, impredictibilidad.

Abstract

Deterministic models are used in various disciplines. These continuous –or discrete– time models can exhibit regular or chaotic behavior. A chaotic system has sensitivity to initial conditions and, therefore, its state in the distant future is unpredictable. I illustrate this unpredictability with the Lorenz model and the Chua circuit. I use the ionization of a onedimensional alkali atom by microwave field as an example of a system that features a certain kind of predictability, nevertheless, its behavior is chaotic.

Key words: Models in the science, chaotic systems, unpredictability

* Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Física, Bogotá. E-mail: dcamposr@ciencias.unal.edu.co

1. Introducción

La física ha tenido un impacto decisivo en la ciencia y en la filosofía, afirmación que es especialmente válida en el caso de la mecánica clásica en sus diferentes formulaciones: newtoniana, lagrangiana y hamiltoniana. Desde sus inicios, los éxitos de la teoría hicieron que la mecánica se convirtiera en un paradigma que conllevó a la idea de *la mecanización de la naturaleza*, según la cual el Universo se concibe como un gigantesco dispositivo mecánico que, al igual que un reloj, funciona con perfecta sincronización y armonía. Esta imagen de la naturaleza desbordó los límites de la física y se convirtió en el modelo a seguir por otras ciencias.

Con el transcurrir del tiempo surgieron nuevos paradigmas. El enunciado *el mundo es estadístico* sintetizaba hacia fines del Siglo XIX (1900) el éxito de la unificación de la mecánica y la termodinámica originada en los trabajos de Boltzmann (1844-1906). Unos años después, hacia 1910, se decía que *el mundo es relativo*, como consecuencia del impacto que el trabajo de Einstein (1879-1955) de 1905 sobre la "Electrodinámica de los cuerpos en movimiento" había tenido sobre la manera de pensar y concebir el universo. Unos veinte años después, hacia 1930, *el mundo era cuántico* ya que unos pioneros de la física (en la que participaron Max Planck, Born, Schrödinger, Heisenberg) cambiaron de manera significativa el entendimiento sobre el mundo, el cual dejó de regirse por las reglas del sentido común para gobernarse por misteriosas propiedades cuánticas. Hoy en día *el mundo es no lineal y complejo*, enunciado que refleja el impacto que tiene el reconocimiento de que el comportamiento caótico es la norma y no la excepción en la mayoría de los sistemas de las ciencias naturales y de otras disciplinas.

Con excepción del último, los paradigmas citados relegaron la mecánica a un segundo plano, teoría que se consideró como una ciencia cerrada y culminada que difícilmente podía aportar nuevo conocimiento. Hoy en día se sabe que la mayoría de los sistemas mecánicos son no lineales y que lo mismo ocurre con sistemas de otras áreas del conocimiento, como las ciencias naturales y la ingeniería. Es paradójico que la mecánica clásica resurge en virtud del comportamiento no lineal de los sistemas que estudia, en contraste con la "mecánica cuántica" (otro pilar de la física contemporánea) que describe la evolución temporal de los sistemas cuánticos con base en la ecuación de Schrödinger que es una ecuación diferencial lineal. En este punto es interesante anotar que la teoría cuántica incluye a la mecánica clásica como un caso límite bajo condiciones apropiadas, lo cual conlleva el reto de entender el principio de correspondencia en el caso de los sistemas clásicamente caóticos.

En la próxima sección se hace una breve presentación de la historia de la mecánica clásica en los últimos 300 años y de sus puntos de contacto con el surgimiento de la dinámica no lineal. Las demás secciones incluyen conceptos y ejemplos de sistemas deterministas no lineales con comportamiento caótico, propiedades que conllevan la impredecibilidad de largo plazo.

2. Elementos históricos de la mecánica clásica y de los sistemas dinámicos

Un *sistema dinámico* es un sistema mecánico u otro sistema más general (biológico, ecológico, químico, ingeniería, ...) cuya evolución temporal se describe mediante un conjunto de reglas matemáticas *deterministas*, bien definidas, que establecen la manera como el estado del sistema cambia con el tiempo.

La historia y el desarrollo de la teoría de los sistemas dinámicos ha estado ligada de manera estrecha con la evolución de la mecánica celeste [1]. Entre los pioneros tenemos a Nicholas Copernicus (1574-1642), Galileo Galilei (1564-1642) y Johannes Kepler (1571-1630) quienes, en mayor o menor grado y con mayor o menor prudencia, se enfrentaron a los "pares" de la época que defendían un Universo geocéntrico, mágico, místico y teológico.

Isaac Newton (1642-1727) escribió los *Principios matemáticos de la filosofía natural*, publicados en 1687, trabajo en el cual establece la ley de gravitación universal según la cual todos los objetos en el universo se atraen unos a otros con una fuerza que es inversamente proporcional al cuadrado de la distancia que los separa. En la época de Newton tal enunciado era extraño y difícil de comprender. Esa afirmación, que cambió la manera de entender el universo, se reconoce como uno de los descubrimientos más importantes en la historia de la ciencia. En esencia, Newton solucionó el problema no perturbado de dos cuerpos.

La ley de gravitación incrementó el poder de predicción del hombre, en particular el conocimiento de las órbitas de los planetas. Halley (1656-1742) observó en 1682 el cometa que lleva su nombre, calculó su órbita y predijo que regresaría en 1758, lo cual se confirmó y se convirtió así en uno de los primeros grandes éxitos de la teoría de Newton.

Otro de los grandes éxitos de Newton fue la invención del cálculo, al cual contribuyó posteriormente de manera significativa el matemático Leonhard Euler (1707-1783). Mientras era Director de la Academia de Ciencias de Berlín, los trabajos de Joseph Louis Lagrange

(1736-1813) le llamaron profundamente la atención y en 1766 lo recomendó como su reemplazo en la Academia de Ciencias.

Lagrange continuó los trabajos de Euler usando métodos analíticos en mecánica. Una de sus grandes contribuciones es la introducción de coordenadas generalizadas, ya que hasta ese entonces y según su naturaleza cada problema tenía que ser resuelto en un conjunto particular de coordenadas (polares, cilíndricas, esféricas). El libro "Mecánica Analítica" publicado en 1788 resume sus contribuciones y se caracteriza además por no incluir ningún diagrama, a diferencia de la mayoría de los libros anteriores de mecánica.

El desarrollo de la mecánica continúa con Pierre Simon Laplace (1749-1827) quien en su obra "Mecánica Celeste" reúne en una teoría unificada los trabajos hasta entonces dispersos de Newton, Halley, D'Álambert, Euler, entre otros, sobre las consecuencias del principio de gravitación universal. La intensa relación entre *determinismo y predictibilidad* alcanza su apogeo cuando Laplace afirma (citado en [2]): "Debemos pues considerar el estado presente del universo como el efecto de su estado anterior y como la causa del que debe seguirlo. Una inteligencia que en un instante dado conociera todas las fuerzas que animan a la naturaleza y la situación respectiva de los seres que la componen y que, por otra parte, fuera suficientemente amplia como para someter esos datos al análisis, abarcaría en la misma fórmula los movimientos de los cuerpos más grandes del universo y la de los átomos más ligeros; nada le sería incierto y tanto el futuro como el pasado estarían presentes ante ella".

William Rowan Hamilton (1805-1865) reformula la mecánica clásica derivada de la teoría de Lagrange en términos de un conjunto de ecuaciones diferenciales de primer orden (ecuaciones de Hamilton), en el cual las coordenadas generalizadas y los impulsos generalizados son las cantidades fundamentales que facilitan la descripción de la dinámica de los sistemas mecánicos en un espacio de estados (espacio de fase); el hecho de que en ese espacio las trayectorias de los sistemas autónomos no se crucen hace de la mecánica hamiltoniana una teoría de gran belleza conceptual y aplicabilidad.

En la primera parte del Siglo XVIII el determinismo y la predictibilidad estaban fuertemente arraigados en la ciencia. Dado un sistema mecánico formado por un conjunto de N partículas con fuerzas de interacción conocidas, y dadas las condiciones iniciales de posición y velocidad, se pensaba que con el uso de las ecuaciones diferenciales y en virtud de la unicidad de su solución se podía determinar la posición y velocidad de las partículas para cualquier instante de tiempo. De acuerdo con el clima intelectual de la época se pensaba que el Uni-

verso era un sistema gigante cuya dinámica se podía resolver completamente; ya que alguien que tuviera la motivación, la inteligencia y la tenacidad suficiente, tarde o temprano tendría éxito en solucionar el problema de N -cuerpos. Científicos como Laplace, Lagrange, Simeón Denis Poisson (1781-1840), Spiru Haretu (1851-1912), habían intentado analizar la estabilidad del sistema solar estudiando el problema de N cuerpos, pero no tenían resultados concluyentes.

En la práctica todo funcionaba a las mil maravillas para uno o dos cuerpos, incluyendo el caso hipotético en que el sol y la tierra fueran los únicos objetos en el sistema solar. Pero la pesadilla en la mecánica comenzaba cuando se trataban sistemas con tres o más partículas, como es el caso del sistema sol-tierra-luna. Haretu mostró que los métodos que se usaban estaban condenados al fracaso y, en consecuencia, el desarrollo de nuevos métodos era una necesidad sentida, urgente e importante en la época.

Por otro lado, los desarrollos de Ludwig Boltzmann (1844-1906) sobre termodinámica estadística permitieron comprender que la mecánica y la visión mecanicista de la naturaleza tenían límites y que era necesario incorporar en la teoría, en el caso de sistemas de muchas partículas, un tratamiento estadístico de la información y el uso de funciones de distribución.

El rey Oscar II de Suecia y Noruega abre una convocatoria internacional e informa que otorgará un premio y una medalla a la primera persona que obtenga una solución al problema general de N cuerpos. La convocatoria se publicó en alemán y en francés en el volumen 7 (1885-86) de la revista *Acta Mathematica* y una traducción al inglés en la revista *Nature* de julio de 1885, 302-303, al igual que en otros idiomas [3].

La pregunta, que fue propuesta por Weierstrass (1815-1897), se enuncia así: "Para un sistema arbitrario de masas puntuales que se atraen unas a otras de acuerdo a las leyes de Newton y bajo la suposición de que nunca chocan dos puntos, encontrar las coordenadas de las partículas individuales para todos los tiempos como la suma de una serie uniformemente convergente construida con funciones conocidas".

La pregunta está conectada con la estabilidad o inestabilidad del sistema solar, en particular de un sistema de tres cuerpos considerados como objetos puntuales que se atraen el uno a otro de acuerdo con la ley de gravitación de Newton. En el caso general (tres estrellas, tres planetas, sol-tierra-luna) no hay restricción sobre las masas o las condiciones iniciales; pero este problema es muy difícil y es necesario conformarse con el estudio del problema restringido en el cual una partícula es mucho menos masiva que las otras dos.

Entra en escena Henri Poincaré (1854-1912) quien había desarrollado nuevas técnicas para estudiar ecuaciones diferenciales, las cuales le podían dar la fundamentación necesaria para estudiar el problema motivo de la convocatoria. Después de más de dos años de trabajo comienzan a aparecer los primeros resultados limitados al caso de 3 cuerpos. Poincaré encuentra que no existe un número suficiente de constantes de movimiento que permitan reducir el problema a uno soluble de menor dimensión. Este resultado contradice la filosofía predominante por la época, según la cual los sistemas mecánicos tienen, en principio, un número suficiente de constantes globales de movimiento para permitir la solución de las ecuaciones de movimiento por cuadratura. Poincaré realmente no respondió la pregunta formulada en el concurso pero dió razones para demostrar que la serie que se buscaba no existía (no era convergente), en oposición a todo lo que esperaba en la época.

El 20 de enero de 1889 se anunció el resultado oficial de la convocatoria, declarando a Henri Poincaré como ganador. Se inicia la preparación del volumen de *Acta Mathematica* en que se publicarían las memorias, con un costo de unas 3500 coronas. En el mismo año Poincaré descubre que tenía un serio error en una parte del trabajo, informa sobre ello, y acepta pagar los costos que conlleva suprimir la publicación de la revista, costos que sobrepasan en unas 1000 coronas el monto del premio que había recibido. Poincaré corrige el error, prepara una nueva versión del trabajo, el cual se publica finalmente en el volumen 13 de *Acta Mathematica* de noviembre de 1890.

Poincaré usa con gran eficacia una aproximación geométrica en el espacio de fase. Por ejemplo, en lugar de examinar completamente la órbita de un planeta (una partícula), mira las veces que el planeta pasa a través de una superficie perpendicular a la órbita, introduciendo así lo que se conoce hoy en día como sección de Poincaré.

Los resultados de los estudios de Poincaré sobre la estabilidad del sistema solar fueron sorprendentes. En particular, encontró que bajo ciertas condiciones se presenta un fenómeno conocido con el nombre de resonancias, el cual da origen a un movimiento inesperado, altamente irregular (caótico, en lenguaje moderno), caracterizado por una fuerte *sensibilidad a cambios en las condiciones iniciales*. En sus propias palabras, en un trabajo de 1908 titulado *Ciencia y método*, escribe: "Una causa muy pequeña, que se nos escapa, determina un efecto considerable que no podemos prever, y entonces decimos que dicho efecto se debe al azar" (ver [4]). La descripción determinista del mundo (leyes de Newton) daba lugar de manera natural al azar, lo cual implicaba la impredecibilidad de largo plazo y la necesidad de una descripción probabilística. En otras palabras, el problema de la sensibilidad a cambios en las

condiciones iniciales convierten la predicción del futuro distante en algo imposible, ya que una pequeña modificación de la condición inicial conduce a grandes cambios en la evolución posterior del sistema.

Es de anotar que con anterioridad a Poincaré, el matemático Jacques Hadamard (1865-1963), en un artículo de 1898, había incluido de forma explícita la observación de que si existe cualquier error en la condición inicial, entonces el comportamiento a largo plazo del sistema no puede predecirse (ver [4]). Igualmente, Pierre Duhem en un libro de 1906 sobre filosofía de la ciencia, en una sección titulada "Ejemplo de deducción matemática que nunca debe utilizarse" y refiriéndose al billar de Hadamard, escribe: "Una causa muy pequeña, que se nos escapa, determina un efecto considerable que no podemos prever, y entonces decimos que dicho efecto se debe al azar".

Poincaré descubrió las primeras manifestaciones del comportamiento caótico de ciertos sistemas, el cual muestra que determinismo no implica predictibilidad de largo plazo, esto es, no conlleva el poder hacer predicciones precisas para el futuro distante.

Los descubrimientos de Poincaré son el fundamento de la teoría moderna de sistemas dinámicos. Pero estas ideas permanecieron inactivas durante muchos años hasta que Kolmogorov (1954), Arnold (1963) y Moser (1962), en trabajos independientes, hicieron nuevos desarrollos que conllevaron al teorema KAM, pieza fundamental dentro de la investigación moderna de sistemas mecánicos con comportamiento caótico [5, 6]. Estos autores contestaron en parte la pregunta del concurso en que participó Poincaré, pregunta que buscaba determinar si un sistema integrable, con un número arbitrario de grados de libertad, sobrevive a pequeñas perturbaciones. El teorema establece que la respuesta es positiva y que la invariancia con respecto a pequeñas perturbaciones (estabilidad) depende de las frecuencias naturales del sistema $(\omega_1, \omega_2, \dots, \omega_f)$ y de su interrelación; si las frecuencias llegan a ser linealmente dependientes $\sum_{k=1}^f n_k \omega_k = 0$, donde n_k son enteros, los toroides racionales (resonantes) dejan de ser estables ante una pequeña perturbación externa y se presenta el fenómeno de resonancia que es responsable por el surgimiento del movimiento caótico.

En 1963 Edward Lorenz [7] estudia el proceso de conducción de calor en la atmósfera y después de un conjunto de aproximaciones a las ecuaciones de la hidrodinámica propone, por primera vez, un sistema de tres ecuaciones diferenciales que es autónomo y exhibe comportamiento caótico. Lorenz emplea modestos computadores de la época y resuelve por integración numérica el sistema de ecuaciones, realizando aproximadamente una iteración cada segundo. Después de descartar ex-

plicaciones alternativas, asignables a mala programación o mal funcionamiento del computador, encuentra que el sistema dinámico estudiado presenta sensibilidad a condiciones iniciales (un requisito para que el sistema sea caótico). Este trabajo es paradigmático y constituye el punto de partida para la aplicación de los computadores al estudio de los sistemas caóticos.

La teoría de los sistemas dinámicos se ha desarrollado en buena medida en el contexto de la mecánica celeste, comenzando con la noción de ecuación diferencial. Sin embargo, la mecánica celeste es de carácter observacional y no es experimental, de tal manera que no constituye en sí un marco de referencia apropiado para someter a prueba ideas y conceptos de la ciencia no lineal.

Por lo anterior, un gran adelanto conceptual tuvo lugar unos 20 años después de la contribución de Lorenz, cuando Leon O. Chua descubre un objeto físico real que se construye posteriormente en 1985 [8], el cual es capaz de reproducir el comportamiento caótico predicho por la teoría. Desde entonces el circuito de Chua y sus generalizaciones ha sido ampliamente estudiados y son un paradigma para diferentes tipos de comportamientos dinámicos, en especial los de naturaleza caótica [9].

Hoy en día sabemos que el comportamiento caótico es común a diferentes disciplinas, en problemas descritos por sistemas deterministas no lineales. La imagen de un Universo mecanicista y predecible ha terminado. Tenemos la visión de un futuro distante incierto, ya que pequeñas modificaciones en las actuales condiciones iniciales pueden generar grandes cambios en el comportamiento futuro de un sistema determinista. El paradigma predominante en esta época es el de un mundo no lineal, caótico y complejo.

En las siguientes secciones profundizaremos en estos conceptos y mostraremos ejemplos de sistemas dinámicos con comportamiento caótico, ejemplos que se seleccionarán de diferentes disciplinas.

3. Modelos en la ciencia y determinismo

En el espíritu de lo enunciado por von Neumann [10], entendemos por *modelo* una construcción matemática que, con la adición de ciertas interpretaciones verbales, describe de manera simplificada el sistema objeto de estudio. Este término tiene significados que dependen del contexto en que se use pero en el presente trabajo se acepta que para la construcción de un *modelo dinámico* se requieren los siguientes elementos:

1. Introducir una variable independiente denominada "*tiempo*" (t), el cual puede ser discreto o continuo, según la naturaleza del sistema en estudio.
2. Identificar los *parámetros* que caracterizan el sistema y su relación con el *resto del universo o medio ambiente* del sistema, $\mu := (\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_\alpha)$.
3. Seleccionar las variables dependientes $x := (x_1, x_2, \dots, x_\beta)$ que identifican en cada instante de tiempo t el *estado del sistema*. En concordancia introducir el *espacio de estados*, llamado también *espacio de fase*, el cual es una variedad localmente equivalente a un espacio euclidiano \mathbb{R}^β que se utiliza para la representación del comportamiento dinámico del sistema.
4. Deducir o construir las *ecuaciones de movimiento* que determinan la manera como el estado del sistema se transforma con el tiempo.

Tal como se anotó en la sección anterior, la teoría de los *sistemas mecánicos* ha tenido una larga evolución y existe hoy en día un marco de referencia conceptual bien establecido agrupado en la mecánica clásica (mecánica newtoniana, lagrangiana y hamiltoniana). Las leyes que gobiernan la evolución de estos sistemas son conocidas (ecuaciones de Newton, Lagrange, Hamilton) y permiten reducir el número de suposiciones y aproximaciones en el proceso de modelamiento. Como consecuencia, los sistemas mecánicos son prototipos naturales que sirven de guía para la construcción de modelos en otras áreas de la ciencia.

La *teoría de circuitos eléctricos* es posiblemente un prototipo alternativo en el proceso de modelamiento. Esta teoría comenzó en marzo 20 de 1800 cuando el físico italiano Alessandro Volta (1745-1827) anunció su invención de la batería eléctrica, magnífico invento que permitió la producción de corriente eléctrica y dió al mundo uno de sus grandes beneficios. Un circuito eléctrico o electrónico se modela como un dispositivo que consta de dos o más elementos (resistencias, inductancias, condensadores) conectados por "conductores perfectos" que tienen resistencia nula y permiten el flujo libre de las corrientes eléctricas. Las ecuaciones que gobiernan el comportamiento de los circuitos se determinan mediante las leyes de (Gustav) Kirchhoff (1824-1887): (a) la suma de las corrientes que entran a un nodo (punto de conexión de dos o más elementos del circuito) es igual a la suma de las corrientes que salen del nodo; (b) la suma algebraica de las caídas de voltaje alrededor de cualquier trayectoria cerrada en un circuito es cero.

En otras disciplinas la construcción de modelos no es tarea fácil. Por un lado, se desconocen las leyes generales

que regulan la evolución del estado del sistema con el tiempo; por otro, la matematización de la descripción es en sí una barrera. No obstante, hay avances importantes en disciplinas como la ecología, la biología, la medicina.

En un sistema dinámico de tiempo continuo, la evolución del estado se describe por un conjunto bien comportado de ecuaciones diferenciales de primer orden,

$$\frac{d}{dt} \mathbf{x} = \mathbf{F}(\mathbf{x}, t; \mu), \quad (1)$$

donde \mathbf{x} representa el estado del sistema y \mathbf{F} las fuerzas o causas que generan el cambio de estado; tanto \mathbf{x} como \mathbf{F} son vectores columna con g componentes.

El teorema de existencia y unicidad de una solución al sistema de ecuaciones diferenciales (1) garantiza que, bajo condiciones apropiadas, existe una solución única

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(\mathbf{x}_0, t; \mu), \quad (2)$$

que permite determinar el estado $\mathbf{x}(t)$ en el instante de tiempo t , a partir del estado inicial $\mathbf{x}_0 := \mathbf{x}(t_0)$ que corresponde al instante inicial t_0 .

El sistema dinámico (1) es determinista pues la existencia de la solución (2) permite determinar en principio el estado del sistema en cualquier tiempo futuro $t > t_0$, o en cualquier tiempo pasado $t < t_0$, a partir del conocimiento del estado inicial \mathbf{x}_0 .

El demonio de Laplace. En la afirmación anterior está implícita la suposición de que existe un ser (demonio de Laplace) que tiene las siguientes habilidades:

- El demonio puede medir o conocer el estado inicial \mathbf{x}_0 del sistema con infinita precisión.
- El demonio tiene la capacidad de determinar el pasado y el futuro pues puede aplicar con "infinita precisión" las reglas que transformación del estado del sistema; esto es, dispone de un computador que maneja las operaciones con un número infinito de cifras significativas.

Esto significa que el demonio de Laplace puede calcular el estado de un sistema de N partículas para cualquier instante futuro, con el grado de precisión deseado.

Modelos en tiempo discreto. Para establecer la relación con las cascadas ("maps"), y a título de ejemplo, vamos a considerar un sistema mecánico con hamiltoniano

$$H(q, p, t) = \frac{1}{2m} p^2 + V(q) \sum_{k=-\infty}^{\infty} \delta(t/T - k) \quad (3)$$

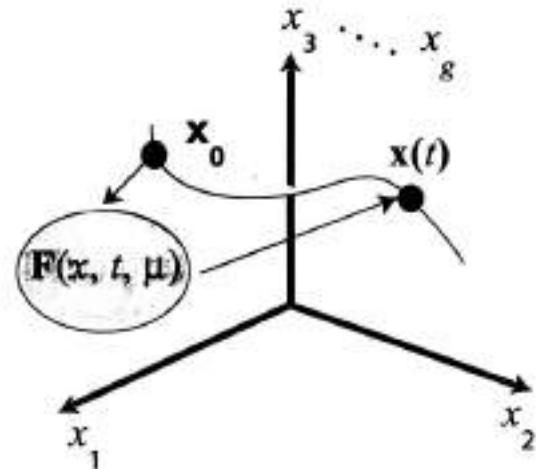


FIGURA 1. El sistema dinámico (1) se puede visualizar como una "caja negra" que recibe un estado inicial $\mathbf{x}_0 = \mathbf{x}(t_0)$ y genera el estado $\mathbf{x}(t)$, el cual con el transcurrir del tiempo describe una trayectoria en el espacio de fase g dimensional del sistema.

que describe una partícula que es forzada de manera periódica en forma impulsiva ("kick") con un potencial de forzamiento $V(q)$; suponemos que $T > 0$ es el periodo con que se aplica el forzamiento. Las variables $\mathbf{x} := (q, p)$ designan el estado del sistema, donde q y p son las coordenadas y los impulsos generalizados de la partícula, respectivamente.

Las ecuaciones de Hamilton se pueden integrar empleando el hecho de que el forzamiento sólo aparece en los instantes $t = nT$ y que la partícula se mueve libremente en cualquier intervalo de tiempo $nT < t < (n+1)T$. Al designar por q_n y p_n los valores de $q(t)$ y $p(t)$ justo antes de $t = nT$, y por q_{n+1} y p_{n+1} los valores justo antes de $t = (n+1)T$, se encuentra que las ecuaciones de Hamilton generan las cascadas ($n = 0, 1, 2, \dots$)

$$\begin{aligned} q_{n+1} &= q_n + \frac{T}{m} p_{n+1} \\ p_{n+1} &= p_n - T V^{(1)}(q_n), \end{aligned} \quad (4)$$

donde $V^{(1)}(q_{n+1})$ es la derivada de la energía potencial con respecto a q , evaluada en la posición q_n . La primera ecuación describe el cambio de la posición de una partícula que viaja con velocidad constante, p_{n+1}/m , mientras que la segunda representa el cambio en el impulso que se origina a causa de la fuerza impulsiva que actúa en el instante $t = nT$.

El sistema anterior de ecuaciones, que está definido en tiempo discreto, constituye también un *sistema determinista* pues el conocimiento de un estado inicial $x_0 := (q_0, p_0)$ permite conocer el estado en cualquier otro instante $t = nT$, con $n = 0, 1, 2, \dots$. El impulso p_{n+1} permanece constante en el intervalo $nT < t < (n+1)T$, pues la partícula viaja libremente durante ese lapso.

Los modelos en las ciencias se introducen con el propósito de describir fenómenos observados, entender procesos y mecanismos que ocurren en el mundo real, construir teoría como elemento unificador en un campo dado, comprender el pasado y hacer predicciones con relación al comportamiento futuro del sistema objeto de estudio.

El mundo real es excesivamente complejo y hay una variedad de fenómenos involucrados, de tal manera que la construcción de modelos conlleva un conjunto de suposiciones y simplificaciones, pero este proceso es parte fundamental de la creación de conocimiento científico.

Dado un fenómeno o "misterio" a estudiar, el primer paso consiste en construir un modelo que sea lo más sencillo posible pero capaz de explicar el fenómeno que se desconoce. El éxito del modelo depende no sólo de su relación con la realidad sino también de su aplicabilidad. En principio se pueden incorporar cantidad de detalles para modelar un fenómeno pero esto puede convertirlo en inútil si oscurece o apantalla los aspectos importantes. En principio a medida que el modelo se hace más complejo por incorporar datos y variables adicionales, él se hace a su vez más difícil de entender y analizar.

Esto es, un modelo es útil y eficaz si representa la realidad de manera esquemática, conectando las cantidades fundamentales por medio de leyes que adoptan la forma de ecuaciones matemáticas (ecuaciones algebraicas, diferenciales, parciales, estocásticas, etc). La estructura y solución de las ecuaciones proporciona información cuantitativa y cualitativa sobre el sistema objeto de estudio y sus propiedades.

Los modelos no se deben confundir con el mundo real ya que sólo representan una "idealización" y una "descripción simplificada" de una parte aislada de la realidad [11]. Sin embargo, un buen modelo debe permitir extraer información importante del mundo real, como lo ilustra el caso del oscilador de Chua que es un sistema descrito en la teoría pero construido en el laboratorio.

4. Determinismo e impredecibilidad

El *determinismo* es una propiedad de los sistemas dinámicos tanto de tiempo continuo como de tiempo discreto. En ambos casos los sistemas se caracterizan por la existencia de reglas matemáticas bien definidas que es-

tablecen la manera como se transforma el estado del sistema en el transcurso del tiempo, reglas que permiten determinar cualquier estado futuro en términos del conocimiento del estado presente.

El demonio (suposición) de Laplace rigió los destinos de la ciencia (en especial de la mecánica) y de la filosofía durante más de dos siglos. Hoy en día sabemos que el demonio de Laplace, capaz de predecir el futuro con infinita precisión, es una idealización extrema que contradice lo que es posible para los seres humanos en el mundo de las ciencias naturales y demás ciencias afines.

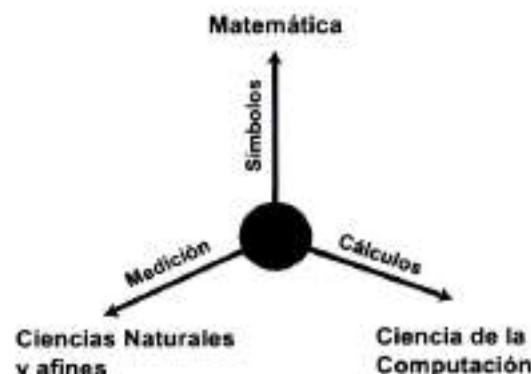


FIGURA 2. Tres Mundos interrelacionados: Matemática, Ciencias Naturales, Computación.

Sin embargo, en aras de la discusión, podemos suponer que el demonio de Laplace puede existir en el *Mundo de la Matemática* de sistemas deterministas, en la medida en que se limite a trabajar con símbolos, definiciones y ecuaciones, cuyas propiedades y reglas de transformación se cumplen de manera rigurosa y con infinita precisión. Por ejemplo, dada la cascada logística $x_{n+1} = r x_n(1 - x_n)$ y el estado inicial x_0 , el demonio puede predecir de manera simbólica los estados $x_1 = r x_0(1 - x_0)$, $x_2 = r x_1(1 - x_1)$, ..., $x_{1000000} = r x_{1000000}(1 - x_{1000000})$ y así sucesivamente. ¿Pero que ocurre si x_0 es igual a $\pi/4$ o toma el valor $\sqrt{2}$?

La figura 2 ilustra la necesidad de diferenciar tres Mundos cuyos dominios no se superponen completamente: el de la Matemática, el de las Ciencias Naturales y afines, y el de la Computación.

En el campo de las ciencias naturales y ciencias afines es necesario hacer *mediciones de los observables*, ya que el experimento es uno de los pilares dentro del método científico. Pero en la práctica es imposible tener sólo instrumentos de medida que trabajen con precisión

infinita. Por otro lado, hay razones de primeros principios que hacen imposible la medición simultánea de ciertas magnitudes físicas que se denominan canónicamente conjugadas; las variables de posición e impulso sirven de ejemplo ya que deben cumplir el principio de incertidumbre de Heisenberg. Como consecuencia de la precisión finita de los procesos de medición es imposible determinar con "precisión matemática" el estado inicial $x_0 = x(t_0)$ de un sistema dinámico y, en general, el estado del sistema en cualquier instante de tiempo t .

Por otro lado, el desarrollo de los computadores ha permitido al hombre de ciencia ampliar sus posibilidades. Mediante la *simulación* puede construir mundos artificiales que obedecen con alta precisión las leyes de la naturaleza: sistemas sin fricción; átomos unidimensionales, bidimensionales o multidimensionales; estructuras microscópicas perfectas. De esta manera, a través de la simulación se gana conocimiento por imaginación (en crear el modelo), al igual que por razonamiento y análisis de los datos resultantes.

En el mundo de la simulación (o computación) no siempre se pueden realizar los enunciados que vienen de la matemática ya que no existen computadores (y es imposible construirlos) que calculen con infinito número de cifras significativas. Además, e independiente del grado de desarrollo técnico, las contribuciones de Gödel de 1931 indican que dentro de cualquier rama formal de la matemática siempre existen algunas proposiciones que no se pueden probar que sean verdaderas o sean falsas (la verdad de tales enunciados es indecible).

Para ilustrar lo expresado en los párrafos anteriores consideremos el número π . Este ente existe en el mundo de la matemática como un ente simbólico que tiene cierto significado y propiedades. Sin embargo, en el mundo de las ciencias naturales su medición requiere la determinación, por ejemplo, del área de un círculo de radio uno, operación que sólo se puede hacer de manera aproximada. En el mundo de la computación el número π se ha calculado hoy en día hasta con unas 500 cifras decimales, pero aún así es sólo una aproximación.

5. La no linealidad de los sistemas dinámicos

Considerar un sistema dinámico determinista en tiempo continuo (TC) o en tiempo discreto (TD),

$$\frac{d}{dt} \mathbf{x} = \mathbf{F}(\mathbf{x}, t; \mu), \quad \text{TC}, \quad (5)$$

$$\mathbf{x}_{n+1} = \mathbf{G}(\mathbf{x}_n; \mu), \quad \text{TD}. \quad (6)$$

Los sistemas dinámicos se clasifican como *lineales* o *no lineales* según la estructura de las ecuaciones de movimiento. En estas expresiones el *estado del sistema* se describe por el conjunto de variable $x = (x_1, x_2, \dots, x_p)$ en TC, y $x = (x^{(1)}, x^{(2)}, \dots, x^{(q)})$ en TD. En este último caso x_n se refiere al estado en el instante de tiempo t_n .

Por definición, la función vectorial $\mathbf{F}(\mathbf{x}, t; \mu)$ es lineal si cumple las siguientes propiedades:

$$\mathbf{F}(a\mathbf{x}, t; \mu) = a\mathbf{F}(\mathbf{x}, t; \mu), \quad (7)$$

$$\mathbf{F}(\mathbf{x} + \mathbf{y}, t; \mu) = \mathbf{F}(\mathbf{x}, t; \mu) + \mathbf{F}(\mathbf{y}, t; \mu), \quad (8)$$

para cualquier número real o complejo a , y estados arbitrarios \mathbf{x} y \mathbf{y} . La forma general de un sistema dinámico lineal en tiempo continuo (TCL) es:

$$\frac{d}{dt} \mathbf{x} = \mathbf{F}(t; \mu) \mathbf{x} + \mathbf{f}(t; \mu), \quad \text{TCL}. \quad (9)$$

El principal principio de la descripción de la naturaleza mediante sistemas lineales es el *principio de superposición*, el cual establece que: si $x(t)$ y $y(t)$ son dos soluciones linealmente independientes entre sí, de las leyes de movimiento (9), entonces $ax(t) + by(t)$ es también una solución (solución general), para números reales o complejos arbitrarios a y b . Muchos sistemas físicos satisfacen el principio de superposición, por ejemplo: los fenómenos electromagnéticos (ecuaciones de Maxwell dependientes del tiempo) y los fenómenos cuánticos descritos por la ecuación de Schrödinger de la mecánica cuántica.

El comportamiento no lineal de ciertos sistemas es un hecho conocido que se remonta a los orígenes mismos de la mecánica. Es el caso de la ley de gravitación universal de Newton o la ecuación que describe el movimiento de un péndulo de longitud ℓ en el campo gravitacional g de la tierra,

$$\frac{d^2\theta}{dt^2} + \frac{g}{\ell} \sin\theta = 0, \quad (10)$$

donde θ es el ángulo que forma el péndulo con la vertical. La no linealidad, que se manifiesta en la presencia de $\sin\theta$, hace que esta ecuación sea difícil de solucionar. El estudio de este sistema se limitó en buena medida a las pequeñas oscilaciones, esto es, a ángulos para los cuales se cumple la aproximación $\sin\theta \approx \theta$, la cual conduce a un movimiento armónico de período $T = 2\pi\sqrt{\ell/g}$.

El ejemplo descrito sirve para ilustrar el hecho de que durante un par de siglos las ciencias físicas se orientaron de manera predominante hacia el estudio de sistemas lineales, en buena medida debido a la existencia o al desarrollo de métodos analíticos apropiados para estos sistemas. Los sistemas no lineales eran conocidos pero esta propiedad constituía en sí una molestia. Dentro

del *paradigma lineal* la ciencia estaba llamada a buscar relaciones y dependencias simples que permitieran explicar los fenómenos, al igual que buscar belleza, orden y predictibilidad.

La situación comienza a cambiar con la invención del computador (década de 1950) y con su uso en la ciencia. Con este instrumento Lorenz descubre un comportamiento dinámico extraño en un conjunto de tres ecuaciones diferenciales que había propuesto para modelar ciertos procesos atmosféricos:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= -\sigma x_1 + \sigma x_2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= -x_1 x_3 + r x_1 - x_2, \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_1 x_2 - b x_3.\end{aligned}\quad (11)$$

En este modelo las variables de estado (x_1, x_2, x_3) no son coordenadas espaciales sino magnitudes físicas que son proporcionales a la intensidad del movimiento de convección en la atmósfera, a la variación horizontal y a la variación vertical de la temperatura. La no linealidad se manifiesta en la presencia de los términos $x_1 x_3$ y $x_1 x_2$ que intervienen en las ecuaciones.

Los sistemas lineales son una excepción y la mayoría de los sistemas naturales son no lineales. La no linealidad destruye el principio de superposición y los efectos dejan de ser proporcionales a las causas. Por ejemplo, pequeños desplazamientos de nieve pueden generar una avalancha. En un ejemplo de Maxwell, el desplazamiento de los "puntos" de un tren que se descarrila y choca contra otro puede causar una tragedia.

Durante las últimas dos o tres décadas la no linealidad (o teoría del caos) se ha convertido en un paradigma de la ciencia, el cual no es exclusivo de la física, ya que la no linealidad aparece en diversas disciplinas: en la acústica, en los instrumentos musicales; en óptica, en especial en la dinámica no lineal del láser; en la hidrodinámica, incluyendo el problema de la turbulencia y el proceso de conducción de calor tipo Rayleigh-Bénard; en la ingeniería, por ejemplo en máquinas y estructuras vibrantes; en la electrónica, circuitos electrónicos y técnicas de comunicación; en la mecánica celeste, comportamiento de tres o más cuerpos celestes; en la ecología, poblaciones en competencia; en la física, en el dominio atómico, en microestructuras.

6. Estabilidad e inestabilidad de un sistema

La *estabilidad* es una palabra genérica que se usa en diferentes sentidos. Por un lado, para caracterizar la res-

puesta de un sistema a una perturbación. Si la evolución del sistema amplifica la perturbación y genera un gran cambio entonces el sistema es *inestable*. Si la perturbación se amortigua con el tiempo y resulta un cambio pequeño o despreciable, el sistema es *estable*.

La *estabilidad lineal* del sistema dinámico, (5) o (6), se estudia despreciando todos los términos no lineales que intervienen en las ecuaciones de movimiento y generando un sistema lineal. Se consideran dos soluciones $x(t)$ y $y(t)$ que se diferencian por las condiciones iniciales y se introduce un vector

$$\mathbf{u}(t) := \mathbf{y}(t) - \mathbf{x}(t), \text{ TC}, \quad (12)$$

$$\mathbf{u}_n := \mathbf{y}_n - \mathbf{x}_n, \text{ TD} \quad (13)$$

que "mide" la distancia entre las dos trayectorias a medida que transcurre el tiempo t . La inestabilidad local del movimiento se describe por una *aproximación lineal*

$$\frac{d}{dt} \mathbf{u}(t) = \mathbf{J}(x, t; \mu) \mathbf{u}(t), \text{ TC} \quad (14)$$

$$\mathbf{u}_{n+1} = \mathbf{J}(x_n; \mu) \mathbf{u}_{n+1}, \text{ TD} \quad (15)$$

que está gobernada por la matriz jacobiano $\mathbf{J}(x, t; \mu)$ asociada con la solución $x(t)$ que sirve de "trayectoria de referencia".

Bajo las condiciones enunciadas por Oseledec [13] existe en el espacio tangente una base ortonormal $\{\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \dots, \mathbf{e}_g\}$ en la cual, para tiempos suficientemente grandes [14],

$$\mathbf{u}(t) = \sum_{\ell=1}^g \mathbf{e}_\ell c_\ell \exp(\lambda_\ell \tau), \quad \tau := (t - t_0) \gg 0, \quad (16)$$

donde los coeficientes $c_\ell = c_\ell(x(t_0))$ dependen de las condiciones iniciales. Los números reales $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_g$ se denominan *exponentes de Lyapunov*. En sistemas hamiltonianos de f grados de libertad la suma de los exponentes de Lyapunov se anula, $\sum_{\ell=1}^{2f} \lambda_\ell = 0$, hecho que refleja la conservación del volumen de cualquier región del espacio de fase (espacio de estados).

El sistema dinámico es (exponencialmente) *inestable* si por lo menos el mayor exponente de Lyapunov es mayor que cero ($\lambda_1 > 0$). En este caso una pequeña diferencia en las condiciones iniciales de las trayectorias $x(t)$ y $y(t)$ se amplifica con el tiempo y el sistema dinámico presenta entonces *sensibilidad a pequeños cambios en las condiciones iniciales*, tal como se ilustra en la figura 3.

La estabilidad de la cascada (5) sobre un intervalo de tiempo se determina por iteración de la ecuación linealizada (15). Por ejemplo, una pequeña perturbación inicial \mathbf{u}_0 se convierte en el tiempo t_N en

$$\mathbf{u}_N = \mathbf{J}_N \mathbf{u}_0, \quad (17)$$

donde $\mathbf{J}_N := \mathbf{J}(x_{N-1}) \dots \mathbf{J}(x_1)\mathbf{J}(x_0)$. La perturbación \mathbf{u}_n crece, y la perturbación es inestable sobre ese intervalo de tiempo, si la relación entre la longitud del vector \mathbf{u}_N y del vector inicial \mathbf{u}_0 es mayor que uno. Al igual que en el caso de sistemas continuos la cascada de g variables tiene g exponentes de Lyapunov; el sistema es inestable si el mayor exponente de Lyapunov es positivo.

Otros tipos de estabilidad. La estabilidad lineal de un sistema dinámico se refiere al comportamiento de estados individuales (puntos en el espacio de fase) con relación al tiempo. Pero un sistema dinámico tiene tipos adicionales de estabilidad, además de la lineal. Existe la *estabilidad asintótica de trayectorias* y la *estabilidad de familias de trayectorias (atractores)*. Se puede perturbar el estado del sistema (*estabilidad dinámica*) o se pueden perturbar los parámetros del sistema (*perturbación estructural*). Esto último puede generar cambios cualitativos en las propiedades del sistema, por ejemplo, pueden aparecer o desaparecer atractores. Tales eventos se llaman *bifurcaciones*.

7. Caos y pérdida de información

El comportamiento caótico de muchos sistemas (físicos, biológicos, económicos) ha sido objeto de estudio en las últimas décadas. El *comportamiento caótico* es un término que se utiliza para referirse a ciertas propiedades dinámicas en sistemas deterministas no lineales que tienen movimiento *acotado* en el espacio de fase y presentan inestabilidad (exponencial) de trayectorias; el número de variables de estado debe ser tres o más en sistemas de tiempo continuo o una o más en sistemas de tiempo discreto. Los exponentes de Lyapunov constituyen los mejores indicadores de caos; se requiere que al menos el mayor exponente de Lyapunov sea positivo ($\lambda_1 > 0$), lo que implica sensibilidad a pequeños cambios en las condiciones iniciales.

El carácter no lineal de un sistema dinámico caótico permite que coexistan el movimiento acotado con la inestabilidad lineal. Las trayectorias vecinas tienden a separarse exponencialmente pero como el movimiento es acotado las trayectorias se ven obligadas a plegarse para no abandonar la región físicamente accesible en el espacio de fase. La dinámica caótica genera con frecuencia "conjuntos invariantes" que tienen una estructura geométrica complicada e interesante (atractores).

El comportamiento caótico conecta el determinismo con el azar, con lo fortuito, con lo aleatorio. Como las trayectorias vecinas se separan exponencialmente, un pequeño error o un pequeño cambio en las condiciones iniciales se amplifica con una rapidez exponencial y muy pronto alcanza proporciones macroscópicas. Dos

estados que sólo se diferencian de manera imperceptible en el presente, $\delta_0 := |\mathbf{u}(t_0)|$, pueden conducir a estados completamente diferentes en el futuro. Pequeños errores en la medición de un observable, o de cualquier otro origen, destruyen en la práctica el determinismo que rige en principio la dinámica del sistema. Después de un tiempo suficientemente largo el determinismo se anula en la práctica y sólo las predicciones de carácter estadístico son posibles.

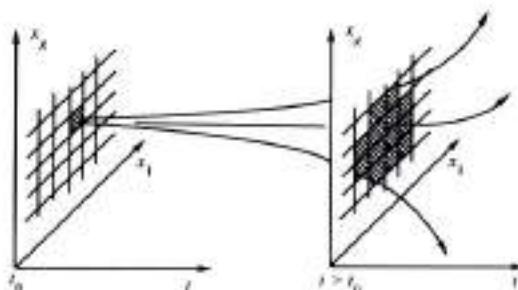


FIGURA 3. Trayectorias inicialmente vecinas se separan exponencialmente cuando uno o más exponentes de Lyapunov son positivos ($\lambda_1 > 0$).

En efecto, de (16) concluimos que en promedio y para tiempos suficientemente grandes la magnitud del vector $\mathbf{u}(t)$ se comporta en la forma [14]

$$|\mathbf{u}(t)| \sim |\mathbf{u}(t_0)| \exp\{\lambda_1 t [1 + \mathcal{O}(\exp\{-(\lambda_1 - \lambda_2)t\})]\}. \quad (18)$$

El sistema es caótico si $\lambda_1 > 0$. En este caso existe una rápida amplificación (exponencial) de la pequeña diferencia en las condiciones iniciales $\delta_0 := |\mathbf{y}(t_0) - \mathbf{x}(t_0)|$ (ver figura 3) y el futuro distante ($t \gg t_0$) se torna impredecible. Si hacemos $\delta_0 := |\mathbf{u}(t_0)|$ y queremos predecir los estados del sistema con una tolerancia Δ (no muy grande), entonces la predicción es posible sólo en el intervalo $t_0 \leq t < T_p$, con *tiempo de predictibilidad*

$$T_p \sim \frac{1}{\lambda_1} \ln \left(\frac{\Delta}{\delta_0} \right). \quad (19)$$

Esta ecuación indica que T_p está determinado básicamente por el mayor exponente de Lyapunov (λ_1) debido a que su dependencia de δ_0 y de Δ es muy débil.

Los conceptos se pueden precisar aún más si se introduce la *información de Shannon* [12, 15], para lo cual dividimos el espacio de estados g dimensional en cajitas de arista ℓ y volumen ℓ^g (ver figura 4), y medimos el estado del sistema a intervalos de tiempo constantes τ . Si designamos por $P(i_0, i_1, \dots, i_n)$ la probabilidad conjunta de que el estado $x(t_0)$ esté en la caja i_0 , el estado

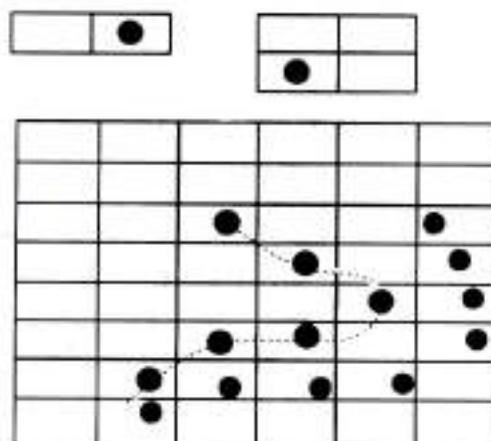


FIGURA 4. El espacio de fase g -dimensional se divide en cajitas de arista ℓ y volumen ℓ^g . Los puntos representan el comportamiento de dos trayectorias en el espacio de fase.

$x(t_1)$ en la caja i_1, \dots , el estado $x(t_n)$ en la caja i_n , la entropía de Shannon es

$$K_n := - \sum_{i_1, \dots, i_n} P(i_0, i_1, \dots, i_n) \log P(i_0, i_1, \dots, i_n).$$

Esta entropía es proporcional a la *información* que se necesita para localizar el sistema en el espacio de estados sobre una *trayectoria específica* $\{i_0^*, i_1^*, \dots, i_n^*\}$, con precisión ℓ . La cantidad $K_{n+1} - K_n$ es la información adicional que se necesita para *predecir* la celda i_{n+1}^* en que encontraremos el sistema, sabiendo que la trayectoria pasó previamente por la sucesión de celdas $\{i_0^*, i_1^*, \dots, i_n^*\}$. Esto significa que $K_{n+1} - K_n$ mide nuestra pérdida de información sobre el estado del sistema al pasar del instante de tiempo t_n al instante t_{n+1} .

La entropía de Kolmogorov (entropía- K o entropía métrica) se define entonces como la rata promedio de pérdida de información,

$$K := \lim_{\tau \rightarrow 0} \lim_{\ell \rightarrow 0} \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N\tau} \sum_{n=0}^{N-1} (K_{n+1} - K_n) \quad (20)$$

$$= \sum_{\lambda_i > 0} \lambda_i. \quad (21)$$

La entropía- K tiene unidades de frecuencia y su magnitud está determinada por la suma (en general, una suma promediada con una densidad de estados) de aquellos exponentes de Lyapunov que toman valores positivos (se excluyen los exponentes negativos). El límite $\ell \rightarrow 0$ conlleva a que la entropía K sea independiente de la partición particular. Para sistemas en tiempo discreto (TD) $\tau = 1$ y se omite el límite $\tau \rightarrow 0$.

La entropía K es cero si no hay exponentes positivos de Lyapunov (comportamiento regular) y es mayor que cero en el caso en que el comportamiento del sistema sea caótico. En analogía con un fluido ordinario (por ejemplo, agua), si el sistema está ejecutando un movimiento regular, el flujo es laminar y $K = 0$. La aparición de una entropía positiva $K > 0$ está asociada con el cambio de flujo laminar a turbulento, es decir, el flujo en el espacio de fase pasa de un comportamiento regular a un comportamiento caótico.

El teorema de Alekseev-Brudno conecta inestabilidad exponencial ($K > 0$), caos e impredictibilidad. Este teorema establece que la información $C(t)$ (o complejidad algorítmica) asociada con un segmento de trayectoria de longitud t es asintóticamente igual a la entropía métrica [16]

$$\frac{C(t)}{|t|} \rightarrow K, \quad |t| \rightarrow \infty. \quad (22)$$

El tiempo de transición entre comportamiento determinista y comportamiento estadístico depende de la partición del espacio de fase en celdas, del tamaño de éstas, y de un parámetro de aleatoriedad $r := |t|/t_r$, donde $t_r := (ln N)/K$ es una escala de tiempo; N es un entero grande cuyo valor es inversamente proporcional al tamaño elegido de las celdas en el espacio de fase. En el límite $r \rightarrow 0$ ($N \rightarrow \infty$) el comportamiento es *determinista* para ($|t| \leq t_r$), mientras que en el límite $r \rightarrow \infty$ se tiene un comportamiento asintótico aleatorio para ($|t| \geq t_r$). En palabras, la entropía K mide el grado de caoticidad de un sistema dinámico e indica que con el transcurrir del tiempo se pierde inevitablemente información sobre el estado del sistema; en consecuencia, en un sistema caótico hay pérdida de predictibilidad sobre el futuro (o pasado) distante ($|t| > |t_r|$).

Ejemplo. La cascada de "desplazamientos binarios" es posiblemente el sistema dinámico no lineal más sencillo en tiempo discreto [17],

$$x_{n+1} = 2x_n, \quad (\text{módulo } 1). \quad (23)$$

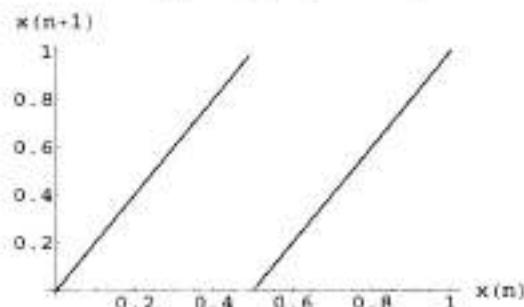


FIGURA 5. La aplicación "desplazamiento binario" $x_{n+1} = 2x_n$, módulo 1, es no lineal.

En cada etapa de la iteración ($n = 0, 1, 2, \dots$) el número precedente se multiplica por 2 y al número resultante se le calcula el módulo 1. La figura 5 muestra el comportamiento de la aplicación la cual es no lineal pues tiene una discontinuidad en $1/2$; el dominio y el rango de la aplicación lo restringimos al intervalo $0 \leq x_n \leq 1$.

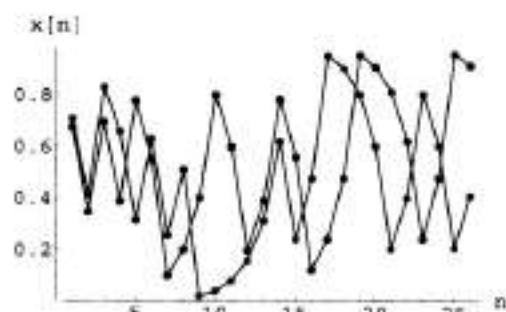


FIGURA 6. Sensibilidad del "desplazamiento binario" con relación a las condiciones iniciales irracionales, $x_0 = \sqrt{2}/2$ y $x_0 = \sqrt{2}/2.1$.

Considerar como estado inicial el número racional $x_0 = 809/1024 = 0.790039$ que reescribimos como un número binario 0.1100101001_2 con diez cifras de precisión. Cada iteración desplaza el grado de incertidumbre una posición hacia la izquierda de tal manera que después de diez iteraciones se ha perdido toda información sobre el estado del sistema (tabla 1). Esto es, a medida que la cascada progresa se destruye de manera progresiva la información. Nótese que una condición inicial racional genera ciclos y que sólo condiciones iniciales irracionales pueden conducir a comportamiento caótico.

TABLA 1. Pérdida de información en el "desplazamiento binario" durante las primeras iteraciones.

n	base 10	base 2
0	0.790039	0.1100101001
1	0.580078	0.100101001?
2	0.160156	0.00101001??
3	0.320313	0.0101001???
4	0.640625	0.101001????
5	0.28125?	0.01001?????
6	0.5625??	0.1001??????
7	0.125???	0.001???????
8	0.25????	0.01????????
9	0.5?????	0.1?????????
10	0.??????	0.??????????

En la figura 6 se muestra la sensibilidad a condiciones iniciales que genera la aplicación cuando comparando las trayectorias para dos condiciones iniciales irracionales, $x_0 = \sqrt{2}/2$ y $x_0 = \sqrt{2}/2.1$.

Algunos comentarios adicionales

Durante buena parte del desarrollo de las ciencias físicas (con posterioridad a Newton) se creyó que el determinismo era una propiedad sobre la cual se conocía lo suficiente. En principio, un conjunto de ecuaciones diferenciales bien comportado tenía solución única para unas condiciones iniciales dadas y, por lo tanto, la evolución futura del sistema estaba determinada de manera completa. En ese mundo determinista la predictibilidad del futuro estaba garantizada en principio al igual que la existencia de un mundo lleno de orden. Descubrir las leyes de ese mundo era un asunto que requería observación y experimentos controlados; el comportamiento al azar era sólo el resultado del desconocimiento que teníamos sobre las fuerzas o de unos cálculos imprecisos.

La teoría del caos ha cambiado esa conceptualización de manera drástica y hoy sabemos que el determinismo no implica predictibilidad de largo plazo, por varias razones:

- En general toda medición conlleva imprecisiones ya que no existen instrumentos perfectos que permitan hacer mediciones ideales con infinita precisión, en particular de las condiciones iniciales.
- Los sistemas dinámicos con comportamiento caótico son sensibles a pequeños cambios en las condiciones iniciales; esto es, trayectorias inicialmente vecinas se separan exponencialmente con el transcurrir del tiempo y los pequeños "errores" iniciales se amplifican con la evolución temporal.
- La evolución temporal en los sistemas dinámicos conlleva una pérdida de información con el transcurrir del tiempo, lo cual se manifiesta en los experimentos numéricos. Empíricamente, si los cálculos se hacen con N bits de precisión, la correlación con los datos iniciales se pierde alrededor de $2N$ iteraciones en el caso de comportamiento regular y de N iteraciones en el caso de comportamiento caótico.
- Para requerir una determinada precisión en los datos finales es necesario incrementar de manera exponencial la precisión de los datos iniciales.
- Existen procesos de bifurcación (no comentados en este artículo) en los cuales pequeños cambios en los parámetros del sistema inducen grandes cambios en su dinámica.

8. Sistemas caóticos en diferentes disciplinas

En las ciencias naturales, en la ingeniería y en otras ciencias, intervienen modelos deterministas para explicar ciertas fenómenos. Se presentan ahora algunos ejemplos.

8.1 Modelo de Lorenz

Consideramos las ecuaciones (11) y asignamos los siguientes valores a los parámetros: $\sigma = 3$, $r = 26.5$, $b = 1$. Queremos comparar la evolución temporal de este sistema para dos condiciones iniciales $(x_1(0), x_2(0), x_3(0))$ que sólo se diferencian en una milésima parte en el valor de la segunda coordenada: $(0, 1, 1)$ y $(0, 1.001, 1)$. En ambos casos el sistema se integra de manera numérica en el intervalo $0 \leq t \leq 150$ y el resultado se muestra en las figuras 7 y 8. Aparentemente las gráficas son similares pero una cuidadosa observación muestra que la pequeña diferencia en las condiciones iniciales ha generado trayectorias que tienen comportamiento diferente en el futuro lejano. Este hecho se aprecia en las figuras 8 que muestran los respectivos segmentos de las trayectorias durante el lapso $140 \leq t \leq 150$. En conclusión, bajo las condiciones indicadas, las ecuaciones de Lorenz dan origen a un comportamiento caótico que hace imposible la predicción del futuro distante.

8.2 Un circuito de Chua modificado

Es posible diseñar circuitos electrónicos no lineales que tienen comportamiento irregular. Un sistema bastante popular es el circuito de Chua que se muestra en la figura 9, el cual genera una dinámica bastante compleja, aún en el caso en que la perturbación externa es nula, $V(t) = 0$. Su popularidad se debe a que se trata de un sistema real que se puede realizar en el laboratorio, hecho que contrasta con el modelo de Lorenz que describe procesos atmosféricos usando aproximaciones bastante drásticas.

El circuito de Chua consta de tres componentes energéticas: dos condensadores C_1 y C_2 y una inductancia L . Tiene además dos resistencias, R y r , y una resistencia no lineal R_{NL} que recibe el nombre de diodo de Chua, al cual se le aplica un voltaje V_1 .

En la literatura existen diferentes modificaciones y realizaciones experimentales del circuito de Chua. Elegimos el que se describe por el siguiente conjunto de ecuaciones [18]:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -x - (K-1)y - f(w), \\ \frac{dy}{dt} &= x + (K-2)y, \\ \varepsilon_c \frac{dz}{dt} &= -\varepsilon_r z - f(w), \end{aligned} \quad (24)$$

donde $w := x + Ky + z$ y K es un parámetro.

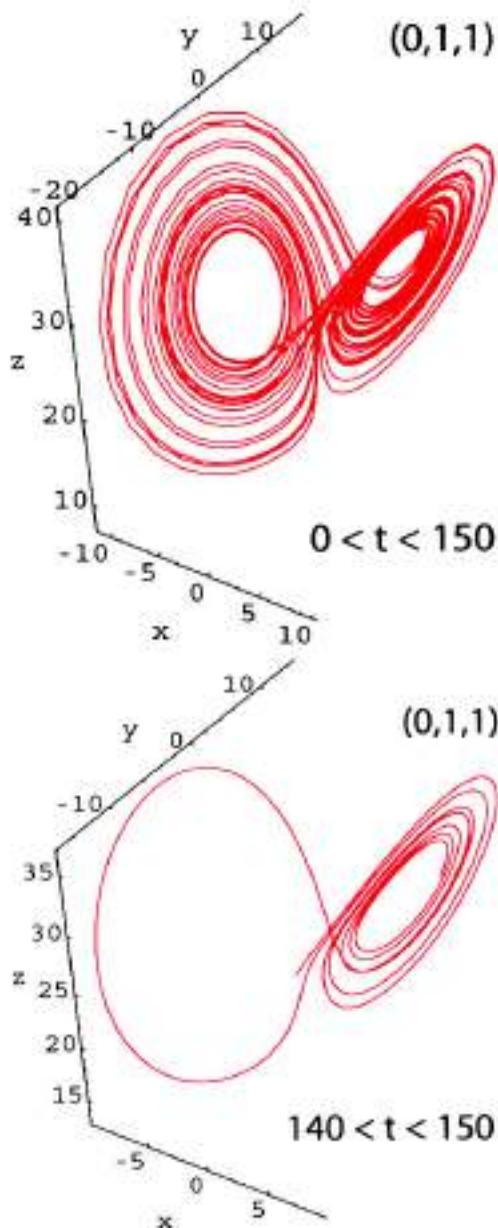


FIGURA 7. Comportamiento de las ecuaciones de Lorenz (11) para la condición inicial $(0, 1, 1)$ durante el lapso $0 \leq t \leq 150$ (figura superior) y $140 \leq t \leq 150$ (figura inferior).

El carácter no lineal del diodo de Chua se manifiesta en la función

$$f(w) = \alpha_1 w + \alpha_2 (|w+1| - |w-1|), \quad (25)$$

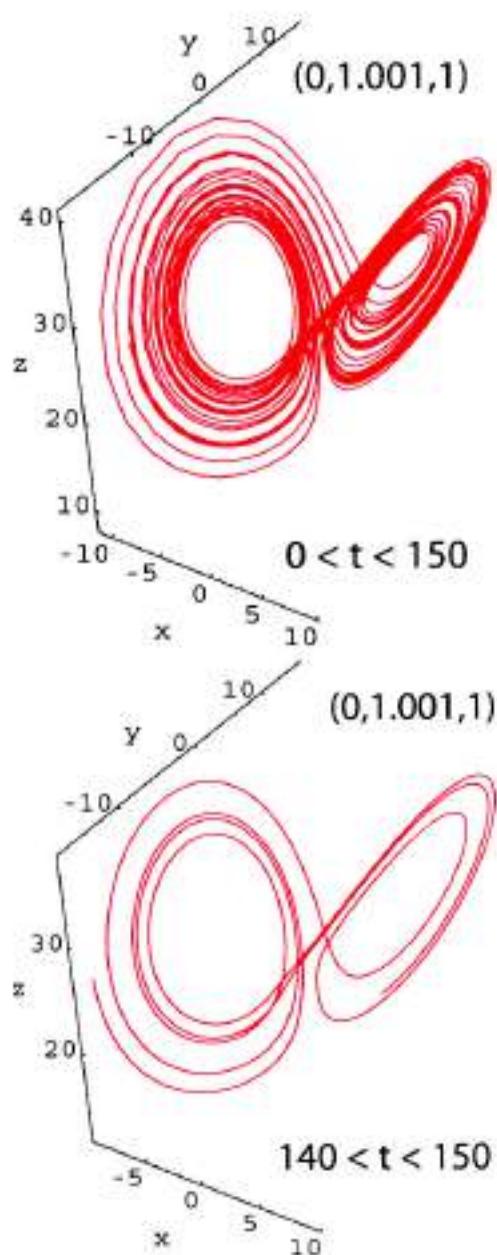


FIGURA 8. Comportamiento de las ecuaciones de Lorenz (11) para la condición inicial $(0, 1.001, 1)$ durante el lapso $0 \leq t \leq 150$ (figura superior) y $140 \leq t \leq 150$ (figura inferior).

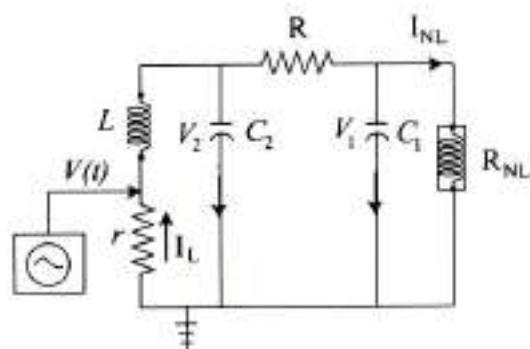


FIGURA 9. Ejemplo de un circuito de Chua que consta de dos condensadores C_1 y C_2 , una inductancia L , dos resistencias R y r , y una resistencia no lineal R_{NL} ; la perturbación externa es nula $V(t) = 0$.

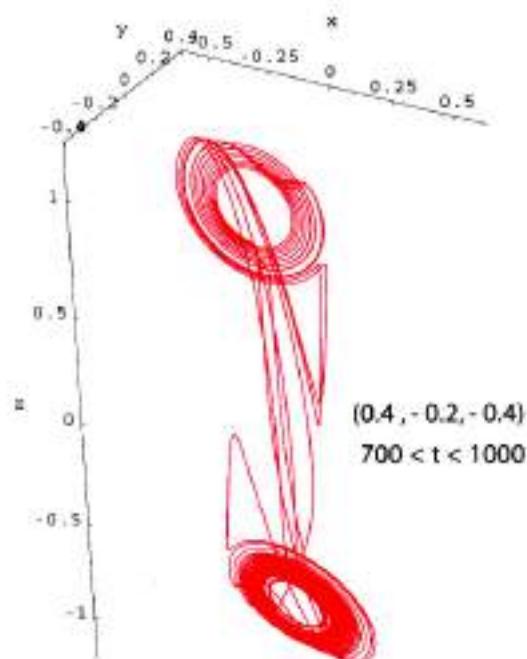


FIGURA 10. Comportamiento de una trayectoria del circuito de Chua con condición inicial $(0.4, -0.2, -0.4)$ en $t = 0$, durante el lapso $700 \leq t \leq 1000$.

que consta de la unión de tres segmentos de recta que se diferencian por sus pendientes. Los valores de los parámetros son: $K = 3.25$, $e_r = 1/6$, $e_c = 0.06$, $\alpha_1 = 0.8$, $\alpha_2 = -0.5$. En las figuras 10, 11 y 12 se muestra el comportamiento de dos trayectorias que se diferencian ligeramente en las condiciones iniciales $(x(0), y(0), z(0))$, a las cuales asignamos los valores $(0.4, -0.2, -0.4)$ y $(0.4001, -0.2, -0.4)$.

Se observa que la pequeña modificación de la condición inicial $x(0)$ en la cuarta cifra decimal genera en el lapso $890 \leq t \leq 1000$ dos comportamientos esencialmente diferentes, tal como se observa en las figuras 11 y 12. El comportamiento caótico del sistema conlleva

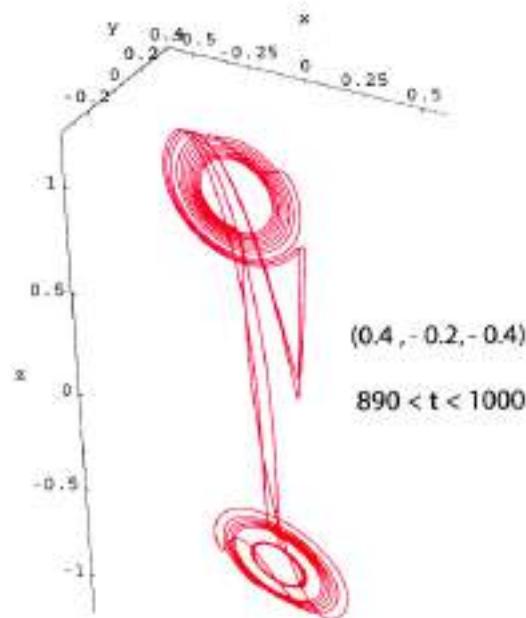


FIGURA 11. Comportamiento de una trayectoria del circuito de Chua con condición inicial $(0.4, -0.2, -0.4)$ en $t = 0$, durante el lapso $890 \leq t \leq 1000$.

sensibilidad en las condiciones iniciales y se manifiesta de nuevo en la impredecibilidad del futuro distante.

8.3 Predicción de ionización en un átomo alcalino

Los ejemplos anteriores muestran que en un sistema caótico no es posible predecir el futuro distante como consecuencia de la sensibilidad del sistema a pequeños cambios en las condiciones iniciales.

En lo que sigue se presenta un ejemplo que sugiere la posibilidad de predecir el futuro distante en un sistema caótico [19], pero se trata de una clase de predictibilidad diferente a la situación que hemos considerado previamente (comparación de trayectorias que difieren muy poco en la condición inicial).

Un átomo alcalino de carga nuclear Z se describe mediante un modelo unidimensional con parámetros σ y C ,

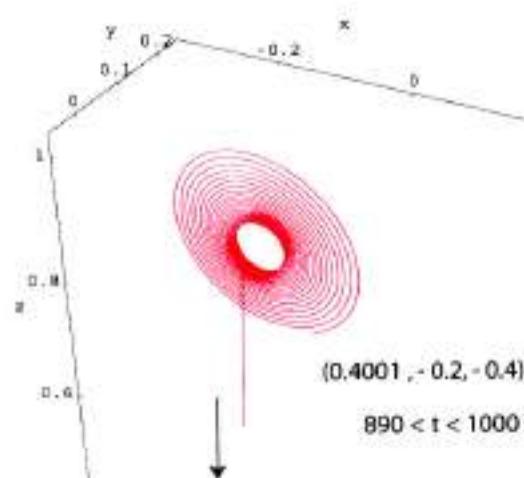


FIGURA 12. Comportamiento de una trayectoria del circuito de Chua con condición inicial $(0.4001, -0.2, -0.4)$ en $t = 0$, durante el lapso $890 \leq t \leq 1000$.

y se somete a un campo eléctrico dependiente del tiempo, caracterizado por frecuencia ω , intensidad \mathcal{F} y fase γ . El estado del electrón activo (masa reducida μ , carga $-e$, posición $z(t)$ y momentum $p(t)$), cambia en el tiempo según las ecuaciones deterministas [19]:

$$\frac{dz}{dt} = \frac{p}{\mu},$$

$$\frac{dp}{dt} = -(Z - \sigma)e^2 \frac{1}{z^2} + \frac{Ch^2}{\mu} \frac{1}{z^3} + e\mathcal{F} \sin(\omega t + \gamma). \quad (26)$$

El átomo no perturbado tiene hamiltoniano $H_0(z, p) = -E_0$, donde $-E_0$ designa la energía del estado Rydberg en que se prepara el átomo. En el instante de tiempo $t_0 = 0$ se conecta el campo eléctrico y el cambio de la energía del electrón activo se mide mediante la cantidad

$$\begin{aligned} \varepsilon(t) &:= \frac{H_0(z(t), p(t), t)}{E_0} \\ &= -1 + \frac{e\mathcal{F}}{\mu E_0} \int_{t_0}^t dt' p(t') \sin(\omega t' + \gamma). \end{aligned} \quad (27)$$

Cuando el electrón alcanza las vecindades del tronco atómico, el electrón es catapultado hacia el exterior y experimenta saltos en el valor de su posición $z(t)$, tal como se muestra en la figura 13(b). Por su lado, el campo electromagnético puede darle o quitarle energía al electrón, lo cual conlleva a que $\varepsilon(t)$ presente una estructura oscilatoria, como se ilustra en las figuras 13(a, c).

La ionización ocurre cuando el átomo es excitado progresivamente a energías cada vez más altas y después de un tiempo suficientemente largo $t_I > t_0$ el electrón activo adquiere un movimiento no acotado, en el cual la posición crece de manera indefinida, y el impulso $p(t)$ y la energía $\varepsilon(t)$ llegan a ser positivos: $z(t) > 0$, $p(t) > 0$, $\varepsilon(t) > 0$, para $t > t_I$.

En [19] se formularon criterios para predecir con suficiente anterioridad, y bajo ciertas circunstancias, si una trayectoria dada conduce en el futuro distante a un estado no acotado (ionización) o a un estado acotado. Para esto consideramos un intervalo de tiempo $t_a < t < t_b$ y evaluamos a lo largo de una trayectoria el promedio temporal de la energía

$$\begin{aligned} \langle \varepsilon \rangle(t_a, t_b) &:= \frac{1}{t_b - t_a} \int_{t_a}^{t_b} \varepsilon(t') dt' \\ &= \varepsilon(t_a) + \Delta\varepsilon(t_a, t_b), \end{aligned} \quad (28)$$

donde

$$\begin{aligned} \Delta\varepsilon(t_a, t_b) &:= \frac{e\mathcal{F}}{\mu E_0} \frac{1}{t_b - t_a} \times \\ &\int_{t_a}^{t_b} dt' (t_b - t') p(t') \sin(\omega t' + \gamma) \end{aligned} \quad (29)$$

es el cambio neto de energía entre t_a y t_b . La cantidad $\langle \varepsilon \rangle(t_a, t_b)$ da la "energía algebraica" en la cual la energía se cuenta como positiva si $\varepsilon(t') > 0$ y como negativa si $\varepsilon(t') < 0$. Como $t_b - t' > 0$, cuando $p(t') > 0$ las contribuciones algebraicas a la integral (29) están determinadas exclusivamente por la función $\sin(\omega t' + \gamma)$.

La predicción de ionización a lo largo de una trayectoria dada se fundamentó en el siguiente criterio, el cual se verificó realizando cálculos numéricos hasta un futuro

distante posterior al tiempo de ionización t_I . Sea t_a el tiempo en el cual el electrón alcanza la distancia más cercana al núcleo en el supuesto último salto; elegimos un conjunto de intervalos temporales $t_b = t_a + mT$ donde $T = 2\pi/\omega$ es el período del campo y $m = 1, 2, \dots$ es un entero que rotula una sucesión de intervalos; determinamos para cada intervalo la energía promedio,

$$\langle \varepsilon \rangle_m := \langle \varepsilon \rangle(t_a + (m-1)T, t_a + mT). \quad (30)$$

El átomo se ionizará si la trayectoria clásica del electrón activo cumple las siguientes dos propiedades:

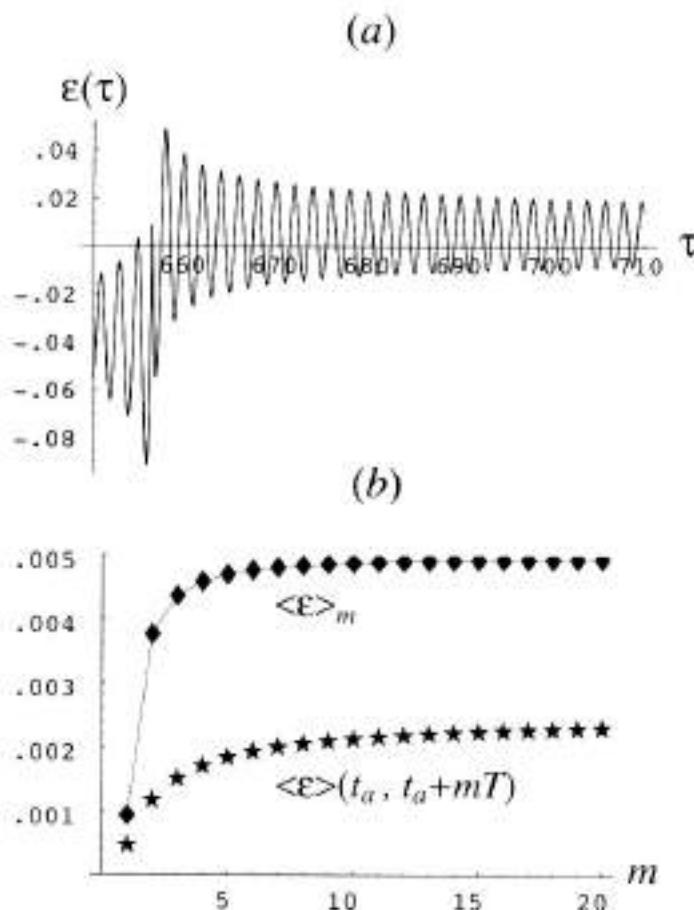


FIGURA 14. Comportamiento dinámico del electrón después del último salto con las mismas condiciones iniciales de la figura 13 y con fase $\gamma = 5\pi/4$. La figura (b) muestra el comportamiento de $\langle \varepsilon \rangle(t_a, t_a + mT)$ y $\langle \varepsilon \rangle_m$ durante los primeros 20 ciclos del campo ($m = 1, 2, 3, \dots, 20$) contados a partir de t_a .

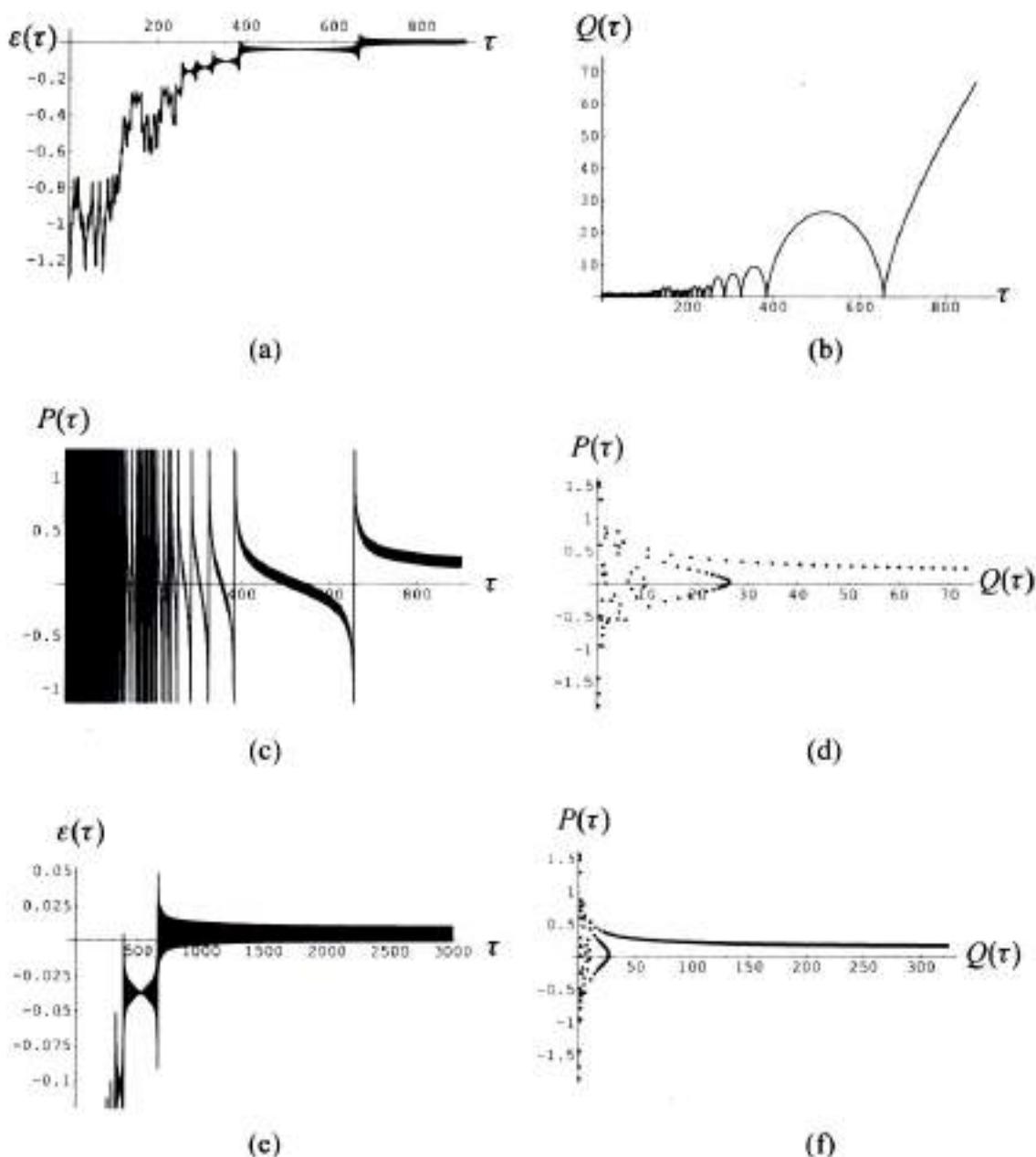


FIGURA 13. Ionización de Litio en un campo de microondas de frecuencia $\omega = 1.509 \times 10^{-6}$ au, fase inicial $\gamma = 5\pi/4$ y amplitud de campo eléctrico $\mathcal{F} = 6.08557 \times 10^{-10}$ au. Las figuras (a), (b) y (c) muestran el comportamiento con el tiempo de la energía $\varepsilon(\tau)$, la posición $Q(\tau)$ y el impulso $P(\tau)$, respectivamente. La figura (d) es un gráfico de la trayectoria en el espacio de fase. Las figuras (e) y (f) muestran el comportamiento de la energía y de la trayectoria para grandes tiempos, con el propósito de confirmar el proceso de ionización.

- El promedio temporal de la energía en el intervalo $t_a < t < t_b$ es mayor que cero; esto es, $\langle \epsilon \rangle > 0$, para todo $t_b > t_a$.
- En cada intervalo el electrón toma energía del campo, $\langle \epsilon \rangle_{m+1} - \langle \epsilon \rangle_m > 0$ para todo m , de tal manera que en sucesivos ciclos las contribuciones negativas de la energía $\epsilon(t)$ están disminuyendo.

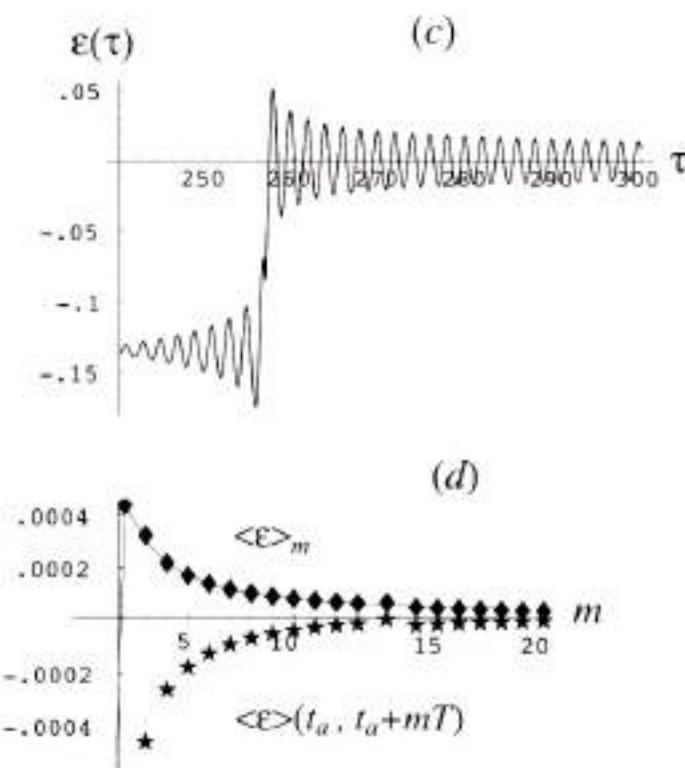


FIGURA 15. Comportamiento dinámico del electrón después del último salto con las mismas condiciones iniciales de la figura 13 y con fase $\gamma = (5\pi/4) + 0.06$. La figura (d) muestra el comportamiento de $\langle \epsilon \rangle(t_a, t_a + mT)$ y $\langle \epsilon \rangle_m$ durante los primeros 20 ciclos del campo ($m = 1, 2, 3, \dots, 20$) contados a partir de t_a .

Las figuras 14 y 15 ilustran dos ejemplos en los que se aplica el criterio de ionización. El primer sistema ($\gamma = 5\pi/4$, figura 14a, b) corresponde a la situación de la figura 13 en la cual la ionización ocurre después de un tiempo t_f superior a 8000 unidades de tiempo. El segundo sistema ($\gamma = 5\pi/4 + 0.06$, figura 15 c, d) no

presenta ionización y el electrón es recapturado a pesar de que para ciertos tiempos se aleja a grandes distancias del tronco atómico.

Las figuras 14(b) y 15(d) muestran en cada caso el comportamiento de $\langle \epsilon \rangle_m$ y $\langle \epsilon \rangle(t_a, t_a + mT)$. El electrón absorbe energía del campo principalmente en los primeros ciclos. Sin embargo sólo en el caso (b), en el que hay ionización, se cumple $\langle \epsilon \rangle_{m+1} - \langle \epsilon \rangle_m > 0$ y $\langle \epsilon \rangle(t_a, t_a + mT) > 0$ para todo $m = 1, 2, \dots, 20$. Esto es, sólo en el caso (b) la energía proporcionada por el campo ($\Delta\epsilon$ en 28) es suficiente para que $\langle \epsilon \rangle(t_a, t)$ llegue a ser positiva para todo $t > t_a$.

9. Conclusiones

Como herencia de Newton, Laplace y otros pensadores, en buena parte de la historia de la ciencia ha predominado una concepción mecanicista del Universo, en la cual esta entidad era un gigantesco reloj que obedecía a reglas previsible e inmutables (determinismo); concepción que se extrapoló en algunos casos a la política, a la economía, a la psicología y a otras áreas del conocimiento. En esta concepción determinismo conllevaba predecibilidad.

Los trabajos de Poincaré y de otros padres de la teoría del caos mostraron la existencia de sensibilidad de los sistemas dinámicos a pequeños cambios en las condiciones iniciales, implicando que determinismo no conlleva predictibilidad del futuro distante. Esta situación se ilustró en el caso del modelo de Lorenz y del circuito de Chua, comparando el comportamiento futuro de dos trayectorias inicialmente muy vecinas.

La relación entre determinismo y predictibilidad no es un debate cerrado. En efecto, un ejemplo de la interacción entre materia y radiación [19] muestra la posibilidad de predecir el futuro distante en un sistema atómico caótico, mediante el análisis de un observable a lo largo de una trayectoria en el espacio de estados. Esta clase de predictibilidad es diferente de la que usamos en el estudio de los sistemas de Lorenz y de Chua, para los cuales comparamos dos trayectorias que difieren un poco en la condición inicial.

Es posible afirmar que las teorías deterministas siguen siendo válidas. Sin embargo, en virtud del comportamiento caótico de la mayoría de los sistemas dinámicos (en muchas áreas de la ciencia) es conveniente y necesario hacer uso de distribuciones de probabilidad. Con su ayuda es posible tratar de manera adecuada las consecuencias de la sensibilidad de los sistemas caóticos a pequeños cambios en el estado del sistema, lo cual puede provenir, por ejemplo, de errores en las condiciones iniciales o errores de aproximación (número finito de cifras significativas). Lo que es un hecho es la pérdida permanente de información asociada con la evolución temporal de un sistema caótico.

Agradecimientos

El autor agradece a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por su designación como Miembro de Número, al igual que al Académico Victor Albis por valiosas observaciones. Este trabajo forma parte del proyecto "Dinámica compleja en sistemas no lineales" cofinanciado por DINAIN (Universidad Nacional de Colombia).

Bibliografía

- [1] **F. Dicu, P. Holmes**, *Celestial Encounters: The Origins of Chaos and Stability*, Princeton, Princeton University Press (1996).
- [2] **P. Février**, *Determinismo e indeterminismo*, Universidad Nacional Autónoma de México, México (1957).
- [3] **J. Barrow-Green**, *Poincaré and the Three Body Problem*, en *History of Mathematics*, vol. 11, AMS, London (1997).
- [4] **D. Ruelle**, *Azar y caos*, Alianza Editorial, Madrid (1993).
- [5] **A. J. Lichtenberg, M. A. Lieberman**, *Regular and Chaotic Dynamics*, Springer, Berlin (1992).
- [6] **V. F. Lazukin**, *KAM Theory and Semiclassical Approximations to Eigenfunctions*, Springer, Berlin (1991).
- [7] **E. N. Lorenz**, "Deterministic Nonperiodic Flow", *Journal of the Atmospheric Sciences* 80 130-141, (1963)
- [8] **G. Q. Zhong, F. Ayrom** "Experimental confirmation of chaos from Chua's circuit", *Int. J. Circuit Theory Applic.* 13 (1) 93-98 (1985)
- [9] **L. O. Chua, L. Pivka, C. W. Wu**, "A Universal circuit for studying Chaotic Phenomena", *Phil. Trans.: Phys. Sc. and Eng.*, 353 (1701) 65-84 (1996)
- [10] **G. W. Flake**, *The Computational Beauty of Nature*, The MIT Press, Cambridge (1999)
- [11] **F. Verhulst**, "Metaphors for Psychoanalysis", *Nonlinear Science Today* 4 (1994), <http://gonzo.springer-ny.com/nst/>.
- [12] **J. D. Farmer**, "Information Dimension and the Probabilistic Structure of Chaos", *Z. Naturforsch.* 37a, 1304 (1982).
- [13] **V. I. Oseledec**, "A multiplicative ergodic theorem: Lyapunov characteristic numbers for dynamical systems", *Trans. Moscow Math. Soc.* 19, 197 (1968). Incluido en: **Y. G. Sinai** (editor), *Dynamical Systems (A collection of papers)*, World Scientific, Singapore (1991)
- [14] **G. Boffetta, M. Cencini, M. Falcioni, A. Vulpiani** "Predictability: a way to characterize complexity", *Physics Reports* 356 367 474 (2002)
- [15] **H. G. Schuster**, *Deterministic Chaos*, VCH, Weinheim (1996)
- [16] **B. Chirikov**, "Natural Laws and Human Prediction" en *Law and Prediction in the Light of Chaos Research*, P. Weingartner and G. Schurz (eds.), Springer, Berlin (1996)
- [17] **R. Shaw**, "Strange Attractors, Chaotic Behavior, and Information Flow", *Z. Naturforsch.* 36a, 80 (1981).
- [18] **A. S. Elwakil, M.P. Kennedy**, "Chua's circuit decomposition: a systematic design approach for chaotic oscillators", *Journal of the Franklin Institute* 337 251-265 (2000)
- [19] **D. Campos, M. C. Spinel, J. Madroñero**, "Ionization of one-dimensional alkali atoms by microwave fields", *J. Phys. A: Math. Gen.* 34, 8101 - 8118 (2001)

PERTURBACIÓN BIOLÓGICA EXTREMA EN LOS SISTEMAS CORALINOS DEL CARIBE

por

Germán Bula-Meyer*

Resumen

Bula-Meyer, G.: Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(98) 105-110, 2002. ISSN 0370-3908.

La reducción de los peces e invertebrados herbívoros por sobrepesca y por la mortandad masiva del erizo negro, *Diadema antillarum*, ocurrida en 1983, ha provocado en los sistemas coralinos del Caribe una perturbación biológica extrema, en la que varias especies de macroalgas, algunas alelopáticas, han proliferado en los últimos 15 años. Las algas del talud profundo y de los fondos plano arenosos, caracterizadas éstas últimas por su gran habilidad competitiva por el espacio, han estado invadiendo los bancos coralinos someros (< 13 m), matando corales y otros organismos. De continuar esta invasión, la biodiversidad será drásticamente reducida y por ende, el recurso de los productos naturales para fines medicinales. Así mismo, el paisaje submarino perderá su encanto recreacional y sobrevendrán serios problemas erosivos, lo que demanda una urgente estrategia pesquera que permita una tregua para este importante componente biológico del sistema coralino.

Palabras clave: macroalgas, herbívoros, Caribe, sistema coralino.

Abstract

The reduction of herbivorous fishes and invertebrates due to overfishing and the mass mortality of the long-spined urchin *Diadema antillarum*, in 1983, have resulted in a biological extreme disturbance in the Caribbean coralline systems, where several species of macroalgae, some allelopathic, have proliferated in the last fifteen years. The dominant macroalgae that live in the deep reef slope and in the sand plains, are characterized for their great space competitive ability and have been invading the shallow coralline banks (< 13 m), killing corals and other organisms. If invasion continues, biodiversity will be drastically reduced and, therefore, the source of natural products for therapeutic purposes will also be affected. The natural beauty of the reefs will be lost and real serious erosive problems will come. So, it is very urgent to elaborate a fisheries strategy and in that way to give a truce for this biologically important component of coralline systems.

Key words: macroalgae, herbivorous, Caribbean Sea, coralline system.

* Laboratorio de Biología, Universidad del Magdalena, A.A. 890, Santa Marta-Colombia.

Introducción

Los sistemas coralinos tropicales son unos de los ecosistemas naturales más exuberantes y sobresalientes como "jardines" productivos que se desarrollan en aguas cálidas y relativamente pobres en nutrientes (N, P). Como resultado de una longevidad geológica de sus condiciones ecológicas en las zonas tropicales (Wells, 1969; Stehli y Wells, 1971; Ross, 1972), los sistemas coralinos han desarrollado la más alta diversidad biológica de todo el mundo marino (Reaka-Kudla, 1996) y las asociaciones más sofisticadas. La mayoría de los organismos son altamente especializados y eficientes en la utilización de sus recursos energéticos. Con más de un millón de especies y biodiversidades específicas y filéticas más grandes que cualquier otro bioma en la tierra (más del 80% corresponden a animales o protozoarios), el sistema coralino pareciera ser un ecosistema verdaderamente animal, *la antítesis de las selvas húmedas tropicales* (Reaka-Kudla, 1996).

A mediados del siglo XX, la corriente científica general asumía que el recurso primario de energía para el sistema coralino provenía del plancton a través de las corrientes marinas impulsadas por los vientos. Sin embargo, el componente vegetal fotosintético del arrecife, el cual excede al componente animal en biomasa, es mayormente diminuto y de carácter simbiótico localizándose entre el tejido animal. Odum y Odum (1955) demostraron sobre la base de biomasa, que en la terraza de Barlovento en el arrecife coralino (atolón) de Eniwetok, las algas eran el componente dominante. Ellos acudieron a la "tradicional" pirámide trófica de biomasa y encontraron que las algas constituían el 85%, los herbívoros el 13.8% y los carnívoros el 1.1%. Sin embargo, lo sorprendente de esto era que el 20% de la biomasa algal pertenecía a las simbióticas, 6% a las macroalgas y el 73% a las formadoras de céspedes o tapetes, perforadoras e incrustantes. La alta biomasa de algas cespitosas, traducida en términos de cobertura, es la mayor junto con la de los corales, no sólo en este atolón, sino también en los sistemas coralinos del Indo-Pacífico y del Caribe (Adey, 1998).

La literatura sobre los sistemas coralinos ha crecido enormemente y tiende actualmente a la comprensión del metabolismo arrecifal, así como a la estructura y funcionamiento de su comunidad. Sin embargo, la percepción del cuadro básico no ha cambiado. Las algas directa o indirectamente construyen y determinan al sistema coralino. La asociación simbiótica coral-zooxantela o coral hermatípico, se parece a las algas bentónicas en que ambos compiten por los mismos recursos: espacio, luz y

nutrientes (Bula-Meyer, 1987), sin embargo, para que ocurra esta competencia, las condiciones físicas y/o biológicas claves para la salud de un sistema coralino balanceado, deben alterarse. Actualmente se considera axiomático, en la ciencia de los sistemas coralinos, que la activa calcificación coralina y los ricos céspedes algales, pueden ser transformados rápidamente (de meses a años) por perturbaciones extremas como tormentas ciclónicas, incremento en los nutrientes o disminución de la actividad herbívora, a una alta biomasa de comunidades macroalgales que supera el kg/m^2 (Adey y Burke, 1976; Littler y Littler, 1985, 1988). Esto es una realidad en la mayoría de los sistemas coralinos del mundo. Hasta el momento se desconoce si una vez transformado el sistema coralino, el cual representa actualmente una degradación ambiental seria, retorne otra vez a su estado inicial.

A escala global, el sistema coralino comprende un significativo recurso geográfico, geoquímico, biológico y recreacional. Su área total, producción pesquera, masa calcárea y producción primaria han sido calculadas y representan un valor importante. Por ejemplo, el área total de los sistemas coralinos es de aproximadamente 600.000 km^2 , lo cual representa el 0.17% del área total de los océanos y cerca del 15% del área de los fondos someros entre 0 y 30 m de profundidad (Littler y Littler, 1988). El potencial pesquero de esta área relativamente pequeña, se ha estimado en un 9% (aprox. 6 millones t/año) del total que produce la actividad pesquera mundial (Littler y Littler, 1988).

Con base en los resultados de las investigaciones bioecológicas recientes, mas observaciones personales, el autor se propone explicar en este artículo cómo la causa del deterioro acelerado de los sistemas coralinos del Caribe colombiano y de otras localidades, aparte de las condiciones físicas desfavorables (sedimentación y aumentos en los niveles de nutrientes), se debe a la reducción marcada (perturbación extrema en el sentido de Connell, 1978) de los principales herbívoros de dicho sistema.

Factores ambientales que controlan el desarrollo de los corales

Los corales crecen y se mantienen en buen estado cuando coinciden una serie de condiciones físicas y biológicas favorables tales como: aguas claras libres de sedimentos, temperaturas entre 25 y 28°C , bajos niveles de nutrientes inorgánicos, buena circulación de agua, gran actividad herbívora y poca disponibilidad de plancton (Stoddart, 1969; Littler y Littler, 1985). Con frecuencia la sedimentación y los altos niveles de nutrientes son los dos factores más importantes que han aquejado a los sis-

temas coralinos, principalmente los cercanos a los continentes o grandes centros urbanos. La deposición del sedimento sobre los pólipos los asfixia y los altos niveles de nutrientes favorecen el desarrollo de las macroalgas, las cuales terminan matando a los corales. Por ejemplo, en las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte del Caribe colombiano, más de las 2/3 partes de los corales están muertos por estos fenómenos (Bula-Meyer, 1990; Sarmiento *et al.*, 1990; Alvarado & Corchuelo, 1992). Es realmente alarmante el elevado nivel de sedimentos que llegan a estas islas. Los corales muertos después de los 15m de profundidad presentan una capa de sedimentos de hasta 3 cm de espesor (obser. pers.). Además, los aumentos en los niveles de los nutrientes por provenir de zonas de manglares como son los de la bahía de Barbacoas y los de la boca del río Sinú, cercanas a esas islas, producen florecimientos del fitoplancton que junto con los sedimentos afectan la transparencia del agua, limitando de esta manera la producción fotosintética y el crecimiento de los corales. En las décadas de los 60-70 la transparencia del agua de estas islas medida con el disco de secchi, fluctuaba entre 30 y 40 m de profundidad y cuando comenzaron a sentirse las corrientes turbias procedentes de la bahía de Barbacoas hacia las islas del Rosario y las del río Sinú hacia las islas de San Bernardo e isla Fuerte, las profundidades del disco de secchi se redujeron hasta los 5-15 m en los últimos 15 años (obser. pers.).

Este problema se acrecienta y proviene del mal manejo económico de las tierras como son las deforestaciones ribereñas (caso del río Sinú con su manglar, lo cual acabó con los meandros de dicho río) y/o regulación y apertura de caños y canales (caso de los caños de Matunilla y Lequerica construidos entre el canal del Dique y la bahía de Barbacoas para minimizar la carga de sedimentos a la bahía de Cartagena), o por el aumento de las poblaciones ribereñas cuyos residuos orgánicos ricos en nitrógeno generalmente llegan al mar favoreciendo el desarrollo de macroalgas.

En los últimos quince años, se ha presentado una perturbación biológica de carácter extremo que también ha causado serios problemas en los sistemas coralinos del Caribe y se trata de la disminución de los herbívoros por sobrepesca y por la casi desaparición del erizo negro *Diaedema* el cual murió masivamente en el Caribe por causas desconocidas hasta el momento (ver Bula-Meyer, 1989). Esto se ha tornando en un gran tensor indirecto, que está extinguiendo a los corales. Por supuesto que en los arrecifes continentales como son los de las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte, el fenómeno ha empeorado la situación, acelerando el proceso destructivo, mientras que

en los bancos de Serrana y Quitasueño y en los cayos de Albuquerque y Bolívar (Courtown), el asunto es más lento por lo que allí no hay problemas con los niveles de nutrientes ni con la sedimentación.

Disminución de los herbívoros y efectos en los sistemas coralinos

Los estudios han demostrado que los peces e invertebrados herbívoros en los mares tropicales causan un impacto tremendo en la estructura y función de las comunidades de macrófitas (Hay, 1981; Lewis, 1986; Bula-Meyer, 1989, 1992). Los herbívoros no sólo regulan la distribución de las algas sino también la composición florística, tamaño y biomasa (Lewis, 1986; Bula-Meyer, 1995). La figura 1 muestra un modelo generalizado de la distribución y abundancia de las macroalgas verdes, pardas y rojas en los sistemas coralinos del Caribe. El modelo distributivo y la abundancia de cada grupo están estrechamente relacionados con su forma de vida, con la presencia o ausencia de compuestos alelopáticos y con la distribución de los herbívoros en el sistema. Por ejemplo, la mayoría de las algas verdes de los planos arenosos o de la laguna son sifonáceas psamofílicas, las cuales presentan una base estolonífera como *Caulerpa* o una masa rizoidal empotrada en la arena como *Udotea*, *Penicillus*, *Halimeda* spp. y otros géneros. En el caso de las algas pardas y rojas la mayoría son litofílicas o epífitas, teniendo dificultades en su expansión en los fondos arenosos a causa de la escasez del sustrato duro.

En su ecoevolución con los herbívoros, las macroalgas han desarrollado varias defensas para contrarrestar la depredación (Norris & Fenical, 1982; Bula-Meyer, 1992). Por ejemplo, la mayoría de las que viven expuestas (algas pardas y rojas) en los fondos coralinos someros, incluyendo el talud (< 15 m), producen aleloquímicos con el

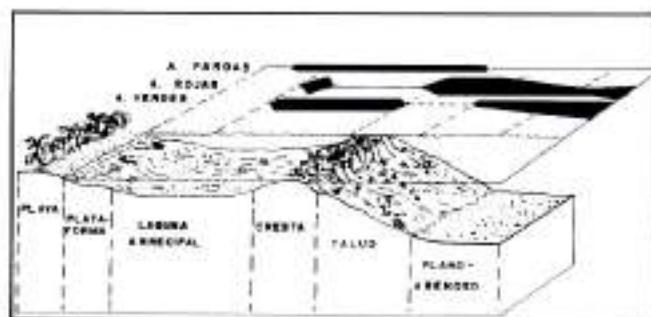


Figura 1. Modelo generalizado de distribución y abundancia de las macroalgas verdes, pardas y rojas en un sistema coralino del mar Caribe (ver Bula-Meyer, 1995).

fin de repeler los ataques, principalmente de los peces loros (*Scaridae*) y cirujanos (*Acanthuridae*), del erizo negro *Diadema antillarum* y del cangrejo rey *Mithrax spinosissimus*. Lo mismo sucede con las algas dominantes de la laguna coralina, las clorofíceas psamofílicas, con algunos géneros impregnados de carbonato cálcico como *Penicillus*, *Udotea*, *Rhypocephalus* y *Halimeda* y otros no calcáreos como *Caulerpa* y *Avrainvillea*, a los cuales se les han hallado compuestos secundarios (Paúl y Fenical, 1987; Bula-Meyer, 1989), probablemente para evitar ser pastoreados por el caracol de pala *Strombus gigas* y los erizos de ese hábitat como el *Lytechinus variegatus*, *Meoma ventricosa*, *Clypeaster subdepressus* y *Mellita sexiesperforata*. Hay et al. (1994) encontraron que el carbonato cálcico en estas algas psamofílicas sinergetiza a las sustancias alelopáticas.

A las algas verdes psamofílicas por su agarre rizoidal masivo y por su forma de dispersión mediante filamentos estoloníferos subterráneos, les es difícil prosperar en el

sustrato duro o coral muerto, mientras que las algas psamofílicas de base estolonífera que corre sobre el fondo como *Caulerpa racemosa*, pueden prosperar con facilidad sobre el sustrato duro y de esta manera matar a los corales vivos vecinos como ha estado ocurriendo en las islas del Rosario. Además, existen algunas algas estrictamente litofílicas de la laguna que también tienen la capacidad de producir metabolitos secundarios y habilidad competitiva por el espacio como son las especies del alga parda *Dictyota* y el alga verde calcárea *Halimeda opantia*, las cuales han tenido éxito en los bancos coralinos por la escasez del erizo *Diadema*, puesto que se observó que éste las consume, más no los peces, por sus potentes aleloquímicos (Paúl & Hay, 1986; Bula-Meyer, 1989).

Los herbívoros del talud somero excluyen a muchas especies litofílicas, que usualmente no tienen la capacidad de desarrollar compuestos metabólicos secundarios. Estas especies por lo general se establecen en sitios de difícil acceso para sus depredadores, siendo uno de éstos los pla-



Figura 2. El alga parda *Lobophora variegata* invadiendo bancos someros del coral *Acropora cervicornis* en las islas del Rosario.

nos arenosos someros o profundos carentes de refugios. Ante la desventaja de la carencia de estas defensas químicas, la naturaleza dotó a estas algas de una gran habilidad competitiva por el espacio y de adaptarse a bajos niveles de intensidad luminosa (Bula-Meyer, 1987, 1992). Hay (1981) y Bula-Meyer (1992) demostraron que si los peces y erizos herbívoros son excluidos del talud coralino, las algas litofílicas que han sido relegadas por sus predadores a estos planos-arenosos, invadirían el talud, aniquilando a los corales y a las algas alelopáticas. Un ejemplo de esto se observa en las islas del Rosario, San Bernardo, San Andrés y Providencia y sus cayos, entre otros. La mortandad masiva que ocurrió en todo el Caribe en 1983 del erizo *D. antillarum* (ver Bula-Meyer, 1989), trajo como consecuencia la invasión de las algas pardas *Lobophora variegata* (Fig. 2) y *Dictyota* spp. *Lobophora*, que estaba relegada a las partes profundas del talud, comenzó a invadir los lugares más someros y desde entonces ha estado matando corales, pues hasta la fecha, este erizo aún no se ha recuperado (obser. pers.). En las islas del Rosario, además de estas macroalgas pardas y de *Caulerpa racemosa*, también han tenido mucho éxito el alga verde calcárea litofílica *Halimeda opuntia* desde los fondos someros hasta los 12 m de profundidad y las rodofíceas calcáreas *Amphiroa hancockii*, *A. tribulus* (la más dominante) y *Peyssonnelia simulans* y las frondosas *Galaxaura obtusata*, *Asparagopsis taxiformis* (gametofito), *Halymenia duchassaingii*, *Wrangelia penicillata* y *Wrightiella blodgettii*. Sin duda alguna, la proliferación de estas algas también ha estado favorecida por el aumento en la concentración de los nutrientes (ver Alvarado & Corchuelo, 1992) que provienen de la zona de manglares de la bahía de Barbacoas durante los períodos húmedos del año (Bula-Meyer, 1990).

En San Andrés y Providencia, las aguas de albañales desembocan en el lado oeste y el impacto es local, siendo rápidamente retiradas de las islas por la corriente Caribe. Sin embargo, el deterioro coralino es general en estas islas y de la misma manera como se observa en los bancos de Serrana y Quitasueño y de los cayos Alburquerque y Bolívar, en donde no hay derrames de aguas de albañales (obser. pers.). La casi desaparición del erizo negro, del caracol de pala, del cangrejo rey y de los peces loros y cirujanos por extracción indiscriminada (excepto el erizo) realizada por los nativos y compañías pesqueras para consumo humano, han ocasionado la proliferación de varias especies de macroalgas nocivas, especialmente de las pardas *Dictyota* spp. y de *Lobophora variegata*. La cobertura de éstas llega a alcanzar en los cayos entre 40 y 50% (Díaz-Pulido, 1995). El paisaje en estas islas caribeñas no es nada alentador y los corales están sufriendo el implacable ataque de las algas. En San Andrés y Provi-

dencia, la laguna del sistema coralino presenta un extraordinario florecimiento de algas pardas alelopáticas de los géneros *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Lobophora*, *Stypopodium*, *Turbinaria* y *Sargassum* (obser. pers.).

En el Parque N.N. Tairona en Colombia, las formaciones coralinas, especialmente las de la ensenada de Chengue que son las más desarrolladas, han sufrido el ataque permanente de las *Dictyota* spp. y del alga verde incrustante *Codium intertextum*. Este proceso, el autor lo atribuye a la desaparición casi total del erizo *Diadema*, pues al cabo del año en que se dio este fenómeno, comenzó la proliferación de estas algas y hasta el momento han estado dominando, debido a que la población de este equinodermo aún continúa muy baja. En cuanto a los peces loros y cirujanos aunque no han sufrido una sobrepesca, evitan consumirlas. Además, el cangrejo rey no habita en este lugar (obser. pers.), probablemente por las bajas temperaturas ocasionadas por la surgencia estacional del lugar.

Los estudios de ecología funcional en este campo, están demostrando que los herbívoros del talud y de la laguna del sistema coralino, son importantes en el mantenimiento de la existencia de múltiple-hábitats. Por lo tanto, la marcada reducción de la actividad herbívora, traería graves consecuencias a la biodiversidad del sistema coralino y por ende las posibilidades de contar con un recurso de compuestos bioactivos o farmacológicos (antitumorales, antivirales, antimicóticos e inmunomoduladores).

Conclusiones

A pesar de las innumerables investigaciones en los sistemas coralinos, no existe una política de manejo y educativa en la que se apliquen estos resultados permitiendo que la influencia humana continúe impactando desfavorablemente sobre estos ambientes. Urge por lo tanto una estrategia pesquera que permita al componente herbívoro restablecerse. En los casos del erizo negro y del caracol de pala, se deben desarrollar cultivos para repoblar el sistema coralino de tal forma que éste no quede reducido y dominado por unas pocas especies algales como se observa en las islas del Rosario, San Bernardo e isla Fuerte.

Agradecimientos

Al Fondo Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología por la financiación de investigaciones que han aportado, en parte, importantes datos al conocimiento para concluir lo expuesto en este artículo.

Al grupo de "Expediciones Submarinas" (Ministerio de Comunicaciones) por colaborar en las visitas realizadas a las Islas de San Andrés y Providencia y sus bancos y cayos. A M. M. Littler, Sara Newball y a un revisor anónimo por sus comentarios.

Referencias

- Adey, W.H. 1998. Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *J. Phycol.*, **34**: 393-406.
- & R. Burke. 1976. Holocene bioherms (algal ridges and bank barrier reefs) of the eastern Caribbean. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **87**: 95-109.
- Alvarado, E.M. & M.C. Corchuelo. 1992. Los nutrientes, la temperatura y la salinidad provenientes del Canal del Dique como factores de deterioro en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario (Cartagena, Colombia). VIII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar., 277-287.
- Bula-Meyer G. 1987. Taxonomic and ecologic studies of a subtidal sand plain macroalgal community in the Colombian Caribbean. Tesis de Ph.D., Coll. Mar. Stud., Univ. of Delaware, Newark, USA, 189 p.
- 1989. Micro y macroalgas marinas alelopáticas: Biología, toxinas y significado ecofisiológico (Revisión). *Rev. Ing. Pesq. (edic. especial)*, **9** (1-2): 1-110.
- 1990. Corales del Rosario: en vías de extinción. *Nueva Frontera*, **794**: 24-26.
- 1992. Están las algas marinas tropicales de los planosarenosos profundos fisiológicamente restringidas a estos hábitats continuos al talud arrecifal. Mem. VIII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar. y Congr. Centroamericano y del Caribe Cien. Mar., Bogotá, 196-205.
- 1995. Macroalgas de la Isla de Gorgona (Pacífico colombiano) con nuevos registros y una explicación a la baja diversidad y biomasa. En Pinto, P. (Ed.), *La Isla de Gorgona: nuevos estudios biológicos*. Biblioteca J.J. Triana, **11**: 23-45.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**: 1302-1310.
- Díaz-Polido, G. 1995. Comunidades macroalgales de los Atolones Alburquerque y Courtown (Bolívar), Caribe suroccidental, Colombia y relación con la estructura arrecifal. Tesis de Grado, Univ. de Bogotá. FTL, Santafé de Bogotá, Colombia, 110p.
- Hay, M.E. 1981. Herbivory, algal distribution, and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. *Am. Nat.*, **118**: 520-540.
- , Q.E. Kappel, & W. Fenical. 1994. Synergisms in plant defenses against herbivores: interactions of chemistry, calcification, and plant quality. *Ecology*, **75**: 1714-1726.
- Lewis, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.*, **56**: 183-200.
- Littler, M.M. & D.S. Littler. 1985. Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. *Procc. Fifth Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, 35-39.
- & D.S. Littler. 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. En Lembi, C.A. y J.R. Waaland (Eds.), *Algae and Human affairs* p. 29-56. Cambridge Univ. Press.
- Norris, J.N. & W. Fenical. 1982. Chemical defense in tropical marine algae. En Rützler, K. y I.G. Macintyre (Eds.), *The Atlantic Barrier reef ecosystem et Carrie Bow Cay, Belize. I. Structure and communities*, p. 417-431. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.*, **12**: 1-539.
- Odum, H. & E. Odum. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, **35**: 291-320.
- Paul, V.J. & W. Fenical. 1987. Natural products chemistry and chemical defense in tropical marine algae of the phylum Chlorophyta. En Scheuer, P.J. (Ed.), *Bioorganic marine chemistry*, p.1-29, Vol 1. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- & M.E. Hay. 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, **33**: 255-264.
- Reaka-Kudla, M. 1996. The global biodiversity of coral reefs. A comparison with rain forest. En Reaka-Kudla, M., D. Wilson y E.O. Wilson (Eds.), *Biodiversity II, Understanding and Protecting our Natural Resources*. Joseph Henry/National Academic Press, Washington, D.C., p. 83-108.
- Ross, H.H. 1972. The origin of species diversity in ecological communities. *Taxon*, **21**: 253-259.
- Sarmiento, D.E., F.A. Flechas & G.A. Galvis. 1990. Evaluación cuantitativa del estado actual de las especies coralinas del Parque Nacional Natural Corales del Rosario, Cartagena (Colombia). VII Sem. Nac. Cien. Tec. Mar., 303-315.
- Stehli, F.G. & J.W. Wells. 1971. Diversity and age patterns in hermatypic coral. *Syst. Zool.*, **20**: 115-126.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.*, **44**: 433-498.
- Wells, J.R. 1969. Aspects of Pacific coral reefs. *Micronesica*, **5**: 317-322.

EL SISTEMA RADICAL DEL MANGLE BLANCO (*AVICENNIA GERMINANS*), UN EJEMPLO DE ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS Y ANATÓMICAS EN ESPERMATÓFITOS A CONDICIONES ECOLÓGICAS ADVERSAS

por

Marie-Luise Schnetter *

Resumen

Schnetter Marie-Luise: El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. *Rev Acad. Colomb. Cienc.* 26(98): 111-126, 2002. ISSN 0370-3908.

Avicennia germinans (L.) Stearn., un mangle neotropical, crece en suelos salinos y carentes de oxígeno. La arquitectura de su sistema radical hace posible que se formen raíces absorbentes en una posición que les permite crecer hacia sustratos (suelo o agua) con salinidades favorables. Neumatóforos y espacios intercelulares grandes en el interior de las raíces sirven para el suministro de oxígeno a las células. La formación del aerénquima reduce el número de células vivas consumidoras de oxígeno. La formación de capas celulares encochadas que cubren a veces hasta los meristemas apicales, impiden la difusión de oxígeno del interior de las raíces hacia el sustrato. De esta manera, la absorción de iones se limita a las puntas de las raíces en crecimiento y a raíces muy finas sin crecimiento en grosor.

Palabras clave: *Avicennia germinans*, sistema radical, aerénquima, exodermis, endodermis.

Abstract

Avicennia germinans (L.) Stearn, a New World mangrove, grows in saline and oxygen-deficient soils. The root system architecture makes it possible to form absorbing roots in a position from which they may reach substrates, soil or water, with favourable salt concentrations. Pneumatophores and large gas spaces within the roots supply oxygen to the root cells. The formation of aerenchyma reduces considerably the number of living, oxygen-consuming cells. Oxygen loss from the root to the substrate is reduced by the formation of cork layers that also may surround the apical meristems. Thus, the absorption of ions is limited to growing root tips and rootlets without secondary thickening.

Key words: *Avicennia germinans*, root system, aerenchyma, exodermis, endodermis.

* Botanisches Institut I, Senckenbergstr. 17 - 21, 35390 Giessen, Alemania.

Introducción

Avicennia germinans, el mangle blanco, es una especie frecuente de los manglares neotropicales. Estos bosques costeros crecen en suelos caracterizados por una salinidad elevada y una concentración muy baja de oxígeno, debido al alto nivel de las aguas freáticas y las inundaciones frecuentes (Lugo & Snedaker 1974). La salinidad y la falta de oxígeno son factores que limitan o impiden el crecimiento de la mayoría de los espermatófitos (Munns & Termaat 1986). Debido a la salinidad elevada, disminuye el potencial hídrico del suelo y se dificulta la economía hídrica de las plantas. Además, la elevada concentración de NaCl puede ser directamente nociva para el metabolismo vegetal (Volkmar et al. 1998). La falta de oxígeno en el suelo restringe la respiración de las raíces, como consecuencia, el sistema radical muere y finalmente lo hace toda la planta. Adicionalmente, debido a las condiciones reductoras por la humedad elevada y la hipoxia del suelo, se acumulan iones con efectos fitotóxicos (McKee & McKevlin 1993, Drew & Stolzy 1996). En comparación con otros bosques tropicales los manglares son bosques pobres en especies. Se puede tomar esta pobreza como indicio de condiciones ambientales adversas que son soportadas solamente por especies con adaptaciones especiales.

La salinidad elevada y la falta de oxígeno son características del suelo. Las raíces de las plantas son los órganos que primero reaccionan a la calidad positiva o negativa del sustrato. Los manglares se distinguen de la mayoría de las otras plantas por poseer estructuras morfológicas llamativas en el sistema radical. Entre estas estructuras se encuentran las raíces zancos de las rizoforáceas, los neumatóforos de *Avicennia* y *Sonneratia* y las raíces en forma de rodilla de *Bruguiera* y *Ceriops* (Tomlinson 1986). Desde hace mucho tiempo estas estructuras han llamado la atención de los botánicos y son calificadas como adaptaciones a las condiciones de hipoxia de los suelos (Troll 1967). A pesar de la abundancia, a veces desconcertante, de raíces aéreas en un bosque de manglar, los sistemas radicales de los árboles son bien estructurados (Troll 1967, Tomlinson 1986). En el género *Avicennia*, varias raíces nacen de la parte subterránea del tronco y crecen poco debajo de la superficie del suelo en forma plagiogeotropa en todas las direcciones. Estas raíces, llamadas raíces cables, producen neumatóforos con crecimiento geotropo negativo y raíces anclas con crecimiento geotropo positivo. En las raíces cables, en la base de los neumatóforos y en las raíces anclas pueden nacer raíces absorbentes (Chapman 1976).

Una descripción más amplia de la anatomía y morfología del sistema radical de *A. germinans* la ha dado Chapman (1944). El sistema radical de *Avicennia marina*

(Forsk.) Vierh. ha sido estudiado por Baylis (1950). Según estas descripciones existen diferencias en la estructura anatómica de las raíces de las dos especies. Para otros autores, la relación entre estructura y función fue de interés para sus estudios de la anatomía de las raíces de *Avicennia*. Un tema de las investigaciones fue el abastecimiento de oxígeno de las raíces subterráneas y el papel que desempeñan los neumatóforos en él. Un resumen de la bibliografía sobre estos trabajos lo presentan Allaway et al. (2001). Como otro tema de estudio se trató la diferenciación de la hipodermis y endodermis. Ambos tejidos pueden ejercer un control sobre la absorción de iones (Lawton et al. 1981, Moon et al. 1986). En su mayoría, estas cuestiones se estudiaron en raíces de *A. marina* y se utilizaron raíces de plántula o un solo tipo de raíz.

El sistema radical tiene varias funciones: Da sostén al vástago, absorbe agua y nutrientes y suministra vías para el transporte de las sustancias absorbidas a las partes aéreas. A estas se pueden unir otras funciones especiales. En general, diferentes raíces de un sistema radical tienen distintas funciones, también si existen pocas diferencias anatómicas entre ellas (Eshel & Waisel 1996). En el caso del sistema radical bien estructurado de *Avicennia* es fácil reconocer que las funciones de las raíces son distintas. El objetivo de este trabajo es describir la diversidad de las estructuras de los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* y mostrar como el conjunto morfológico del sistema radical y diferencias en la estructura de cada uno de los tipos de raíz, ayudan al mangle blanco a sobrevivir bajo condiciones ecológicas adversas.

Para los estudios anatómicos se utilizaron plantas cultivadas en el invernadero. Bajo las condiciones de cultivo aplicadas las plantas no producen raíces anclas. Debido a esto, no fue posible incluir este tipo de raíz en las investigaciones.

Material y Métodos

Las observaciones de campo se realizaron en manglares de los alrededores de Santa Marta en la costa Caribe colombiana. El clima de la región es cálido y seco (temperatura promedio anual: 28° C; precipitación promedio anual: < 1000 mm). Los manglares se encuentran en su mayoría en los bordes de lagunas costeras. Estos sitios generalmente no están expuestos a las mareas sino a cambios estacionales del nivel del agua (Perdomo et al. 1998).

Para los estudios anatómicos se utilizaron plantas cultivadas en el invernadero experimental del Instituto de Botánica I de la Universidad Justus Liebig, Giessen, Alemania. Los cultivos se iniciaron con propágulos recolectados en diferentes sitios de la costa Caribe colombiana

durante diferentes años, a partir de 1980. Para su germinación, los propágulos fueron colocados sobre arena o vermiculita cubierta con agua sin sal o con sal marina artificial en concentraciones de 10 g/l, 20 g/l o 40 g/l. Cuando se formaron las primeras raíces, el hipocótilo se había levantado y el primer par de hojas se había desplegado; en este momento las plántulas se trasladaron a vasijas de cultivo individuales. Una parte de las plantas fue mantenida en tierra, otra parte en cultivo hidropónico. La tierra utilizada para el cultivo fue una mezcla de tierra especial para plántulas, arena y barro en una relación 1:1:1. Además contenía Algomin (80 g/10 l de tierra), un producto a base de algas calcáreas (Biofa-Agrar GmbH, Münsingen, Alemania). Durante el tiempo de investigación se aplicó un abono comercial (Hakaphos N:P:K 14:10:14, Compo, Handorf, Alemania) cada seis semanas. Al mismo tiempo, una parte de las plantas recibió adicionalmente NaCl (50, 200 o 250 ml de una solución 0.2 M por vasija). Las plantas mantenidas en cultivo hidropónico crecieron en agua o en soluciones de sal marina artificial. Las concentraciones de la sal correspondieron a las respectivas concentraciones aplicadas para la germinación. Además, se añadió un abono especial para cultivo hidropónico (Lewatit® HD5, egesa-zookauf eG, Giessen, Alemania) en una cantidad usual para este tipo de cultivo. La solución fue cambiada cada tres meses. Entretanto, el agua evaporada fue reemplazada por agua potable. La temperatura en el invernadero osciló entre 23 y 28°C. De octubre hasta abril las plantas fueron alumbradas artificialmente con lámparas HQL (400 W; Osram, Berlin, Alemania) de 7 a.m. a 7 p.m.

Para los estudios microscópicos se hicieron cortes de material fresco a mano o con un criomicrotomo. Los cortes se observaron bajo un microscopio Leitz Dialux 20 (Leica Vertrieb, Bensheim, Alemania) equipado con una lámpara de vapor de mercurio a máxima presión (HBO 50 W; Osram, Berlin, Alemania) y un Leica Ploemopak para microscopía de epifluorescencia. Las fotos fueron tomadas con un fotoautomata Wild/Leica MPS 45/51 S. Coloraciones con floroglucina/HCl, Sudan III y rojo de rutenio fueron utilizadas para comprobar la presencia de lignina, sustancias lipófilas y protopectina, respectivamente (Gerlach 1977). Primulina (Becker 1983), extracto de *Chelidonium majus* L. (Peirson & Dumbroff 1969), sulfato de berberina - azul de anilina (Bundret et al. 1988) y extracto de *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (Geissler et al., en preparación) fueron los fluorocromos aplicados que permitieron identificar las sustancias presentes en las paredes celulares. Los cortes teñidos con fluorocromos fueron observados con bloques de filtros Leica. Un bloque A (excitación BP 340-380 nm, espejo dicróico 400 nm,

emisión LP 430 nm) fue usado para primulina, un bloque H2 (excitación BP 390-490 nm, espejo dicróico 510 nm, emisión LP 515 nm) para extractos de *C. majus* y sulfato de berberina - azul de anilina y un bloque K3 (excitación BP 470-490 nm, espejo dicróico 510 nm, emisión LP 515 nm) para extracto de *X. parietina*.

Para la determinación de la biomasa de los diferentes tipos de raíz fueron utilizadas plantas de nueve meses de edad, cultivadas en cultivo hidropónico sin sal y con salinidades de 20% y 40%. Cinco plantas de cada tratamiento fueron cuidadosamente retiradas de las vasijas de cultivo. Las raíces y el vástago de cada planta fueron cortados y divididos en cinco grupos: raíces de plántula, raíces cables, raíces absorbentes, hojas y tallo. Después de secar el material vegetal a 105°C se determinó el peso seco de cada porción.

El método para la determinación de cambios de pH y procesos de reducción a lo largo de raíces intactas descrito por Marschner et al. (1982), fue utilizado para reconocer los sitios de la absorción de iones en el sistema radical de una plántula. Las plántulas de dos a tres meses de edad fueron pasadas directamente de la vermiculita al agar-agar.

Resultados

La morfología del sistema radical

Durante la germinación de los propágulos de *A. germinans*, no se forma una raíz principal, sino que varias raíces adventicias nacen en la base del hipocótilo. Estas raíces se ramifican rápidamente. Se encargan de la absorción de agua y nutrientes y sirven para el soporte de la plántula. Estas primeras raíces de la plántula constituyen un sistema radical preliminar. La formación de un sistema radical perenne comienza con el nacimiento y crecimiento de las primeras raíces cables (Fig. 1 y 3). Los ensayos de cultivo indican que existe una correlación estrecha entre el nacimiento y crecimiento de las raíces cables por un lado y el crecimiento de las partes aéreas de la planta por el otro lado (correlación de rango según Spearman $r = 0.9347$, $p < 0.0001$). Además, una salinidad baja promueve el desarrollo de este tipo de raíz (Fig. 2) (correlación de rango según Spearman $r = -0.7127$, $p = 0.0029$). Las raíces cables jóvenes muestran un crecimiento en longitud marcado. Árboles jóvenes de apenas 1 m de altura ya pueden tener raíces cables de varios metros de largo (Fig. 4). Si las condiciones ecológicas en las inmediaciones del árbol joven son uniformes, las raíces cables crecen radialmente en todas las direcciones. Sin embargo, el sistema radical se extiende preferentemente hacia zonas de baja salinidad, en caso que en el lugar donde crece la

planta existan condiciones ambientales diferentes. Además, las raíces cables pueden crecer hacia los cuerpos de agua y eventualmente pueden formar densos tapices flotantes (Fig. 5). Cuando el tamaño de un árbol de *A. germinans* aumenta, la amplificación del sistema de las raíces cables se realiza mediante la formación de nuevas raíces cables en la base del tronco y la ramificación de raíces cables ya existentes.

Al principio, las raíces cables que nacen en las plantas jóvenes aumentan en longitud. Sólo poco a poco se forman raíces laterales. Estas pueden ser neumatóforos, raíces anclas o raíces absorbentes. Los neumatóforos aparecen en el lado superior de las raíces cables (Fig. 3). Ascenden hacia la atmósfera con crecimiento geotropo negativo. En el caso que un sistema radical sea compuesto por pocas raíces, es posible observar el lugar donde se

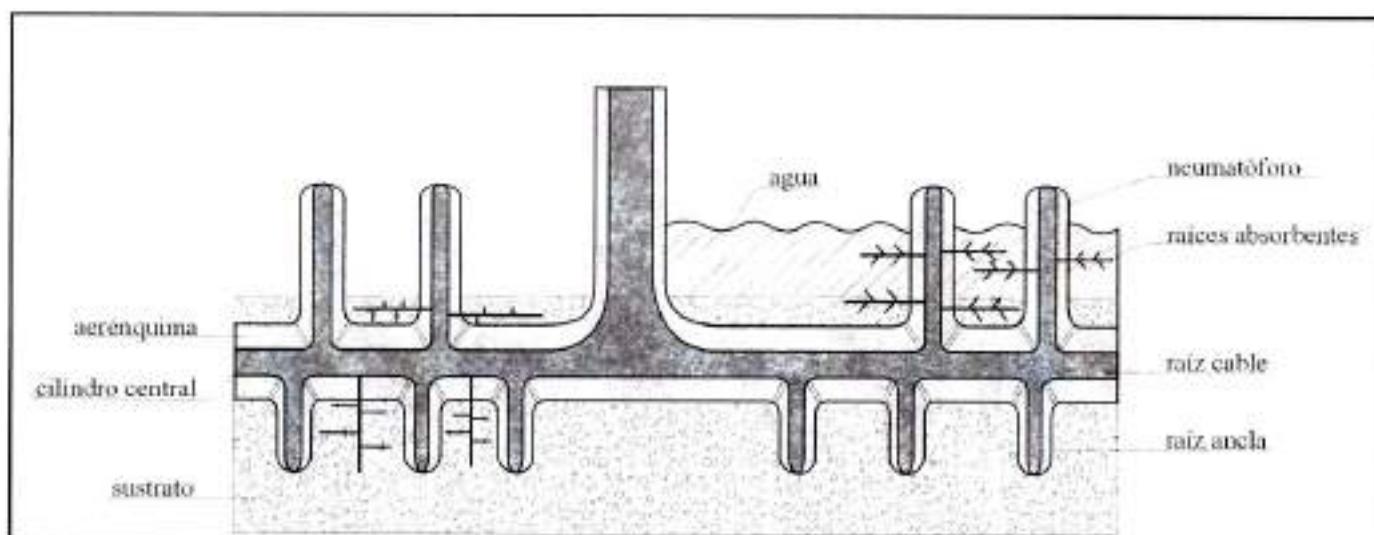


Figura 1. Representación esquemática del sistema radical en una planta adulta de *A. germinans* indicando la posición variable que las raíces absorbentes pueden tomar según las condiciones ambientales.

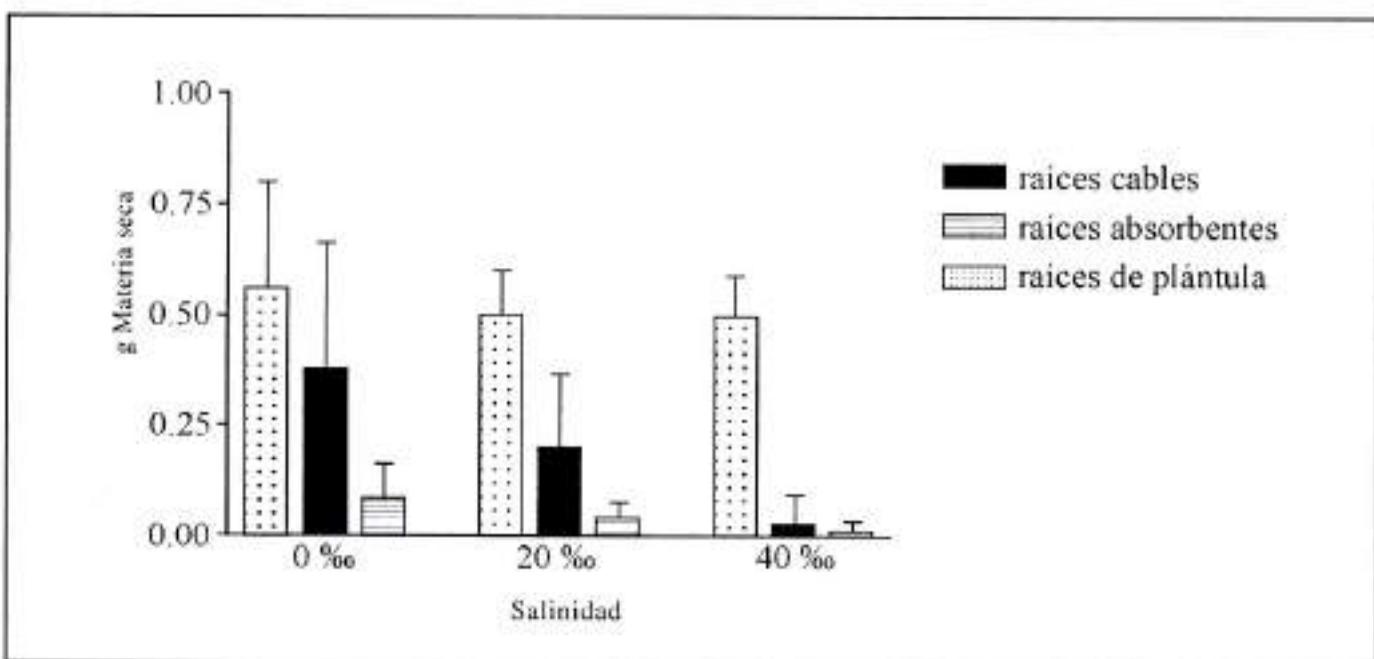


Figura 2. Peso seco de los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* en plantas de nueve meses de edad, mantenidas en cultivo hidropónico.

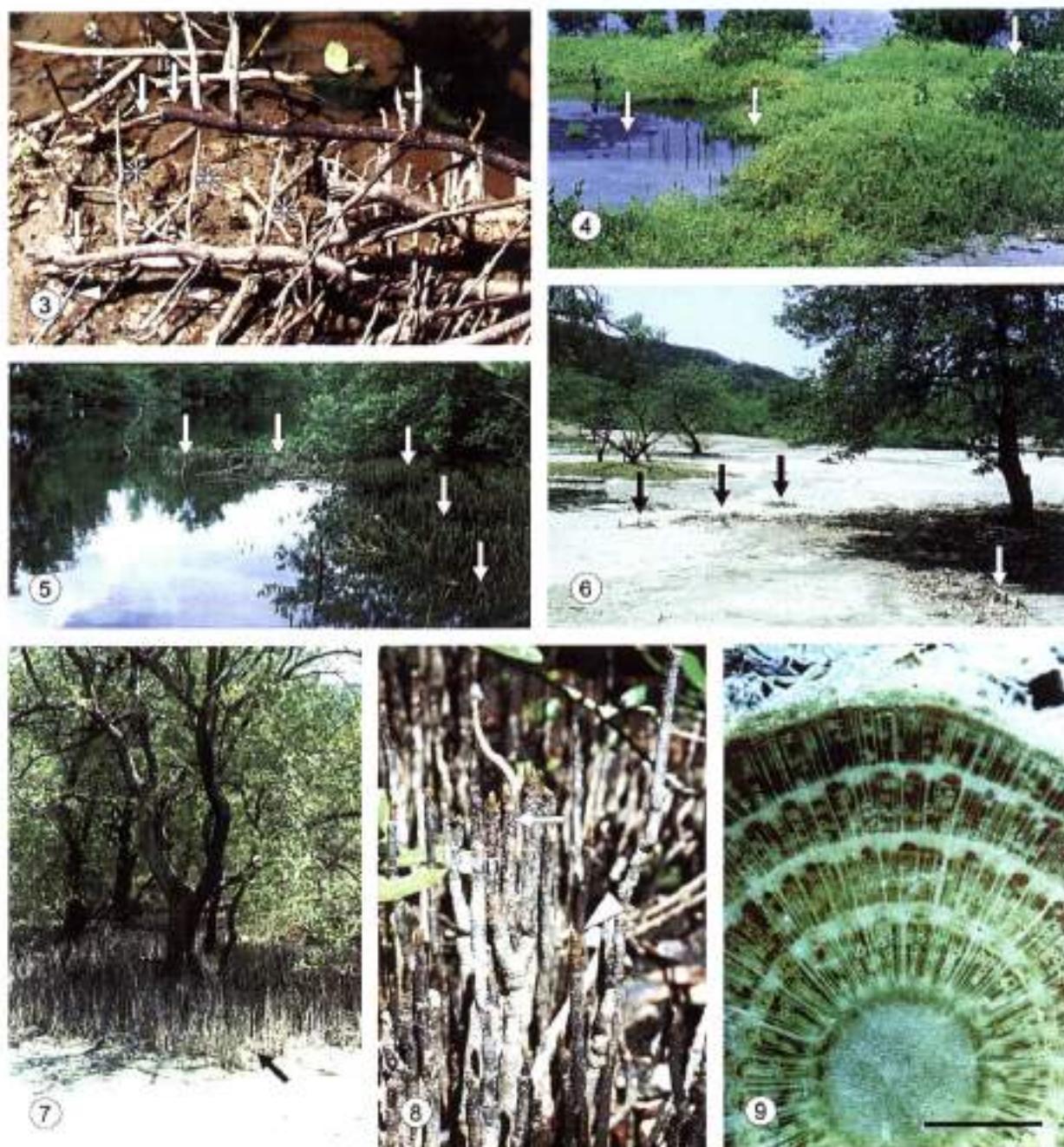


Figura 3. La parte perenne de un sistema radical de *A. germinans*, muerta y descubierta por erosión. (↓ raíz cable, * pneumatóforo, ▼ raíz ancla). - **Figura 4.** Una planta joven de *A. germinans* de apenas 1 m de altura (flecha a la derecha) que tiene una raíz cable de varios metros de longitud. Se nota el lugar donde se encuentra la raíz cable por la distribución de los neumatóforos (flechas a la izquierda): Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Laguna Barra Vieja. - **Figura 5.** Raíces cables con sus neumatóforos forman tapices flotantes sobre el agua de un canal: Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caño Dragado. - **Figura 6.** Árbol de *A. germinans* creciendo sobre un playón salino. Debido al bajo nivel del agua durante la época húmeda que se observa en este sitio, los neumatóforos son pequeños (↓). Parque Tairona, Ensenada de Neguango. - **Figura 7.** Árboles de *A. germinans* en la orilla de un playón salino. Debido al nivel alto del agua durante la época húmeda que se observa en este sitio, se forman muchos neumatóforos largos. Parque Tairona, Ensenada de Neguango, Bahía de los Pescadores. - **Figura 8.** Neumatóforos de *A. germinans* con numerosas lenticelas (↓). El color de las partes más jóvenes de los neumatóforos indica la presencia de cloroplastos en la corteza de la raíz (▼). Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, La Rinconada. - **Figura 9.** Corte transversal de una raíz cable, con cuatro anillos de engrosamiento secundario la médula en el centro. Cada anillo se compone de xilema, cámbium y floema. Escala: 1 mm. - **Figuras 4, 8 y 9** cortesía de R. Schnetter.

encuentran las raíces cables por la distribución de los neumatóforos (Fig. 4). El número de neumatóforos que se forma y la longitud de cada uno de ellos dependen de las condiciones ambientales. La distancia entre dos neumatóforos es mayor en suelos bien ventilados y menor en suelos carentes de oxígeno. Los neumatóforos más largos se encuentran en lugares donde el nivel del agua sube mucho durante la época húmeda, mientras que en sitios con inundaciones, insignificantes los neumatóforos permanecen cortos (Fig. 6 y 7). Durante la época de inundaciones, que dura semanas enteras en los manglares de las lagunas costeras, las puntas de los neumatóforos deben salir del agua para que puedan cumplir con su función. Sólo entonces una parte de las numerosas lenticelas por donde entra el oxígeno a los espacios intercelulares en el interior de la raíz, queda expuesta al aire (Fig. 8). Debido a esto, puede ser posible que los neumatóforos reanuden el crecimiento en longitud antes suspendido, en el caso que el nivel del agua sobrepase los niveles normales en años especialmente húmedos. El crecimiento en longitud de los neumatóforos es un crecimiento limitado. En los manglares de las lagunas costeras de la costa Caribe colombiana los neumatóforos más largos superan el nivel del sustrato alrededor de 30 cm.

Las raíces anclas nacen lateralmente en las raíces cables y crecen en forma oblicua hacia el interior del suelo (Fig. 3). Tienen la función de sujetar a las raíces cables en el sustrato. Tanto las raíces cables como las raíces anclas en conjunto son responsables de que el árbol se mantenga en pie.

En las raíces cables, las raíces anclas y los neumatóforos pueden nacer raíces finas y de longitud reducida (Fig. 1). Son las raíces absorbentes. En las plantas cultivadas se ramifican dos veces. Por eso, en este trabajo se distingue entre raíces absorbentes de primer, segundo y tercer orden. Las raíces absorbentes tienen una duración de vida limitada. Las raíces absorbentes de primer orden son las más largas y las más vivaces. Bajo condiciones de cultivo llegan a varios decímetros de largo y pueden sobrevivir muchos meses. Al contrario, las raíces absorbentes de tercer orden nacen rápidamente, pero mueren después de poco tiempo y son entonces reemplazadas por otras. Raras veces llegan a una longitud de 2 cm. Típicamente, en plantas que crecen bien, raíces absorbentes de tercer orden de apenas medio centímetro de longitud son insertadas en números muy grandes en las raíces absorbentes de segundo orden. También las raíces absorbentes pueden crecer en el agua. En la naturaleza es posible observar en algunos sitios que numerosas raíces absorbentes cubren la parte inundada de los neumatóforos durante la época húmeda. Estas raíces mueren en el momento en que el nivel del agua baja y otras

raíces absorbentes dentro del sustrato deben encargarse de sus funciones. En general se puede decir que las raíces absorbentes nacen en puntos que tienen en ese momento las condiciones ambientales óptimas para el desarrollo de este tipo de raíz.

Respecto al tamaño, la ramificación y la estructura interna, las raíces de plántula corresponden a las raíces absorbentes.

El crecimiento secundario en grosor

Los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* pueden distinguirse bien de acuerdo con las características macroscópicas como la longitud, el diámetro y la dirección del crecimiento. Sin embargo, existen también diferencias en la estructura interna. Estas diferencias se notan sobre todo al estudiar el cilindro central y al observar los cambios que se presentan durante el proceso de la diferenciación. En el cilindro central de las raíces primarias muy jóvenes se encuentran haces conductores radiales, que corresponden a los diferentes diámetros con un número diferente de cordones leñosos y liberianos. En general, en las raíces cables es posible contar 11 – 14 cordones leñosos, cada uno compuesto por 5 – 7 traqueidas de lumen pequeño que forman el protoxilema (Fig. 26). El número de cordones leñosos en los neumatóforos muy jóvenes es igual o algo mayor que en las raíces cables. Con frecuencia, las raíces absorbentes de primer orden tienen siete cordones leñosos (Fig. 12), mientras que el número de cordones leñosos de las raíces absorbentes de segundo orden oscila entre tres y seis (Fig. 15). En las raíces absorbentes de tercer orden el número de cordones leñosos varía entre dos y cuatro (Fig. 21).

Diferencias marcadas entre los diferentes tipos de raíz se observan en relación con el crecimiento secundario en grosor. En las raíces cables, el crecimiento secundario en grosor comienza 1 – 5 cm detrás de la punta de la raíz, antes de la diferenciación del metaxilema (Fig. 10). Paralelamente al comienzo del engrosamiento secundario, las células de la médula se lignifican y la endodermis pasa al estado secundario. El primer cámbium se forma de manera típica para raíces (Fig. 10). Hacia adentro produce un xilema rico en fibras leñosas. Las primeras células segregadas hacia afuera se transforman en fibras de esclerénquima y forman finalmente un cilindro alrededor del tejido conductor (Fig. 22). Entre el cámbium y el cilindro de esclerénquima se encuentran varias áreas con vasos cribosos y células acompañantes rodeadas de un tejido parenquimático. En la vecindad de los vasos cribosos se forman otras fibras adicionales de esclerénquima.

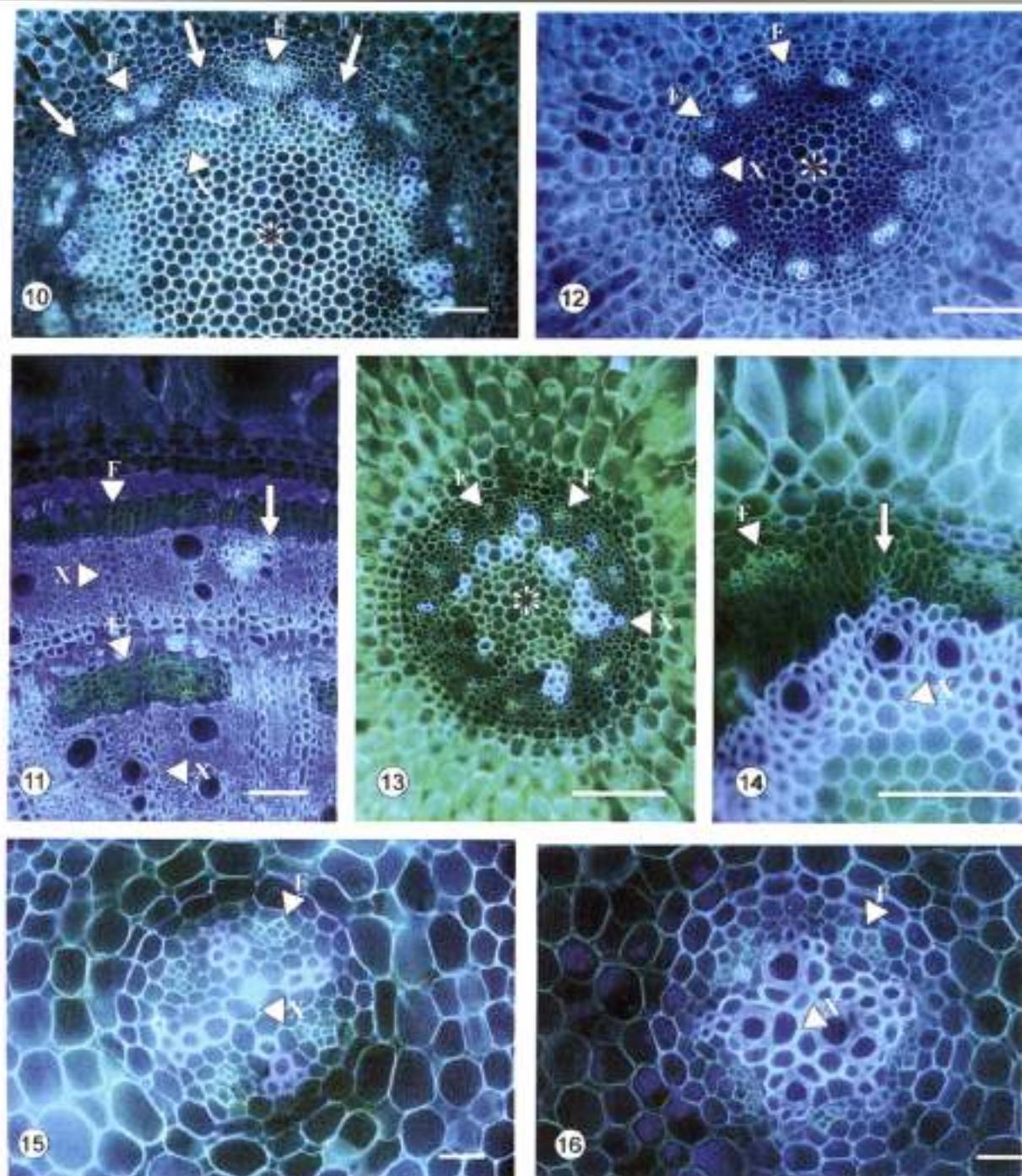


Figura 10. Sección transversal del cilindro central cerca de la punta de una raíz cable, con la médula (*), los cordones leñosos (◀X), el cámbium (L) y los cordones liberianos (◀F). Escala: 100 µm. - **Figura 11.** Sección transversal parcial del cilindro central de una raíz cable, con dos anillos de engrosamiento secundario, cada uno con xilema (◀X) y floema (◀F). La flecha indica la posición del cámbium del anillo más joven. Escala: 100 µm. - **Figura 12.** Sección transversal del cilindro central de una raíz absorbente de primer orden en estado primario, con los cordones leñosos (◀X), los cordones liberianos (◀F) y la médula (*). Escala: 100 µm. - **Figura 13.** Sección transversal del cilindro central de la misma raíz de la Fig. 12, después de la diferenciación del cámbium (L) y el comienzo del crecimiento secundario en grosor. Escala: 100 µm. - **Figura 14.** Sección transversal del cilindro central de la misma raíz de la Fig. 12, después de la diferenciación del cámbium (L) y el comienzo del crecimiento secundario en grosor. Escala: 100 µm. - **Figura 15.** Sección transversal del cilindro central a 0.5 cm de la punta de una raíz absorbente de segundo orden, con cuatro cordones leñosos que se unen en el centro (◀X). Escala: 20 µm. - **Figura 16.** Sección transversal a 1.5 cm de la punta de la misma raíz de la Fig. 15, mostrando el incremento del xilema (◀X). Escala: 20 µm. - Coloración de todas las figuras: primulina.

El primer cámbium suspende su actividad después de algún tiempo y es reemplazado por un meristema secundario derivado del periciclo. El segundo cámbium tiene a su vez un tiempo limitado de actividad y le siguen otros, todos derivados del periciclo. De esta manera, en las raíces cables viejas se observan varios anillos de engrosamiento secundario (Fig. 9). En plantas de diez años de edad, cultivadas en tierra, el número de anillos osciló entre uno y nueve. Los anillos tuvieron un ancho entre 1078 y 500 μm . Las raíces cables de plantas del cultivo hidropónico de 3.5 años de edad tuvieron máximo cuatro anillos con un ancho entre 868 y 560 μm . Luego de que un cámbium más joven entra a funcionar, en el anillo anterior las células parenquimáticas entre las áreas con los vasos cribosos se lignifican (Fig. 11). Otra vez, un cilindro de esclerénquima limita el nuevo anillo hacia afuera. El segundo anillo y todos los anillos siguientes consisten de células pétreas (Fig. 11).

El crecimiento secundario en grosor de los neumatóforos se parece mucho al de las raíces cables. Debido al cese del crecimiento después de llegar a cierta longitud, los neumatóforos tienen generalmente un cilindro de leño inmediatamente detrás de la punta de la raíz, resultado del crecimiento secundario en grosor. La mayoría de los neumatóforos tiene solamente un anillo de tejido conductor, pero es posible observar también algunos con dos o tres anillos. Con frecuencia los anillos más jóvenes son incompletos.

Entre las raíces absorbentes, sólo las de primer orden muestran un crecimiento en grosor que viene acompañado de la formación de un cámbium (Fig. 14). El proceso de engrosamiento difiere de lo observado en las raíces cables. En las raíces absorbentes de primer orden, la diferenciación del metaxilema ocurre después de la del protoxilema, hasta que se produce un anillo completo de xilema con las áreas de floema enfrente (Fig. 12 - 14). Solo entonces el cámbium se diferencia y comienza a funcionar (Fig. 14). Todas las raíces absorbentes de primer orden tienen un solo cámbium que produce en su mayoría leño. En el borde exterior de las áreas liberianas se observan fibras de esclerénquima que nunca forman un anillo como en las raíces cables, tampoco en las partes más viejas de las raíces. Como ocurre en las raíces cables y los neumatóforos, también en el centro de las raíces absorbentes de primer orden se conserva la médula.

En las raíces absorbentes de segundo y tercer orden nunca se forma un cámbium. No obstante, puede producirse un aumento considerable de leño en las raíces absorbentes de segundo orden. Al principio, en el transcurso de

la diferenciación del metaxilema, los cordones leñosos se unen en el centro del cilindro central (Fig. 15). Luego de que las raíces absorbentes de segundo orden comienzan ramificarse y las raíces absorbentes de tercer orden nacen, las células del leño se multiplican debido a la división de células parenquimáticas entre los cordones leñosos y liberianos (Fig. 16). El número de células del floema aumenta igualmente pero a una escala mucho menor. En las raíces absorbentes de tercer orden se observa solamente la diferenciación del protoxilema y metaxilema y la unión de los cordones leñosos en el centro del cilindro central (Fig. 21). Nunca se observa un aumento adicional del número de células.

El sistema de espacios intercelulares en las raíces

Los neumatóforos tienen en su peridermis numerosas lenticelas que desembocan en los espacios intercelulares grandes de la corteza de la raíz. Lenticelas también se encuentran en las raíces cables. Se observan con frecuencia en las raíces cables de plantas cultivadas sin sal y son escasas o faltan en plantas cultivadas en un medio salino. A través de las lenticelas el aire se puede difundir al interior de la raíz y gases del interior pueden salir hacia el medio externo. Por su tamaño y orientación paralela a la dirección longitudinal de la raíz, los espacios intercelulares de la corteza radical permiten una difusión libre de los gases a lo largo de la raíz. Interrupciones de la vía se presentan solamente en los puntos donde nace la raíz respectiva (Fig. 1). El origen de los espacios intercelulares de la corteza radical es el mismo en todos los tipos de raíz. En ellos, la corteza radical consta de dos sectores: una corteza interna que puede estar compuesta de dos o hasta más de treinta estratos de células, según el tipo de raíz y una corteza externa que tiene tres o cuatro estratos de células en todas las raíces (Fig. 18). Las células de la corteza externa son relativamente pequeñas y se unen sin espacios intercelulares o tienen espacios intercelulares pequeños entre ellas. Los espacios intercelulares grandes se encuentran en la corteza interna. En raíces muy jóvenes, las células de esta parte se ordenan en filas, debido a que las células nacen en la región de la endodermis por divisiones tangenciales (Fig. 17). Los primeros espacios intercelulares se forman en la punta de la raíz, en una zona todavía rodeada por la caliptra (Fig. 17). Primero aparecen hendiduras de diferentes tamaños que resultan de la disolución de la lámina media de las paredes radiales de la corteza (Fig. 17). Este estado inicial para casi todos los tipos de raíz, es el estado final de la formación de espacios intercelulares en las raíces absorbentes de tercer orden (Fig. 21). En los demás tipos de raíz, los espacios intercelulares aumentan de tamaño y la corteza interna se transforma en aerénquima. Este proceso fue

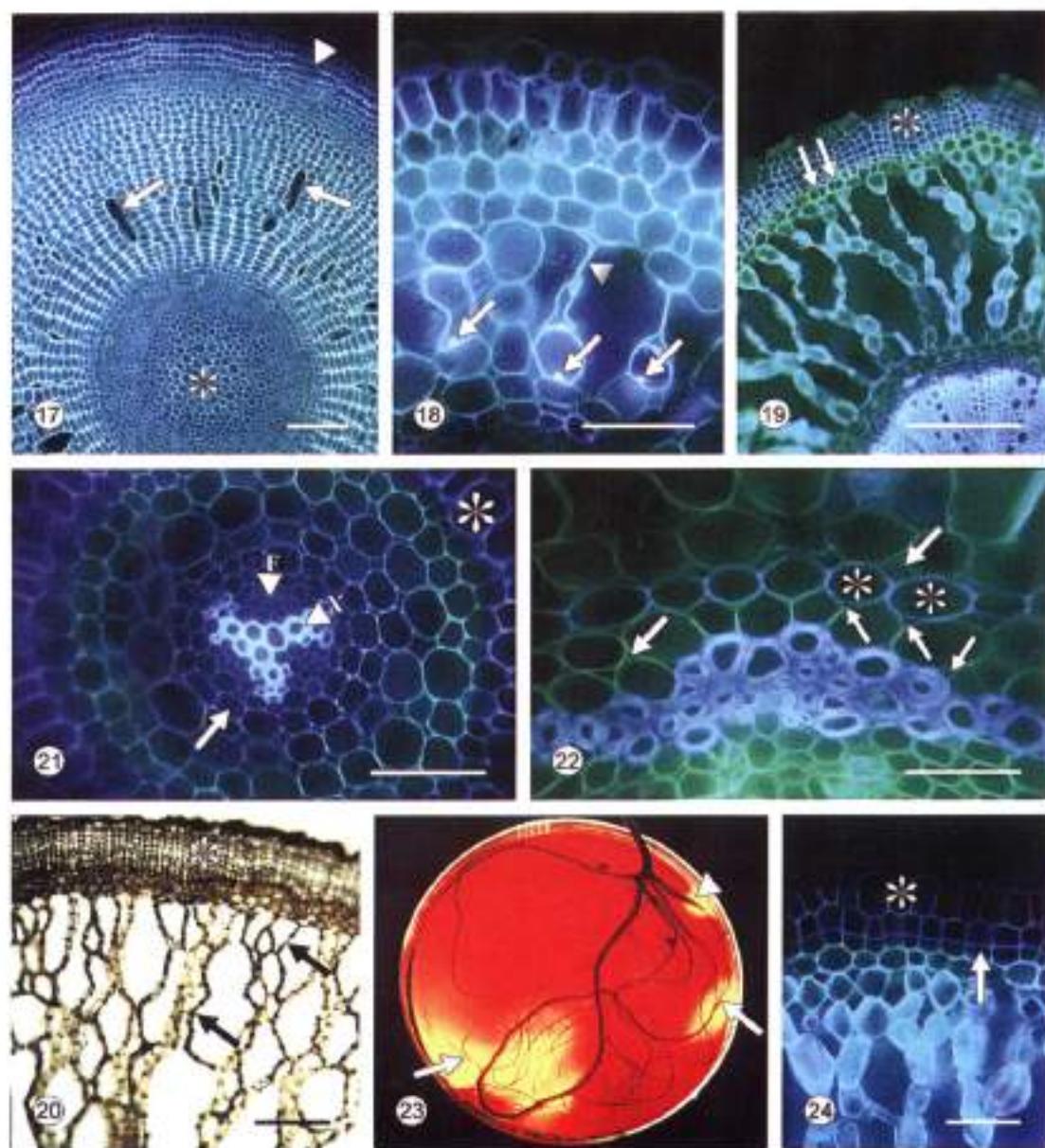


Figura 17: Sección transversal de la punta de una raíz cable, recubierta por la caliptra (\downarrow), con el cilindro central casi sin diferenciación visible (\downarrow) y las células ordenadas en fila con espacios intercelulares entre ellas (\downarrow). Escala: 100 μm . - **Figura 18:** Sección transversal de la corteza de una raíz absorbente de segundo orden, con rizodermis, corteza externa y corteza interna. En la corteza interna se observa en algunas células el engrosamiento de la pared debido a la formación de listones (\downarrow) y células muertas encogidas (\blacktriangledown). Escala: 50 μm . - **Figura 19:** Sección transversal de una raíz absorbente de primer orden, recubierta por la peridermis, con engrosamiento secundario en el cilindro central, la corteza interna transformada en aerénquima y divisiones celulares en la corteza externa (\downarrow). Escala: 250 μm . - **Figura 20:** Sección transversal de la corteza de una raíz cable recubierta por la peridermis, con la corteza externa y la corteza interna transformadas en aerénquima. En las células ordenadas en fila indicadas por las flechas se formaron listones lignificados. El color oscuro se debe a la coloración con floroglucina/HCl. Escala: 200 μm . - **Figura 21:** Sección transversal de una raíz absorbente de tercer orden, con tres cordones leñosos (\blacktriangleleft X) y liberianos (\blacktriangleleft F) en el cilindro central, la endodermis (\downarrow), la corteza interna con espacios intercelulares y la corteza externa con la hipodermis (*). Escala: 50 μm . - **Figura 22:** Sección transversal parcial del cilindro central de una raíz cable, con la endodermis (*), fibras de esclerenquima, parte de los vasos cribosos y numerosos espacios intercelulares pequeños (\downarrow). Escala: 50 μm . - **Figura 23:** El sistema radical de una plántula, enterrada en agar-agar al que se le añadió un indicador del valor pH. Por intercambio de iones cambia el pH a lo largo de las raíces más finas (\downarrow). En la única raíz cable muy joven, el intercambio de iones se limita a una zona corta en la punta (\blacktriangledown). - **Figura 24:** Sección transversal parcial de la corteza de una raíz absorbente de primer orden, con la hipodermis (*) y el comienzo de la diferenciación de la peridermis (\downarrow). Escala: 50 μm . - Coloración de las figuras 17 - 19, 21 y 24: primulina.

descrito detalladamente por Chapman (1944, 1976). Primero se observan engrosamientos en forma de listones en una parte de las células corticales. Estos se lignifican poco a poco. Más tarde estas células mueren y solamente quedan los listones lignificados y restos de las paredes celulares (Fig. 18). En los neumatóforos, la formación de los listones y su lignificación comienzan en la parte externa de la corteza interna. El número de células muertas puede ser especialmente alto en las raíces absorbentes de primer y segundo orden (Fig. 18 y 19). Durante el crecimiento en grosor, los espacios intercelulares aumentan adicionalmente en tamaño. Mientras las células de la endodermis y de la corteza externa siguen al crecimiento con divisiones celulares, las filas de células muertas deben separarse (Fig. 19). En las raíces que crecen rápidamente los espacios intercelulares muy grandes se encuentran un poco distantes de la punta de la raíz. Al contrario, en las raíces sin crecimiento actual se observan células muertas en la corteza radical también en las partes más jóvenes.

Los espacios intercelulares muy grandes se limitan a la corteza interna; espacios intercelulares pequeños están presentes también en otros tejidos. Entre ellos se encuentran la corteza externa, la médula y los estratos externos del cilindro central, donde los espacios intercelulares se observan con frecuencia cerca de las áreas de los vasos cribosos (Fig. 22).

Los estratos celulares con paredes suberificadas en las raíces

Al igual que los demás espermatófitos, las raíces de *A. germinans* poseen estratos celulares con paredes suberificadas. En esta especie es posible ver células con paredes suberificadas inclusive en la punta de la raíz. En la zona del meristema se observa una fluorescencia en una parte de las paredes de la caliptra después de una coloración con primulina o extracto de *C. majus*. Esta fluorescencia corresponde a la de lignina y/o suberina. En la parte coloreada la fluorescencia es uniforme en todas las paredes (Fig. 25). En la zona de la diferenciación, todavía recubierta por la caliptra, la fluorescencia aparece en estratos celulares que se transforman en rizodermis e hipodermis (Fig. 26). La fluorescencia de la rizodermis desaparece generalmente en sectores más viejos de la raíz. Una coloración intensa después de la aplicación de rojo de rutenio indica que en estos sectores las paredes de la rizodermis contienen un alto porcentaje de protopectina. Al colorear la hipodermis con los fluorocromos arriba mencionados, se observa como antes la misma fluorescencia en todas sus paredes, también a mayor distancia de la punta de la raíz. Además es posible teñirla con sudán III

y floroglucina/HCl. Una coloración con extracto de *X. parietina* comprueba que hay un revestimiento adicional de suberina en las paredes de la hipodermis en la zona donde termina la caliptra (Fig. 27). El número de células de paso que carecen del revestimiento adicional de suberina es alto al principio y disminuye rápidamente a medida que aumenta la distancia en relación a la punta de la raíz (Fig. 28 - 30). Las células de paso no son visibles después de una coloración con primulina, extracto de *C. majus* o sudán III. La forma de diferenciación de la hipodermis coincide en todos los tipos de raíz. Únicamente en algunos neumatóforos se observan excepciones del esquema descrito.

Con excepción de las raíces absorbentes de tercer orden, la rizodermis e hipodermis son reemplazadas por la peridermis durante el crecimiento posterior de las raíces. El felógeno nace hacia adentro, en el estrato celular adyacente a la hipodermis. En los neumatóforos, el felógeno entra en función en la punta de la raíz y en las raíces cables a poca distancia de la punta. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden se observa con frecuencia un estado de transición antes de la formación definitiva de la peridermis. En el estrato celular en que nace normalmente el felógeno, cada célula se divide y se originan dos células. Las paredes de las células externas se suberifican (Fig. 24). Con frecuencia este estado se mantiene durante mucho tiempo hasta el nacimiento definitivo de la peridermis en el mismo sitio (Fig. 19).

Otro estrato celular con paredes suberificadas es la endodermis. En raíces jóvenes, la banda de Caspary se observa claramente en la zona donde termina la caliptra, después de una coloración con primulina, extracto de *C. majus* o sulfato de berberina (Fig. 26). La banda de Caspary no se tiñe con extracto de *X. parietina* (28 y 29). Con el comienzo del engrosamiento secundario de la raíz o el incremento del xilema, la endodermis entra al estado secundario. La lámina de suberina depositada en este proceso sobre las paredes de la endodermis sí se puede hacer visible con extracto de *X. parietina* (Fig. 29 y 30). Células de paso frente a los cordones leñosos se observan sobre todo en las raíces absorbentes de segundo y tercer orden (Fig. 29 y 30), mientras que en las raíces cables y las raíces absorbentes de primer orden, la lámina suberínica es depositada rápidamente en todas las células.

El inicio de la diferenciación de la peridermis y del estado secundario de la endodermis difiere no sólo entre los diferentes tipos de raíz sino que depende también de la velocidad del crecimiento de la raíz respectiva. En raíces sin crecimiento actual, todos los estados de la diferenciación siguen rápidamente el uno al otro debido a la

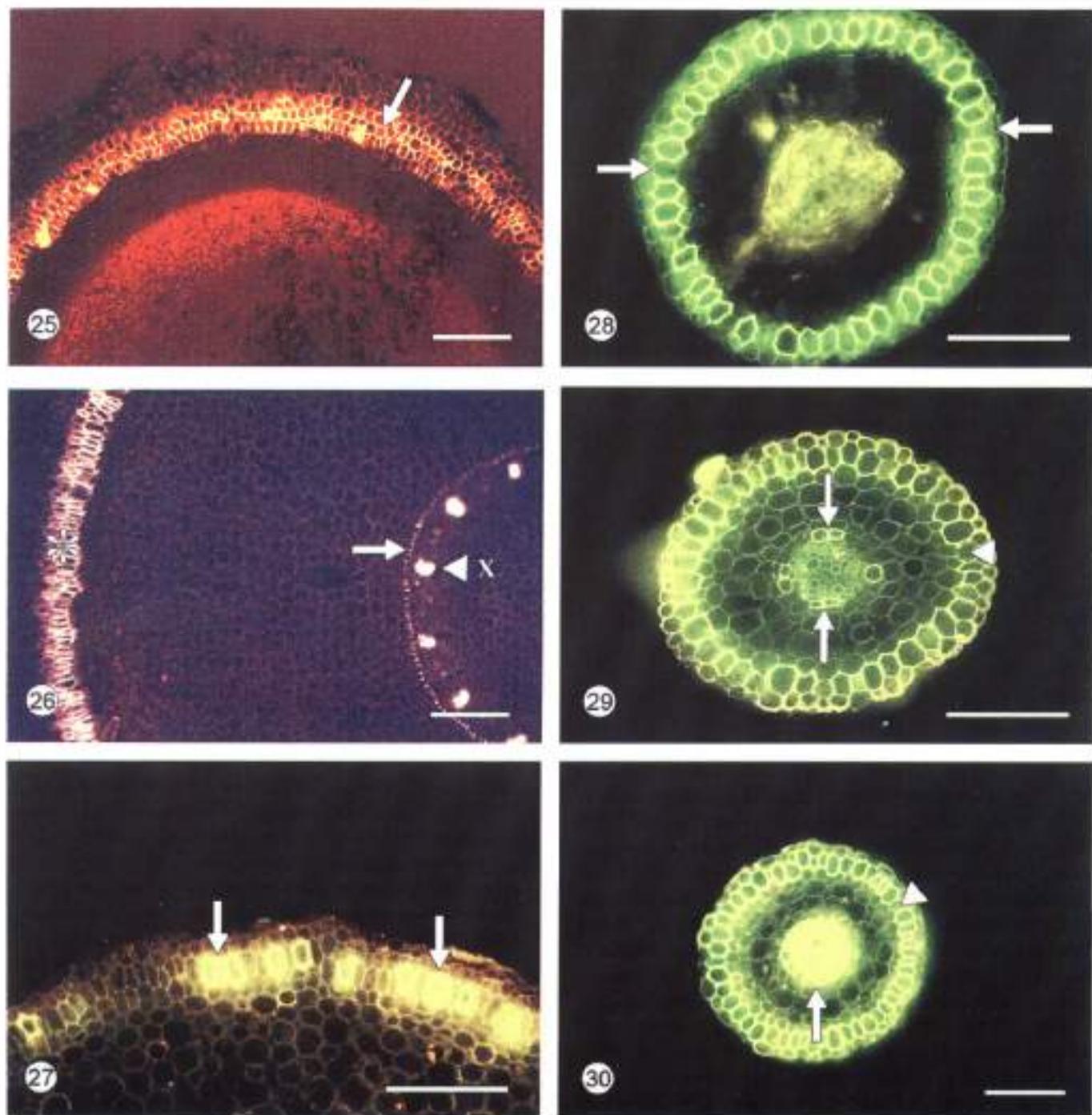


Figura 25. Sección transversal de la punta de una raíz cable en la zona del meristema, con la caliptra en parte suberificada (↓). Escala: 100 μ m. **Figura 26.** Sección transversal de la punta de la misma raíz de la Fig. 25, con la rizodermis y la hipodermis suberificadas(,) la endodermis en estado primario (↓) y los cordones leñosos muy jóvenes (◀X). Escala: 100 μ m. Coloración de las figuras 25 y 26: extracto de *C. naja*s. - **Figura 27.** Sección transversal parcial de la corteza de una raíz absorbente de primer orden, con algunas células de la hipodermis con suberificación adicional (↓). Escala: 100 μ m. - **Figura 28.** Sección transversal de una raíz absorbente de segundo orden, con la hipodermis suberificada y algunas células de paso (↓). Escala: 100 μ m. Foto: Cortesía de R. Schmetter. - **Figura 29.** Sección transversal de una raíz de segundo orden en una plántula, con la hipodermis suberificada y muy pocas células de paso (▼) y algunas células de la endodermis en estado secundario (↓). Escala: 100 μ m. - **Figura 30.** Sección transversal de una raíz absorbente de segundo orden, con la hipodermis y la endodermis suberificadas con excepción de muy pocas células de paso (▼ y ↓). Escala: 100 μ m. - Coloración de las figuras 27 - 30: extracto de *X. parietina*.

falta del crecimiento en longitud. Bajo estas condiciones, es posible observar la peridermis y la endodermis en estado secundario a poca distancia de la zona donde termina la caliptra.

La diferenciación de la peridermis y endodermis en neumatóforos puede diferir de lo descrito anteriormente. Las diferencias se observan en las partes de los neumatóforos que se encuentran al aire y no tienen contacto con el sustrato húmedo o el agua. Bajo estas condiciones, el tejido superficial en la punta de la raíz se compone de las células suberificadas de la caliptra. En seguida, el felógeno nace en el estrato celular que corresponde a la rizodermis en las demás raíces. Hacia adentro se divisan los tres estratos celulares de la corteza externa, pero las células que corresponden a la hipodermis no tienen la forma ni la suberificación típicas para ella. Además, la banda de Caspary falta en la endodermis y tampoco se observa su estado secundario.

Los ensayos para reconocer los sitios de la absorción de iones a base de cambios del pH indican que estos se encuentran en las partes de las raíces sin peridermis. Los cambios del pH se presentan alrededor de las raíces finas y en la región más joven de las raíces. Los ensayos muestran además que la zona de la absorción de iones en las raíces cables es muy corta (Fig. 23).

Discusión

Al estudiar los diferentes tipos de raíz de *A. germinans*, es fácil reconocer que existen estructuras variables entre las distintas raíces y a lo largo de una misma raíz. La pregunta es, cuáles de las estructuras y sus variaciones se deben a las funciones normales de una raíz y cuales son adaptaciones a la salinidad elevada y la hipoxia de los suelos donde crecen los manglares. Entre las funciones normales de un sistema radical se encuentran la absorción de agua y nutrientes, el transporte de estas sustancias hacia los órganos aéreos de la planta y el sostenimiento del vástago. En condiciones normales, la rizodermis es el estrato celular que sirve para la absorción de agua y iones del suelo. En *A. germinans*, solo la superficie de las raíces absorbentes de tercer orden está enteramente cubierta con una rizodermis. Este tipo de tejido se encuentra además en las raíces absorbentes de primer y segundo orden antes del nacimiento de la peridermis. Debido a que los neumatóforos están completamente cubiertos con una peridermis y las raíces cables casi en su totalidad, estas raíces, por su anatomía, no pueden ejercer una función en la absorción de agua y sustancias disueltas. Los cambios del pH alrededor de las raíces más finas en los ensayos

para reconocer los sitios de absorción de iones concuerdan con las observaciones anatómicas. Estudios anteriores en *A. marina* han demostrado que también en esta especie la absorción de agua y iones se limita a las regiones jóvenes de las raíces más finas (Moon et al. 1986). Una superficie grande de la rizodermis ayuda a absorber las cantidades de agua y iones necesarias para un crecimiento vigoroso de la planta. Por otro lado, una superficie radical grande, apta para procesos de absorción, facilita la entrada de NaCl a concentraciones que pueden tener efectos nocivos. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden el tamaño de la superficie apta para la absorción cambia con la velocidad de su crecimiento en longitud. La mayor superficie de la rizodermis se obtiene con un número grande de raíces absorbentes de tercer orden. Este tipo de raíz nace y muere rápidamente. La dinámica del crecimiento de las raíces absorbentes es por eso uno de los factores que más influyen en la cantidad de sal que entra a la planta.

El agua y los nutrientes son absorbidos primero en la pared de las células de la rizodermis. Para el paso posterior hacia el cilindro central a través de la corteza, pueden moverse en el apoplasto y simplasto. Adicionalmente, el agua puede pasar de célula a célula (Drew 1987). Sin embargo, el movimiento del agua y de las sustancias disueltas en el apoplasto puede dificultarse por la presencia de estratos celulares con paredes suberificadas. La endodermis con sus estados primario, secundario y eventualmente terciario y con frecuencia la hipodermis pertenecen a estos estratos celulares (Clarkson & Robards 1975, Perumalla et al. 1990, Peterson & Perumalla 1990). Los resultados de las investigaciones relativas a los efectos de la suberificación sobre el movimiento radial del agua y de los iones en las raíces indican que la sola presencia de la banda de Caspary en la endodermis y en la hipodermis tiene menos efectos sobre el movimiento en el apoplasto que la presencia de la lámina de suberina en los mismos tejidos (Stuedle & Peterson 1998, Stuedle 2000).

En muchas plantas, la banda de Caspary de la endodermis se diferencia a algunos milímetros de distancia de la punta de la raíz. A mayor distancia de la punta, la lámina de suberina es depositada poco a poco a todas las paredes de las células de la endodermis. La suberificación de la hipodermis se observa generalmente a una distancia aún mayor de la punta de la raíz (Enstone & Peterson 1992, Schreiber et al. 1999). En plantas no adaptadas a salinidades elevadas, la exposición a la sal resulta en una diferenciación de la endodermis e hipodermis suberificada más cerca de la punta de la raíz, comparado con plantas de la misma especie que crecen en un medio sin sal (Drew

1987, Reinhardt & Rost 1995). En algunos halófitos, la endodermis en su estado primario y la hipodermis suberificada se observan cerca de la punta de la raíz, independientemente de la salinidad del medio (Drew 1987). Esto es válido también para *A. marina* (Moon et al. 1986) y *A. germinans*, como indican los estudios presentes. En *A. germinans*, la banda de Caspary en la endodermis está presente en la región donde termina la caliptra en todos los tipos de raíz. El paso del estado primario al estado secundario se realiza en la forma típica.

La diferenciación de la hipodermis se aleja más del esquema general descrito para este tipo de tejido. Generalmente, las modificaciones en las paredes de la hipodermis se observan a cierta distancia de la punta de la raíz. En *A. germinans*, las primeras modificaciones aparecen en la punta, en una zona todavía rodeada por la caliptra. A veces, la diferenciación de la hipodermis ocurre primero que la de la endodermis. Algunas especies vegetales poseen una banda de Caspary en la hipodermis, adicionalmente a la de la endodermis (Peterson et al. 1982). A base de estudios con fluorocromos, Moon et al. (1986) suponen la presencia de una banda de Caspary en la hipodermis de las raíces de *A. marina*. En *A. germinans*, no es posible observar una estructura semejante a una banda de Caspary; en las partes más jóvenes de las raíces todas las paredes se tiñen uniformemente. Al igual que en la endodermis, una lámina de suberina se deposita después en todas las paredes de la hipodermis, en las especies vegetales que tienen una banda de Caspary en este estrato celular (Zeier et al. 1999 b). Al principio, algunas células quedan libres de la lámina de suberina. Ellas funcionan como células de paso (Peterson & Enstone 1996). En *A. germinans*, la posibilidad de colorear las paredes de la hipodermis con extracto de *X. parietina* cambia. Esto indica modificaciones adicionales en las paredes también en esta especie. Como en las demás plantas, se observan células de paso. Análisis químicos de las paredes de la endodermis e hipodermis de distintas especies vegetales muestran que existen diferencias en su composición química. Las diferencias se presentan entre la endodermis y hipodermis, distintas especies vegetales y en el transcurso del desarrollo de una raíz. Una característica en común es el aumento en la concentración de componentes de la suberina con cadenas más largas, en los estados secundarios (Schreiber et al. 1999, Zeier et al. 1999 a, Zeier et al. 1999 b). Hay que suponer que debido a las modificaciones químicas en las paredes de la hipodermis, las características del apoplasto cambian, resultando una permeabilidad menor. En *A. marina* y *A. germinans*, el agua del xilema del tallo contiene menos NaCl que el agua del suelo respectivo (Scholander 1968, Moon et al.

1986, Sobrado 2001). Para explicar este fenómeno, Moon et al. (1986) suponen que la hipodermis, con sus paredes suberificadas ya cerca de la punta de la raíz, impide la entrada de agua y sustancias disueltas al apoplasto, quedando como única vía el simplasto. Esto permitiría algún control sobre las sustancias que entran a la raíz. Debido a las células de paso que se encuentran presentes, la vía en el apoplasto no está cerrada por completo (Peterson & Enstone 1996).

Probablemente, el estado de transición que puede presentarse en el tejido superficial antes del nacimiento definitivo de la peridermis, impide el movimiento en el apoplasto más que en la hipodermis suberificada, ya que en él dos estratos celulares suberificados están dispuestos uno detrás del otro. Observaciones en las plantas cultivadas indican que raíces con este tipo de tejido superficial no son completamente impermeables para el agua. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden, el estado de transición en el tejido superficial se presenta bajo distintas condiciones. Hasta el momento, no es posible asignarle una función especial.

Después del traspaso de la corteza, el agua y los iones llegan al cilindro central, en donde entran a los vasos conductores para subir a las partes aéreas de la planta. En *A. germinans*, se observan diferencias marcadas del crecimiento en grosor entre los diferentes tipos de raíz. Con base en estas diferencias se origina un sistema de tubos para la conducción de agua (los vasos conductores del xilema). Estos aumentan su capacidad a medida que llegan más afluentes. En este sistema las raíces absorbentes de tercer orden necesitan de menor capacidad para la conducción del agua en sus tráqueas y traqueidas. Las raíces cables necesitan de la mayor capacidad. La falta de engrosamiento en las raíces absorbentes de tercer orden y el intenso crecimiento en grosor de las raíces cables son una respuesta a la necesidad de transporte de agua de la planta. El llamativo engrosamiento secundario anormal de las raíces cables no ha sido descrito antes para *A. germinans*, pero era conocido de *A. marina* (Baylis 1950). La forma del crecimiento secundario en grosor de las raíces cables de *A. germinans* corresponde al que se observa en el tronco de la misma especie (Zamski 1979).

Las raíces necesitan constantemente de la energía suministrada por la respiración para su mantenimiento, el crecimiento y la absorción de iones. El abundante suministro de oxígeno es un factor de gran importancia para todas las plantas que crecen en suelos regularmente inundados. El desarrollo de un acréncuima es por eso una propiedad anatómica de todas las plantas que crecen en suelos

caracterizados por hipoxia (**Jackson & Armstrong** 1999). Muchas de estas plantas son hierbas. En ellas, el oxígeno entra por los estomas de las hojas y el tallo, y se difunde a través del aerénquima hacia las raíces. Un sistema parecido es responsable del suministro de oxígeno a las raíces de las plántulas de los manglares (**Ashford & Allaway** 1995). Sin embargo este sistema no asegura una concentración adecuada de oxígeno en todas las situaciones (**McKee** 1996). No es suficiente para abastecer el sistema radical mucho más grande de los árboles adultos. Los neumatóforos característicos del género *Avicennia* constituyen un sistema que permite la entrada de oxígeno en muchos puntos a lo largo de las raíces cables (**Ish-Shalom-Gordon & Dubinsky** 1992). Ha sido posible demostrar en varios ensayos con *A. germinans* y *A. marina* que las lenticelas de los neumatóforos son los sitios de mayor importancia para la entrada del oxígeno. A través de ellas entra suficiente aire para mantener una respiración aerobia (**Scholander et al.** 1955, **Allaway et al.** 2001). De las lenticelas, el oxígeno pasa directamente al aerénquima de los neumatóforos y puede difundirse desde allí hacia otros puntos del sistema radical. La diferenciación del aerénquima es distinta en *A. germinans* y *A. marina*. En *A. marina*, la formación de los espacios intercelulares es esquizógena y su orientación no es de forma radial, con excepción de las raíces más finas en donde se observan también espacios intercelulares lisígenos (**Baylis** 1950, **Allaway et al.** 2001). Según las observaciones de **Chapman** (1944, 1976) y confirmado por los estudios presentes, en *A. germinans* todos los espacios intercelulares son orientados radialmente y su formación es lisígena, con excepción de las raíces absorbentes de tercer orden. La sobrevivencia de células en la corteza de este tipo de raíz es necesaria para el paso de los iones dentro del simplasto. Debido a la muerte de células durante la formación lisígena de los espacios intercelulares, en los otros tipos de raíz se reduce el número de células que consumen oxígeno.

No existen muchos datos de como llega el oxígeno al tejido conductor en las raíces de árboles grandes (**Armstrong et al.** 1994). Normalmente, las raíces pierden la corteza radical con los espacios intercelulares cuando comienza el engrosamiento secundario. En *A. germinans*, la corteza se conserva siempre. Además, parece posible que el crecimiento en grosor anomal tenga efectos positivos para la aireación del tejido conductor de las raíces cables. El cámbium y el floema son los tejidos con metabolismo más activo. Debido al repetido nacimiento de un cámbium nuevo, el cámbium más joven y el floema activo se encuentran separados del aerénquima por pocos estratos celulares. Las células muertas del liber inactivo no

se interponen entre el periciclo y los tejidos activos, como ocurre normalmente durante el engrosamiento secundario.

Investigaciones indican que la falta de oxígeno en el sustrato acelera la diferenciación de estratos celulares con paredes suberificadas (**Armstrong et al.** 1994). Esta observación es interpretada como una adaptación para disminuir la pérdida de oxígeno del interior de la raíz al medio externo (**Drew** 1987). Por otra parte, una difusión del oxígeno al sustrato puede iniciar la oxidación de iones tóxicos (p.e. Mn^{2+} , Fe^{2+} , H_2S) que abundan en suelos carentes de oxígeno (**Armstrong et al.** 1994). Estudios con *A. marina* indican que la pérdida de oxígeno de las raíces cables a través de la peridermis es mínima (**Andersen & Kristensen** 1988). En manglares de América Central se encontró un potencial redox mayor alrededor de raíces de *A. germinans* comparado con el del suelo sin raíces lo que indica una difusión de oxígeno del interior de la raíz, hacia el sustrato (**Thibodeau & Nickerson** 1986). Este trabajo no permite conclusiones sobre las partes de las raíces que liberaron el oxígeno. Un aumento leve de la oxigenación alrededor de las zonas absorbentes de las raíces evitaría el ingreso de iones tóxicos al interior de ellas. Las zonas absorbentes de las raíces son al mismo tiempo las menos suberificadas.

Además de adaptaciones a nivel anatómico relativo a la falta de oxígeno, existen también adaptaciones a nivel morfológico en el sistema radical. La presencia de numerosas raíces adventicias que se observa en *A. germinans* es una propiedad de todos los espermatófitos de habitats húmedos (**Armstrong et al.** 1994). Esta característica permite el rápido reemplazo de una raíz muerta. En sus estudios con *Sonneratia*, **Troll & Dragendorff** (1931) notaron que las raíces absorbentes de esta especie toman posiciones variables a lo largo de los neumatóforos correspondientes al nivel del agua. Ellos resaltan la importancia de este comportamiento para el suministro de oxígeno a las raíces finas. El fenómeno de la posición variable de las raíces absorbentes se observa también en *A. germinans*. Los dos géneros coinciden en la forma de los neumatóforos. En los manglares de las lagunas costeras de la costa Caribe colombiana, los efectos positivos del nacimiento de raíces absorbentes en las partes inundadas de los neumatóforos durante la época húmeda no se limitan a un mejor abastecimiento con oxígeno. En esta región tropical, el agua de las lagunas y caños es siempre menos salina que el sustrato (**Perdomo et al.** 1998). Debido a la posición variable de las raíces absorbentes, mejora no sólo el abastecimiento con oxígeno sino que se reduce también el peligro de absorber mucha sal. También las raíces cables tienen atributos que faci-

litan a *A. germinans* sobrevivir bajo condiciones adversas. Por su longitud, estas raíces atraviesan áreas con una variedad de condiciones relativa al tipo de suelo o nivel del agua. Esto permite aumentar el número de raíces absorbentes en áreas favorables y desistir de la formación de estos tipos de raíz en áreas desfavorables. La tendencia marcada de las raíces cables de crecer hacia los cuerpos de agua, tiene los mismos efectos positivos descritos para la posición variable de las raíces absorbentes. Durante los tiempos de mayor deterioro del sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, los pocos árboles sobrevivientes en las áreas más afectadas eran individuos de *A. germinans* (Serrano Díaz et al. 1995, Ensminger 1997). Todos ellos crecieron en los bordes de caños. En el Caño Clarín, sus raíces formaron densos tapices flotantes en el agua del canal. La salinidad del sustrato en los sitios donde se encontraron los troncos de los árboles superó valores tolerables para cualquier espermatófito, mientras la salinidad del agua del caño no superó la salinidad del agua marina (Giraldo et al. 1995, Ensminger 1997). O'Leary (1996) señala con énfasis la importancia de conocimientos sobre la posición del sistema radical en el sustrato, cuando se estudia en el campo la resistencia de plantas a la sal.

Con respecto a la estructura anatómica, las raíces de *A. germinans* poseen todas los atributos típicos para raíces bien adaptadas a suelos salinos y pobres en oxígeno. Además, el conjunto de extensas raíces perennes que colonizan áreas con distintas características ambientales, y de raíces finas que nacen rápidamente en los sitios con las respectivas condiciones óptimas, permite a *A. germinans* perfeccionar la absorción de agua y de iones. A estas propiedades se suma la aptitud de excretar sal por glándulas en las hojas.

Agradecimientos

Agradezco al equipo del invernadero experimental del Instituto de Botánica I (Giessen, Alemania) por el apoyo en el cultivo de las plantas y al Sr. J. Döring (Giessen, Alemania) por la ayuda prestada en la elaboración de las planchas. Expreso mis agradecimientos al INVEMAR (Santa Marta, Colombia) por todas las atenciones recibidas durante mis estadías en Colombia. Doy las gracias a la bióloga S. Zamora (actualmente en Giessen, Alemania) por la revisión del texto en español y al Dr. D. Carden (actualmente en Giessen, Alemania) por la corrección del resumen en inglés. Algunas de las fotos me fueron prestadas por el Prof. Dr. R. Schnetter (Giessen, Alemania) a quien estoy muy agradecida.

Bibliografía

- Allaway, W.G., M. Curran, L.M. Hollington, M.C. Ricketts & N.J. Skelton. 2001. Gas space and oxygen exchange in roots of *Avicennia marina* (Forssk.) Vieth. var. *austratica* (Walp.) Moldenke ex N.C. Duke, the Grey Mangrove. *Weil. Ecol. Manag.* **9**, 211-218.
- Andersen, F.O. & E. Kristensen. 1988. Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **44**, 201-204.
- Armstrong, W., R. Brundie & M.B. Jackson. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* **43**, 307-358.
- Ashford, A.E. & W.G. Allaway. 1995. There is a continuum of gas space in young plants of *Avicennia marina*. *Hydrobiologia* **295**, 5-11.
- Baylis, G.T.S. 1950. Root systems of the New Zealand mangrove. *Trans. R. Soc. N.Z.* **78**, 509-514.
- Becker, E. 1983. *Fluoreszenzmikroskopie*. 71 pp. Leitz, Wetzlar.
- Bundrett, M.C., D.E. Enstone & C.A. Peterson. 1988. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. *Protoplasma* **146**, 133-142.
- Chapman, V.J. 1944. 1939 Cambridge University Expedition to Jamaica. III. The morphology of *Avicennia nitida* Jacq. and the function of its pneumatophores. *J. Lin. Soc. Bot. (London)* **52**, 487-533.
- Chapman, V.J. 1976. Mangrove vegetation. 447 pp. J. Cramer, Vaduz.
- Clarkson, D.T. & A.W. Robards. 1975. The endodermis, its structural development and physiological role. En: Torrey, J. & D.T. Clarkson (eds.). *The development and function of roots*. pp. 415-436. Academic Press, London.
- Drew, M.C. 1987. Function of root tissues in nutrient and water transport. En: Gregory, P.J., J.V. Lake & D.A. Rose (eds.). *Root development and function*. pp. 71-101. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Drew, M.C. & L.H. Stolzey. 1996. Growth under oxygen stress. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). *Plant roots. The hidden half* (2a. edición) pp. 397-414. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Ensminger, I. 1997. Apoyo de la regeneración natural de una vegetación de manglares degradada. Repercusiones de obras hidráulicas en el Canal Clarín, Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. 47 pp. TÖB F-II/48. GTZ, Eschborn.
- Enstone, D.E. & C.A. Peterson. 1992. The apoplastic permeability of root apices. *Can. J. Bot.* **70**, 1502-1512.
- Eshel, A. & Y. Waisel. 1996. Multifunction and multifunction of various constituents of one root system. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). *Plant roots. The hidden half* (2a. edición) pp. 175-192. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Gerlach, D. 1977. *Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung*. 311 pp. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Geissler, N., R. Schnetter & M.L. Schnetter. The pneumathodes of *Laguncularia racemosa*: Little known rootlets with a surprising structure, and notes on a new fluorescent dye for lipophilic substances. En preparación.

- Giraldo H., R., J. Martínez C., L.H. Hurtado T., S. Zea & E.R. Madera R. 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.
- Ish-Shalom-Gordon, N. & Z. Dubinsky. 1992. Ultrastructure of the pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. *S. Afr. J. Bot.* **58**, 358-362.
- Jackson, M.B. & W. Armstrong. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol.* **1**, 274-287.
- Lawton, J.R., A. Todd & D.K. Naidoo. 1981. Preliminary investigations into the structure of the roots of the mangroves, *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorhiza*, in relation to ion uptake. *New Phytol.* **88**, 713-722.
- Lugo, A.E. & S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 39-64.
- Marschner, H., V. Römhild & H. Ossenberg-Neuhaus. 1982. Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants. *Z. Pflanzenphysiol.* **105**, 407-416.
- McKee, K. 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology* **16**, 883-889.
- McKee, W., JR. & M.R. McKeelin. 1993. Geochemical processes and nutrient uptake by plants in hydric soils. *Environ. Toxicol. Chem.* **12**, 2197-2207.
- Moon, G.J., B.F. Clough, C.A. Peterson & W.G. Allaway. 1986. Apoplastic and symplastic pathways in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. roots revealed by fluorescent tracer dyes. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 637-648.
- Munns, R. & A. Termaat. 1986. Whole-plant responses to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 143-160.
- O'Leary, J. 1996. Ecophysiology of roots of halophytes. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). *Plant roots. The hidden half* (2a. edición) pp.845-858. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Peison, D.R. & Dumbroff, E.B. 1969. Demonstration of a complete Casparian strip in *Avena* and *Ipomoea* by a fluorescent staining technique. *Can. J. Bot.* **47**, 1869-1871.
- Perdomo, L., I. Ensminger, L.F. Espinosa, C. Elster, M. Wallner-Kersanach & M.L. Schnetter. 1998. The mangrove ecosystem of the Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia): Observations on regeneration and trace metals in sediment. *Mar. Poll. Bull.* **37**, 393-403.
- Perumalla, C.J., C.A. Peterson & D.E. Enstone. 1990. A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. I. Roots with a uniseriate hypodermis and epidermis. *Bot. J. Lin. Soc.* **103**, 93-112.
- Peterson, C.A., M.E. Emanuel & C. Wilson. 1982. Identification of a Casparian band in the hypodermis of onion and corn roots. *Can. J. Bot.* **60**, 1529-1535.
- Peterson, C.A. & D.E. Enstone. 1996. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiol. Plantarum* **97**, 592-598.
- Peterson, C.A. & C.J. Perumalla. 1990. A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. II. Roots with a multiseriate hypodermis or epidermis. *Bot. J. Lin. Soc.* **103**, 113-125.
- Reinhardt, D.H. & T.L. Rost. 1995. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots. *Environ. Exp. Bot.* **35**, 563-574.
- Scholander, P.F. 1968. How mangroves desalinate seawater. *Physiol. Plantarum* **21**, 251-261.
- Scholander, P.F., L. van Dam & S.J. Scholander. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *Am. J. Bot.* **42**, 92-98.
- Schreiber, L., K. Hartmann, M. Skrabs & J. Zeier. 1999. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J. Exp. Bot.* **50**, 1267-1280.
- Serrano Díaz, L.A., L. Botero, P. Cardona & J.E. Mancera-Pineda. 1995. Estructura del manglar en el delta exterior del Río Magdalena-Ciénaga Grande de Santa Marta, una zona tensionada por alteraciones del equilibrio hídrico. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betón* **24**, 135-164.
- Sobrado, M.A. 2001. Effect of high external NaCl concentration on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf glands secretion of the mangrove *Avicennia germinans* (L.) L. *Flora* **196**, 63-70.
- Stedle, E. 2000. Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant Soil* **226**, 45-56.
- Stedle, E. & C.A. Peterson. 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.* **49**, 775-788.
- Thibodeau, E.R. & Nickerson N.H. 1986. Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *Am. J. Bot.* **73**, 512-516.
- Tomlinson, P.B. 1986. *The botany of mangroves*. 413 pp. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Troll, W. 1967. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band. 3. Teil: Wurzel und Wurzelsysteme. pp. 2007-2736. Koenigstein.
- Troll, W. & O. Dragendorff. 1931. Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. Mit einem rechnerischen Anhang von Hans Fromherz. *Planta* **13**, 311-473.
- Volkmar, K.M., Y. Hu & H. Steppuhn. 1998. Physiological responses of plants to salinity: A review. *Can. J. Plant Sci.* **78**, 19-27.
- Zamski, E. 1979. The mode of secondary growth and the three-dimensional structure of the phloem in *Avicennia*. *Bot. Gaz.* **140**, 67-76.
- Zeier, J., A. Goll, M. Yokoyama, I. Karahara & L. Schreiber. 1999 a. Structure and chemical composition of endodermal and rhizodermal/hypodermal walls of several species. *Plant Cell Environ.* **22**, 271-279.
- Zeier, J., K. Ruel, U. Ryser & L. Schreiber. 1999 b. Chemical analysis and immunolocalisation of lignin and suberin in endodermal and hypodermal/rhizodermal cell walls of developing maize (*Zea mays* L.) primary roots. *Planta* **209**, 1-12.

PROPIEDADES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE ASFALTOS COLOMBIANOS TIPO BARRANCABERMEJA Y DE SUS RESPECTIVAS FRACCIONES DE ASFALTENOS

por

Carmen María Romero¹ & Alberto Gómez²

Resumen

Romero, C.M. & A. Gómez: Propiedades físicas y químicas de asfaltos colombianos tipo Barrancabermeja y de sus respectivas fracciones de asfaltenos Rev. Acad. Colomb. Cienc., **26**(98): 127-132, 2002. ISSN 0370-3908.

En este trabajo se presenta la caracterización física y química de asfaltos CIB-7090 frescos, provenientes de la refinería Barrancabermeja y de asfaltos del mismo origen recuperados a partir de pavimento de cinco años de uso. Se analizan los asfaltenos extraídos de estos dos tipos de asfaltos. La comparación entre los resultados de los dos tipos de muestras contribuye a aclarar el proceso de envejecimiento de asfaltos.

Palabras clave: Asfaltos, asfaltenos, SARA.

Abstract

This work presents the physical and chemical characterization of fresh asphalts CIB-7090 from Barrancabermeja refinery and recovered asphalt of the same origin that had been used as paving during five years. The asphaltenes extracted from both types of samples are analyzed. The comparison between the results for both samples contributes to understand the ageing process of asphalts.

Key words: Asphalts, asphaltenes, SARA.

¹ Departamento de Química, Universidad Nacional de Colombia. E-mail: cmromero@ciencias.ciencias.unal.edu.co

² Escuela Colombiana de Ingeniería. E-mail: agomez@escuelaing.edu.co

Introducción

El asfalto es una mezcla químicamente compleja constituida por hidrocarburos alifáticos y aromáticos pesados, por otros compuestos orgánicos y por algunos metales, que se obtiene durante la destilación del petróleo o bien directamente del subsuelo (Puzinauskas, 1978).

La importancia como ligante de los asfaltos derivados del petróleo en los procesos de construcción de vías, recubrimientos, impermeabilización y otras aplicaciones, es evidente desde hace muchos años y aunque son muchos los estudios realizados sobre su comportamiento y características, es poco lo que se sabe en la actualidad sobre su naturaleza química (Sheu, 1995; Loeber, 1998; Artok, 1999).

Los asfaltos se caracterizan de acuerdo con propiedades físicas que describen adecuadamente su comportamiento, pero que no dan información sobre su naturaleza química, ni sobre la relación entre las propiedades químicas y físicas de estos sistemas. Dada su complejidad, además del análisis elemental, los asfaltos generalmente se identifican de acuerdo con su solubilidad frente a diferentes solventes (Sheu, 1995; Redelius 2000 Mannistu, 1997). Para ello se separan de acuerdo con el método estándar denominado SARA en cuatro fracciones a su vez químicamente complejas, que se diferencian por su solubilidad. Estas fracciones son: hidrocarburos saturados, hidrocarburos aromáticos, resinas y asfaltenos (ASTM 1991, ASTM 1983).

La fracción de asfaltenos es la más pesada y corresponde a la fracción soluble en tolueno pero insoluble en heptano. Tiene un interés particular ya que a ella se atribuyen características estructurales de los asfaltos, como dureza y resistencia. Por otra parte, la presencia de asfaltenos está relacionada con problemas que se presentan frecuentemente como formación de depósitos en tanques de almacenamiento y obstrucción en tuberías de bombeo (Artok, 1999, Sheu, 1991). Estos procesos se han explicado en términos de la formación de agregados que podría llevar a la formación de micelas estables y a la formación de precipitados. Los estudios realizados son sin embargo insuficientes para explicar el tipo de agregados formados, así como su estructura en solución (Mohamed, 1999; Acevedo, 1999, Szewczyk, 1999). Lo mismo sucede con los procesos de oxidación a los que se atribuye el proceso de envejecimiento de los asfaltos (Quddus, 1995; Siddiqui, 1999).

La determinación del peso molecular promedio de los asfaltenos, fundamental en su caracterización, muestra divergencias muy importantes que indican que los valores no corresponden al peso promedio de las entidades no asociadas y que en muchos casos el método experimental no es el adecuado (Sheu, 1995, Loeber, 1998; Artok, 1999; Romero, 2001). Para el caso de los asfaltenos frescos y envejecidos provenientes de asfalto Barrancabermeja, estudios previos confirman que el peso molecular promedio aumenta durante el proceso de envejecimiento (Schabron 2001; Romero, 2001).

Estudios recientes por análisis elemental realizados sobre varios asfaltenos precipitados con n-heptano muestran que la variación en la composición elemental encontrada es importante (Sheu, 1995) debido a la dependencia en el origen de la muestra asfáltica empleada y precisamente por ello, los valores señalados en literatura no representan necesariamente la situación de los asfaltos colombianos (ECOPETROL, 1999). Por otra parte, se ha encontrado que la composición elemental y las propiedades de diferentes tipos de asfaltos es función del factor de aromaticidad. (Michon, 1997; Xu, 1995; Loeber, 1998). La espectroscopia de RMN ha permitido detectar que, además de hidrocarburos hay compuestos tiofénicos, sulfuros, aminas, piridinas, pirroles, ácidos, cetonas y furanos, entre otros (Miknis, 1998).

En este trabajo se establece una comparación entre propiedades físicas y químicas de los asfaltos de las dos fuentes indicadas y de sus asfaltenos correspondientes, obteniendo así información útil para la caracterización de los asfaltos tipo Barrancabermeja y para avanzar en el conocimiento del proceso de recuperación de asfaltos envejecidos.

Métodos experimentales

Los reactivos empleados para el desarrollo experimental del presente trabajo, fueron: tolueno Mallinckrodt, benceno y diclorometano Merck, n-heptano J. T. Baker todos ellos de calidad reactivo analítico, asfalto fresco de refinería Barrancabermeja y asfalto del mismo origen recuperado a partir de pavimento de cinco años mediante un proceso de extracción descrito más adelante.

La recuperación de asfalto a partir de pavimento se realizó según la (norma IP 105, 1975). La mezcla asfáltica se disuelve en diclorometano. Después de remover el sólido insoluble por centrifugación, la solución es concentrada por destilación a presión atmosférica en una columna de fraccionamiento. Las últimas trazas de solvente son removidas del concentrado por destilación a presión reducida de 200 milibares y en corriente de dióxido de carbono.

La caracterización física de los asfaltos utilizados en este trabajo se realizó siguiendo las normas ASTM respectivas, (ASTM, 1986; ASTM, 1983; ASTM, 36-1985; ASTM, 1992). Los ensayos realizados fueron los siguientes. Ductilidad medida en ductilímetro a 25,0°C y bajo una velocidad de estiramiento de 5 cm/min. Penetración a 25,0°C con aguja normalizada durante un tiempo de 5 s y con una carga móvil total, incluida la aguja, de 100 g. Punto de ablandamiento (anillo y bola) con una esfera de 9.51 mm de diámetro. Punto de llama usando una copa abierta de Cleveland y Viscosidad Cinemática a 135 °C en viscosímetro de tipo Cannon.

El análisis SARA se realizó siguiendo el procedimiento descrito en la norma ASTM 1991, para fraccionar muestras del petróleo. Las fracciones que se separan por este método son: asfaltenos, resinas, aromáticos y saturados. Las tres últimas se agrupan bajo el nombre de maltenos. Se hace una extracción Soxhlet con n-heptano para solubilizar los maltenos, quedando precipitados los asfaltenos y cualquier tipo de material inorgánico y orgánico no soluble en el solvente. Posteriormente los asfaltenos son extraídos con tolueno y los maltenos son sometidos a la separación de las fracciones de saturados, aromáticos y resinas. Sobre una columna empacada con adsorbentes de sílica /alúmina/arcilla se hace eluir la muestra. Los saturados son compuestos solubles en n-hexano y n-heptano y por percolación pasan a través de los tres lechos adsorbentes, los aromáticos por percolación pasan a través de la columna de arcilla pero son retenidos por la columna de sílica/alúmina y las resinas o polares son retenidos en la columna de arcilla.

La extracción de la fracción de los asfaltenos se realizó según las normas (ASTM 83, ASTM 91). La muestra se disuelve en n-heptano con el fin de precipitar los asfaltenos insolubles en este solvente. El precipitado es disuelto en benceno y la muestra es sometida a evaporación. El residuo seco correspondiente a la fracción de asfaltenos se guarda en desecador.

El análisis elemental CHNS de las muestras de asfaltos y de asfaltenos se realizó mediante la norma ASTM D 5291 utilizando el equipo PERKIN ELMER 2400 Series II para análisis CHNS/O. Las muestras se quemaron a una temperatura de 975°C.

La fracción de aromáticos se determinó por espectroscopia RMN en un espectrómetro Bruker tipo DR 80 con transformada de Fourier que se opera a frecuencias de resonancia de 500.13 MHz (¹H-RMN) a 22 ± 0.1 ° C. Los espectros se toman en soluciones que contienen 50 mg de asfaltenos en 0.6 ml de cloroformo deuterado CDCl₃, utilizando 0.1 M de triacetato de cromo Cr(acac)₃ como sustancia de relajación paramagnética y el estándar interno es TMS.

Resultados

En la tabla 1 se presentan los resultados de la caracterización física de asfaltos frescos provenientes de la refinería de Barrancabermeja (ECOPETROL, 1999) que cumple perfectamente con las especificaciones establecidas en las normas de análisis de materiales ASTM cuyos valores se incluyen en la tabla como valores estándar.

Tabla 1. Resultados de la caracterización física de asfalto CIB

Ensayo	Método de ensayo (ASTM)	Valores promedios	Valores estándar
Ductilidad a 25 °C	D-113	+ 100 cm	+ 100 cm
Penetración a 25°C	D-5	78,5	70-90
Punto de ablandamiento (°C)	D-36	49,5	49-50
Punto de llama (°C)	D-92	342	330-360
Viscosidad Cinemática (cst)	D- 2170	303.82	303- 340

Puede verse que el asfalto obtenido de refinería CIB presenta unas características que lo hacen apto para el uso en pavimentos. Los asfaltos recuperados de pavimentos no presentaron propiedades reológicas ya que el producto de la extracción realizada fue un sólido duro de consistencia quebradiza; por tal motivo no se pudieron establecer las anteriores características.

La tabla 2 ilustra el resultado del análisis elemental, expresado en porcentaje en peso, realizado a los asfaltos no envejecidos y envejecidos. Se incluye además el porcentaje de oxígeno obtenido como la diferencia entre 100% y la suma de los porcentajes de C, H, N y S.

Acevedo et al (1998) dieron a conocer el análisis elemental para una serie de crudos de Venezuela y la proporción de carbono, hidrógeno y nitrógeno es muy parecida a los resultados que se muestran en este trabajo para el asfalto no envejecido. Tanto para los asfaltos tipo Ratawi (Sheu, 1995) y Athabasca (Strausz, 1999) como para los asfaltos venezolanos, el contenido de oxígeno es muy bajo y para el asfalto fresco CIB aquí estudiado, el contenido de oxígeno es despreciable. Si se comparan los valores aquí expuestos se aprecia que los asfaltos envejecidos presentan diferencias considerables. En el asfalto envejecido disminuye notoriamente el contenido de carbono, hidrógeno, nitrógeno y azufre y se incrementa notoriamente el contenido de oxígeno. Este resultado es consistente con la explicación dada al proceso de envejecimiento, según el cual, las transformaciones más importantes son debidas a la oxidación de algunos de los componentes del asfalto.

En la tabla 3 se exponen los resultados del análisis SARA para los dos tipos de asfaltos estudiados.

La tabla muestra una disminución considerable en los valores del porcentaje de resinas constituidas por compuestos aromáticos polares responsables de la estabilidad de los asfaltos y de sus propiedades ligantes. Se nota también un decrecimiento en la fracción de aromáticos lo cual es característico del proceso de envejecimiento de asfaltos (León, 2001). Se encontró que la fracción insoluble en n-heptano fue mayor en el asfalto envejecido que en el no envejecido y se pudo determinar que el envejecido presentó una fracción orgánica, insoluble en tolueno correspondiente al 48.4% del peso de la muestra. De acuerdo con las características observadas se concluye que corresponde a carbón y a un bajo porcentaje (aproximadamente 4%) de materia inorgánica no volátil a 600°C.

Un aspecto muy importante que se deriva de los anteriores resultados es la relación entre aromáticos/saturados y entre resinas/asfaltos.

En la tabla 4 se aprecia una notoria disminución de la relación/saturados y de la relación resinas/asfaltos para el caso de asfaltos envejecidos lo cual es consecuente con el hecho de que las micelas o agregados formados por asfaltos son estabilizadas por resinas cuya solubilidad depende de la presencia de moléculas aromáticas. La disminución en el valor de estas relaciones, debida posiblemente a la formación de agregados más grandes, se constituye en el factor más característico asociado al proceso de envejecimiento de asfaltos.

Tabla 2. Resultados del análisis elemental

Muestra	Carbono (% p/p)	Hidrógeno (% p/p)	Nitrógeno (% p/p)	Azufre (% p/p)	Oxígeno (% p/p)
Asfalto fresco CIB	87,03	10,24	1,60	1,13	≈ 0
Asfalto envejecido	77,47	7,48	0,96	0,77	13,32

Tabla 3. Análisis SARA de asfaltos

Muestra	Saturados (% m)	Aromáticos (% m)	Resinas (% m)	Asfaltos (% m)
Asfalto fresco CIB	16,2	43,9	28,9	10,7
Asfalto envejecido	14,0	19,7	9,0	8,9

Tabla 4. Relación aromáticos/saturados y resinas/asfaltenos

Muestra	Aromáticos/Saturados	Resinas/Asfaltenos
Asfalto fresco CIB	2,71	2,70
Asfalto envejecido	1,41	1,01

Tabla 5. Análisis elemental de asfaltenos

Muestra	Carbono (% m)	Hidrógeno (% m)	Nitrógeno (% m)	Azufre (% m)	Oxígeno (% m)
Asfaltenos frescos	86,07	7,49	1,64	0,88	3,92
Asfaltenos envejecido	76,44	7,35	1,39	0,71	14,11

En la tabla 5 se presentan los resultados del análisis elemental de las dos muestras de asfaltenos.

La comparación del análisis elemental para asfaltenos nuevos y envejecido muestra una disminución en el contenido de carbono, nitrógeno hidrógeno y azufre. Aunque se ha determinado que estos valores dependen del origen y tratamiento a que haya sido sometido el asfalto, se puede observar que comparado con los valores reportados por (Sheu, 1995) los valores de los porcentajes de carbono e hidrógeno son muy parecidos a los obtenidos en este trabajo para asfaltenos no envejecidos extraídos con n-heptano.

También se observa que el contenido de oxígeno en los asfaltenos es superior al de los respectivos asfaltos de origen y se mantiene la misma tendencia ya observada en los asfaltos en cuanto al incremento en el contenido de oxígeno para los asfaltenos envejecidos. La presencia de oxígeno en los asfaltenos nuevos indica que durante el mismo proceso de extracción de asfaltenos hay un proceso de oxidación responsable del incremento en el contenido de oxígeno. Para evitar la oxidación, las normas ASTM 83 y ASTM 91 deben ser revisadas a fin de realizar la extracción en atmósfera inerte libre de oxígeno.

La fracción de aromáticos en las muestras de asfaltenos se determinó a partir de los espectros de ¹H-RMN. Se en-

contró que para los asfaltenos no envejecidos la relación de protones aromáticos con respecto a los alifáticos es de 1/9 y en el caso de asfaltenos envejecidos esta relación es de 1/32. Este resultado está de acuerdo con los resultados arrojados por el análisis SARA para los asfaltos.

Conclusiones

El asfalto recuperado a partir de pavimento presentó una consistencia dura y quebradiza que impidió su caracterización física de acuerdo con los ensayos establecidos en las normas y muestra una fracción orgánica insoluble en tolueno correspondiente al 48,4% de la muestra. Presenta además una disminución en la fracción de aromáticos y un incremento en la fracción insoluble en heptano cuando se compara con el asfalto no envejecido.

Los resultados del análisis SARA muestran un aspecto importante y es que el proceso de envejecimiento del asfalto no va acompañado de un incremento en la fracción de asfaltenos. Se encuentra que aumenta el contenido de oxígeno y disminuye la fracción de aromáticos. Esto implica que el proceso de envejecimiento está asociado a un proceso de oxidación que provoca el aumento en la polaridad de la mezcla compleja y causa una disminución en la fracción de aromáticos ocasionada por el rompimiento de anillos aromáticos.

El aumento en el contenido de oxígeno en los asfaltenos, respecto al de los respectivos asfaltos de origen indica que el proceso de extracción de asfaltenos está acompañado de un proceso de oxidación. Para prevenir la oxidación sería necesario realizar la extracción en atmósfera inerte libre de oxígeno.

La relación aromáticos/saturados y la relación resinas/asfaltenos disminuye para el caso de asfaltos envejecidos. Esto confirma que estos dos factores son fundamentales en el proceso de envejecimiento del asfalto y es consistente con el aumento de peso molecular promedio de los asfaltenos envejecidos.

Por otra parte, la mayor oxidación y la disminución de compuestos aromáticos y de resinas pueden ser responsables del endurecimiento y pérdida de las propiedades reológicas en los asfaltos envejecidos.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó con la colaboración de la Universidad Nacional de Colombia, la Escuela Colombiana de Ingeniería y el Instituto de Inmunología. Queremos igualmente agradecer los comentarios y sugerencias del profesor Luis Pacheco del Departamento de Química de la Universidad Nacional.

Referencias bibliográficas

1. Acevedo, S.; Escobar, G.; Runaudo, M. A. and Rizzo A. 1998. Molecular weight properties of asphaltenes calculated from GPC data for acetylated asphaltenes. *Fuel*, **77**, (8), 853-858.
2. Artok, L.; Su, Y.; Hirose, Y.; Hosokawa, M.; Murata S. and Nomura, M. 1999. Structure and Reactivity of Petroleum-Derived Asphaltene. *Energy & Fuel*, **13**, 287-296.
3. ASTM. 1983. Standard Test Method for Penetration of Bituminous Materials ASTM D- 5-83.
4. ASTM. 1986. Standard Test Method for Ductility of Bituminous Materials ASTM D- 113-186.
5. ASTM. 1992. Standard Test Method for Kinematic Viscosity of Asphalt (Bitumens) ASTM D- 2170-92.
6. ASTM. 1985. Standard Test for Softening Point of Bitumen (Ring -and -Ball Apparatus)ASTM- 36-85.
7. ASTM. 1991. Standard Test Methods for Separation of Asphalt into Four Fractions ASTM D- 4124-91.
8. ASTM. 1983. Standard Test Method for n - Heptane Insolubles ASTM D 3279 -83.
9. I.P. 1975. Recovery of Bituminous Binders By Dichloromethane extraction IP- 105 / 75.
10. León, O.; Contreras E.; Rogel E.; Dambakli G.; Espidel J.; Acevedo S. 2001. The Influence of the Adsorption of Amphiphiles and Resins in Controlling Asphaltene Flocculation, *Energy & Fuels*; **15** (5); 1028-1032.
11. Loeber, L; Muller M . J. and Sutton O. 1998. Bitumen in colloid science: A chemical, structural and rheological approach. *Fuel*, **77**, (13) 1443-1450.
12. Mannisto, K., Yarranton, H.W., and Masliyah, J.H. 1997. Solubility of Asphaltenes in Organic Solvents, *Energy & Fuels*, **11**, 615-622.
13. Michon, L. C.; Didier, M.; Plance, J. P and Hanque B. 1997. Estimation of average structural parameters of bitumens by ^{13}C nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Fuel*, **76**, (1), 9-15.
14. Miknis, E. P.; Adam, T. Pl.; Michon L. C. and Netzel D. A. 1998. NMR imaging studies of asphaltene precipitation in asphalts. *Fuel*, **77**, (5), 399-405.
15. Mohamed, R. S.; Ramos A . C. And Loh W. 1999. Aggregation Behavior of Two Asphaltene Fraction in Aromatic Solvent. *Energy & Fuels*, **13**, 323-327.
16. Murgich, J.; and Abanero J.A. Molecular Recognition in Aggregates Formed by Asphaltenes and Resin Molecules from the Athabasca Oil Sand. *Energy & Fuels*, 1999, **13**, 278.
17. Puzinauskas, V. P.; Corbett L. W. 1978. Differences between petroleum asphalt, coal-tar pitch and road tar, *Asphalt Institute*, Lexington.
18. Qudus, M. A and Sawar S. N and Khan F. 1995, The Chemical Composition of Catalytic Air Blown Asphalt. *Fuel*, **74** (5) 684-689.
19. Redelius, P. C. 2000. Solubility parameters and bitumen. *Fuel*, **79**,(1) 27-35.
20. Romero, C. M.; Gómez A. 2001. Molecular weight Determination of Asphaltenes, comunicación personal.
21. Schabron, J.F.; Pauli A.T.; Rovani Jr. J.F. 2001. Molecular weight polarity map for residua pyrolysis *Fuel*, **80** (4) 529-537.
22. Shou, E.; Y and Mullins, O. C. 1995. Asphaltenes. Fundamentals and Applications, Plenum Press New York.
23. Shou, E. Y. De Tar M. M. and Storm D.A. 1991. Rheological Properties of vacuum residue fraction in organic solvents . *Fuel* **70**, 1151-1156.
24. Siddiqui, M.N., Ali M.E. 1999. Studies on the aging behaviour of the Arabian asphalts *Fuel*, **78** (9): 1005-1015.
25. Strausz, O. P. 1999. Molecular Recognition in Aggregates Formed by Asphaltene and Resin Molecules from the Athabasca Oil Sand, *Energy & Fuels*; **13**(2); 278-286.
26. Szewczyk, V., Behar, E. 1999. Compositional model for predicting asphaltene flocculation *Fluid Phase Equilibria*, **158-160** (1-2) 459-469.
27. Victorov, A. I., Smirnova, N.A. 1999. Description of asphaltene polydispersity and precipitation by means of thermodynamic model of self-assembly *Fluid Phase Equilibria*, **158-160** (1-2) 471-480.
28. Xu, Y.; Yoshikata, K. and Strausz, O. P. 1995. Characterization of Athabasca asphaltenes by small X- ray scattering. *Fuel*, **74** (7) 960-964.

UNA NUEVA ESPECIE DEL GÉNERO *ATELOPUS* A.M.C. DUMERIL & BIBRON 1841 (AMPHIBIA: BUFONIDAE) DE LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA

por

María Cristina Ardila-Robayo*, Mariela Osorno-Muñoz**
& Pedro M. Ruiz-Carranza***

Resumen

Ardila-R., M.C., M. Osorno-M., & P. M. Ruiz-C.: Una nueva especie del género *Atelopus* A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Oriental colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc., 26(98): 133-139, 2002. ISSN 0370-3908.

Se nomina y describe una nueva especie de *Atelopus* del grupo *ignescens* (*sensu* Lynch 1993) de altitudes medias en bosques nublados de la Cordillera Oriental colombiana.

Palabras clave: Amphibia, Anura, Bufonidae, *Atelopus* nueva especie, Taxonomía, Cordillera Oriental, Colombia.

Abstract

One new specie of *Atelopus* of the *ignescens* group (*sensu* Lynch 1993) is named and described from the median altitudes of the cloud forest of the Colombian Cordillera Oriental.

Key words: Amphibia, Anura, Bufonidae, *Atelopus*, specie new, taxonomy, Cordillera Oriental, Colombia.

* Profesor Asociado, Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia Bogotá, Apartado aéreo 7495, Bogotá, Colombia. E-mail: mcardila@ciencias.unal.edu.co

** Bióloga, MSc. Ecología, Apartado aéreo 140110 Chía, Cundinamarca, Colombia, angeloso@colomsat.net.co

*** Profesor, Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia Bogotá, hasta septiembre 12 de 1998, fecha de su deceso.

Se propone y describe una nueva especie de *Atelopus* del flanco occidental de la Cordillera Oriental de Colombia, como un nuevo aporte en el estudio taxonómico del género.

***Atelopus mono-hernandezii* sp.nov. (Figs.1-3)**

Holotipo. Hembra adulta, de una serie recolectada por Pedro M. Ruiz y María Cristina Ardila-R. el 4 de febrero de 1979, depositada en la colección batracológica del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. No. ICN 05527.

Localidad típica. COLOMBIA, Departamento de Santander, Municipio de Virolín, Hacienda La Argentina, Sitio Buena Vista, flanco occidental Cordillera Oriental, ca. 6°31' latitud N, 73°10' longitud W de Greenwich, 2200m.

Paratopótipos. Ejemplares adultos: machos ICN 5366, 5386, 5388, 5425-26, 5496-97, 5526, 5680, 5709, 5991-98, 6000, 6003-04; 5542 [esqueleto con coloración diferencial siguiendo la técnica de Dingerkus & Uhler (1977)]; hembras ICN 5387, 5389, 5420, 5543-44, 5679, 5708, 5988; 5987 y 5389 (esqueletos con coloración diferencial), coleccionados por P.M. Ruiz-C., J.V. Rueda, M.C. Ardila-R., el 1 de diciembre de 1979, del 30 de enero al 4 de febrero de 1980 en la localidad típica.

Etimología. El epíteto específico constituye un homenaje póstumo al eminente biólogo Jorge I. Hernández-C., nuestro amigo y maestro por muchos años, quien contribuyó grandemente al conocimiento de la biota co-

lombiana. El "monito" nos abandonó para siempre del 15 de septiembre de 2001.

Diagnosis. Una especie de *Atelopus*, reconocible por la siguiente combinación de caracteres: **1)** fórmula falangeal manual 2-2-3-3; **2)** adultos de tamaño moderado, longitud rostro-urostilar 35.3-40.5mm ($\bar{x}=32.2$, $s=1.718$, $n=9$) en hembras y 24.0-28.0mm ($\bar{x}=26.0$, $s=1.241$, $n=22$) en machos; **3)** rostro muy acuminado con crestas temporales muy evidentes, columna vertebral fuertemente exostósada; **4)** mitad palmeada; **5)** piel de las superficies dorsales lisa con gránulos gruesos uniformemente distribuidos en los flancos dorsales y en los miembros anteriores y posteriores, brazos con abundantes espinulas, ventralmente lisa; **6)** color dorsal café oscuro a claro, región cefálica con manchas café oliváceo o canela, flanco y vientre café rojizo en hembras, gula y pecho café claro o canela, algunos machos con manchas blancuecino o crema cbn o sin manchas café oscuro.

Atelopus mono-hernandezii se asimila [por el rostro agudo que sobresale, el cuerpo esquelético y las extremidades delgadas] a *A. carauta*, *A. famelicus*, *A. longirostris* y *A. lynchi*, todas de la Cordillera Occidental y *A. farci* de la Cordillera Oriental. *A. carauta* es considerablemente más grande, con una única falange en el primer dedo manual (*sensu* Lynch, 1993) y de color ventral amarillento; *A. famelicus* es de mayor tamaño, de color dorsal café rojizo con banda lateral cefálica y troncal verde claro amarillento, vientre amarillo verdoso y café oscuro rojizo. *A. longirostris* tiene una falange en el primer dedo manual (*sensu* Lynch, 1993), una coloración dorsal café oscuro tendiendo a caoba hacia los flancos, manchas en cabeza, tronco, flancos y muslos dorsales amarillo oscuro; *A. lynchi* tiene piel lisa, sin pústulas, coloración ventral azul grisáceo y es de mayor tamaño. *A. farci* difiere porque dorsalmente tiene densas y grandes granulaciones y la coloración es olivácea, además es de menor tamaño.

Descripción de la serie típica

Adultos de porte esbelto y moderado tamaño, longitud rostro-urostilar 35.3-40.5mm ($\bar{x}=32.2$, $s=1.718$, $n=9$) en hembras y 24.0-28.0mm ($\bar{x}=26.0$, $s=1.241$, $n=22$) en machos; cabeza algo más larga que ancha, la anchura cefálica con relación a la longitud rostro-urostilar equivale al 26.3-29.4% ($\bar{x}=27.9\%$, $s=1.137$, $n=9$) en hembras y al 29.6-33.1% ($\bar{x}=31.2\%$, $s=1.056$, $n=22$) en machos; la longitud cefálica con relación a la longitud rostro-urostilar equivale al 29.6-34.4% ($\bar{x}=32.0\%$, $s=1.657$, $n=9$) en hembras y al 35.0-41.5% ($\bar{x}=37.6$, $s=1.805$, $n=22$) en machos; la anchura cefálica equivale al 26.34-29.44% ($\bar{x}=27.91\%$,



Figura 1. *Atelopus mono-hernandezii* sp.nov., pareja amplexante, ICN-MHN 5526 (paratopótipo, macho, LRU= 24.32mm), 5527 (holotipo-hembra, LRU=37.78mm).

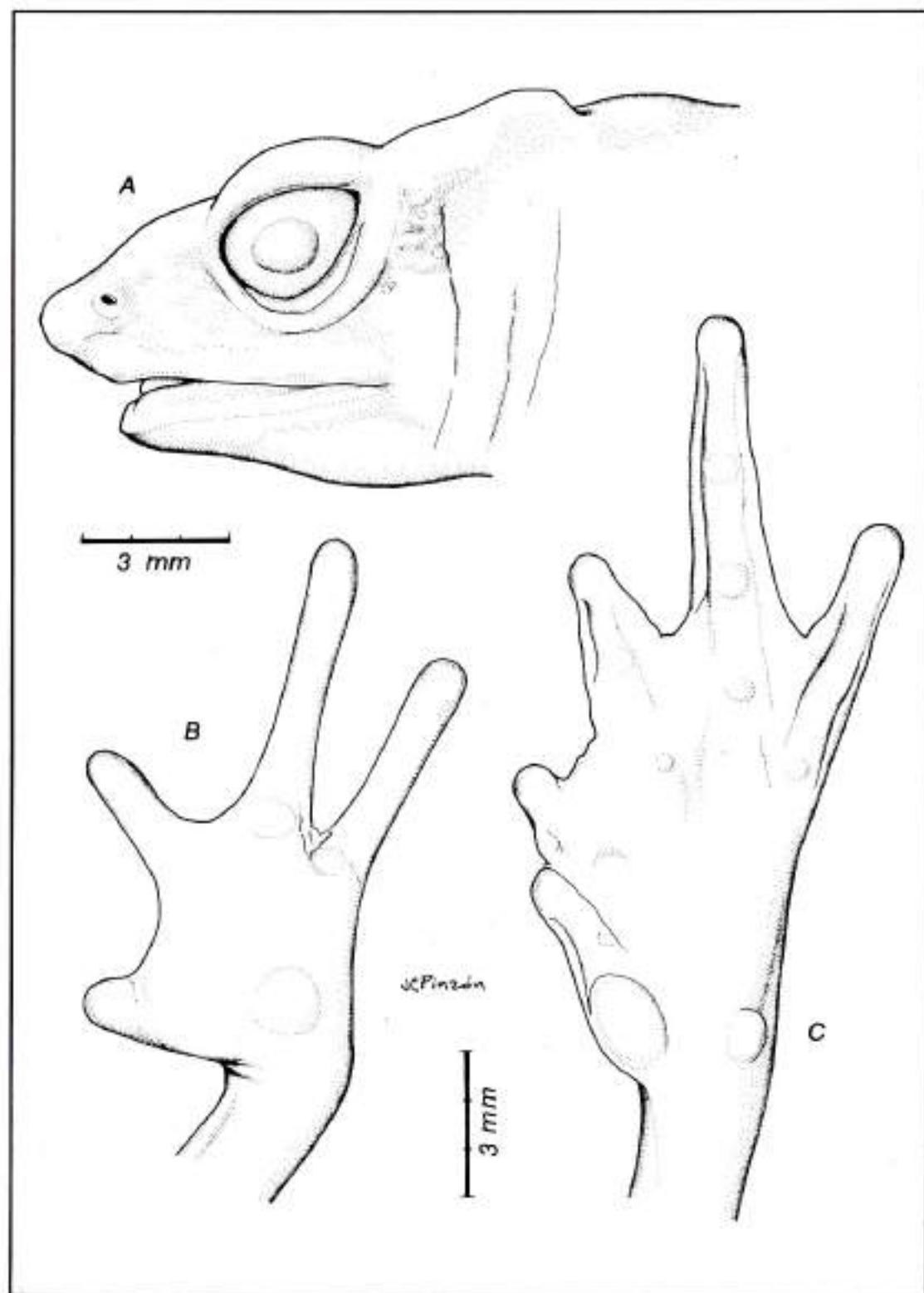


Figura 2. *Atelopus mono-hernandezii* sp. nov. Hembra adulta ICN-MHN 5544 (LRU 42.3 mm), paratopótipo. A) aspecto lateral de cabeza; B) vista palmar, mano derecha; C) vista plantar, pie derecho.

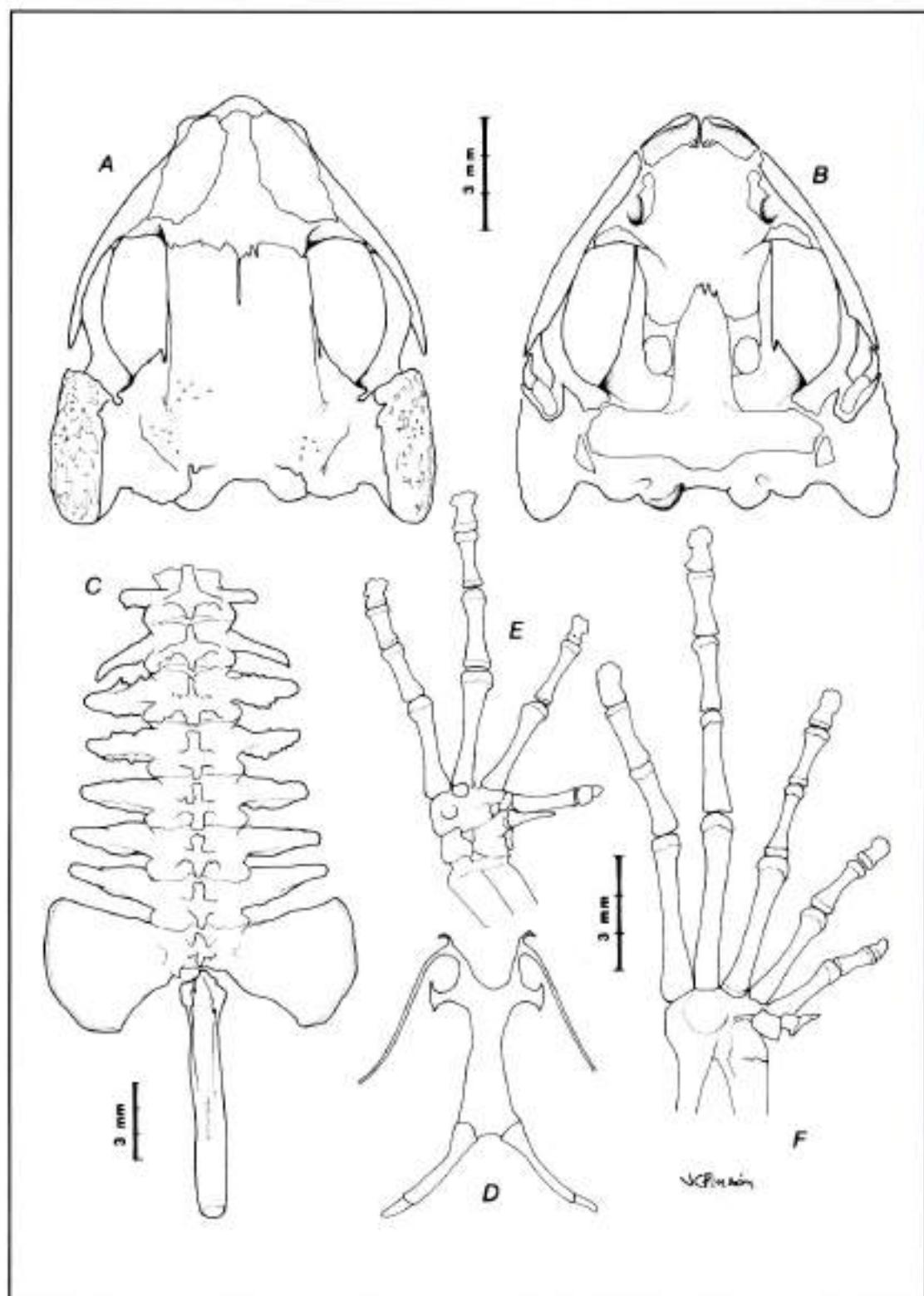


Figura 3. *Atelopus mono-hernandezii* sp. nov. Esqueleto hembra adulta (ICN-MHN 5985): Cráneo A) aspecto dorsal, B) aspecto ventral; C) Aspecto dorsal columna vertebral, D) Lámina hioidea; E) Aspecto ventral mano derecha; F) Aspecto ventral pie derecho.

$s=0.011$, $n=9$) de la longitud rostro-urostilar en hembras y al 29.61-33.05% ($\bar{x}=31.24\%$, $s=0.01$, $n=22$) en machos; la anchura cefálica con relación a la longitud cefálica equivale al 80.3-93.1% ($\bar{x}=86.9\%$, $s=3.587$, $n=9$) en hembras y al 75.1-93.5% ($\bar{x}=83.3\%$, $s=4.203$, $n=22$) en machos. Rostro acuminado, proyectado y elongado ampliamente en la porción narina-extremo rostral. *Canthi rostrales* carnosos sin bordes evidentes, ligeramente arqueados y abultados, en vista dorsal rectos a ligeramente cóncavos que forman ángulo obtuso con las narinas. Párpado superior carnoso, externamente algo prominente que se continúa posteriormente con las crestas temporales las cuales son muy evidentes, más levantadas posteriormente; porción interna de la supraescápula levantada. La anchura del párpado con relación a la distancia interorbital equivale al 57.1-87.0% ($\bar{x}=70.8\%$, $s=9.583$, $n=9$) en hembras y al 66.5-89.7% ($\bar{x}=78.0\%$, $s=6.54$, $n=22$) en machos.

Superficie dorsal de la cabeza ligeramente cóncava entre las narinas. Narinas externas algo prominentes, laterales, ovaladas, con aperturas dirigidas postero-ventralmente, situadas más cerca del extremo del rostro que del ángulo anterior de la órbita; la distancia ojo-narina con relación al diámetro diámetro anteroposterior de la órbita equivale al 81.0-98.0% ($\bar{x}=89.2\%$, $s=7.616$, $n=9$) en hembras y al 75.0-102.4% ($\bar{x}=87.2\%$, $s=8.67$, $n=22$) en machos; el diámetro anteroposterior de la órbita con relación a la distancia órbita-extremo rostral equivale al 52.4-62.9% ($\bar{x}=58.8\%$, $s=3.720$, $n=9$) en hembras y al 40.2-71.2% ($\bar{x}=60.0$, $s=7.780$, $n=22$) en machos.

Región loreal amplia, excavada, cóncava. Labio superior poco engrosado. Tímpano, anillo timpánico, *ostia pharyngea* y *columella auris* ausentes. Narinas internas ovaladas, pequeñas, ampliamente separadas entre sí, dientes vomerinos, palatinos y maxilares ausentes; lengua espatulada, sin escotadura, libre en su 1/3 posterior. Glándulas parotoideas muy poco evidenciables.

Miembros anteriores relativamente esbeltos en hembras, antebrazo robusto en machos. Dedos manuales delgados, largos, de extremos distales no dilatados y bordes suparalelos, su longitud es I<II<IV<III. La membrana interdigital algo carnosa, alcanza el extremo del dedo I y el II internamente, escasa entre los dedos II-IV; tubérculos subarticulares poco definidos, tubérculos supernumerarios escasos, poco abultados; superficie palmar granular. Tubérculo *thenar* ovalado haciéndose en algunos ejemplares triangular, poco levantado, *hipothenar*, redondo, bien definido y levantado, su diámetro el doble de la mayor longitud del *hipothenar*. Machos con excrescencia nupcial cornificada, cubre total o parcialmente la superficie dorsal del *pollex*, en algunos ejemplares cubre la mem-

brana entre los dedos manuales I y II y se extiende hasta el borde interno del dedo II. Fórmula flangeal manual (por coloración diferencial) 2-2-3-3.

Miembros posteriores delgados. Cuando los muslos se colocan perpendiculares al plano sagital del cuerpo y las piernas flejadas hacia atrás los talones se sobreponen ligeramente; cuando el miembro posterior se halla adpreso hacia adelante, el talón no alcanza el borde posterior de la órbita en hembras, pero sí en machos; cuando el miembro anterior se halla flexado hacia atrás y el posterior hacia adelante, codos y rodillas se sobreponen en machos y apenas entran en contacto en hembras.

La longitud tibial equivale al 42.9-49.1% ($\bar{x}=46.0\%$, $s=2.05$, $n=9$) de la longitud rostro-urostilar en hembras y al 43.0-49.3% ($\bar{x}=45.6$, $s=1.587$, $n=22$) en machos; la longitud femoral equivale al 41.9-46.0% ($\bar{x}=44.2\%$, $s=1.611$, $n=9$) de la longitud rostro-urostilar en hembras y al 41.3-46.7% ($\bar{x}=44.0\%$, $s=1.685$, $n=22$) en machos, y al 93.5-98.1% ($\bar{x}=96.5\%$, $s=1.620$, $n=9$) de la longitud tibial en hembras y al 91.0-110.4% ($\bar{x}=96.4\%$, $s=2.727$, $n=22$) en machos. Pie de mediano tamaño, su longitud equivale al 42.3-47.6% ($\bar{x}=44.7\%$, $s=1.627$, $n=9$) de la longitud rostro-urostilar en hembras y al 39.5-46.5% ($\bar{x}=43.0\%$, $s=2.01$, $n=22$) en machos. Dedos pediales delgados con extremos redondos, algo prominentes, su longitud I<II<III<V<IV. Tubérculo metatarsal externo redondo, subcónico, $\frac{3}{4}$ de la longitud del interno, plano y ovalado, algo más largo que ancho; tubérculos subarticulares poco prominentes, supernumerarios escasos, pequeños y poco evidenciables. Pliegue tarsal interno muy conspicuo, delgado, poco carnoso, se extiende sobre 1/3 de la tibia en hembras y $\frac{1}{2}$ en machos. Membrana pedial delgada, con fórmula ($n=5$ machos y hembras) II/2 - $\frac{3}{2}$ -III/2 - 1-2III/2-1I/2 - 2I/2-3IV/2-3 - 1I/2-2V.

Piel de las superficies dorsales de cabeza y tronco lisa con escasos gránulos dorsales más abundantes y pequeños en machos, dispersos y grandes en hembras; flancos troncales lisos o ligeramente granulares dorsalmente; miembros anteriores y posteriores con granulaciones ocasionalmente espiculadas y espínulas diminutas y densas más abundantes en miembros anteriores. Piel muy adherida a los huesos cefálicos, espina dorsal y a la región proximal de los procesos transversos, éstos muy evidentes en sus bordes externos en todas las vertebrales; espina neural muy prominente.

Descripción esquelética

Nasales ampliamente separados entre sí, más posteriormente, anchos en toda su extensión, con proceso maxi-

lar amplio, rectangular y con aguda arista dirigida posteriormente, muy perpendicular al plano dorsal y leve proyección ósea en el borde externo posterior del nasal izquierdo. Cartilago nasal muy proyectado de ángulo obtuso, ligeramente osificado proximalmente. Fronto-parietales con bordes anteriores muy irregulares, de bordes paralelos, se extienden sólo levemente sobre el borde interno posterior de la órbita ocular, con fisura medial muy angosta que alcanza casi el nivel posterior de la órbita. Esfenomoides osificado en toda su extensión, se prolonga hasta el borde anterior de los nasales. Rama zigomática y ótica del escamoso ovalada en vista dorsal, fuertemente ornamentada, rama ventral robusta, recubierta hasta la mitad de su longitud por ornamentaciones en sus porciones anterior y lateral. Vómeres pequeños, con una arista amplia y el extremo anterior redondeado. Proceso cultriforme del parasfenoides fusiforme, con el extremo irregular, procesos alares paralelos, casi tan anchos distal como proximalmente. Premaxilas muy robustas, incluso en su porción posterior. Amplios procesos nasales en la maxila.

Fórmula falangeal manual 2-2-3-3 en la hembra adulta (ICN 5985) en ambas manos, en la hembra adulta (ICN 5987) se observa en una mano dos falanges en el primer dedo manual y en la otra mano la segunda falange muy reducida, en el ejemplar juvenil (ICN 5542) se observa la primera falange del dedo I ósea y la segunda muy pequeña cartilaginosa. Fórmula pedial 2-2-3-4-3, *prepollex* con un elemento, *prehallux* con dos elementos planos.

Las apófisis transversas del complejo atlas son cortas y dirigidas perpendicularmente al eje vertebral, sin inclinación dorso ventral; las de la primera vertebra troncal tienen inclinación posteroventral, las dos siguientes se dirigen posteriormente de manera leve, sin inclinación, las de la cuarta están dirigidas casi perpendicularmente y las de las dos siguientes anteriormente. En la hembra adulta (ICN 5985) todas con inclinación más perpendicular al eje vertebral.

Con relación a la longitud de las apófisis transversas de las vertebrae presacras, en el ejemplar juvenil (ICN 5542) las de las primeras cinco y las de la sacra son iguales; en el ejemplar adulto (ICN 5987) las del sacro las excede ampliamente; en el ejemplar adulto (ICN 5985) los procesos transversos aumentan en sentido antero-posterior.

En vista ventral, los complejos óseos de las pre y postzigaspófisis están dirigidos casi perpendicularmente a las apófisis transversas, aumentan en tamaño en sentido antero-posterior hasta la quinta vertebra troncal, entre la sexta y el sacro disminuye. Esta proporción es más evi-

dente en el ejemplar juvenil (ICN 5542). Crestas neurales algo imbricadas y fuertemente levantadas, más hacia las vertebrae posteriores.

Coloración *In vivo*. La serie dorsalmente tiene la coloración de café obscuro a café claro, en la región cefálica hay tintes café oliváceo o canela. Flanco y vientre rojizo translúcido en las hembras, gula y pecho café con tinte canela o café claro, algunos machos tienen una mancha blancuzca a crema con o sin manchitas café obscuro. Palmas y plantas café obscuro. Tubérculos tarsales, palmares y plantares, superficie interna de mano y pie, amarillentas. Excrecencias nupciales ámbar claro.

Coloración en etanol 70%. La coloración general de dorso se torna canela claro, las manchas cefálicas crema y del vientre crema translúcido.

Dimensiones del holotipo (en mm). Longitud rostro-urostilar 37.8, longitud cefálica 12.3, anchura cefálica 10.8, longitud femoral 16.5, longitud tibial 17.3, longitud del pie 16.28 diámetro anteroposterior de la órbita 3.5, distancia ojo-narina 3.1, distancia ojo-extremo rostral 6.1, distancia interorbital 3.9, anchura párpado superior 3.0.

Distribución. Conocida sólo de la localidad típica.

Aspectos ecológicos y reproductivos. Los especímenes fueron coleccionados durante el día, activos en el piso del bosque y/o a la orilla del río.

Discusión

La más reciente hipótesis filogenética sobre la existencia de dos grupos, *ignescens* vs *longirostris* (*sensu* Lynch 1993) postula la presencia de dos falanges en el primer dedo manual vs una. Parece ser un carácter polimórfico (Ruiz & Osorno 1994) pero se desconoce la variabilidad normal en una serie grande de ejemplares. La hipótesis fenética de Rivero & Serna ("1991" 1993) plantea la existencia de especies con "rostro agudo, apariencia esquelética, columna vertebral exostosa, crestas postorbitales prominentes, escápula, diapófisis sacra y procesos transversos visibles externamente" dentro del grupo *longirostris* (piernas largas) de Peters (1973), sin embargo deben ser analizados los caracteres que definen dicha condición.

Al comparar la columna vertebral de *Atelopus monohernandezii* con la de *A. guitarraensis* (especie no esquelética, hembra adulta ICN 32530) se encontraron algunas diferencias. Por ejemplo, en *A. guitarraensis* es menor la proporción anchura de apófisis transversas de la vertebra sacra con relación a la anchura de las apófisis

transversas de las demás vértebras, en esta especie aparentemente son más largos los procesos transversos de la segunda vértebra troncal con relación a las cuatro siguientes, en *A. mono-hernandezii* se observan de igual tamaño. En *A. guitarraensis*, las superficies articulares de las pre- y postzigapófisis tienen una inclinación anterior en conjunto vs una inclinación más perpendicular al eje vertebral en *A. mono-hernandezii*. En *A. guitarraensis* las crestas neurales no son imbricadas y son planas especialmente hacia la región posterior vs crestas neurales casi imbricadas, fuertemente levantadas y en aumento hacia la región posterior.

Se tratará en un futuro de confirmar las anteriores y otras diferencias en mayor cantidad de ejemplares.

Agradecimientos

A todos los recolectores de los ejemplares que contribuyeron con su información para describir la especie, en especial al biólogo Vicente Rueda, los auxiliares señores Pablo Bernal (q.e.p.d.) y Ricardo Sánchez, así como

los estudiantes de la asignatura Sistemática Animal (19201) que el Instituto de Ciencias Naturales dicta a la carrera de Biología. El señor Juan Carlos Pinzón elaboró las ilustraciones.

Bibliografía

- Dingerkus, G & L.D. Uhler, 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52: 229-231.
- Lynch, J.D., 1993. A new harlequin frog from the Cordillera Oriental of Colombia (Anura, Bufonidae, *Atelopus*). *Alytes* 11 (3): 77-87.
- Peters, J. A., 1973. The frogs genus *Atelopus* in Ecuador (Anura: Bufonidae). *Smithsonian Contributions Zoology* 45: 1-49.
- Rivero, J.A. & M.A Serna. 1993 "1991". A new species of *Atelopus* (Amphibia, Bufonidae) from Antioquia, Colombia. *Brenesia* 36: 15-20.
- Ruiz-C., P.M., & M. Osorno-M., 1994. Tres nuevas especies de *Atelopus* A.M.C. Duméril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Central de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fís. Nat.*, 19 (72): 165-179.

GUILLERMO CASTILLO TORRES, PIONERO DE LA FÍSICA EN COLOMBIA*

por

Diógenes Campos Romero^{1,2}

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales me ha concedido la honrosa distinción de designarme como Miembro de Número en la Silla No. 17 en la que me precedieron los Académicos Don Luis Patiño Camargo y Don Guillermo Castillo Torres.

Don Luis Patiño Camargo [1] fue pionero de la investigación médica colombiana en el ramo de las enfermedades tropicales. Cuando se inició la guerra de Colombia con el Perú en 1932 actuó como Médico Jefe de Sanidad en el sur del país. Posteriormente en 1937 fue designado como Miembro de Número de la Academia, posición que ocupó hasta 1978. Su labor científica dio origen a numerosos artículos, como consta en la obra titulada "Tradición Académica" publicada por la Academia en el año 2000.

Don Guillermo Castillo Torres nació en Bogotá en septiembre de 1923, culmina sus estudios secundarios en 1941, sus estudios profesionales de Ingeniería Civil los realiza entre 1942 y 1947 en la Universidad Nacional de Colombia, viaja posteriormente a los Estados Unidos para realizar su Maestría en Ciencias en la Universidad de Illinois en Urbana-Champaign, entre 1951 y 1952 [2]. En este punto los invito a devolvernos en el tiempo con el propósito de reconocer el contexto en que creció, se formó y actuó Guillermo Castillo.

Al viajar en el tiempo llegamos al período entre 1900 y 1932, el cual es muy importante para la física. En

ese lapso las ciencias físicas experimentan una revolución fundamental con el nacimiento de la "teoría de la relatividad" y de la "teoría cuántica". Fenómenos extraordinarios como la cuantización de la energía en los átomos y moléculas, el efecto túnel, el efecto fotoeléctrico, la equivalencia entre masa y energía ($E = mc^2$), la dilatación del tiempo, la contracción de longitudes, eran por esa época novedosos conceptos. La nueva estructura de la física contrariaba en buena medida el sentido común y la ciencia establecida.

En nuestro viaje en el tiempo pasamos por Colombia en los primeros años de la década de 1950. Observamos un país marginado de la gran revolución científica que había ocurrido en Europa durante la primera mitad del Siglo XX. Por ese entonces no existía la carrera de física ni condiciones que permitieran la conformación de una comunidad académica activa en el campo de esta ciencia.

En ese ambiente adverso encontramos a un Guillermo Castillo que viaja a los Estados Unidos para continuar su proceso de formación. Descubrimos un joven inteligente, con capacidad de superación, y con profundo amor por la física. Estas cualidades le permitieron asimilar y apropiarse de los nuevos conceptos e ideas que habían surgido en la revolución de las ciencias físicas durante las primeras décadas del siglo XX.

Al regresar al país, después de culminar sus estudios de Maestría, Guillermo Castillo sigue vinculado con la

* Palabras de su sucesor en la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Silla 17)

1 E-mail: dcamposr@ciencias.unal.edu.co

2 Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Física, Bogotá

Universidad Nacional de Colombia. Acepta la dirección de la Sección de Física en la Facultad de Ingeniería e imparte cursos para estudiantes de esa Facultad [3].

Seguimos nuestro análisis como viajeros del tiempo y nos ubicamos en Colombia en la segunda parte de la década de 1950. Encontramos a Guillermo Castillo y a otros pioneros y amantes de la física analizando opciones y mirando la factibilidad de crear mecanismos apropiados para insertar el país en las corrientes de pensamiento que estaban revolucionando esa ciencia.

Los vemos luchando, sufriendo y esperando noticias. En efecto Guillermo Castillo y los colegas vivían en un mundo en el que la comunicación con los centros de conocimiento europeos y norteamericanos era difícil. Los barcos eran el medio de transporte de la correspondencia y de los productos académicos (libros, revistas, aparatos demostrativos). Los vemos ansiosos por recibir nueva información y referencias actualizadas, lo cual era casi un imposible. La tecnología moderna (como internet) y las revistas electrónicas eran inexistentes.

En la década de 1950, el énfasis en las universidades estaba centrado en las profesiones. Las disciplinas como la física eran prácticamente inexistentes en el contexto nacional. Los sondeos de opinión entre comunidades ilustradas indicaban que una carrera de física era una actividad sin futuro en el país y que, por lo tanto, no se justificaba su creación y la consecuente inversión de esfuerzos y de recursos en esa dirección.

Pero como buenos pioneros, Guillermo Castillo y otros colegas, no se dejaron convencer por los resultados de las encuestas. Tampoco creían en los imposibles. Por el contrario, consideraban que el país no podía renunciar al nuevo conocimiento que generaba la revolución científica en otras latitudes. Estaban convencidos de que era necesario insertar la física en el marco nacional, en la educación, en el mundo universitario.

El Profesor Castillo tenía propósitos definidos y para su realización participa en diversas actividades. Se destacan dos eventos que incidieron de manera fundamental en el desarrollo de la física en el país: (a) la creación de la Sociedad Colombiana de Física en 1955; (b) la creación del Departamento de Física en la Universidad Nacional de Colombia en 1959 como parte de la Facultad de Ingeniería. El Profesor Castillo fue su primer director. La carrera de física se crea en 1961, inicia actividades en 1962, y se convierte gradualmente en una fuente de recursos humanos calificados que emigran hacia otras universidades y centros de enseñanza en el país, contribuyendo así a la consolidación de una comunidad académica a nivel nacional.

Como resultado de nuestro viaje en el tiempo inferimos que lo que es hoy en día la física en el país se

origina y se debe en buena medida a los aportes del Ingeniero Castillo y de otros pioneros, a la visión clara que tuvieron sobre el futuro que querían construir y a su capacidad para desarrollar las ideas y transformar la realidad, aún bajo condiciones adversas.

Desde las décadas de 1950 y 1960 han pasado muchos años, pero hoy en día tenemos en el país varias carreras de física, varios posgrados, incluyendo doctorados. Se han graduado un número significativo de físicos: existe, en principio, una comunidad académica sólida y en permanente crecimiento. Hay diversos grupos de investigación consolidados en el área de la física. Como herederos del patrimonio académico e histórico del Profesor Castillo existe la responsabilidad de contribuir a la realización de su visión y de continuar su obra.

Aprovecho la oportunidad para manifestarle a la Doctora María Mercedes Castillo y al Ingeniero José Guillermo Castillo el reconocimiento especial que tenemos por su padre. El fue un guía y constituye un ejemplo a seguir. Su trabajo por la física abrió un camino que hizo posible que las nuevas generaciones tengan hoy en día en Colombia, en particular en la Universidad Nacional de Colombia, un ambiente más propicio para la actividad académica creativa, para la producción de nuevo conocimiento que se difunde en revistas nacionales e internacionales. Es posible que frente a estándares internacionales estemos aún lejos de lo que debe ser la actividad académica e investigativa y la interrelación entre docencia e investigación. Pero Don Guillermo Castillo comprendió que en un país de la periferia científica, como Colombia, el papel de los académicos no se puede reducir a generar sólo conocimiento; es necesario contribuir a la construcción de mejores condiciones para la actividad investigativa de las siguientes generaciones. Por habernos indicado el camino y por haberlo logrado estamos y estaremos profundamente agradecidos. Con la venia de ustedes, y en analogía con la mitología griega en la que Zeus le asignó a Atlas la tarea de soportar la tierra sobre sus hombros, permítanme considerar a Guillermo Castillo como un Atlas en cuyos hombros reposa buena parte de la tradición de las ciencias físicas en Colombia.

El Académico Guillermo Castillo fue mi profesor de Mecánica cuántica. De él aprendimos los fundamentos de la teoría, el significado de misteriosos fenómenos cuánticos que contrariaban el sentido común, el formalismo de las transformaciones en el espacio de Hilbert. Pero, posiblemente, lo más valioso que trató de enseñarnos con su ejemplo fue la ética del trabajo científico, lo cual demanda trabajar con rigor, con extremo cuidado, con capacidad de autocorrección y con disposición permanente de someter a prueba los resultados de largos cálculos teóricos, para garantizar así su veracidad y confiabilidad. Visto en perspectiva, el Profesor Guillermo

Castillo fue un Maestro, no por su locuacidad, ya que era preciso y moderado en sus enunciados, sino por su profesionalismo y cuidado extremo en todas sus enseñanzas. Sus dos libros sobre Física cuántica, publicados en 1992 y 1994, como fruto de su experiencia en estas temáticas, reflejan su experiencia y su actitud ante la ciencia.

Don Guillermo Castillo fue designado Miembro de Número en la Academia Colombiana de Ciencias a partir de 1983, posición que ocupó hasta el 31 de agosto del año 2000, día en el que viaja hacia la eternidad para observar la continuación de su obra desde una dimensión distante, una dimensión que trasciende el continuo espacio-tiempo de la relatividad, el cual en diversas oportunidades nos enseñó.

Para mí es una honrosa distinción el ocupar una de las 40 Sillas de la Academia, como Miembro de Número y como sucesor de Don Guillermo Castillo Torres. Agradezco a la Academia, a sus integrantes, y a todos los presentes que nos acompañan hoy en este evento.

Referencias

- [1] Guillermo Castillo Torres, "Académico Luis Patiño Camargo", *Rev. Acad. Colomb. Ciencias*, 16 (62) 163-164, Bogotá (1987).
- [2] Lina Rocío Medina Muñoz, Tradición académica, Diccionario Biográfico y bibliográfico de la Academia Colombiana de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales, Editora Guadalupe, Bogotá (2000).
- [3] Carlos López Tascón, "Guillermo Castillo Torres, 1923-2000", Momento No. 20, Revista de física, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (2000).

II CONGRESO “INVESTIGACIÓN Y SALUD”

Como evento central de la celebración de sus 85 años de existencia, el Instituto Nacional de Salud realizará el II Congreso Investigación y Salud, en el Centro de Desarrollo Empresarial de Compensar (Avenida 68 No. 49A-47) de Bogotá entre los días 24 y 27 de julio próximo. Se espera contar con la asistencia y activa participación del Ministerio de Salud, los servicios seccionales de salud y las instituciones de salud de los sectores público y privado, así como del ámbito académico y de profesionales y estudiantes de ciencias de la salud y de las ciencias básicas relacionadas.

El propósito del Congreso es el de discutir y analizar el estado actual de programas de interés en salud pública y los avances recientes que en materia de vigilancia, prevención y control, investigación básica y aplicada en salud, producción de vacunas y biotecnología, nutrición y salud, han logrado el INS, en particular, y el país en general. De la participación y discusión que tendrá lugar deben surgir lineamientos nacionales sobre vigilancia en salud pública e investigación en salud para los próximos años.

Los invitamos a visitar la página de Internet del Instituto (www.ins.gov.co), a través de la cual se puede obtener mayor información sobre el Congreso como también las instrucciones y formatos para envío de resúmenes de trabajos libres.

COMITÉ ORGANIZADOR:
INSTITUTO NACIONAL DE SALUD
Avenida calle 26 No. 51-60
Conmutador 220 77 00
ins@hemagogus.ins.gov.co
Bogotá, D.C., Colombia

Elizabeth Castañeda
Presidenta

María Nelly de Arboleda
Vicepresidenta